

Populáció- és társulásdinamika térben és időben: Tömeg- és objektum-kölcsönhatási modellek

Czárán Tamás

MTA-ELTE Ökológiai Modellező Kutatócsoport

H-1083 Budapest, Ludovika tér 2.

Bevezetés

A térbeli szerkezetek és az időbeli dinamikák szoros kapcsoltsága egyike azoknak a visszatérő témáknak, amelyek az utóbbi évtized szünbiológiai szakirodalmát csak felületesen áttekintve is bizvást a szakma közhelyei közé sorolhatók. A téma nem új: Alexander Watt éppen fél évszázada megjelent, úttörő tanulmánya (Watt, 1947) akár programnyilatkozatnak is tekinthető e tárgyban, mégis gyakorlatilag következmények nélkül maradt a konkrét kutatási programok szintjén egészen a közelmúltig. A közbeeső idő túlnyomó részében a strukturális és a dinamikus szemléletmód képviselői két, egymástól tematikailag, metodológiaiilag és nagyrészt a vizsgálati objektumok tekintetében is mereven szeparált problémakörre összpontosítottak. A strukturális tanulmányok szerzői jobbra együttélő populációk, illetve társulások térbeli mintázatának, topográfiai-topológiai viszonyainak statisztikai módszerekkel történő feltárására törekedtek, nem törődve a vizsgált struktúrákat létrehozó mechanizmusokkal. A dinamika iránt érdeklődők viszont a térbeli aspektusokat száz százalékban elhanyagolva jelentős szellemi erőket szenteltek a populáció- és társulásdinamikai folyamatok tisztán időbeli jellemzésére.

A strukturális-dinamikus dichotómia - legalább részben - a szünbotanika és a szünzoológia szemléletmódjának és módszerelméletének hagyományos különbségeiben gyökerezhet. A humboldt-i tájélmény által motivált növénycönológia elsődleges célja a látszólag statikus vegetáció-mintázatok strukturális törvényszerűségeinek feltárása különböző térbeli léptékeknél. A statikus kép mögött valójában mindig valamiféle egyensúlyi dinamika implicit feltevése rejlik, és az a - szintén ki nem mondott - meggyőződés, hogy amit látunk, az legalábbis lokális egyensúlyi állapot. A szerkezetvizsgálat célja az egyensúlyi állapot strukturális jellemzése. Ez az attitűd határozhatta meg a klasszikus, ill. részben a modern cönológia *strukturális-statikus-statisztikus* közelítésmódját.

A szünzoológia egyik meghatározó élménye viszont a mozgás: a gyakran feltűnően nem-egyensúlyi jellegű egyedszám-változások (gradációk, tömeges

migrációk) és a látványos, olykor drámai kölcsönhatások préda- és predátor-, parazita- és gazdapopulációk között. A populációdinamikai változások mellett az állattársulások időben viszonylag gyorsan átrendeződő, és sokszor rejtett térbeli szerkezetei a dinamika szempontjából másodlagos jelentőségűnek és nehezen megragadhatónak tűnhettek fel. A malthus-i demográfia nyomában kiterjedésedett klasszikus populációdinamika *térben asztrukturális-dinamikus-analitikus* módszerelmélete alighanem jórészt ennek a látásmódnak köszönhető.

A cönológia kezdettől szorosan kötődött a tereptapasztalatokhoz - az elméleti munkák túlnyomó része mindmáig a mintázatok feltárásában használt statisztikai módszerek tökéletesítésével foglalkozik. A diszciplína arzenálja mára nagyon hatékony paraméteres és nemparaméteres, egy-, néhány- és sokváltozós statisztikai módszerek sokaságát foglalja magában (a témában megjelent hazai publikációk közül ld. pl. Juhász-Nagy, 1967, 1976, 1984; Juhász-Nagy és Podani, 1983; Bartha és Horváth, 1987; Podani, 1997; Tóthmérész, 19..., Kertész,), amelyek a cönológiai szerkezetek és mintázatok leírására és jellemzésére alkalmasak. Ezek a módszerek azonban önmagukban - néhány, éppen a közelmúltban napvilágot látott módszertani próbálkozás (Wilson, 1989, 1994) ellenére - elégtelennek látszanak a mintázatok generáló specifikus folyamatok felfedésére. A statikus-statisztikus módszerrel nem magyarázható, hogyan és miért alakul ki valamely cönológiai szerkezet; a statisztikák csak ötleteket adhatnak arra nézve, hogy milyen dinamikai törvények működhetnek közre az adott szerkezet létrejöttében (Bartha et al., 1996). Ennek egyszerű oka az, hogy adott sztochasztikus struktúra kialakítható több sztochasztikus mechanizmus révén, és a legtöbb mechanizmus képes többféle struktúrát létrehozni.

A klasszikus populációdinamika a tisztán időbeli populáció- és társulás-abundancia-mintázatok kialakító tömeghatás-mechanizmusok megértésére törekedve jobbra feladta elegáns elméleti eredményei és a valós tereptapasztalatok közvetlen megfeleltetését. A klasszikus dinamikai rendszerek (pl. a Lotka-Volterra modellek) jellegzetes objektumai fiktív populációk, melyeket kis számú, egyszerű és általános jellegű dinamikai attributum (születési, halálozási ráták, migrációs paraméterek, kölcsönhatási együtthatók, stb.) jellemez. A tipikus kérdések, amelyek vizsgálatára a klasszikus modellek alkalmasak, e fiktív populációk fennmaradásának és együttélésének feltételeire - matematikai értelemben a rendszer dinamikáját leíró differencia- vagy differenciálegyenletek kvalitatív tulajdonságaira vonatkoznak. A tipikus válaszok egyensúlyi állapotok létét, trajektóriumok stabilitási sajátságait határozzák meg a modell paramétereinek függvényében; az eredmények rendszerint közvetlenül interpretálhatók mint perzisztencia- vagy koegzisztencia-feltételek. A matematizált közelítésmód

legnagyobb haszna az, hogy pontosan specifikálja és logikailag koherens, analitikusan kezelhető formába önti a vizsgált objektummal kapcsolatos egyszerű feltevéseket; a modellek matematikai módszerekkel történő analízise végső soron csupán ezen feltevések logikai következményeit teszi nyilvánvalóvá. Az analitikus módszer elvi korlátja is matematikai természetű: a modellek nem bonyolíthatók tetszés szerint, mert a változók, ill. a paraméterek számának növelése nagyon gyorsan kezelhetetlenné tesz minden dinamikus rendszert. Ez a másik fontos oka annak, hogy a populációdinamika egészen a közelmúltig szinte kizárólag térben homogén rendszerek vizsgálatára szorítkozott.

A terep-orientált ökológia gyakorlata és a modell-orientált populációdinamika elmélete között a szakadék ijesztően szélesre nyílt a század elejére. Mindkét diszciplína a saját módszertanát tökéletesítette évtizedeken át anélkül, hogy egymás eredményeit felhasználta volna. Napjainkban, amikor egyfelől a populáció- és társulásdinamika strukturális aspektusai, másfelől a populáció- és társulásmintázatok kialakulásának dinamikai kényszerei a legtöbb ökológus számára nyilvánvalóak, a szakadék áthidalása sürgető feladattá vált mindkét oldalon. A populációk és társulások térbeli és időbeli mintázatai nem értelmezhetők megnyugtató módon egymás nélkül. E tanulmány tárgya a populációdinamika ezirányban tett első operatív lépéseinek: a ma létező téridő-dinamikus modelleknek egy rendszerezett tipológiája (amit vázlatos formában az 1. ábra előlegez meg), valamint az egyes modell-osztályok rövid jellemzése.

A klasszikus populációdinamika egyszerűsítő feltevései

A klasszikus - nem térbeli - populációdinamikai modellek három alapvető egyszerűsítő feltevésre épülnek:

- 1) a populációk egyedszámai nagyok (abundancia-feltevés);
- 2) az azonos populációhoz tartozó egyedek minden dinamikailag releváns szempontból identikusak (uniformitás-feltevés);
- 3) a populációk tökéletesen keverednek; minden egyed ugyanazt a környezetet érzékeli maga körül (ergodicitás-feltevés).

Ezek a feltevések megegyeznek a statisztikus mechanika, ill. a kémiai kinetika posztulátumaival, ahol magyarázhatóvá tették a gázok, ill. jól keveredő elegyek makroszkopikus viselkedésének számos aspektusát a populációkat alkotó elemek mikroszkopikus tulajdonságai alapján. A kémiai kinetika tömeghatás-jellegű törvényei a kémiai sztöchiometria és a statisztikus mechanika modelljeiből vezethetők le - utóbbi viszont az 1)-3) feltevésekre, a klasszikus mechanika

törvényeire, valamint statisztikai alapelvekre épül. Mivel az egyes részecskék egymástól megkülönböztethetetlenek, egyedi objektumkénti viselkedésük a statisztikus mechanikai vizsgálódás szempontjából irreleváns és nem is követhető.

A statisztikus mechanika és a kémiai kinetika, valamint a klasszikus populációdinamika alapvető feltevéseinek homológiájára építve a fizikai-kémiai diszciplínák hatékony matematikai arzenálja természetesen módon adaptálható populációdinamikai problémák vizsgálatára. Lényegében ez történt akkor, amikor kialakult a klasszikus populációs modellek (pl. a logisztikus gyarapodás Pearl-Verhulst modelljének, a populációs kölcsönhatások Lotka-Volterra rendszereinek) matematikai formalizmusa. Ezek a modellek, és még nagyon sok más modell, a populációs folyamatok számos aspektusát tették megnyugtatóan magyarázhatóvá, amit nélkülük biztosan nem lehetett volna elérni. Másrészt viszont tény az is, hogy az elméleti populációdinamika és a terepközeli szünbiológiai diszciplínák közötti érdemi kommunikáció hiánya nem kis részben annak rovására írható, hogy az 1)-3) feltevések közel sem igazak olyan mértékben biológiai, mint atom- vagy molekula-populációkra. Az uniformitás-feltevés gyakorlatilag egyetlen valós terephelyzetben sem áll, sokszor közelítőleg sem: a biológiai populációk egyedi variabilitása nagyságrendekkel haladja meg egy homogén fizikai vagy kémiai rendszerét. Valójában egy társulás minden egyede unikális a dinamikailag releváns genetikai, élettani és környezeti tulajdonságok kombinációját tekintve, még akkor is, ha az összehasonlított egyedek történetesen ugyanahhoz a fajhoz tartoznak (Huston et al., 1988; DeAngelis és Gross, 1992). A szünbiológia vizsgálati objektumai az abundancia- és az ergodicitás-feltevés szempontjából sem mérhetőek a fizikai-kémiai rendszerekhez: az egyedszámok rendkívüli méretű populációk esetében is durván hús nagyságrenddel kisebbek, mint a részecskeszám egy kémcsőben; az egyedek mozgása rendszerint sebesség és randomitás tekintetében egyaránt nagyon távol áll attól, hogy ergodicitásról beszélhessünk a populáció szintjén. Az ergodicitás-feltevés a leglátványosabban növényi vagy bentális állati populációk esetében sérül, melyek egyedei egyáltalán nem mozognak életük nagy részében: csak a legközelebbi szomszédaikkal állnak kölcsönhatásban, és gyakorlatilag nem érzékelik más egyedek jelenlétét egy nagyon korlátozott térrészen kívül. Más léptékben és esetleg kevésbé kontrasztosan, de ugyanez lehet érvényes akár gyorsan mozgó állatok esetében is: a tökéletes keveredés ellen hat, ha az egyedek fészekhez, párhoz, kedvező környezetet biztosító élőhely-foltokhoz kötődnek kisebb-nagyobb hűséggel, mely esetekben a szomszédság-hatás a szesszilis fajokhoz hasonló módon érvényesül.

Az 1)-3) feltevések, amelyek jó közelítéssel igaznak tekinthetők egyszerűbb fizikai-kémiai rendszerek esetében, valójában egy kényszer-szülte metodológiai

kompromisszum termékei a populációdinamikában. A tömeghatás-jellegű populációs kölcsönhatások posztulálására azért van szükség, mert ezek matematikai megfogalmazásai elegendően egyszerűek lehetnek az analitikus vizsgálathoz. Nem feltétlenül azok, mert a kölcsönhatásban álló populációk száma (a rendszer dimenzionalitása) a tömeghatás-modellek esetében mindenképpen egyike a legkritikusabb módszertani problémáknak. Az analitikus kezelhetőség feltétele, hogy a rendszer dimenziószáma vagy kicsi (3-4-nél nem nagyobb), vagy végtelen nagy legyen. A figyelembevett populációk száma akkor lehet kicsi, ha egy populációban sok egyedet vonhatunk össze valamely dinamikailag fontos tulajdonság vagy tulajdonságcsoport szerinti hasonlóságuk alapján. Hogy a csoportosítás milyen tulajdonságok szerint történjen, azt a megválaszolendő kérdés dönti el - az összevonások szempontja lehet sok egyéb mellett pl. a taxonómiai (leggyakrabban faji) hovatartozás, az életkor, a lárva-stádium, a testméret, a térbeli pozíció. A legegyszerűbb esetben minden egyedet identikusnak tekinthetünk, ahogy azt az egypopulációs rendszerek, pl. az exponenciális vagy a logisztikus populációnövekedési modell esetében tesszük. Metz és Diekman (1986), valamint Caswell és John (1992) terminológiáját követve azt mondjuk, hogy ezen modellekben minden egyed azonos *egyedi állapotban* („*individual state*”) vagy *i*-állapotban van.

Az említett Lotka-Volterra típusú populációs kölcsönhatásmodellek, pl. egy kompetíciós Lotka-Volterra rendszer esetében a populációk megkülönböztetése faji hovatartozásuk alapján történik. A faji identitás a modell egyetlen érvényes *i*-állapot-változója, amely *s* különböző index-értéket vehet fel (*s* a figyelembevett fajok száma). Ezért a rendszer *i*-állapottere (*i*-state space) egydimenziós és diszkrét. Az ugyanazon fajhoz tartozó egyedek homogén tömeget alkotnak, melyhez hozzárendeljük annak abundanciáját (egyedszámát, biomasszáját, denzitását). A modell alapobjektumai a faji minősítésű populációk; az egyedek, mint önálló entitások a modell szempontjából érdektelenek. A releváns dinamikai kérdések a versengő populációk *abundancia-viszonyaira* vonatkoznak; az abundanciák határozzák meg a populációk gyarapodásának és kompetitív kölcsönhatásainak minden mechanizmusát, amely mechanizmusok viszont közvetlenül az abundanciákra hatnak. Az abundanciák *i*-állapotokon vett eloszlása a populáció-állapot (*p*-állapot), amit a fenti példa esetében a populációk *s*-dimenziós abundancia-vektora, **X** reprezentál. A *p*-állapottér dimenziószáma tehát a modellben figyelembevett *i*-állapotok számával egyenlő, *nem* az *i*-állapottér dimenzionalitásával (ami a példában 1).

A Lotka-Volterra modell a p -állapotok szintjén fogalmazható meg, egy közönséges differenciálegyenletrendszer formájában, melynek állapotváltozói az x_i abundanciák (általában populációdenzitások):

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i - \sum_{j=1}^s \alpha_{ij} \cdot x_j x_i \quad (i = 1, \dots, s) .$$

A populációk kölcsönhatásait a reakciókinetika tömeghatás-mechanizmusával analóg szabályok írják le: a kölcsönhatás erőssége két populáció (i és j) között denzitásaik $x_i x_j$ szorzatával arányos. A modell paramétereit p -állapot-paraméterek, amelyek a populációk gyarapodási sebességeit (r_i), ill. egységnyi denzitások mellett a kompetitív hatások erősségét (α_{ij}) jellemzik. A kérdések a p -állapotok stabilitási viszonyaira, vagyis az i -állapotokon vett *abundancia-eloszlás* invariancia-tulajdonságaira vonatkoznak. Caswell és John (1992) és Maley és Caswell (1993) az ilyen rendszereket *i-állapot-eloszlás (i-state distribution) modelleknek* nevezik, Huston et al. (1988) kevésbé precíz „állapotváltozó-modell” (state variable model) terminusát pontosítva. A modell-osztály egy kevésbé absztrakt, közös tulajdonságára utalva a továbbiakban az „ i -állapot-eloszlás modell” szinonímájaként a „tömeg-kölcsönhatás modell” (mass-interaction model) kifejezést is használom.

Ha egynél több diszkrét i -állapot-változó alapján teszünk különbséget az egyedek között (ez a helyzet pl. akkor, ha a faji hovatartozás figyelembevételével mellett diszkrét korcsoportokat is megkülönböztetünk), akkor az i -állapot-tér többdimenziós és mindegyik i -állapot-változó tengelye mentén diszkrét. A p -állapotot ekkor többdimenziós abundanciaeloszlások reprezentálják - a faj-korcsoport rendszerben pl. egy 2D mátrix-eloszlás. Ez a modell analitikus kezelhetősége szempontjából nagyon nagy praktikus különbséget jelent, mert a p -állapotváltozók száma (a p -állapot-tér dimenzionalitása) a lehetséges i -állapotok (példánkban a faj-korcsoportok) számával azonos, de a modell továbbra is közönséges differenciálegyenletrendszerként formalizálható. Ha ellenben akár egyetlen i -állapot-változó folytonos (pl. az életkort nem diszkrét korcsoportokban, hanem folytonos időben mérjük), akkor az i -állapot-tér is folytonos az adott dimenzióban, vagyis a p -állapot-tér végtelen dimenziós. Ilyen tömeg-kölcsönhatási problémák modellezésének matematikai eszközei a parciális differenciálegyenlet-rendszerek.

A klasszikus közelítésmód térbeli kiterjesztései

A populációs kölcsönhatások térbeli allokáltságának figyelembevétele a klasszikus tömeg-kölcsönhatási modellek irreális 1)-3) feltevései közül legalább egynek a feloldását mindenképpen lehetővé teszi: a térbeli populációdinamikai modellek soha nem felelnek meg az ergodicitás-feltevésnek minden téridő-léptékben. A legáltalánosabb értelemben ez azt jelenti, hogy az uniform térbeli abundanciaeloszlást létrehozó teljes keveredés szabadságát térbeli kényszerek korlátozzák. Hogy ez milyen konkrét struktúrákban, milyen mechanizmusok révén történik, a modellező szándékától, ill. módszertani korlátoktól függ. A legkézenfekvőbb lehetőség valamely klasszikus, nem térbeli tömeg-kölcsönhatási (pl. Lotka-Volterra típusú) modell kiterjesztése oly módon, hogy a térbeli pozíciót a dinamikailag releváns *i*-állapotok közé soroljuk. Erre gyakorlatilag kétféle lehetőségünk van: vagy folytonos térbeli koordinátákkal (ezek mindegyike egy-egy folytonos *i*-állapot-változó), vagy egy diszkrét lokalitás-azonosító indexváltozó (pl. habitat-foltok, lokális izolátumok listája) bevezetésével; utóbbi esetben egyetlen diszkrét *i*-állapot-változó szolgál a térbeli pozíció azonosítására. A folytonos esetben parciális differenciálegyenletrendszereket használó *reakció-diffúziós* (Okubo, 1980; Murray, 1989), a diszkrét esetben pedig közönséges differencia- vagy differenciálegyenletekkel megfogalmazható *élőhelyfolt-abundancia* (patch-abundance) modellekhez (Levin, 1974, 1976, 1978; DeAngelis et al., 1979; Scheuring és mtsai, 1993) jutunk. Mindkét modelltípus tömeg-kölcsönhatás rendszer, mert a dinamikai hatások továbbra is a populációk denzitásaitól függenek, és közvetlenül azokra is irányulnak. Fontos különbség viszont a klasszikus modellekhez képest, hogy minden dinamikai esemény explicit módon lokálisan értelmezett: bár a kölcsönhatások mechanizmusa adott lokalitáson belül azonos a klasszikus modellekben feltételezettel, tehát megfelelően kis térléptékben érvényes az abundancia-, az uniformitás- és az ergodicitás-feltevés, a regionális léptékű eseményeket (pl. a migrációt) térbeli kényszerek terelik. A reakció-diffúziós modellek és a folt-abundancia modellek a **térben explicit tömeg-kölcsönhatási modellek** osztályát alkotják.

Elméleti és alkalmazási szempontból egyaránt fontos modell-osztály a **térben implicit tömeg-kölcsönhatási modellek** csoportja. Ezekben a topográfiai pozíció semmilyen explicit formában nem szerepel a dinamikailag releváns *i*-állapot-változók között, de implicit módon mégis feltesszük, hogy a biotóp térben strukturált, és ez a rezidens populációk dinamikájára hatással van. Ebbe az osztályba is két fontos modelltípus tartozik: a *metapopulációs (folt-foglaltsági - patch-occupancy)* rendszerek és az *aggregált kölcsönhatások* modelljei. Előbbiek alapfeltevése, hogy a biotóp (egy vagy több populáció közös élőhelye) nagyszámú, hasonló méretű és ökológiai adottságú foltból áll; a foltokon kihalási- és betelepülési események váltogatják egymást. A lokális (foltokon belüli) biotikus

állapotok reprezentációja sematizált: a legegyszerűbb esetben egy populáció jelenléte és hiánya az a két lokális állapot, amit a modell figyelembe vesz; a vizsgálandó folyamat ezek relatív gyakoriságának időbeli alakulása lényegében két paraméter: a lokális kihalási ráta és a kolonizációs együttható függvényében (Levins, 1969). Bonyolultabb metapopulációs rendszerekben a lokális abundancia-állapotok száma lehet valamivel több (pl.: nincs, kevés van, sok van), egy faj helyett több, kölcsönhatásban álló faj vehető figyelembe (ekkor a folt-állapotok az egyes fajok lehetséges lokális abundancia-állapotainak kombinációiként állíthatók elő), és a folt-állapotok közötti átmenetek differenciál- (vagy differencia-) egyenleteiben sok különböző paraméter jelenhet meg, ami a lokális dinamika és a kolonizációs események részletesebb reprezentációját teszi lehetővé (Hanski, 1991, 1994; Hanski és Gyllenberg, 1993).

A metapopulációs modellek tömeg-kölcsönhatás rendszerek, a klasszikus populációdinamikai modellekhez képest azzal a lényegi különbséggel, hogy az *i*-állapotok nem az egyedeket, hanem a biotóp-foltokat jellemzik. Jellemző metapopulációs *i*-állapot-változók pl. a lokális fajkombinációk, az élőhely-foltok „életkora” (az utolsó kihalási esemény óta eltelt idő), stb. A lokális élőhelyek szerepe analóg az egyedekével a klasszikus keretben; a teljes folt-rendszer a populációnak feleltethető meg. Az analógia olyan szoros, hogy a folt-foglaltsági modellek prototípusa (Levins, 1969) pl. matematikailag tökéletesen izomorf a logisztikus populációnövekedés Pearl-Verhulst modelljével. Ebből következik, hogy az egyes élőhely-foltok egyedi sorsa irreleváns és nem is követhető a metapopulációs rendszerekben.

Az *aggregált populációs kölcsönhatások* modelljei a metapopulációs közelítésmódtól nagyon különböző formában, de szintén explicit térbeli referencia nélkül alkalmasak a térbeli inhomogenitások dinamikai hatásának vizsgálatára. A modelles család legrégebbi, közismert tagja a gazda-parazitoid kölcsönhatások dinamikáját leíró Nicholson-Bailey modell (Nicholson és Bailey, 1935; ld. még pl.: Begon és mtsai, 1986). Az aggregált kölcsönhatás modellekben a biotóp térbeli struktúrája még kevésbé specifikált, mint a metapopulációs rendszerekben. Itt még azt sem tesszük fel, hogy az élőhely foltos szerkezetű, csupán annyit kötünk ki, hogy a *biotikus kölcsönhatások* inhomogén eloszlásúak, azaz pl. két faj egyedei között a kölcsönhatás valószínűsége lokálisan nem feltétlenül arányos a denzitásaik regionális átlagainak szorzatával. A kölcsönhatások ilyen inhomogén eloszlása sokféle heterogén, de akár teljesen uniform környezetben is kialakulhat többféle denzitásfüggő mechanizmus, pl. a gazda lokális denzitásától függő, nemlineáris parazitoid funkcionális válasz eredményeképpen.

Az az ötlet, hogy a Nicholson-Bailey modellben a kölcsönhatások Poisson-eloszlását specifikáló tagok könnyen kicserélhetők más, aggregált eloszlások behelyettesítésével, eredetileg Bailey és mtsai (1962), valamint Griffiths és Holling (1969) nevéhez fűződik. Az ötlet nyomán később térben kvázi-explicit modellek szerteágazó családja született (pl. Hassell és May, 1973, 1974), amelyekben a kölcsönható populációk relatív térbeli eloszlásait variálva vizsgálták a rendszer stabilitását. A legegyszerűbb - és legelegánsabb - térben implicit módosítás May (1978) eredménye, aki egyszerűen kicserélte a klasszikus modell Poisson-tagját az aggregáltság mértékét egyetlen paraméterrel jellemző negatív binomiális eloszlás analóg tagjára, és megmutatta, hogy a kölcsönhatások kellő mértékű aggregáltsága stabilizálja a klasszikus modellben instabil gazda-parazitoid rendszert. Shorrocks és mtsai. (1979), Atkinson és Shorrocks (1981), valamint Ives (1988, 1991) az ötletet kompetíciós modellekben is alkalmazták. Hassell (1978) immár klasszikusnak számító és Godfray (1994) újabb monográfiája a Nicholson-Bailey modell térbeli és nem-térbeli kiterjesztéseinek bő választékával, terep- és laboratóriumi példákkal, valamint további szakirodalmi referenciákkal szolgál.

Objektum-kölcsönhatás rendszerek: szomszédság-modellek

A térbeli és nem-térbeli tömeg-kölcsönhatás modellek egyaránt megfelelnek a klasszikus populációdinamika alapvető posztulátumai közül kettőnek: az abundancia- és az uniformitás-feltevésnek. A térbeli kényszerek figyelembevétele a klasszikus keretben csak a harmadik posztulátum (az ergodicitás-feltevés) rovására történhetett, mert a tömegesség és az *i*-állapotokon belüli uniformitás a modellek determinisztikus-analitikus matematikai alakjától elválaszthatatlan követelmények - bármelyik sérül, differenciál- (vagy differencia-) egyenletek már nem alkalmasak az adott rendszer vizsgálatára. A populációdinamikai modellek tehát csak akkor tehetők biológiai értelemben realiztikusabbá, ha lemondunk a zárt matematikai formáról. Ennek fejében viszont vizsgálat tárgyává tehetők olyan alapvető biológiai tulajdonságok dinamikai következményei is egy-egy populációs modell kapcsán, mint az egyedek véges száma, véges (nem pontszerű) kiterjedése, *i*-állapotaik sokfélesége, kölcsönhatásaik "test-a-testhez" jellege és ebből következő lokalizáltsága, valamint sztochaszticitása. *Objektum-kölcsönhatás modelleknek* azokat a - nagyrészt számítógépes szimulációs - rendszereket nevezzük, amelyek ezeket a sajátságokat legalább részben figyelembe veszik.

Az egyedek közötti kölcsönhatások lokális jellege miatt az egyedi állapotok (*i*-állapotok) lokális aspektusa dinamikai értelemben is lényeges szerepet játszhat, különösen kis térléptékű modellekben. A tömeg-kölcsönhatási modellek ezt az

aspektust az említett módszerbeli kötöttségek miatt nem vehetik figyelembe - bennük egyetlen térbeli elemhez mindig (végtelenül) sok egyed tartozik. A legegyszerűsített esetben ez a nem-térbeli modellek esetében látható, de a foltmodellekre és a diffúziós modellekre is mindig igaz valamely térléptéknél. Ha a térbeli pozíció dinamikailag fontos az egyedi testméret-tartományhoz közeli léptékekben is, akkor taxonómiai, genetikai, fiziológiai és korcsoport-identitásuk azonossága alapján sem sorolhatók közös *i*-állapotba az egyedek: a térbeli pozíció is *i*-állapot-változó, amely mentén akár minden egyed külön *i*-állapotot foglalhat el. Vagyis nincsenek dinamikai szempontból homogén, abundáns egyed-csoportok, melyek a kölcsönhatás alapegységeiként használhatók. Ellenkezőleg, a populáció *i*-állapot felosztása az egyedi szint közelében - de nem feltétlenül éppen ott - érhet csak véget. A legszélsőséges esetben a kölcsönhatás elemi objektuma valóban maga az egyed, ekkor az *i*-állapotok száma megegyezik a teljes egyedyszámmal. Máskor viszont a kölcsönható elem lehet egyedek egy kisebb csoportja, amilyen pl. egy fészekalj, egy kisebb kolónia vagy egy fücsomó - a lényeg az, hogy a kölcsönható elem minden esetben diszkrét objektum, és nem abundancia. Az *i*-állapot-eloszlási modellek nyilvánvalóan alkalmatlanok ilyen szituációk dinamikai leírására, mert a tömeg-kölcsönhatási formalizmus mögött álló statisztikai alapelvek súlyosan sérülnek, jórészt a kölcsönhatásban álló objektumok egyedisége miatt. A kölcsönhatások szabályait az egyedi objektumok szintjén definiáljuk, nem a homogén egyedcsoportok denzitásai (*p*-állapotai) között. Vagyis a dinamikai hatások csak az *i*-állapotok szintjén érvényesülnek: onnan indulnak és ott is realizálódnak.

Az *i*-állapotokra vonatkozó kölcsönhatási szabályokat Caswell és John (1992) *kényszer-függvényeknek* (constraint functions), az *i*-állapotok populációszintű reprezentációját (*p*-állapotát) adott környezeti kontextusban *i*-állapot-konfigurációnak (*i*-state configuration) nevezi (ld. még: Maley és Caswell, 1993). Valamely rendszer *i*-állapot-konfigurációja az egyedi objektumok és a hozzájuk rendelt *i*-állapotok listája, ill. a lista bármilyen egyenértékű megjelenítése. *i*-állapot-konfiguráció pl. egy ponttérkép, amely az egyedek térbeli pozíciója mellett azok minden más releváns *i*-állapot-értékét (pl. faji identitását, életkorát, méretét, nemét stb.) is feltünteti.

Az *i*-állapot-konfiguráció típusú *p*-állapot nyilvánvalóan informatívabb, mint ugyanannak a szituációnak az *i*-állapot-eloszlása, amennyiben a figyelembevett *i*-állapotok száma az előbbiben nagyobb. Adott *i*-állapot-konfiguráció alapján mindig lehetséges *i*-állapot-eloszlásokat előállítani, egyszerűen elhanyagolva egy vagy több *i*-állapot-változót, és a csak ezekben különböző objektumokat egy csoportba vonva. Az ellenkező irányú műveletet

azonban nem lehet végrehajtani külső információ nélkül. A fenti példánál maradva: az egyedek térbeli koordinátáinak elhagyásával egy érvényes *i*-állapot-eloszláshoz jutunk, melyben a faj, a kor, a méret és a nem alapján csoportosítjuk az egyedeket és megadjuk a csoportok egyedszámait, de elveszítjük a térbeli információt, tehát az *i*-állapot-konfiguráció nem reprodukálható a térbeli kordinátaértékek nélkül.

A kényszer-függvény minden esetben az *i*-állapot-konfigurációk időbeli transzformációját specifikáló szabályokat adja meg. Maga a függvény determinisztikus vagy sztochasztikus, argumentuma az *i*-állapot-változók bármely kombinációja lehet, és az egyedi objektumok szintjén működik. Caswell és John (1992) az ilyen dinamikus rendszereket *i-állapot-konfiguráció modelleknek* nevezi, kiterjesztve Huston és mtsai. (1988) kevésbé általános “egyed-alapú modell” fogalmát. Az “*i*-állapot-konfiguráció modell” intuitívabb szinonímájaként javaslom az “objektum-kölcsönhatás modell” kifejezést.

Ha a kényszer-függvény argumentuma tartalmazza a térbeli pozíciót is, akkor az objektum-kölcsönhatás modell térben explicit; ha ezen kívül igaz az is, hogy a (topográfiai) térbeli távolság határozza meg a kölcsönhatás erősségét két objektum között, akkor a kérdéses rendszer egy *szomszédság-modell* (neighbourhood model). Vagyis az objektum-kölcsönhatás modellek nem mind térben explicitek, utóbbiak pedig nem feltétlenül szomszédság-modellek. Mindenesetre a térbeli közelség fontosságát mutatja az ökológiai kölcsönhatások modellezésében az a tény, hogy az objektum-kölcsönhatás rendszerek szinte kivétel nélkül a szomszédság-modellek speciális csoportjába tartoznak. Módszertani alapon a populációdinamika szomszédság-modelljei az alábbi négy osztályba sorolhatók (Czárán, 1998):

- 1) sejtautomaták (cellular automata, CA)
- 2) kölcsönható részecskerendszerek (interacting particle systems, IPS)
- 3) mozaikos térfelosztás-modellek (tessellation models, TM)
- 4) távolság-modellek (distance models, DM)

Ez a felosztás a szomszédság meghatározásának módjában, valamint a kölcsönhatási szabályok természetében mutatkozó különbségekre épül. A 2. ábra a leggyakoribb szomszédság-definíciókra mutat példákat (Czárán és Bartha, 1992).

Az objektum-kölcsönhatás modellek analitikus vizsgálatának a lehetőségei erősen korlátozottak, elsősorban magas, de véges dimenzionalitásuk miatt, amely a kölcsönhatásban álló objektumok számával egyezik meg. Tér-idő-dinamikájuk felderítésének ezért szinte kizárólagos eszköze a számítógépes szimuláció. Adott rendszer térbeli kiterjedésére és struktúrájára vonatkozó korlátozó feltevések

bevezetésével a dimenziószám csökkenthető, ezáltal bizonyos közelítő, analitikus vagy fél-analitikus módszerek használhatók. Az abundancia-, az uniformitás- és az ergodicitás-feltevés “feltámasztásával” pl. sok objektum-kölcsönhatás rendszer tömeg-kölcsönhatás jellegű közelítése, ún. “mean-field” változata (ld. pl. Durrett és Levin, 1994a) vezethető le a kölcsönható objektumok lokális, egyedi viselkedéséből. Az így nyert modellek nagy előnye, hogy minden alapfeltevésük explicit, de természetesen éppen a lokális, valószínűségi módon kialakuló szomszédság-szerkezetek dinamikai hatása sikkad el bennük. E tekintetben kompromisszumos megoldást kínálnak az ún. “configuration-field” közelítések (Czárán, 1998), amelyek az ergodicitás-feltevést nem helyezik vissza a korlátozó posztulátumok közé: az egyes objektumokra (pl. egyedekre) véges méretű szomszédságok konfiguráció-*eloszlása*, és nem az eloszlás *átlaga* hat. Az így kapott modell változószáma (dimenzionalitása) nagyobb, mint a vonatkozó mean-field közelítésé, ezért analitikusan általában nem, de numerikusan (pl. nemlineáris Markov-mátrixegyenlet iterálásával) kezelhetők.

Kölcsönható részecske-rendszerek és sejtautomaták

A sejtautomaták a kölcsönható részecske-rendszerek egy speciális esetének tekinthetők, érdemes tehát a két modell típus jellemzését összekapcsolni, a modellosztályra jellemző általános sajátságok és a sejtautomatákra vonatkozó specifikumok kiemelésével.

Minden IPS-modell alapobjektumai diszkrét elemek, amelyek között a kölcsönhatások topológiailag egy gráf-szerkezettel jellemezhetők: két elem kölcsönhatásban áll egymással, ha a *konnektivitási gráf* egyik éle összeköti őket. A sejtautomaták szabályos rácsszerkezetben elrendezett elemei között a kölcsönhatások a térbeli szomszédsági viszonyoktól függenek; általános esetben ilyen megkötés nincs, egy IPS-modell konnektivitási gráfja tetszőleges éleket tartalmazhat. A szomszédság geometriája a sejtautomaták esetében is modellfüggő, de adott modellen belül minden elemre azonos: a konnektivitási gráf szabályos. Az elemek néhány (általában kevés) diszkrét állapot egyikében lehetnek; diszkrét időpontokban állapotot válthatnak saját korábbi állapotuk és a velük kölcsönhatásban álló elemek állapota függvényében. A sejtautomaták esetében az állapotváltás determinisztikus módon, az egész rácspan szimultán történik; általános esetben az egyes elemeken az állapotfrissítés sztochasztikus átmeneti szabályok szerint és aszinkron módon (rácspontonként különböző időpontokban) is végbemehet.

A sejtautomaták, ill. az IPS modellek tehát térbeli kölcsönhatásban álló elemek alkotta komplex rendszerek dinamikájának a vizsgálatára alkalmasak - a növényi és állati populációk, ill. ezek társulásai alkalmasint ilyeneknek tekinthetők. A populációdinamikai alkalmazásokban a kölcsönható elemek mindig helyek, valamilyen biológiai minősítéssel (ami lehet pl. a helyet elfoglaló faj vagy fajkombináció). A helyek biotikus állapotai és az átmeneteket definiáló kényszerfüggvények általában egyszerűek ugyan, ám a rendszer kollektív dinamikája olykor ennek ellenére is megdöbbentően bonyolult lehet. Emergens populáció- vagy társulás-szintű tulajdonságok (Hogeweg, 1988), pl. statikus vagy dinamikus téridőbeli mintázatok (álló-, haladó- vagy spirálhullámok), önhasonló fraktálszerkezetek alakulhatnak ki nagyon egyszerű nemlineáris lokális transzformációs szabályok révén. Ezek a közepes (a lokális és - a modell szempontjából - globális közötti) léptékben mutatkozó, bonyolult mintázatok a determinisztikus sejtautomatákra és sztochasztikus IPS-modellekre egyaránt jellemzők, akár valós fizikai, kémiai vagy biológiai objektumok dinamikus modelljeiről, akár ún. *metaforikus* modellekről van szó, amelyek valamely fizikai vagy biológiai elvet hivatottak illusztrálni, konkrét objektumra (a "való világra") történő hivatkozás nélkül.

A sztochasztikus IPS modellekben a konfigurációs entrópia csökkenésének, vagyis a mezo-léptékű mintázatok kialakulásának termodinamikai feltétele az, hogy a sejtek közötti kölcsönhatás *disszipatív*, tehát a lokális állapotátmeneti függvény (updating rule) nemlineáris jellegű legyen. Ez szükséges, de természetesen nem elégséges feltétele annak, hogy az IPS önszervező struktúrákat hozzon létre. A kölcsönhatást leíró átmeneti szabályok nemlineáris jellege nem olyan szembetűnő itt, mint a tömeg-kölcsönhatás modellek esetében, mert az kölcsönhatásokat nem algebrai formában definiáljuk. Megjegyzendő, hogy a átmeneti szabályok nemlinearitása nem feltétele a rendezett téridő-struktúrák megjelenésének a determinisztikus sejtautomaták esetében, mert azok konfigurációs entrópiáját nem növeli a kölcsönhatások valószínűségi jellege; nincs szükség az entrópia-növelő sztochasztikus keveredés kompenzálására "energia"-disszipálás révén.

A kölcsönható részecskerendszerek olykor meglepő hűséggel képesek megjeleníteni természeti vagy mesterséges entitások téridőbeli viselkedését, legalább kvalitatív jelleggel. Az IPS-modellek sok intraindividuális biológiai diszciplína esetében metaforikusak a fenti értelemben, mert lokális kölcsönhatási szabályaik semmiféle valós genetikai vagy fiziológiai mechanizmusnak nem feleltethetők meg. Ez feltétlenül igaz az "önreprodukáló" sejtautomatákra (Wolfram, 1986), de nagyrészt ilyenek pl. az embrionális fejlődés sejtautomata-

modelljei (pl. Ermentrout és Edelstein-Keshet, 1993) is. A populáció- és társulásdinamikai alkalmazások ebben az értelemben *nem* metaforikusak: lokális állapot-transzformációs szabályaik a “valós” kölcsönhatásokat szimulálják, természetesen mindig többé-kevésbé sematizált módon. Az ökológiában alkalmazott IPS-modellek spektruma a baktériumkolóniák növekedésének sebességét és geometriáját különböző abiotikus környezetekben leíró sejtautomatáktól (Ben-Jacob és mtsai., 1994a, 1994b) a szesszilis tengeri gerinctelen állat- (Karlson és Jackson, 1981; Karlson és Buss, 1984; Karlson, 1984) vagy szárazföldi növénytársulások (van Tongeren és Prentice, 1986; Crawley és May, 1987; Inghe, 1989; Czárán és Bartha, 1989; Auld és Coote, 1990; Palmer, 1992; Perry és Gonzalez-Andujar, 1993) kompetíciós-mintázati dinamikáján, illetve térben explicit gazda-parazitoid (Comins és mtsai., 1992) vagy préda-predátor (DeRoos és mtsai., 1991; Wilson és mtsai., 1993) kölcsönhatásokon át a nagyobb téridő-léptékű metapopulációs és táj-szintű (MacKay and Jan, 1984; von Niessen and Blumen, 1986; Green, 1989; Caswell & Etter, 1993; Liu, 1993; Wissel and Jeltsch, 1993; Dytham, 1994, 1995; Jeltsch et al., 1996) modellekig ível.

Mozaik térfelosztás-modellek

A sejtautomaták és a kölcsönható részecske-rendszerek a térbeli pozícióra vonatkozó információt mindig erősen sematizált formában veszik figyelembe: a topográfiai teret diszkretizálják, és a legtöbb esetben kristályrács-szerű topológiát kényszerítenek rá. Ennek óriási módszertani előnye, hogy minden helyet topológiai értelemben azonos szomszédság vesz körül, így a rendszer viselkedését könnyű szimulálni, és viszonylag könnyű analitikusan közelíteni mean-field, ill. configuration-field módszerekkel. Ugyanakkor viszont lehetetlenné teszi a szomszédsági relációk dinamikai hatásainak vizsgálatát olyan térbeli léptékeknél, ahol a szomszédos egyedek pontos topográfiai pozíciója a fokális egyed túlélése, ill. szaporodása szempontjából fontos lehet. Taktikai jellegű, tehát konkrét terep- vagy laboratóriumi szituációk prediktív leírására törekvő modellek esetében a térbeli viszonyok pontos leképezése ezért gyakran nem kerülhető meg. Fokozott mértékben áll mindez szesszilis (pl. teresztris növényi) populációk ill. társulások kis téridő-léptékű dinamikus modelljeire, ha azokban a kölcsönhatások erőssége nagyon erősen nemlineáris függvénye a kölcsönhatásban álló egyedek távolságának, és a térbeli mintázatok a gyenge keveredés miatt viszonylag hosszú ideig - olykor generációkon át - konzerválódhatnak. A sztochasztikus módon kialakult, majd „befagyott” lokális konfigurációk ilyen rendszerekben hosszabb távon befolyásolhatják valamely lokalitást, ill. közvetve akár nagyobb terület

mintázat- és egyedszám-dinamikáját is. Két, egymástól nagyon különböző elvi konstrukció alkalmas a topográfiai kényszerek folytonos térbeli megjelenítésére és dinamikai következményeik vizsgálatára; ezek a konstrukciók a mozaik térfelosztásos („parkettázási”) és a távolság-modellek két osztályát definiálják.

A „mozaik térfelosztás” („parkettázás”: tessellation) absztrakt geometriai fogalom, amit azonban az utóbbi évtizedben szinte minden természet- és jónéhány társadalomtudományi diszciplínában alkalmaztak már. Lényegében minden esetben a folytonos tér egyes szakaszainak diszkrét, térben allokált objektumokhoz rendeléséről van szó, bár a diszkrét objektumok kijelölése és a hozzárendelés is sokféle módon történhet. A legegyszerűbb eset az, amikor a térbeli koordinátáikkal specifikált, pontszerű egyedek mindegyikéhez a síknak azon szakaszát rendeljük, amelynek pontjai az adott egyedhez vannak a legközelebb topográfiai (euklideszi) értelemben. Ily módon a sík egy osztályozását kapjuk, amelyben az egyes mozaik-elemeket a szomszédos pontokat összekötő szakaszok felezőmerőlegesei határolják (3. ábra). Ezt a mozaikos tér- (itt: sík-) felosztást *Dirichelet-parkettázásnak*, a kialakult osztályozás képét pedig egyszerű *Voronoi-diagrammnak* vagy *Voronoi-mozaiknak* nevezzük (formálisabb definíciót adnak: Upton és Fingleton, 1985; Okabe és mtsai, 1992, 1994). Ugyanezt a Voronoi-diagrammot kapjuk az ún. *szimultán izotróp növekedési folyamat* eredményeképpen, ha feltesszük, hogy pontszerű propagulumokat (pl. növényi magvakat) helyezünk ki a síkban, s azok időben szimultán, térben izotróp módon, azonos sebességgel növekedésnek indulnak. A növekedés kezdetén az egyedek kör alakú területeket foglalnak el, később azonban a növekedés megáll ott és akkor, ahol és amikor két (vagy több) növekvő egyed érintkezésbe kerül egymással. Elegendő idő elteltével az egyedek a kiindulási propagulumeloszláshoz rendelt egyszerű Voronoi-diagramm poligonjait foglalják el. A szomszédosági relációk kizárólag a propagulumok kezdeti pozíciói által meghatározottak: semmilyen *a priori*, önkényes kritérium nem szabja meg a szomszédok számát, az egyedi „territóriumok” méretét és alakját. Megmutatható, hogy random propagulummintázat esetén a szomszédok várható száma 6, de ettől a konkrét mintázat függvényében jelentős eltérések mutatkozhatnak.

A fentiekből nyilvánvaló, hogy az ökológus a Voronoi-diagrammokat elsősorban területfoglalásos, kompetitív szituációk modellezésében használhatja, annak feltevésével, hogy az egyedek nem, ill. csak korlátozott mértékben képesek helyváltogatásra. Mindez többé-kevésbé teljesül a szárazföldi növénypopulációk és -társulások, benthális állatközösségek nagy részére, de bizonyos megkötésekkel általánosítható pl. territoriális madárpopulációkra is. Az egyszerű Voronoi-mozaik modellt korai, mezőgazdasági szempontok által motivált növényökológiai alkalmazásai óta (Mead, 1966, 1967, 1971) sikerrel használják állományok

performanciájának (pl.: biomasszagyapodás, reprodukív siker, halálozási ráta) becslésére (pl.: Fischer és Miles, 1973; Mack és Harper, 1977; Liddle és mtsai, 1982; Kenkel és mtsai, 1988; Aguilera és Lauenroth, 1993) az állomány egyedmintázatához rendelhető Voronoi-poligonok méret- és alakparamétereinek eloszlásai alapján. Mithen és mtsai (1984) szintén az egyszerű Voronoi-mozaik modell alapján vezették le az önritkulási szabály egy lokális változatát. Ezek az alkalmazások valójában nem dinamikusak abban az értelemben, hogy csak egyetlen időpontbeli mintázati állapot és egy későbbi abundancia-állapot, ill. demográfiai performancia között keresnek összefüggést statisztikai módszerekkel. Minden értelemben dinamikus, de még mindig az egyszerű Voronoi-diagrammot alkalmazó modell viszont Tanemura és Hasegawa (1980) territórium-beállítási szimulációja, amely jó közelítéssel állította elő egy bölcsőszájú sügér faj territórium-mintázatát random kezdőmintázatból, az egyedi pozícióknak a megfelelő Voronoi-poligonok centroidja felé történő szukcesszív eltolásaival.

Az egyszerű Voronoi-mozaik modellek alapvetően egyfajosak, sőt a fajon belül feltételezik - a térbeli pozíciótól eltekintve - minden *i*-állapot azonosságát minden egyedre. A modell-osztály többfajos kiterjesztésének kézenfekvő módja a poligonok határait kijelölő távolságmértéket, illetve pl. a szimultán izotróp növekedési folyamatban a növekedés kezdetének időpontját és/vagy sebességét fajtól függő módon súlyozni (Czárán, 1998). Így lehetővé válik realisztikusabb többfajos, aszinkron mintázatképződési folyamatok szimulációja, esetleg a szimulált mintázatok terep- vagy laboratóriumi adatokkal történő összevetése. A súlyozott Voronoi-diagrammok ökológiai alkalmazása - vélhetőleg elsősorban a módszer algoritmikus bonyolultsága miatt - egyelőre várat magára, pedig az ehhez szükséges legfontosabb algoritmusok már elérhetők (Okabe és mtsai, 1992).

Távolság-modellek

A parkettázási modellek részben arra a feltevésre épülnek, hogy a topográfiai tér, és azzal együtt minden térben allokált forrás felosztása osztályozás-jellegű, azaz a térnek minden egyes pontja a forrásaival együtt egy és csak egy egyed számára elérhető. Ez egyrészt azt jelenti, hogy az egyedsűrűség mindenütt elegendően nagy: a tér teljesen kitöltött; másrészt azt, hogy a kölcsönhatás kizáró jellegű: az egyedi „érdekszférák” nem fedődnek át. Egyes territoriális állatok esetében ezek a feltevések jó közelítéssel igazak, de pl. a legtöbb növénytársulásban előfordulhatnak kitöltetlen térszakaszok, ill. a szomszédos egyedek gyökérzete vagy lombkoronája olykor szinte szétválaszthatatlanul összefonódhat. Bár a korábban idézett experimentális eredmények többsége azt mutatja, hogy egyes esetekben a Voronoi-modell feltevéseitől való eltérések

ellenére a performancia variációjának nagy része jól magyarázható a Voronoi-poligonok paramétereivel szaturált állományokban, ezt a modell-típust semmiképpen nem lehet pl. kis egyedsűrűségű szituációk vizsgálatára használni. Problémákat okozhat az is, hogy a mozaik térfelosztás szabályai szerint egyes növényegyedek „territórium” extrém mértékben elnyújtott alakú vagy erősen excentrikus lehet a szomszédság mintázatának függvényében, amit az adott növényfaj egyedei esetleg anatómiailag képtelenek lennének megvalósítani: a növények geometriai plaszticitása véges.

A Voronoi-modellek ezen korlátaitól jórészt mentes az a modell-osztály, amelyben a kölcsönhatás erőssége két egyed között közvetlenül és explicit módon függ a topográfiai távolságtól. A *távolság-modellek* alapvetően három típusba sorolhatók a szomszédság-definícióik szerint, azaz attól függően, hogy milyen formában veszik figyelembe a kölcsönhatás távolságfüggését. A *rögzített sugarú szomszédság* (fixed radius neighbourhood; FRN) modellek a fokális egyed körül adott (fajtól, korcsoporttól vagy bármely más *i*-állapot-változótól függő) sugarú körben található minden egyedet a szomszédsághoz tartozónak tekintenek. A fokális egyed performanciája (általában: túlélési és/vagy reprodukciós esélye) a szomszédság összetételének - az ott található egyedek számának, faji hovatartozásának, életkorának stb. - a függvénye. Pacala és Silander (1985), majd Pacala (1986a, b; 1987) publikálta ebben a modell-típusban a legrészletesebb, terepkísérleti eredményeken alapuló szimulációkat és - részben - a szimulációk analitikusan kezelhető mean-field közelítéseit. A modellek egy- és többfajos, egy- és többkorcsoportos változatban is léteznek.

A mozaik térfelosztásos modellekhez hasonlóan az FRN modellek is alkalmasak konkrét terep- vagy kísérleti adatokkal történő paraméterezésre: a túlélési valószínűségek és a fekunditások lokális denzitásfüggése pl. egyéves növényfajokra az állomány ponttérképe alapján egyetlen generáció alatt, nagyon egyszerűen mérhető, az összefüggés pedig regressziós módszerekkel kvantifikálható. Pacala és Silander (1985) *Arabidopsis*-adatai pl. jó közelítéssel exponenciális fekunditás-csökkenést jósolnak a lokális (szomszédságon belüli) denzitás növekedésével (4. ábra). Elvileg hasonló prediktor-függvények állíthatók elő többfajos esetben is, de a módszer ilyen kiterjesztésének gyakorlati korlátja, hogy minden újabb faj növeli a prediktor-függvények dimenziószámát, ezért a probléma 2-3 populációnál nagyobb rendszerekben gyakorlatilag kezelhetetlen.

Az FRN modellekben az egyed-egyed kölcsönhatások intenzitása a távolsággal lépcsőfüggvény szerint változik: a szomszédság sugarán belüli egyedek hatása a konkrét távolságtól független, a szomszédsági sugáron kívülieké pedig nulla. Elvileg ezt nem szükségszerű kikötni, de minden, a konkrét térbeli

konstelláció részleteit figyelembe vevő feltevés sokat ront a helyzeten analitikus, numerikus és praktikus kezelhetőség szempontjából egyaránt. A probléma mélyebb oka itt is az, hogy az *i*-állapotok számának növelése a prediktor-függvények dimenzionalitását növeli.

Sem a fajok száma, sem a konkrét térbeli elrendezés figyelembevétele nem limitálja viszont ilyen mértékben a „befolyási övezet” (zone of influence: ZOI) modellek alkalmazhatóságát (Hara, 1988). A ZOI-modellezés módszerének alapja, hogy a fokális egyedre a szomszédos egyedek hatását külön-külön számítjuk, majd azok együttes nettó hatását az egyedi hatásokból az adott helyzetre definiált kollíziós szabály alkalmazásával vezetjük le. Az egyedi hatások természetesen távolságfüggők, erősségük rendszerint monoton csökken a távolsággal. A modelltípus neve a távolságfüggés konkrét módjára utal: feltesszük, hogy minden egyed faji, korcsoportbeli stb. hovatartozásától függő sugarú körben („befolyási övezetben”) képes a környezetének valamely releváns tulajdonságát - pl. egy fontos forrástényező mennyiségét - megváltoztatni. Két egyed között kölcsönhatás lép fel, ha a befolyási övezeteik átfedődnek; a fokális egyed relatív performanciája (túlélési esélye, fekunditása) saját ZOI-jának relatív lefedettségétől függ, kompetitív esetben pl. a ... ábrán látható, vagy ahhoz hasonló módon. A kollíziós szabály a legegyszerűbb esetben az egyedi hatások függetlenségét írja elő; ekkor az egyedi lefedések által meghatározott performanciák szorzata adja a fokális egyed performanciáját, de más (pl. szinergisztikus) kollíziós szabályok is definiálhatók.

A fenti elvek alapján felépített ZOI-kompetíciós modell (Czárán, 1985) segítségével Czárán és Bartha (1989) egy viszonylag fajszegény ruderális társulás primer szukcesszióját szimulálta. A modell demográfiai és a kölcsönhatási paramétereit részben szakirodalmi adatokkal, részben durva becslésekkel specifikálva a terepen megvalósult és a szimulált egyedszám-trajektóriumok kvalitatív értelemben hasonlóknak mutatkoztak (5. ábra). Ez természetesen nem bizonyítja, de megerősíti azt a sejtésünket, hogy a primer szukcessziós folyamat vizsgált szakaszában a modellben definiált térbeli kompetíciós és lokális diszperziós mechanizmus vezérelte a társulás dinamikáját.

A távolság-modellek harmadik típusa lényegileg a ZOI modellek logikáját követi, de a kölcsönhatásokat már nem közvetlenül az egyedek között definiálja: explicit módon épít arra a tényre, hogy a kompetícióban álló egyedek ténylegesen a lokális környezet megváltoztatásával hatnak egymásra: a biotikus hatást abiotikus környezeti tényezők közvetítik. A fizikai (elektromágneses, gravitációs stb.) mezők analógiájára Wu és mtsai (1985) bevezetik az *ökológiai mező* fogalmát, lényegében a következő gondolatmenet alapján: A tér minden pontjában elvileg

mérhető a milió-változók értéke (pl. a felvehető víz mennyisége, a fotoszintetikusan aktív fény intenzitása, az oldott tápanyagok koncentrációja), amit a jelenlévő egyedek megváltoztatnak (6. ábra). Ezáltal természetesen megváltozik a tér adott szakaszán a többi egyed potenciális performanciája, fajtól, korcsoporttól stb. függően: az egyedek jelenléte módosítja az ökológiai mező szerkezetét, ahogyan egy töltéssel bíró részecske jelenléte is megváltoztatja az elektromágneses mező szerkezetét. Ugyanazon ökológiai mező más-más szerkezetű a különböző fajokhoz (ill. általánosabban: különböző *i*-állapotokhoz) tartozó egyedek számára, ezért célszerű minden szóba jövő fajra (*i*-állapotra) külön kiszámítani a hozzátartozó „ökológiai interferencia-mezőt” az állomány aktuális egyedmintázata alapján (... ábra), és a faj performanciáját ennek alapján jósolni. Az interferencia-mező az adott fajhoz (*i*-állapothoz) tartozó egyedek potenciális performanciájából származtatható (a részleteket ld.: Walker et al., 1989)

Az „ökológiai mező” modellek elsősorban abban különböznek a ZOI modellektől, hogy a kölcsönhatásokat nem a populációdinamikai fenomenológia, hanem a környezeti kényszerfeltételek szintjén jelenítik meg. Ez nyilván a fenomenologikus modelleknél realiztikusabb közelítéseket tenne lehetővé, ha a módszer megfelelően nagy téridő-skálán, viszonylag nagy faj- és egyedszámokkal is működne. Ez egyelőre részben technikai, részben paraméterezési problémák miatt nem lehetséges: a modell túl sok nehezen vagy egyáltalán nem mérhető ökológiai és fiziológiai paramétert használ input adatként, és a jelenleg használatos számítógépeken nagyon nagy a futásideje. Ezért egyelőre inkább a stratégiai modellezésben, elméleti problémák vizsgálatára használható, fiktív paraméterekkel.

Hely-orientált és egyed-orientált modellezés

Módszertani szempontból lényeges a különbség a sejtautomaták és a kölcsönható részecskekerendszerek, valamint a mozaik térfelosztásos és a távolság-modellek között legalább két tekintetben: a) a CA és IPS modellek térben diszkrét, a másik kettő térben folytonos; b) a CA és az IPS modellek igazi kölcsönható objektuma a diszkrét térbeli elem (site) ilyen elemek egy hálózatán belül, a mozaik-térfelosztás modellekben és a távolság-modellekben viszont mindig az egyed áll a kölcsönhatások fókuszában. Ez utóbbi különbség alapvető jelentőségű a modellezés szemléletét tekintve: a sejtautomaták és a kölcsönható részecskekerendszerek esetében az *i*-állapotokat a lokalitáshoz rendeljük, és csak kivételesen azonosítjuk a helyet az ott élő egyeddel. Szigorúan véve tehát a „*részecskekerendszer*” elnevezés itt félrevezető: az IPS modellek ökológiai

alkalmazásai nem részecskék (itt: egyedek) hanem térbeli elemek kölcsönhatásain alapulnak. A sejtautomaták és az IPS modellek *i*-állapot-változói lehetnek olyan tulajdonságok, amelyek semmilyen módon nem alkalmazhatók egyedekre; ilyen lehet pl. a lokális fajkombináció, amely metapopulációs modellek sejtautomataváltozataiban fordul elő. Ha a hely-egyed megfeleltetés történetesen egyértelmű is egy adott időpontban, sok modell típusban előfordul, hogy ez a megfeleltetés is más lesz egyik generációról a másikra. Ilyen eset pl. az, amikor az egyedek helyet változtathatnak; ekkor egyszerre két lokalitás *i*-állapota is megváltozik: azé, ahonnan az egyed indult, és azé, ahová érkezik (pl.: DeRoos és mtsai, 1991). Lehetséges az is, hogy egyetlen egyed egyszerre több lokális elemet elfoglal - ez a helyzet a növények klonális növekedésének sok modelljében (pl. Ford, 1987; Oborny, 1994a, b). Végül soron tehát a hely-egyed megfeleltetés térben és időben egyaránt változó lehet. Mivel a kényszer-függvények a lokalitások *i*-állapotaire vonatkoznak, a sejtautomaták és a kölcsönható részecskerendszerek *hely-alapú* (site-based) szomszédság-modellek.

A mozaik térfelosztásos és a távolság-modellek diszkrét objektumokat (egyedeket) folytonos térbe helyeznek; a kölcsönhatásokat az objektumok, nem a helyek között definiálják. Ebből a szempontból speciális helyzetűek az ökológiai mező-modellek, amennyiben az objektumok közötti kölcsönhatást a folytonos térhez rendelt „interferencia-mezők” közvetítik - utóbbiakat azonban az állomány egyedmintázata generálja. A kényszer-függvényeket minden esetben az egyedi attribútumokkal meghatározott *i*-állapotokon értelmezzük, ezért a mozaik térfelosztásos és a távolság-modellek egyed-alapú (individual-based) szomszédság-modellek.

Hogy adott ökológiai probléma megoldásában a hely- vagy az egyed-orientált modellezés járhat-e több sikerrel, természetesen a probléma jellegétől függ, tehát minden esetben konkrét mérlegelés tárgya. Általános elvként érdemes szem előtt tartani azt, hogy ha a kérdés viszonylag nagy téridő-skálán fogalmazódik meg, akkor a hely-alapú modellek használata kézenfekvőbb. Elméleti jellegű (stratégiai) problémák megoldására azokat a modell-típusokat érdemes használni, amelyek nem igénylik nagyon sok *i*-állapot specifikálását - a sejtautomaták, a kölcsönható részecskerendszerek és a mozaik térfelosztás-modellek pl. ilyenek, de egy- vagy kétfajos esetben nagyon jól használhatók a rögzített sugarú szomszédság-modellek is. Kis téridő-skálájú, konkrét experimentális vagy terep-eredményhez kötődő (taktikai) modellezésre „természetük szerint” legalkalmasabbak a mozaik térfelosztásos, a ZOI és az ökológiai mező-modellek - de persze a többi modell típus taktikai jellegű alkalmazására is van példa bőven.

Alexander Watt intuíciója a szupraindividuális organizáció szerkezeti (mintázati) és dinamikai aspektusainak szoros kapcsolatáról mára modellek és empirikus eredmények sokaságát motiválta nagyon különböző tér- és időskálákon, az efemer mikrohabitatok dinamikájától az evolúciós időléptékű biogeográfiai folyamatokig. A téridő-modellek módszertani értelemben vett diverzitása az empirikus megfigyelések nyomán felmerült elméleti problémák sokszínűségét tükrözi, és a szünbiológia történetileg különálló, de tartalmilag összetartozó kutatási területei között legalább részben járható hidakat ver.

Irodalom

- Aguilera, M.O. and Lauenroth, W.K. 1993. Neighbourhood interactions in a natural population of the perennial bunchgrass *Bouteloua gracilis*. *Oecologia* 94:595-602.
- Atkinson, W.D. and Shorrocks, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50:461-471.
- Auld, B.A. and Coote, B.G. 1990. INVADE: towards the simulation of plant spread. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 30:121-128.
- Bailey, V.A., Nicholson, A.J. and Williams, E.J. 1962. Interaction between hosts and parasites when some host individuals are more difficult to find than others. *Journal of Theoretical Biology* 3:1-18.
- Bartha, S. and Horváth, F. 1987. Application of long transects and information theoretical functions to pattern detection. I. Transects versus isodiametric sampling units. *Abstr. Bot.* 11:9-26.
- Bartha, S., Czárán, T. and Oborny, B. 1995. Spatial constraints masking community assembly rules: A simulation study. *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, 30:471-482.
- Begon, M., Harper, J.L. and Townsend, C.R. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Ben-Jacob, E., Schocet, O., Tenebaum, A., Cohen, I., Czirók, A. and Vicsek, T. 1994a. Generic modelling of cooperative growth patterns in bacterial colonies. *Nature* 368:46-49.
- Ben-Jacob, E., Tenenbaum, A., Schochet, O. and Avidan, O. 1994b. Holotransformations of bacterial colonies and genome cybernetics. *Physica A* 202:1-47.
- Caswell, H. and Etter, R. 1993. Ecological interactions in patchy environments: from patch-occupancy models to cellular automata. In: Levin, S.A. and Steele, J.H. (eds.): *Patch Dynamics*. Springer-Verlag, Budapest.
- Caswell, H. and John, A.M. 1992. From the individual to the population in demographic models. In: DeAngelis, D.L. and Gross, L. (eds.) *Individual-Based Models and Approaches in Ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Comins, H.N., Hassell, M.P. and May, R.M. 1992. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. Anim. Ecology* 61:735-748.

- Crawley, M.J. and May, R.M. 1987. Population dynamics and plant community structure: Competition between annuals and perennials. *J. theor. Biol.* 125:475-489.
- Czárán, T. 1985. A simulation model for generating patterns of sessile populations. *Abstracta Botanica* 8:1-13.
- Czárán, T. 1998. *Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics*. Chapman & Hall, London.
- Czárán, T. and Bartha, S. 1989. The effect of spatial pattern on community dynamics: a comparison of simulated and field data. *Vegetatio* 83:229-239.
- Czárán, T. and Bartha, S. 1992. Spatio-temporal dynamical models of plant populations and communities. *TREE* 7:38-42.
- De Roos, A.M., McCauley, E. and Wilson, W.G. 1991. Mobility versus density limited predator-prey dynamics on different spatial scales. *Proc. Roy. Soc. London B.* 246:117-122.
- De Roos, A.M., McCauley, E. and Wilson, W.G. 1991. Mobility versus density limited predator-prey dynamics on different spatial scales. *Proc. Roy. Soc. London B.* 246:117-122.
- DeAngelis, D.L. and Gross, L. (eds.) 1992. *Individual-Based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall, New York.
- DeAngelis, D.L., Travis, C.C. and Post, W.M. 1979. Persistence and stability in seed-dispersed species in a patchy environment. *Theor. Popul. Biol.* 16:107-125.
- Durrett, R. and Levin, S.A. 1994a. Stochastic spatial models: A user's guide to ecological applications. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 343:329-350.
- Durrett, R. and Levin, S.A. 1994b. The importance of being discrete (and spatial). *Theor. Popul. Biol.* 46:363-394.
- Dytham, C. 1994. Habitat destruction and competitive coexistence: a cellular model. *J. Animal Ecology* 63:490-491.
- Dytham, C. 1995. Competitive coexistence and empty patches in spatially explicit metapopulation models. *J. Animal Ecology* 64:145-146.
- Ermentrout, G.B. and Edelstein-Keshet, L. 1993. Cellular automata approaches in biological modelling. *J. theor. Biol.* 160:97-133.
- Fisher, R.A. and Miles, R.E. 1973. The role of spatial pattern in the competition between crop plants and weeds. A theoretical analysis. *Math. Biosci.* 18:335-350.
- Ford, H. 1987. Investigating the ecological and evolutionary significance of plant growth form using stochastic simulation. *Annals of Botany* 59:487-494.
- Godfray, H.C.J. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton UP, Princeton, N.J.
- Green, D.G. 1989. Simulated effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio* 82:139-153.
- Griffiths, K.J. and Holling, C.S. 1969. A competition submodel for parasites and predators. *Canadian Entomologist* 101:907-914.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. In: Gilpin, M. and Hanski, I. (eds.): *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. *Biol. J. Linnean Soc.* 42:17-38.
- Hanski, I. 1994b. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *TREE* 9:131-135.
- Hanski, I. and Gyllenberg, M. 1993. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. *American Naturalist* 142:17-41.
- Hara, T. 1985. A model for mortality in a self-thinning plant population. *Ann. Bot.* 55:667-674.

- Hassell, M.P. 1978. *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hassell, M.P. and May, R.M. 1973. Stability in insect host-parasite models. *J. Anim. Ecol.* 42:693-736.
- Hassell, M.P. and May, R.M. 1974. Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 43:567-594.
- Hogeweg, P. 1988. Cellular automata as a paradigm for ecological modeling. *Appl. Math. & Comput.* 27:81-100.
- Huston, M., DeAngelis, D. and Post, W. 1988. New computer models unify ecological theory. *BioScience* 38:682-691.
- Inghe, O. 1989. Genet and ramet survivorship under different mortality regimes - a cellular automata model. *J. theor. Biol.* 138:257-270.
- Ives, A.R. 1988. Aggregation and the coexistence of competitors. *Ann. Zool. Fennica* 25:75-88.
- Ives, A.R. 1991. Aggregation and coexistence in a carrion-fly community. *Ecol. Monogr.* 61:75-94.
- Jeltsch, F., Milton, S.J., Dean, W.R.J. and van Royen, N. 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84. (in press).
- Juhász-Nagy, P. 1967. On some 'characteristic area' of plant community stands. *Proc. Colloq. Inf. Theory, Bolyai Math. Soc., Debrecen*, 269-282.
- Juhász-Nagy, P. 1976. Spatial dependence of plant populations. Part 1. Equivalence analysis (An outline of a new model). *Acta Bot. Hung.* 22:61-78.
- Juhász-Nagy, P. 1984. Spatial dependence of plant populations. Part 2. A family of new models. *Acta Bot. Hung.* 30:363-402.
- Juhász-nagy, P. and Podani, J. 1983. Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio* 51:129-140.
- Karlson, R.H. 1984. Competition, disturbance and local diversity patterns of substratum-bound clonal organisms: a simulation. *Ecol. Model.* 23:243-55.
- Karlson, R.H. and Buss, L.W. 1984. Competition, disturbance and local diversity patterns of substratum-bound clonal organisms: a simulation. *Ecol. Modelling* 23:243-255.
- Karlson, R.H. and Jackson, J.B.C. 1981. Competitive networks and community structure: a simulation study. *Ecology* 62:670-678.
- Kenkel, N.C., Hoskins, J.A. & Hoskins, W.D. 1989. Local competition in a naturally established jack pine stand. *Can. J. Bot.* 67:2630-2635.
- Levin, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. *Am. Nat.* 108: 207-228.
- Levin, S.A. 1976. Population dynamic models in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7:287-310.
- Levin, S.A. 1978. Population models and community structure in heterogeneous environments. In: *Studies in Mathematical Biology*, Levin S.A. (ed.), *Studies in Mathematics*, Vol. 16. (MAA, Washington). 439.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Liddle, M.J., Budd, C.S.J. and Hutchings, M.J. 1982. Population dynamics and neighbourhood effects in establishing swards of *Festuca rubra*. *Oikos* 38:52-59.
- Liu, J. 1993. Discounting initial population sizes for prediction of extinction probabilities in patchy environments. *Ecol. Modelling* 70:51-61.

- Mack, R. and Harper, J.L. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. *J. Ecol.* 65:345-363.
- MacKay, G. and Jan, N. 1984. Forest fires as critical phenomena. *J. Phys. A: Math. Gen.* 17:L757-L760.
- Maley, C.C. and Caswell, H. 1993. Implementing i-state configuration models for population dynamics: an object-oriented programming approach. *Ecol. Modelling* 68:75-89.
- May, R.M. 1978. Host-parasitoid systems in patchy environments: A phenomenological model. *J. Anim. Ecol.* 47:833-843.
- Mead, R. 1966. A relationship between individual plant-spacing and yield. *Annals of Botany, N.S.* 30:301-309.
- Mead, R. 1967. A mathematical model for the estimation of inter-plant competition. *Biometrics* 23:189-205.
- Mead, R. 1971. Models for interplant competition in irregularly disturbed populations. In: Patil, G.P., Pielou, E.C. and Waters, W.E. (eds.): *Statistical Ecology. Volume 2: Sampling and Modeling Biological Populations and Population Dynamics.* University Park, Penn.: The Pennsylvania State University Press.
- Metz, J.A.J and Diekman, O. 1986. *The Dynamics of Physiologically Structured Populations.* Springer Verlag, New York, NY, USA.
- Mithen, R., J.L. Harper and Weiner, J. 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of 'available area'. *Oecologia (Berlin)* 62:57-60.
- Murray, J.D. 1989. *Mathematical Biology.* Springer-Verlag, New York.
- Nicholson, A.J. and Bailey, V.A. 1935. The balance of animal populations. Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1935:551-598.
- Oborny, B. 1994a. Growth rules in clonal plants and environmental predictability - a simulation study. *J. Ecol.* 82:341-351.
- Oborny, B. 1994b. Spacer length in clonal plants and the efficiency of resource capture in heterogeneous environments: a Monte Carlo simulation. In: Soukupová, L., Marshall, C., Hara, T. & Herben, T. (eds.) *Plant Clonality: Biology and Diversity.* pp. 33-52, Opulus Press, Uppsala.
- Okabe, A., Boots, B. and Sugihara, K. 1992. *Spatial Tessellations; Concepts and Applications of Voronoi Diagrams.* Wiley & Sons, Chicester.
- Okabe, A., Boots, B. and Sugihara, K. 1994. Nearest neighbourhood operations with generalized Voronoi diagrams: a review. *Int. J. G.I.S.* 8:43-71.
- Okubo, A. 1980. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models.* Biomathematics Vol. 10. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Pacala, S.W. 1986a. Neighborhood models of plant population dynamics. 2. Multi-species models of annuals. *Theor. Popul. Biol.* 29:262-292.
- Pacala, S.W. 1986b. Neighborhood models of plant population dynamics. 4. Single-species and multi-species models of annuals with dormant seeds. *Am. Nat.* 128: 859-878.
- Pacala, S.W. 1987. Neighborhood models of plant population dynamics. 3. Models with spatial heterogeneity in the physical environment. *Theor. Popul. Biol.* 31: 359-392.
- Pacala, S.W. and Silander, J.A., jr. 1985. Neighborhood models of plant population dynamics. 1. Single-species models of annuals. *Am. Nat.* 125: 385-411.
- Pacala, S.W. and Silander, J.A., jr. 1987. Neighborhood interference among velvet leaf, *Abutilon theophrasti*, and pigweed, *Amaranthus retroflexus*. *Oikos* 48:217-224.
- Palmer, M.W. 1992. The coexistence of species in fractal landscapes. *Am. Nat.* 139:375-397.

- Perry, J.N. and Gonzalez-Andujar, J.. 1993. Dispersal in a metapopulation neighbourhood model of an annual plant with a seedbank. *Journal of Ecology* 81:453-463.
- Podani, J. 1997. *Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe*. Scientia Publishing, Budapest.
- Scheuring, I., Jánosi, I.M., Csilling, Á. and Pásztor, G. 1993. SOC defeats chaos: A new population dynamical model. In: Novak, M.M. (ed.). 1993. *Proceedings of the IFIP Second International Conference on Fractals in the Natural and Applied Sciences*. London, Amsterdam.
- Shorrocks, B., Atkinson, W. and Charlesworth, P. 1979. Competition on a divided and ephemeral resource. *J. Anim. Ecol.* 48:899-908.
- Tanemura, M. and Hasegawa, M. 1980. Geometrical models of territory, I. Models for synchronous and asynchronous settlement of territories. *JTB* 82:477-496.
- Tóthmérész, B.
- Upton, G. and Fingleton, B. 1985. *Spatial data analysis by example. Vol. I. Point patterns and qualitative data*. Wiley, New York.
- van Tongeren, O. and Prentice, C.I. 1986. A spatial simulation model for vegetation dynamics. *Vegetatio* 65:163-173.
- von Niessen, W. and Blumen, A. 1986. Dynamics of forest fires as a directed percolation model. *J. Phys A: Math. Gen.* 19:L289-L293.
- Walker, J., Sharpe, P.J.H., Penridge, L.K. and Wu, H. 1989. Ecological field theory: the concept and field tests. *Vegetatio* 83:81-95.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35:1-22.
- Wilson, J.B. 1989. A null model for guild proportionality, applied to stratification of a New Zealand temperate rain forest. *Oecologia* 80:263-67.
- Wilson, J.B. 1994. Who makes the assembly rules? *J. Veg. Sci.* 5:275-78.
- Wilson, W.G., De Roos, A.M. and McCauley, E. 1993. Spatial instabilities within the diffusive Lotka-Volterra system: Individual-based simulation results. *Theor. Popul. Biol.* 43:91-127.
- Wissel, C. and Jeltsch, F. 1993. Modelling pattern formation in ecological systems. In: Haken, H. and Mikhailov, A. (eds.) *Interdisciplinary Approaches to Nonlinear Complex Systems*. Springer Series in Synergetics, Springer-Verlag, Berlin.
- Wolfram, S. 1986. *Theory and Application of Cellular Automata*. World Scientific, Singapore.
- Wu, H., Sharpe, P.J.H., Walker, J. and Penridge, L.K. 1985. Ecological field theory: A spatial analysis of resource interference among plants. *Ecol. Model.* 29:215-243.