

A fajszám-terület összefüggés modelljeinek és elméleteinek áttekintése

Báldi András

Báldi, A. 1998. Review of the models and theories of the species-area relationship. – Ornis Hung. 8 Suppl. 1: 41-48.

The species-area relationship has been in the focus of interest for a hundred years. The two main directions in the studies of the relationship are the mathematical description of the curve (where the X axis is the area, the Y is the species number), and the evaluation of the possible ecological explanations. Suggested explanations include passive sampling, includes the area per se, habitat diversity, disturbance, evolutionary and the species-energy theories. The biological meaning of the parameters of the species-area equations is not known for the intercept (C), and is contradictory for the slope (z). New directions in the study of species-area relationship include the mathematical investigation of the generating mechanism, and the deterministic or stochastic nature of island communities.



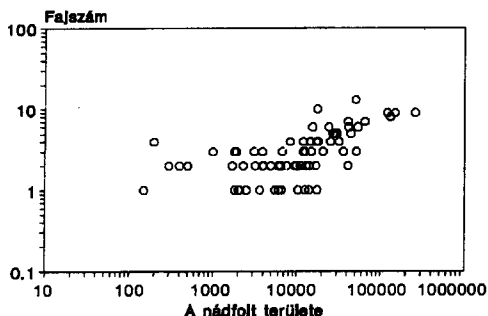
A fajszám-terület összefüggést, mi szerint nagyobb területen több faj található, már több mint száz éve vizsgálják. A kutatások egyik része a fajszám-terület görbék matematikai modelljének leírását tűzte ki célul, a másik része a lehetséges ökológiai magyarázatokat keresi. Ide az alábbi főbb teóriák tartoznak: véletlenszerű mintavétel, terület *per se*, élőhelydiverzitás, diszturbancia, evolúció, és fajszám-energia teóriák. A fajszám-terület összefüggés logaritmi-kus skálán ábrázolva általában egyenest ad. Az egyenlet paramétereinek biológiai értelmezése ellentmondásos, a tengelymetszetnek még egyáltalán nem sikerült biológiai tulajdonságot megfeleltetni, a meredekség esetében pedig ellentmondásos eredmények láttak napvilágot. A fajszám-terület összefüggés új irányait a kialakító mechanizmus matematikai keresése, valamint a szigeti közösségek véletlenszerű, vagy determinisztikus kialakulásának vizsgálata jelenti.

B. A.: MTA-MTM Állatökológiai Kutatócsoport, Magyar Természettudományi Múzeum, 1088 Budapest, Baross u. 13.

1. Bevezetés

A fajszám növekedése a területtel az ökológia egyik régóta ismert alaptétele (1. Ábra). A jelenség első leírásai már a múlt században megjelentek (pl. de Candolle 1855, idézve McGuinness 1984a-ban). A huszadik század elején azután Olof Arrhenius és H. A. Gleason nyomán megindultak a fajszám-terület görbe matematikai leírására irányuló erőfeszítések. Arrhenius a

hatvány összefüggést, Gleason pedig az exponenciális összefüggést találta pontosabbnak (lásd később), és erről többfordulós vitát folytattak az Ecology hasábjain (Arrhenius 1923, Gleason 1922, 1925). A problémakör hatalmas fellendülését hozta azután Preston, MacArthur és Wilson munkássága, a szigetbiogeográfia jól ismert és elegáns elméletének a megalkotásával (Preston 1962, MacArthur & Wilson 1963, 1967). Sokszáz cikk jelent meg az elmélet kapcsán, legtöbbször alátámasztva annak



1. Ábra. A fajszám-terület összefüggés ábrázolása logaritmikus skálán a Velencei-tó 109 nádszigetén a költési szezonban (1994) előforduló madárfajok alapján.

Fig. 1. Species-area relationship for birds on 109 seed islands of Lake Venetia in the breeding season of 1994.

predikcióit. A legutóbbi időkben azonban pont a szigetbiogeográfia "érdemtelen" túlhangsúlyozását emelik ki, sőt a MacArthur és Wilson féle elmélet marginális jelentőségét is emlegetik (Williamson 1989). A témakör tehát mindig is az ökológia egyik központi témája volt, pro és kontra elméletek és terepi eredmények születtek, jelentősen hozzájárulva ezzel az ökológia fejlődéséhez.

A fajszám-terület összefüggés azért is foglal el központi helyet az ökológiában, mivel egyike a néhány ismert törvényszerűségnek, ráadásul a reláció matematikailag is leírható. Újabban a természetvédelem is megpróbálja ezeket az elméleteket a jelentkező problémák megoldására felhasználni, például a nemzeti parkok tervezésénél (pl. Higgs 1981, Wilcox 1980; magyaryelvű áttekintés: Moskát *et al.* 1991, Báldi 1994).

A fajszám-terület összefüggéshez kapcsolódó problémák két nagy csoportra oszthatók: az egyik a természetben felvett minták alapján kapott fajszám-terület görbék matematikai leírásával foglalkozik, a másik pedig a görbéket kialakító mechanizmusokat, az összefüggés kialakulásáért felelős faktorokat igyekszik feltárni.

Célom e tanulmányban, hogy áttekintést nyújtsak az irodalomban előforduló matematikai modellekről, melyek a fajszám-terület összefüggést írják le, valamint az összefüggést magyarázó elméletekről. Végül a főbb jövőbeli kutatási irányzatok felvázolására is kísérletet teszek.

2. A fajszám-terület összefüggés görbéinek matematikai leírása

Mint már korábban szó volt róla, az első matematikai leírások már a század huszas éveiben megtörténtek. A hatvány modellt Arrhenius (1921) írta le:

$$A_1 / A_2 = (S_1 / S_2)^n,$$

ahol n az adott közösséghez rendelt állandó, S a fajszám, A a terület. A képlet általános alakja más formában ismert:

$$S = CA^z,$$

ahol C és z pozitív állandók. A képletnek gyakran a logaritmikus alakját használják:

$$\log S = \log C + z \log A.$$

Ebben az esetben az összefüggés lineáris, $\log C$ a tengelymetszet, z pedig az egyenes meredeksége.

A exponenciális modell Gleason (1922) nevéhez fűződik, aki szerint Arrhenius hatvány modellje hibás volt, és az alábbi képlet írja le helyesen a fajszám összefüggését a területtel:

$$S = \log C + z \log A.$$

Ugyan Gleason kifogásai a hatvány modell ellen alapvetően hibásak voltak, mégis a század első felében a botanikusok a gleasoni modellt fogadták el (McGuinness 1984a).

A harmadik matematikai próbálkozás a fajszám terület görbéjének a leírására a véletlenszerű elhelyezkedés, vagy passzív mintavétel modellje volt. Először Arrhenius írta le, hogy a fajok eloszlása különböző méretű területeken véletlenszerű is lehet. Azonban egészen a nyolcvanas évekig igencsak el lett feledve ez a modell, amikor Connor és McCoy (1979) rámutattak, hogy null-hipotézisként kell ezt a modellt használni. Coleman (1981) és Coleman *et al.* (1982) azután egzakt képletben írta le a véletlenszerű mintavételen alapuló várható fajszám-terület görbét:

$$s(\alpha) = S - \sum (1 - \alpha)^n,$$

ahol s a várt fajszám, S a megfigyelt össz fajszám, α a relatív terület, n_i az i -dik faj abundanciája.

A fenti képleteken kívül még kettő másik is megadható és tesztelhető, melyeket Connor és McCoy (1979) figyelembe vett áttekintő cikkükben:

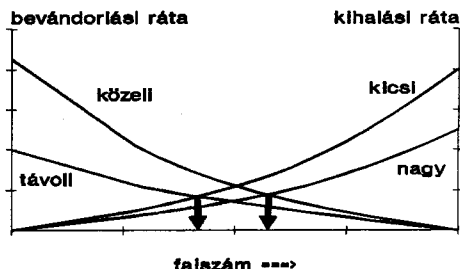
$$S = C + zA$$

$$\log S = C + zA$$

Ezeknek a reprezentáltsága azonban a szakirodalomban olyan csekély, hogy bővebben nem térek ki rá.

3. A fajszám-terület összefüggést magyarázó elméletek

Számos elmélet létezik, melyek a fajszám és a terület megfigyelt kapcsolatát értelmezik. Sok esetben azonban több elmélet egyidejűleg is érvényes lehet. Azonban a fellelhető elemzésekben sokszor csak egy, vagy néhány elméletet vettek figyelembe, vagy más csoportosítást használtak, így meglehetősen szétszórt az idevágó irodalom. Az alábbiakban az összes idevágó elméletet ismertetem.



2. Ábra. A MacArthur és Wilson féle equilibrium elmélet grafikus ábrázolása. A fajszám kialakításáért a bevándorlási és a kipusztulási ráta felelős. A bevándorlási ráta közeli szigetek esetén nagyobb, mint távoli szigeteknél. A kipusztulási ráta nagy szigeteken kisebb mint a kis szigeteken. A fajszámot tehát a távolság (izoláció) és a sziget mérete alakítja ki. A nyílak a különböző pozíciójú szigetek esetén kialakuló egyensúlyi fajszámokat jelzik, a legkisebb fajszám a távoli kis szigeteken alakul ki, a legnagyobb a közeli nagy szigeteken.

Fig. 2. The MacArthur-Wilson equilibrium theory. The species number is a result of extinction and colonization processes. The extinction is depends on the island area, mediated by the population size. The colonization is mainly related to isolation.

3.1. Terület *per se*, vagyis az equilibrium teória

A legismertebb elmélet a terület (area) *per se* teória, melyet Preston (1962), majd MacArthur és Wilson (1963, 1967) fejlesztett ki. Lényege, hogy egy szigeten a fajszámot a bevándorlás és kihalás dinamikus egyensúlya alakítja ki. A bevándorlási ráta a forrástól való távolság függvénye, a kihalási ráta pedig fordítottan függ a populáció méretétől, azaz közvetve a sziget nagyságától (2. Ábra). A teóriát a MacArthur iskola számos tagja tesztelte, legismertebbek a Simberloff és Wilson által végzett kísérletek, mely során mangrove szigetek izeltlábú metilbromid füstöléssel kiirtották, majd figyelték a visszatelepülésüket (lásd pl. Simberloff (1974) áttekintését). Megfigyeléseik alátámasztották az elméletet, a fajszám 0-ról az eredeti fölé nőtt egy kicsit, majd lecsökkent, és a füstölés előtti faj-

szám körül stabilizálódott. Az előforduló fajok azonban folyamatosan változtak, azaz dinamikus egyensúly jött létre.

Az elmélet tesztelését végző tanulmányokba azonban gyakran jelentős hibák kerültek (McGuinness 1984a). Például sokszor feledésbe merült, hogy az elmélet érvényességének több szigorú feltétele is van (Preston 1962): i) valódi izolátumok legyenek, (azaz egymással ne fűggenek össze, és közöttük kapcsolat soha ne legyen); ii) a faj-abundancia eloszlás lognormális legyen; és végül, iii) a fajszám nagy legyen, lehetőleg 50-100 faj felett.

3.2. Az élőhely-diverzitás teória

Az első elmélet, mely a területtel növekvő fajszámot a nagyobb terület többféle élőhelyével magyarázta már a század közepén megjelent (Williams 1943). A nagyobb területen levő többféle élőhely ugyanis a saját specialista fajait hozzáadja a fajkészlethez, így a növekvő terület csak közvetve oka a fajszám növekedésének, a közvetlen ok az élőhelytípusok számának növekedése. Hart & Horwitz (1991) a hipotézist kétfelé választotta térskála szerint: az egyik az élőhely-diverzitás hipotézis, mely csak a nagyléptékben megjelenő új élőhelyekre vonatkozik, mikor például egy tölgyes mellé bükkös, majd fenyves kerül a mintavételi területbe, így mindhárom erdőtípus fajai megjelennek. A másik az élőhely-heterogenitás hipotézis, mely jóval kisebb skálát vesz figyelembe. Eszerint a fajszám-növekedés oka a növekvő területen előforduló egyre nagyobb számú mikrohabitat. Bekerülhet tehát, a korábbi példánál maradva, a tölgyesbe egy sziklafal, patak, forrás, kőfűlke, láp stb. amelyek a hozzájuk kötődő fajokat (például szaporodás, pihe-nés, éjszakázás, telelés stb. tekintetében) a tölgyes fajszámához adják.

E teória valójában központi fontosságú a fajszám-terület összefüggésének ökológiai magyarázatában. Maga MacArthur & Wilson is a területet csak mint könnyen "megfogható" és mérhető faktort tekintette, szerintük is "a terület nem közvetlenül hat a fajszámra, hanem más tényezőkn, például az élőhely diverzitásán keresztül" (MacArthur & Wilson 1967, 20. oldal). A legújabban megjelent vaskos könyv a fajszám-terület összefüggésről is az élőhely-diverzitást valószínűsíti, mint a nagyobb terület megnövekedett fajgazdagságának a kialakítóját (Rosenzweig 1995). Szerinte a korábbi tanulmányok jelentős részénél is, ahol csak az equilibrium teóriát igazolták (ám más teóriát nem teszteltek, lásd feljebb), valójában a habitat-diverzitás elmélet felelős a kialakult mintázatért.

3.3. Véletlenszerű elhelyezkedés, vagy passzív mintavétel teória

A véletlenszerű elhelyezkedés elnevezést Coleman (1981) használta, a passzív mintavételt pedig Connor és McCoy (1979). Mindkét elnevezés magában foglalja a lényegét. Eszerint a teória szerint ugyanis a fajszám és a terület pozitív korrelációjának oka "mindössze" az, hogy a nagyobb területen több egyed fordul elő, melyek nagy valószínűséggel több fajhoz tartoznak. Itt tehát nincsen semmiféle kikötés a területeket illetően, például egy folytonos élőhelyről vett különböző méretű minták esetében is érvényes a teória. Ezt az elméletet lehet a fajszám-terület összefüggést leírásánál null-hipotézisként használni, és tesztelni (Connor & McCoy 1979, McGuinness 1984a, b).

Számos módszer van a fajszám véletlenszerű vagy nem véletlenszerű eloszlásának a tesztelésére. Jelen dolgozat kere-

teibe nem fér egy részletes módszertani útmutató, de említés szintjén felsorolom ezeket a lehetőségeket. (1) A sokfelé alkalmazott rarefaction módszer (lásd Moskát 1988 magyar nyelvű áttekintését). (2) Coleman (1981) megad egy képletet a véletlenszerű eloszlás esetén várható fajszám-terület görbe kiszámolására. Ezt lehet azután a megfigyelt görbével összevetni. (3) Quinn & Harrison (1988) a fajszám és a terület kumulatív görbéinek összehasonlítását javasolta. (4) Rosenzweig (1995) mintanagyságtól (azaz területtől) független két diverzitás index hasznosságát emeli ki, Fisher alfáját, és a Simpson indexet.

3.4. Diszturbancia teória

A diszturbancia teória jóval kisebb súllyal szerepel az irodalomban, mint az előzőek. Feltehetően azért, mert érvényességi köre szűkebb élőhely-spektrumra vonatkozik. E teória szerint a diszturbanciák, azaz természetes zavaró hatások (például egy földcsuszamlás, vihar, hullámverés) gyakorisága arányos a terület nagyságával, nagyobb területen tehát több a diszturbancia, ami többféle élőhelyet alakít ki, például különböző szukcessziós stádiumok jönnek létre (McGuinness 1984a, b, Hart & Horwitz 1991).

3.5. Evolúciós teória

Az igazi (pl. óceáni) szigeteken lehet értelmezni az evolúciós hipotézist (lásd Begon *et al.* 1986). Lényege, hogy a kontinenstől, illetve más forrástól távoli szigeteken az evolúciós változások sebessége gyorsabb lehet, mint a betelepülési ráta. Így az első betelepülőknél lehetőségük nyílik, hogy differenciálódással a rendelkezésre álló

élőhelyeket elfoglalják (például a Galápagos vagy Hawaii szigetek madarai esetében). Minél nagyobb területű a sziget, annál több a rendelkezésre álló élőhely és niche, azaz a differenciálódás során több faj fog kialakulni. Ez valójában az evolúciós biológiában jól ismert adaptív radiáció jelensége (Brown & Gibson 1983). A Galápagos-szigeteken előforduló *Geospiza*-k például morfológiailag számos niche-hez alkalmazkodtak, és számos fajt alkotnak. Ugyanakkor a genetikai különbözőség jóval kisebb náluk, mint más gerinces nem esetén (Avisé & Aguardo 1982).

3.6. Fajszám-energia teória

A fajszám-terület összefüggés körüli "hagyományos" viták egyik megoldása lehet Wright (1983) tanulmánya, melyben azt javasolta, hogy a terület helyett az energiát vizsgáljunk, azaz mennyi a rendelkezésre álló energia. Madarakra például a teljes primer produktiót javasolja használni, növényekre pedig az aktuális evapotranspiráció értékét. A teória alkalmas ugyan a fajszám eloszlásának szélesebb körű, tehát nem csak szigeteken történő értelmezésére (Turner *et al.* 1987, 1988), mégis mindössze néhány esettanulmány jelent meg (pl. Wylie és Currie 1993 a, b).

4. A fajszám-terület összefüggést leíró egyenletek biológiai értelmezése

A fajszám-terület reláció matematikai modelljeiben két paraméter szerepel, z és C , melyek pozitív konstansok. Azonban a kérdés, hogy hordoznak-e valamiféle biológiai jelentést, régóta vita tárgya. Maga Gleason (1922, 1925) és Arrhenius (1921,

1923) önkényesen választott állandóknak tekintették. A Preston féle modell után kezdték el tanulmányozni a lehetőségét, hogy valamiféle biológiailag értelmezhető tartalom rejlik bennük.

Az Y-tengelymetszetet jelentő C paraméterről szinte alig esik szó az irodalomban (lásd Connor & McCoy 1979). MacArthur és Wilson (1967) szerint egy olyan illesztett állandó, mely a környezeti feltételeket jellemzi.

A z , azaz a log-log skálán értelmezett fajszám-terület összefüggés illesztett egyenesének a meredeksége viszont már számos értekezés témáját szolgáltatta. A nézetek azonban ellentmondóak. Egyesek szerint (például Abbott 1983) nincs semmi különös biológiai jelentése a z -nek. Általánosabban elfogadott azonban, hogy a közösség relatív fajgazdagságának mérésére megfelelő (Begon *et al.* 1986). Ha ugyanis z , a meredekség nagyobb, akkor az a kisebb szigetek aránytalan elszegényedését mutatja.

A z érték érdekessége, hogy az eredeti prestoni kikötések mellett $z \approx 0,25$ adódott számos esetre. Így eleve adott egy null-hipotézisként használható érték, mely összehasonlításként szolgálhat. Ugyanakkor a Preston által előfeltételként kikötött lognormális eloszlás mellett z minden biológiai jelentés nélkül, a regresszióból adódóan, 0,2-0,4 közé esik (Connor & McCoy 1979). Ezt viszont mások cáfolták, és a z lényeges biológiai jelentésére mutattak rá (például Sugihara 1981).

A paraméterekkel kapcsolatos konklúzió tehát, hogy mind a z , mind C esetében a biológiai jeletésük megfejtése a jövő feladata, már ha egyáltalán lehetséges.

5. Új irányzatok a fajszám-terület összefüggés tanulmányozásában

A nyolcvanas évek végén, kilencvenes évek elején a hatvanas években történt jelentős változásokhoz hasonló fordulatok következtek be a fajszám-terület összefüggés körüli nézetekben. A változások leginkább a MacArthur & Wilson féle egyensúlyi teória egyeduralmának támadását jelentik (Haila 1990, Hart & Horwitz 1991, Williamson 1989). Ennek egyik egyenes következménye, hogy a többi hipotézist legalább olyan jelentősnek, hacsak jelentősebbnek nem tekintik. Így azután a következő szükségszerű lépés a hipotézisek közötti választás volt. Azonban ezek a munkák is számos kívánnivalót hagynak maguk után. Egy korai munka például Newmark-é (Newmark 1986), aki azonban a null-hipotézisként használható véletlenszerű elhelyezkedést nem vizsgálta. Nilsson *et al.* (1988) már figyelembe vette a véletlenszerű eloszlás lehetőségét, ám azt nem tesztelte. Martin *et al.* (1995) a sziget területének és izolációjának hatását vizsgálták madarakra. Noha kvantitatív számlálást végeztek, a véletlenszerű elhelyezkedés hipotézis matematikai értékelését elmulasztották. Quinn és Harrison (1988) már egy eljárást közöl, mellyel ki lehet mutatni, hogy a véletlenszerűségeen túl van-e a fragmentációs hatás (például jeletkezik az izoláció hatása) a fajszám-terület eloszlásban. Hart és Horwitz (1991) pedig már egy teljes eljárást mutat be, mely a szárazföldi közösségeket kevésbé érintő diszturbancia hipotézis, illetve az élesen elkülönülő evolúciós és fajszám-energia teóriák kivételével, a többi hipotézis között választást lehetővé teszi. 1994-ben már meg is jelentek az első munkák, melyek az ő eljárásukat (is) alkal-

mázták (Báldi & Kisbenedek 1994, Douglas & Lake 1994). Háttérként a hipotézisek közötti választásnak, hogy kvantitatív adatokra van szükség, a hagyományos fajlista nem elég. Az idevágó tanulmányok közül igen kevésben szerepelnek kvantitatív adat (Hart & Horwitz 1991). Emiatt sok esetben nehéz, vagy lehetetlen a fajszám-terület összefüggés elméleteinek analitikus vizsgálata.

A fajszám-terület görbék kialakító mechanizmusának a vizsgálata tehát még éppen csak hogy megkezdődött, azonban ezeknek a vizsgálatoknak az eredményei már ellentmondóak. Maga Hart és Horwitz (1991) egy citált példán véletlenszerű mintázatot mutattak ki különböző méretű lápok madárfajainak számában. Hasonló eredményt kaptak Coleman *et al.* (1982) egy észak-amerikai tó szigetein élő madarakra. Szintén madarakon Báldi és Kisbenedek (1994) viszont nem véletlenszerű eloszlást mutattak ki a Velencei-tó nádszigetein. Douglas és Lake (1994) viszont az élőhely-diverzitás hipotézist találták megfelelőnek patak-kövek élővilágának a leírásában.

Várható tehát, hogy számos taxonra és élőhelyre elkészülnek majd a fajszám-terület összefüggést kialakító mechanizmusok vizsgálata, és néhány éven belül már esetleg trendek keresésére is lesz lehetőség, és új elméletek is megjelennek. Az egyik nagy kihívás az ökológusok számára, hogy "lándsát törjenek" valamelyik, vagy több elmélet felett.

Szintén az utóbbi években merült fel egy új irányzat, melyet "nested-species subset-nek" neveznek (pl. Patterson & Atmar 1986). Lényege, hogy szerintük a közösségek fajösszetétele nem véletlenszerű, hanem meghatározott kisebb faj-együttesekből adódik össze. Tehát ha van egy nagy

szigeten A, B, C és D faj, akkor a kisebbben A, B és C, a még kisebbben A és B és így tovább. A fajok előfordulása ebben az esetben tehát nem véletlenszerű, hanem determinisztikus. Ez azért jelentős, mert a MacArthur és Wilson féle modellben nincs ilyen kötöttség, sőt a hipotézis teljesen "faj-független" betelepülést és kihalást tételez fel, azaz az értelmezésük sztochasztikus (Brown 1986, Whittaker 1992).

A fajszám-terület összefüggés megfejtése tehát még bőven ad munkát az ökológusoknak. A következő években többek között várható, hogy a teóriák tesztelését számos esetre és taxonra elvégzik, valamint hogy a determinisztikus és sztochasztikus eltérésnek a mélyére próbálnak hatolni.

Köszönetnyilvánítás. Köszönöm Dr. Moskát Csaba és Prof. Varga Zoltán észrevételeit egy korábbi kéziratról. A tanulmány elkészítését az OTKA F/5249 pályázat anyagi támogatása tette lehetővé.

Irodalom

- Abbott, I. 1983. The meaning of z in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography. – *Oikos* 41: 385-390.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. – *J. Ecol.* 9: 95-99.
- Arrhenius, O. 1923. On the relation between species and area. – A reply. – *Ecology* 4: 90-91.
- Avise, J. C. & C. F. Aguado. 1982. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. In: Hecht, M. K., Wallace, B. & G. T. Prance. (eds). *Evolutionary Biology*. Vol. 15. – Plenum Press, New York.
- Báldi, A. 1994. Természetvédelmi területek tervezésének ökológiai szempontjai. – II. Nemzetközi Környezetvédelmi Konferencia, Kecskemét, 134-137. oldal.
- Báldi, A. & T. Kisbenedek. 1994. Distribution of breeding birds in fragmented reed beds. – *J. Orn.* 135 Suppl.: 185.
- Begon, M., Harper, J. L. & C. R. Townsend. 1986. *Ecology. Individuals, populations and communities*. – Blackwell, Oxford.

- Brown, J. H. 1986. Two decades of interaction between the MacArthur-Wilson model and the complexities of mammalian distributions. – *Biol. J. Linnean Soc.* 28: 231-251.
- Brown, J. H. & A. C. Gibson. 1983. *Biogeography*. – The C. V. Mosby Company, St. Louis, Missouri, USA.
- Coleman, B. D. 1981. On random placement and species-area relations. – *Mathemat. Biosci.* 54: 191-215.
- Coleman, B. D., Mares, M. A., Willig, M. R. & Y.-H. Hsieh. 1982. Randomness, area, and species richness. – *Ecology* 63: 1121-1133.
- Connor, E. F. & E. D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. – *Am. Nat.* 113: 791-833.
- Douglas, M. & P. S. Lake. 1994. Species richness of stream stones: an investigation of the mechanisms generating the species-area relationship. – *Oikos* 69: 387-396.
- Gleason, H. A. 1922. On the relation between species and area. – *Ecology* 3: 158-162.
- Gleason, H. A. 1925. Species and area. – *Ecology* 4: 66-74.
- Haila, Y. 1990. Toward an ecological definition of an island: a northwest European perspective. – *J. Biogeogr.* 17: 561-568.
- Hart, D. D. & R. J. Horwitz. 1991. Habitat diversity and the species-area relationship: alternative models and tests. pp. 47-68. In: Bell, S. S., McCoy, E. D. & H. R. Mushinsky. (eds). *Habitat structure. The physical arrangement of objects in space*. – Chapman and Hall, London.
- Higgs, A. J. 1981. Island biogeography and nature reserve design. – *J. Biogeogr.* 8: 117-124.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. – *Evolution* 17: 373-387.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. – Princeton University Press, Princeton.
- Martin, J.-L., Gaston, A. J. & S. Hittler. 1995. The effects of island size and isolation on old growth forest habitat and bird diversity in Gwaii Haanas (Queen Charlotta Islands, Canada). – *Oikos* 72: 115-131.
- McGuinness, K. A. 1984a. Equations and explanations in the study of species-area curves. – *Biol. Rev.* 59: 423-440.
- McGuinness, K. A. 1984b. Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. – *J. of Biogeogr.* 11: 439-456.
- Moskát, C. 1988. Diverzitás és rarefaction. – *Aquila* 95: 97-104.
- Moskát, C., Báldi, A. & Z. Waliczky. 1991. Természetvédelmi célú kutatási irányzatok az ornitológiában. Pp. 183-193. In: Gyurác, J. (szerk.). *A Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület 3. Tudományos Ülése, Szombathely*.
- Newmark, W. D. 1986. Species-area relationship and its determinants for mammals in western North American national parks. – *Biol. J. Linnean Soc.* 28: 83-98.
- Nilsson, S. G., Bengtsson, J. & S. Ås. 1988. Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. – *J. Anim. Ecol.* 57: 685-704.
- Patterson, B. D. & W. Atmar. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. – *Biol. J. Linnean Soc.* 28: 65-82.
- Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. – *Ecology* 43: 185-215, és 410-432.
- Quinn, J. F. & S. P. Harrison. 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. – *Oecologia* 75: 132-140.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Simberloff, D. S. 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. – *Ann. Rev. Ecol. Systemat.* 5: 161-182.
- Sugihara, G. 1981. $S = CA^z, z \approx 1/4$; A reply to Connor and McCoy. – *Am. Nat.* 117: 790-793.
- Turner, J. R. G., Gatehouse, C. M. & C. A. Corey. 1987. Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. – *Oikos* 48: 195-205.
- Turner, J. R. G., Lennon, J. J. & J. A. Lawrenson. 1988. British bird species distributions and the energy theory. – *Nature* 335: 539-541.
- Whittaker, R. J. 1992. Stochasticity and determinism in island ecology. – *J. Biogeogr.* 19: 587-591.
- Wilcox, B. A. 1980. Insular ecology and conservation. In: Soulé, M. E. & B. A. Wilcox. (eds). *Conservation Biology. An evolutionary-ecological perspective*. – Sinauer, Sunderland, Mass.
- Williams, C. B. 1943. Area and number of species. – *Nature* 152: 264-267.
- Williamson, M. 1989. The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial. – *J. Biogeogr.* 16: 3-4.
- Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. – *Oikos* 41: 496-506.
- Wylie, J. L. & D. J. Currie. 1993a. Species-energy theory and patterns of species richness: I. Patterns of bird, angiosperm, and mammal species richness on islands. – *Biol. Conserv.* 63: 137-144.
- Wylie, J. L. & D. J. Currie. 1993b. Species-energy theory and patterns of species richness: II. Predicting mammal species richness on isolated nature reserves. – *Biol. Conserv.* 63: 145-148.