

XXXI. OTDK Konferencia

Biológia Szekció

Klonális növények stratégiáiban felfedezhető kompetíció-kolonizáció csereviszony

Szerző:

Hubai András Gábor

hallgató, Biológus MSc II. évfolyam

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar

Témavezető:

Dr. Oborny Beáta

egyetemi docens

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar,

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék



Budapest, 2012

A. Rezümé

A növény esszenciális tápanyagai heterogén eloszlást mutatnak a talajban. A fiziológiai egyedeket (ramet) fenntartani képes dús foltokon kívül a túlélés sajátos stratégiát igényel. Vegetatív szaporodású (*klonális*) növényeknél ilyen az integráció: amikor az összeköttetésben álló rametek közt újraosztásra kerül az össz felvett forrás. Ez mérsékelni képes a környezeti foltosság hatását, s lehetővé teszi a zord területek hasznosítását. Az így elérhető többlet biomasszáért azonban nagy árat kellhet fizetni: az integrációt nélkülöző (*splitter*) egyedek, akik a felvett tápanyagból egyedül gazdálkodnak, a dús foltokból könnyedén kiszorítják az integrátorokat. Ők pedig, dús hátságuk híján, a forráshiányos területekről is kivesznek.

Feltételeztem, hogy az integráció legfőbb előnyül a zord úton megközelíthető, splitterektől elzárt dús foltok szolgálnak. Sejtautomata modellben vizsgáltam a talaj térbeli szerkezetét, a dús területek arányának (p) függvényében. Megmutattam, hogy a) a splitterek terjedését akadályozó kis ($s < 4$) foltok $p > 60\%$ -nál eltűnnek; b) az integrátorok terjedését segíti $p > 20\%$ -nál, hogy a foltok 95%-nak közvetlen ($d = 1$) szomszédságában van másik folt; c) a perkolációs küszöb ($p = 50\%$) fölött a rametek középtávú ($d < 5$) szomszédságában a kolonizálандó foltok eltűnnek ($< 10\%$). Eredményeim azt sugallják, hogy mérsékelt tápanyagszegény talajokon ($20\% < p < 50\%$) valóban azért előnyös az integrátor stratégia, mert a splitterekre nézve már fragmentált táj számukra még átjárható.

B. Tartalomjegyzék

A. Rezümé.....	2
B. Tartalomjegyzék	3
1. Bevezetés.....	4
1.1. Klonális növekedés	4
1.2. Heterogén élőhely	6
1.3. Növényi válasz.....	8
1.4. Céltűzés	10
2. Modell	12
2.1. Élőhely-foltosság.....	12
2.2. Élőhely-kolonizáció.....	14
2.3. Folton belüli kompetíció.....	16
3. Eredmények.....	19
3.1. Élőhely-foltosság.....	19
3.2. Élőhely-kolonizáció.....	23
3.3. Folton belüli kompetíció.....	23
4. Diskusszió.....	24
C. Köszönet	26
D. Szerzői hozzájárulás	26
E. Irodalom.....	27

1. Bevezetés

A klonális növények telepei döbbenetesen hosszú életkor elérésére képesek. Az 1970-es évek elején Wherry (1972) a telepméretből növekedési ráta alapján visszaszámolva 13000 évesre becsült egy fekete áfonyát (*Gaylussacia brachycera* (Michx.) A. Gray). Negyed évszázaddal később, immár a korszerűbb allozim analízis alapján egy tasmán bokor (*Lomatia tasmanica* W.M.Curtis) 43600 ± 1100 évesnek becsültetett (Lynch et al., 1998). Újabb másfél évtized elteltével a legidősebb élő szervezet egy tengeri neptunfű telep (*Posidonia oceanica* (L.) Delile), mely mikroszatellita adatok alapján legalább 80000 éves (Arnaud-Haond et al., 2012).

Elképzelhető volna, hogy csak a keresésünk hatékonyságán múlik, hogy milyen idős telepeket (klón) találunk? Hisz vannak biológiai értelemben halhatatlan élőlények, amelyek nem öregszenek (Martínez, 1998), illetve sérült testrészeit idővel lecserélik (Larson, 2001). Arnaud-Haond és társai (2012) szerint azonban korlátot jelent a becsülhető korra, hogy a vizsgálati minták begyűjtési helyei egymástól milyen távolságra vannak, végső soron a klón térbeli kiterjedése – míg a korábbi csúcstartók telepátmérője 2 km alatti volt, az általuk leírt telepé egyes helyeken a 15 km-t is eléri. Véges méretű bolygónkon e módszertani korlát elrejtí elölünk az örök életűeket.

1.1. Klonális növekedés

A legtöbb klonális növény telepe persze nem örök életű és nem is kilométeres átmérőjű, azonban mégiscsak jelentősen eltér a szoliter növényektől élethosszban s térbeli kiterjedésben (de Witte & Stöcklin, 2010). E figyelemre méltó különbség okát, mögöttes mechanizmusát keresve a klonális növények körében univerzális, és egyben csak azokra jellemző vonásokra érdemes koncentrálnunk. A legkézenfekvőbb ilyen sajátság pedig a *klonális növekedés*, az ivartalan szaporodás és az egyed terebélyesedésének határesetek (vö. Haber, 2013). Az újulat genetikai állománya az őt létrehozó növényével megegyező, és kettejük közt tápanyagszállításra alkalmas ér feszül – bár akad példa szélsőséges klímán, ahol ennek felszakadozása vezet hosszú élethez (Schenk, 1999). Az újulat szerepe, azaz hogy utódként vagy testrészként funkcionál, az összeköttetés meglététől illetve hiányától függ.

A klonális növekedés azért teszi lehetővé a tetszőlegesen nagy telepméretet, mert vízszintes irányultságú. Egyébként általános érvényű a növényi növekedésre, hogy kevésféle testrészből (*modul*) építkezik, azok összeszerelődését egymásba ágyazott szabályok (*rekurzív algoritmus*) írják le, és az így kialakult struktúra fraktálszerű (Prusinkiewicz & Lindenmayer, 1990). A

létrejövő mintázat pedig akkor garantáltan véges, ha a rekurziós lépések száma véges, illetve ha a modulok mérete az egymást követő lépésekben jelentősen csökken (pl. mértani sorozat szerint). Namármost a függőleges növekedésnél azért ez a józan (értsd adaptív és evolúciósan stabil) viselkedés, mert a növekedéssel elérhető plusz forrás (fény, talajoldat) csökken, illetve a tartószerkezet teherbírásának növelése egyre költségesebb (és véges határral bír). A vízszintes növekedés nem jár ezen korlátokkal: valamennyi modul ugyanakkora lehet.

Élettani működésükben (*funkcionálisan*) is megegyeznek az egymásból leszármazó modulok. E diszkrét funkcionális egységeket nevezzük *ramet*nek, összeköttetésben álló populációjukat pedig *genet*nek (Harper & White, 1974). És valamennyien önállóan is életképesek – hisz a klónok növekedése akár egyetlen rametből is kiindulhat, amelyek pedig többnyire azonosak – bár ez csak az összeköttetések megszűntével mutatkozik meg (Oborny et al., 2012a). Testrésze gyanánt is sajátosak a rametek, pusztulásuk nem vonja maga után a genetét: a születési és halálozási dinamikájuk értelmében a rametek teljes mértékben kicserélődhetnek (akárcsak az őket felépítő molekulák az anyagcsere által). A genet élethossza így jelentősen meghaladhatja a rametét, a klón élethossza pedig a genetét (de Witte & Stöcklin, 2010).

1.1.1. A telep hierarchiája

A klonális növények egymás alatti szerveződési szintjei (klón, genet és ramet) közt további alapvető törvényszerűségek is megfigyelhetők. A hierarchia alacsonyabb fokain állók tér- és időbeli léptéke kisebb (pl. fokozottan érzékenyek a környezet lokális és temporális eltéréseire), felépítésük és viselkedési repertoárjuk egyszerűbb, és egyre több szervezet közt oszlik meg ugyanazon feladat – így érthető módon jelentéktelenebb az egyedi hozzájárulásuk. A rametek azonos volta olykor nem is teszi lehetővé az egyedek közti különböztetést. Mégis, együttes viselkedésük önszerveződéshez, spontán mintázat megjelenéséhez vezethet: például rametek közti munkamegosztáshoz (Stuefer et al., 1996). Ehhez pedig nincs szükség központi irányításra, elegendő hozzá a szomszédokkal való (*lokális*) interakció (Oborny, 2004).

A klonális növekedés, ez imént bemutatott mechanizmus, hatása is eltér az egyes szinteken. A rametek kapcsolatában főleg az összeköttetés szerepe érvényesül, részben a tápanyagáramlás által – ez segíti a fiatal rametek érését (vö. utódgondozás), illetve a környezet folthatárainak érzékelését, ami aztán kihat a növekedés irányultságára (Salzman, 1985), – de legalább ilyen hangsúlyosan a szomszédság által is – melyen keresztül a ramet saját biotikus környezetét befolyásolja (vö. falanx és gerilla stratégia (Lovett Doust, 1981)). Genetek szintjén a klonális növekedés teszi lehetővé a környezeti változatosság csillapítását (integráció (Shumway, 1995;

Mágori et al., 2003)), a rametek közti kommunikáció révén a környezet tápanyageloszlásának finom léptékű feltárását, illetve a már említett munkamegosztást is. A klón szintjén talán csak a feldarabolódás jelentette kockázatmegosztás jelentős (Schenk, 1999).

1.2. Heterogén élőhely

Amint az a klonális növekedés nyújtotta képességekből kitűnik, annak előnye leginkább a változatos (*heterogén*) élőhelyek benépesítésében mutatkozik meg. A klonális növényeket ezért túlnyomóan heterogén környezetben szokás vizsgálni – vonatkozzon az a talaj megvilágítottságára, hőmérsékletére, sósságára, nitrogéntartalmára, illetve kompetitorok általi kolonizáltságára (Salzman, 1985; Macdonald & Lieffers, 1993; Kleijn & van Groenendael, 1999). E változatosság a kísérletes beállításokban lehet folytonos átmenet (*grádiens* (Salzman, 1985)), a természetben azonban általában foltosságot jelent (MacArthur & Pianka, 1966). És míg homogenitás egyféle létezik, heterogenitás tetszőlegesen sokféle lehet.

Az élőhelyi foltok jellemzésére számos mutatót találunk, melyek különböző mértékben informatívak, illetve írják le egyértelműen a környezetet (átlagos foltmérettől a foltok határpontjainak koordinátákkal megadásáig). Ilyen a folthatár élessége (a *kontraszt*) is – ez minél nagyobb, a klonális növekedés annál inkább képes igazodni a foltossághoz (Wijesinghe & Hutchings, 1999). Persze a növény tulajdonságait is érdemes lehet figyelembe vennünk, amikor a környezetet annak viselkedésére vonatkozóan szeretnénk jellemezni. Megfigyelhető például forráskihasználás szempontjából, adott növényfajra jellemző, optimális foltméret (Wijesinghe & Hutchings, 1997) – ez pedig ökológiai relevanciájánál fogva kitünteti a léptéket, amelyhez a további vizsgálatok felbontását (szemcseméretét, rácsméretét) igazítani érdemes (Addicott et al., 1987).

A nagy kontraszt és a jól meghatározható lépték teszi lehetővé a növény környezetének hű reprezentálását a *sejtautomata modellel*. Ez egy elvont, ugyanakkor nagyon letisztult modell: uniform alapegységei, az ún. sejtek, (1) véges sok lehetséges állapottal bírnak (ezek halmaza tehát a sejtekre nézve közös; pl. teli és üres), (2) egymástól való távolságuk alapján rácsháló csúcsaihoz rendelhetőek, a távolság megfelel a gráfon való út hosszának, (3) adott távolságnál közelebbi sejtek úgymond szomszédosnak minősülnek, s (4) egy minden sejtre közös szabályrendszer írja le a dinamikát, azaz hogy egy időlépés elteltével mi lesz a sejt állapota, kizárólag a saját és szomszédos sejtek aktuális állapotának figyelembevételével. A modell jó alkal-

mazhatóságát dicséri, hogy a növényeket érintő elméleti vizsgálódásoknak évtizedek óta közkedvelt eszköze (Czárán & Bartha, 1992; Silvertown et al., 1992; Oborny et al., 2012a).

1.2.1. Perkolációs kilátások

Eddig a foltok egyéni sajátságait vettük szemügyre, ugyanakkor régóta közismert, hogy az élőhely szerkezetének is kihatással kell lennie a terjedésre (Huffaker, 1958; Levin & Paine, 1974). Csakhogy azt nehéz terepen vizsgálni. Itt is elméleti munka hozott áttörést, az élőhely átjárhatóságát magyarázó *perkoláció elmélet* (Stauffer & Aharoni, 1985): (1) az élőhelyet itt végtelen rácshálóként kezeljük, melyen (2) az alegységek, az egyes csúcsok, kétféle állapot (teli és üres) egyikét (3) véletlenszerűen (rendre p és $(1 - p)$ valószínűséggel) veszik fel, miközben (4) azt keressük, hogy p értékének függvényében milyen valószínűséggel tartalmaz a rács végtelen nyílt összefüggő klasztert (azaz járható át az élőhely).

Két érdekességgel szolgálnak számunkra a perkoláció elmélet felismerései: (1) Az átjárhatóság valószínűsége minden p értékre 0 vagy 1, és a kettő közti váltás egyetlen, kritikus p értéken, az ún. perkolációs küszöbön történik. A kritikus p érték némely esetekben egzaktul is meghatározható – pl. háromszögrácson, ahol minden csúcs fokszáma (azaz szomszédainak száma) 6, a küszöb pontosan $p_c = 0,5$ (Kesten, 1980). (2) Az élőhely akkor is mutat mintázatot, nem-triviális geometriai sajátságokat, ha a teli és üres állapotok véletlenszerűen kerülnek elhelyezése a rács mentén. Ezért amikor egy valós élőhelyről szeretnénk megállapítani, hogy az mennyire strukturált, ilyen ún. perkolációs térképek szolgálhatnak referenciaként (Farina, 1998; Turner et al., 2001).

A perkolációs elmélet tudományos sikere abban látható, hogy jól meghatározott predikciókat képes tenni az élőlények terjedésére vonatkozóan (Boswell et al. 1998), melyek aztán a terepi ellenőrzés során is megállják helyüket (McIntyre & Wiens, 1999). Gyakorlati sikerét pedig az a sokféle, alkalmazásra készült mutató (*index*) példázza, amelyek a természetes tájak perkolációs tulajdonságait hivatottak kiszámolni (Li & Reynolds, 1993; Keitt et al., 1997; Li & Archer, 1997; With & King, 1999; Tischendorf & Fahrig 2000). A növény perspektívájából nézve is fontos az átjárhatóság – anélkül hiába alkalmas egy terület életkörülményeiben, és hiába kielégítő forrásaiban (a továbbiakban az élőhelyi sejtek állapotára vonatkozólag: jó az e kettő együttese, rossz pedig ha e kettő bármelyikének híja van)! A legfontosabb élőhelyi jellemzők ezért (1) a jó és rossz területek relatív gyakorisága, (2) a jó foltok alakja (pl. terület-kerület aránya), (3) a szomszédos jó foltok egymástól való távolsága, és (4) a klonális növekedés által elérhető környezetében a más foltok jelenléte.

1.3. Növényi válasz

Bár az előbbieken arra helyezek hangsúlyt, hogy a növény miképp válasszon élőhelyet, a természetben minden bizonnyal gyakoribb ennek fordítottja: amikor is az élőhely szelektál a növények közül. A kompetíció történhet eltérő fajok, populációk egyedei, de akár rokonok közt is (pl. Evans & Cain, 1995; Lovett Doust, 1981; Eriksson, 1985). A különbözőségük hátterében állhat plasztikus avagy örökletes (statikus) jelleg (pl. Macdonald & Lieffers, 1993; Cheplick, 1997). Egy azonban bizonyos: a növények viselkedésére, *funkcionális válaszára* ható szelekció határozza meg, hogy adott környezetben mi adaptív.

Evolúciós szempontból persze van jelentősége a jellegek statikus, illetve plasztikus voltának. Míg az előbbieket allélgyakoriságát közvetlenül is megváltoztathatja a szelekció, az utóbbiakéra csak áttételesen – a *döntési szabályt* befolyásoló, örökletes vonások sikerén keresztül – tud hatni. Olykor mégis elhomályosul a statikusság és plasztikusság közötti határ. (1) A rossz folt elkerülése (*avoiding*) például plasztikus viselkedés, hisz annak függenie kell a környezet minőségétől (Callaghan et al., 1986), az elkerülésre való képesség viszont már lehet örökletes. (2) A klonális és szexuális reprodukció arányát meghatározó (*clonal–sexual*) döntés, ha örökletes, kihathat a növény evolúciós potenciáljára (Dorken & Eckert, 2001). (3) *Genetikai asszimiláció* révén rögzülhetnek a genomban eladdig plasztikus vonások (Trewavas, 2003).

1.3.1. Ismert stratégiák

Most pedig röviden bemutatok pár, a növényi viselkedést meghatározó stratégiát, az ismert csereviszonyok mentén párokba rendezve (1. táblázat) – a teljesség igényéről már csak azért is le kellett mondanom, mert a növény adaptív válaszai kevésbé feltártak (Oborny, 2010). (1) A szártagok hosszú- illetve rövidsége szerint beszélünk gerilla és falanx (*guerrilla–phalanx*) stratégiákról: előbbi a fajok közti kompetíciót tűri jobban, utóbbi a fajon belülit. (2) A növekedési irány egyenes illetve elágazó volta (*linear–branching*) határozza meg, hogy a lokális mikrokörnyezetek forrásait mennyire képes kiaknázni a növény. (3) A hajtások és gyökerek eltérő rameteken növesztése, a *térbeli munkamegosztás*, hatékonyabbá teszi a források felvételét, de az egyes rametek ezáltal elvesztik önálló életképességüket (*labour–autonomy*).

(4) Rossz folt határán az óvakodás, illetve a belépés (*avoiding–entering*) jelenti a választást a ramet szintű táplálékkeresés és bolyongás között. Egyszerű mechanizmusai ismertek, mint a hajtáscsúcs sérülés vagy kiszáradás általi pusztulása, az öregebb rametek felől érkező támogatások (költséghatékonyság megszűntével való) elapadása (Callaghan et al., 1986), a

lehetőségek közül legkedvezőbb növekedési irány kiválasztása (Macdonald & Lieffers, 1993), illetve gyengén záródó élőhelyen (pl. homokdűne) a kompetíció kerülése (Evans & Cain, 1995).

Az ezt követő stratégiák a növény genet és klón szintű viselkedésére vonatkoznak; tényleges előnyeikre és hátrányaikra nézve csak találgatni tudunk. (5) A rametek közti táplálékáramlás fenntartása illetve felbontása (*integration–splitting*) jelenti a határt aközött, hogy a sikeres rametek hátrányát ellensúlyozza-e a sikertelen, támogatott rametek előnye – vagy jobban megéri-e a rameteknek, a kockázatot megosztva, külön boldogulniuk (Shumway, 1995). (6) A vegetatívról az ivaros (*clonal–sexual*) szaporodásra való átállás képviseli a megbízható térfoglalással szemben a környezeti zavarásra való felkészülést, a genetika állomány felfrissítését, illetve a messzi terjedésnek halvány reményét (Eriksson, 1985). (7) A kompetíció és kolonizáció közti (*competing–colonizing*) csereviszony teszi szükségessé a szukcesszió társulásaihoz való szakosodást, vagy ha nem azt: a menekvő opportunizmust (Macdonald & Lieffers, 1993).

1. táblázat. A klonális növények főbb stratégiáinak repertoárja, pár hivatkozással.

	Plasztikus	Statikus
<i>guerrilla–phalanx</i>	Macdonald & Lieffers, 1993.	Lovett Doust, 1981; Cheplick, 1997.
<i>linear–branching</i>	Eriksson, 1985; de Kroon & Hutchings, 1995.	
<i>labour–autonomy</i>	Stuefer et al., 1996.	*
<i>avoiding–entering</i>	Callaghan et al., 1986; Macdonald & Lieffers, 1993; Evans & Cain, 1995.	*
<i>integration–splitting</i>	Shumway, 1995.	Schenk, 1999. Mágori et al., 2003;
<i>clonal–sexual</i>	Eriksson, 1985; Shumway, 1995.	Dorken & Eckert, 2001.
<i>competing–colonizing</i>	Macdonald & Lieffers, 1993;	

* Problematikus kombináció.

1.3.2. Pufferelési paradoxon

Az integráció csillapítja a környezeti foltosság növényt érő hatását, a rossz foltba való belépés (*entering*) pedig nagyobb területet tesz számára elérhetővé. A növénynek ennek megfelelően kell döntenie integráció és feldarabolódás (*integration–splitting*), valamint foltba lépés és óvakodás (*avoiding–entering*) között, ráadásul egyszerre. A stratégia párok mentén körvonala-lazódó döntési kényszerek egyidejűsége miatt tehát értelemszerű a kombinációs lehetőségekre is figyelmet szentelnünk.

Vizsgáljuk meg, hogy mi történik, ha egy növény megosztja forrásait a rossz foltokba is lépő rametei közt (*entering integrator*), majd olyan növényrel próbál meg együttélni, amely nem lép be rossz foltokba, és nem is integrál (*avoiding splitter*)! Ez utóbbi rametjei senkivel nem osztoznak forrásaikon, így a jó foltokban maximális lesz forrásellátottságuk. Az integrátor, ha csak egyetlen rametje is van rossz foltban, már képtelen lesz ezt biztosítani. A jó foltokban tehát egyértelműen az integrátor fog hátrányba kerülni – függetlenül attól, hogy milyen sok ramet építi fel, milyen ritkán lép rossz foltba, illetve hogy annak terhet miképp osztják meg geneten belül.

Vegyük észre, hogy ez a hátrány nem a rossz foltba lépésnek (vö. *entering splitter*), és nem is az integrációnak (vö. *avoiding integrator*) köszönhető! A hátrányért csak a kombináció tehető felelőssé. De akkor gondoljunk bele: hogyan hasson az integráció a térbeli heterogenitásra, ha közben a növény elkerüli azt (*avoiding integrator*)? És mi értelme rossz foltba lépni, ha a ramet ott – támogatás híján – garantáltan elpusztul (*entering splitter*)? Úgy tűnik, hogy az integrátornak be *kell* lépni a rossz foltokba, a foltba lépéshez integrálni *kell*.

Rendben. (1) Az integrátor belép a rossz foltba. (2) Az integrátor hátrányba kerül valamennyi jó foltban. (3) Tetszőleges foltkerülő, akár szoliter, növényrel szembetalálkozva az integrátor kiszorul a jó foltból. (4) A jó foltokból kiszorulva, a csak rossz folton élő genet is elpusztul (hisz így nem lesz honnan *több* táplálékot adni a rossz helyen élő rameteknek). Ezt az ellentmondást hívom *pufferelési paradoxonnak*.

1.4. Célkitűzés

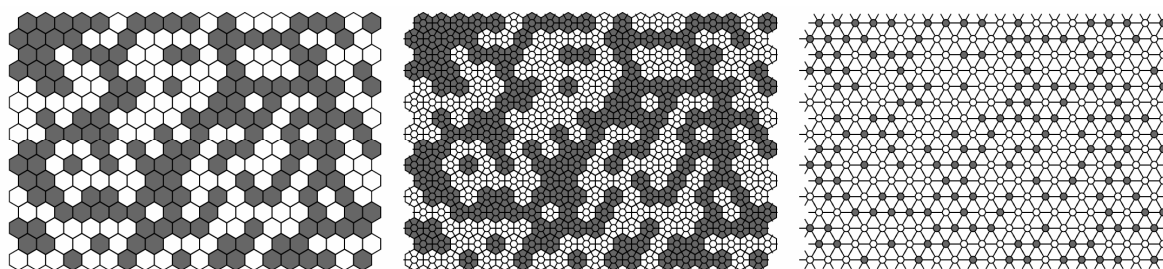
Van egyszerű feloldása a pufferelés paradoxonának: a területen találunk elzárt jó foltokat, ahonnan tehát a foltkerülők (*avoiding*) kizárták magukat, s így az integrátorok itt nem lesznek hátrányban. És *ha* valóban ez a magyarázat, akkor az egyben azt jelenti, hogy a kompetitív hátrány egyetlen ellensúlya a kolonizációs előny (vö. *competing–colonizing* stratégiák). Ez

pedig azt jelenti, hogy kizárja egymást e két stratégia, tehát csereviszony a kompetíció és kolonizáció viszonya. Sőt azt jelenti, hogy e genet szintű viselkedésnek rátaláltunk a ramet szintű kiváltó okára (*mechanizmusára*). Megfogalmazható tehát a *hipotézis*, hogy a ramet szintű foltkerülési döntés (*avoiding–entering*) kiváltója a genet szintű kompetíció-kolonizáció csereviszonynak.

Elképzelhető tehát, hogy összefüggés van a foltkerülés vagy foltba lépés (*avoiding–entering*) döntése – ezen ökológiailag jól megfigyelhető jelenség – és a kompetíció és kolonizáció csereviszonya – egy már csak léptékénél fogva is nagyon nehezen vizsgálható viszony – közt. És előttünk áll a lehetőség, hogy ezt elméleti úton, egy a térbeliséget jól kezelő (sejtautomata) modell és egy átjárhatóságot jól kezelő (perkoláció) elmélet együttes keretrendszerben (vö. Oborny et al., 2007; Oborny és Englert, 2012) megvizsgáljuk. Lássunk neki!

2. Modell

A klonális növények ökológiáját célzó kutatásom három, egymásra épülő vizsgálatból áll. Módszertani keretet ezeknek a *sztochasztikus sejtautomata modell* biztosít, mely jellemzőit a következőképp választottam: (1) sejtjei hatszög alakúak: ez felel meg a bevezetőben említett, egzakt perkolációs küszöbvel ($p_c = 0,5$) rendelkező háromszögrácsnak (ld. 1. ábra); (2) véges méretű rácsa téglalap alakú; (3) a szegélyhatás elkerülése érdekében *periodikus határfeltételeket* alkalmazok (vö. a rács topológiailag zárt felületű); valamint (4) szomszédosnak a $d = 1$ távolságra levő $n = 6$ sejt minősül.



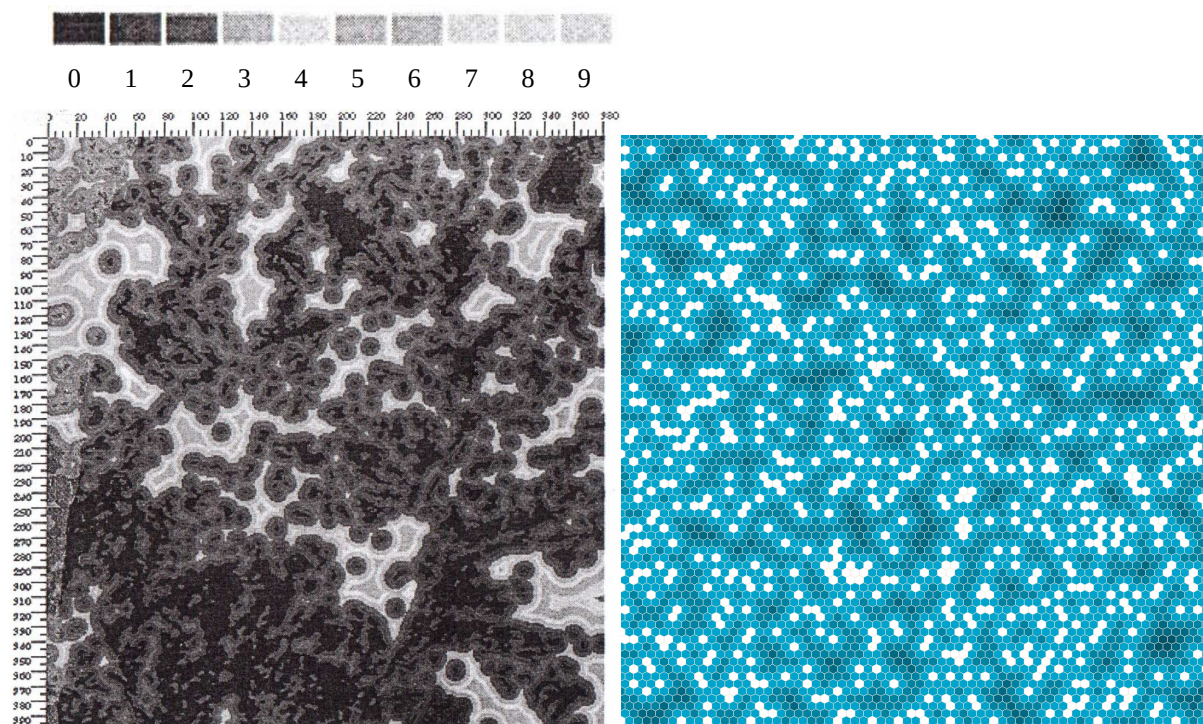
1. ábra. Hatszögrácson a lapok pozíciója megfeleltethető a háromszögrács csúcsainak pozíciójával. Azaz a hatszögrács lap-perkolációja azonos a háromszögrács csúcs-perkolációjával. Forrás: Pete et al.

2.1. Élőhely-foltosság

Első vizsgálatomban perkolációs térképeket készíték, majd jellemeztem. A sejtautomata sejtjei ezért kétféle állapotot vehetnek fel (jó és rossz; vö. 1.2.1. *alfejezet*). A térképek egyetlen bemeneti paramétere a jó sejtek aránya ($p = c_{\text{jó}} / c_{\text{összes}}$, ahol c a sejtek száma). A p értékének konzekvensen pontos betartása érdekében *nem* használhatom a véletlenszerű kitöltés bevett módszerét – minden sejt egymástól függetlenül, adott valószínűséggel lesz jó (p) illetve rossz ($1-p$), – ehelyett azok állapotát véletlen permutációk sorozatával generálom: először a kívánt mennyiségű jó ($p \cdot c_{\text{összes}}$) és rossz ($(1-p) \cdot c_{\text{összes}}$) sejttel töltöm fel a rácsot, majd az összes sejten végigmenve, annak állapotát egy véletlenszerűen választott (és a bejárás során még nem sorra került) másik sejttel lecserélem, véletlenszerűen (itt 0,5 valószínűséggel).

Az így létrehozott, rendezetlen környezetben érdekel bennünket, hogy (1) a jó foltok mekkora hányadához juthat el a növény, ha kizárólag a jó sejteken keresztül tud terjedni, illetve (2) mi jellemzi az előle rossz sejtekkel elzárt területet. Foltokat a perkolációs irodalomnak megfelelően értelmezzük (egyféle állapotú sejtekből áll; bármely kettő közt létezik olyan út, amely csak az övékkel megegyező állapotú sejteken vezet keresztül; és valamennyi olyan sejt a részét képzi, amely nem sérti az előbbi feltételeket). A folt mérete (s) az öt alkotó sejtek

száma. Két jó folt távolsága pedig a közöttük futó legrövidebb út hossza – azaz a köztük való átjutás során útba ejteni szükséges rossz sejtek minimális száma. A perkolációs térképek nem-triviális geometriai sajátosságait, és ezek valós tájakhoz való hasonlóságát a 2. ábra mutatja be.



2. ábra. Bal oldalt az Appenninek egy táji mozaikjának Landsat felvételéből származtatott ábra látható: a fekete szín a préri és kultivált foltokat jelöli, a többi szín pedig a tőlük való távolságot (a szatellit felbontása adta pixelméretben mérve, a fenti színskála szerint). Forrás: Farina, 1998. Jobb oldalon egy a modellemben készített neutrális térkép található: a jó foltokat fehér szín jelöli, a kék egyre sötétebb árnyalatai pedig a tőlük való távolságot ($p = 0,15$).

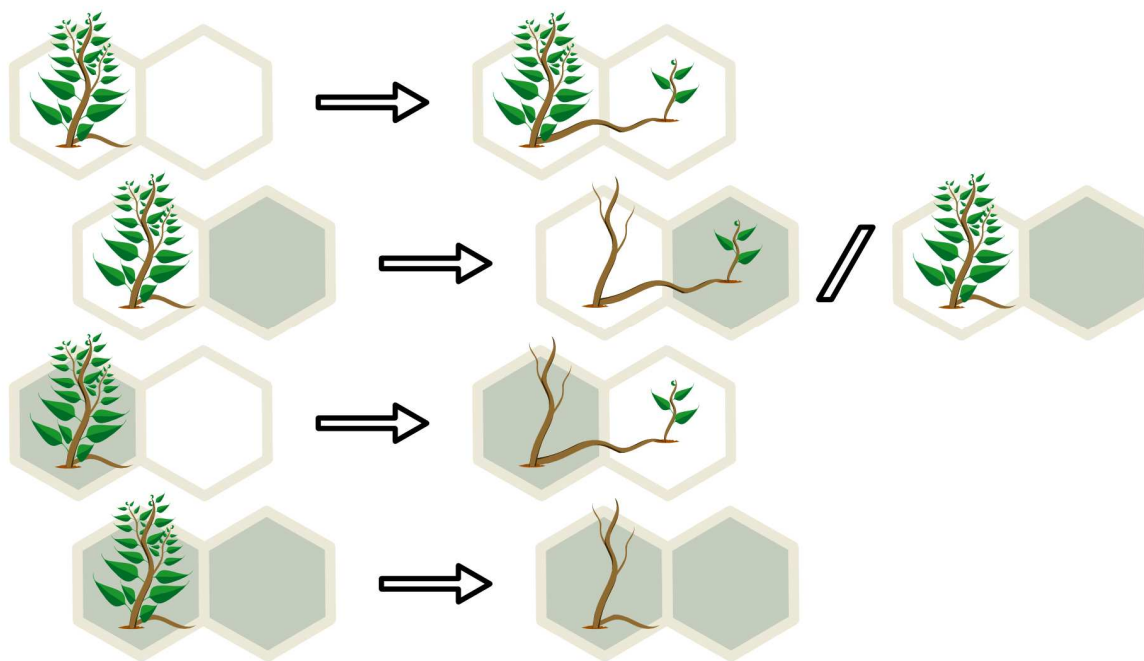
E vizsgálatomat egy 400 sejt hosszú és 400 sejt széles rácson végeztem ($c_{\text{összes}} = 1,6 \cdot 10^5$). A kimeneti adatok között a jó foltok száma (n), illetve minden jó foltra a foltméret (s_n), és a legközelebbi jó folttól való távolság (d_n) szerepelt. Az adatokat minden vizsgált p értékre 100 ismétlésben számoltam ki, valamennyi ismétléshez eltérő térképeket használva. Az így kapott adatokból ezt követően kiszámoltam az átlagos foltméretet ($\bar{s}$), illetve a kis méretű ($s = \{1, 2, 3\}$) foltok számát (n_s) a különböző p értékeken.

Továbbá megvizsgáltam, hogy egy véletlenszerűen kiválasztott jó sejttől $d = \{0, 1, 2, 3, 4\}$ távolságra levő sejtek között milyen valószínűséggel találunk jó illetve rossz sejteket (p'), illetve az így talált jó sejtek milyen valószínűséggel tartoznak (a kiválasztott sejtétől) eltérő folthoz (x). Ezt minden vizsgált p értékre 500 ismétlésben mértem meg, ezt is valamennyiszer különböző térképen.

2.2. Élőhely-kolonizáció

Második vizsgálatomban a foltos élőhelyen növények is megjelennek. A sejtautomata sejtjei az élőhely minőségén kívül (jó, rossz) túl a ramet jelenlétét (prezencia, abszencia) is eltárolják, ennek megfelelően négyféle (2^2) állapotot vehetnek fel. A ramet terjedési képessége térben, a szomszédságnak megfelelően limitált: egy lépésben csak az őt tartalmazó sejt 6 szomszédját éri el; a növény lépéshossza megegyezik a rácsállandóval (vö. 1.2. *alfejezet*).

A növény terjedését a kiindulási és a megcélzott rácspontok élőhelyi minősége szerint a következő egyszerű, determinisztikus szabály írja le: ha jó foltról VAGY jó foltra történik a terjedés, akkor a célsejten új ramet születik, ÉS ha rossz foltról VAGY rossz foltra történik a terjedés, akkor a kiindulási helyen elpusztul a ramet (3. ábra). Ha a célsejt már egy másik ramet által el van foglalva, akkor adott lépésben sem születés, sem halálozás nem történik. A terjedés alanyául szolgáló ramet, valamint a terjedés iránya (és így az általuk meghatározott célsejt) kiválasztása véletlenszerűen történik. A rametek terjedési kísérleteire egymást követően kerül sor (*aszinkron frissítés*), mert így nincs szükség azon esetek külön szabályozására, amikor egyszerre több ramet is ugyanazon mezőt célozza meg.



3. ábra: A terjedés determinisztikus szabályai. Bal oldalon a terjedési lépés kezdete, jobb oldalon pedig a vége látható. Az ábra sorai bemutatják mind a 4 lehetséges lépést (jóból jóba, jóból rosszba, rosszból jóba, rosszból rosszba). A második sorban megfigyelhető kétféle lehetőségre a főszövegben térünk ki.

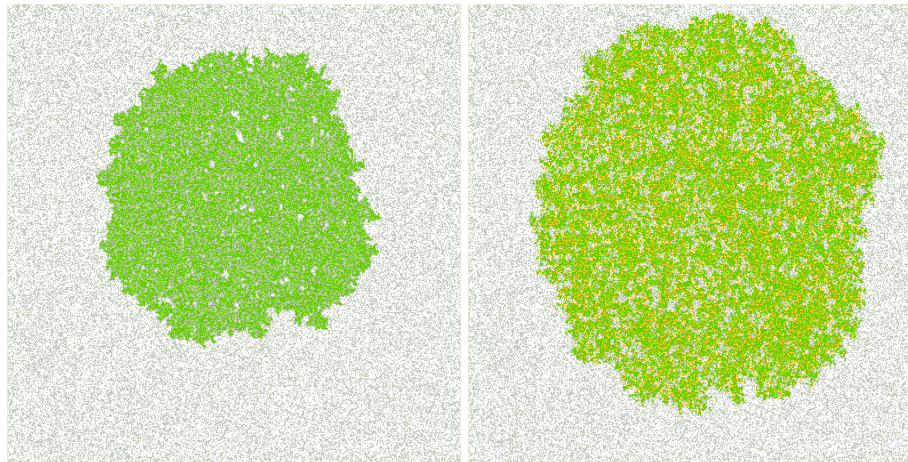
A generációk annyi lépésből állnak, amely alatt minden ramet várhatóan egyszer kerül sorra. Időközben azonban rametek születnek és elpusztulnak, ami felveti a kérdést, hogy ki kerüljön sorra adott generációban. Ha csak azok terjedhetnek, akik a generáció elején életben vannak, akkor a lépések meghatározta időbe rendszeres töréspontokat helyezünk: minél közelebb van a generáció végéhez, hogy valaki sorra kerül, annál kevesebb lépés múlva fog várhatóan újra sorra kerülni (ez csak akkor indokolt, ha más időskálán telik az idő a szaporodási időszakokon belül, és azok között (vö. szezonális)). Ha az adott generációban született rametek is sorra kerülhetnek, akkor a szaporodási és halálozási eseményekben bekövetkező kis különbségek felerősödhetnek: hisz a frissen született ramet által szült még frissebb ramet is sorra kerül. Ezért nem kívántam garantálni, hogy a rametek adott (*a priori* kijelölt) csoportja minden generációban pontosan egyszer kerüljön sorra: helyette minden lépésben véletlenszerűen választok a rametek közül. Az egy generáción belüli lépések számát pedig a következőképp igazítom a rametek számához, hogy teljesüljön a bekezdés bevezető állítása:

$$\text{lépés időtartama} = \frac{\text{generáció időtartama}}{\text{rametek száma}}.$$

Ha tehát több ramet él, akkor adott generáció alatt sűrűbben következnek be terjedési kísérletek. A kolonizációs vizsgálat minden futásának indításakor egyetlen rametet helyezek el a térkép ($c_{\text{összes}} = 1,6 \cdot 10^5$) véletlenszerűen választott jó foltján, és a növény számára $g = 500$ generációnyi idő áll rendelkezésre a szétterjedéshez.

Az élőhely-kolonizáció vizsgálata során két, különböző stratégiával bíró növényt hasonlítok össze. E stratégiák abban térnek el egymástól, hogy a növény mennyire hajlandó rossz élőhelyi minőségű területekbe lépni. Ha a növény egy rametje jó sejtől rossz sejtbe terjed (továbbá: *entering*), akkor a fentebb említett determinisztikus szabályok értelmében csak úgy tud új rametet szülni, ha „ennek árán” a szülő ramet elpusztul. Ennek alternatívájaképp felkínálom a növény számára a lehetőséget, hogy ne lépjen be a rossz foltba (továbbá: *avoiding*), azaz ha a terjedés célsejtje rossz lenne, helyben maradhasson (nincs szülés, nincs halálozás). E döntés kockázatvállalással jár: aki *avoiding* stratégiát játszik, az rossz folthoz érve megakad terjedésében, viszont cserébe megőrzi a jó helyen levő rametet; ezzel szemben aki *entering* stratégiát játszik, az előre kifizeti annak az árát, hogy a rossz foltból szerencsés esetben újabb jó foltba lépjen (4. ábra). Modellemben a növény stratégiája nem változhat futáson belül (örökletes a rametek közt), viszont az a stratégia nem csak kétféle lehet: bevezettem egy valószínűségi változót ($0 \leq e \leq 1$), amely azt írja le, hogy rossz folthoz érve

milyen valószínűséggel lép be abba a növény. Így a két véglet (a *tiszta entering* és *tiszta avoiding*) közti kevert stratégiák is vizsgálhatóak.



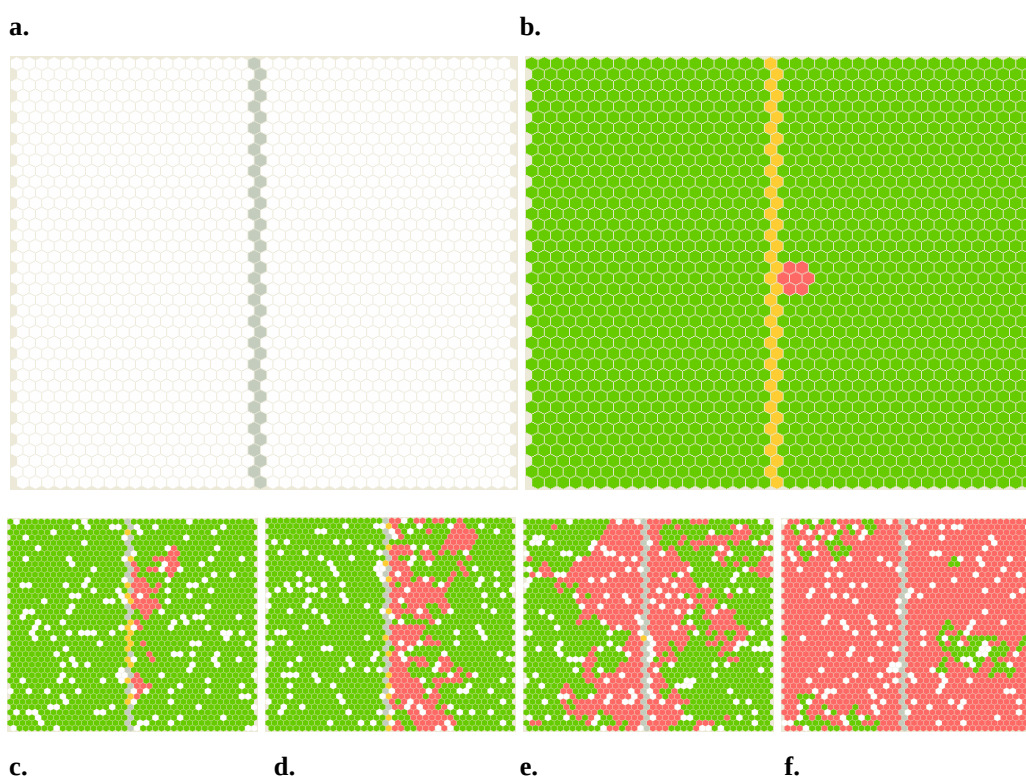
4. ábra. Bal oldalon tiszta avoiding stratégiájú ($e = 0$) klón, jobb oldalon pedig tiszta entering stratégiájú ($e = 1$) klón terjedésének eredményét látjuk perkolációs küszöb fölötti neutrális tájon ($p = 0,6$; $c = 1,6 \cdot 10^5$; $g = 500$). A két futásban mind a térkép, mind a kiindulási pont megegyezett. *Színkulcs*: nincs növény és jó folt (fehér) illetve rossz folt (szürke), van növény és jó folt (zöld) illetve rossz folt (sárga). Az ábra bal oldalán azért nem látunk sárga színt, mert a tiszta avoiding stratégiájú növények soha nem lépnek rossz foltra (magyarázat a szövegben).

E vizsgálat kimenetéből adott generációnként eltároltam a növény rameteinek számát (N), és a jó sejten levő rametek számát ($N_{jó}$). A vizsgált p értékeken, eltérő térképpel 100-100 ismétlést végeztem, majd az azonos p -khez tartozó adatokat egyesítve, azokból átlagot számoltam. A későbbi megismételhetőség céljából a futásokat egymást követő egész random magokról indítottam; nehogy pedig ezáltal korreláció mutakozzon az egymást követő futások közt, Mersenne twister algoritmussal generáltam álvéletlenszámokat.

2.3. Folton belüli kompetíció

Harmadik vizsgálatomban egyszerre vizsgálok két növény születési-halálozási dinamikáját kompetícióban. A sejtek állapota ezáltal maximálisan 6 féle lehet (élőhely jó, rossz; illetve növény nincs, egyik van jelen, másik van jelen: $2 \cdot 3$). A két növény közt direkt interakció nincsen: másik növény által foglalt sejtre ugyanúgy nem képesek lépni, mint a saját rametek által foglalt helyekre; térhódítás tehát csak olyan területre való betérés történhet, amit a másik növény üresen hagyott. Az előző vizsgálatban bemutatott szabályokon felül bevezettem még egyet: minden terjedési kísérlethez kiválasztott (frissített) ramet 10% eséllyel, spontán elpusztul. Fontosnak tartom kiemelni, hogy ez új szabály azonos hatással van minden növényre, függetlenül annak stratégiájától.

Jó folton belül, *tiszta avoiding* és *entering* stratégiájú növények kompetíciója nem tűnik fair küzdelemnek. A *tiszta avoiding* növény itt elér minden jó sejtet, a folt határán nagyobb eséllyel él túl (mert csak spontán pusztulhat el), és a többi jó helyen sincs hátrányban az *entering* növénnel szemben. Éppen ezért választottam olyan mesterséges élőhelyet a kompetíció színteréül („küzdőtér”, 5. ábra), amelyen minimális az *avoiding* stratégiát előnyben részesítő vonás: sokkal több jó sejt van a folt belsejében (nem szomszédosan rossz sejttel), mint a szélén (rossz sejttel szomszédosan). A küzdőtér 40×40 sejtből áll, amit egy oszlopban övszerűen átérnek rossz sejtek ($c_{\text{összes}} = 1600$; $c_{\text{rossz}} = 40$; $c_{\text{szegély}} = 80$; $c_{\text{jó,belső}} = 1520$). Tehát a *tiszta avoiding* stratégiájú növénynek csak a sejtek 5%-án van előnye.



5. ábra. Kezdeti feltételek és néhány pillanattfelvétel a futtatásból. **a.** A kompetíció vizsgálatához használt mesterséges küzdőtér ($c_{\text{összes}} = 1600$). **b.** A kompetíció kezdőállapota: a küzdőtér jelentette ideális foltban a zöld-sárga (*entering* stratégiájú) növény már elterjedt, mire a piros (*tiszta avoiding* stratégiájú) növény megjelenik. **c-f.** Balról jobbra a *tiszta avoiding* növény térhódítása figyelhető meg az *entering* ($e = 0,6$) növénnel szemben. Megfigyelhető, hogy amíg létszámhátrányban van (**c-e.**), a *tiszta avoiding* növény túlnyomóan a fal menti területeken él túl – először a kezdőállapotának megfelelő oldalon (**c-d.**), majd ahogy a periodikus határfeltételek miatt a másik oldalon is megjelenik, szintén túlnyomóan csak a fal menti területeken tud elterjedni (**e.**). Végül túlnyomó többségre jut (**f.**), majd kiszorítja kompetitorát.

Ráadásul a kezdeti feltételek is az *entering* stratégiájú növénynek kedveznek ($N_{e=0} = 7$; $N_{e>0} = 1593$), amivel azt a helyzetet modellezzük, amikor egy *entering* növény által már kolonizált jó foltot közelít meg a később érkező, *tiszta avoiding* növény. Azzal pedig, hogy megmutatom,

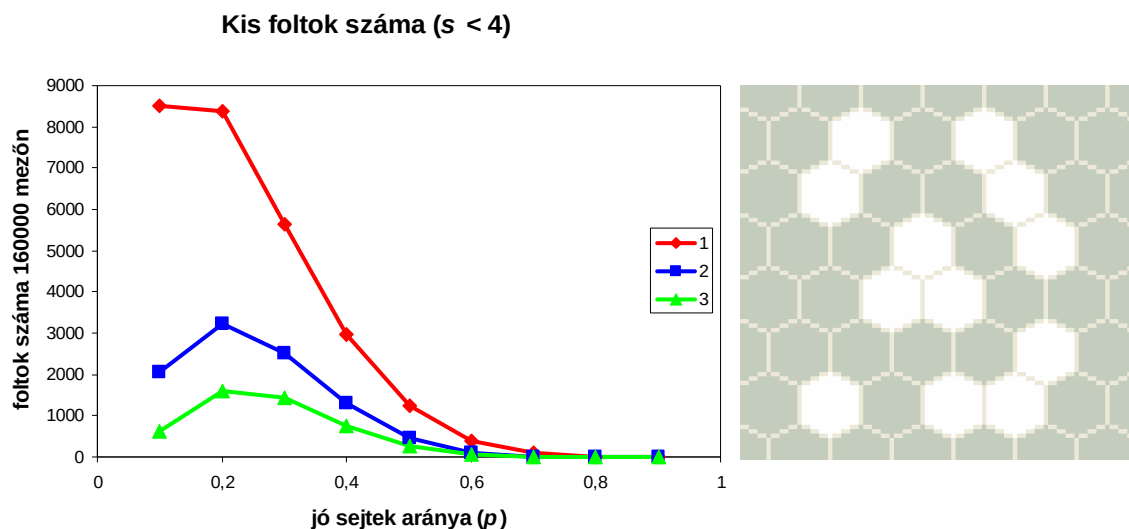
hogy a ritka *tiszta avoiding* stratégista invázióra képes az elterjedt *entering* stratégisták közt, az *entering* számára ideális élőhelyi viszonyok mellett is, a stratégiák közti kompetíciós hierarchia egyértelműségét kívánom alátámasztani (5. ábra). A mesterséges küzdőtér és kezdőállapot a bizonyításhoz volt szükséges. E harmadik vizsgálat kimenetével, a másodikhoz hasonlóan adott generációnként a növények rameteinek számát (N), és a jó sejten levő rametek számát ($N_{jó}$) tároltam el, a két növényre külön. Az eredményekben egyetlen, tipikus futás eredményét mutatom meg, amely példázza a *tiszta avoiding* stratégia *tiszta entering* és *átmeneti entering* stratégiákkal szembeni inváziós képességét.

3. Eredmények

3.1. Élőhely-foltosság

Négy jellemzője érdekelt az élőhelynek, amelyek közvetlen kihatással vannak a benne élő növények optimális viselkedésére: a kis foltok száma, a foltok átlagos mérete, a legközelebbi szomszédos folttól való átlagos távolság, illetve a tetszőleges jó sejt lokális környezetében a foltok száma és mérete (vö. 1.2.1. alfejezet). Folton inntől jó foltot értek, a rövidség végett.

A kis foltok száma rohamosan csökken p növekedésével. A perkolációs küszöbnél ($p_c = 0,5$) már a 3 sejtől álló foltok is ritkák. Ezért a három legkisebb foltméretet ($s = \{1, 2, 3\}$) ábrázoltuk (6. ábra). A kis foltok nagyarányú jelenléte ellehetetleníti az avoinding stratégiájú növények terjedését. Az entering stratégiájú növények terjedését is korlátozhatják e foltok, főleg ha a rossz mezőkön való átjutás kockázatát nem ellensúlyozza e foltok tápanyagtartalma. A kis méretű ($s \leq 3$) foltok összterületének $p = 0,2$ körül található a maximuma, itt ezek teszik ki a rács 12%-át; a kis foltok összterülete $p_c = 0,5$ -nél már a rács 2%-a alá csökken. Ha csak a rács jó területeinek arányában vizsgálódunk, akkor p növelésével a kis méretű foltok összterülete monoton csökken ($p = 0,1$ -nél 91%, $p_c = 0,5$ -nél már 4% alatti).

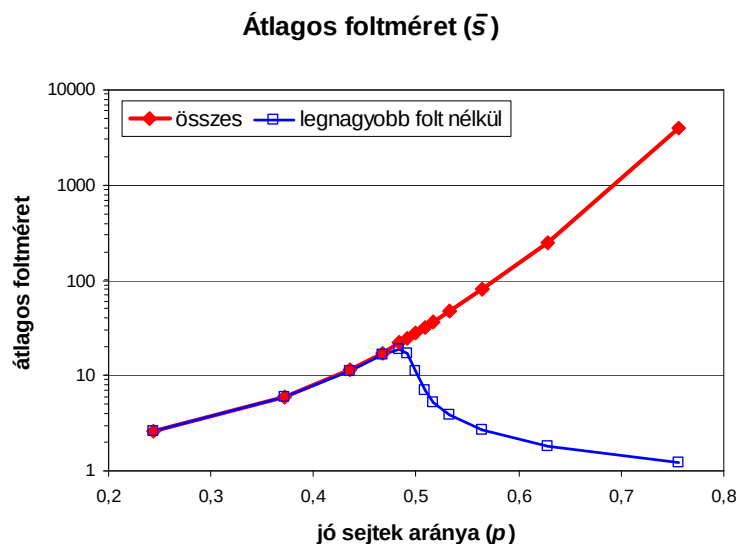


6. ábra. Bal oldalon a kis ($s \leq 3$) foltok számát látjuk a jó sejtek arányának (p) függvényében, 400×400 mező alkotta rácson. Jobb oldalon egy $s = 1$, egy $s = 2$ méretű foltot mutatok, illetve $s = 3$ -nál a három lehetséges konfigurációt.

Hogy ne csak a legkisebb foltokat jellemezzem, kiszámoltam a p függvényében az átlagos foltméretet is (7. ábra). Végtelen rácson p_c fölött megjelenik a végtelen méretű folt, így az

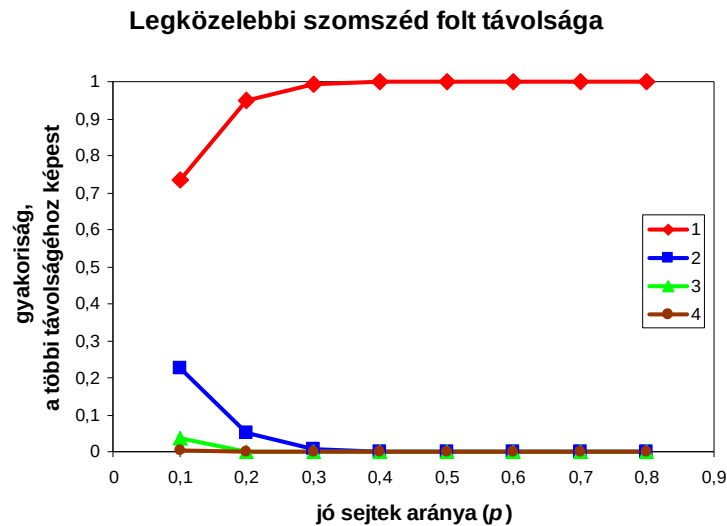
átlag végtelen lesz. Emiatt $p > p_c$ -nél csak úgy van értelme elvégezni az átlagolást, hogy a végtelen méretű foltot kivesszük az adatok közül (Stauffer és Aharony, 1994). Véges rácson értelemszerűen nincs végtelen klaszter, de van legnagyobb, amely p_c fölött már tartalmazza a jó sejtek igen nagy részét. Az átlagolást ezért volt értelme úgy is elvégezni, hogy a legnagyobb foltot kivettem az adatok közül.

$p = 0,25$ körül az átlagos foltméret nagyon kicsi ($\bar{s} = 2,58$), a legnagyobb folttal együtt és anélkül is. Jóval a perkolációs küszöb fölött ($p = 0,75$) a legnagyobb folt uralja a területet, vele együtt az átlagos foltméret $\bar{s} = 3921$, nélküle pedig $\bar{s} = 1,22$. A perkolációs küszöbnél ($p_c = 0,5$) az összes folt átlagos mérete körülbelül kétszerese a legnagyobb folt nélküli átlagnak, tehát a legnagyobb folt éppen annyi sejtet foglal magába, mint a többi folt együtt.



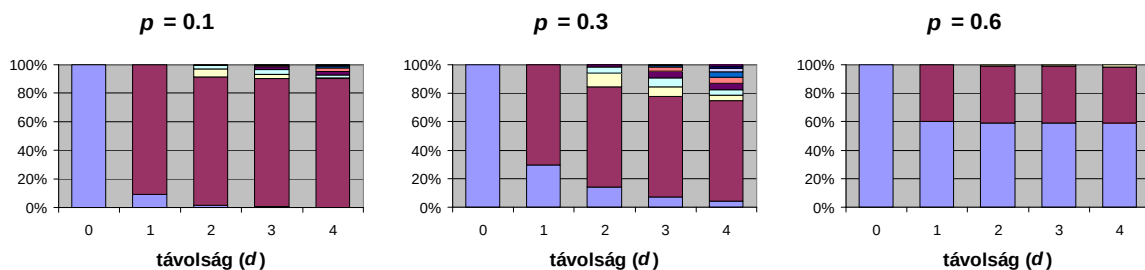
7. ábra. Átlagos foltméret a jó sejtek arányának függvényében. A függőleges tengely logaritmikus skálázású, tehát a különbségek nagyságrendiek.

Az entering stratégiájú növények foltok közti terjedését megakadályozza, ha az egymáshoz legközelebbi foltok *nem* közvetlen szomszédosak ($d > 1$). A terjedés szabályai értelmében ugyanis a növény képtelen egy kettő vastag rossz területen átjutni. Érdekes módon ilyenfajta akadályozást csak nagyon alacsony p -knél ($p < 0,2$) tapasztalunk (8. ábra). $p = 0,2$ -nél a szomszédos foltpárok 95%-a $d = 1$ távolságra van egymástól ($p = 0,3$ -ra ez a szám 99%, $p = 0,4$ -re 99,9%, $p \geq 0,6$ -ra pedig 100%).



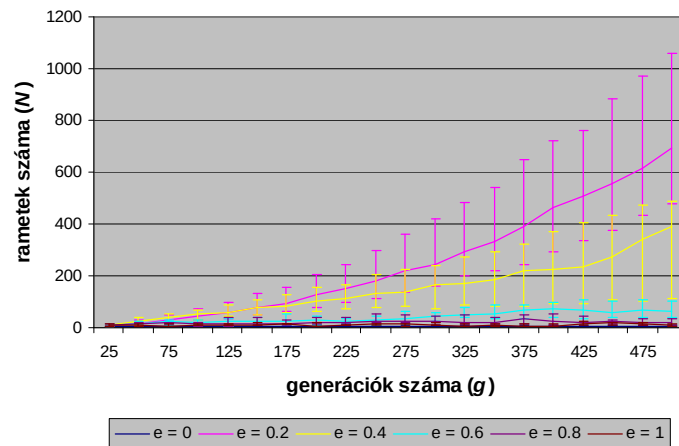
8. ábra. Az egymáshoz legközelebbi foltok távolságának relatív gyakorisága a jó sejtek arányának függvényében.

Az entering stratégiájú növények számára fölösleges kockáztatást jelent, ha rossz sejteken keresztül a kiindulásival megegyező foltba érnek vissza. Amikor a térképek tetszőleges jó sejtjeinek lokális ($d < 5$) környezetét vizsgáltam, akkor éppen ezen események valószínűségét kívántam felbecsülni. $p = 0,6$ -nál és afölött elhanyagolhatónak találtam annak esélyét, hogy a növény olyan foltba jusson, amelyben még nem járt (9. ábra).

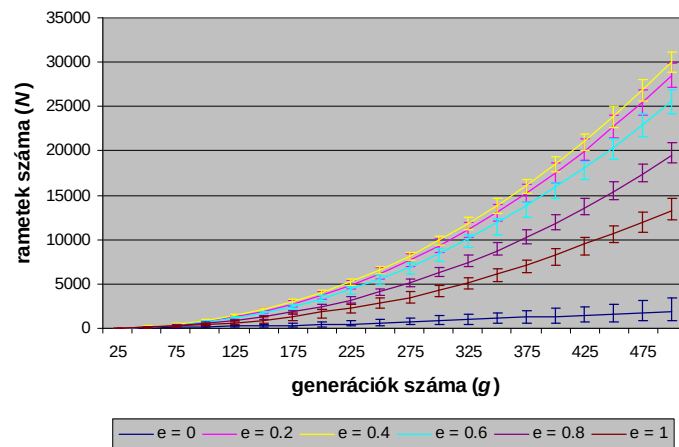


9. ábra. Jó sejt lokális ($d < 5$) környezetében található sejtek megoszlása aszerint, hogy a jó sejtrel azonos foltba tartoznak (kék), rossz sejtek (piros), illetve egyéb jó foltba tartoznak (többi szín).

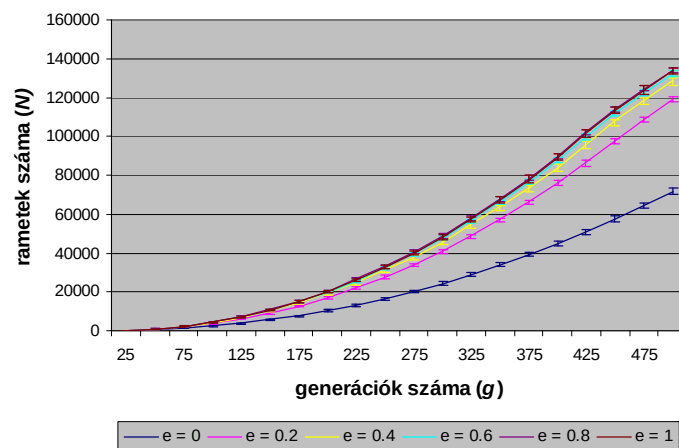
Medián kolonizált terület ($p = 0,3$)



Medián kolonizált terület ($p = 0,5$)



Medián kolonizált terület ($p = 0,7$)



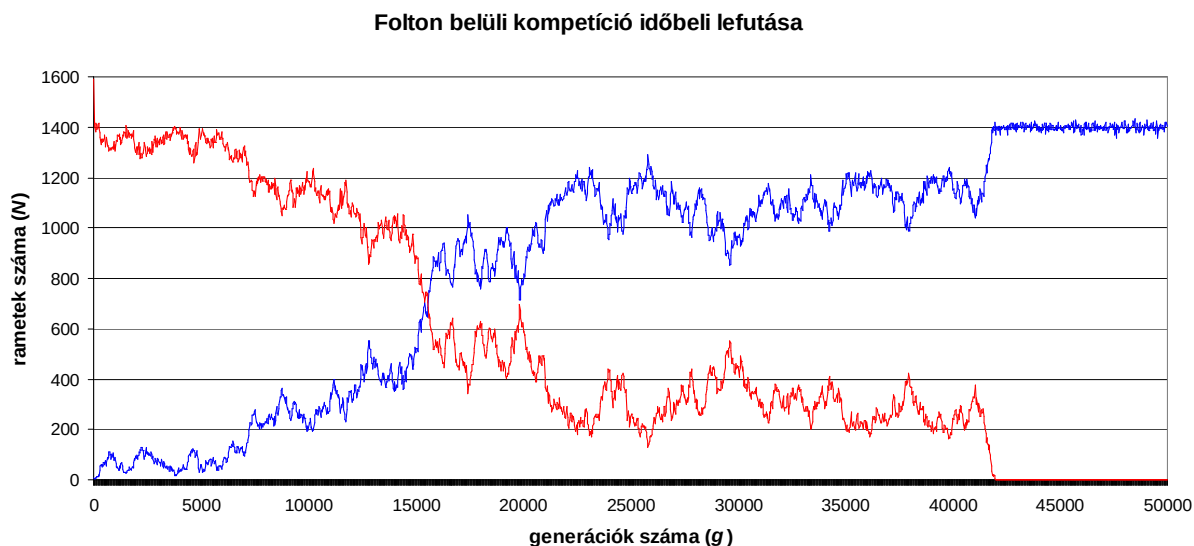
10. ábra. A kolonizáció során betöltött sejtek mediánja különböző p -k mellett. A hibásáv a kvartilisekig tart.

3.2. Élőhely-kolonizáció

Az élőhely-kolonizációs vizsgálat legfőbb tapasztalata az volt, hogy a kolonizációs sebesség maximuma nem tiszta stratégiához (tiszta avoiding vagy tiszta entering) tartozik (10. ábra). A maximális sebesség p -től függően különböző arányú átmeneti stratégiákhoz tartozik: p növelésével egyre nagyobb arányban entering stratégiájú növények lettek a csúcstartók. Vizsgálatunk tehát azt mutatja, hogy minél kisebb a jó sejtek aránya (p), annál kevésbé éri meg belépni a rossz sejtbe. Viszont ha egyáltalán nem lépnek rossz sejtbe, akkor tudnak a legkevésbé elterjedni: a tiszta avoiding stratégia még a perkolációs küszöb fölött jóval ($p = 0,7$) sem teljesített jól.

3.3. Folton belüli kompetíció

Sikerült megfigyelnem, ahogy tiszta avoiding stratégiájú ($e = 0$) növény nagyfokú hátrányból indulva is kiszorította a foltból entering stratégiájú kompetitorát. Az ismétlések tapasztalata azt mutatta, hogy a minél nagyobb a különbség a növények e értékei közt, annál hamarabb lefut köztük a verseny. A bemutatott ábrán a tiszta avoiding növény elterjedése az $e = 0,6$ entering növényvel szemben 40000-nél is több generációt vesz igénybe (11. ábra).



11. ábra. Tiszta avoiding ($e = 0$) és entering ($e = 0,6$) stratégiájú növények közötti versengés időbeli lefutása.

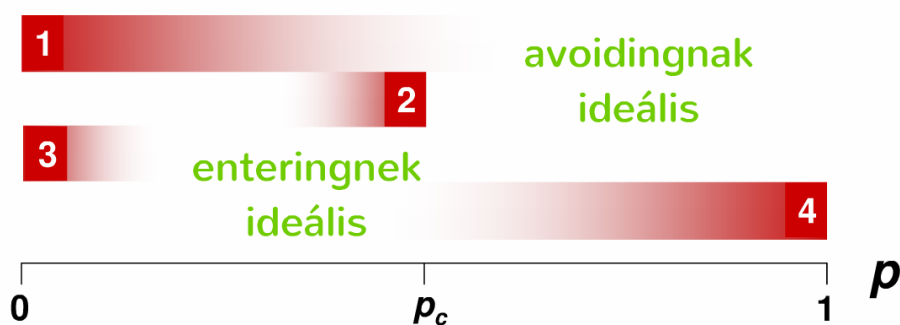
4. Diskusszió

Megpróbáltuk az élőhely minőségét (és általa jelentett főbb kockázati tényezőket) megfeleltetni a növények várható és megfigyelt sikerével.

Az élőhelyi minőség jelentette kockázati tényezőket a következőképp foglaltuk rendszerbe (Oborny et al., 2012b): (1) kis foltban való megrekedés; (2) „elveszés” a folt útvesztőjében (lassú terjedés); (3) nincs elérhető folt megfizethető távban; (4) az eredeti foltot leli fel újra a növény. Ezek csoportosíthatóak aszerint, hogy a rossz foltokat elkerülő (*avoiding*), illetve az azokba belépő (*entering*) stratégiájú növényekre nézve kockázatosak (12. ábra). Megnéztük, hogy e kockázati tényezőket a jó sejtek arányának (p) mely tartományán jelentősek (13. ábra).



12. ábra. Az avoiding illetve entering stratégiájú növényekre vonatkozó főbb kockázati tényezők összefoglalása. Forrás: Oborny et al., 2012b nyomán.



13. ábra: Predikcióink a növényi stratégiák környezetfüggő sikerére nézve. Forrás: Oborny et al., 2012b nyomán.

A növényi stratégiákra vonatkozóan ezalapján predikciókat tettem (13. ábra), amelyek alapvetően megfeleltek a növények viselkedéséről szerzett tapasztalatainkkal: a perkolációs küszöb alatt az avoiding stratégiájú növény kolonizációban alulmaradt; a perkolációs küszöb fölött pedig, bár mindkét stratégiájú növény képes volt a terjedésre, kompetíció dolgában alulmaradt az entering stratégia. Predikcióimat kísérletesen is érdemes volna ellenőrizni.

Megfigyelések alapján számos ramet követi finom térbeli skálán a tápanyagfoltokat. Amint itt megmutattam, ez a genet stratégiájára is kihat. A kompetíció-kolonizáció tengelyen elfoglalt pozíció az élőhely minőségére adott válasz. Ennek evolúciója – minthogy a foltkerülés mechanizmusai többnyire kellőképpen egyszerűek – nagyon gyors lehet.

C. Köszönet

Hálával tartozom témavezetőmnek, *Oborny Beátának*, a klonális növények tudományába való bevezetésemért, a térben explicit modellek iránt érdeklődésem felkeltéséért, az igen inspiráló szakmai légkörért (felkészültségéért, vitakészségéért, lelkesedéséért), és nem utolsósorban a dolgozatot érintő kritikai megjegyzéseimért.

Köszönetet mondok a kutatócsoport tagjainak, *Gulyás Máténak* és *Englert Péternek*, eddigi munkáik eredményeiért, amivel hozzájárultak jelen kutatásom kérdésfelvetéséhez. A *tágabb szakma* munkásságába való, tudományos irodalom nyújtotta bepillantást nagyra értékelem.

Családom támogatását öröm volt élveznem, a kutatás során s már azt megelőzően is. Bátyám, *Hubai Tamás*, értékes tanácsokkal látott el (a kutatási célszoftver algoritmusát illetően).

D. Szerzői hozzájárulás

„Nyilatkozat a pályázó egyéni hozzájárulásáról a pályaműben leírt eredményekhez”

Az alább összefoglaltak szerint, az e dolgozatban bemutatott kutatás saját munkám. Részint egyedül (programozási feladatok, a dolgozat szövegezése), részint témavezetőm segítségével (kutatási terv, algoritmust érintő döntések, eredmények értelmezése) végeztem (2. táblázat).

2. táblázat. A kutatás részfeladatokra bontása az érintett felek feltüntetésével.

Koncepció	Oborny B, Hubai AG
Algoritmus	Oborny B, Hubai AG, és tanácsok: Hubai T*
Szoftver elkészítése	Hubai AG
Mérések	Hubai AG
Eredmények értékelése	Oborny B, Hubai AG
Dolgozat	Hubai AG

* Hubai Tamás, okleveles matematikus, a MTA Rényi Alfréd Matematikai Kutatóintézet tudományos segédmunkatársa.

E. Irodalom

1. **Addicott JF, Aho JM, Antolin MF, Padilla DK, Richardson JS, Soluk DA. 1987.** Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49, 340–346.
2. **Arnaud-Haond S, Duarte CM, Diaz-Almela E, Marbà N, Sintès T, Serrão EA. 2012.** Implications of extreme life span in clonal organisms: Millenary clones in meadows of the threatened seagrass *Posidonia oceanica*. *PLoS ONE* 7(2), e30454.
3. **Boswell GP, Britton NF, Franks NR. 1998.** Habitat fragmentation, percolation theory and the conservation of keystone species. *Proceedings of the Royal Society B* 265, 1921–1925.
4. **Callaghan TV, Headley AD, Svensson BM, Lixian L, Lee JA, Lindley DK. 1986.** Modular growth and function in the vascular cryptogam *Lycopodium annotinum*. *Proceedings of the Royal Society B* 228, 195–206.
5. **Cheplick GP. 1997.** Responses to severe competitive stress in a clonal plant: differences between genotypes. *Oikos* 79, 581–591.
6. **Czárán T, Bartha S. 1992.** Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities. *Trends in Ecology & Evolution* 7(2), 38–42.
7. **de Kroon H, Hutchings MJ. 1995.** Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* 83, 143–152.
8. **de Witte LC, Stöcklin J. 2010.** Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of Botany* 106, 859–870.
9. **Dorken ME, Eckert CG. 2001.** Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology* 89, 339–350.
10. **Eriksson O. 1985.** Reproduction and clonal growth in *Potentilla anserina* L. (Rosaceae): the relation between growth form and dry weight allocation. *Oecologia* 66, 378–380.

11. **Evans JP, Cain ML. 1995.** A spatially explicit test of foraging behaviour in a clonal plant. *Ecology* **76**(4), 1147–1155.
12. **Farina A. 1998.** *Principles and methods in landscape ecology*. Chapman & Hall Ltd, London, 12–14 & 26–28.
13. **Haber M. 2013.** Colonies are individuals: Revisiting the superorganism revival. In: Bouchard F, Huneman P (szerk.) *From groups to individuals: Perspectives on biological associations and emerging individuality*. MIT Press. (nyomdában)
14. **Harper JL, White J. 1974.** The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**, 419–463.
15. **Huffaker CB. 1958.** Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* **27**(14), 343–383.
16. **Keitt TH, Urban DL, Milne BT. 1997.** Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Ecology and Society* **1**(1), 4.
17. **Kesten H. 1980.** The Critical Probability of Bond Percolation on the Square Lattice Equals $1/2$. *Communications in Mathematical Physics* **74**, 41–59.
18. **Kleijn D, van Groenendael JM. 1999.** The exploitation of heterogeneity by a clonal plant in habitats with contrasting productivity levels. *Journal of Ecology* **87**(5), 873–884.
19. **Larson DW. 2001.** The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Experimental Gerontology* **36**, 651–673.
20. **Levin SA, Paine RT. 1974.** Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of the U.S.A.* **71**(7), 2744–2747.
21. **Li BL, Archer S. 1997.** Weighted mean patch size: a robust index for quantifying landscape structure. *Ecological Modelling* **102**, 353–361.
22. **Li H, Reynolds JF. 1993.** A new contagion index to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology* **8**(3), 155–162.

23. **Lovett Doust L. 1981.** Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* **69**, 743–755.
24. **Lynch AJJ, Barnes RW, Cambecèdes J, Vaillancourt RE. 1998.** Genetic evidence that *Lomatia tasmanica* (Proteaceae) is an ancient clone. *Australian Journal of Botany* **46**, 25–33.
25. **MacArthur RH, Pianka ER. 1966.** On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* **100**(916), 603–609.
26. **Macdonald SE, Lieffers VJ. 1993.** Rhizome plasticity and clonal foraging of *Calamagrostis canadensis* in response to habitat heterogeneity. *Journal of Ecology* **81**(4), 769–776.
27. **Mágori K, Oborny B, Dieckmann U, Mészéna G. 2003.** Cooperation and competition in heterogeneous environments: the evolution of resource sharing in clonal plants. *Evolutionary Ecology Research* **5**, 787–817.
28. **Martínez DE. 1998.** Mortality patterns suggest lack of senescence in *Hydra*. *Experimental Gerontology* **33**(3), 217–225.
29. **McIntyre NE, Wiens JA. 1999.** Interactions between habitat abundance and configuration: experimental validation of some predictions of percolation theory. *Oikos* **86**, 129–137.
30. **Oborny B. 2004.** External and internal control in plant development. *Complexity* **9**(3), 22–28.
31. **Oborny B, Szabó G, Mészéna G. 2007.** Survival of species in patchy landscapes: percolation in space and time. In: Storch D, Marquet P, Brown J (szerk.) *Scaling Biodiversity*. Cambridge University Press, UK, 409–440.
32. **Oborny B. 2010.** A növények növekedési stratégiájának evolúciója. *Magyar Tudomány*.
33. **Oborny B, Mony C, Herben T. 2012 „a.”** From virtual plants to real communities: A review of modelling clonal growth. *Ecological Modelling* **234**, 3–19.

34. **Oborny B, Englert P. 2012.** Plant growth and foraging for a patchy resource: A credit model. *Ecological Modelling* **234**, 20–30.
35. **Oborny B, Hubai AG, Gulyás M, Englert P. 2012 „b.”** A bird in the hand or two in the bush? Missed opportunities, and the time-dependence of foraging success. *10th Clonal Plant Workshop: Ecological Consequences of Plant Clonality under Global Change*. Beijing, China. (konferencia előadás)
36. **Pete G, Garban C, Schramm O.** <http://www.math.bme.hu/~gabor/specColloq.pdf> (elérés: 2012. 10. 25.)
37. **Prusinkiewicz P, Lindenmayer A. 1990.** *The algorithmic beauty of plants*. Springer-Verlag, New York, 175–177.
38. **Salzman AG. 1985.** Habitat selection in a clonal plant. *Science* **228**, 603–604.
39. **Schenk HJ. 1999.** Clonal splitting in desert shrubs. *Plant Ecology* **141**, 41–52.
40. **Shumway SW. 1995.** Physiological integration among clonal ramets during invasion of disturbance patches in a New England salt marsh. *Annals of Botany* **76**, 225–233.
41. **Silverton J, Holtier S, Johnson J, Dale P. 1992.** Cellular automaton models of interspecific competition for space – the effect of pattern on process. *Journal of Ecology* **80**(3) 527–533.
42. **Stauffer D, Aharony A. 1985.** *Introduction to Percolation Theory*. Taylor and Francis, London.
43. **Stuefer JF, de Kroon H, During HJ. 1996.** Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology* **10**, 328–334.
44. **Tischendorf L, Fahrig L. 2000.** How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* **15**, 633–641.
45. **Trewavas AJ. 2003.** Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany* **92**, 1–20.
46. **Turner MG, Gardner RH, O'Neill RV. 2001.** *Landscape ecology in theory and practice: Pattern and process*. Springer-Verlag, New York, 135–147.

47. **Wherry ET. 1972.** Box-huckleberry as the oldest living protoplasm. *Castanea* **37**(2), 94–95.
48. **Wijesinghe DK, Hutchings MJ. 1997.** The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: and experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* **85**, 17–28.
49. **Wijesinghe DK, Hutchings MJ. 1999.** The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology* **87**, 860–872.
50. **With KA, King AW. 1999.** Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landscape Ecology* **14**, 73–82.