

Együttélés és versengés: ökológia és evolúció

Meszéna Géza

MTA doktori értekezés

Budapest, 2006

Tartalomjegyzék

Előszó: Megy-e a képletek által az ökológia elébb?	vii
I. Biológiai rész	1
1. Bevezetés: növekedés és reguláció	3
1.1. Malthus – Darwin – Gause	3
1.2. Az exponenciális növekedés, mint referencia	4
1.3. Az exponenciális növekedés matematikájáról	6
1.3.1. Struktúrált populációk	6
1.3.2. Fluktuáló környezet	7
1.3.3. Az időskálák szétválása	7
1.4. A populációszabályozás megkerülhetetlensége	8
1.5. A Gause-elv megkerülhetetlensége	9
1.6. Reguláló változók	10
1.7. Együttélés egy nemegyensúlyi világban	11
1.8. Időskálák: ökológia és evolúció	12
2. Populációreguláció és niche	13
2.1. A niche tér: diszkrét és folytonos	14
2.2. Habitat és funkció	15
2.3. Mi adja meg egy faj niche-ét?	17
2.4. Szabályozott együttélés	18
2.5. Niche: egy fogalom apálya	19
3. Adaptív dinamika és fajkeletkezés	23
3.1. A speciációs probléma	23
3.2. Az aszexuális elmélet: adaptív dinamika	24
3.2.1. Fitnessz, invázió és gyakoriságfüggés	24
3.2.2. A Folytonossági elv és következményei	26
3.3. Az adaptív dinamikától az adaptív fajképződésig	29
3.3.1. Mit változtat a szexuális reprodukció?	29
3.3.2. Folytonosság a populációgenetikában	30
3.3.3. Adaptív speciáció	31

II. Matematikai rész	35
4. A korlátozott hasonlóság elmélete	37
4.1. Bevezetés	37
4.2. Alapkoncepciók	39
4.2.1. A robusztus együttélés	39
4.2.2. A visszacsatoló hurok dekompozíciója	40
4.2.3. A diverzitás diszkrét korlátja	41
4.3. Lineáris populációszabályozás	42
4.3.1. A lineáris modell	42
4.3.2. A populációszabályozás erőssége és az együttélés robusztussága	43
4.3.3. A niche-ek korlátozott hasonlósága	45
4.3.4. Niche-átfedés erőforrás-kontínuum mentén	47
4.3.5. Roughgarden példájának strukturális instabilitása	50
4.4. Az általános elmélet	51
4.4.1. Általánosítás a nemlineáris esetre	51
4.4.2. Az együttélés valószínűsége	54
4.5. Diskusszió	56
4.5.1. Kompetitív kizárás és korlátozott hasonlóság	56
4.5.2. Térben kiterjedt populációk	57
4.5.3. Fluktuáló környezet	58
4.5.4. Kitekintés	59
4.6. Függelék	60
4.6.1. Véges és végtelen dimenzió egyszerre: az alapvető jelölések	60
4.6.2. Tenzorok, light verzió	60
4.6.3. A paralelopipedon térfogata	61
5. Az adaptív dinamika alapjai	65
5.1. Bevezetés	65
5.2. Az adaptív dinamikai folytonosság	66
5.2.1. Kiindulópont	66
5.2.2. Időskála szétválasztás	68
5.2.3. Hasonlósági sorfejtés	69
5.2.4. Inváziós fitnessz és a relatív dinamika	70
5.2.5. A szemléletes kép	71
5.3. Adaptív dinamika	72
5.3.1. Az invázió sztochaszticitása	72
5.3.2. Direkcionális evolúció	73
5.3.3. Szinguláris pont: evolúciós és konvergencia stabilitás	74
5.3.4. Páros elterjedési térkép és a szinguláris pontok klasszifikációja	75
5.3.5. Evolúciós elágazás	77
5.3.6. Példa: Lotka-Volterra modell	79
5.3.7. Térbeli adaptív dinamika	80
5.4. Függelék	81
III. Modell rész	83
6. Generalista vagy specialista? Adaptív dinamika két foltban	85
6.1. Bevezetés	85

6.2. A modell definíciója	86
6.3. A modell analízise	88
6.3.1. A globális növekedési ráta, azaz a fitnessz	89
6.3.2. A centrális stratégia tulajdonságai	90
6.3.3. A modell globális viselkedése	92
6.4. Diskusszió: fajképződési módok	95
6.5. Függelék	96
7. Parabolikus replikátorok adaptív dinamikája	99
7.1. Bevezetés: a parabolikus replikátorok	99
7.2. Parabolikus replikátorok versengése	101
7.2.1. Replikátorok hibridizáció nélkül	101
7.2.2. Hibridizáló replikátorok	104
7.3. Parabolikus replikátorok evolúciója	106
7.3.1. A parabolikus kvázifaj	107
7.3.2. Hibridizáló replikátorok elágazó evolúciója	108
7.4. Diskusszió: a folytonosság jelentőségéről	112
7.5. Függelék	113
Zárszó: és akkor?	115
Összefoglaló	117
Köszönet sokaknak	119
Hivatkozott irodalom	120

Előszó: Megy-e a képletek által az ökológia elébb?

Egy mondatban meg lehet mondani, mi is fog történni a dolgozatban: Egymáshoz nagyon hasonló replikátorok (fajok, allélek, szekvenciák...) között kompetitív kizárás érvényesül – a természetes szelekció révén hajtva az evolúciót – míg az elegendően különbözőek között a verseny elegendően legyengülhet ahhoz, hogy robusztus együttélésük lehetővé váljék – ami viszont az élővilág fantasztikus diverzitásának lehetőségét alapozza meg.

Nem mondok ezzel semmi meglepőt: már Darwin így értette. Nagyon másképp nem is lehet. Ha nincs kompetitív kizárás, akkor nincs evolúció. Ha meg csak az van, akkor nincs diverzitás. Hogy miért kell akkor mégis beszélni erről? Mert ez így általánosan igaz ugyan, de nem konkretizálható. S ha az általános nem konkretizálható, akkor a konkrétumokkal való behatóbb foglalkozás eltávolítja a gondolkozást az általánostól.

Az ökológia kulcskérdése a diverzitás megértése. A diverzitás tényét természetesen a kompetitív kizárás elve teszi problémává. Ennek következtében az ökológiában újra és újra felmerül a Gause-elv intellektuális legyőzésének igénye. Ezek a próbálkozások néha egyszerűen hibásak, máskor komoly részigazságokat tartalmaznak. De az evolúciós perspektíva ekkor kikerülhetetlenül elvész. Ez így nem őszinte: nem lehet az egyik órán azt tanítani, hogy az egyedi szerveződés a természetes szelekció eredménye, majd a másikon a fajok diverzitását azzal magyarázni, hogy valamiért felette állnak a kompetitív kizárás problémájának.

Az evolúciós perspektívát az ökológiában annál is könnyebb volt a 20. század második felében elveszíteni, mert az evolúcióelmélet neo-darwini szintézise már e század első felében szakított az ökológiai perspektívával. A populációgenetika a fitnessz fogalmán alapul; a modellezés általában a fitnessz-függvény specifikálásával kezdődik. És sokkal egyszerűbb a fitnessz-függvényt egyszer s mindenkorra rögzíteni, mint figyelembe venni lehetséges bonyolult függését az ökológiai kölcsönhatásoktól. Csakhogy ekkor a diverzitás képtelenség: a nagyobb fitnessű faj kiszorítja a kevésbé rátermettet – és ennyi. (A diploid genetika a fajon *belül* képes genetikai diverzitást fenntartani.) S ha a fajdiverzitás lehetősége eleve elvileg hiányzik a populációgenetika alapképéből, akkor nem csoda, ha a fajkeletkezés súlyos problémává lép elő. A szokásos válasz az, hogy új faj csak úgy keletkezhet, ha az eredetinek egy szubpopulációja térben izolálódik, majd a két szubpopuláció különböző irányokba evolválódik.

Darwin még úgy gondolta, hogy a fajon belül felhalmozódó változás természetesen növi át magát fajok közötti különbségekké. S úgy, hogy ez a folyamat adaptív. Aztán lett egy evolúciós világgépünk, amely nem nagyon tudja befogadni azt aényt, hogy több mint egy faj létezik. Azt mondjuk, hogy legyenek külön helyen amikor az új faj keletkezik, s akkor ez a gond megszűnik. Mire újra egy helyre kerülnek, és kezdeniük kell egymással valamit, már külön fajok, s hogy mit

A dolgozat ezen verziója apró hibák javításában és a hivatkozások aktualizálásában különbözik az MTA-nak benyújtott értekezéstől.

kezdenek egymással, azt majd nem a speciáció, hanem az ökológia fejezetben tárgyaljuk, ahol a fitness szó már nem zavar minket... Nem szép ez így, ha ez szempont.

Ma már empirikus ténynek tekintetik a szimpatrikus – térbeli szétválás nélküli – fajkeletkezés lehetősége. De ami engem ez ügyben személyesen motivált, az nem ezek az adatok, amelyekkel szemben természetesen ellenvetéssel is lehet élni. Hanem az, hogy a speciációt egy olyan gondolati kontextusban próbáljuk megérteni, amelyben az elvileg lehetetlen lenne, ha kellően komolyan vennénk a biológiai világkép konzisztenciáját.

A kérdés az, szabad-e akarni szigorúan gondolkozni az élővilág egészéről, avagy el kell fogadni, hogy tudásunk az egymással nem kompatibilis gondolatok részizgazságainak zavaros konglomerátuma? Szorosan összefügg ez a matematikai modellezés bizonytalan státuszával a szupraindividuális biológiában. Az általános percepció szerint egy matematikai modell szükségszerűen leegyszerűsíti a valóságot ahhoz, hogy kezelhető maradjon. Ezen a kalodán belül különböztünk meg taktikai és stratégiai szintű modellezést. Az első egy konkrét szituációhoz megy közel azon az áron, hogy nem próbál általános tanulságokkal szolgálni. A második viszont a lényeg kiemelésére hivatott: eltekint a legtöbb részlettől, lemond tehát a kvantitatív hűség igényéről, viszont valami fontosat igyekszik mondani.

Van azonban egy baj a stratégiai szintű modellezéssel: a modell természetesen nem tud nyilatkozni arról, hogy valóban az-e a lényeg, amit kiemel. Amint kiemelte, csak az van, nem lényege tovább semminek. A stratégiai ökológiai modellezés archetípusa a Lotka-Volterra kompetíciós modell – amelyet pont azért alkottak meg, hogy matematikailag reprezentálja a különbséggel csökkenő verseny darwini gondolatát. Ha ez elég, akkor a jelen dolgozatra nincsen szükség. De nem elég: a Lotka-Volterra modell mára hitelét veszítette.

Igazságtalanul veszítette hitelét, hiszen amit mond – látni fogjuk – igaz. Nem is nagyon van más lehetőség, mint hogy igaz legyen – de ezt már mondtam. Szegény Lotka-Volterra viszi el a balhét a kompetitív kizárással kapcsolatos gondolati zűrzavarokért. Azt mondják, túlságosan leegyszerűsíti a komplex valóságot. Pedig hát azért egyszerűsíti le, mert stratégiai modellként ez a dolga... Ez így zsákutca, mást kell csinálni.

Először is túl kell lépni azon a gondolkozáson, amely a valóság leegyszerűsítésének veszélyét fedezi fel a matematikai leírásban. Természetesen, minden emberi gondolat, minden leírás részlegesen számol el a valósággal. A matematika éppen arra való, hogy viszonylag bonyolultabb szituációk áttekintésében segítségünkre legyen – éppen arra tehát, hogy *kevésbé* kelljen leegyszerűsíteni a világot ahhoz, hogy gondolkozni tudjunk róla (1. ábra).

Másrészt túl kell jutnunk azon, hogy minden modell különálló, mindegyik más feltevésekkel dolgozik, és mindegyikben más jön ki – amelyben tehát mindegyikükre bizalmatlanul kell néznünk. Amit csinálni lehet és csinálni kell, az a sokrétegű matematikai leírás. Nem nagy spanyolviasz ez sem: eredeti szakmám, a fizika például így működik. Senki sem várja azt, hogy ha a lap tetejére felírjuk az alapvető természettörvényeket, akkor némi munka után a lap alján megjelenik a holnapi időjárás előrejelzése. A kettő között számtalan tudásréteg van, mindegyiket fáradságos munkával kell megalkotni és vastag könyvekbe foglalni. Szó nincs arról, hogy a rétegek között tökéletes az átjárás. Szó nincs arról, hogy a meteorológia sziklaszilárdan mindenestül következne az alapvető fizikából. De mégiscsak egymásra épülnek a rétegek, egymás nélkül nem lennének. S főleg: egymást stabilizálják. S az épület működik, technikát és előrejelzést (amelyek néha tévednek, de sokszor emberéleteket mentenek) lehet belőle csinálni.

Sokszor hallom, hogy a fizika nem jó minta az ökológia tanulmányozásához, mert az ökológiai folyamatok sokkal komplexebbek. De hát éppen e bonyolultság miatt nem kellene arra számítani, hogy a matematika mankója nélkül, vagy annak szőrmentén való alkalmazásával az ökológiáról gondolkozni lehet. Természetesen ostobaság az is, amikor a fizikában éppen divatos modellt igyekeznek ráhúzni kevés gondolkozás árán mindenre ami elég „komplex” – láttunk ilyet is bőven. A dolgot kell tanulmányozni.

Kétségtelen egyébként, hogy fizikusnak lenni pszichológiailag könnyebb. A hidrogénatom

$$\begin{array}{r}
 235643 \cdot 569789 \\
 \hline
 2120787 \\
 1885144 \\
 1649501 \\
 2120787 \\
 1413858 \\
 1178215 \\
 \hline
 134266789327
 \end{array}$$

1. ábra. Hatjegyű számok szorzása egyjegyűekére redukálható. A szerző azonban – rövidtávú memóriájának hiányosságai miatt – képtelen ezt a redukciót fejben végrehajtani. Hasonlóan belezavarodik, ha az ökológia és evolúció bonyodalmain – akárcsak azon, hogy miért nem szorítja ki a legrátermettebb faj az összes többit – képletek papírra írása nélkül próbál gondolkodni.

szerkezetét ki lehet számítani sok tizedesjegyre. Gyerekkoromban tudhattam, hogy '99. augusztus 11-én teljes napfogyatkozást lesz – és természetesen volt. Meg lehet élni a tudás hatalmát. A listának itt kb. vége is: az égi mechanikán és a hidrogénatomon kívül semmi sem elég egyszerű az ilyen pontosságú leíráshoz. A fizikus sem egyszerűen kezelhető rendszerekkel foglalkozik – de legalább megvolt a biztonságot adó gyermekkor. Talán ez a biztonságérzet az, amit szeretnék megosztani biológus barátaimmal. A kockázat az, ha arroganciának hat.

Mert lehet, hogy szerénytelennek tűnnek, ha ez a dolgozat az ökológia és az evolúció alapkérdéseivel akar foglalkozni. Mintha már nem lenne szokás, nem lenne illendő az egésszel akarni foglalkozni. Pedig a szakbarbárság kora lejárt. Nem lehet már az egyre többet tudni az egyre kevesebbről, hiszen a dolgok keresztbe-kasul összefüggenek. Mára az áttekintő tudások generálása a tudomány egyik alapfunkciójává vált. Nem fontosabbá természetesen, mint a részletekkel való beható foglalkozás.

Nem markolok túl sokat: csak egy vékony réteget. A legalsót. Semmi másról nem lesz szó, mint arról a bizonyos különbséggel csökkenhető versenyről – csak ez az egy legyen már végre rendben. Úgy, hogy építkezni lehessen rá – még sok réteget. S ne úgy, hogy haszontalan általánosságként kelljen félretolni, ha közelebb akarunk menni a részletekhez. És persze azért szeretném jelezni, hogy a többi réteg is van, hogy – ha sok közvetítésen keresztül is – de a való világról beszélünk. De sem a többi réteg, sem pedig az empirikus valóság nem alapvető témája a dolgozatnak.

Természetesen nem légiures térben, és nem egyedül csinálom, amit csinállok. Az evolúciós modellezés magát „adaptív dinamika”-ként megjelölő irányzata már vagy tíz éve legfontosabb szakmai környezetem. Köztük tanultam meg ezzel a szakmával komolyan foglalkozni, velük együtt hiszek az egymásra épülő, s matematikailag kezelhető tudásrétegek szintéziseként épülő szupraindividuális biológia lehetőségében. Az adaptív dinamika szemem láttára vált kevesünk kellemes-kényelmes elefántcsont-tornyából sokak által használt és ugyancsak sokak által (meglepően hevesen) bírált metodológiává. A viták konkrétumokról szólnak persze – de kitapinthatóan arról is, vajon nem elbizakodottság-e az adaptív dinamika kultúrájának optimista alapfelütése?

S természetesen az itthoni környezet, a „JNP iskola”. Juhász-Nagy Pál sajnos már nem élt, amikor elkezdtem komolyan foglalkozni azzal, amiről vele lett volna jó beszélni. Nem tudhatom, egyetértene-e a dolgozat tartalmával. Ettől még valószínű, hogy az itteni gondolatok között van olyan, amit ő sugalmazott. S az „iskola” – mint háttér – nélkül ez a dolgozat biztosan nem született volna meg.

De akárhány kollégám is volt, akármilyen nehéz is szétválasztani, doktori értekezést arról kell írni, amiről nyugodt lelkiismerettel állíthatom, hogy elsősorban az én munkám. Doktori téziseim öt olyan publikáción alapulnak, amelyeknek első szerzője vagyok. A dolgozatban persze a kép teljessége érdekében sok minden előkerül még – megmondom majd, mi az, amit nem én találtam ki.

Komolyan csinálni, amit szeretnék, nagyobb matematikai apparátus megmozdítását tette szükségessé, mint ami a biológiában megszokott. Nem öncél, magam sem gondoltam előre. De így adódott, az itt bemutatott matematika látszik megfelelni a tárgy természetének – s utólag azért élvezem. Nem lehet azonban, hogy ez elzárjon attól, hogy azokhoz szóljak, akiket a dolgozat tárgya érdekelhet.

Az értekezés első – biológiai – része egyetlen formulát sem tartalmaz. Amit megérteni vélek, el akarom mondani a biológiai intuíció kontextusában is. S talán ez az igazi szint: ami még nem vált szemléletünk részévé, azt még nem tudjuk igazán.

A második – matematikai – rész tartalmazza a tulajdonképpeni matematikai koncepciót. Azt, ami ahhoz kell, hogy a legalsó szint olyan szilárd legyen, ahogy azt egy sokemeletes épület legalsó szintjétől elvárjuk. Igyekeztem nagyon – talán néha a túlbeszélés hibájába is esve – hogy azért ez is olvasható legyen a szokásos elméleti biológusi előismeretekkel.

A harmadik – modellező – rész két modellvizsgálatot tartalmaz. Ezek „stratégiai” jellegűek, itt mégis a konkrét példa szerepét töltik be. Szerepük az, hogy összekössék az elméleti rész tartalmát a megszokott stílusú modellezéssel.

I. rész

Biológiai rész

1. fejezet

Bevezetés: növekedés és reguláció

Nézzünk meg egy növényt elterjedésének középső területén: vajon miért nincs belőle kétszer vagy négyszer annyi?

(Darwin, 1859, 2001, 71. o.)

Összefoglaló. *A darwini világkép alapja az a megállapítás, hogy rögzített körülmények között a populációk exponenciálisan nőnek vagy csökkennek; következésképpen létszámukat egy visszacsatolásnak kell szabályoznia. Ezen alaphelyzet következménye evolúciós szempontból a természetes szelekció, ökológiai szempontból pedig a kompetitív kizárás elve. E bevezető fejezet lerögzíti a dolgozat alapvető feltevéseit, szemléletmódját és korlátait.*

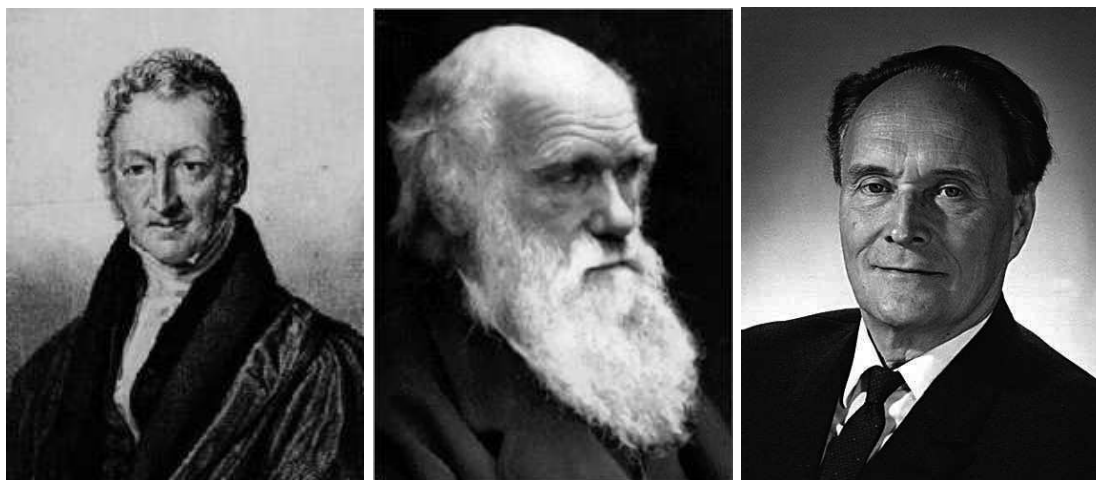
1.1. Malthus – Darwin – Gause

Kell valami biztos kiindulópont. Az élőlények szaporodóképessége az az alap, amelyre az ökológia és az evolúció elméletét építeni lehet. A szaporodóképesség közvetlen következménye az a Malthus-tól származó felismerés (Malthus, 1798), miszerint egy populáció létszáma alapesetben exponenciálisan (régembi szóhasználattal: mértani haladvány szerint) növekszik vagy csökken.

Pontosabban szólva, *ha* egy populáció demográfiai paraméterei (vagy azok valószínűség-eloszlásai) állandóak, *akkor* a populáció létszáma exponenciálisan változik. Az állítás voltaképpen evidens. A demográfiai paraméterek rögzített (vagy rögzített eloszlású) értékei mellett úgy a születések, mint a halálozások száma egyenesen arányos a populációmérettel. Ha a születések száma felül/alul múlja a halálozások számát, akkor a populáció nő/csökken. A populációméret változásával arányosan változik a születések és halálozások száma, s ez eredményezi a populáció egyre gyorsuló növekedését vagy a kihaláshoz konvergáló csökkenését.

Ez a megértés sugalmazta a természetes szelekció elméletét (Darwin, 1859, 2001, 61. o.). Ha a populációk alapesetben exponenciálisan nőnek, akkor elkerülhetetlen, hogy elég hamar beleütközzenek szaporodásuk valamilyen korlátjába. A korlát nullára csökkenti a túlélő populáció hosszútávú exponenciális növekedési rátáját, azaz beállítja a születések és a halálozások pon-

Ez a fejezet, amely részben Meszéna (2005a) felhasználásával készült, a dolgozat háttérét, elfőfeltevéseit rögzíti.



1.1. ábra. Thomas R. Malthus (1766-1834), Charles Darwin (1809-1882) és Georgij F. Gause (1910-1986)

tos egyensúlyát. Ezt nevezzük populációszabályozásnak, vagy regulációnak. Ily módon az élet kemény küzdelem a létért, amelyben a siker a nulla növekedés megvalósítása. S ahol a győztes jutalma a pusztta megmaradás, ott a vesztes sorsa a negatív növekedés, vagyis az exponenciális kihalás.

Darwin csírájában világosan értette azt is, amit ma a niche-folklór alapvető elemének tekintünk (vö. „central tenet of niche theory”, Case, 2000, 368. o.): hasonló fajok között erősebb a verseny, hiszen ők ugyanabba a szaporodási korlátba ütköznek (Darwin, 2001, 70. o.). Ha viszont két faj két teljesen különböző növekedési korlátba ütközik, akkor másért versenyeznek – egymással tehát nincsenek versenyben, egymást nem fogják kiszorítani. A 20. században már a kompetitív kizárás elvének, vagy Gause-elvnek nevezik lényegében ugyanezt (v.ö. Gause, 1934). Hardin (1960) bevallottan pontatlan megfogalmazását idézve: fajok együttélésének szükséges feltétele az ökológiai differenciálódás. Csak angolul rímelően: Complete Competitors Cannot Coexist. Ez az az alapkép, amelyet – úgy ökológiai, mint evolúciós szempontból – e dolgozat pontosítani és formalizálni hivatott.

1.2. Az exponenciális növekedés, mint referencia

Az exponenciális növekedés mint referenciapont az erőmentes test tehetetlenségi mozgásának tudománytörténeti megfelelője. Mindkettő szöges ellentétben áll a közvetlen tapasztalattal.

A tehetetlenség törvényének felismerése valószínűleg egyike az emberi gondolkozás nagy áttöréseinek. Világunkban körbenézve sokkal természetesebbnek tűnik a nyugalomban létet tekinteni alapesetnek, és a tárgyak ideiglenes mozgására keresni specifikus okokat, mint azt mondani, hogy a surlódás/közegellenállás az oka annak, hogy a körülöttünk lévő tárgyak úgy végeznek egyenesvonalú egyenletes mozgást, hogy a Földhöz viszonyított relatív sebességük éppen nulla. Mégis, Galilei óta tudjuk, hogy az utóbbi szemlélet felel meg a dolgok valódi belső természetének. Noha a tudás végső soron a megfigyelésből származik, s csak a tapasztalás verifikálhatja, a mélyenfekvő igazságok nem feltétlenül azonosak a megfigyelés által közvetlenül sugalmazottakkal.

A darwini életmű legfontosabb gondolata az exponenciális növekedés hasonló referencia-

szerepének felismerése. Ahelyett, hogy elfogadnánk a populáció természetes állapotaként, hogy viszonylagosan állandó létszámban békében él a környezetével, kérdezzük meg, miért nincsenek egyedei még többen, ha egyszer szaporodóképesek? (Lásd a fejezet mottójául választott idézetet.)



1.2. ábra. Nem könnyű feladat tisztán megvalósítani a legegyszerűbb esetet. Bal: a Gravity Probe B műhold, még itt a Földön. Jobb: egy kemosztát. Forrás: www.wikipedia.org

Egyébként nem könnyű erőmentes testet kísérletileg előállítani. A jelenlegi csúcstechnológiát a Gravity Probe B műhoddal végzett kísérlet képviseli (1.2. ábra, bal oldal). A téridő szerkezetének (például, hogy forgásba hozza-e azt a Föld forgása) tanulmányozása érdekében szükség van egy semmilyen erőhatásnak ki nem tett pörgettyűre. Ez csakis a súlytalanság állapotában, Föld körüli pályán lehetséges. 40 év fejlesztőmunkája és 700 millió dollár van benne – a dolgozat írása közben fejezte be az adatgyűjtést.

Ugyanígy, szükség van a szabályozatlan, tehát exponenciálisan növekvő populációk kísérleti tanulmányozására is. Természetes körülmények között egy bakériumpopulációnak csak hosszú idő átlagában nulla a növekedési rátája – egyébként gyors szaporodási periódusok váltakoznak tápanyagszegény időszakokkal. Ha így van, akkor az analitikus tudományos metodológia követelménye szerint szeretnénk a baktérium ezen különböző viselkedéseit külön-külön tisztán előállítani és a tanulmányozás érdekében tartósan fenntartani. Csakhogy egy állandó állapotú jó tápanyagellátottságú baktériumpopuláció exponenciálisan nő, vagyis nem állandó állapotú. . .

Egy megoldás van: a tenyészetet folyamatosan hígítani kell. Ekkor a beállt egyensúlyi állapot egy exponenciálisan növekvő populációnak felel meg, a növekedési ráta azonos a kísérletező által kontrollált hígítási rátával. Az egyedek tápanyagellátottsága, fiziológiai állapota és demográfiája

állandó, és megegyezik a természetes körülmények között (ideiglenesen) exponenciálisan növekvő populáció paramétereivel. Ezt a kísérleti összeállítás a kemosztát (1.2. ábra, jobb oldal).

Kemosztát-kísérletre természetesen csak a mikrobiológiában van lehetőség. *Gondolatkísérletként* azonban tetszőleges élőlény tetszőleges populációjával kapcsolatban elképzelhetjük, hogy az egyedeket egy állandó rátával kiemeljük a populációból. Ekkor előáll a referencia-eset: egy állandó állapotú exponenciálisan növekvő populáció. Ez az absztrakció a jelen dolgozat alapja. A 6. és a 7. fejezetek konkrét modell-vizsgálati remélik az Olvasót meggyőzni arról, hogy van értelme exponenciális növekedésnek mondani azt, ami (látszólag) nem az: érthetőbb lesz a világ.

1.3. Az exponenciális növekedés matematikájáról

Az exponenciális növekedést leíró egyenletek – akár diszkrét, akár folytonos időben felírva – triviálisak, és minden ökológiakönyvben szerepelnek arra az esetre, amikor a populáció homogén és a környezet állandó. Amiről szólnunk kell, azok a komplikációk. Ha nem „lényegkiemelő”, hanem az általános esetet hűen leíró elméletet fejlesztünk, akkor tudni kell, mi történik, ha a populáció nem homogén és/vagy a világ fluktuál körülötte. Az alábbiak egy számottevő matematikai irodalom gyorstalpaló összefoglalása.

1.3.1. Struktúrált populációk

Inhomogén populációk növekedését a struktúrált populációk elméletével lehet leírni. A viszonylag közismert eset a korcsoport-struktúra (Charlesworth, 1980). Általánosságban a populáció lehet struktúrált a kor helyett (vagy mellett) a fiziológiai állapot szerint (testméret, egyedfejedési stádium, stb.), vagy lehet például térben struktúrált. (A 6. fejezetben találkozunk majd a térben struktúrált populáció minimálmodelljével.)

Amíg az egyedi állapotok (pl. korcsoportok) száma véges, a dinamika egy mátrix segítségével írható le (ez a Leslie-mátrix a korcsoportstruktúra esetén, általánosan lásd Caswell, 2001). A tipikus esetben a populáció eloszlása – bármilyen kezdőeloszlásból indulva is – egy egyértelműen meghatározott „egyensúlyi” eloszláshoz relaxál (v.ö. egyenúlyi korcsoporteloszlás), s a továbbiakban ezen eloszlást megtartva nő vagy csökken exponenciálisan. A mátrix domináns sajátértéke adja meg a már beállt eloszlású populáció növekedési rátáját (v.ö. az Euler-Lotka egyenlettel, amely a Leslie-mátrix sajátértékét meghatározó egyenlet). Az ezen sajátértékhez tartozó jobboldali sajátvektor adja meg az egyensúlyi eloszlást, míg a baloldali a reprodukció értékeit (lásd újra Caswell, 2001).

Egy lényeges kivételről kell szólnunk: ha a csoportok között nincs átjárás, akkor természetesen nincs olyan eloszlás, ahová a populáció minden kezdőállapotból bekonvergálna. Ha például az élőhelyek két kontinens között oszlanak meg, és a kontinensek közötti migráció elhanyagolható, akkor a populáció végig azon a kontinensen marad, ahol megjelent. Némileg hasonló módon, a 13 vagy 17 évenként megjelenő „periódikus” *Cicada*-k korcsoport-eloszlása nem relaxál: mindig csak a legutolsó rajzás óta eltelt időnek megfelelő korcsoport van jelen (az elméletet illetően lásd Davydova & mtsi., 2003).

A matematikai feltétel, ami a „szabályos” viselkedést garantálja, az az, hogy a mátrixnak egyetlen, egyszeres vezető sajátértékkel kell rendelkeznie. Az egyensúlyi eloszláshoz való konvergencia sebességét ugyanis a két legnagyobb sajátérték *különbsége* (diszkrét időben: aránya) szabja meg. Ha ez nulla (illetve 1), akkor nincs relaxáció. Biológiailag szempontból pedig egyszerűen feltesszük, hogy nem vizsgálunk *Cicada*-szerű viselkedést és nem veszünk be a leírásba olyan élőhelyeket, ahová a populációnk úgysem nem jut el sohasem. Ekkor biztosak lehetünk abban, hogy a populáció hosszútávú növekedési rátáját a mátrix vezető sajátértéke szabja meg.

A végtelen sok egyedi állapot esete (ha például a folytonos testméret-változót nem szeretnénk diszkretizálni) a mátrixok egyszerű világából átvezet a funkcionálanalízis körébe. Kedves kollégáim foglalkoznak ezen elmélet teljes kiépítésével (Diekmann & mtsi, 1998, 2001, 2003), de – alázatosan elnézést kérve tőlük – a meglepően komoly matematikai komplikációkon kívül nem sok újdonságot hoz a végtelen sok dimenzió.

Csak a terjedési probléma jön vissza egy új inkarnációban: ha egy *végtelen* világban terjedő populációt tekintünk, akkor az természetesen végtelen idő alatt – azaz véglegesen sohasem – relaxál. Formálisan azért, mert ilyenkor a vezető „sajátérték” – végtelen dimenzióban spektrálpontnak mondják az inyenek – nem „izolált”, azaz akármilyen közel van hozzá másik. Ne mondjuk ezt matematikai műtermékeknek: igaz hogy a Föld felszíne véges, de elég nagy ahhoz, hogy elképzelhető legyen, hogy a populáció nem jut el mindenhová a biológiailag releváns időskála alatt. Noha e problémára az 5.3.7. pontban még röviden visszatérünk, a jelen dolgozatban alapjában véve feltesszük, hogy a populációink az evolúciós időskálánál rövidebb idő alatt eljutnak oda, ahová valaha is eljuthatnak.

1.3.2. Fluktuáló környezet

A fluktuáló környezetben növekedő populációk vizsgálatánál fel kell tennünk, hogy a fluktuáció *stacionárius*, azaz a statisztikai tulajdonsági időben állandóak. Ha ezt nem tesszük fel, akkor általánosságban nem biztos, hogy van mit mondani: egy konkrét történettel állunk szemben, amelyet a maga esetlegességében lehet vizsgálni. A környezet nem-stacionárius változása természetesen rendkívül fontos lehet: ide tartozik például a lassú éghajlatváltozás. De a dolgozat eszközeivel ehhez a kérdéshez nem tudunk hozzászólni. Csak az evolúciós időskálánál rövidebb skálájú fluktuációkról fogunk beszélni – azokról tehát, amelyekhez lehet alkalmazkodni.

Homogén populációk esetében a növekedési rátát egyszerűen ki kell átlagolni a stacionér fluktuációra. (Diszkrét időben gondolkozva a (multiplikatív) reprodukciós ráta *mértani* átlagát kell venni.) A szabályozatlan populáció hosszútávú viselkedését egy, ezen kiátlagolt növekedési ráta által megszabott exponenciális növekedés/csökkenés körüli fluktuációként írhatjuk le.

Egy struktúrált populáció viselkedése fluktuáló környezetben már nehezebb dió. A hosszútávú növekedési ráta nem egyszerűen az egyes pillanatokban a mátrix sajátértékeként meghatározott pillanatnyi növekedési ráta időátlaga: kevesebb annál. Ennek az az oka, hogy a fluktuáció következtében a populáció soha nincsen a pillanatnyi helyzetnek megfelelő egyensúlyi eloszlásban. Nem létezik olyan egyszerű matematikai formula, amely számszerűen megadja a struktúrált populációk hosszútávú növekedési rátáját fluktuáló környezetben. Speciális esetektől eltekintve ezt numerikusan kell meghatározni. Véges sok egyedi állapot mellett azonban bizonyított a ráta léte, azaz a fluktuálóan exponenciális növekedés ténye (Tuljapurkar, 1990).

Tudomásom szerint a végtelen sok egyedi állapottal rendelkező struktúrált populáció stacionáriusan fluktuáló környezetben való leírása egyenlőre megoldatlan matematikai probléma. De épp ésszel senki nem kétli, hogy ez esetben is a fluktuáló-exponenciális növekedés a generikus hosszútávú viselkedés.

1.3.3. Az időskálák szétválása

Összességében tehát azt mondhatjuk, hogy minden eddigi matematikai vizsgálat összhangban van azzal a képpel, amit a fejezet elején evidenciaként mutattunk be. Tisztában kell lenni azzal, hogy a matemaikai részletek igen hamar elbonyolódnak amint elhagyjuk a legegyszerűbb eseteket. Mégis – a fent említett megszorításokkal – kijelenthetjük, hogy egy szabályozatlan populáció létszáma időben exponenciálisan változik.

A szükséges feltevések lényege az időskálák szétválasztása. Ha úgy a populáció-struktúra relaxációjának, mint a környezeti fluktuációknak van egy jellemző időskálája, akkor egy szabá-

lyozatlan populáció ennél az időskálánál hosszabb távú növekedése írható le exponenciálisként. E gondolat természetesen nem alkalmazható akkor, ha a relaxációs-fluktuációs időskálának nincs felső korlátja, illetve ha az belenyúlik az evolúciós időskálába.

Óvatosan kell eljárunk akkor, ha a mondottakat szabályozott populációkra akarjuk alkalmazni. Ha a populáció gyorsan nő, akkor gyorsan megváltoztatja azokat a viszonyokat, amelyek állandósága esetén beállna az exponenciális viselkedés. Ilyenkor a populációnak nincs ideje változatlan körülmények között strukturálisan relaxálódni illetve a fluktuációkra kiátlagolni. Populáció-struktúra, illetve fluktuáció jelenlétében tehát csak elegendően lassú növekedés tekinthető úgy, mint ami *pillanatnyilag* megfelel egy – adott viszonyok között zajló – exponenciális növekedésnek.

Ezzel a megkötéssel konzisztenciában, a dolgozatban csak lassan növekvő/csökkenő populációkkal fogunk foglalkozni, olyanokkal tehát, amelyek növekedési rátája nulla körül van. Ökológiai vizsgálatainkban hosszú távon egyensúlyban lévő, vagy ebből az egyensúlyból kis perturbációval kimozdított populációkat tanulmányozunk. Evolúciós szempontból pedig a kis evolúciós lépések következményeit vizsgáljuk. Ha a „rezidens” populáció egyensúlyban van, akkor a hozzá hasonló „mutáns” csak lassan nő, vagy csökken.

1.4. A populációszabályozás megkerülhetetlensége

A populációszabályozás léte vagy nemléte az ökológia történetének egyik nagy, tulajdonképpen máig húzóó vitája (Krebs, 2001, 290. o.; Einum, 2005). A furcsa ebben a diszkusszióban az, hogy a regulációt tagadó vélemény matematikai képtelenség. Ha az exponenciális növekedés az alapviselkedés, akkor kell, hogy legyen egy mechanizmus, amely a növekedési rátát nullával teszi egyenlővé.

Tekintsünk egy populációt, amely legalább $T = 10.000$ évig fentmarad. Jelölje a faj egyedeinek számát a teljes elterjedési területen e periódus elején és végén N_0 és N_1 . Tegyük fel, hogy

$$0.01 < \frac{N_1}{N_0} < 100,$$

azaz a létszámváltozás nem haladja meg a fel-vagy-le két nagyságrendet. E feltevésből következik, hogy a tízezer éves periódusra kiátlagolt

$$r = \frac{\ln \frac{N_1}{N_0}}{T}$$

növekedési rátára fennáll, hogy

$$|r| < 0,00046.$$

Azaz az $r = 0$ egyenlőségnek olyan pontossággal kell fennállnia, minek a „magától” való bekövetkezte képtelenség. S konklúziónk csak még élesebb lenne, ha a populáció több mint tízezer évig való fennállását és/vagy kevesebb mint két nagyságrenddel való ingadozását tételeznénk fel. Talán nem árt külön hangsúlyozni azt sem, hogy, hogy ez a következtetés akkor is érvényes, ha a környezet fluktuál. Valamilyen szabályozásnak meg kell oldania, hogy a hosszútávú – kiátlagolt – növekedési ráta akkor is nulla legyen, ha közben a pillanatnyi érték vadul fluktuál.

Olyan élőlényt talán még elvileg el lehetne képzelni, amelynek minden egyes nősténye egészen pontosan kettő utódot hoz létre, s így biztosítja a populáció létszámának szinten tartását populációszabályozás nélkül. De akkor minden egyes utódnak biztosan meg kell érnie a szaporodóképes kort! Ha csak 90%-uk éri meg, akkor az átlagos utódszámnak 2,2-nek kellene lenni, sok jegy pontossággal. S ha egy külső hatás a túlélést lecsökkenti 89%-ra, akkor az átlagos

utódszámmal fel kell menni 2,247-re – ennyi jegy pontosággal a fenti számpélda esetére. A populáció létszámát reguláló visszacsatolás nélkül ezt nyilván nem lehet megoldani.

A populációsabályozás létét empirikusan kimutatni igen nehéz. Hiszen azt kell vizsgálni, hogyan függenek a demográfiai paraméterek a populációmérettől minden más változatlanul hagyása mellett. Miközben valójában minden más állandóan változik, a populációméret pedig nem könnyen változtatható kísérletileg. A vita ilyen körülmények között igazából a matematikai gondolat relevanciájáról szól.

Mégis, mára talán elmondhatjuk, hogy a „mainstream” tudományban létrejött egy konszenzus a szabályozás kikerülhetetlen létéről (lsd. pl. Turchin, 1999, 2003; Hanski, 1999).

1.5. A Gause-elv megkerülhetetlensége

A fenti számpélda elmondható egy másik szerezposztásban is: milyen pontosan kell két populáció növekedési rátájának (ha úgy tetszik: fitnessének, lásd 3.2.1. pont) megegyeznie ahhoz, hogy a két faj létszámának aránya 10.000 év alatt ne változzon százszázalékosan jobban? Ehhez a növekedési rátáknak (jelöljük őket r_1 -el és r_2 -vel) olyan mértékben kell egyenlőeknek lenniük, ami elképzelhetetlen specifikus ok nélkül. Számszerűen:

$$|r_1 - r_2| < 0,00046$$

(v.ö. a (4.5) formulával a 4. fejezetben).

Természetesen, ha a két populáció külön-külön szabályozva van, akkor mindkettőnek nulla lesz a növekedési rátája. Ha azonban a két populációt ugyanaz a tényező – pl. ugyanaz a tápanyag – szabályozza, akkor ez csak az *együttes* növekedési rátájukat nullázza le, ettől még a két populáció közül a rátermettebb ki fogja szorítani a másikat. Azaz, ökológiai elkülönülés nélkül a kompetitív kizárás a várható viselkedés.

Természetesen, ha két faj ökológiai értelemben tökéletesen egyforma, s így *minden* demográfiai paraméterük *pontosan* azonos *bármilyen* körülmények között, akkor szabályozás nélkül is megegyezik a növekedési rátájuk. Ez lehet a helyzet az „iker” (sister) fajokkal (Turner, 1999), amelyek esetleg csak szexuális jelzéseikben különböznek egymástól („kriptikus” speciáció). Ilyenkor csak a demográfiai sztochaszticitás vezet előbb-utóbb az egyik faj kieséséhez – ez a folyamat azonban irrelevánsan lassú lehet amint az egyedszámok nem nagyon alacsonyak.

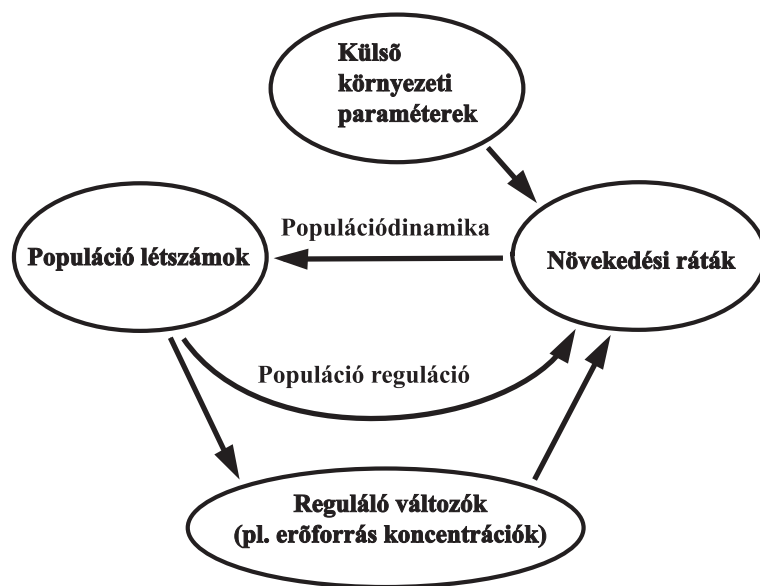
A növekedési ráták pontos egyenlősége azonban rendkívül valószínűtlenné válik, amint észrevehető különbségek vannak a fajok között. Képtelenség az gondolni, hogy ha az egyik faj túlélése 1,356%-al nagyobb a másikénál, akkor ezt majd pontosan kompenzálja a másik faj termékenységének pontosan ekkora fölénye – hacsak nincs egy visszacsatolás, ami ezt így beállítja (Galis & Metz, 1998). Példaként érdemes utalni Goldschmidt & mtsi. (1990), Seehausen & Bouton (1997), Bouton & mtsi. (1997) vizsgálataira, akik a viszonylag frissen keletkezett *Cichlid* fajok között létrejövő niche-szegregációt – tehát az együttélési szabályozás megjelenését – vizsgálták.

Noha a Gause-elv/kompetitív kizárás pontosan ugyanannyira és pontosan ugyanazért logikai szükségszerűség, mint a populációsabályozás, az ökológia felparcellázottsága miatt mégsem állíthatjuk, hogy az utóbbira vonatkozó kvázi-konszenzus az előbbire is kiterjedne. den Boer (1986) és Gorskov & mtsi. (2000) legalább együtt vonja kétségbe a kettőt. Az utóbbi mű szerzői egyébként tényleg tiszteletre méltó következetességet mutatnak: mindjárt a környezethez való alkalmazkodás elméletét is kétlik. Szerintük egy faj arra szelektált, hogy karbantartsa környezetét, s nem arra, hogy passzívan alkalmazkodjon hozzá – arra pedig végképp nem, hogy szaporodásával túlterhelje. A „környezettudatos” fajok megkapó képével persze játékelméleti probléma van: hol vannak a dezertőrök?

1.6. Reguláló változók

Az erőforrások korlátozott volta kétségtelenül a legtöbbet emlegetett, és valószínűleg tényleg legfontosabb szaporodási korlát. De sok minden más is korlátozhatja a növekedést. A sorban második talán a predáció: a megnövekedett létszámú populáción elszaporodhatnak ragadozók, megnövelve a populáció egy egyedére eső predációs halálozási rátát (vö. Leibold, 1995). A két eset között nincs principális különbség: minden populáció beleütközik valamilyen szaporodási korlátba. S az együttéléshez különböző korlátokba kell ütközni, bármik legyenek is azok.

A populációökológiában – a populációreguláció-vita végtermékeként – reguláló változónak (Case, 2000, 146. o.; Krebs 2001, 288. o.) nevezik azokat a környezeti változókat, amelyeken keresztül a populációreguláció visszacsatolása működik: tápanyag-koncentrációk, predációs nyomások stb. Nem reguláló változó viszont az olyasfajta, a visszacsatoló hurokban benne nem lévő, „külső” paraméter, mint a hőmérséklet (1.3. ábra). A hideg természetesen növelheti a halálozási rátát és csökkentheti a születéseket, ezzel tehát lassíthatja, vagy fogyásba fordíthatja a populáció növekedését. De a populáció növekedésétől (általában) nem lesz hidegebb: ha a populáció egy adott hőmérsékleten nő, akkor – növekedési korlát hiányában – ez így is marad. Az már más kérdés, hogy az alacsony hőmérséklet csökkentheti a populáció – például tápanyag-limitáció miatt beálló – egyensúlyi létszámát: hidegben több táplálékra van szükség a populáció szinten tartásához. De ilyenkor is a tápanyag regulál.



1.3. ábra. A populációszabályozást a reguláló változók közvetítik. A külső környezeti paraméterek nincsenek benne a visszacsatoló hurokban. Definíciószerűen feltételezzük, hogy a változók e két osztálya együttesen teljesen meghatározza a növekedési rátákat.

A reguláló tényezők általános fogalma sajnos egyenlőre nem nyert létjogosultságot a társulás-ökológiában. Ezzel szoros összefüggésben sok félreértést okoz a „kompetíció” szó jelentésárnyalat-váltása. A „kompetíció” Darwinnál még a „versengés” általános fogalmát takarta, a „létért való küzdelem”-mel egy sorban. A modern ökológiai irodalomban viszont általában az „erőforrásért való versengés” sokkal specifikusabb értelmében szerepel. A tágabb és a szűkebb jelentés össze-mosódása vezet ahhoz a szemlélethez, amely a kompetitív kizárás elvét az erőforrás-kompetíció

specifikus ökológiai szituációjára korlátozza. Begon-Harper-Townsend (1996) például így fogalmaz: „... van sok olyan szituáció, amelyben valamilyen zavarás, mint például predáció, viharok egy sziklás parton, vagy gyakori tüzek, olyan alacsonyan tarthatják a populációk denzitását, hogy az erőforrások nem limitálnak és az egyedek nem versenyeznek értük.” (802. o.). S ez azt jelentené, hogy ilyen esetekben már nem a „kompetíció” szabja meg a társulás viszonyait (i.m. 265. o.). Félrevezető ez így: *valami* mindenképpen szabályoz, *valamiért* mindenképpen versenyezni kell. A dolgok logikája szerint a „kompetitív kizárás” szókapcsolatban a kompetíció az eredeti, széles, darwini értelemben szerepel. S ebben a széles értelemben vett kompetitív kizárás az, amelyről azt mondtuk, logikai szükségszerűség.

Áljon itt egy történeti apróság. Noha a kompetitív kizárás elvét Darwin maga soha nem mondta ki expliciten, még azt is értette, hogy például a predátorokban épp úgy lehet – és épp úgy elegendő – különbözni, mint élőhelyben. Ezt írja: „...biztonsággal hihetjük, hogy a 600 hernyó többsége különböző élőhellyel rendelkezik, vagy pedig különböző veszélyeknek vannak kitéve a madarak és a hártyásszárnyú rovarok részéről.” (Idézi: Hutchinson, 1978, 153. o.)

1.7. Együttélés egy nemegyensúlyi világban

Fontos külön is hangsúlyozni, hogy (Hutchinson, 1961 aggodalmával szemben) a környezet fluktuáló mivolta nem ad felmentést a Gause-elv érvénye alól (Chesson, 1991). Egészen egyszerűen azért nem, mert az összes fenti megfontolás érvényes a fluktuációkat kiátlagoló hosszú időskálára.

Tévedés az is, hogy zavarás (amely sokszor, de nem mindig fluktuáló zavarást jelent) lelassíthatja a kompetitív kizárást. (Többek között Huston, 1979, 1994 fejt ki ezt az álláspontot.) A kompetitív kizárás sebességét a (kiátlagolt) növekedési ráták különbsége szabja meg. Márpedig a fluktuációk természetében semmi olyan nincs, ami közelítené egymáshoz az egyébként különböző növekedési rátákat. Mint azt már láttuk, *nagyon* közel kellene húzni őket ahhoz, hogy együttélést érdemben ilyesmivel lehessen magyarázni.

Ez természetesen nem jelenti azt, hogy a fluktuációnak semmi jelentősége sincs a diverzitás szempontjából. Sok faj pontosan a környezet változékonyságának köszönheti megélhetését, egy állandó világban nem létezhetnének. A ruderalis növények például bárhol, bármilyen szituációban elveszítik a versenyt a helyi kompetíciót jobban tűrő versenytársaikkal szemben. Fennmaradásukat annak köszönhetik, hogy a környezetben hol itt, hol ott – valamilyen lokális katasztrófa következtében – megjelennek üres élőhelyek, amelyeket ők foglalnak el először – hogy azután onnét ismét kiszoruljanak (v.ö. Tilman & mtsi., 1994). A ruderalis fajok növekedési korlátja tehát az üres élőhelyek korlátozott száma. S bár a ruderalisokat – lokális viselkedésük alapján – gyenge kompetitorokként tartjuk számon, a szó darwini értelmében vett kompetíciót mégiscsak meg kell nyerniük – saját versenyszámukban persze, tehát más ruderalisokkal összevetve.¹ A helyzetet tovább komplikálhatja többféle zavarási és kompetíciós távolságskála kölcsönhatása (Szabó & Meszéna, 2007, általánosabban a skálák fontosságáról lásd Bartha, 2004).

A környezet nem-egyensúlyi mivolta tehát jócskán szaporíthatja a növekedési korlátokat, s így nagymértékben hozzájárulhat a biológiai diverzitáshoz. Nem ad azonban felmentést a különböző korlátokba ütközés elve alól. Ökológiai elkülönülés nélkül a fluktuáció sem le nem állítja, sem le nem lassítja a kompetitív kizárás folyamatát.

¹A részletes modellért lásd Parvinen & Meszéna (elbírálás alatt).

1.8. Időskálák: ökológia és evolúció

E dolgozat alapvető feltevése az ökológiai és az evolúciós időskálák szétválása.

Amikor *ökológiával* foglalkozunk, azt feltételezzük, hogy létezik egy olyan hosszú időskála, amelyen az összes populációdinamikai relaxáció már lezajlott, s amelyen már rendelkezésre áll a környezeti fluktuációk teljes statisztikája, de amelyen még rögzített a versengő populációk örökletes identitása. Ezen az időskálán az ökológiai együttélést egyensúlyinak tekintjük abban az értelemben, hogy az együttélő populációk mindegyikének nulla az erre az időskálára kiátlagolt növekedési rátája.

Feltevésünk nyilván nem teljesül pontosan.

Először is azért nem teljesül, mert a fluktuációk minden időskálán jelen vannak, s a populációk térbeli relaxációjának is lehet akármilyen lassú komponense. Hiába választunk tehát tetszőlegesen hosszú időskálát, lesz olyan szempont, amely szerint még hosszabbat kellene. El kell döntenünk, mely folyamatokat tartjuk fontosaknak, s ennek megfelelően választani meg vizsgálataink időskáláját. Az ennél sokkal lassabb történésektől bátran elfeletkezhetünk. Az azonban, hogy magán a kiválasztott skálán zajló akár környezeti, akár terjedési folyamatoktól is eltekintünk, egyértelműen hiba, amely hiba elkövetését a dolgozat felvállalja.

Ez például azt jelenti, hogy a globális klímaváltozás velünk élő ökológiai konzekvenciái, bármilyen fontosak is azok, kívül esnek a jelen dolgozat hatókörén. Egyébként pedig az 1.4. és az 1.5. pontokban adott számszerű becslésekhez hasonló vizsgálat mondhatja meg, mikor milyen messze van a valóság az egyensúlyi feltevéstől. Ha az időskála évezredekben mérhető, vagy hosszabb, akkor az elkövetett hiba – szempontunkból – minimális.

Szeretném hangsúlyozni, hogy ha egy faj, vagy egy társulás léte, fennmaradása lényegesen kötődik egy meghatározott típusú környezeti fluktuációhoz (v.ö. 1.7. pont), akkor ez azt jelenti, hogy e flutuáció létére a faj (társulás) tartósan számíthat. A szóban forgó fluktuáció ezek szerint stacioner módon létezik. Azaz, van olyan időskála, amelyen e fluktuáció statisztikai tulajdonságait állandónak tekinthetjük, amelyen tehát a flutuáció léte része annak az állandóságnak, amelyet az $r_i = 0$ egyensúlyi feltételek kifejeznek.

Amikor egy adott élőhelyen zajló szukcessziós folyamatot írunk le a folyamat saját időskáláján, akkor szükségképpen adottnak vesszük, hogy mely fajok vannak jelen a környezetben. Ha azonban azt kérdezzük – akár ökológiai, akár evolúciós szinten – hogy miért pont ezek a fajok, és miért pont ennyi faj létezik abban a stacionáriusan nemegyensúlyi világban, amelyben ilyen szukcessziók zajlanak, akkor már sok-sok, rendszeresen bekövetkező szukcesszió (hosszú) időskáláján kell vizsgálnunk – s ezen a skálán már $r_i = 0$. Ez utóbbi kérdés és megközelítés a dolgozat kérdése és megközelítése.

Másodszor, feltevésünk azért sem teljesül pontosan, mert ha ki is tudjuk választani a releváns ökológiai időskálát, az nem feltétlenül lesz sokkal rövidebb az evolúciós skálánál. A mikroevolúció igen gyors tud lenni. (Az 5.3.2. pont dinamikai egyenleteiben semmi sincs, ami a direkcionális evolúciót különösebben lassú folyamattá tenné. A helyzet nyilván jobb, ha nem a direkcionális, hanem a fajkeletkezési időskáláról beszélünk.) Tartok tőle, hogy az ökológiai és az evolúciós időskála összecsúsítása sokkal fontosabb jelenség, mint az ma felfogjuk. De a dolgozat erről a kérdéstről nem szól.

Amikor pedig majd *evolúcióról* beszélünk, azt a mondott módon egyensúlyinak tekintett ökológia által meghatározottnak fogjuk tekinteni. Feltételezzük, hogy az ökológiai egyensúlyi pont „adiabatikusan” (azaz az evolúciós időskálához képest gyorsan) követi az evolúció folyamatát. Ez ugyanaz az időskála-szétválasztási feltevés, amiről eddig beszéltünk, csak most a másik, evolúciós irányból szemlélve.

Összefoglalva, a dolgozat választott időskálája a fajok identitásának skálája. Az a skála, amelyen a verseny-vagy-együttélés kérdése felmerül és megválaszolható. Ez az időskála szükségképpen létezik – különben nem lennének fajok.

2. fejezet

Populációreguláció és niche

A niche koncepciója a modern ökológia egy centrális szervező aspektusa.

Leibold (1995)

Összefoglaló. *E fejezet a niche fogalmának demisztifikálását célozza. A niche tér az, amit fel kell osztani ahhoz, hogy az együttélés lehetséges legyen. Az pedig, amit fel kell osztani, nem más, mint a reguláló tényezők halmaza – ha úgy tetszik, tere. Ez a tér lehet diszkrét vagy folytonos. Fel lehet osztani egyrészt a habitatokat, másrészt az ökológiai szerepeket a habitatokon belül – illetve persze a mindezeknek megfelelő reguláló tényezőket. Egy faj niche-ét a reguláló tényezőkhöz való viszonya szabja meg, tehát az, hogy egyrészt mennyire terheli az egyes reguláló tényezőket, másrészt mennyire függ tőlük.*

A niche (ökológiai fülke, 2.1. ábra) a (társulás)ökológia talán legalapvetőbb, de általában bizonytalan körvonalúnak és – éppen ezért – bizonytalan létjogosultságúnak érzett kulcsfogalma. Mint az Hutchinson (1978), Leibold (1995), Chase & Leibold (2003) fogalomtörténeti elemzéséből egyértelműen kiderül, a szó a Gause-elv tartalmát kifejezendő került át az angol köznyelvből (ahol a fülkén kívül jelenti a gazdasági életben elfoglalt helyet/szerepet is) az ökológiai szaknyelvbe. Talán nem tévedünk nagyot, ha a következő két homályos állításban foglaljuk össze azt a képet, amit a szó kezdettől fogva megjeleníteni hivatott:

- A fajok felosztják egymás között az ökológiai szerepek, lehetőségek terét – a niche teret – és elfoglalják a maguk fülkéjét, niche-ét.
- Továbbá, éppen azért élhetnek együtt, éppen azért nincs közöttük kompetitív kizárás, mert felosztották maguk között ezt a teret.

De mi is az pontosan, amit fel kell osztani? Mi a pontos kapcsolat a felosztás és az együttélés között?

E fejezet Meszéna (2005a) átdolgozása, Meszéna & mtsi. (2006) felhasználásával; az utóbbi tartalmazza a 4. fejezetben is ismertetett matematikai megalapozást.



2.1. ábra. A „niche” („fülke”) szó eredeti jelentése Filippo Lippi: Madonna és a gyermek című, 1440-45 táján készült festményén. Egy fülkében természetesen egy szobor van. Ugyanakkor az (egyelőre) üres fülke nem logikai képtelenség. Forrás: www.wikipedia.org

2.1. A niche tér: diszkrét és folytonos

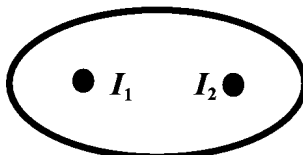
Azt, hogy az együttélés feltétele a különböző szaporodási korlátokba ütközés, pontosabban úgy fogalmazhatjuk meg, hogy az együttélő fajokat különböző reguláló változók kell, hogy szabályozzák. E szerint a reguláló változók összessége, *halmaza* az, amit „niche-tér”-nek kell tekinteni. Ezt a teret kell a fajoknak felosztaniuk egymás között.

Az ökológiai szituációtól függően a megkülönböztethető reguláló tényezők száma lehet sok is, kevés is. Speciális esetekben a populációt egy-két-három különböző erőforrás regulálja – például foszfát és nitrát egy tóban. Ekkor az együttélő fajok ezt az egy-két-három erőforrást oszthatják fel egymás között. Vagyis a felosztandó „niche tér” nem más, mint az erőforrások egy-két-három elemű halmaza (2.2. ábra). Hasonlóképpen, ha néhány különböző élőhely alkotja az osztozkodás tárgyát (ahogy az a 6. fejezetben is történik, lásd még Szilágyi & Meszéna, elbírálás alatt) akkor – értelemszerűen – ez a véges halmaz a niche-tér. A reguláló tényezők azonban sokszor egy végtelen, folytonos sokaságot alkotnak. Erőforrások esetén az alappélda a versengő madárpopulációk által fogyasztott magok méretének folytonos skálája. Ezt „niche-tengelyt” kell a madárfajoknak egymás között felosztaniuk.

A folytonos változók által kifizített niche-tér hutchinsoni képe (Hutchinson, 1978, 2.3. ábra) olyannyira mélyen beivódott az ökológiai kultúrába, hogy szinte abszurdnak hat egy néhány elemű halmazt niche-térnek nevezni. Mégiscsak ez a jó választás, ha a lényegre nézzük. Van alapvető biológiai különbség aközött, amikor néhány fajta magon kell osztozkodni, és aközött, amikor a magok egy kontinuumát kell felosztani? Nyilván nem túl sok. A biológiailag értelmes fogalom rendkívül egyszerű és általános: a niche-tér az, amit fel kell osztani. Ez lehet diszkrét

és lehet folytonos. S egyébként vélem Hutchinson-t úgy olvasni, hogy ő ezzel egyetértene.

Egyértelműen diszkrét niche-ben gondolkodott a szó ökológiai használatának egyik úttörője Elton (1927) is. Ő arra csodálkozott rá, hogy a különböző társulásokban körülbelül ugyanazok az ökológiai szerepek találhatóak meg: lehet például növényevőnek vagy ragadozónak lenni, hogy csak a legdurvább felosztást említsük. Természetes volt számára, hogy ez lényegében ugyanaz a „mindenkinek meg kell találnia a helyét az életben” ügy, mint a Gause-elv. Mely utóbbi látnivalóan azért nem foglalkoztatta túlságosan, mert magától értetődőnek tekintette.



2.2. ábra. Kételemű niche-tér, amely két reguláló változót – például két erőforrást – tartalmaz, I_1 -et és I_2 -t. Az esetleg együttélő legfeljebb két faj e két erőforráson osztozkodik.

S persze, az általános értelemben vett niche tér lehet valami sokkal komplikáltabb is, mint néhány „niche tengely” által meghatározott folytonos tér. Gondoljunk bele, milyen bonyolult felosztánivalót jelenthet egy térben-időben heterogén világ. Ennek részletes tárgyalása meghaladja a dolgozat kereteit, a 4.5.3. pontban térünk vissza rá röviden.

Természetesen, nem élhet több faj együtt, mint a niche-tér pontjainak száma – azaz, mint a reguláló tényezők száma. Ha több élne, nem jutna mindegyiknek más növekedési korlát. (Lásd a 4.2.3. pontot a pontos gondolatért.) Mivel a kompetitív kizárás jelenségének ez a legegyszerűbb esete (és az egyetlen esete, amelynek a matematikája régóta világos), a kompetitív kizárás sokszor kimondottan ezt a korlátot jelenti.

A 4. fejezetben fogjuk matematikailag pontosan megvizsgálni a diszkrét és a folytonos esetet viszonyát.

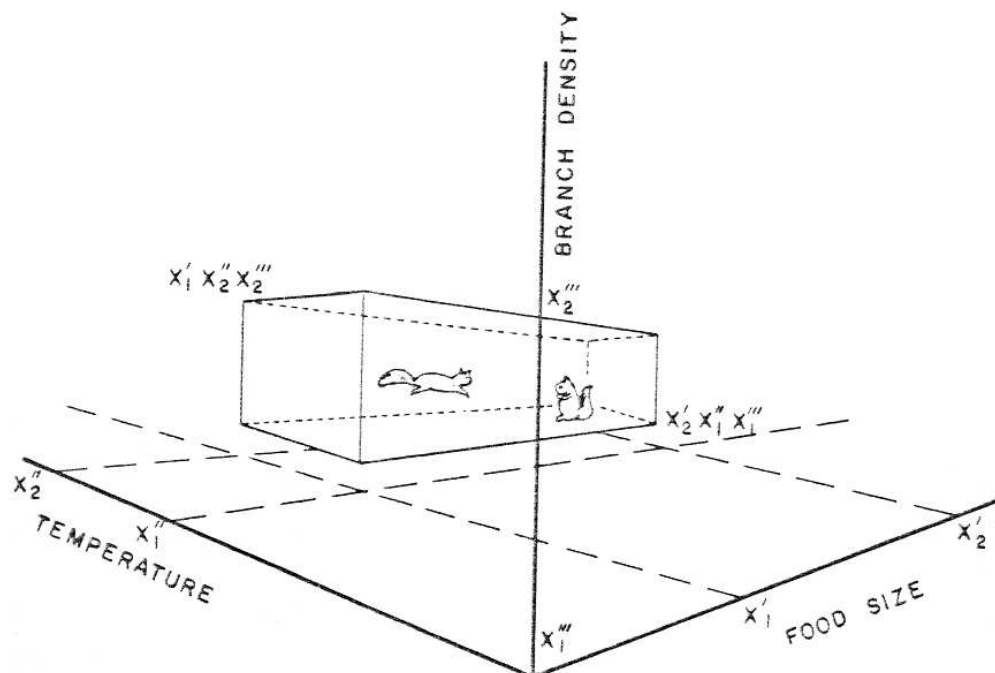
2.2. Habitat és funkció

Nyilván két alapl módja van az ökológiai elkülönülésnek, a különböző növekedési korlátokba ütközésnek:

- Különböző helyen élő populációk nyilván nem egymás rovására élnek. S – egy állandó világban – akkor nem élnek egy helyen, ha különböznek környezeti igényeikben. (Habitat szegregáció.)
- De ütközhetnek különböző növekedési korlátokba, például lehetnek különböző erőforrások által reguláltak az azonos helyen élő populációk is. (Funkcionális szegregáció.)

Ennek megfelelően tehát, a faj elhelyezkedését az ökológiai térben élőhelyével és funkciójával együtt jellemezhetjük. Hutchinson (1978) „scenopoetic” és a „bionomic” niche tengelyekről beszél ugyanebben az értelemben (2.3. ábra), míg Miller (1967) „address”-ről és „profession”-ről. Míután ezek a kifejezések nem mentek át az ökológiai köztudatba, én maradnék a habitat-funkció megkülönböztetésnél.

A habitatot ökológiailag releváns módon természetesen nem a földrajzi koordinátákkal, hanem a faj megélhetését lehetővé tevő környezeti paraméterek, kondíciók specifikálásával lehet



2.3. ábra. Hutchinson folytonos tengelyek által kifeszített niche tere Hutchinson (1978)-ból. A „hőmérséklet” és az „ágsűrűség” a „scenopoetikus”, azaz habitat tengely, míg a „táplálékméret” a „bionomikus”, azaz funkcionális tengely.

megadni. Ha egy fa faj egy adott hőmérséklet-tartományban életképes, akkor ez megfelel a tengerszint feletti magasság egy – a földrajzi szélességtől is függő – tartományának. A habitat-niche lényege tehát egy kapcsolat a környezeti kondíciók tere és a topológiai tér között. Van amikor nem tudjuk pontosan, milyen környezeti változók szabják meg a fajok térbeli eloszlását, csak az eloszlások különbözőségéből következtethetünk a niche-differenciálódásra. Erre a lehetőségre MacArthur (1958) híres elemzése a klasszikus példa, amelyben a szerző poszátafajok térbeli elkülönülésében találta meg együttélésük kulcsát.

Pontosabban itt a következőről van szó. Állandó környezetben, ha egy faj egyedinek a mozgékonyasága nem túl nagy, akkor a faj azokon és csak azokon a területeken található meg, ahol megvannak a fennmaradásának feltételei. Ekkor laboratóriumi tolerancia-vizsgálatok alapján meg lehet jósolni a faj elterjedési területének határát. Nagy mozgékonyaság esetén viszont forrásnyelő struktúra alakul ki: a populáció jelentős létszámban jelen lehet azokon a helyeken is, ahol olyan körülmények vannak, amelyek mellett egy homogén világban nem tudná fenntartani magát. Az ellenkező lehetőséggel kell szembenéznünk nemegyensúlyi környezetben: egy adott faj egy adott helyen, ahol egyébként megélhetne, nincsen jelen, mert még nem ért oda az élőhely megszületése óta.¹ Ezekben az esetekben, amikor nem lehet a habitat-niche-t egyszerűen a környezeti tolerancia megadásával specifikálni, nincs más lehetőségünk, mint azt a valódi tér-időben határolni be.

Ha a felosztásra váró niche tér nem más, mint a reguláló tényezők halmaza, akkor ezen tényezőket is habitat és funkció (ha úgy tetszik: laktím és foglalkozás) szerint kell számon

¹Oborny Beának köszönöm hogy ez utóbbi lehetőségre felhívta a figyelmemet.

tartani. Madarak táplálékául szolgáló magokat meg kell különböztetnünk úgy méretük (funkció), mint előfordulásuk helye, illetve az annak megfelelő környezeti kondíciók (habitat) szerint. Egy adott hőmérsékleten életképes és adott méretű magokat fogyasztani képes madárpopulációt az adott hőmérséklet mellett előforduló, adott méretű magok mennyisége szabályozza. Ha egy másik madárfaj akár csőr méretében (amely megfelel a fogyasztott magok méretének), akár hőmérséklet-igényében (amely meghatározza elterjedési területét) különbözik, akkor olyan magok fognak a rendelkezésére állni, amelyet az első fajunk nem fogyaszt – elkerülik tehát a versenyt, és együttélhetnek.

Az Elton-niche egyértelműen funkció-niche. Hutchinson viszont azért rajzolt előszeretettel folytonos niche tereket, mert számára a habitat-niche (geometriai) térbeli szemléltethetősége a gondolkodás biztos kiindulópontja. Szemére veti Grinnelnek (aki elsők között használta a niche szót szakkifejezésként, lásd Grinnel, 1904, 1908, 1914), hogy elemzésében folyamatosan összekeveredik, vajon éppen a valódi, vagy egy absztrakt térben gondolkodunk-e. Ezért is hangsúlyozza Hutchinson oly nagyon az absztrakt „hipertér” jelentőségét – ami azonban mintha számára is egy kissé misztikus entitás lett volna. A valódi térből ily módon elabsztrahált niche tér természetesen folytonos, tengelyei lehetnek „scenopoetic”-usak vagy „bionomic”-usak. Míg első a habitat niche-t karakterizáló környezeti kondíció, addig a második a funkció-niche-nek felel meg. Az első alapesete a környezeti gradiens mentén változó környezeti paraméter, a másodiké a fogyasztott magok méretének skálája. Az elsőt le kell képezni a geometriai térre (nem azonos tehát vele!), a másodikat viszont *lényege szerint* nem.

Mindenesetre, reguláló tényezőből sok van. Sokkal több, mint ahány erőforrást általában megkülönböztetni szokás: minden erőforrást szét kell dobni úgy tulajdonságai (mint magméret), mint előfordulási helye szerint. Akár a különféle térbeli skálán heterogén erőforrások is működhetnek különböző reguláló tényezőkként (Szabó & Meszéna, 2006b). A hutchinsoni kérdésre, „Miért van olyan sok állat?” (Hutchinson, 1959) az a hutchinsoni válasz, hogy egy több-dimenziós (nem is kell olyan *nagyon* sok dimenziósnak lennie) niche-térben sok hely van akkor is, ha az egyes tengelyeket nem osztjuk fel túl sok részre (Hutchinson, 1978).

A 6.4. pontban (95. oldal) szólnak majd a különféle niche-szegregációs lehetőségek evolúciós jelentőségéről.

2.3. Mi adja meg egy faj niche-ét?

Eddig arról esett szó, hogy mi az a tér, amit a fajok felosztanak egymás között. De mit is jelent, hogy felosztják egymás között? Mivel egy fajhoz a niche-tér több pontja tartozhat, a faj niche-ének legegyszerűbben ezen pontok – vagyis az öt reguláló tényező – halmazát tekinthetjük. Minden ökológia könyvben megtalálható az az ábra, amely a niche ezen „halmaz” interpretációját reprezentálja a hutchinsoni folytonos niche-tér kontextusában. A szokásos állítás az, hogy két együttélő faj niche-e nem eshet pontosan egybe.

A halmaz-niche kép azonban pontosításra szorul. Valószínűtlen, hogy egyszerű választ lehetne adni arra, hogy egy adott erőforrás az adott fajt regulálja vagy sem, azaz hogy eleme-e a faj niche-ének. A niche-szegregáció szokásos Lotka-Volterra modelljében egy faj niche-e az „erőforrás-hasznosítási függvényé”-vel adott (Levins, 1962; MacArthur & Levins, 1967). Ez a függvény specifikálja, milyen mértékben hasznosítja a faj a különböző erőforrásokat. Az így megadott niche határa nem olyan éles, mint a halmaz-niche esetén: a faj a számára egyre kevésbé alkalmas erőforrásokat egyre kevésbé hasznosítja, azok egyre kisebb mértékben részei a faj niche-ének. Azért persze a halmaz-niche és a függvény-niche közel azonos biológiai tartalmat fejez ki: a niche-tér felosztását.

De az erőforrás-hasznosítási függvénnyel még mindig baj van: fenomenologikusan bevezetett fogalom, nem tudható pontosan, mit jelent egy adott ökológiai szituációban. A Lotka-

Volterra kompetíciós modellben feltételezzük, hogy két adott faj közötti kompetíció arányos a két erőforrás-hasznosítási függvény „átfedési integráljával”. Noha ez a matematikai feltevés egy józan biológiai intuíciót fejez ki, pontos érvényességét semmi sem garantálja. S mint stratégiai modell, nem is való arra, hogy a valósággal való kvantitatív egyezést várjunk tőle.

Tehát az erőforrás-hasznosítási függvényt helyettesítenünk kell olyan mennyiségekkel, amelyek minden ökológiai szituációban pontosan definiáltak. Mint a 4. fejezetben kifejtjük, a következő két kérdés mindig felvethető:

- Mennyivel változik egy adott faj növekedési rátája, ha az egyik reguláló változó értékét kis mértékben megváltoztatjuk? Nevezzük ezt a megváltozást az adott fajnak a szóban forgó reguláló tényezőre való érzékenységének, szenzitivitásának.
- Mennyivel változik a vizsgált reguláló változó értéke, ha egy adott faj létszámát kis mértékben megváltoztatjuk? Nevezzük ezt a megváltozást az adott fajnak a vizsgált reguláló tényezőre vonatkozó impaktjának.

Így tehát bármelyik faj ökológiai szerepe, niche-e jellemezhető azzal, ha megadjuk minden reguláló tényezőre vonatkozó impaktját és szenzitivitását (v.ö. Leibold, 1995; Chase & Leibold, 2003). Strukturált populációk, térben-időben heterogén ökológiai szituációk esetében támaszkodunk az 1. fejezetben kifejtett kemosztát szemléletre – ezt részletesebben a 4.5.2 és a 4.5.3 pontokban fejtjük ki.

Miután nem csak erőforrások lehetnek reguláló tényezők, az impakt- és szenzitivitás-niche fogalmának hatóköre nem korlátozódik az erőforrás-kompetícióra. Erre példaként lásd az 56. oldalon a dobozban bemutatott „keystone” predátor modellt.

Természetesen, erőforrás-kompetíció esetében egy faj nagyjából azokat az erőforrásokat terhel, és nagyjából azoktól függ, amelyeket fogyaszt, hasznosít. Az erőforrás-hasznosítási függvény, az impakt-függvény és a szenzitivitás-függvény tehát jó eséllyel hasonlítanak egymáshoz, a köztük lévő különbségeket a biológiai kép szempontjából nem feltétlenül kell túllangsúlyozni. Annyi a különbség, hogy az impakt és a szenzitivitás pontosan és általánosan definiált fogalmak, amelyek pontosan azért nem esnek egybe. Egy faj niche-ét matematikai precizitással azzal határolhatjuk körül, ha megadjuk a rá vonatkozó impakt és szenzitivitás függvényeket.

A habitat-niche kontextusában szokás beszélni a fundamentális és a realizált niche megkülönböztetéséről. Az első a környezeti követelmények azon tartományát jelenti, ahol a faj életképes, míg a második azt a szűkebbet, ahonnan a kompetítorok nem szorítják ki. Ez a szóhasználat persze megint támaszkodik az állandó környezet és a kis migráció kimondatlan feltevésére. Ha ezzel az egyszerűsítéssel nem kívánunk élni, akkor azt mondhatjuk, hogy a fundamentális illetve realizált niche a faj niche-e kompetítorai távollétében, illetve jelenlétében kalkulálva (v.ö. 51. oldal). S ez így elvileg már egyaránt elmondható úgy a habitat- mint a funkció-niche, úgy az impakt, mint a szenzitivitás esetére.

2.4. Szabályozott együttélés

Eddig arról beszéltünk, hogy mit is osztunk fel, és hogyan adjuk meg ezt a felosztást. De mire is jó mindez? Mi a pontos kapcsolat a niche-tér felosztása és az együttélés között?

Másképpen fogalmazva: mekkora átfedés engedhető meg a niche-ek között? „Korlátozott hasonlóság” az elnevezése a kompetitív kizárási elv azon finomításának, amely szerint az együttélés megkíván egy meghatározott mértékű minimális különbséget a fajok között (MacArthur & Levins, 1967). Mi ez a minimális különbség? Nagyjából azt gondoljuk, hogy az erőforrás-hasznosítási függvény szélessége, azaz a „niche-szélesség” szabja ezt meg. A pontosítási-általánosítási kísérletek azonban eredménytelenül végződtek: minden modellben más minimum

adódik (Abrams, 1983). Ez a kudarc is hozzájárult a „kompetíciós elmélet” háttérbe szorulásához (Rosenzweig, 1995. 127. o.).

De ha jobban belegondolunk, akkor evidens, hogy nem létezhet a hasonlóságnak egy modellfüggetlen alsó korlátja. Eleve pontosítanunk kell már az eredeti állítást is, miszerint az ugyanazon növekedési korlátba ütköző fajok nem élhetnek együtt. Bizony élhetnek együtt, ha éppen azonos mértékben sikeresek (v.ö. iker fajok, 1.5. pont). Két faj relatív előnye-hátránya függ a környezeti feltételektől, tehát a környezeti paramétereknek lehet olyan kombinációja, amely mellett a két faj niche-szegregáció nélkül is élhet együtt. De ehhez valószínűtlen szerencsájüknek kellene lenniük, s a legkisebb környezeti változás lerombolná ezt az együttélést. Nem az tehát a jó kérdés, mikor élhetnek együtt egy meghatározott társulás fajtái, hanem az, hogy mikor élhetnek együtt valószínűtlen szerencse, a paraméterek finomhangolása nélkül.

Akkor lehet robusztusan – tehát a paraméterekre való túlzott érzékenység nélkül – együttélni, ha léteznek olyan visszacsatolások (regulációk), amelyek a fitness-különbségeket a paraméterek egy széles tartományában semlegesítik. Erőforrások felosztása esetén jól ismert, hogy az ilyen – szabályozott – együttélés feltétele az, hogy a fajok közötti kompetíciónak kisebbnek kell lennie, mint a fajokon belülnek. Ily módon, ha egy faj valamilyen előnyre tesz szert, és kezd másokat kiszorítani, akkor létszámának növekedése nagyobb hátrányt okoz saját magának, mint a társulás más tagjainak. Ezen a módon a létszámnövekedés egy visszacsatoló mechanizmus keretében kompenzálja az eredeti perturbáció hatását, s a társulás újra stabilizálódik, kissé megváltozott létszámarányok mellett.

Elmondható ugyanez általánosságban is, azaz az erőforrás-hasznosítási függvény fenomenológikus fogalma nélkül is. Ahhoz, hogy a megfelelő szabályozó mechanizmus működjön, arra van szükség, hogy a fajok különbözzenek a reguláló tényezőkhöz való viszonyukban, azaz mind az impakt-niche-ükben, mind a szenzitivitás-niche-ükben. Ha nem különböznek, akkor a szabályozó mechanizmus nem lesz képes specifikusan annak a fajnak a növekedését lassítani, amelyik előnyre tett szert. S ha nem képes, akkor a legkisebb előny is kompetitív kizáráshoz vezet. Ha a niche-különbség kicsi, akkor a szabályozás gyenge, azaz csak a paraméterek egy szűk tartományában képes a fitness-különbségeket kiegyenlíteni. Minél nagyobb az átfedés a niche-ek között, annál szűkebb az együttélést lehetővé tevő paraméter-tartomány. S ezek már teljesen általános állítások, amelyeket a 4. fejezetben pontosan bebizonyítunk.

Nincs tehát a hasonlóságnak abszolút korlátja: hasonló fajok együttélése nem lehetetlen, csak valószínűtlen. Nyilván csak egy konkrét taktikai modell esetében számítható ki pontosan, hogy adott ökológiai különbség mennyire robusztus, mennyire valószínű együttélést tesz lehetővé. De a kép általános és matematikailag pontosan alátámasztható: túlzottan hasonló fajok együttélése valószínűtlen. S azt, hogy mi a túlzott hasonlóság, azt az impakt és a szenzitivitás függvények átfedése szabja meg. Azaz, „ökölszabályként” mégiscsak elmondhatjuk: nagyjából a niche-szélességek szabják meg az együttéléshöz minimálisan szükséges különbségeket. Ezen ökölszabály működését Szabó & Mészéna (2006a) tanulmányozta részletesen a Lotka-Volterra modell keretein belül.

2.5. Niche: egy fogalom apálya

A niche mára a „ködös ökológiai fogalom” alappéldájává vált. *Teljesen* világos valószínűleg sohasem volt, de Hutchinsonig bezárólag azért mindenki értette, hogy a „helyünk a piaci versenyben” jelentésű szót a „helyünk az ökológiai versenyben” jelentésben használjuk az ökológiában is. A hatvanas-hetvenes évektől azonban egy „helyünk az életben” már nem megy el *tudományos* fogalom *definíciójának*: nem származik belőle mérési utasítás. Ezért igyekezett Hutchinson kicsit pontosabban megmondani, miben is kell különbözni, mi is az a bizonyos „hely”. Innentől van mit mérni, mérik is sokan. A gondolat érdeme, hogy tudniillik minden fajnak külön fülke jár,

ettől még nem lesz pontosabb – sőt. Ha a „hely az életben” immár nem szalonképes, akkor „Hutchinson tengelyei” (a 2.3. ábra) kezdenek az ökológiai niche fogalom primer jelentésévé válni. Amely fogalom azért *valahogyan* tartozik kapcsolatot tartani a kompetitív kizárás elvével – különben érdektelen.

Csakhogy a niche-felosztás és az együttélés kapcsolatát egyszerre pontosan és általánosan az ökológiai modellezés adott szintjén nem lehetett formalizálni – ezt a feladatot készülünk elvégezni a 4. fejezetben. A Lotka-Volterra kompetíciós modell (MacArthur & Levins, 1967) volt hivatott szemléltetni a kapcsolat létét – ámde ez csak szemléltetés. Amíg a niche-változók mérhetőek, addig a Lotka-Volterrát nem lehet, és nem is szabad, pontos kvantitatív kapcsolatba hozni egy kicsit is bonyolultabb ökológiai szituációval – hogy a nem-kompetitív viszonyokról ne is szóljunk. A látszólag matematikai jellegűvé vált niche fogalom (hipertér! mi is az?) tisztán verbális-szemléletes kapcsolatot tart azzal, ami a lényege lenne – s ami innentől már árnyékban van. A helyzeten természetesen nem segít az ökológia részdiszciplínákra való szétesése sem: egy faj toleranciája populációökológiai, míg a niche-felosztás társulásökológiai kérdés lenne – de hol kell akkor beszélni az egészről?

Az idők során a kompetitív kizárás egyébként is kiesett a pixisből, a társulásökológián belül is. Azért is, mert a kompetíció fogalma leszűkült az erőforrás kompetícióra (lásd 10. oldal). A nemegyensúlyi útkeresés miatt is (11. oldal). Empirikus okokból is, amelyekre a 4.5.4. pontban térünk vissza. De még azok körében is, akik értették a Gause elv tautologikus megkerülhetetlenségét, kialakult az a meggyőződés, hogy a korlátozott hasonlóság elve gyakorlatilag hasznavehetetlen, hisz nem lehet megmondani, mennyire is szabad hasonlónak lenni (Rosenzweig, 1995, 127. o.).

A niche-kérdésfeltevésnek mindig is része volt a tolerancia kérdés: az, hogy hol tudunk megélni, része annak, hogy hol a helyünk a bioszféra egészében. Sőt, ez a legkönnyebben megfigyelhető-mérhető része, amely ráadásul stabilan a populációökológia keretein belül marad. Nem lehet véletlen, hogy Hutchinson megfogalmazásai sokkal inkább illenek a gemometriai térre leképezendő scenopoetikussal, mint az „absztrakt” bionomikus niche tengelyhez. Ahogy a niche kompetitív jelentése elhomályosul, az ökológusok egy része kezd a bionomikus tengelyre úgy nézni, mint ami kilóg a képből, ami talán logikai hiba Hutchinsonnál. Miért a táplálék méretét és nem a koncentrációját mérjük fel a tengelyre, ha az utóbbi a hőmérséklettel analóg környezeti jellemző (v.ö. Leibold, 1995)?

Csakhogy a tisztán környezeti toleranciaként értelmezett niche fogalommal az eredeti „felosztási” kép elvesz. Természetesen, több faj is együttélhet ugyanazon környezeti körülmények között. (Ebből a szempontból teljesen mindegy, hogy a táplálékkoncentrációkat felsoroljuk-e a környezeti kondíciók között, vagy sem.) Természetesen, egyazon habitaton belül a tápanyagok *minőségének* és nem *mennyiségének* a terét kell felosztani. Jellemző, ahogy a Begon-Harper-Townsend (1996) tankönyv először tisztán a környezeti követelmények alapján vezeti be a niche fogalmát (87. o.), majd egy másik fejezetben (130. o.) úgy találja, hogy a fogalom az erőforrások kontextusában az „igazán erős” – miközben nyitva hagyja a „méret vagy koncentráció” kérdését. Itt tehát a niche fogalma már felvállaltan-tanítottan zavaros – s ez még természetesnek is tekintetik.

Leibold (1995) tett egy fontos kísérletet a kuszaságba és érdektelenségbe fulladni látszó niche fogalom újraélesztésére – lásd e fejezet mottóját! (A cikk elé a szerkesztőség jónak látott beilleszteni egy magyarázkodást arról, miért is közölnek még egy rágódást erről a divatjamúlt dologról...) Kiindulópontja nagyon közel kerül a fent kifejtettekhez azzal, hogy az „impact” és a „requirement” (=tolerancia) niche megkülönböztetésével hangsúlyozza a populáció és az őt reguláló tényezők közötti kapcsolat kétirányúságát. Talán túl bipoláris az a kép amit fest: az impact vs. requirement dichotómiára igyekszik ráhúzni mindent: Elton vs. Grinnel, diszkrét vs. folytonos, funkció vs. habitat. S a kompromisszumból hiányzik a niche-felosztási kép egyszerű intuitivitása. Köszönöm neki a 4. fejezet cikk-változatához fűzött támogató-kiegészítő

megjegyzéseit.

Kőszeghy Kolos diplomamunkájában törekedett számot vetni ugyanezzel a helyzettel (Kőszeghy, 2004). Kimondja azt, amit a nála befentesebbek nem merhetnek: a tisztán toleranciaként értelmezett niche fogalomnak („egzisztenciartomány értelmezés”) *értelmszerűen* nincs köze a kompetitív kizáráshoz kapcsolható niche-hez („koegzisztenciális értelmezés”). Fontos pont, amit hangsúlyoz, hogy míg az erőforrás-koncentrációkat nem lehet értelmesen környezeti kondícióknak tekinteni az egzisztenciartomány kijelölésénél – hisz ezeket az értékeket a populációk maguk megváltoztatják – , az erőforrások keletkezési rátáját annál inkább. Neki is köszönöm a sok-sok diszkusziót.

A jelen fejezet egy valamit biztos nem akart: a kuszasághoz járulni hozzá még egy újabb „niche definíció”-val. Céлом volt viszont megmondani, hogyan fog a *gondolat* – merthogy van ilyen – matematikailag szükségszerűen megjelenni a *bármilyen* ökológiai modellben. S ezzel pontosan specifikáltuk a fogalom jelentését is – merthogy van ilyen.

3. fejezet

Adaptív dinamika és fajkeletkezés

Összefoglaló. *Az együttélés ökológiai kérdésének evolúciós megfelelője az, hogy a törzsejlődés miért elágazó, miért nem lineáris folyamat? Az adaptív speciáció elmélete a fajképződést úgy állítja be, mint az együttélést lehetővé tevő ökológiai helyzethez való adaptációt. E biológiailag transzparens kép matematikai implementációja azonban feltételezi a gyakoriságfüggő szelekció kezelését. A fejezet a józan észre támaszkodva vizsgálja meg, mire számíthatunk akkor, ha a folytonos evolúciós folyamat visszahat az adaptív tájképre. A kapott „adaptív dinamikai” kép: az egyenesvonalú, de időnként elágazó fejlődés megfelel a biológiai várakozásnak. Kitekintés jelleggel szólnak a reproduktív izoláció létrejöttének problémájáról.*

3.1. A speciációs probléma

Einstein szerint egy tudományos elméletnek egyrészt a tényekkel kell összhangban lennie, másrészt elegendően szépnek kell lennie. A második követelmény semmivel sem kevésbé gyakorlatias, mint az első. Ad-hoc feltevésekkel mindig minden megmagyarázható. Prediktív ereje tehát csak az olyan elméletnek van amely kevesebb feltevést használ, mint ahány tényt megmagyaráz. Természetesen nem biztos, hogy egy adott jelenség magyarázata egyszerű és szép. Mégis, a tudomány mindig ebből az irányból kezdi keresni a választ.

A speciáció tradicionális – allopatrikus – elmélete (Mayr, 1942) gondban van az esztétikummal. A darwini világkép központi eleme az a gondolat, hogy a kis adaptív evolúciós lépések vezetnek el hosszú idő alatt új fajok kialakulásához. Nem lenne jogos azt várni, hogy a fajképződés, amely az evolúció egyik legfontosabb jelensége, a populációgenetikai elmélet magától értetődő következménye legyen? A neo-darwini szintézis matematikai alapját képező populációgenetikai modellek azonban csak egy diploid populáción belüli genetikai változás leírására képesek és nem következnek belőlük természetesen a speciáció. A gyakoriságfüggetlen szelekción és véletlen párosodáson alapuló modellekben a genetikai változások semmilyen mértékű felhalmozása sem vezet, és nem is vezethet új faj kialakulásához. Az allopatrikus elmélet a kérdést *deus ex machina* oldja meg azzal a feltételezéssel, hogy a populációt egy földrajzi határ osztja ketté, majd az eltérő fejlődés melléktermékeként jelenik meg a szubpopulációk közötti repro-

E fejezet adaptív dinamikai része Meszéna (2005b) átdolgozása, matematikai alapjai Meszéna & mtsi. (2005)-ben, illetve a 5. fejezetben találhatóak. A szerző saját vizsgálatait az adaptív speciáció genetikai modellezése tárgyában még a kidolgozás, illetve publikálás alatt vannak, nem részei tehát a dolgozat téziseinek. E dolgozatnak a fajkeletkezés annyiban tárgya, amennyiben számot akarok adni elméleti vizsgálataim biológiai relevanciájáról.

duktív izoláció.

Szép vagy nem szép, ettől még igaz lehetne ez a kép. De a tényeknek való megfeleléssel is baj van. Bár a fajképződés allopatrikus volta számos esetben valóban dokumentálható, ma már empirikusan bizonyítottnak tekinthető a szimpatrikus speciáció léte is.

Talán a *Chiclid*-ek (vagy bölcsőszájú halak) adaptív radiációja a leglátványosabb példa. Kelet-Afrika számos különböző tavában él együtt igen sok közel rokon, csak abban az egy tóban megtalálható *Chiclid* faj. Az allopatrikus elmélet fényében a jelenséget szokás volt azzal magyarázni, hogy például a Victória tó feltételezett vízszint-ingadozása időről-időre oda vezetett, hogy a tó több különálló víztestre esett szét, létrehozva az elkülönülést (lásd pl. Skelton, 1993). Ma már tudjuk azonban, hogy a tó mindössze a jégkorszak vége óta létezik, és mindig is összefüggő volt. Ennél is meggyőzőbb azonban hogy egy hasonló *Chiclid* radiáció zajlott le a kameruni Barombi Mbo tóban, amely a sekély Victóriával ellentétben egy igen mély kráter tó, amelynek részekre darabolódása elképzelhetetlen (Schilewen, 1994).

Sara Via „A rút kiskacsa felnőtt” címmel írt cikket a szimpatrikus speciációról, amelyben a bölcsőszájú halakon kívül sok más példa is megtalálható (Via, 2001). A tények hatására terjed az a felfogás, hogy a reproduktív izoláció igenis létrejöhet szimpatrikusan is, adaptáció révén. Az elméletnek tehát megmagyaráznia kell a jelenséget, nem pedig lehetetlenségét kimutatnia.

Az allopatrián és az adaptáción kívül van egy harmadik ismert mechanizmus is, a ploiploidia (Vida, 1976). Ez kétségkívül egy gyors és radikális fajképződési mód, de csak néhány rendszer-tani egységen belül jelentős.

Az allopatrikus elmélet legnagyobb szépséghibája az ökológiai perspektíva hiánya. Annak ellenére, hogy a modern ökológiában – mint arról a korábbiakban szóltunk – sokan kétségbe vonják a „niche elmélet” létjogosultságát, igen természetesnek hangzik ma is, ha egy (konkrét) új faj születését egy üres niche megjelenésével hozzuk összefüggésbe. A Hominidák csoportja például az újonnan megnyíló szavannára született (Leakey & Lewin, 1986). A fajképződésről szóló elméleti gondolkodásban ugyanakkor általában periférikus szerepet töltenek be az ökológiai szempontok. Az adaptív szimpatrikus speciáció gyakran kényszeredetten elismert lehetősége itt kivétel: ebben az esetben egyértelműen az új táplálékforrásra való specializáció hajtja a fajképződést. De vajon a másik két speciációs mechanizmusnak, az allopatriának és a poliploidának nincs szüksége ökológiára? Vajon ezek a mechanizmusok folyamatosan hoznak létre új fajokat, amelyek azután vagy találnak maguknak ökológiai fülkéket vagy nem? Vagy csak olyan faj jöhet létre, amelynek előre adott az ökológiai szerepe?

A fajok együttélése ökológiai kérdés. Ha a fajkeletkezés teljes elméletét kívánjuk megalkotni, akkor meg kell értenünk az ökológia és az evolúció kapcsolatát. E megértésért érdemes áldozatot hozni. Az áldozat nagy lesz: a következő alfejezetben úgy teszünk, mintha szexualitás és genetika egyáltalán nem létezne. Ez nyilván a ló túlsó oldala, hisz ekkor a fajkeletkezés másik alaproblémája, a reproduktív izoláció megjelenése kerül ki a látókörünkéből. A 3.3. pontban szólnunk majd az ökológia és genetika viszonyáról, az adaptív speciáció elméletéről és a nyitott kérdésekről.

3.2. Az aszexuális elmélet: adaptív dinamika

3.2.1. Fitnessz, invázió és gyakoriságfüggés

A „többrétegű” modellezés (lásd Előszó) szellemében konkrétan modelleznünk kell az egyedek ökológiai kölcsönhatásait, s megfigyelni, mi történik egy ilyen modellben evolúció (mutáció, stb.) jelenlétében. A fitnessz fogalma ilyenkor nem önkényünk tárgya. Ha meg akarjuk tartani a szó eredeti értelmét, akkor egyetlen lehetőségünk van a definiálására (v.ö. Metz & mtsi., 1992):

Fitnesz:

a populáció hosszútávú exponenciális növekedési rátája a külső környezeti paraméterek és a reguláló változók rögzített értéke illetve adott statisztikájú stacionárius fluktuációja mellett.

Az, hogy ez a fitnesz jó fogalma, és nem más, egyszerűen következik abból a tényből, hogy két populáció létszámának aránya a növekedési ráták különbségének megfelelően változik (lásd a (4.5) formulát a 41. oldalon vagy az (5.15) formulát a 68. oldalon). Annyi szabadságunk persze azért van, hogy a növekedési ráta helyett választhatunk bármely más *ezzel ekvivalens* mértéket is.

Sok vitát váltott ki az irodalomban például az a kérdés, hogy vajon az r növekedési ráta, vagy az R_0 élethosszi szaporodási siker (azaz utódoknak az egyed születéskor várható teljes száma) a jó fitnesz mérték. A kettő nem feltétlenül egyenértékű. Egy osztódással szaporodó szabályozatlan populációban például $R_0 \approx 2$, függetlenül az osztódás sebességétől. Ilyenkor csak a növekedési ráta működhet fitnesz mérték gyanánt. Egy *szabályozott* populációban más a helyzet. Azt hogy egy populáció nő, állandó marad, vagy csökken, nyilván kifejezhetjük akár úgy, hogy $r \geq 0$, akár pedig úgy, hogy $R_0 \geq 1$. Ha az a kérdés, hogy egy mutáns terjed-e egy egyébként egyensúlyban lévő populációban, akkor ezt akár az r -je, akár az R_0 -ja megmondja a rezidens $r = 0$ -jával vagy $R_0 = 1$ -ével szemben (Mylius & Diekmann, 1995; Pásztor & mtsi., 1996). S ha ily módon tudjuk, hogy R_0 használata megengedett, akkor bizonyos szituációkban segítségünkre lehet. E dolgozat 103. oldalán talál az Olvasó egy az élethosszi szaporodási siker fogalmán alapuló gondolatmenetet.

Ezzel egyúttal elérkeztünk az *inváziós fitnesz* fogalmához: a kérdés gyakran merül fel úgy, hogy képes-e egy bizonyos kislétszámú mutáns egy bizonyos populációban terjedni (Metz & mtsi., 1992). Az invázióképesség két okból is kulcsfontosságú. Egyrészt, mint azt rövidesen látni fogjuk, az inváziós fitnesz lényegesen több információt hordoz, mint azt az első pillantásra gondolnánk. Másrészt, egy ritka mutáns populációdinamikája sokkal egyszerűbb: ritkasága miatt szabályozatlanul – exponenciálisan – nő, a rezidens populációt viszont nem befolyásolja.

A növekedési rátaként definiált fitnesz természetesen nem egy rögzített függvénye a fenotípusának, hanem függ mindazon kölcsönhatásoktól, amely befolyásolják az egyedek túlélését és termékenységét. Specifikusan, mint azt az 1. fejezetben megbeszéltük, együttélés akkor lehetséges, ha egy visszacsatolás egyenlővé teszi a növekedési rátákat, azaz a fitneszeket. Ilyenkor a fitnesz szükségképpen függvénye annak, melyik populáció milyen létszámban van jelen, vagyis *gyakoriságfüggő* (Christiansen, 1988; Heino & mtsi., 1998).

Szokás megkülönböztetni a *denzitásfüggést* (amikor a fitnesz-függvény csak a jelenlévő egyedek összes számától függ) és a *gyakoriságfüggést* (amikor a fitnesz a különböző fenotípusú szubpopulációk létszámarányától függ). Mivel e dolgozatban adottnak vesszük, hogy minden populáció regulált, külön említés nélkül is denzitásfüggőnek tekintünk minden szelekciót. Az érdekes kérdés a gyakoriságfüggés léte, vagy nem léte.

A *tisztán* denzitásfüggő, tehát nem gyakoriságfüggő szelekció ökológiailag az egyetlen reguláló tényező esetének felel meg (lásd a 4.2.3. pont). Amíg egyetlen reguláló tényező van, addig a populációknak e tényezőre való egyesített hatását tekinthetjük összesített „effektív” denzitásuk mértékének. Ilyenkor az a változat győz, amelyiknek a legmagasabb az egyensúlyi (effektív) denzitása. Azaz, az evolúciónak van egy rögzített „célfüggvénye” akkor is, ha a denzitásfüggés miatt a fitnesz-függvény nem rögzített. Diverzitás nem lehetséges: egyetlen változat fog győzni.

Több reguláló tényező esetén ilyesfajta célfüggvény már nem létezik. A reguláló tényezők aránya függeni fog a versengő populációk létszámarányától, a szelekció tehát gyakoriságfüggő lesz. Megkapó a dolog konzisztenciája. *Egyrészt*, több reguláló tényezőre van szükség ahhoz, hogy az ökológiai együttélés lehetséges legyen. *Másrészt*, a több reguláló tényező teszi a szelekciót gyakoriságfüggővé, s a gyakoriságfüggés teszi lehetővé a diverzitáshoz vezető evolúciót.

Magam is a denzitásfüggő életmenet-evolúció tanulmányozása révén (v.ö. Pásztor, 1986;

Meszéna & Pásztor, 1990; Pásztor & mtsi., 1996; Kisdi & mtsi., 1998) kerültem kapcsolatba az evolúciós ökológiával. E vizsgálatok kapcsán szembesültem azzal, hogy mennyire nem triviális az a kérdés, miért is él több faj a Földön, és nem csak az egyetlen legjobb? Persze, több reguláló változó kell, s van is belőlük sok a való világban. De akkor miért van mégiscsak relevanciája az optimalizáló képnek? Hogy lehet *folytonosan* eljutni az egyetlen reguláló tényező optimalizáló világából diverzitáshoz? Azaz: hogyan keletkeznek a fajok?

3.2.2. A Folytonossági elv és következményei

Az adaptív dinamika (Metz & mtsi., 1996a, Geritz & mtsi., 1997, 1998) egy igen egyszerű képet sugall az evolúcióról: a populációk általában a növekvő fitness irányába fejlődnek, de az evolúció néha elágazik. Ennyi, és nem több, nem ennél komplikáltabb. Biológiai szempontból, ha a matematikai nehézségek nem lennének (akkor most van célfüggvény, vagy nincs?), magával a képpel ki is egyezhetnénk. De itt most az a dolgunk, hogy a matematikai elméletet fejlesszük.

Gyakoriságfüggés nélkül az evolúció banális lenne: nem ágazna el sohasem. De ha van gyakoriságfüggés, akkor miért nem még sokkal bonyolultabb, ami történik? Miért csak néha ágazik el? Miért lehetnek hosszú evolúciós szakaszok, amikor a gyakoriságfüggésnek semmi szerepe nem látszik lenni? Végül is az egyedek közötti kölcsönhatások tetszőlegesen bonyolultak lehetnek, a fitnessfüggvény tetszőlegesen bonyolultan függhet a populációlétszámtól. Mi tart akkor itt rendet?

Ami rendet tart, és – matematikai szempontból persze – megakadályozza, hogy a fejlődés menete valami abszolút kuszaság legyen, az az a körülmény, hogy az evolúció dominánsan kis lépésekben történik. Nem *mindig* történik kis lépésekben persze. Főleg a bakteriális anyagcsere szintjén létezhetnek előnyös „makro” mutációk. De a magasabbrendűek és azok legtöbb tulajdonsága tekintetében elég biztosak lehetünk abban, hogy egy előnyös makromutáció képtelenül valószínűtlen. Ez a helyzet annyira nyilvánvaló, hogy az „evolúció” szó maga is a fokozatosággal szinoním. S az adaptív evolúciós ugrások képtelensége az alapja az egyik legfontosabb „evolúcióellenes” argumentációnak is. Ugyan hogyan keletkezhetnének evolúció révén azok a tulajdonságok (például egy gerinces szem bonyolultsága), amelyeknek egyetlen lépésben való létrejötte képtelenség, de amelyekhez folytonos adaptív út nem látszik vezetni? Ilyenkor az evolúcióbíológusok hosszú, fáradtságos munkával megkeresik azt a bizonyos folytonos utat, amit azért csak meg lehet találni mindig.

Itt a folytonos, azaz kis lépésekben történő evolúcióról fogunk tehát beszélni. (A diszkrét és folytonos határterülete majd a 7. fejezetben bukkan fel.) Matematikai reprezentációjában ez nem jelenthet mást, minthogy egy folytonos jelleg evolúcióját vizsgáljuk. Az adaptív dinamika területén elterjedt szóhasználatot ezt a jelleget „stratégiának” fogjuk nevezni. (A szóhasználat az evolúciós játékelméletből ered.) Az egyszerűség kedvéért egyetlen jelleget, azaz egy egydimenziós stratégiaváltozót tekintünk.

Ebben a kontextusban kiindulópontunk a következő állítás:

Folytonossági elv

Hasonló fenotípusok relatív létszáma csak kismértékben befolyásolhatja az adaptív tájképet.

Az elv kikerülhetetlen érvényessége evidens. Lehetséges lenne, hogy a fitness-függvény alakja lényegesen függjön két olyan populáció létszámának arányától, amelyek között semmi más különbség nincs, mint az, hogy az optimális tápanyagmértékük $1 \mu\text{m}$ -rel különbözik? Észre sem vennénk, hogy a két populáció egyáltalán különbözik! Ehhez képest meglepő, mennyire nehéz az állítást megfelelően formalizálni – ezt el is halasztjuk az 5. fejezetre. Itt az Olvasó józan eszére appellálunk. Fogadjuk el a *Folytonossági elvet*, és vizsgáljuk meg a következményeit!

Feltételezzük, hogy a populáció mérete elég nagy ahhoz, hogy a demográfiai sztochaszticitástól

eltekinthessünk. (Az 5.3.1. pontban térünk vissza arra a kérdésre, hogy egy újonnan megjelenő mutáns létszáma természetesen nem nagy.) Mint mondtuk már, az ökológia-függő szelekció van elég bonyolult ahhoz, hogy először az aszexuális reprodukció esetét vizsgáljuk meg.

Első következmény. Tegyük fel, hogy a fitness grádiense nullától különböző és a rezidens stratégiával szemben egyetlen, a rezidenshez nagyon hasonló, mutáns stratégia jelenik meg. Azt állítjuk, hogy a ritka mutáns kezdeti növekedése garantálja azt, hogy el is terjed, és kiszorítja a rezidens. Ha a két stratégia *nem* hasonló, akkor a mutáns kezdeti inváziója nem feltétlenül vezet a rezidens eltűnéséhez: a mutáns stratégia létszámának növekedése megváltoztathatja a viszonyokat, és leállíthatja saját növekedést. Ha azonban a stratégiakülönbség kicsi, akkor a *Folytonossági elv* implicálja, hogy a fitness grádiense nem vált előjelet a mutáns növekedése következtében. Ez viszont azt jelenti, hogy a mutáns stratégiának a rezidenssel szembeni kezdeti előnye végig megmarad (v.ö. Geritz, 2005; Jacobs & mtsi. előkészületben; Meszéna & mtsi., 2005).

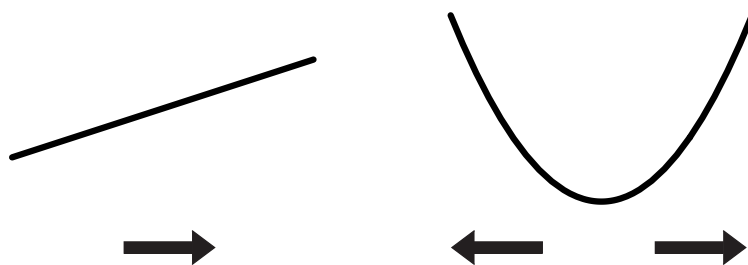
Második következmény. Tekintsünk most egy tetszőleges populációt, e ponton akár szexuálisan reprodukálódót is, amelynek a varianciája elegendően kicsiny, de nem nulla. Ez a populáció a fitness grádiens irányába fejlődik (3.1. ábra, bal oldal). Az érvelés ugyanaz, mint az előbb: a fitness-grádiens előjele nem változhat meg hirtelen. Bár az állítás nyilvánvalónak tűnik, valójában nem az: nem lenne érvényes a *Folytonossági elv* nélkül. Az 5.3.2. pontban (73. oldal) térünk vissza az így kialakuló direkcionális „adaptív” dinamikát leíró egyenletekhez, amelyek igen hasonlóak Lande (1976) híres formulájához.

Első meglepetés. A gyakoriságfüggő szelekció intuitív szempontból legmeglepőbb tulajdonsága az, hogy miközben a populáció folyamatosan a növekvő fitness irányába evolválódik, elképzelhető, hogy a fitness egy lokális minimumába, és nem maximumába érkezik meg. Véleményem szerint ennek a lehetőségnek a felismerése – amely megelőzte az adaptív dinamika kialakulását – volt a gyakoriságfüggő evolúció megértésének legfontosabb fejleménye. Amennyire tudom, többen egymástól függetlenül jutottak erre a felismerésre. Nem vagyok biztos abban, hogy a következő lista teljes-e: Eshel (1983), Taylor (1989), Christiansen (1991), Abrams & mtsi., (1993).

Az evolúció egy elemi, egyszerű tényéről beszélünk. Hogyan lehetséges, hogy ilyen későn, és akkor is ilyen lassan, sok lépésben jött rá a szakma? Nyilván azért történt így, mert igencsak ellentétes az adaptív tájképről alkotott szemléletes képünkkel. Az ökológia segítségünkre jön a megértésében. A többiekől való *különbözés* lehet annyira előnyös, hogy pesszimálissá teszi a többség által követett stratégiát akkor is, ha az egyébként optimális lenne a populáció távollétében. Ha az Olvasó előrelapoz a 79. oldalra, akkor az 5.5. ábrán megfigyelheti, hogyan történik a dolog. Mindig felfelé lépünk, de a hegy mindig deformálódik alattunk, s egyszer csak alánk görbül az a minimum, amitől elfelé haladtunk. . .

Ha viszont nem az intuitív meglepetés, hanem a formális elmélet szempontjából nézzük a dolgot, akkor a fitness-minimumba konvergálás lehetősége tulajdonképpen nem egy matematikai eredmény, hanem annak a hiánya. Ha a fitness-függvény folyamatosan változhat, akkor nincs alapunk abból, hogy az evolúció mindig a fitness növekedése irányába halad, arra követeztetni, hogy egy lokális maximumba kell eljutnia. Noha a gyakoriságfüggésnek lokálisan gyengének kell lennie, a *globális* viselkedést drasztikusan megváltoztathatja.

Harmadik következmény. „Szingulárisnak” nevezzük a stratégiátér azon pontjait, ahol a fitness grádiens nulla. Ezeken a helyeken az *Első következmény*hez vezető gondolatmenet érvényességét veszti, hisz a fitness-függvény egy tetszőlegesen kis megváltozása elegendő ahhoz, hogy a fitness-lejtőt akár az egyik, akár a másik irányba billentse. Ilyenkor a kezdeti növekedés nem garantálja az elterjedést, még kis mutációs lépés esetén sem. Egy szinguláris pont környékén két tetszőlegesen közeli stratégia együttélése is elképzelhető, amennyiben kölcsönösen meg tudják támadni egymást. Mindazonáltal, az *Első következmény* gondolatmenetét megismételhetjük a fitness függvény *görbületére*, amelyről generikussági alapon feltételezzük, hogy nem nulla. Ez



3.1. ábra. Bal oldal: a nem-nulla fitness-grádiens direkcionális evolúciót indukál. Jobb oldal: a fitness-minimum diszruptív szelekciót, divergens evolúciót okoz.

elvezet bennünket a szinguláris pontok osztályozásához (Geritz & mtsi., 1997, 1998, 5.3. pont). Következésképpen, *két populáció egymás irányába fejlődik egy fitness-maximum közelében, de egymástól távolodik egy fitness-minimum közelében* (3.1. ábra, jobb oldal). Természetesen, ez az állítás is magától értetődően hangzik – és az is a gyakoriságfüggetlen esetben. Az *Első meglepetés* után azonban már nem vennénk mérget rá alapos megfontolás nélkül. Következtetésünk az adaptív dinamikai elmélet nagyon is nem magától értetődő eredménye.

Második meglepetés: az evolúciós elágazás. A fent mondottak egyik következménye, hogy ha egy populáció elfejlődik a fitness függvény egy minimumába, akkor ott kettéválik, és a két ág egymástól távolodva evolválódik tovább. Ezek után a két ág külön-külön fejlődését már újra a *Második következmény* kormányozza. Ez a másik nagy dolog. Akik megértették az *Első meglepetést*, azok általában már számítottak valami ilyesmire. De kedves kollégáim, Stefan Geritz és Hans Metz érdeme volt a jelenség tényleges felfedezése, megértése, elméletének kidolgozása (Metz & mtsi., 1996a; Geritz & mtsi., 1997, 1998).

Reveláció volt számomra, amikor Stefan elmagyarázta az elágazást: akkor éreztem először úgy, hogy nyomon vagyunk. Igen, *a több reguláló faktor okozta gyakoriságfüggés nem csak megengedi a diverzitás létét, hanem utat is épít hozzá!* Nehéz nem asszociálni a fajkeletkezésre az 5.5. ábra (79. oldal) láttán – ha innen még hosszú út vezet is a jelenség meggyőző elméletéhez.

Ami most a legfontosabb: e ponton elérkeztünk a komplikációk végéhez, legalább is az aszexuális lények folytonos evolúciója tekintetében. *Ez az adaptív dinamika szépsége.* Tudjuk, hogy a szinguláris pontok kotrollálják az evolúciós történetet, s tudjuk azt is, hogy e pontoknál mik a lehetőségek.

A populációgenetikában a gyakoriságfüggő szelekció notóriusan nehéz kérdésnek számít (v.ö. Waxman & Gavrilets, 2005). Az marad akkor is, ha a genetikai részletektől eltekintünk, és aszexuális organizmusok evolúcióját vizsgáljuk. Általánosságban semmit nem tudunk mondani a gyakoriságfüggő szelekció következményeiről. Nem várhatjuk, hogy valaha is megszületik a gyakoriságfüggő szelekció általános elmélete. Ez nem valami különösképpen pesszimista kijelentés, egyszerűen egy trivialitás kimondása. Természetesen, senki sem számít egy olyan elméletre, amely révén egyszerűen előrejelezhető egy tetszőleges dinamika viselkedése. Miért számítanánk valami ilyesmire a gyakoriságfüggő evolúció dinamikája esetében? De mindkét esetben rendelkezünk a fixpont-elemzés lehetőségével, s ez nagy segítség.

Azt persze tudni kell, hogy a fixpont-elemzés mankója csak folytonos dinamika, illetve folytonos evolúció esetén áll rendelkezésünkre. Az adaptív dinamika a gyakoriságfüggés nehéz problémájából az aszexuális szinten megold annyit, amennyit lehet. Botorság lenne a nem-folytonos esetre való általánosításokat keresni.

3.3. Az adaptív dinamikától az adaptív fajképződésig

Az adaptív dinamika metodológiája mára széles körben ismertté és használttá vált¹ – ugyanakkor nagy viták tárgya. Waxman & Gavriltes (2005) vállalta magára azt a – nem feltétlenül hálás – feladatot, hogy összefoglalja a populációgenetikai szakma egy számottevő részében az adaptív dinamikával szemben élő ellenérzéseket. E „target review”-hoz írt hozzászólásomhoz találtam ki a 3.2.2. pont gondolatmenetét, s mások hozzászólásaiból is idézek alább kettőt. Köszönet nekik a vita lehetőségéért.

Az adaptív dinamika vita mellett, de attól koránt sem függetlenül, az adaptív speciáció is heves diszkussziók tárgya. A 2004-ös évben jelent meg egy sokszerzős könyv az adaptív fajképződésről (Dieckmann & mtsi., 2004) és egy másik az allopatrikus elmélet matematikájáról (Gavrilets, 2004).

E dolgozat nem vállalhatja fel, hogy érdemben viszonyuljon az összes specifikus vitaponthoz, vagy akár csak azok többségéhez. De azt sem teheti, hogy szótlánul megy el mellettük. Az alábbiak a szerző vitatható, röviden mondott, és bizonyára egyoldalú véleményét tükrözik.

3.3.1. Mit változtat a szexuális reprodukció?

Az, hogy lehet-e aszexuális evolúciós modelleknek relevanciájuk szexuális organizmusok leírásában, régi vitája az evolúcióelméletnek. Az evolúciós játékelmélet kapcsán Maynard Smith (1982) érvelt határozottan azért, hogy a genetikai részletek valószínűleg irrelevánsak sok szelekciós probléma tanulmányozásánál. Tegyük fel, hogy a szárnynak van egy optimális alakja, vagy egy adott konfliktus-szituációban egy adott stratégia evolúciósan stabil. Várható, hogy ezt az optimális/stabilis fenotípust csak egy heterozigóta genotípus tudja előállítani? Valószínűleg nem. Akkor viszont valószínűleg nem tévedünk nagyot a fenotípusos szintű leírással (lásd még: Hammerstein, 1996).

Másfelől viszont Spencer & Feldman (2005) azzal érvel, hogy vannak esetek, amikor igenis fontosak a genetikai részletek – mondanak is két példát erre. Szerintük már a játékelmélet bevezetése is hiba volt, s az egész adaptív dinamika nem más, mint ennek a hibának a folytatása. Ha rajtuk múlna, minden evolúciós problémát populációgenetikai kontextusban tárgyalnánk.

E sorok írója látnivalóan az első nézetten nőtt fel, azt látja alkalmas kiindulópontnak. De ha az adaptív dinamika legérdekesebb eredményének, az evolúciós elágazásnak a legfontosabb biológiai alkalmazása a fajképződés, ami legalább annyira genetikai probléma, mint ökológiai, akkor azért ennyivel nem úszuk meg. Elkerülhetetlen a szembenézés a szexualitás következményeivel. Vajon mi marad érvényben az adaptív dinamikai képből?

A folytonos evolúció keretein belül a különbség kisebb, mint gondolhatnánk.

Először is, szögezzük le, hogy a populáció fenotípus-eloszlásának hatása a fitness-függvényre – azaz a gyakoriságfüggés – tökéletesen független attól, hogy a fenotípus-eloszlást mi alakította ki, s így attól is, hogy a populáció szexuálisan szaporodik-e. Az, hogy a populáció hogyan *reagál* a fitnessre, azaz hogy hogyan evolválódik, már természetesen függ a genetikai részletektől. De *pillanatnyi* evolúciót a *pillanatnyi* fitness-függvény szabja meg, s ebben a gyakoriságfüggés nem játszik szerepet. A gyakoriságfüggés és a genetika tehát lényegük szerint elkülönülő kérdések, alapvetően külön kell őket tanulmányozni. E dolgozatnak például elsősorban az előbbi a tárgya, és nem próbálja helyettesíteni a másodikról szóló műveket. Ettől még lehet, hogy vannak biológiai kérdések – s a speciáció nyilvánvalóan ide tartozik – amikor a két kérdésnek együtt van meghatározó szerepe.

Nyilvánvaló is, ismert is, hogy a direkcionális evolúció alapvető koncepciója érvényben marad a szexuális esetben is. Az 5.3.2. pontban látni fogjuk, hogy a dinamikai egyenlet is pontosan

¹Kisdi Éva tart fent egy áttekintő honlapot: <http://mathstat.helsinki.fi/~kisdi/addyn.htm>.

ugyanaz. Nem baj az, hogy a szexuális populációk folytonos evolúciójára vonatkozó Lande egyenletet gyakoriságfüggetlen esetre vezették le – értjük már, hogy ez itt mindegy. Taylor & Day (1997) a gondos elemzést is elvégezték. Tőlük is tudhatjuk, meg nyilvánvaló ez is, hogy a fitness maximum tájékán sincs különbség a kétféle viselkedés között: az evolúció itt leáll.

Ami marad, az a fitness minimum diszruptív szelekciójának következményei. *Ebben* már döntő szerepe van a genetikának. Van-e átkereszteződés azok között a változatok között, amelyeket a szelekciós nyomás távolítana egymástól? Ha igen, s ha nem, az két különböző eset, különböző evolúciós konzekvenciákkal.

Christiansen & Loeschke (1980, 1987) úttörő munkájából tudjuk, hogy a gyakoriságfüggően diszruptív szelekció genetikai varianciát tarthat fent véletlenszerűen párosodó szexuális populációkban. Az eredmény azért nem magától értetődő, mert a gyakoriságfüggetlen populációgenetikában heterozigóta fölényre van szükség a diverzitás fenntartásához², a fitness minimum pedig a köztes változatok *ellen* szelektál. Ha azonban a fitness minimum egy adaptív dinamikai értelemben vett elágazási pont, akkor az ökológiai eredetű diverzitás-fenntartó visszacsatolás a heterozigóták elleni szelekció genetikai hatását legyőzheti. Ebben a modellben rögzített allélokkal dolgoztak, nem volt tehát evolúció. De ha megengednénk is mutáns allélek megjelenését, evolúciós szétválást, speciációt akkor sem tapasztalhatnánk: ezt a véletlen párosodási feltevés definíciószerűen megakadályozza.

Az adaptív dinamikai elágazás mintájára történő fajkeletkezésre csak akkor számíthatunk, ha valamiért megszűnik a távolodó változatok keveredése, azaz reprodukciós izolálódás – erről szólunk röviden a 3.3.3. pontban.

3.3.2. Folytonosság a populációgenetikában

Szigorúan véve, a szexuális organizmusok körében nem az egyed, a diploid genotípus a replikátor, hanem az allél, a gén. Ha a lehetséges allélek egy folytonos skálája létezik, s a mutációk ezt az allélikus értéket csak kis lépésekben változtathatják, akkor érvényes kell hogy legyen a *Folytonossági elv*, s következképpen az adaptív dinamika egésze. Ekkor természetesen az egyes gének közötti kölcsönhatásokat a génpopulációk közötti „ökológiai” kölcsönhatásként kell figyelembe venni. Az adaptív dinamika *ebben* az értelemben korlátozás nélkül érvényes a szexuális esetben. A probléma nyilván az allélikus érték és az egyedi fenotípus közötti nemtriviális kapcsolat. Lehet, hogy ez az elmélet jövője.³ Eddig azonban csak néhány alkalmazás (Kisdi & Geritz, 1999; van Dooren, 1999; Geritz & Kisdi, 2000) használta ezt az alapállást.

A folytonos fenotípusos jellegek genetikai értelmezésének a folytonos allélikus értéknél szokásosabb (bár nem szükségképpen realiztikusabb) módja az, ha sok lokusz által meghatározottnak képzeljük el őket, minden lokuszon csak kevés alléllal. Ha egy karaktert sok lokusz határoz meg, akkor egyetlen lokusz hatása kicsi. Matematikai szempontól Bulmer (1980) alapozza meg ezt a „kvantitatív genetikai” képet: végtelenhez tartó számú, infinitezimálisan kicsi hatású lokusz. A kvantitatív genetika azonban a genetikusok jó része számára megmaradt egy biztos alapokat nélkülülő szemempirikus megközelítésnek. S mint ilyen, mára ki is ment a divatból.

Olyannyira kiment a divatból, hogy sokak szerint épp az az adaptív dinamika hibája, hogy kis evolúciós lépést tételez fel (Barton & Polechová, 2005). A folytonos evolúció és a végtelen sok kis lokusz gondolata nem látszik egy irányba esni azzal a tendenciával, amikor egyenként kezdünk ismerni egyre több gént, s alléljeik nem-infinitezimális hatását. Írtam már, hogy ezt én nem így látom⁴ (26. oldal), de ők legalább értik az adaptív dinamika lényegét...

²Egy ritka allél dominánsan heterozigóta egyedekben van jelen, így a heterozigóta-főlény a ritka alléleknek ad előnyt, ami elősegíti az allélek szabályozott együttlétét.

³Hans Metz dolgozik intenzíven ezen az elméleten.

⁴Itt Rus Lande-nak köszönöm a konzultációt, ő is elégedetlen a kvantitatív genetika háttérbe szorulása miatt.

Freddy Christiansen könyve (Christiansen, 2000) mutatja be a diszkrét populációgenetika általános elméletét tetszőleges (de véges) számú lokuszra. A gyönyörű matematikai elméletnek sajnos – amennyire én látom – az is a konklúziója, hogy egy-két lokuszon felül a dolgok tetszőlegesen bonyolulttá válhatnak – gyakoriságfüggés nélkül is. Ebben a kontextusban nem csoda, ha a gyakoriságfüggés pedig már mítikusan nehéz kérdésnek számít. Specifikus modellek specifikus feltevései mellett persze mindig minden megvizsgálható – de általános biológiai kép így nem adódik. Nagyon nehezen tudom elképzelni a jövő evolúcióelméletét a folytonossági gondolat nélkül.

3.3.3. Adaptív speciáció

Mint megjegyeztük már, nem gondolhatjuk, hogy speciációra kell számítanunk minden olyan esetben, amikor egy adaptív dinamikai modellben evolúciós elágazást látunk. Azért sem, mert a dolog lényegesen múlik a szexuális viselkedésen, és ezt nem szabja meg egyértelműen annak az ökológiai karakternek az adaptív dinamikája, ahol az elágazási pontot találtuk. De azért sem, mert az elágazási pont a genetikai variancia növekedése irányába hat, a növekedő variancia pedig kivihet minket a *Folytonossági elv* hatálya alól. Nagy variancia esetén nem lehetünk már biztosak abban, hogy csak a fitnessz-függvény első, vagy második deriváltja számít.⁵

Mi okozhatja a reprodukzív izoláció létrejöttét? Nagyjából három lehetőség van:

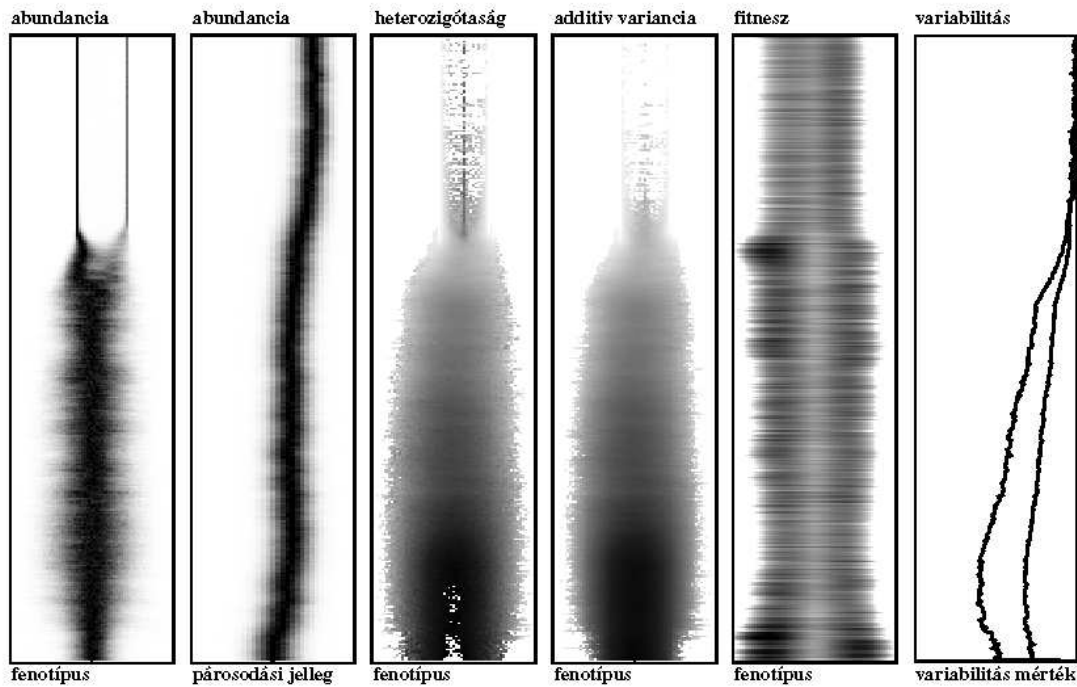
- Az ökológiai különbségek közvetlenül vezetnek izolációhoz. Gondolhatunk akár testméretbeli különbségekre, akár az ökotípusoknak különböző élőhelyeken való előfordulására.
- Elképzelhető, hogy a populáción belül neutrálisan iker fajok (lásd 9. oldal) jönnek létre a szexuális jelzés (testszín, hívóhang) véletlenszerű megváltozásával. Ezek tartósan együttélhetnek niche-szétválás nélkül, de az elágazási pontban különböző irányban fejlődhetnek.
- Mivel az elágazási pont fitnessz minimuma a köztes típusok ellen szelektál, elképzelhető, hogy adaptáció révén alakul ki a párosodás kerülése a különböző ökotípusok között.

Nyilván a harmadik lehetőség a legérdekesebb, hiszen ez esetben a reprodukzív izoláció nem *történetesen* van jelen, hanem éppen az elágazási típusú szingularitás következményeképp jön létre. Ilyenkor elmondhatjuk, hogy az elágazási pont fajszétválásra szelektál. Szűkebb értelemben ezt az esetet nevezzük adaptív (vagy kompetitív) speciációnak (Rosenzweig, 1978; Schluter, 2001; Dieckmann & mtsi, 2004).

Számos modell született a reprodukzív izoláció adaptív kialakulásának leírására. Talán Seger (1985)-öt illeti az elsőség, Gavrillets (2003,2004) tartalmaznak összefoglalót. Dieckmann & Doebeli (1999) vizsgálata viszonylagos teljessége miatt áttörés-értékű (lásd Doebeli & Dieckmann, 2000 is). Az 5.3.6. pontban bemutatott Lotka-Volterra elágazási modell ökológiai stratégiáját egészítették ki egy, a párosodási viselkedést leíró másikkal és komplett genetikával: mindkét karaktert öt kétalléles diploid lokusz szabja meg. Megfelelő feltevések mellett a diszruptív szelekció, ahogy azt elvárjuk tőle, a reprodukzív izoláció adaptív kialakulásához vezet. Ez az eredmény is erősen vitatott (Matessi & mtsi., 2001 például hangsúlyozza, hogy a diszruptív szelekciónak elegendően erősnek kell lennie, összefoglaló kritikáért lásd Waxman & Gavrillets, 2005); az én tudomásom szerint alapvetően rendben van (Meszéna, 2005b).

Magam is évek óta dolgozom ezzel a modellel. A lokuszok számának növelésével igyekszem közelebb vinni a szituációt a kvantitatív genetikai limithez, s ezzel tisztább képet kapni az igen bonyolult jelenség részleteiről. (Nem könnyű a feladat: a gyakoriságfüggés miatt nem lesz teljes mértékben analitikusan kezelhető, viszont numerikusan nagyon megnehezül a sok lokusz miatt.) Mivel a diszruptív szelekció tetszőlegesen megnövelheti a populáció genetikai varianciáját, az

⁵Freddy Christiansennek köszönöm, hogy erre a problémára felhívta a figyelmemet.



3.2. ábra. Fajsztválás Dieckmann & Doebeli (1999) speciációs modelljének sok lokuszos változatában (Meszéna & mtsi., előkészületben). A függőleges tengely az idő. Az egyes diagramok balról jobbra: (1) A 32 diploid lokusz által kódolt ökológiai karakter evolúciója, megfigyelhető egy nagyon tiszta niche-szegregáció kialakulása. (2) A 16 diploid lokuszos párválasztási karakter evolúciója. A középső érték felel meg a véletlen párosodásnak, ez a kiindulópont. A jobbra haladó evolúció a reproduktív izoláció kialakulását mutatja. (3) Az adott ökológiai fenotípus-csoporton belüli heterozigóta-arány szürkességgel ábrázolva. A felfelé kivilágosodó ábra a genetikai variabilitás elvesztését ábrázolja. (4) Az adott ökológiai fenotípus-csoporton belüli additív genetikai variancia. (5) A fitnesz az ökológiai fenotípus függvényében szürke skálával ábrázolva. A középső világos csík reprezentálja a két maximum közötti fitnesz-minimumot, azaz a szelekción diszruptivitását. (6) A (3) és a (4) ábrákon bemutatott értékek a fenotípusok között kiátlagolva.

adaptív dinamika tisztán lokális elemzéséről le kell mondanunk. Van olyan eset, amikor *nincs* fajsztválás, hanem megvalósul Roughgarden (1979) példájának (lásd a 4.3.5. pontot az 50. oldalon) megfelelő szelekciósan fenntartott nagy populáció-variancia. De vannak olyan esetek is – és egyáltalán nem csak nagyon speciális esetek – amelyek meglepően tiszta speciációra vezetnek.

Ezek a vizsgálatok még folyamatban, illetve publikálás alatt vannak (Meszéna & mtsi., előkészületben). Szemléltetés céljából a 3.3.3. ábrán bemutatok egy – elegendően tipikus – futtatási eredményt. Lényeges, hogy a növekedési kapacitás függvénye eltér a gaussitól: „szögletesebb” annál annak érdekében, hogy a szelekción diszruptivitása fennmaradjon akkor is, ha a populáció variancia elegendően nagyra nő. Látható, hogy a speciációs folyamat három lépésből áll:

- A diszruptív szelekció viszonylag gyorsan megnöveli a populáció varianciáját annyira, hogy az nagyjából lefedje az erőforrás-heterogenitást.
- Mivel azonban a fitness-függvény továbbra is bimodális marad, a két oldalon érvényesülő optimalizáló szelekció lassan elemésztí az adott fenotípuson belüli genetikai variabilitást.
- Egy ponton egy viszonylag gyors átmenet során a két részpopuláció közötti géncsere megszűnik, és kialakul két igen erősen izolált populáció.

Turelli & mt. (2001) szerint amíg az allopatrikus elmélet intuitíven világos, ezért nincs szüksége matematikai alátámasztásra, addig az adaptív speciáció életképessége kritikusan múlik a modell-eredmények részletein. Nyilván azért gondolják ezt így, mert a gyakoriságfüggő szelekció önmaga is már az áttekinthetetlenül bonyolult dolog hírében áll. A *Folytonossági elv*, a minimumba konvergálás és az adaptív dinamikai elágazás szempontjából nézve azonban – e sorok írója szerint legalábbis – az adaptív speciáció legalább annyira intuitív, mint bármi más. Ettől még szükség van kvantitatív vizsgálatára – és az eredmények reménykeltőek.

A speciáció témakörére a 6.4. pontban még visszatérünk.

II. rész

Matematikai rész

4. fejezet

A korlátozott hasonlóság elmélete

... még nagyon sok mindent nem tudunk. Nem tudjuk egyenlőre kielégítően interpretálni akár a *diszkrét* és a *folytonos* ősi antinómiájának implikációit sem, azt sem, hogy mit jelent, hogyan képzelhető el a környezeti/resource-gradiensek sui generis folytonos „mezőinek” és a diszkrét élőlénytömegek megjelenésének viszonya.

Juhász-Nagy, 1979, 219. o.

Összefoglaló. *Populációk együttélésének a paraméterváltoztatásokkal szembeni robusztusságát vizsgáljuk modellfüggetlen módon. Eszközünk a populációszabályozás analízise. Az együttélést úgy definiáljuk, mint a hosszútávú társulásdinamika olyan fixpontját, amelyben minden populáció létszáma pozitív. Megmutatjuk, hogy az együttélést lehetővé tévő paramétertartomány összeszűkül, majd eltűnik, ahogy a társulás dinamikájának Jacobi determinánsa nullához tart. Definiáljuk a populációk impakt- és szenzitivitás-niche-eit, mint a populációnak a reguláló változókra való differenciális impaktját, illetve a velük szemben mutatott differenciális érzékenységet. Akár az impakt-, akár pedig a szenzitivitás-niche-ek hasonlósága kis Jacobi determinánssra, s így valószínűtlen együttélésre vezet. Az erőforrás-kontinuum esetében ez az eredmény a szokásos „korlátozott átfedés a niche-ek között” képre vezet mindkét fajta niche vonatkozásában. Ennek megfelelően megmutatjuk, hogy a folytonos sok stratégia együttélésének Roughgarden-féle modellje struktúráisan instabil.*

4.1. Bevezetés

E fejezet célja a 2. fejezetben kifejtett gondolatok mögött lévő matematikai elmélet bemutatása. Kiindulópontunkkal, a Gause-elvvel kapcsolatos alapmodelleket MacArthur és Levins vezették be a hatvanas évek közepén, úgy diszkrét, mint folytonos erőforrásokra. A két eset modelljei lényegesen különböznek matematikai felépítésükben és kidolgozottságukban.

E fejezet Mészéna & mtsi. (2006) átdolgozása.

A diszkrét modellek (MacArthur & Levins, 1964; Tilman, 1982) a véges számú megkülönböztethető erőforrásért való versengést vizsgálják, és azt állítják, hogy az együttélő fajok száma nem haladhatja meg az erőforrások számát. E konklúzió szolid matematikai alapokon áll. Ahhoz, hogy az egyensúlyi egyenletek rendszerének létezzen struktúrálisan stabil megoldása (tehát olyan, amely nem tűnik el a modell egy tetszőlegesen kis megváltoztatására), az szükséges, hogy az egyenletek száma ne haladja meg az ismeretlenekét.

A tautológia veszélyét vállalva összeszámolhatjuk az összes erőforrásokhoz hasonlóan működő faktort, s így kiterjeszthetjük az állítás érvényét az erőforráskompetíció esetén túlra is (Levin, 1970; Armstrong & McGehee, 1980; Heino & mtsi., 1997). Az általánosítás ára azonban a korlátozott gyakorlati hasznosság. Ritka az a biológiai szituáció, amelyben az erőforrások (általánosabban a reguláló tényezők) kevesen vannak és könnyen megszámlálhatóak. A legtöbb esetben igen sok olyan környezeti tényező van, amely akár regulálhat is. Melyek az igazán fontosak? Melyeket kell a többiektől különböztötenek tekinteni (vö. Abrams, 1988)? Másfelől, ha csak a limitáló forrásokat számoljuk, akkor ezeknek a száma gyakran túl kevés ahhoz, hogy megmagyarázza a megfigyelt fajdiverzitást (Hutchinson, 1959).

A klasszikus folytonos modell (MacArthur & Levins, 1967) erőforrások egy folytonos skálájának (pl. magméret kontinuum) felosztását vizsgálja. Szigorúan véve, ebben az esetben végtelen sok különböző erőforrással állunk szemben – tudniillik minden magméret egy külön forrás. A diszkrét esetben használt érvelés tehát most nem korlátozza a fajok számát. Ennek ellenére nem számítunk végtelen sok faj együttélésére. A „korlátozott hasonlóság” klasszikus koncepciója (Hutchinson, 1959) – a Lotka-Volterra kompetíciós modell vizsgálata alapján – azt állítja, hogy a fajok felosztják egymás között az erőforrás-skálát (MacArthur & Levins, 1967). Az „erőforrás-hasznosítási függvény”-től várjuk, hogy meghatározza egyetlen partíció szélességét – amit niche szélességnek is nevezünk. A fajok megengedett hasonlósága ily módon korlátozott, s az együttélő fajok számát a lehetséges partíciók száma korlátozza. De hol az a matematikai elmélet, amely általános módon megfogalmazza és alátámasztja ezt az intuitív várakozást? A kérdés ismét az, mennyire kell az erőforrásoknak különbözni egymástól ahhoz, hogy külön forrásoknak számolhassuk őket?

A korlátozott hasonlóság elvének státusza még az eredeti Lotka-Volterra modellen belül is kérdéses. May (1973, 158. o.) azt találta, hogy a hasonlóság alsó korlátja tetszőlegesen alacsony lehet, amennyiben az eltartóképességek is elegendően hasonlóak. Az összevisszaság egy elemeként Yodzis (1989, 125. o.) például azt állítja, hogy a kétfajos esettel ellentétben három faj esetén már van alsó korlát. Minden valószínűség szerint azonban Roughgarden (1979, 534-536. o.) szolgáltatta a korlátozott hasonlóság legdrasztikusabb ellenpéldáját: változatok egy *kontinuum* is együttélhet a Lotka-Volterra modellen! Noha a példa egyetlen fajon belüli fenotípus-eloszlás leírására volt szánva, természetesen értelmezhető fajok együttélésének kontextusában is. A végtelen sok erőforrás tehát mégiscsak megengedi végtelen sok faj együttélését! Ez a példa alapjaiban látszik megsemmisíteni a korlátozott hasonlóság egész ideáját (Maynard Smith & Szathmáry, 1995). Olyannyira, hogy inkább nem tudunk róla: tudomásom szerint egyetlen ökológiai közlemény sem hivatkozza. A Lotka-Volterra modellen túlmenő vizsgálatok végképp nem vezettek világos konklúzióra. Éppen ellenkezőleg, a hasonlóság modellfüggetlen alsó korlátjának reménye a semmibe foszlott (Abrams, 1983).

A korlátozott hasonlóság és az erőforrás-felosztás annak ellenére megmaradt az ökológia alap-koncepciói között (lásd pl. Begon-Harper-Townsend, 1996, 300. o.), hogy soha nem vált meg-alapozott matematikai elméletté. Az ökológiai gondolkodásnak látnivalóan szükség van ezekre a képekre. Ha azonban a korlátozott hasonlóság nem más, mint néhány specifikus modellvizsgálat műterméke, akkor nem szolgálhat a biológiai gondolkodás egyik alapjaként. Korlátozott hasonlóság nélkül a kompetitív kizárás relevanciája a populációreguláció legegyszerűbb eseteire szorul vissza (Rosenzweig, 1995, 127. o.). Ha még egy fajon belüli változatok esetében sem számíthatnánk a kompetitív kizárás érvényesülésére, akkor a természetes szelekció darwini koncepciója is

alapját veszítené. E fejezet célja az, hogy a diszkrét esetre vonatkozó kompetitív kizárási elv szilárd alapjáról kiindulva megalapozzuk a korlátozott hasonlósági elv általános érvényességét egy jól meghatározott értelemben.

Fajok együttélésének elméleti kulcskérdése a szabályozó mechanizmusok szükségessége (Chesson, 2000b). Ez az az alap, amely lehetővé teszi a probléma modellfüggetlen tárgyalását. Konkrétabb kiindulópontunk May (1973, 1974) azon megállapítása, hogy minél hasonlóbb két faj, annál szűkebb a K_1/K_2 arány azon tartománya, amely együttélésüket lehetővé teszi. (Itt K_1 és K_2 a két eltartóképességet jelöli. Lásd még Vandermeer, 1975, analizisét, aki az eltartóképességek helyett a növekedési kapacitások nyelvén mondja el ugyanezt.) Ezt az állítást fogjuk általánosítani az eredeti Lotka-Volterra modell kontextusán túlra és tetszőleges számú fajra. A korlátozott hasonlóságot a növekvő hasonlósággal csökkenő együttélési esélyként értelmezzük. Ennek megfelelően megmutatjuk, hogy a Roughgarden-típusú „folytonos együttélés” – ahogy azt hívják – struktúráisan instabil, azaz a modell egy tetszőlegesen kis megváltoztatására eltűnik. Ahhoz, hogy a korlátozott hasonlóság kérdését az általánosság szintjén összekössük az erőforrás-hasznosítással (illetve, általánosabban, a reguláló tényezőkhöz való viszonytal), használni fogjuk a populáció-környezet kölcsönhatás két irányának a 2. fejezetben már bevezetett megkülönböztetését. A matematikai analízist az állandó környezetbeli fixpont-attraktorra korlátozzuk.

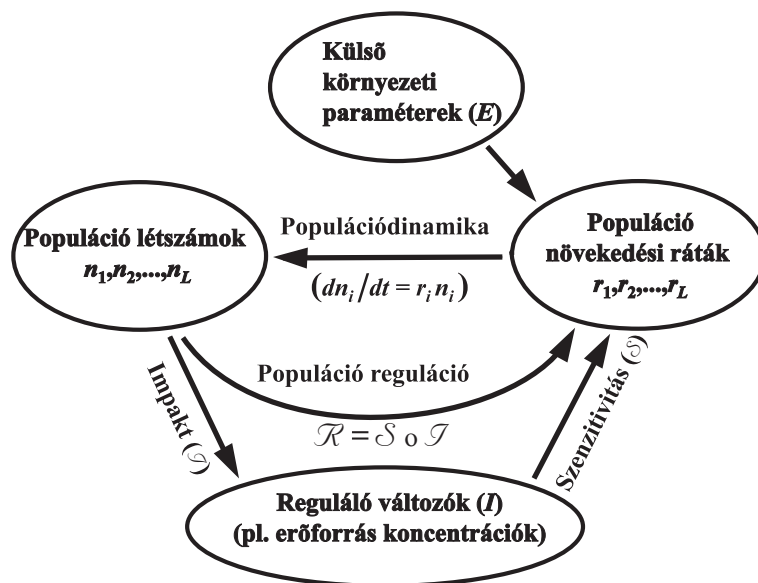
Az elméletet több lépésben prezentáljuk. A 4.2. pontban az alap gondolatokat vezetjük be. Ezután a 4.3. pontban egy lineáris modellen mutatjuk be az alapvető megállapításokat és felmutatjuk a kapcsolatot a diszkrét és a folytonos eset között. A 4.4. pont tartalmazza a nemlineáris, modellfüggetlen általánosítást. Végül a 4.5. szol a tágabb kontextusról. A matematikai háttérrel a függelék mutatja be.

4.2. Alapkonceptiók

4.2.1. A robusztus együttélés

Populációk akkor élnek együtt, ha hosszútávú növekedési rátájuk egyidejűleg nulla, azaz ha a születések az összes fajban éppen kompenzálják a halálozásokat. Paraméterekben gazdag modellekben könnyen elérhetjük fajok egy tetszőleges koalíciójának együttélését. Nem kell ehhez mást tennünk, mint addig igazítani a paramétereket, ameddig az összes növekedési ráta zérussá nem válik. Az együttélés problémája akkor válik nemtriviálissá, ha elvetjük a paraméterek ilyen finomhangolását, és megköveteljük, hogy az együttélés létezzen egy elegendően széles paraméter-tartományon. Minél szélesebb ez a tartomány, annál nagyobb az esélye annak, hogy a vizsgált fajcsoport képes együttélni egy adott környezetben. A továbbiakban *robusztus* együttélésnek fogjuk nevezni a tág paramétertartományban lehetséges együttélést. A robusztusságot az együttélést lehetővé tevő paraméter-halmaz térfogatával fogjuk mérni. Speciális – de fontos – esetekben ez a térfogat nullára csökken, s így a robusztusság teljesen elvész. Ekkor csak a paraméterek speciális megválasztása mellett lehetséges az együttélés. Ilyenkor fogjuk az együttélést struktúráisan instabillnak nevezni – ennek az esetnek a természetben való előfordulására értelemszerűen nem számítunk.

Amint látni fogjuk, a robusztus együttélés kulcsa olyan visszacsatolások léte, amelyek képesek a születések és/vagy a halálozások rátájának befolyásolására. A populáció-ökológia terminológiáját használva ezeket a visszacsatolásokat populációszabályozásnak (vagy regulációnak) fogjuk hívni (4.1. ábra). Ha a külső környezeti paraméterek megváltoznak, akkor a populációlétszámoknak is meg kell változniuk annak érdekében, hogy a nulla növekedéssel jellemzett egyensúly helyreálljon. Ha a populációreguláció gyenge, a populációméretek változása a külső paramétereknek csak egy kis változását tudja kompenzálni. Következésképpen, a mögöttes populációreguláció gyengesége csökkenti az együttélés robusztusságát.



4.1. ábra. A populációreguláció általános sémája. A populációdinamikát a növekedési ráták szabják meg. Ezek viszont a \mathcal{R} -rel jelölt reguláció révén függenek a populációk létszámától. A populációregulációt az \mathbf{I} vektorba összegyűjtött reguláló változók közvetítik. Az \mathcal{R} leképezés az \mathcal{I} impakt- és az \mathcal{S} szenzitivitás-függvény kompozíciója. A külső környezeti paraméterek, amelyeket az \mathbf{E} vektorba gyűjtöttünk össze, szintén hatnak a növekedési rátákra, de rájuk a populációlétszámok nem hatnak vissza. Az \mathbf{E} és az \mathbf{I} vektorok elemeit szokás együttesen limitáló tényezőknek is nevezni.

4.2.2. A visszacsatoló hurok dekompozíciója

Az 1. fejezetben már bevezettük a *reguláló változók* (vagy *reguláló tényezők*) fogalmát: A reguláló változók (amelyeket a \mathbf{I} vektorban egyesítünk) azok a változók, amelyek közvetítik a visszacsatolást. \mathbf{I} minden eleme függ a populációlétszámoktól és befolyásolja legalább az egyik populáció valamelyik demográfiai paraméterét. A reguláló változókat világosan meg kell különböztetni a *külső környezeti paraméterektől*, mint hőmérséklet, páratartalom, stb., melyeket az \mathbf{E} vektorba vonunk össze. \mathbf{E} elemei befolyásolhatják a populációkat, de a populációk nem hatnak vissza rájuk.

Az irodalomban a szóhasználat nem egyértelmű. Turchin (2003, 398. o.) az endogeneous/exogeneous megkülönböztetést használja ugyancsak az \mathbf{I} és \mathbf{E} elemei közötti különbségtételre. Az erőforrások és a kondíciók közötti megkülönböztetés (lásd Begon-Harper-Townsend, 1996) is analóg, de a kvalitatív szinten. Az elméleti biológiai irodalom egy része a reguláló változókat egyszerűen „környezeti változó”-nak nevezi (Heino & mtsi., 1997; Diekmann & mtsi., 2001, 2003; Vukics & mtsi., 2003) azért, mert a *külső* környezeti paraméterekre nincs szüksége, azok a tárgyalásban elő sem fordulnak. Az \mathbf{I} és \mathbf{E} vektorok komponenseit együttesen szokás limitáló tényezőknek nevezni, tudniillik bármelyikük változása elegendő lehet a populáció kihalásához (Case, 2000, 146. o.; Krebs, 2001). Megjegyezzük, hogy egy limitáló erőforrás mindig regulál.¹

Definíciószerűen feltételezzük, hogy az \mathbf{E} és \mathbf{I} vektorok együttesen teljesen specifikálják az *egyedek* azon környezetét, amely megszabja az egyedek demográfiai paramétereit. Lényeges,

¹Pásztor Erzsébetnek köszönöm, hogy segített kiismerni magam a terminológiai útvesztőben.

hogy az egyedek környezetéről beszélünk. E definíciónak ugyanis az a következménye, hogy az egyedek közötti *összes* kölcsönhatást az \mathbf{I} vektor közvetíti. Külön kiemelném, hogy ez azt is jelenti, hogy az egyedek közötti direkt interakciókat is reguláló változókként kell paramétereznünk.

A matematikai leírásban nem-struktúrált populációkra korlátozódunk. (Az 1. fejezet szellemében arra számítunk, hogy a populáció struktúra a vizsgálat időskáláján már relaxált.) A társulás állapotát így egyértelműen leírhatjuk az L együttélő faj n_1, n_2, \dots, n_L létszámának megadásával (A 4.5.2. pontban térünk vissza a populáció térbeli struktúrájának kérdésére.) E populációméretetek meghatározzák a reguláló változók értékét:

$$\mathcal{I}: \quad (n_1, n_2, \dots, n_L) \mapsto \mathbf{I} = \mathcal{I}(n_1, n_2, \dots, n_L). \quad (4.1)$$

Az \mathcal{I} leképezést *impakt-függvénynek* fogjuk nevezni. (Ez ugyanaz, mint az „output map” Diekmann & mtsi., 2001, 2003 terminológiájában.) Másfelől rögzített \mathbf{E} mellett a reguláló változók meghatározzák az r_i növekedési rátákat:

$$\mathcal{S}: \quad \mathbf{I} \mapsto (r_1(\mathbf{E}, \mathbf{I}), r_2(\mathbf{E}, \mathbf{I}), \dots, r_L(\mathbf{E}, \mathbf{I})). \quad (4.2)$$

\mathcal{S} -et *szenzitivitás-függvénynek* fogjuk nevezni.

Az impakt- és a szenzitivitás-függvények kompozíciója meghatározza az \mathcal{R} *populációregulációt*, ami nem más, mint a növekedési ráták függése a populáció létszámától, rögzített \mathbf{E} mellett:

$$\mathcal{R} = \mathcal{S} \circ \mathcal{I}: \quad (n_1, n_2, \dots, n_L) \mapsto (r_1(\mathbf{E}, \mathbf{I}), r_2(\mathbf{E}, \mathbf{I}), \dots, r_L(\mathbf{E}, \mathbf{I})). \quad (4.3)$$

A populációreguláció meghatározza a populációk dinamikáját az

$$\frac{1}{n_i} \cdot \frac{dn_i}{dt} = r_i(\mathbf{E}, \mathcal{I}(n_1, n_2, \dots, n_L)) \quad (i = 1, 2, \dots, L) \quad (4.4)$$

egyenleteknek megfelelően. Könnyen belátható, hogy

$$\frac{d\left(\frac{n_i}{n_j}\right)}{dt} = (r_i - r_j) \frac{n_i}{n_j} \quad (i, j = 1, 2, \dots, L), \quad (4.5)$$

azaz i -edik és j -edik populáció létszámának aránya növekedési ráták különbségének megfelelően változik.

Egy gondolat kísérletben – de néha egy valódiban is – rögzíthetjük a reguláló változókat. Ezzel „felvágjuk” a visszacsatoló hurkot, és a populációreguláció megszűnik működni. Minden egyedek közötti kölcsönhatás megszűnik: az egyedek egymástól függetlenül szaporodnak és halnak meg. Ebben a esetben a (4.4) populációdinamika lineárisává válik rögzített r_i értékekkel. Így a populációk exponenciálisan nőnek, arányuk monoton módon változik a növekedési ráták különbségeinek megfelelően. Például, ha az erőforrás-limitáció az egyetlen forrása az egyedek közötti kölcsönhatásnak, az erőforrások folyamatos visszapótlása az egymástól független populációk kontrollálatlan exponenciális növekedéséhez vezet.

4.2.3. A diverzitás diszkrét korlátja

Az egyensúlyi egyenletek

$$r_i(\mathbf{E}, \mathbf{I}) = 0 \quad (i = 1, 2, \dots, L) \quad (4.6)$$

rendszere L egyenletet tartalmaz $\dim \mathbf{I}$ számú ismeretlennel. Ez az egyenletrendszer generikusan csak akkor oldható meg, ha $L \leq \dim \mathbf{I}$. A megoldás létezhet $L > \dim \mathbf{I}$ esetén is, de egy ilyen

megoldás szükségképpen struktúrálisan instabil. Amennyiben a reguláló változók legszűkebb halmazát választottuk ki, a

$$D = \dim \mathbf{I} \quad (4.7)$$

mennyiség a tekinthető a populációreguláció dimenziójának (Meszéna & Metz, 1999; Heino & mtsi., 1997, Diekmann & mtsi., 2003). Segítségével a következő állítás tehető:

Kompetitív kizárás diszkrét elve

L populáció struktúrálisan stabil együttélése csak akkor lehetséges, ha

$$L \leq D \quad (4.8)$$

ahol D a populációreguláció dimenziója.

Az ilyen típusú korlátokra gyakran mint *a* kompetitív kizárási elvre hivatkoznak. A limitáló és a reguláló változók közötti különbség hangsúlyozása nélkül ugyan, de az állítás általánosságát már Levin (1970) felismerte. (Lásd még Armstrong & McGehee, 1980; Heino & mtsi., 1997; Meszéna & Metz, 1999.) A „diszkrét” jelzõt azért használjuk itt, hogy az elvet megkülönböztessük a kompetitív kizárás általánosabb fogalmától (v.ö. Hardin, 1960).

Tiszta erőforrás-kompetíció esetén – tehát amikor az egyedek közötti kölcsönhatások egyetlen forrása az erőforrások kimerítése – az erőforrások mennyiségei/koncentrációi, avagy (ekvivalensen) az erőforrások depléciói a reguláló változók. Azaz, ekkor D az erőforrások száma.

Mivel az \mathbf{E} vektor elemei paramétei, és nem pedig ismeretlenek az egyensúlyi egyenleteknek, ebben a kontextusban nem számítanak. Ha egy környezeti változás nem változtatja meg a visszacsatoló hurok szerkezetét, akkor nem változtatja meg az együttélő fajok maximális számát sem.

A kimondott elv egy korolláriuma, hogy semmiféle együttélés nem lehetséges akkor, ha $D = 1$ (v.ö. Metz & mtsi., 1996b). Ha ugyanaz az erőforrás limitálja az összes populációt, akkor az, amelyiknek a legalacsonyabb az egyensúlyi erőforrás-koncentrációja, kizorítja az összes többi (R^* szabály, Tilman, 1982, 43. o.). Ha a populációk egyformán hatnak az erőforrásra, akkor a populációk együttes létszáma is tekinthető az (egyetlen) reguláló változónak. Ez a denzitásfüggő, vagy K szelekció esete (MacArthur, 1962, Michod, 1979; Pásztor, 1986; Meszéna & Pásztor, 1990; Leon, 1995; Hernandez & Leon, 1995; Pásztor & mtsi., 1996; Kisdi & mtsi., 1998.).

Mint azt az erőforrás-kontinuum esete is mutatja, a reguláló változók száma nem feltétlenül véges. A kompetitív kizárás diszkrét verziója ilyenkor haszontalanná válik.

4.3. Lineáris populációszabályozás

4.3.1. A lineáris modell

Ebben a pontban lineáris szabályozás mellett vizsgáljuk L populáció együttélését. Tetszőleges választásként a reguláló változók terének $\mathbf{I} = \mathbf{0}$ origója feleljen meg a minket érdeklő populációk hiányának. Feltételezzük, hogy a populációk létszámának a reguláló tényezőkre való hatása lineáris:

$$(\mathcal{I}) \quad \mathbf{I} = n_1 \mathbf{C}_1 + n_2 \mathbf{C}_2 + \cdots + n_L \mathbf{C}_L. \quad (4.9)$$

Itt a $\mathbf{C}_1, \mathbf{C}_2, \dots, \mathbf{C}_L$ D dimenziós vektorok a megfelelő populáció egyedenkénti környezeti hatását, „impakt”-ját írják le. Tiszta erőforráskompetíció esetén \mathbf{I} a különböző erőforrásoknak a populációk által okozott deplécióját írják le.

Feltételezzük továbbá, hogy a növekedési ráták lineárisan függenek a reguláló változóktól (erőforrás deplécióktól):

$$(\mathcal{S}) \quad r_i = r_{0i}(\mathbf{E}) - \mathbf{S}_i \cdot \mathbf{I} \quad (i = 1, 2, \dots, L), \quad (4.10)$$

ahol „ \cdot ” a vektorok skaláris szorzatát jelöli. $r_{0i}(\mathbf{E})$ a populáció növekedési kapacitása (intrinsic rate of growth), vagyis a ritka populáció növekedési rátája. Ez csak az \mathbf{E} külső paramétereiktől függ. Az $\mathbf{S}_1, \mathbf{S}_2, \dots, \mathbf{S}_L$ D -dimenziós vektorok írják le a populációk szenzitivitását a reguláló tényezők irányában. A negatív előjelet az \mathbf{I} vektor depléciós értelmezésének megfelelően vezettük be.

Az i -edik populációhoz tartozó két vektor, \mathbf{C}_i és \mathbf{S}_i , ezen populációnak a reguláló faktorokhoz való viszonyát jellemzi. E vektorokat *impakt*- és *szenzitivitás*-niche vektoroknak fogjuk nevezni. E fogalomalkotásnak köze van Leibold (1995) „impact” és „requirement” niche-éhez, de nem azonos vele. A pontos kapcsolatra a Diskusszióban visszatérünk. Viszonyuk a niche tradicionális fogalmához már szöbakerült a 2. fejezetben.

Amennyiben a szabályozás véges dimenziós, a \mathbf{C}_i impakt-niche vektor k -adik komponense, C_{ik} , az i -edik populációnak a k -adik reguláló tényezőre, I_k -ra való hatását, impaktját, méri. Hasonlóképpen, S_{ik} ugyanezen populáció I_k -tól való függését, szenzitivitását méri. A végtelen dimenziós esetet a 4.3.4. pontban tárgyaljuk.

A (4.9) és a (4.10) egyenletek kombinálása egy Lotka-Volterra típusú populációregulációra vezet:

$$(\mathcal{R}) \quad r_i(\mathbf{E}, \mathcal{I}(n_1, n_2, \dots, n_L)) = r_{0i}(\mathbf{E}) - \sum_{j=1}^L a_{ij} n_j \quad (4.11)$$

minden i -re, ahol

$$a_{ij} = \mathbf{S}_i \cdot \mathbf{C}_j \quad (i, j = 1, 2, \dots, L) \quad (4.12)$$

az \mathbf{a} közösségi mátrix (lásd pl. Hutchinson, 1978) elemei. Az \mathbf{a} mátrix pozitív elemei a kompetitív (gátló) kölcsönhatásokat reprezentálják. A szokásos Lotka-Volterra kompetíciós egyenletekben használt kompetíciós együtthatók az a_{ij}/a_{ii} mennyiségek (v.ö. Vandermeer, 1975).

A (4.6) egyensúlyi egyenletek egyértelműen megoldhatók, ha a rendszer

$$J = \det \mathbf{a} \quad (4.13)$$

Jacobi determinánsa nem nulla. Ekkor a megoldás

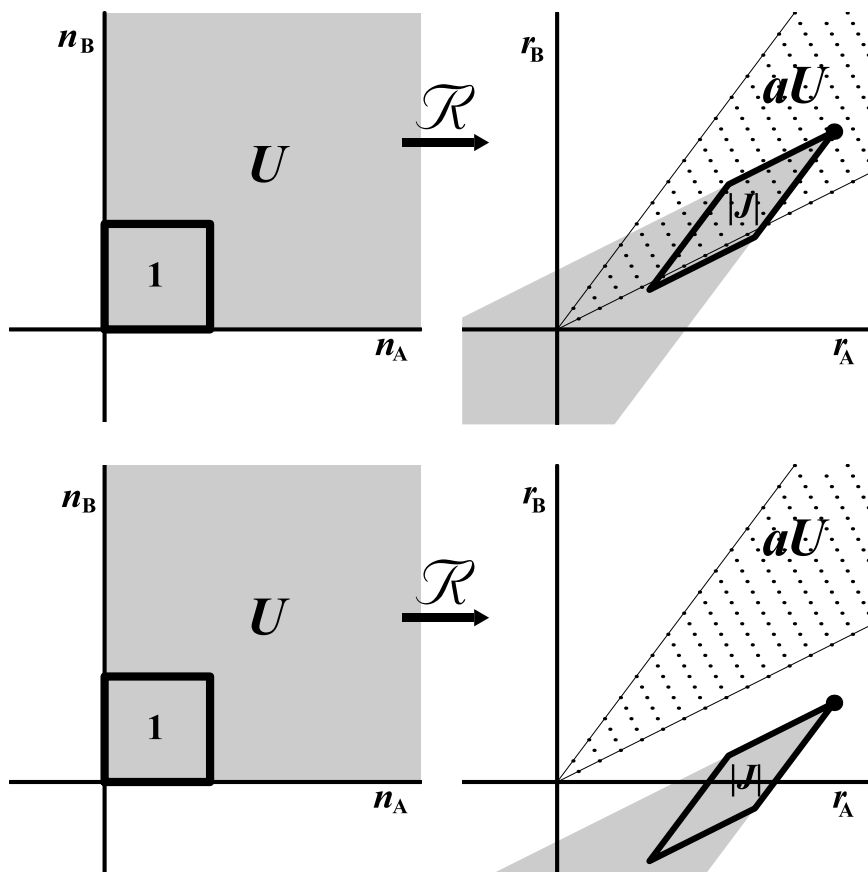
$$n_i = \sum_{j=1}^L a_{ij}^{-1} r_{0j} = \frac{1}{J} \sum_{j=1}^L \text{adj}(a)_{ij} r_{0j} \quad (i = 1, 2, \dots, L), \quad (4.14)$$

ahol a_{ij}^{-1} , illetve $\text{adj}(a)_{ij}$ az \mathbf{a} mátrix inverzének, illetve adjungáltjának elemei (Rózsa, 1974, 36. o.; Anton, 1984, 80. o.). E megoldás biológiailag akkor értelmes, azaz akkor felel meg populációk együttélésének, ha az összes kiadódó n_i pozitív.

4.3.2. A populációszabályozás erőssége és az együttélés robusztussága

Megmutatjuk, hogy az együttélés robusztussága (azaz az együttélést lehetővé tevő paraméterhalmaz térfogata) fokozatosan tart nullához, mialatt $J \rightarrow 0$. Legyen

$$U = \{(n_1, n_2, \dots, n_L) | 0 < n_i < n_{\max} \text{ for } i = 1, 2, \dots, L\} \quad (4.15)$$



4.2. ábra. Lineáris modell két populációval és két reguláló változóval. Felső sor: az együttélés lehetséges. Alsó sor: az együttélés nem lehetséges. Bal oldali ábrák: a populációlétszámok $\mathbf{n} = (n_A, n_B)$ tere, a biológiailag releváns U régió – ahol a létszámok pozitívak – szürkével jelölve. (v.ö. (4.15), az n_{\max} maximális létszám itt nincs jelölve.) Jobb oldali ábrák: a növekedési ráták $\mathbf{r} = (r_A, r_B)$ tere. Az \mathcal{R} populációreguláció az \mathbf{n} térről képez az \mathbf{r} térbe. A jobb oldali ábrák szürke régiója a megfelelő bal oldali régió képe. A növekedési ráták azon kombinációi tartoznak ide, amelyek a létszámok változtatásával elérhetőek. Az \mathbf{n} tér egységnevezete az \mathbf{r} tér egy $|J|$ területű paralelogrammájába képeződik le. A populációdinamikai egyensúly az \mathbf{r} tér origójának felel meg. Együttélés akkor lehetséges, ha az origó a szürke régióba esik. Ez viszont akkor következik be, ha a növekedési kapacitások ponttal jelölt $\mathbf{r}^0 = (r_1^0, r_2^0)$ kombinációja a pontosan jelölt aU régióba esik, ahol \mathbf{a} a populáció mátrix (v.ö. (4.16)). Az együttélés valószínűtlen amikor a pontosított régió szűk, azaz amikor $|J|$ kicsi.

a társulás lehetséges állapotainak halmaza, azaz a pozitív, de egy maximális n_{\max} alatti létszámok kombinációja. (n_{\max} -ot választhatjuk akármilyen nagyra, ez meggondolásunkat nem befolyásolja.) Ekkor

$$(r_{01}, r_{02}, \dots, r_{0L}) \in \mathbf{a}U \quad (4.16)$$

specifikálja az r_{0i} értékek együttélést lehetővé tevő kombinációit; itt $\mathbf{a}U$ az $\mathbf{a}\mathbf{n}$ lehetséges értékeinek halmaza, miközben $\mathbf{n} \in U$. Használjuk a \mathcal{V} jelölést a térfogatra! Ekkor

$$\mathcal{V}(\mathbf{a}U) = |J|\mathcal{V}(U) \quad (4.17)$$

(Apostol, 1962, 84-86. o.; Case, 2000, 420-422. o.; Edwards, Jr., 1973, 245. o.), ami állításunkat bizonyítja. A 4.2. ábra a kétdimenziós esetet ábrázolja, ahol $\mathbf{a}U$ egy paralelogramma. (A tetszőleges n_{\max} -ot az ábrán nem tüntettük fel.)

A (4.17) egyenlet a determináns jól ismert geometriai interpretációjának következménye. Az \mathbf{a} mátrix által definiált lineáris leképezés az egységkockát egy $|J|$ térfogatú paralelopipedonba képezi le. Ez a térfogat méri a szabályozás erősségét a társulás szintjén. A térfogat nagy, és a szabályozás erős, ha a paralelopipedon széles minden irányban, azaz ha minden létszám elegendően befolyásol legalább egy növekedési rátát és minden növekedési ráta elegendően függ legalább egy létszámtól. Továbbmenve, minden létszámnak elegendően különbözőképpen kell hatni a növekedési rátákra, és minden növekedési rátának különbözően kell függenie a létszámoktól.

Nyilvánvalóan mindazon esetekben, amikor a populációszabályozás gyenge, az inverz függés (amit a \mathbf{a}^{-1} mátrix ír le) erős lesz. Ha a létszámok nagy megváltozása csak egy kis változást okoz a növekedési rátákban, akkor az egyensúlyi létszámok nagyon érzékenyen fognak reagálni minden olyan változásra, amely a növekedési rátákat befolyásolja. Ezt a szenzitivitást a J nevező kicsinysége reprezentálja a (4.14) egyenletben. Az egyensúlyi létszámok kis J esetén előálló fokozott érzékenysége azt eredményezi, hogy a paraméterek egy kis megváltozása is elvezethet valamelyik populáció kihalásához. A gyenge populációszabályozás tehát nem-robosztus együttélést eredményez.

A $J = 0$ határesetben a robusztusság teljesen elvész. Ekkor az egyensúlyi egyenleteket csak az r_{0i} értékek speciális megválasztása mellett lehet megoldani. Az együttélés, ha egyáltalán létezik, struktúráisan instabil.

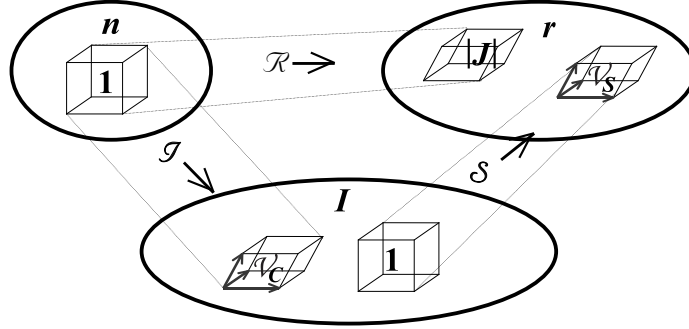
4.3.3. A niche-ek korlátozott hasonlósága

Nyilvánvaló, hogy a populációszabályozás gyengévé válik akár akkor, ha az impakt, akár pedig akkor, ha a szenzitivitás gyengévé válik. Ennek alapján arra törekszünk, hogy az együttélés előző pontban tárgyalt robusztusságát összekössük a niche-vektorokkal.

A \mathcal{R} populációszabályozás erősségét a $|J|$ determinánssal, vagyis az egységkockának az \mathcal{R} leképezés által létrehozott képének térfogatával mértük. Most szükségünk van egy hasonló mértékre az \mathcal{I} impakt és \mathcal{S} szenzitivitás vonatkozásában. Az \mathcal{I} impakt-függvény az egységkockát egy L dimenziós paralelopipedonba képezi le, amelyet a \mathbf{C}_i impakt-niche vektorok feszítenek ki. Hasonlóképpen az \mathcal{S} szenzitivitás-függvény az egységkockát az \mathbf{S}_i szenzitivitás-niche vektorok által kifeszített paralelopipedonba képezi le (4.3. ábra). Jelöljük ezen paralelopipedonok térfogatát rendre $\mathcal{V}_{\mathcal{C}}$ -vel és $\mathcal{V}_{\mathcal{S}}$ -vel.

Hangsúlyozzuk, hogy $\mathcal{V}_{\mathcal{C}}$ és $\mathcal{V}_{\mathcal{S}}$ nem determinánsok, hiszen az \mathcal{I} és \mathcal{S} leképezések különböző dimenziójú terek között hatnak. A vonatkozó matematikát a Függelékben foglaljuk össze. Itt a térfogat intuitív fogalmára támaszkodunk.

A következő *Segédétel* kapcsolatot létesít egyfelől az impakt és szenzitivitás erőssége, másrészt a populációszabályozás erőssége között.



4.3. ábra. A populációszabályozás térfogat-mértékei. Az \mathcal{I} impakt függvény az egységkockát egy, az impakt-niche vektorok által kifeszített, és \mathcal{V}_C térfogatú paralelepipedonba képezi le. Az \mathcal{S} szenzitivitás-függvény az egységkockát egy másik, a szenzitivitás-niche vektorok által kifeszített, és \mathcal{V}_S térfogatú paralelepipedonba képezi le. E két leképezés kombinációja az \mathcal{R} populációszabályozás-függvény, amely az egységkockát egy $|J|$ térfogatú paralelepipedonba képezi le.

Segédttétel: a reguláció erőssége

$$|J| \leq \mathcal{V}_S \cdot \mathcal{V}_C, \quad (4.18)$$

azaz gyenge regulációt eredményez akár a gyenge impakt, akár pedig a gyenge szenzitivitás.

Bizonyítás. Jelölje \hat{C} a C_i oszlopvektorokból felépülő $D \times L$ -es mátrixot és \hat{S} az S_j sorvektorokból felépülő $L \times D$ -s mátrixot. Ekkor

$$a = \hat{S} \cdot \hat{C}. \quad (4.19)$$

$L = D$ esetén a két mátrix négyzetes, így

$$|J| = |\det \hat{S}| \cdot |\det \hat{C}| = \mathcal{V}_S \cdot \mathcal{V}_C. \quad (4.20)$$

A $D > L$ eset vizsgálatához vegyük észre, hogy csak az S_i vektorokat tartalmazó D dimenziós lineáris altér releváns. Vesszővel fogjuk jelölni az erre az altérre való vetítést. Nyilvánvaló, hogy $\mathcal{V}_{S'} = \mathcal{V}_S$ és $\mathcal{V}_{C'} \leq \mathcal{V}_C$. Ekkor

$$|J| = \mathcal{V}_{S'} \cdot \mathcal{V}_{C'} \leq \mathcal{V}_S \cdot \mathcal{V}_C. \quad (4.21)$$

Végül megjegyezzük, hogy $D < L$ esetén $|J| = \mathcal{V}_C = \mathcal{V}_S = 0$. \square

A \mathcal{V}_C , illetve \mathcal{V}_S térfogatok az impakt-, illetve a szenzitivitás-vektorok különbözőségét mérik egy lineáris értelemben. Ha a C_i ($i = 1, 2, \dots, L$) vektorok lineárisan összefüggenek, akkor $\mathcal{V}_C = 0$. A \mathcal{V}_C kis értéke egy olyan szituációt reprezentál, amelyben a vektorok közel vannak ahhoz, hogy ne legyenek lineárisan függetlenek. Specifikusan, bármely két vagy több impaktvektor hasonlósága a \mathcal{V}_C térfogat kis értékéhez vezet. Analóg módon, a szenzitivitás-niche vektorok hasonlósága \mathcal{V}_S kicsiségét, lineáris függőségük pedig $\mathcal{V}_S = 0$ -t eredményez. Mivel a robusztus együttélés a $|J|$ elegendően nagy értékét követeli meg, a *Segédttétel* szerint elegendően nagy \mathcal{V}_S és \mathcal{V}_C is követelmény. Realisztikusan nem számíthatunk arra, hogy \mathcal{V}_C extrém kis értékét, vagyis az impakt-vektorok hasonlóságát \mathcal{V}_S kompenzálni fogja – vagy viszont.

Másképp kifejezve, mind az impakt-vektorok, mind pedig a szenzitivitás-vektorok elegendően különbözőek kellene, hogy legyenek, különben a populációreguláció gyenge lesz, s az együttélés egy szűk paramétertartományra korlátozódik. A populációknak úgy a reguláló tényezőkhöz való viszonyukban, mint a tőlük való függésükben különbözniük kell (v.ö. Abrams, 1988).

$L = 2$ esetén a \mathcal{V}_S térfogat nem más, mint a szenzitivitás-niche vektorok által kifeszített paralelogramma területe:

$$\mathcal{V}_S = |\mathbf{S}_1||\mathbf{S}_2| \sin(\mathbf{S}_1, \mathbf{S}_2) \quad (4.22)$$

ahol $(\mathbf{S}_1, \mathbf{S}_2)$ az \mathbf{S}_1 és \mathbf{S}_2 vektorok által bezárt szöget jelöli. E terület kapcsolatba hozható a két vektor

$$\mathbf{S}_1 \cdot \mathbf{S}_2 = \sum_{l=1}^D S_{1l} S_{2l} \quad (4.23)$$

skaláris szorzatával, amelyet szokás a „niche átfedés” mértékének tekinteni (v.ö. Petraitis, 1989). A skaláris szorzat kifejezhető, mint

$$\mathbf{S}_1 \cdot \mathbf{S}_2 = |\mathbf{S}_1||\mathbf{S}_2| \cos(\mathbf{S}_1, \mathbf{S}_2) \quad (4.24)$$

(Anton, 1984, 184. o.), tehát a térfogat és a niche-átfedés a

$$(\mathcal{V}_S)^2 = |\mathbf{S}_1|^2 |\mathbf{S}_2|^2 - (\mathbf{S}_1 \cdot \mathbf{S}_2)^2 \quad (4.25)$$

kapcsolatban van egymással. Ha a niche-vektorok $|\mathbf{S}_1|$ és $|\mathbf{S}_2|$ hosszát állandónak tartjuk, a \mathcal{V}_S térfogat (terület) pontosan akkor kicsi, amikor a niche átfedés nagy. Ugyanezt mondhatjuk természetesen a \mathbf{C} vektorokról is. Így tehát a robusztus együttélés feltétele a kis átfedés mindkét típusú niche tekintetében.

A 4.4. ábra mindezt a legegyszerűbb $L = D = 2$ eseten mutatja be. A kétdimenziós reguláló változó most

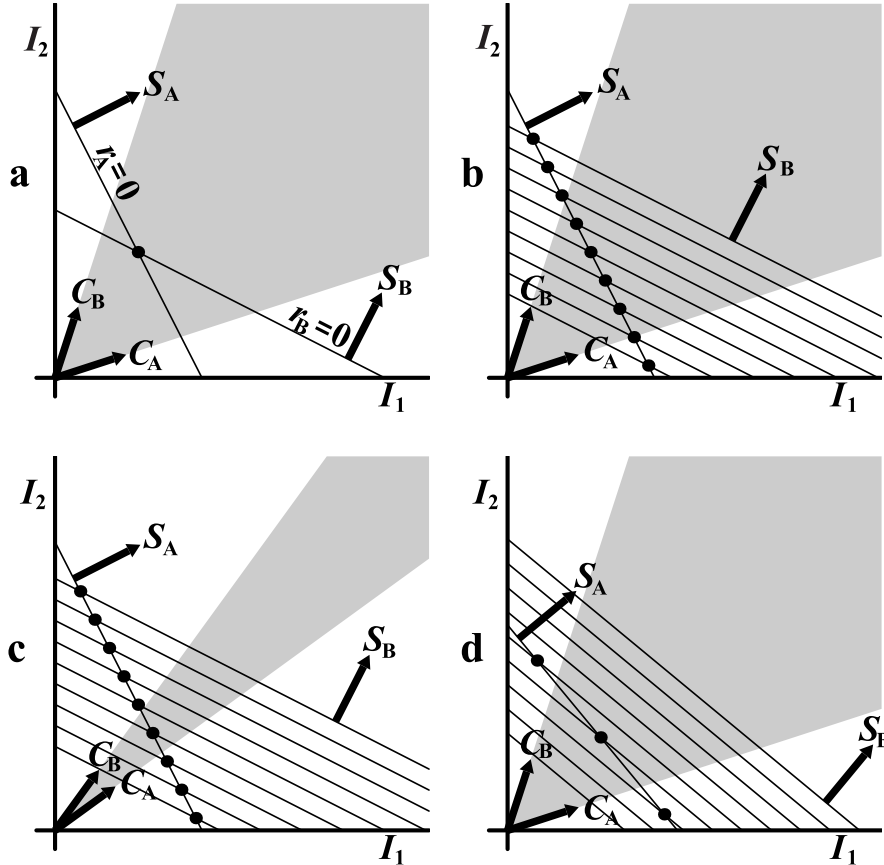
$$\mathbf{I} = n_A \mathbf{C}_A + n_B \mathbf{C}_B, \quad (4.26)$$

ahol az A és B indexek különböztetik meg a két populációt. Mivel a létszámok nem lehetnek negatívak ($n_A, n_B \geq 0$), a \mathbf{C}_A és \mathbf{C}_B impakt-niche vektorok közötti szögtartomány reprezentálja a lehetséges környezeti állapotokat. Egy-egy egyenesen helyezkednek el az azon környezeti állapotokat reprezentáló pontok, amelyeknél egyik vagy másik populáció egyensúlyban van. Tilman (1982) kifejezésével élve ezek az egyenesek a „Zero Net Growth Isocline”-ok, vagy ZNGI-k. A szenzitivitás-niche vektorok a megfelelő populáció növekedési rátájának csökkenése irányába mutatnak, s így merőlegesek a megfelelő ZNGI-re. A két ZNGI metszéspontja az egyensúlyi pont, amelynek a megengedett környezeti állapotok szögtartományában kell elhelyezkednie ahhoz, hogy biológiailag releváns együttélést írjon le. Ha az egyensúlyi pont ezen a tartományon kívül fekszik, akkor az egyensúlyi egyenleteknek egy olyan megoldását írja le, amelyikben valamelyik populációméret negatív. A (b-d) ábrákon a B populáció ZNGI-jét és az egyensúlyi pontot sok különböző r_{0B} -vel is felrajzoltuk. Figyeljük meg, hogy az r_{0B} értékeinek csak egy szűk tartománya tesz lehetővé együttélést, ha a két impakt-niche (lásd (c)) vagy a két szenzitivitás-niche (lásd (d)) hasonló.

4.3.4. Niche-átfedés erőforrás-kontínuum mentén

Az előző pontban bemutatott lineáris elmélet minden lényeges változtatás nélkül alkalmazható végtelen dimenziós reguláció esetén is. Példaként az erőforrás-kontínuum tankönyvi esetét vizsgáljuk meg.

Tekintsünk egy (madár-)populációt, amely különböző méretű magokat fogyaszt. Jelöljük q -val a magméretet – vagy általánosabban: az erőforrás kvalitását. Mivel q egy folytonos



4.4. ábra. (a) Két populáció, A és B egyensúlya lineáris szabályozás esetén. A tengelyek a reguláló változókat jelölik, az origó az ökológiai vákuumnak felel meg. Az C_A és C_B impakt-niche vektorok adják meg, hogyan változik a reguláló változók értéke, ha az A illetve a B populáció létszáma egy eggyel megnő. Pozitív populációlétszámok esetén a reguláló változók értéke a két impakt vektor közötti szürke régióban található. A két egyenes a két populáció nulla növekedési izoklinája, amelyek az $r_A = 0$ illetve $r_B = 0$ egyenletek megoldásának felelnek meg (ZNGI, Tilman, 1982). Ezek merőlegesek a megfelelő populáció szenzitivitás-niche vektorára. A ZNGI-k ponttal jelölt metszéspontjának a szürke régióba kell esnie ahhoz, hogy biológiailag értelmes együttélést írjon le. (b) Az r_{0B} különböző értékeihez tartozó egyensúlyi pontok – némelyikük a megengedett régió kívülre esik, ezeknek negatív létszámok felelnek meg. (c) Ha a két populáció impakt-niche vektorai nagyon hasonlóak, akkor a megengedett régió szűk, az egyensúlyi pontok zöme rajta kívülre kerül. (d) Ebben az esetben viszont a szenzitivitás vektorok a hasonlóak. Noha a szürke megengedett régió tág marad, az együttélés ebben az esetben is r_{0B} egy szűk tartományára korlátozódik.

mennyiség, más jelöléseket fogunk használni, mint korábban. Amíg a véges dimenziós esetben a k -edik erőforrás I_k depléciója volt a k -edik reguláló változó, az analóg szerepet az erőforrás-kontinuum esetében a q kvalitású erőforrás $I(q)$ depléciója tölti be. A $q \mapsto I(q)$ függvény lép a \mathbf{I} vektor helyébe. A másféle jelölés azonban nem jelent koncepcionális különbséget a véges és a végtelen dimenzió között, hisz a véges dimenziós $\mathbf{I} = \{I_1, I_2, \dots, I_D\}$ vektor is felfogható, mint egy az $\{1, 2, \dots, D\}$ index-halmazon definiált $k \mapsto I_k$ függvény.

Az erőforrás-kontinuum vizsgálatokor függvényekké válnak a niche-vektorok is. $C_i(q)$ illetve $S_i(q)$ méri az i -edik populáció impaktját illetve szenzitivitását a q kvalitású erőforrás irányában. A lineáris impakt és szenzitivitás függvények a következőképpen írhatóak:

$$(I) \quad I(q) = \sum_{j=1}^L C_j(q)n_j, \quad (4.27)$$

$$(S) \quad r_i = r_{0i} - \int S_i(q)I(q)dq \quad (i = 1, 2, \dots, L). \quad (4.28)$$

Innen újólág az adódik, hogy

$$(R) \quad r_i(\mathbf{E}, \mathcal{I}(n_1, n_2, \dots, n_L)) = r_{0i}(\mathbf{E}) - \sum_{j=1}^L a_{ij}n_j \quad (4.29)$$

minden i -re;

$$a_{ij} = \int S_i(q)C_j(q)dq \quad (i, j = 1, 2, \dots, L). \quad (4.30)$$

adja meg a társulási mátrix elemeit.

A niche-átfedést most a (4.23) skalárszorzat végtelen dimenziós analógja, az „átfedési integrál” méri:

$$\mathbf{S}_i \cdot \mathbf{S}_j = \int S_i(q)S_j(q)dq, \quad (4.31)$$

$$\mathbf{C}_i \cdot \mathbf{C}_j = \int C_i(q)C_j(q)dq. \quad (4.32)$$

A korábbi pontokban kifejtett elmélet továbbra is érvényes: minél nagyobb a niche-átfedés, annál szűkebb az együttélést lehetővé tevő paramétertartomány. Ismételten hangsúlyozzuk, hogy mind az impakt, mind pedig a szenzitivitás-niche függvényeknek különbözniük kell ahhoz, hogy az együttélés robusztus legyen.

Tételezzük fel, hogy az impakt és a szenzitivitás függvények egymással arányosak, azaz hogy

$$C_i(q) = \alpha S_i(q). \quad (4.33)$$

Ekkor visszajutunk az erőforrás-hasznosítási függvény (MacArthur & Levins, 1967) intuitív fogalmához, amely ez esetben a következőképpen definiálható:

$$u_i(q) = \sqrt{\alpha}S_i(q) = \frac{1}{\sqrt{\alpha}}C_i(q). \quad (4.34)$$

Ezzel a definícióval a társulási mátrix elemei (azaz a kompetíciós együttthatók erőforrás kompetíció esetében) a szokásos – a két erőforrás-hasznosítási függvény átfedési integrálja – alakot öltik:

$$a_{ij} = \int u_i(q)u_j(q)dq. \quad (4.35)$$

Emlékezzünk, hogy az erőforrás-hasznosítási függvények kis átfedése a robusztus együttélés szokásos feltétele (v.ö. May, 1973, 1974).

Az erőforrás-hasznosítási függvény fogalma egy józan biológiai intuíciót fejez ki: a populáció azt az erőforrást befolyásolja, és attól függ, amelyiket fogyasztja. Nincs azonban alapos ok a (4.33) arányosság kvantitatív érvényességének feltételezésére. Úgy kell erre tekinteni, mint egy kényelmes egyszerűsítő feltevésre, amelyre azonban nincs igazán szükség. Yodzis (1989, 119. o.) bemutatja a (4.35) egyenlet egy, az erőforrás-dinamikán alapuló levezetését. Azonban az így előálló erőforrás-hasznosítási függvény tényezők egy teljesen mesterkélt, biológiai interpretáció nélküli kombinációja. Nem nehéz a levezetést egy sokkal természetesebb formában megismételni az impakt- és szenzitivitás-függvényeket használva az erőforrás-hasznosítási függvény helyett.

4.3.5. Roughgarden példájának struktúrális instabilitása

Ha hasonló populációk együttélése nem robusztus, akkor populációk egy kontinuumának együttélése még kevésbé lehet az. Gyllenberg & Meszéna (2005) nyomán megmutatjuk, hogy Roughgarden (1979) folytonos együttélést demonstráló példája struktúrálisan instabil.

A Lotka-Volterra típusú populációszabályozás (lásd a (4.29) egyenletét) átírható folytonos denzitás-eloszlásra:

$$(\mathcal{R}) \quad r(y) = r_0(y) - \int a(y, x)n(x)dx. \quad (4.36)$$

Itt $n(x)$ jelöli a populáció eloszlását az x fenotípus-tengely mentén. $r(y)$ az y fenotípushoz tartozó növekedési ráta, $r_0(y)$ a növekedési kapacitás, $a(y, x)$ pedig a kompetíciós függvény. Mint Roughgarden észrevette, az

$$r_0(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi w}} e^{-\frac{x^2}{2w^2}} \quad (4.37)$$

és az

$$a(y, x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} e^{-\frac{(y-x)^2}{2\sigma^2}} \quad (4.38)$$

választás lehetővé teszi, hogy a populációk egy kontinuumuk éljen együtt a

$$n(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi(w^2 - \sigma^2)}} \cdot e^{-\frac{x^2}{2(w^2 - \sigma^2)}} \quad (4.39)$$

folytonos Gauss-eloszlással (4.5. a. ábra).

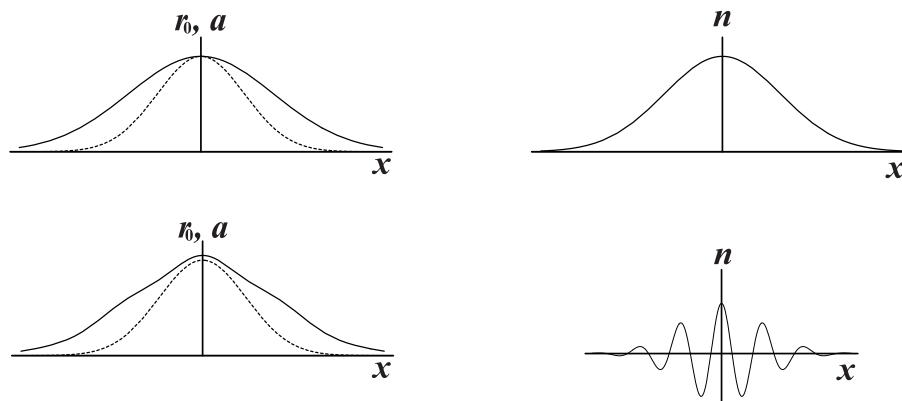
Módosítsuk azonban a növekedési kapacitást egy kis periodikus perturbációval a következő módon:

$$r'_0(x) = r_0(x) (1 + \varepsilon \cos kx). \quad (4.40)$$

Itt ε a perturbáció amplitúdója, míg k a periodicitást jellemző „frekvencia”. Az eredmény egy erősen oszcilláló megoldás (4.5. b. ábra):

$$n'(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi(w^2 - \sigma^2)}} e^{-\frac{x^2}{2(w^2 - \sigma^2)}} \left[1 + \varepsilon e^{+\frac{w^2\sigma^2}{2(w^2 - \sigma^2)}k^2} \cos\left(\frac{w^2}{w^2 - \sigma^2}kx\right) \right]. \quad (4.41)$$

Nyilvánvaló, hogy bármilyen kicsire is választjuk a perturbáció ε amplitúdóját, a k frekvencia lehet olyan nagy, hogy a (4.41) egyenlet által megadott egyensúlyi megoldás nem marad mindenütt nem-negatív. Ekkor (4.41) nem ír le biológiailag értelmes együttélést. Azaz a teljes fenotípus-tengely mentén fennálló együttélést egy tetszőlegesen kis amplitúdójú perturbációval le tudjuk rombolni azáltal, hogy relatív előnyt/hátrányt adunk hasonló populációknak.



4.5. ábra. A folytonos együttélés Roughgarden-féle (1979) modelljének strukturális instabilitása. Bal oldali grafikonok: az $r_0(x)$ növekedési kapacitás (folytonos görbe) és az $a(x)$ kompetíciós függvény (pontozott vonal). Jobb oldali grafikonok: a „dekonvolúció” segítségével az egész egyenes mentén meghatározott egyensúlyi denzitás. Felső sor: Gauss-i $r_0(x)$ a populációk egy kontinuumának együttélését teszi lehetővé. Alsó sor: A (4.40) formula szerint periodikusan perturbált r_0 olyan nagy perturbációt okoz az egyensúlyi denzitásban, hogy az nem lesz többé mindenütt nemnegatív.

4.4. Az általános elmélet

4.4.1. Általánosítás a nemlineáris esetre

E pontban megmutatjuk, hogy a fent ismertetett lineáris elmélet megállapításai átvihetők a nemlineáris esetre is. E célból be fogjuk vezetni a kétféle niche-t és a társulási mátrixot mint a nemlineáris \mathcal{I} , \mathcal{S} és \mathcal{R} függvények deriváltját. Megmutatjuk, hogy a 4.3. ábrán szemléltetett térfogat-mértékek továbbra is relevánsak.

Az impakt-niche vektort az impakt-leképezés deriváltjaként értelmezzük:

$$C_j = \frac{\partial \mathbf{I}}{\partial n_j} \quad (j = 1, 2, \dots, L). \quad (4.42)$$

Ez a vektor a populációméret kis megváltozásának hatását jellemzi. Nyilvánvaló, hogy ez a „differenciális” impakt függ attól, milyen populációméret mellett számoljuk a deriváltat, de az egyszerűség kedvéért ezt a függést a jelölésben nem érvényesítjük. Hasonlóképpen, a (differenciális) szenzitivitás-niche vektort a

$$S_i = -\frac{\partial r_i}{\partial \mathbf{I}} \quad (i = 1, 2, \dots, L) \quad (4.43)$$

derivált értelmezi. Értelemszerűen a niche-vektorokat kiszámíthatjuk úgy a vizsgált faj kompetitorai jelenlétében, mint távollétükben – megfelelően a realizát illetve fundamentális niche koncepciójának (lásd. 18. oldal).

Véges dimenziós populációreguláció esetén az (4.42) és (4.43) deriváltak kiirhatóak komponensekként is, mint parciális deriváltak:

$$C_{jk} = \frac{\partial I_k}{\partial n_j} \quad (k = 1, 2, \dots, D; j = 1, 2, \dots, L) \quad (4.44)$$

és

$$S_{ik} = -\frac{\partial r_i}{\partial I_k} \quad (k = 1, 2, \dots, D; i = 1, 2, \dots, L). \quad (4.45)$$

E parciális deriváltak az i -edik populáció és a k -edik reguláló változó közötti kétirányú kapcsolatot jellemzik. Hasonlóképpen, ha a 4.3.4. pontban tárgyalt erőforrás-kontinuumhoz hasonlóan a környezettel való kölcsönhatást egy $I(q)$ függvény írja le, akkor a kétféle niche-t is két függvény, $C_i(q)$ és $S_i(q)$ adja meg. Az első az i -edik populációnak az $I(q)$ reguláló változóra gyakorolt hatását, míg a második a populációnak e változótól való függését méri. Az 1. és 2. doboz példákat mutat a niche-vektorok kiszámítására egyrészt tiszta erőforrás-kompetíció, másrészt kompetíció és predáció által együtt regulált populációk esetére.

A (differenciális) társulási mátrixot az \mathcal{R} szabályozás deriváltjaként értelmezzük:

$$a_{ij} = -\frac{\partial r_i}{\partial n_j} \quad (i, j = 1, 2, \dots, L) \quad (4.46)$$

(v.ö. May, 1974, 22. o.), az n_j -függést ismét nem jelöltük. Az a_{ij} elem az i -edik populáció növekedési rátájának a j -edik populáció létszámától való függését méri. A differenciális láncszabálya kapcsolatot létesít a differenciális niche-vektorok és a differenciális közösségi mátrix között:

$$a_{ij} = \mathbf{S}_i \cdot \mathbf{C}_j. \quad (4.47)$$

Amint az a többváltozós analízisből ismeretes (Apostol, 1962, 84-86. o.; Edwards, Jr., 1973, 245. o.), az \mathcal{R} leképezés az (n_1, n_2, \dots, n_L) pont körüli $dn_1 dn_2 \dots dn_L$ infinitezimális térfogatelemet egy $|J| dn_1 dn_2 \dots dn_L$ térfogatú paralelopipedonba képezi le, ahol $J = \det \mathbf{a}$ az adott pontbeli társulási mátrix determinánsa. Azaz – a lineáris esettel teljesen megegyezően – $|J|$ méri a társulási szintű populáció szabályozás erősségét. Ha $|J|$ kicsi, akkor a növekedési ráták – legalább is bizonyos irányokban – gyengén függenek a létszámoktól (4.6. ábra). Az \mathcal{I} impakt leképezés a $dn_1 dn_2 \dots dn_L$ térfogatelemet egy $\mathcal{V}_C dn_1 dn_2 \dots dn_L$ térfogatú paralelopipedonba képezi le. Ennek megfelelően a \mathcal{V}_C térfogat méri a populációk környezeti impaktjának erősségét. Hasonlóképpen, a \mathcal{V}_S térfogat méri a populációknak a reguláló tényezőkre vonatkozó szenzitivitását.

A (4.47) reláció következményeként a 4.3.3. pont *Segédtetele* érvényes marad. Ennek megfelelően, úgy a gyenge környezeti impakt, mint a gyenge szenzitivitás gyenge regulációhoz vezet. Ahhoz tehát, hogy a lineáris esetre vonatkozó következtetéseinket átvigyük a nemlineáris esetre, azt kell belátnunk, hogy kis $|J|$ értékek a nemlineáris esetben is az együttélés robusztusságának elvesztéséhez vezetnek.

Az

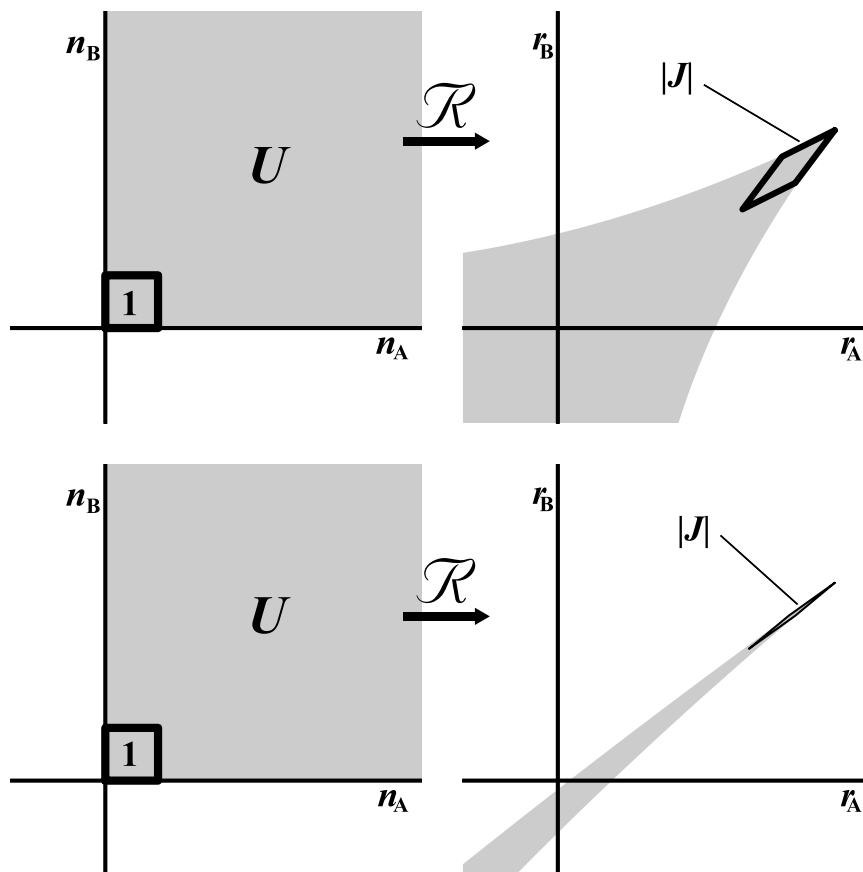
$$r_i(\mathbf{E}, \mathcal{I}(n_1, n_2, \dots, n_L)) = 0 \quad (i = 1, 2, \dots, L) \quad (4.48)$$

egyensúlyi egyenletek implicit differenciálása megadja, mennyire érzékenyen reagálnak az egyensúlyi populációlétszámok a külső környezeti paraméterek változására:

$$\frac{\partial n_i}{\partial \mathbf{E}} = \sum_{j=1}^L a_{ij}^{-1} \frac{\partial r_j}{\partial \mathbf{E}} = \frac{1}{J} \sum_{j=1}^L \text{adj}(a)_{ij} \frac{\partial r_j}{\partial \mathbf{E}} \quad (4.49)$$

feltéve, hogy $J \neq 0$.

Világos, hogy az egyensúlyi populációlétszámok igen érzékennyé válnak a külső paraméterekre, ha $|J|$ kicsivé válik. Mivel a létszámok mindenképpen korlátosak maradnak, ez az érzékenység bizonyos populációk kihalásához fog vezetni már a paraméterek kis megváltozása esetén is. Amint azt a 4.6. ábrán is bemutatjuk, kis $|J|$ esetén az együttélés a paraméterek finomhangolását követeli meg.



4.6. ábra. Két populáció együttélése nemlineáris szabályozással. Csakúgy mint a 4.2. ábrán, a bal oldali grafikonok a populációlétszámok terét, míg a jobb oldaliak a növekedési ráták terét reprezentálják. A szürke régió a bal oldalon a lehetséges (pozitív) létszámokat, míg a jobb oldalon az ezeknek megfelelő növekedési rátákat jelölik. Tekintettel a nemlinearitásra az „egység” négyzetet elegendően kicsire kell választani, s akkor továbbra is egy $|J|$ területű paralelogrammába képeződik le. A felső sor egy olyan esetet mutat be, amelyben lehetőség van az együttélésre, hiszen a zérus növekedési ráták (a jobb oldali grafikon origója) a megengedett tartományon belül van. Ez a feltétel nem teljesül, tehát nincs együttélés az alsó sorban ábrázolt esetben. Itt $|J|$ mindenütt kicsi, s ezért a megengedett régió szűk. A modell-paraméterek finomhangolására lenne szükség ahhoz, hogy az együttélés lehetségessé váljék.

1. doboz: Impakt és szenzitivitás a Tilman modellben

Tilman (1982) modelljében, amely Leibold (1995), Chase & Leibold (2003) niche koncepciójának is az alapja, L faj versenyez D erőforrásért. A modell legáltalánosabb definíciójában a dinamikát a következőképpen specifikálja:

$$\frac{1}{n_i} \frac{dn_i}{dt} = r_i = f_i(R_1, R_2, \dots, R_D) - m_i$$

valamint

$$\frac{dR_j}{dt} = g_j(R_j) - \sum_{i=1}^L n_i f_i(R_1, R_2, \dots, R_D) H_{ij}(R_1, R_2, \dots, R_D)$$

(Tilman, 1982, 14. o.). Itt R_j jelöli a j -edik erőforrás koncentrációját; m_i az i -edik faj mortalitása. Az f_i függvény az i -edik faj növekedési rátáját adja meg, míg a H_{ij} függvény az i -edik fajjal kapcsolatban specifikálja, mennyi j típusú erőforrásra van szükség egyetlen utód létrehozásához. A modell specifikusabb változatában

$$g_j(R_j) = a(R_j^0 - R_j),$$

ahol a egy konstans, és a fejenkénti erőforrás-fogyasztás bonyolult $f_i(R_1, R_2, \dots, R_k) H_{ij}(R_1, R_2, \dots, R_k)$ kifejezését a c_{ij} konstans helyettesíti (i.m., 76. o.). Ekkor már az erőforrás-dinamika lineárisává válik:

$$\frac{dR_j}{dt} = a(R_j^0 - R_j) - \sum_{i=1}^L n_i c_{ij}.$$

Kiszámolható az erőforrásdinamika egyensúlyi pontja rögzített denzitások mellett:

$$R_j^* = R_j^0 - \frac{1}{a} \sum_{i=1}^L n_i c_{ij}.$$

4.4.2. Az együttélés valószínűsége

Ha adott a külső környezeti paraméterek valószínűség-eloszlása, akkor konkrétan ki tudjuk számolni annak a valószínűségét, hogy fajok egy adott koalíciója együttélhessen.

A levezetés egyszerűsége érdekében feltételezzük, hogy a külső paramétereknek az i -edik populációra való hatását a Δ_i extra halálozással lehet jellemezni. Ennek megfelelően a külső paraméterektől való függést az

$$r_i(\mathbf{E}, \mathcal{I}(n_1, n_2, \dots, n_L)) = \hat{r}_i(\mathcal{I}(n_1, n_2, \dots, n_L)) - \Delta_i(\mathbf{E}) \quad (4.50)$$

alakba írjuk. (Egy esetleges negatív Δ_i lecsökkent mortalitást, vagy megemelkedett születési rátát jelent.) Ekkor az egyensúlyi egyenletek:

$$\hat{r}_i(\mathcal{I}(n_1, n_2, \dots, n_L)) = \Delta_i(\mathbf{E}) \quad (i = 1, 2, \dots, L). \quad (4.51)$$

Az n_i , az \hat{r}_i és a Δ_i változókat az \mathbf{n} , $\hat{\mathbf{r}}$ és $\mathbf{\Delta}$ vektorokba vonjuk össze. A külső paraméterek

1. doboz, folytatás

A reguláló változó, azaz az erőforrás-depléció így írható:

$$I_j = R_j^0 - R_j^* = \frac{1}{a} \sum_{i=1}^L n_i c_{ij} = \sum_{i=1}^L n_i C_{ij}.$$

Az impakt-niche vektorkomponensei:

$$C_{ji} = \frac{c_{ij}}{a},$$

míg a szenzitivitás-niche vektorok komponensei:

$$S_{ij} = -\frac{\partial r_i}{\partial I_j} = \frac{\partial f_i}{\partial R_j}.$$

Ez a gradiens vektor merőleges az $r = \text{konst.}$ izoklínákra, beleértve a ZNGI-t is, amely $r = 0$ -nak felel meg.

valószínűség-eloszlása megfelel az extra halálozások $p(\Delta)$ valószínűség-eloszlásának, amelyről feltesszük, hogy folytonos. Ekkor annak a valószínűsége, hogy az összes egyensúlyi létszám pozitív, a következőképpen számolható:

$$P(\mathbf{n} > 0) = \int_{\mathbf{n} > 0} \frac{p[\hat{\mathbf{r}}(\mathbf{n})]}{k[\hat{\mathbf{r}}(\mathbf{n})]} |J(\mathbf{n})| d\mathbf{n}, \quad (4.52)$$

ahol $k[\varrho]$ azon csupa pozitív komponenset tartalmazó \mathbf{n} vektorok számát jelöli, amelyekre $\varrho = \hat{\mathbf{r}}(\mathbf{n})$. (Lásd Stomberg, 1981, 385. o. a $k = 1$ esetre és Rado & Reichelderfer, 1955, 363. o. az általános esetre.)

Ebből az eredményből világos, hogy az L faj együttélésének valószínűsége nullához tart ha $|J(\mathbf{n})| \rightarrow 0$ minden releváns \mathbf{n} -re.

Hangsúlyozzuk, hogy ez a valószínűségi érvelés *nem* tételez fel semmiféle sztochaszticitást a populációk viselkedésében. Egyszerűen az együttélést lehetővé tevő körülmények adott helyen való fennállásának valószínűségét számoltuk ki. Egy kis $|J|$ -vel jellemzett társulásnak kicsi esélye van arra, hogy számára megfelelő körülményeket találjon.

Megállapításainkat a következőkben foglalhatjuk össze:

Korlátozott hasonlóság elve

A következő feltételek mindegyike implikálja a következőt és mindegyike valószínűtlenné (azaz, szűk paramétertartományra korlátozottá) teszi az együttélést:

- Nagy átfedés akár az impakt-, akár a szenzitivitás-niche-ek között.
- Kis \mathcal{V}_C vagy kis \mathcal{V}_S .
- Kis $|J|$.

A *Diszkrét kompetitív kizárási elv* határeset. A $L \leq D$ feltétel sérülése esetén nem lehet L számú D dimenziós vektor lineárisan független. Következésképp, $\mathcal{V}_C = \mathcal{V}_S = |J| = 0$, s így az együttélés struktúráisan instabil.

2. doboz: „Keystone” predátor Chase & Leibold (2003, 49. o.) „keystone predátor” modelljén mutatjuk meg, hogy gondolataink az erőforráskompetíció körén kívül is alkalmazhatóak. Két faj (abundanciájuk: N_1 és N_2) együttélését most egyetlen erőforrás (R) és egy predátor (P) regulálja. A dinamikát az alábbi egyenletek specifikálják:

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= c[S - R] - f_1N_1 - f_2N_2, \\ \frac{dN_i}{dt} &= (f_i a_i R - m_i P - d_i) N_i \quad (i = 1, 2), \\ \frac{dP}{dt} &= (m_1 c_1 N_1 + m_2 c_2 N_2 - d_P - \alpha P) P,\end{aligned}$$

ahol az együtthatók nem szorulnak magyarázatra. A reguláló változók vektora $\mathbf{I} = (R, P)$. (Mivel nem csak erőforrás típusú változónk van, nem kötjük magunkat a „depláció” interpretációhoz és előjel konvencióhoz.) A két reguláló tényező legfeljebb két faj együttélését teszi lehetővé az általunk vizsgált trofikus szinten. A predátort – az erőforrással együtt – itt nem az érdeklődésünk tárgyát képező fajok egyikének, hanem a környezet részének tekintjük. Megengedjük, hogy a predátort a „mi” fajainkon kívül egyéb tényezők is regulálják; ezen extra regulációkat írja le az $-\alpha P$ tag.

A reguláló tényezők egyensúlyi értéke

$$\begin{aligned}R^* &= S - \frac{1}{c} [f_1 N_1 + f_2 N_2], \\ P^* &= \frac{1}{\alpha} [m_1 c_1 N_1 + m_2 c_2 N_2 - d_P].\end{aligned}$$

Úgy az impakt, mint a szenitivitás vektornak van egy „R” és egy „P” komponense:

$$\begin{aligned}C_{iR} &= \frac{\partial R^*}{\partial N_i} = -\frac{f_i}{c}, & C_{iP} &= \frac{\partial P^*}{\partial N_i} = \frac{m_i c_i}{\alpha}, \\ S_{iR} &= -\frac{\partial r_i}{\partial R} = -f_i a_i, & S_{iP} &= -\frac{\partial r_i}{\partial P} = m_i.\end{aligned}$$

Ez a leírás mód meghiúsul $\alpha = 0$ esetén, azaz amikor a predátort kizárólagosan a vizsgált populációk regulálják. Ekkor nem kérdezhetjük, mennyi a predátorok egyensúlyi abundanciája rögzített N_1 és N_2 mellett, hiszen a predátor populáció exponenciálisan nő rögzített N_i -k mellett. Ebben az esetben a predátort kötelezően bele kell vennünk a minket érdeklő populációk közé és új reguláló változókat kell bevezetnünk a kölcsönhatások paraméterezésére.

4.5. Diszkusszió

4.5.1. Kompetitív kizárás és korlátozott hasonlóság

Elemzéseink világos alapokra helyezik a kompetitív kizárás elvét azáltal, hogy karakterizálják az együttéléshez szükséges elkülönülést. A „korlátozott hasonlóság” robusztus elméleti jóslat egy jól meghatározott értelemben: noha nem létezik egy abszolút alsó korlát az együttélő populációk hasonlóságára, hasonlók együttélése csak egy szűk paraméter-tartományban lehetséges.

Noha az együttélés robusztussága (valószínűsége) csak egy konkrét modellben számolható ki, az együttélésnek a növekvő hasonlósággal csökkenő lehetősége egy olyan kép, amely általánosan érvényes.

Már May & MacArthur (1972) és May (1973, 1974) eljutott arra következtetésre, hogy elegendően erős szabályozásra, tehát korlátozott hasonlóságra van szükség ahhoz, hogy egy társulás a környezeti zaj ellenére fennmaradjon. Miközben ez a következtetés teljesen összhangban van a mi elemzéseinkkel, Rosenzweig (1995, 127. o.) a korlátozott hasonlóság *érvénytelenségének* első felismeréseként értelmezi – hisz az elv érvényességét a környezeti fluktuációtól teszi függővé. Eredményeink alapján hangsúlyozzuk, hogy állandó környezetben is a korlátozott hasonlóság a várt viselkedés.

Mivel a reguláló faktorból igen sok lehet (ehhez lásd a 2. fejezet fejtegetését is), összeszámlálásukhoz szükségünk vagy egy kritériumra: csak az *elegendően* különbözőket kell különbözőként számításba venni. E nélkül a *Diszkrét kompetitív kizárás* elve csak igen ritkán használható. A *Korlátozott hasonlóság* fentebb megfogalmazott elve szolgáltatja a megfelelő kritériumot: ez a niche-ek (úgy az impakt-, mint a szenzitivitás-niche-ek) korlátozott átfedése (lásd még Meszéna & Metz, 1999). Ily módon sikerült egyesítenünk a kompetitív kizárás diszkrét és folytonos elméletét.

Ha a korlátozott hasonlóság az általános kép, akkor semmi meglepő nincs abban, ha Roughgarden (1979) példája struktúráisan instabil (4.3.5. pont). Implicit módon már Sasaki & Ellner (1995), Sasaki (1997) is felismerte e modell speciális voltát. Ők nagyon más problémát vizsgáltak ugyan (kevert stratégia fluktuáló környezetben), de az ESS feltételük történetesen azonos a Roughgarden modell egyensúlyi feltételével.² Ugyancsak a Roughgarden modellt vizsgálta Szabó & Meszéna (2006a), de már a nem kicsi perturbáció esetére. A konkrét modell használata következtében egy jóval konkrétabb szinten lehetett a „korlátozott hasonlóság” érvényességét demonstrálni. A folytonos együttélés lehetősége, ám kivételessége, más modellekben is megjelent már. Geritz (1995), Geritz & mtsi. (1999) az aszimmetrikus mag-kompetíciót vizsgálta. Kitzing & mtsi. (1999) metapopulációs-felülkolonizációs vizsgálatokban látott hasonlót. Meszéna & Szathmáry (2001) – ezen alapul a 7. fejezet is – a prebiotikus replikatorok versenyét és együttélését elemezte. Gyllenberg & Meszéna (2005) folytonos együttélés kérdésének áttekintése mellett bebizonyított egy nagyon általános állítást: végtelen sok populáció együttélése a fenotípus-tér egy véges részében szükségképpen struktúráisan instabil minden olyan modellben, amelyeket folytonos összetevőkből építünk fel.

4.5.2. Térben kiterjedt populációk

Amit azt a 2. fejezetben már megbeszéltük, az együttélés reguláltságának követelménye alól felmentést ad, ha az együttélő populációk valóban mindenben pontosan azonosak. Ezen kívül még egy kivételes eset van: ha a populációkat egy átjárhatatlan terjedési gát választja szét. Ha a migráció még az evolúciós időskálán is elhanyagolható, akkor természetesen a kompetitív kizárás veszélye sem áll fenn. Minden más esetben viszont azt mondhatjuk, hogy az evolúciós időskálán minden populációra nézve beáll egy egyensúlyi eloszlás a különböző élőhelyek között. A fent kifejtettek ekkor már érvényesek lesznek oly módon, hogy r_i a térbeli relaxáció után kialakuló populáció-szintű növekedési rátát jelenti. (Feltételezzük, hogy a világ, amelyben populációink terjednek, véges. Erre az esetre Greiner & mtsi., 1994 alapozza meg azt az időskála-szétválasztást, amire itt szükségünk van.) Ezt az r_i -t kifejezhetjük akár úgy, mint a megfelelő mátrix vezető sajátértéke (ld. az 1.3. pont, Metz & Diekmann, 1986; Caswell, 2001; Diekmann & mtsi., 1998, 2001, 2003), akár úgy, mint a lokális növekedési rátáknak a lokális létszámokkal súlyozott átlaga (Chesson, 2000a).

²A kapcsolatra Yoh Iwasa hívta fel a figyelmünket. Lásd még Haccou & Iwasa, 1995, 1998.

Térbeli populációk vizsgálata esetén az E illetve I vektoroknak tartalmazniuk kell a külső paraméterek illetve a reguláló változók értékeit az összes helyen (v.ö. Chesson, 2000a E_{jx} és C_{jx} változóival). A 6. fejezetben (Mészéna & mtsi., 1997) például két foltos osztozó populációkat vizsgálunk, mindkét foltban egy-egy reguláló tényezővel. (Lásd Szilágyi & Mészéna, elbírálás alatt, az impakt- és szenzitivitás-nichek elemzéséről ugyanebben a modellben.) Czárán (1989), Mizera & Mészéna (2003) és Mizera & mtsi. (előkészületben) az analóg szituációt vizsgálja környezeti gradiens esetére, amikor a helyfüggő reguláló faktor egy végtelen dimenziós szabályozást hoz létre. Szabó & Mészéna (2006b) azt vizsgálja, hogy az erőforrások különböző skálájú heterogenitása is megjelenhet különálló regulációként.

4.5.3. Fluktuáló környezet

A tér-időbeli fluktuációk könnyűszerrel vezethetnek a diverzitás növekedésére. Mint azt Armstrong & McGehee (1976) megmutatták, egyazon erőforráson együttélő két populáció is robusztusan együttélhet, ha a populációdinamikai attraktor egy periódikus pálya. Adler (1990), Loreau (1989, 1992), Loreau & Ebenhöh (1994), Huisman & Weissing (1999) további példákat mutattak a környezeti fluktuációk (legyenek azok külsők, vagy a dinamika által generáltak) révén megnövekedett diverzitásra. A komplex tér-idő mintázatok következtében előálló diverzitást vizsgálta Czárán (1998), Czárán & Bartha (1989, 1992). Tél & mtsi. (2000), Károlyi & mtsi. (2000, 2002), Szabó & mtsi. (2002), Scheuring & mtsi. (2003) kaotikus áramlások diverzitásfentartó hatását tanulmányozták.

Chesson (1994, 2000b) két fluktuáció-indukálta együttélés-stabilizáló mechanizmust különböztetett meg. A „storage effect” lényegében a fluktuáció által lehetővé tett időbeli niche-szegregációt jelenti (v.ö. Christiansen & Fenchel, 1977, 69. oldal). A „storage” kifejezés arra utal, hogy időbeli niche-szegregáció esetén mindegyik populációnak túl kell élnie valahogyan a számára kedvezőtlen időszakot is. Például úgy, hogy vannak búvóhelyek, amelyekben – ha kis létszámban is – de átvészelik a rossz időszakokat. A második mechanizmus, az „effect of relative non-linearity” a mi nyelvünkön azt jelenti, hogy a reguláló tényezők fluktuációját leíró paraméterek (mint a variancia) újabb reguláló változókként jelennek meg a nemlineáris átlagolás nemtrivialitása következtében (lásd. Levins, 1979 valamint Kisdi & Mészéna, 1993 modelljeit).

A fluktuáció diverzitás-fenntartó szerepe lényegesen megerősödhet térbeli heterogenitás jelenlétében feltéve, hogy a különböző lokalitások fluktuációi aszinkronak (lásd többek között Chesson, 2000a; Szabó & Mészéna, 2007; Parvinen & Mészéna, elbírálás alatt; Magyar & mtsi., előkészületben). Ilyenkor ugyanis a fajoknak van hová elmenekülniük a számukra egy adott helyen hátrányos időszakok elől.

Elméletünk a következőképpen terjeszthető ki általánosan a tér-időben stacionáriusan fluktuáló környezet esetére.³ Kiindulásul tekintsük a reguláló változók minden egyes tér-idő-pontban felvett értékét *külön* reguláló változónak. Ezek után nézzük meg, hogy a változók e kollekciónak melyek azok a kombinációk, amelyekhez a populációk valóban különböző módon viszonyulnak. Bizonyos esetekben ezek a kombinációk a változók tér-időbeli átlaga, varianciája, stb. lesznek – ez a relatív nemlinearitási effektus. Egy periódikus környezetben viszont az egy cikluson belüli időpontok a lényegesen különbözőek, míg a különböző periódusok egymásnak megfelelő időpontjai ekvivalensek. Ilyenkor a periódusnak megfelelő *ciklikus* időváltozó mentén lehet szegregálódni, a ciklus különböző pontjaihoz tartozó reguláló változók a lényegesen különbözőek. Ez lesz a „storage effect”.⁴

³Az e bekezdésben írottak egy korábbi változatát Peter Chesson a Theoretical Population Biology szerkesztőjeként nem fogadta el, s így a Mészéna & mtsi. (2006)-os publikációban az itteninél óvatosabb megfogalmazás szerepel. Kollégáimmal dolgozunk a formalizált elméleten.

⁴Juhász-Nagy Pált izgatta nagyon az a kérdés, vajon lehet-e az idő niche-tengely. A probléma természetesen az, hogy miután egy fajnak hosszú ideig kell fennmaradnia, nem lehet, hogy időben lokalizált legyen. A *ciklikus*

4.5.4. Kitekintés

Jegyezzük meg, hogy e fejezet fő kérdése, azaz hogy „mi az esélye annak, hogy valahány rögzített faj adott körülmények között együtt élhessen?” nem azonos azzal az empirikusan relevánsabb kérdéssel, hogy „mi a hasonlóság eloszlása a természetben megfigyelhető társulásokban?”. A második kérdésre adott választ befolyásolja a rendelkezésre álló fajok eloszlása csakúgy, mint az evolúciós és „assembly” folyamatok (v.ö. Leibold 1998), amelyek e fejezetben érdeklődésünkön kívül állnak.

Mindazonáltal, az itt bemutatott elmélet lehetővé teszi általános várakozások megfogalmazását. Elméletünk azt jósolja, hogy az együttélő fajoknak különbözniük kell azokban a fiziológiai és viselkedési tulajdonságokban, amelyek megszabják az illető faj viszonyát a reguláló tényezőkhöz, azaz a faj impakt- és szenzitivitás niche-ét. A „character displacement” vizsgálatok (Schluter 2000a; Schluter 2000b, 296. o.) nagyon világosan demonstrálják ennek a következtetésnek az érvényét. Másfelől az együttélést nyilvánvalóan elősegíti a külső környezeti paraméterek irányába mutatott toleranciák hasonlósága.⁵ Amikor egy vizsgálatban a filogenetikai rokonságot tekintik a hasonlóság mércéjének (mint tette azt Webb, 2000), az eredmény bármi lehet. Ez a mérce ugyanis egyszerre korrelál azzal a kétféle értelemben vett hasonlósággal, melyek hatása az együttélésre ellentétes. Úgy gondoljuk, hogy az ilyen konfúziók csak egy mechanisztikus megközelítéssel kerülhetőek el, amely expliciten figyelembe veszi a populációszabályozás módját.

E fejezetben arra koncentráltunk, hogy kapcsolatot találjunk a niche-átfedés és a kompetitív kizárás között. Ezt az elemzést nyilvánvalóan ki kell egészíteni más szinteken történő vizsgálatokkal. Az alsóbb szinten szükség van annak a megértésére, milyen fiziológiai és viselkedési kényszerek/trade-off-ok és milyen evolúciós folyamatok szabják meg egy faj niche-ének alakját és szélességét. (Lásd Chesson, 2000b-t a trade-off-ok szerepét illetően.) Jó példa erre Schreiber & Tobiason (2003) vizsgálata, akik a generalista/specialista evolúciót tanulmányozták a két erőforrásos Tilman modell kontextusában. E vizsgálatban nagyon lényeges szerepet játszott Tilman különbségtétele az esszenciális és a helyettesíthető erőforrások között. Ez a különbség – amely ott van a megfelelő trade-off görbe konvex-vagy-konkáv jellege hátterében (v.ö. Levins, 1962) – a linearizáció miatt nem játszott szerepet a mi vizsgálatainkban. Egy viselkedési kényszer (a mozgékony rögzített szintje) volt fontos a térbeli niche-szélesség meghatározásában Mizera & Meszéna (2003), Mizera & mtsi. (előkészületben) vizsgálatában.

A magasabb szinten vizsgálni kell majd a niche-szétválás és a biodiverzitás tágabb kérdésének viszonyát. Ha egy ökoszisztéma nem telített, akkor az aktuális diverzitást a kolonizáció és a kihalás egyensúlya szabja meg, ahogy azt MacArthur & Wilson (1967) javasolta. Hubbell (2001) a megfontolást kiegészítette a speciáció figyelembe vételével és kidolgozott egy komoly matematikai elméletet ezen a bázison. Alapfeltevése, miszerint a fajok alapvetően neutrálisak, azaz nincs közöttük fitness-különbség, ellentétes e dolgozat alapszemléletével. Hubbell a problémát érti, de amivel áthidalni próbálja, az hibás. Azt mondja, hogy azért nincs a fajok között fitness-különbség, mert egyensúlyban úgyis nulla a növekedési ráta. Csakhogy ha a frissen megürült élőhelyek betöltése a kérdés, akkor nem az egyensúlyi, hanem az inváziós fitness a mérvadó, ami viszont nem nulla, és nem is egyenlő minden fajra.

Mindenesetre, Hubbell elmélete a jelenleg legkidolgozottabb diverzitás-elmélet. Akkor is viszonyítási pont, ha feltevéseinek érvénye problémát okoz. Csak szimpatizálni lehet a véleményével, miszerint a „niche-assembly” és a „dispersal-assembly” nézőpontok közötti viszony az „... ökológia egyik legalapvetőbb megoldatlan problémája”. E fejezetben arra törekedtünk, hogy e két kép közül a niche-szétváláson alapulót világossá tegyük, amely természetesen előfeltétele a másikkal való viszony tisztázásának.

idő felosztása a válasz.

⁵Mathew Leibold hívta fel a figyelmünket erre a dichotomiára.

4.6. Függelék

A 4.6.1. függelék precíz módon bevezeti az alapvető matematikai koncepciókat. A 4.6.2. függelék arra szolgál, hogy céljainkra demisztifikálja a tenzorok fogalmát, amire szükségünk lesz a 4.6.3. függelékben a paralelopipedon térfogatának kiszámításához.

4.6.1. Véges és végtelen dimenzió egyszuszra: az alapvető jelölések

Jelölje Ω a reguláló tényezők halmazát, vagyis – a 2. fejezet terminológiájával – a niche-teret. Legyen D a reguláló tényezők száma. Amennyiben végtelen sok reguláló tényezőnk van (azaz $D = \infty$), azok általában véges sok folytonos változóval karakterizálhatóak, azaz Ω általában \mathbb{R}^n egy részhalmaza. A 4.3.4. pont egydimenziós erőforrás-kontinuuma az $\Omega = \mathbb{R}$ esetnek felel meg.

A reguláló környezet állapota, amit \mathbf{I} -vel jelölünk, akkor van specifikálva, ha megadjuk az összes reguláló változó értékét. Azaz \mathbf{I} -t úgy tekinthetjük, mint egy leképezést Ω -ról \mathbb{R} -be. Használjuk a szokásos \mathbb{R}^Ω jelölést azon függvények halmazára, amelyek Ω -ról \mathbb{R} -be képeznek! Ekkor

$$\mathbf{I} \in \mathbb{R}^\Omega : \quad x \in \Omega \mapsto I(x) \in \mathbb{R}. \quad (4.53)$$

Ha D véges, Ω -t azonosíthatjuk az $\{1, 2, \dots, D\}$ indexhalmazzal. Ekkor \mathbb{R}^Ω nem más, mint \mathbb{R}^D . Ebben az esetben \mathbf{I} egy véges dimenziós vektorrá válik:

$$\mathbf{I} = (I_1, I_2, \dots, I_D) \in \mathbb{R}^D. \quad (4.54)$$

Hasonlóképpen, az impakt és szenzitivitás vektorok/függvények (\mathbf{C}_j és \mathbf{S}_j a j -edik populáció esetében) is \mathbb{R}^Ω elemei, illetve \mathbb{R}^D -éi amikor D véges. Mindkét függvény egy-egy valós számot rendel minden reguláló változóhoz: ti. a j -edik populáció impaktját és szenzitivitását a szóban forgó reguláló tényező vonatkozásában.

Ezen vektorok/függvények skalárszorzatát (amely átfedésüket méri) a szokásos módon definiálhatjuk:

$$\mathbf{u} \cdot \mathbf{v} = \begin{cases} \sum_{i=1}^D u_i v_i & \text{ha } \Omega \text{ véges,} \\ \int u(x)v(x)dx & \text{ha } \Omega = \mathbb{R}^n. \end{cases} \quad (4.55)$$

Az abszolút érték (vagy norma) definíciója is a szokásos:

$$|\mathbf{u}| = \sqrt{\mathbf{u} \cdot \mathbf{u}}. \quad (4.56)$$

Itt egy pontosító megjegyzésre van szükség. A végtelen dimenziós esetben a (4.55) formula „átfedési integrál”-jának létezése egy pótlólagos követelmény, amely a megengedett I függvényeket az úgynevezett L_2 függvényter elemeire szűkíti le.

Bizonyos alkalmazásokban elképzelhető, hogy az Ω halmaz komplikáltabb szerkezetű, mint \mathbb{R}^n . A 4.5.3. pontban javasolt kiterjesztés is kilóg az L_2 függvényterből. Mindenképpen szükség van a skaláris szorzat egy olyan definíciójára, amely a \mathbb{R}^Ω függvényteret egy Hilbert térre szűkíti le (Rudin, 1974, 76. o.). A végtelen dimenziós esetben a szenzitivitás a (4.43) definíciója és a differenciálás láncszabálya, amit a (4.47) lépésnél alkalmaztunk, Riesz Hilbert terekre vonatkozó reprezentációs tételén (Rudin, 1974, 85. o., 4.12. tétel) alapul.

4.6.2. Tenzorok, light verzió

Noha a tenzorkalkulus sokszor a matematikában egyébként járatos emberek számára is a mumus szerepét tölti be, amire itt szükségünk van, az nagyon egyszerű. Szempontunkból egy L -tenzor semmi más, mint egy L változós függvény, amelynek változói Ω elemei.

Az $\mathbf{u}_1, \mathbf{u}_2, \dots, \mathbf{u}_L \in \mathbb{R}^\Omega$ függvények tenzoriális szorzatának nevezzük az alábbi L -tenzort:

$$(\mathbf{u}_1 \circ \mathbf{u}_2 \circ \dots \circ \mathbf{u}_L)(x_1, x_2, \dots, x_L) = u_1(x_1) u_2(x_2) \dots u_L(x_L). \quad (4.57)$$

Amennyiben Ω véges, a tenzoriális szorzat egy L számú indexszel jellemzett mennyiség, azaz egy „ L dimenziós mátrix”:

$$(\mathbf{u}_1 \circ \mathbf{u}_2 \circ \dots \circ \mathbf{u}_L)_{j_1, j_2, \dots, j_L} = u_{1j_1} u_{2j_2} \dots u_{Lj_L} \quad (4.58)$$

ahol u_{lj} a \mathbf{u}_l vektor j -edik komponensét jelöli. Bár ez így igencsak ijesztően néz ki, semmi különösebb mélység e definícióban nincs. $L = 2$ esetén a tenzoriális szorzat nem más, mint a mátrixszámításból ismert diadikus szorzat. Ekkor az eredmény egy szokásos kétdimenziós mátrix.

Tenzorok skaláris szorzatát és normáját a (4.55) és a (4.56) definíciók analógiájára értelmezzük azáltal, hogy az összegezést/integrálást kiterjesztjük az összes változóra/indexre. Két tenzoriális szorzat skaláris szorzata komponensenként vehető:

$$(\mathbf{u}_1 \circ \mathbf{u}_2 \circ \dots \circ \mathbf{u}_L) \cdot (\mathbf{v}_1 \circ \mathbf{v}_2 \circ \dots \circ \mathbf{v}_L) = (\mathbf{u}_1 \cdot \mathbf{v}_1) (\mathbf{u}_2 \cdot \mathbf{v}_2) \dots (\mathbf{u}_L \cdot \mathbf{v}_L). \quad (4.59)$$

4.6.3. A paralelopipedon térfogata

Vizsgálatainkban kulcsszerepe van a $\mathbf{u}_1, \mathbf{u}_2, \dots, \mathbf{u}_L$ vektorok által kifeszített paralelopipedon $\mathcal{V}_{\mathbf{u}}$ (L dimenziós) térfogatának. Nem sokunk szokott ilyen térfogatot számolni, így azután ezt a kérdést általában sokkal bonyolultabb ügyek (differenciálgeometria, általános relativitáselmélet, lásd például Edwards, Jr., 1973, 345.o.; Misher & mtsi., 1973, 204. o.) kontextusában tárgyalják. Álljon itt tehát röviden és egyszerűen.

Az $L = D$ eset jól ismert (Apostol, 1962, 84-86. o.; Case, 2000, 420-422. o.; Edwards, Jr., 1973, 245. o.). A paralelopipedon térfogata a vektorokból alkotott \mathbf{u} négyzetes mátrix determinánsaként számolható, azaz

$$\mathcal{V}_{\mathbf{u}} = \det \mathbf{u} = \sum_{\sigma \in S^L} (-1)^\sigma u_{1\sigma(1)} \cdot u_{2\sigma(2)} \cdot \dots \cdot u_{L\sigma(L)} \quad \text{ha } L = D. \quad (4.60)$$

Itt az \mathbf{u} mátrix u_{ij} eleme az \mathbf{u}_i vektor j -edik komponense. A determináns kifejtésében S^L az $\{1, \dots, L\}$ indexhalmaz permutációinak csoportját jelöli, $(-1)^\sigma$ pedig ± 1 annak megfelelően, hogy a permutáció páros vagy páratlan. Ezt a formulát kell az $L \neq D$ esetre általánosítanunk, amikor az \mathbf{u} mátrix nem négyzetes, s így determinánsa sem képezhető. (D lehet végtelen is, L azonban nem.)

Megmutatjuk, hogy az $\mathbf{u}_1, \mathbf{u}_2, \dots, \mathbf{u}_L$ vektorok által kifeszített paralelopipedon térfogata a vektorok úgynevezett ékszorzatának normája:

$$\mathcal{V}_{\mathbf{u}} = |\mathbf{u}_1 \wedge \mathbf{u}_2 \wedge \dots \wedge \mathbf{u}_L|, \quad (4.61)$$

Az ékszorzatot a következő L -tenzorként értelmezzük:

$$\mathbf{u}_1 \wedge \mathbf{u}_2 \wedge \dots \wedge \mathbf{u}_L = \frac{1}{\sqrt{L!}} \sum_{\sigma \in S^L} (-1)^\sigma \mathbf{u}_{\sigma(1)} \circ \mathbf{u}_{\sigma(2)} \circ \dots \circ \mathbf{u}_{\sigma(L)}. \quad (4.62)$$

Azaz az ékszorzat nem más mint a vektorok *antiszimmetrizált* tenzoriális szorzata. A $1/\sqrt{L!}$ szorzót (amely másutt általában nem szerepel az ékszorzat definíciójában) a későbbi kényelmünk érdekében vezettük be.

A fokozatos ráhangolódás érdekében nézzük először az $L = 2$ esetet:

$$\mathbf{u} \wedge \mathbf{v} = \frac{1}{\sqrt{2}} (\mathbf{u} \circ \mathbf{v} - \mathbf{v} \circ \mathbf{u}), \quad (4.63)$$

avagy, véges D -re:

$$(\mathbf{u} \wedge \mathbf{v})_{ij} = \frac{1}{\sqrt{2}} (u_i v_j - u_j v_i), \quad (4.64)$$

ami egy $L \times L$ antiszimmetrikus mátrix. A $D = 3$ speciális esetben a (4.64) antiszimmetrikus mátrix 6 nem nulla komponenssel rendelkezik. Ezek $\pm\sqrt{2}$ -vel való szorzás után megegyeznek a $\mathbf{u} \times \mathbf{v}$ vektoriális szorzat 3 komponensével. (A vektoriális szorzat fogalmát lásd Anton, 1984, 111 o.) Ezek után világos, hogy

$$|\mathbf{u} \wedge \mathbf{v}| = |\mathbf{u} \times \mathbf{v}| = |\mathbf{u}||\mathbf{v}| \sin(\mathbf{u}, \mathbf{v}). \quad (4.65)$$

Állításunknak megfelelően ez nem más mint az \mathbf{u} és a \mathbf{v} vektorok által kifeszített paralelogramma területe (v.ö. a (4.22) egyenlettel). Az ékszorzatot a vektoriális szorzat általánosításának tekinthetjük; ez utóbbi a háromdimenziós tér specialitása.

Ha D véges, a (4.62) ékszorzatot felírhatjuk indexes jelölésben is:

$$(\mathbf{u}_1 \wedge \mathbf{u}_2 \wedge \dots \wedge \mathbf{u}_L)_{j_1, j_2, \dots, j_L} = \frac{1}{\sqrt{L!}} \sum_{\sigma \in S^L} (-1)^\sigma u_{\sigma(1)j_1} \cdot u_{\sigma(2)j_2} \cdot \dots \cdot u_{\sigma(L)j_L}. \quad (4.66)$$

Ebben az L -tenzorban csak azok az elemek különböznek zérustól, amelyekre a j_1, j_2, \dots, j_L indexek mind különbözőek. A (4.61) állítást most három eset megvizsgálásával látjuk be.

$D < L$: Mivel nincs L számú különböző index, az ékszorzat eltűnik. Ez megfelel annak a ténynek, hogy a $\mathcal{V}_\mathbf{u}$ L -dimenziós térfogat eltűnik $D < L$ dimenzióban.

$D = L$: Minden nullától különböző elem $\pm \det \mathbf{u} / \sqrt{L!}$ -sal egyenlő, ahol \mathbf{u} az \mathbf{u}_i vektorokból felépülő négyzetes mátrixot jelöli. Mivel $L!$ számú ilyen tagunk van, az ékszorzat normája

$$|\mathbf{u}_1 \wedge \mathbf{u}_2 \wedge \dots \wedge \mathbf{u}_L| = |\det \mathbf{u}| = \mathcal{V}_\mathbf{u} \quad (L = D). \quad (4.67)$$

$D > L$: Ekkor az \mathbf{u} mátrix nem négyzetes, tehát $\det \mathbf{u}$ értelmetlen. Mindazonáltal, a (4.61) kifejezés érvényes marad, hiszen, a (4.67)-hez vezető gondolatmenet továbbra is alkalmazható \mathbb{R}^Ω azon L dimenziós alterében, amely tartalmazza az \mathbf{u}_i vektorokat. Ezzel állításunkat bebizonyítottuk.

A 4.3.3. pont *Segédtetele* a következő összefüggés direkt következménye:

$$\begin{aligned} & (\mathbf{S}_1 \wedge \mathbf{S}_2 \wedge \dots \wedge \mathbf{S}_L) \cdot (\mathbf{C}_1 \wedge \mathbf{C}_1 \wedge \dots \wedge \mathbf{C}_L) = \\ & = \left(\frac{1}{\sqrt{L!}} \sum_{\sigma \in S^L} (-1)^\sigma \mathbf{S}_{\sigma(1)} \circ \dots \circ \mathbf{S}_{\sigma(L)} \right) \left(\frac{1}{\sqrt{L!}} \sum_{\sigma' \in S^L} (-1)^{\sigma'} \mathbf{C}_{\sigma'(1)} \circ \dots \circ \mathbf{C}_{\sigma'(L)} \right) = \\ & = \frac{1}{L!} \sum_{\sigma \in S^L} \sum_{\sigma' \in S^L} (-1)^{\sigma\sigma'} (\mathbf{S}_{\sigma(1)} \cdot \mathbf{C}_{\sigma'(1)}) (\mathbf{S}_{\sigma(2)} \cdot \mathbf{C}_{\sigma'(2)}) \dots (\mathbf{S}_{\sigma(L)} \cdot \mathbf{C}_{\sigma'(L)}) = \\ & = \sum_{\sigma \in S^L} (-1)^\sigma (\mathbf{S}_1 \cdot \mathbf{C}_{\sigma(1)}) (\mathbf{S}_2 \cdot \mathbf{C}_{\sigma(2)}) \dots (\mathbf{S}_L \cdot \mathbf{C}_{\sigma(L)}) = \det \mathbf{a}, \quad (4.68) \end{aligned}$$

ahol az \mathbf{a} mátrix definíciója

$$a_{ij} = \mathbf{S}_i \cdot \mathbf{C}_j, \quad (4.69)$$

megegyezésben a (4.12) és a (4.47) összefüggésekkel.

Végezetül, igazolnunk kell, hogy

$$(\mathbf{u} \wedge \mathbf{v})^2 + (\mathbf{u} \cdot \mathbf{v})^2 = \mathbf{u}^2 \mathbf{v}^2, \quad (4.70)$$

ami a (4.25) összefüggés alapja. Gondoljuk meg, hogy

$$(\mathbf{u} \wedge \mathbf{v})^2 = \frac{1}{2} (\mathbf{u} \circ \mathbf{v} - \mathbf{v} \circ \mathbf{u})^2 = (\mathbf{u} \circ \mathbf{v})^2 - [(\mathbf{u} \circ \mathbf{v})(\mathbf{v} \circ \mathbf{u})]. \quad (4.71)$$

Ebből következik, hogy

$$(\mathbf{u} \circ \mathbf{v})^2 = \mathbf{u}^2 \mathbf{v}^2 \quad (4.72)$$

és

$$(\mathbf{u} \circ \mathbf{v})(\mathbf{v} \circ \mathbf{u}) = (\mathbf{u} \cdot \mathbf{v})^2, \quad (4.73)$$

ami bizonyítja az állítást.

Illusztrációképpen vizsgáljuk meg az $\Omega = \mathbb{R}$, $L = 2$ esetet, azaz számítsuk ki a paralelogramma területét a 4.3.4. pontban tárgyalt erőforrás-kontinuum esetre:

$$\mathcal{V}_{\mathbf{u}} = |\mathbf{u}_1 \wedge \mathbf{u}_2| = \sqrt{\int_{x_2} \int_{x_1} \left[\frac{u_1(x_1)u_2(x_2) - u_1(x_2)u_2(x_1)}{\sqrt{2}} \right]^2 dx_1 dx_2}. \quad (4.74)$$

Ez a kifejezés könnyen kapcsolatba hozható az átfedési integrállal:

$$\mathcal{V}_{\mathbf{u}} = \sqrt{\int_x [u_1(x)]^2 dx \cdot \int_x [u_2(x)]^2 dx - \left[\int_x u_1(x)u_2(x) dx \right]^2}. \quad (4.75)$$

Az eredmény megfelel a (4.25) és a (4.70) formuláknak: a terület csökken, ha az átfedés nő.

5. fejezet

Az adaptív dinamika alapjai

Összefoglaló. *E fejezetben a populációdinamika és a folytonos evolúció dinamikájának viszonyát vizsgáljuk a hasonló populációk dinamikájának tanulmányozásán keresztül. A hasonlóság következtében a populációk relatív dinamikája lassú az aggregált dinamikához képest. Az időskálák szétválása miatt a két dinamika szeparáltan vizsgálhatóvá válik. A relatív dinamika leegyszerűsödik, tulajdonságai egy a stratégiakülönbségek szerinti Taylor sorfejtésből kaphatóak meg. Elemzésünk megalapozza az adaptív dinamika evolúciós képét. A kis evolúciós lépésekből összeálló aszexuális fejlődési folyamat általában direkcionális a fitness grádiens által megszabott irányban. A kivételes „szinguláris” pontokban, ahol a fitness grádiens nulla, ott az evolúciós folyamat elágazhat. Ennél bonyolultabb fejlődési folyamat a folytonos aszexuális evolúció keretein belül nem lehetséges. Ezáltal megmutatjuk, hogy az élővilág diverzifikálódása a darwini evolúció természetes következménye.*

5.1. Bevezetés

E fejezet célja az, hogy pontos matematikai alakban fejezze ki a 3.2.2. pontban leírt *Folytonossági elvet* és következményeit, az adaptív dinamikát. Az áttekinthetőség kedvéért álljon itt az elv még egyszer:

Folytonossági elv

Hasonló fenotípusok relatív létszáma csak kismértékben befolyásolhatja az adaptív tájképet.

Sokféleképpen lehet elmondani ugyanazt, ez gyakran izlés dolga is. Számomra az adaptív dinamika a kezdetektől fogva lényegében ezt a folytonossági gondolatmenetet jelentette, s ebben a szellemben írtam a cikkeimet (lásd például Meszéna & mtsi., 1997; Vukics & mtsi. 2003). Pedig a *Folytonossági elv* pontos matematikai megfogalmazása (Meszéna & mtsi., 2005) sok évet váratott magára. Fizikusként számomra természetes volt az a helyzet, amelyben matematikai levezetések intuitív argumentációkkal keverednek. Matematikán felnőtt kollégáim ezzel szemben

Az 5.2. alfejezet Meszéna & mtsi. (2005) átdolgozása, az adaptív dinamikai elmélet populációdinamikai megalapozását tartalmazza. Az 5.3. alfejezet (amely jelentős részben Geritz & mtsi., 1997, 1998-re támaszkodik) az adaptív dinamika klasszikus elméletének rövid – de kitekintésekkel bővített – összefoglalása, amely a jelen felépítésben a következmény szerepét játssza. Az első alfejezet eredményeit magaménak tekintem. A másodikban társszerzőim – Hans Metz és Stefan Geritz – érdeme volt a legdöntőbb áttörés: az általános klasszifikáció lehetősége egyrészt és az evolúciós elágazás konkrét lehetősége másrészt.

a tiszta beszédet szeretik, ezért az adaptív dinamikai alapcikk (Geritz & mtsi., 1997, 1998) *feltételezték*, hogy a mutáció olyan ritka hogy egyszerre csak egyetlen mutáns terjed, valamint hogy az inváziós fitness teljesen meghatározza a verseny kimenetét.

Természetesen mindig is tudtuk-éreztek, hogy a nagyon ritka mutáció feltételezése csak matematikai mankó, és hogy kis mutációs lépések esetében nem várható több komplikáció, mint amit az inváziós fitness jósol. Ez a meggyőződés implicit módon benne volt minden cikkünkben, expliciten viszont nem feltétlenül. Hisz éppen azért tettünk egyszerűsítő feltevéseket, hogy ne legyen szükségünk a pontosan nem értett dolgokra.

Ez a helyzet látnivalóan sokakat zavart. Megkaptuk, hogy az adaptív dinamika tele van kimondatlan és tisztázatlan feltevésekkel (Waxman & Gavrilles, 2005). Mondhatjuk (mondtuk is, lásd a cikkhez fűzött kommentárjainkat), hogy ez a kritika igazságtalan: hisz éppen hogy a biztonság kedvéért kimondtuk azokat a feltevéseket, amelyekre szükségünk volt, akkor is, ha gyanítottuk, hogy nem igazán nélkülözhetetlenek. De ettől még a konfúzió létezik. Álljon itt tehát a pontos elemzés az adaptív dinamika alapjairól.

Először is meg kell vizsgálnunk *hasonló* populációk együttes populációdinamikáját. Ez történik az 5.2. alfejezetben. Itt tehát nem esik majd szó a változatok generálásáról: a már jelenlévő fenotípusok dinamikájáról beszélünk. Az 5.3. alfejezet tárgya lesz a továbblépés, az evolúciós következmények leírása.

5.2. Az adaptív dinamikai folytonosság

5.2.1. Kiindulópont

Hasonló populációk együttes dinamikájának általános alakját felírni meglepően nemtriviális feladat. L számú struktúrátlan populáció viselkedését a

$$\frac{dn_i(t)}{dt} = r_i(n_1, n_2, \dots, n_L)n_i \quad (i = 1, 2, \dots, L), \quad (5.1)$$

nemlineáris differenciálegyenlet-rendszerrel írhatjuk le. Az előző fejezethez hasonlóan n_i és r_i jelentik az i -edik populáció denzitását és növekedési rátáját. Dinamikánk természetesen megegyezik (4.4)-el (41. oldal) csak a reguláló tényezőket most nem írtuk ki. Innen azonban nincs tovább: nem tudjuk az egyenletrendszerbe értelmesen beleírni azt, hogy a populációink hasonlóak. Odáig, hogy az r_i függvényeknek valamilyen értelemben hasonlóknak kell lenniük, még rendben van. De hasonló módon is kell függeniük az összes n_i -től, ez vajon mit jelent? Minek is kell történnie e függvények alakjával, ha két populáció fenotípusának különbsége nullához tart?

Sok-sok év próbálkozásának eredménytelensége (nem csak a magamé, de kollégáimé is) mondatja velem, hogy nincs egyszerűbb út, mint egy mélyebb, funkcionálanalitikai kiindulópontot választani. Mégis sajnálnám, ha Olvasóim egy részét e miatt elveszíteném. A nehezebb matematikára szerencsére csak a jelen vizsgálat legelején lesz szükségünk, az (R1) és az (R2) számolási szabályok levezetésével szerepe véget ér. Ha az Olvasó hajlandó e két banálishan egyszerű eredményt szemléleti alapon elfogadni, akkor nem kell a mélyebb dolgokkal foglalkoznia. S egyébként is igyekszem úgy fogalmazni, hogy a dolgok intuitív alapon is következőek legyenek. Ebben segítségemre lesz a fizikában szokásos jelölésrendszer, amely a szemlélet-közelséget preferálja a pontosságot-sugallás helyett. Az érdeklődő Olvasó a függelékben találja az egzakt beszédet.

Feltételezzük, hogy a populációlétszám elég nagy a determinisztikus leíráshoz. (Az 5.3.1. pontban visszatérünk arra a kérdésre, hogy egy új mutáns természetesen kis létszámban van jelen.) Az 1. fejezetben mondottaknak megfelelően eltekintünk a populáció-struktúrától abban a reményben, hogy ez a minket érdeklő lassú időskálán már úgyszólván relaxált (v.ö. Greiner & mtsi., 1994). Az adaptív dinamikai kontextusnak megfelelően egy x -szel vagy y -nal jelölt folytonos, k dimenziós „stratégia” változó írja le az egyedek öröklődő tulajdonságait.

ν -vel fogjuk jelölni a stratégiák eloszlását a stratégiatérben – s itt kezdődnek a matematikailag nem olyan egyszerű ügyek. Szükségünk lesz arra, hogy megengedjünk folytonos és diszkrét eloszlásokat is. Ilyenkor pontosan azt kell mondani, hogy ν egy Schwartz disztribúció (lásd például Rudin, 1973). A szemléletesség kedvéért azonban jelölésünk a folytonos esetnek fog megfelelni: a $\nu(x)$ „függvény” a stratégiák eloszlásfüggvénye, amely a stratégiatér x helyén adja meg a stratégia-sűrűséget. Az összes egyedek száma természetesen

$$N = \int \nu(x) dx. \quad (5.2)$$

A populációdinamikát a

$$\frac{d\nu(y)}{dt} = r(y, \nu)\nu(y) \quad y \in \mathcal{X}. \quad (5.3)$$

differenciálegyenlet írja le. Itt $r(y, \nu)$ az y stratégia növekedési rátája (fitnessze, Metz & mtsi., 1992), amely függ a ν eloszlástól. A ν argumentum képviseli a fitnessz gyakoriságfüggését.

Az általánosított kompetíciós függvényt, amely az x stratégia (gyakran negatív) hatását méri az y stratégia növekedési rátájára, a következőképpen definiáljuk:

$$a_\nu(y, x) = -\frac{\delta r(y, \nu)}{\delta \nu(x)}. \quad (5.4)$$

E fejezet Függeléke mondja meg pontosan, mit is jelent ez, ha ν egy Swartz disztribúció. Szemléletesen, de pongyolán, $a_\nu(y, x)$ -t tekinthetjük úgy, mint az $r(y, \nu)$ mennyiség $\nu(x)$ szerint vett parciális deriváltját: hogyan függ az y stratégia növekedési rátája az x stratégia létszámától? (Lásd a (4.46) definíciót is az 52. oldalon.) Ha $\nu(x)$ egy folytonos függvény, akkor az ugynevezett funkcionálderiváltról beszélünk. A kompetíciós függvény megadja, hogy hogyan változik meg az $r(y, \cdot)$ fitnessz függvény, ha a $\nu(x)$ eloszlás kismértékben, $\delta \nu(x)$ -el megváltozik:

$$r(y, \nu + \delta \nu) \approx r(y, \nu) - \int a_\nu(y, x) \delta \nu(x) dx. \quad (5.5)$$

A folytonos formalizmus azonban csak matematikai mankó, figyelmünket valójában a diszkrét eloszlásokra szeretnénk fordítani. Tegyük fel, hogy L számú homogén populáció van jelen x_i stratégiákkal és n_i abundanciákkal ($i = 1, 2, \dots, L$). A folytonos nyelven ez úgy írható le, hogy az eloszlás

$$\nu(x) = \sum_{i=1}^L n_i \delta_{x_i}(x) \quad (5.6)$$

alakú. Itt a $\delta_{x_i}(x)$ Dirac-delta „függvény” egy olyan eloszlást ír le, amely „infinitezimálisan” keskeny az x_i stratégia körül és integrálja 1. (Elképzelhetjük például egy x_i várható értékű és nagyon kis szórású Gauss eloszlásnak, Zeldovics & Miskisz, 1978, 201. o.) Számoljuk most ki $r(y, \nu)$ deriváltjait az n_i és az x_i változók szerint:

$$\frac{\partial r(y, \nu)}{\partial n_i} = \int \frac{\delta r(y, \nu)}{\delta \nu(x)} \cdot \frac{\partial \nu(x)}{\partial n_i} dx = - \int a_\nu(y, x) \delta_{x_i}(x) dx = -a_\nu(y, x_i), \quad (5.7)$$

és

$$\frac{\partial r(y, \nu)}{\partial x_i} = \int \frac{\delta r(y, \nu)}{\delta \nu(x)} \cdot \frac{\partial \nu(x)}{\partial x_i} dx = - \int a_\nu(y, x) (-n_i \delta'_{x_i}(x)) dx = -n_i \partial_2 a_\nu(y, x_i), \quad (5.8)$$

ahol a deriválás láncszabályát alkalmaztuk, lásd a Függeléket.

Írjuk ki külön az eredményeket, hogy áttekinthetőbb legyen és rácsodálkozhassunk az egyszerűségükre:

$$\frac{\partial r(y, \nu)}{\partial n_i} = -a_\nu(y, x_i), \quad (\text{R1})$$

$$\frac{\partial r(y, \nu)}{\partial x_i} = -n_i \partial_2 a_\nu(y, x_i). \quad (\text{R2})$$

(R1) azt mondja, hogy az y stratégia növekedési rátájának az x_i stratégia létszáma szerinti deriváltját a kompetíciós függvény adja meg. Érthető, hisz lényegében ezzel definiáltuk a kompetíciós függvényt.

(R2) már érdekesebb. Az y stratégia növekedési rátájának az x_i stratégia (és most nem annak a létszáma!) szerinti deriváltját a kompetíciós függvénynek az x változója szerinti deriváltja adja, megszorozva a rezidens populáció létszámával. Nagyobb populáció stratégia-változása nagyobb hatással van a környezetre: lehet ezt is érteni.

Talán nem egészen transzparens ezen a ponton, de az a tény, hogy (R1) és (R2) összekapcsolja az n_i és az x_i szerinti deriválást, formalizálja a *Folytonossági elvet*. A fejezet végén még visszatérünk a matematikai és az intuitív kép viszonyára. A lényeg most annyi, hogy kezünkben van az a kiindulópont, amire szükségünk lesz, és a disztribúcióknak búcsút mondhatunk. Innentől kizárólag a „hagyományos”, véges sok változóra vonatkozó matematikai analízisre támaszkodunk.

5.2.2. Időskála szétválasztás

Az (5.6) diszkrét eloszlás esetére a populációdinamika az alábbi módon írható fel:

$$\frac{d}{dt} (\ln n_i) = r(x_i, \nu). \quad (5.9)$$

Vezessünk be új változókat! Legyen

$$N = \sum_i n_i \quad (5.10)$$

az aggregált populációméretet (5.2)-vel összhangban és

$$p_i = n_i/N \quad (5.11)$$

a relatív populációméreteket. Ekkor az aggregált populációméretre vonatkozó dinamikát a

$$\frac{d}{dt} (\ln N) = \bar{r}, \quad (5.12)$$

egyenlet írja le, ahol

$$\bar{r} = \sum_i p_i r(x_i, \nu) \quad (5.13)$$

a kiátlagolt növekedési ráta. A relatív dinamikát írhatjuk akár az

$$\frac{d}{dt} (\ln p_i) = r(x_i, \nu) - \bar{r} \quad (5.14)$$

alakban, akár pedig mint

$$\frac{d}{dt} \left(\ln \frac{p_i}{p_j} \right) = r(x_i, \nu) - r(x_j, \nu). \quad (5.15)$$

(Elegendő a p_i relatív populációméretet *arányának* a változását specifikálni, hisz $\sum_i p_i = 1$.)

Most feltételezzük, hogy az x_1, \dots, x_L stratégiák hasonlóak, azaz legyen

$$x_i = x_0 + \varepsilon \xi_i, \quad (5.16)$$

ahol $\varepsilon \rightarrow 0$. Az általánosság csorbítása nélkül feltesszük, hogy $x_0 = 0$. Mivel (5.15) jobb oldala ε -al arányos, a p_i változók (relatív) dinamikája lassú lesz az N változó (aggregált) dinamikájához képest. Ez azt jelenti, hogy a lassú időskálán (5.15) az ergodikus átlagával közelíthető:

$$\frac{d}{dt} \left(\ln \frac{p_i}{p_j} \right) = \langle r(x_i, \nu) - r(x_j, \nu) \rangle, \quad (5.17)$$

ahol $\langle \dots \rangle$ a gyors időskálára vett átlagolást jeleni. Itt lényegében azt kell feltételeznünk, és ezt a feltételezést meg is tesszük, hogy a gyors dinamikának nincsenek tetszőlegesen lassú komponensei, akkor ugyanis az időskála-szétválasztás kivihetetlen lenne. Feltevésünk természetesen minden egyszerű dinamikára teljesül.

Megjelent tehát egy időskála-szétválasztás a gyors aggregált dinamika és a lassú relatív dinamika között. Az első lényegében azonos az egyetlen populáció dinamikájával, míg a második az evolúciós helyettesítések dinamikája. Ezen a ponton válik szét, és válik egymástól részben függetlenné, a populációdinamika és az adaptív dinamika.

5.2.3. Hasonlósági sorfejtés

Írjuk fel ν -t az aggregált és a relatív abundanciák függvényeként:

$$\nu(N, \mathbf{p}, \varepsilon) = N \sum_{i=1}^L p_i \delta_{\varepsilon \xi_i}. \quad (5.18)$$

Fejtsük a fitness-függvényt Taylor-sorba az ε kis paraméter szerint:

$$r(y, \nu(N, \mathbf{p}, \varepsilon)) = r(y, N\delta_0) - \varepsilon N \sum_{i=1}^L p_i \partial_2 a_\nu(y, 0) [\xi_i] + \frac{\varepsilon^2}{2} (p_i\text{-ben másodrendű}) + \dots \quad (5.19)$$

(Itt a $\partial_2 a_\nu(y, 0) [\xi_i]$ -hoz hasonló kifejezések azt jelentik, hogy a $\partial_2 a(y, 0)$ deriváltat, mint lineáris operátort, alkalmazzuk a ξ_i vektorra.) A sorfejtés nemtriviális jellegzetessége az, hogy \mathbf{p} rendje minden egyes tagban megegyezik ε rendjével. Ne feledjük, hogy miközben ε szerint fejtettünk sorba, a p_i relatív abundanciákról nem tettük fel, hogy kicsik! A rendeknek ez az egybeesése az (R2) differenciálási szabály következménye.

(5.19) lineáris tagját átrendezhetjük:

$$r(y, \nu(N, \mathbf{p}, \varepsilon)) = r(y, N\delta_0) - \varepsilon N \partial_2 a_\nu(y, 0) [\bar{\xi}] + o(\varepsilon), \quad (5.20)$$

ahol

$$\bar{\xi} = \sum_{i=1}^L p_i \xi_i \quad (5.21)$$

a ξ_i -k „átlaga”. Következésképpen,

$$r(y, \nu(N, \mathbf{p}, \varepsilon)) = r(y, N\delta_{\varepsilon \bar{\xi}}) + o(\varepsilon), \quad (5.22)$$

ahol $\varepsilon \bar{\xi}$ az L stratégia abundanciákkal súlyozott átlaga. Azaz, a polimorf $\nu(\varepsilon)$ stratégia-eloszlás ε rendben egyenértékű az ugyanolyan átlagos stratégiájú és aggregált abundanciájú *monomorf*

populációval. Másképp szólva: ha a stratégiákat összevonjuk egyetlen átlagos stratégiává, az így elkövetett hiba ε rendben elhanyagolható.

Az (5.12) gyors dinamika a \mathbf{p} lassú változó rögzített értéke mellett a következőképpen írható:

$$\frac{d}{dt} (\ln N) = \sum_{j=1}^L p_j r(\varepsilon \xi_j, \nu(N, \mathbf{p}, \varepsilon)) = r(\varepsilon \bar{\xi}, N \delta_{\varepsilon \bar{\xi}}) + o(\varepsilon). \quad (5.23)$$

Itt felhasználtuk az (5.22) összefüggést, és hasonló átalakítást hajtottunk végre az első változó tekintetében.

Arra következtethetünk, hogy ε rendig bezáróan, az L számú populáció hatása egyenértékű egyetlen olyan populáció hatásával, amelynek stratégiája $\varepsilon \bar{\xi}$. *Feltételezzük*, hogy az ergodikus átlagok ezt az ekvivalenciát megöröklik, azaz, hogy az attraktorokra vett átlagok szintén ε rendben azonosak. Egyszerű attraktorok (mint fixpont, (kvázi)periódikus pálya) esetében ez a feltevés akkor igaz, ha nem vagyunk a populációdinamika egy bifurkációs pontjának közelében.

A bonyolultabb, kaotikus attraktorokkal kapcsolatos problémák (mindenütt sűrű bifurkációs pontok, és hasonlóak) szétfeszítik úgy e dolgozat, mint szerzője tudásának kereteit. Maradjunk annyiban, hogy ha van olyan kaotikus attraktor, amire a feltevésünk igaz, akkor az olyan populációdinamikákra az egész itt leírt elmélet érvényes.

Erre a típusú feltevésre az adaptív dinamikának mindenképpen szüksége van (Ferrière & Gatto, 1995). Noha a tisztán az s inváziós fitnesszokra alapozott elmélet (Geritz & mtsi., 1997, 1998) az itteni tárgyalással ellentétben nem támaszkodik expliciten a populációdinamikára, az a megkerülhetetlen feltevés, hogy az s függvény sima minden változójában, lényegében ugyancsak az itt megfogalmazott feltételt rója ki a populációdinamikai attraktorra.

5.2.4. Inváziós fitnessz és a relatív dinamika

Kontextusunkban az inváziós fitnesszt így írhatjuk fel:

$$s_{x_1, x_2, \dots, x_L}(y) = \left\langle r \left(y, \sum_{i=1}^L n_i \delta_{x_i} \right) \right\rangle. \quad (5.24)$$

Ez megfelel egy ritka y stratégia hosszútávú, kiátlagolt növekedési rátájának abban az ergodikus környezetben, amelyet az x_1, \dots, x_L „rezidens” stratégiák együttélése határoz meg. Jegyezzük meg, hogy

$$s_{x_1, x_2, \dots, x_L}(x_i) = 0 \quad (i = 1, 2, \dots, L), \quad (5.25)$$

azaz nulla minden egyes olyan stratégia növekedési rátája, amely tartósan jelen van.

Az a közelítés, amely összeköti az L számú hasonló stratégia viselkedését egyetlen populációéval, közvetlenül kiterjeszthető az s függvényekre. Kis ε esetén az L -rezidens inváziós fitnessz közelíthető az egyetlen rezidensnek megfelelővel:

$$\begin{aligned} s_{x_1, \dots, x_L}(y) &= \langle r(y, \nu(N, \mathbf{p}, \varepsilon)) \rangle = \langle r(y, N \delta_{\varepsilon \bar{\xi}}) \rangle + o(\varepsilon) = \\ &= s_{\varepsilon \bar{\xi}}(y) + o(\varepsilon). \end{aligned} \quad (5.26)$$

Ekkor az (5.17) lassú dinamika kifejthető az

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left(\ln \frac{p_i}{p_j} \right) &= \varepsilon \frac{\partial s_x(y)}{\partial y} [\xi_i - \xi_j] + \frac{\varepsilon^2}{2} \left\{ \frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial y^2} [\xi_i] [\xi_i] - \frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial y^2} [\xi_j] [\xi_j] + \right. \\ &\quad \left. + 2 \frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial y \partial x} [\xi_i - \xi_j] [\bar{\xi}] \right\} + o(\varepsilon^2) \end{aligned} \quad (5.27)$$

alakban. (Minden parciális az $x = y = 0$ pontban értendő.) A lineáris és az első két kvadratikus tag (5.26) y szerinti Taylor sorfejtéséből adódik. Az utolsó tag az átlagos stratégiának a 0 stratégiából $\varepsilon\bar{\xi}$ -be való elmozdításának következménye. Jegyezzük meg, hogy ezen utolsó tag $\bar{\xi}$ -on keresztül függ \mathbf{p} -től; a függés lineáris.

Figyeljük meg e ronda képlet megkapó egyszerűségét! A relatív dinamika nem csak lecsatolódik a gyors dinamika minden komplikációjáról, de teljesen meg is határozódik az egy-rezidenses inváziós függvény által.

Mivel csak a másodrendű tagok függenek p_i -től, a gyakoriságfüggés csak akkor lesz érdekes, ha a lineáris tagok nullák, azaz amikor $\partial s_x(y)/\partial y$ eltűnik az összes $(\xi_i - \xi_j)$ irányban. Generikusan ez akkor következik be, ha egy „szinguláris” pontban vagyunk, ahol $\partial s_x(y)/\partial y = 0$. A lineáris tag dominanciája mellett a legnagyobb fitnessű stratégia győz, különböző stratégiák együttélése általánosságban nem lehetséges.

A gyakoriságfüggés azonban még a szinguláris pontokban is csak lineáris. A relatív dinamika – linearitása miatt – egy Lotka-Volterra rendszernek felel meg. E dinamika $p_i \neq 0$ fixpontjait annak a lineáris egyenletrendszernek a megoldása adja, amelyet úgy kaphatunk, hogy (5.27) szögletes zárójelét nullával teszük egyenlővé. (Utananézhetünk: ez $L - 1$ számú független egyenlet az ugyanennyi ismeretlenre.) Ez a megoldás generikusan létezik és egyértelmű, de biológiailag realiztikus együttélést csak akkor ír le, ha a fixpont stabil és az összes p_i pozitív.

Ha $L \geq 4$, akkor a relatív dinamika legalább három dimenziós. Ilyenkor, ha a kapott Lotka-Volterra rendszer nem tisztán kompetitív, elképzelhető, hogy a relatív dinamikának van nem-fixpont attraktora is, nem is feltétlenül csak egy.¹ Az ebből adódó komplikációkkal – amelyeknek biológiai relevanciájáról nem tudok – a dolgozat nem foglalkozik. Feltesszük, hogy a relatív dinamika attraktora egy fixpont – ami ha létezik, akkor egyértelmű.

E feltevésből következik az is, hogy a rezidenstől csak kicsit különböző mutáns terjedését Alle-effektus (tehát az, hogy a populáció csak egy bizonyos létszámon felül életképes) nem korlátozhatja. Szemléletesen ennek az az oka, hogy a kis stratégiai különbség okán a mutáns stratégia megkapja az esetleg szükséges „támogatást” a rezidens populációtól.

Ha egyetlen populáció dinamikájának több mint egy attraktora van, akkor az egész fenti elemzés külön-külön érvényes az egyes attraktorokra. Következésképpen – az előbb említett feltevés mellett – az L együttes hasonló populáció együttes attraktora, ha létezik, akkor unikális minden monomorf attraktorhoz. Ebből az is következik, hogy az evolúciós helyettesítések nem váltanak a populációdinamikai attraktorok között mindaddig, amíg el nem érjük a populációdinamika egy bifurkációs pontját.²

5.2.5. A szemléletes kép

Mit is végeztünk?

Azt akartuk formalizálni, hogy ha hasonló stratégiák relatív abundanciáját megváltoztatjuk, akkor ettől a fitness függvény csak kismértékben változik. Ha a létszamarányokat csak *kicsit* változtatnánk meg, akkor természetes lenne, hogy ennek a változásnak kicsi a hatása. De nekünk annak a belátására van szükségünk, hogy akkor is kicsi a fitness függvény változása, ha a létszamarányok *nagyot* változnak (például az egyik stratégia teljesen kiszorítja a másikat), *feltéve* hogy a stratégiák közötti különbség viszont kicsi. Ez az erősebb állítás az, amit a 3. fejezetben *Folytonossági elv*-ként intuitív megfontolásokban már használtunk.

A dolog lényege tehát az, hogy matematikai kapcsolatot kellett találnunk egyrészt az x_i stratégiaértékek, másrészt a stratégiákhoz tartozó n_i abundanciák változásának hatása között. E kapcsolatot teremtik meg az (R1)(R2) számolási szabályok: mindkét függést az általánosított kompetíciós függvény szabja meg.

¹Itt Ping Yannak köszönöm a konzultációt.

²Ez a következtetés megtalálható Geritz & mtsi. (2002)-ben is.

A kétféle függés viszonyáról szóló információ természetesen hiányzik az s inváziós fitness függvényekből, amelyeknek az n_i -k nem is változói. Az inváziós fitness bevezetésének pontosan az volt a értelme, hogy ezzel az absztrakcióval meg tudtunk szabadulni a populációdinamika explicit figyelembevételétől. De el is vész ezen a ponton valami lényeges.

Nem jutunk meszebb akkor sem ha az (5.1) „közönséges” populációdinamikából indulunk ki, és az $r_i(n_1, \dots, n_L)$ -et $r(x_1, \dots, x_L, n_1, \dots, n_L)$ alakba írjuk. Ezt a felírási módot nevezi „fitness generating function”-nek Brown & Vincent (1987), Vincent & mtsi. (1993) akik az „európai” adaptív dinamikai iskolától függetlenül, és azt részben megelőzve kezdtek el gondolkodni a gyakoriságfüggő szelekció általános kezelésének fontosságáról és lehetőségéről. Sajnos ebben a formalizmusban x_i és n_i egyszerűen két különböző független változója ugyanannak a függvénynek, a két változó szerinti deriválásnak tehát semmi köze sincs egymáshoz. A mély kapcsolat itt is elvész.

Nem volt más választásunk tehát, mint egy olyan – folytonos – kiindulópontot választani, amelyben a stratégia- és a létszámfüggés nem különül el. Miután a kezünkben van az alapvető kapcsolat, minden kiszámolható. Az (R2) differenciálási szabály egyenes következményeként az (5.19) „hasonlósági” sorfejtésben a relatív gyakoriságok tagonként ugyanabban a rendben jelennek meg, mint a stratégia-különbségeket skálázó ε . Innen már egyenes út vezet (5.27)-hez, azaz ahhoz a következtetéshez, hogy a stratégia-különbségek kicsinysége lecsökkenti a gyakoriságfüggés erősségét.

Látjuk tehát, hogy a biológiai kép, miszerint a folytonos jellegek evolúciója direkcionális szakaszok és elágazások váltakozásából áll, meglepően mély kapcsolatot tart alapvető matematikai kérdésekkel.

5.3. Adaptív dinamika

5.3.1. Az invázió sztochaszticitása

Mostantól abban gondolkozunk, hogy a stratégiák mutációval megváltozhatnak. Úgy képzeljük el, hogy a fentiekben vizsgált dinamikát időről-időre megszakítja egy mutáció, amikor egy új, de egy korábban létezőhöz nagyon hasonló stratégia jön létre, kezdetben egyetlen egyeddel.

Mivel a mutáns populáció eredetileg kis létszámú, nem kerülhető el, hogy figyelembe vegyük a mutáns túlélésének sztochaszticitását, még akkor is, ha a teljes populáció létszáma nagy. A nehézség abban áll, hogy a denzitásfüggő populációk viselkedését nem tudjuk a demográfiai sztochaszticitás figyelembevételével analitikusan leírni.

A kis létszámú, és ezért denzitásfüggetlenül növekedő populáció sztochaszticitását az „elágazó folyamatok” elmélete (lásd pl. Haccou & mtsi., 2005) írja le. E szerint a populáció 1 valószínűséggel kihal, ha növekedési rátája negatív, de pozitív valószínűséggel túlél korlátlan ideig, ha növekedési rátája pozitív. Ez utóbbi esetben a túlélési valószínűség egyenesen arányos a növekedési rátával, amennyiben az utóbbi elegendően kicsi (v.ö. Kimura, 1985).

Két közelítést kell tehát összeillesztenünk. Amíg a populáció létszáma kicsi, addig a sztochasztikus leírásra van szükség, de ehhez fel kell tételeznünk a denzitás-függetlenséget. Amikor viszont a mutáns populáció olyan nagy, hogy a denzitásfüggéstől nem tekinthetünk el, akkor fel kell tételeznünk, hogy már a determinisztikus közelítés érvényes. Ez az összeillesztés nyilván akkor lehetséges, ha a denzitásfüggés csak olyan nagy denzitáson kezd el lényeges lenni, amikor a sztochaszticitás már elhanyagolható. Ehhez lényegében azt kell feltételeznünk, hogy a rezidens populációk létszáma igen nagy.

Ebben a közelítésben a kezdeti sztochaszticitás hatása arra redukálódik, hogy a mutáns nagy valószínűséggel hamar kiesik, s ilyenkor úgy tekinthető, mintha létre sem jött volna. Praktikusan elegendő csak a túlélő mutánsokkal foglalkozni. Ez egyenértékű azzal, mintha feltételeznénk,

hogy egy adott mutáns létrejöttének rátája arányos kezdeti növekedési rátájával.

A mutáns kezdeti sztochaszticitása többdimenziós stratégiatér (lásd pl. Vukics & mtsi, 2003) esetén igazán lényeges. Ekkor az evolúció irányát komolyan befolyásolhatja a túlélő mutációk irányeloszlása.

5.3.2. Direkcionális evolúció

Miután a gyakoriságfüggés a szinguláris pontok környékére lokalizálódik, a fenti elemzésből világos, hogy a

$$D(x) = \left. \frac{\partial s_x(y)}{\partial y} \right|_{y=x} \quad (5.28)$$

fitnessz grádiens (ami egy k dimenziós vektor) szabja meg az evolúció menetét mindenütt, ahol értéke nullától különböző (v.ö. (5.27) lineáris tagjával).

Egydimenziós stratégiatérben ($k = 1$) a dolog igen egyszerű: a folyamatosan érkező mután-sok hatására a populáció a növekvő fitnessz irányába fejlődik. Azaz, az x stratégia környékén található populáció a növekvő x irányba evolválódik, ha $D(x) > 0$, és az ellenkező irányba, ha $D(x) < 0$.

Többdimenziós stratégiatérben a helyzet nyilván bonyolultabb lesz, hiszen az evolúció irányát nem két lehetséges irány közül kell kiválasztani, s ekkor már nem tekinthetünk el attól, hogy milyen a mutációk irányeloszlása. Amennyiben feltételezzük, hogy a mután-sok olyan ritkák, hogy egyszerre csak egy mutáns van jelen (mutáció-limitált evolúció), akkor az egymás utáni helyettesítési lépésekből előálló sztohasztikus folyamat determinisztikus határesetét kell vizsgálnunk. Dieckmann & Law (1996), illetve Durinx & Metz (2005) végezték el ezt az analízist egyszerűbb, illetve általánosabb feltételek mellett. Eredményük a következő:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2} \alpha \mu(x) N(x) \mathbf{C}(x) D(x) \quad (5.29)$$

írja le az evolúció dinamikáját, ahol μ a mutációs ráta, N az összlétszám, \mathbf{C} pedig a mutációk variancia-kovariancia mátrixa (mindhárom függhet a stratégiától, s ne feledjük, x és $D(x)$ vektorok!) α a demográfiai folyamat sztochaszticitásának részleteitől (mint az egyes egyed utó-dai számának varianciája) függ, értéke 1 az egyszerű születési-halálozási folyamat esetében. A lényeges észrevétel az, hogy a \mathbf{C} mutációs kovariancia-mátrix eltérítheti az evolúció irányát a fitnessz grádiens irányától.

Más eredményt kapunk, ha a direkcionális evolúció nem mutáció limitált, hanem folyamatosan létezik a mután-sok egy felhője. (Ez megfelel Eigen „kvázifaj” képének, Eigen & Schuster, 1979, lásd a 107. oldalt is.) Ekkor a populáció átlagos stratégiájának dinamikáját az egyes stratégiák létszámváltozásának dinamikája szabja meg:

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = \frac{d}{dt} \sum_i p_i x_i = \sum_i (r_i - \bar{r}) p_i x_i \approx \sum_i p_i x_i D(x) \cdot (x_i - \bar{x}) = \tilde{\mathbf{C}}(x) D(x) \quad (5.30)$$

ahol

$$\tilde{\mathbf{C}}(x) = \sum_i p_i (x_i - \bar{x}) \circ (x_i - \bar{x}) \quad (5.31)$$

a populáció variancia-kovariancia mátrixa; \cdot jelöli a vektorok skaláris, míg \circ a diadikus szorzatát.³

(Ha az olvasó érteni szeretné (5.29) és (5.30) viszonyát, akkor a mutáció limitált esetben figyelembe kell vennie, hogy a populáció varianciája időben fluktuál. A variancia maximális

³A szerző publikálatlan eredménye.

akkor, amikor a sikeres mutáns elterjedésének felútján tart, majd nullára csökken, amikor a mutáns fixálódik, és nulla is marad a következő mutáns megérkezéséig. A fluktuáló variancia időátlagát kellene \tilde{C} -ként (5.30)-be helyettesíteni.)

Az (5.30) egyenlet egyébként identikus a kvantitatív genetika Lande egyenletével (Lande, 1976), csak ott a populáció varianciáját nem a mutációk, hanem a rekombinációk tartják fenn. Az egybeesés nem véletlen: lényegében ugyanarról van szó. Lande vizsgálatai természetesen a gyakoriságfüggetlen esetre vonatkoztak, de mint már tudjuk, ez ebben a kontextusban nem számít.

5.3.3. Szinguláris pont: evolúciós és konvergencia stabilitás

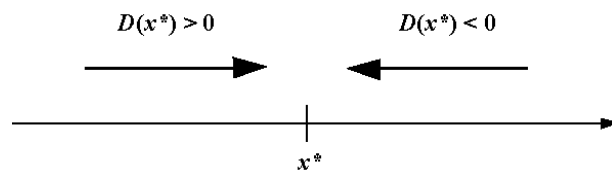
Mint mondtuk már, az x^* stratégiát szingulárisnak nevezzük, ha ott a fitness-grádiens eltűnik: $D(x^*) = 0$. A szinguláris pontok a direkcionális evolúció (5.29) vagy (5.30) egyenletek által megadott dinamikájának fixpontjai.

Tekintettel a gyakoriságfüggés mindjárt megbeszélendő komplikációira, x^* -t „konvergencia stabil”-nak nevezzük, ha a direkcionális evolúció bekonvergál ide, azaz ha egy stabil fixpontja az (5.29) illetve az (5.30) dinamikának. A stratégia ezen tulajdonsága értelemszerűen függ a mutációk, illetve a populáció C illetve \tilde{C} kovariancia-mátrixától.⁴

A konvergencia stabilitás fogalma lényegesen leegyszerűsödik az egydimenziós esetben. A direkcionális evolúció bekonvergál az x^* szinguláris pontba, ha $x < x^*$ esetén $D(x) > 0$ és $x > x^*$ esetén $D(x) < 0$, vagyis ha a $D(x)$ függvény x^* -nál csökkenően megy át a nullán. (Itt feltesszük, hogy $x \approx x^*$; lásd az 5.1. ábrát.) Következésképpen, az x^* szinguláris stratégia konvergencia-stabilitásának feltétele:

$$\left. \frac{dD(x)}{dx} \right|_{x=x^*} = \left. \frac{d}{dx} \left(\left. \frac{\partial s_x(y)}{\partial y} \right|_{y=x} \right) \right|_{x=x^*} = \left. \frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial^2 y} \right|_{y=x=x^*} + \left. \frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial x \partial y} \right|_{y=x=x^*} < 0. \quad (5.32)$$

E kifejezés első tagja akkor negatív, ha a szingularitás egy fitness maximum, s akkor pozitív, ha fitness minimum. A második tag a gyakoriságfüggés erősségét méri. Világos, hogy ha a gyakoriságfüggés elég erős, akkor megtörténhet, hogy az egész kifejezés annak ellenére negatív, hogy az első tagja pozitív. Azaz: amint az 5.3.6. pont Lotka-Voltera példája is mutatja majd, az evolúció bekonvergálhat a fitness egy minimumába (v.ö. Christiansen, 1991). Ez a lehetőség értelemszerűen a többdimenziós esetben is fennáll.



5.1. ábra. Konvergencia stabil szinguláris pont: az evolúció mindkét irányból ide tart.

Maynard-Smith & Price (1973), Maynard-Smith (1982) nyomán „evolúciósan stabil”-nak (Evolutionarily Stable Strategy, ESS) nevezünk egy olyan stratégiát, amelyet rezidensként egyetlen mutáns stratégia sem tud megtámadni. Kontextusunkban ez egyenértékű azzal, hogy az illető stratégia – egyedüli rezidensként – a fitness-függvény egy maximuma. Ha az ESS sajátjától lokálisan értjük (e dolgozatban így teszünk), akkor az ESS a fitness-függvény egy lokális maximuma. Eredményünket tehát úgy is megfogalmazhatjuk, hogy gyakoriságfüggő evolúció esetén

⁴Olof Leimarnak vannak publikálás alatt lévő eredményei a többdimenziós konvergencia-probléma közelebbi karakterizálásáról.

az evolúciós- és a konvergencia-stabilitás nem egyenértékű. Ezt a nem-egyenértékűséget sokan, egymástól többé-kevésbé függetlenül felfedezték, lásd Eshel (1983), Taylor (1989), Brown & Vincent (1987), Vincent & mtsi. (1993), Abrams & mtsi. (1993) és Eshel (1996).

Meglepő módon, pontosan azt az esetet kell teljesen külön kezelni, amelyben az ESS fogalmát legelőször bevezették: a mátrixjátékokét (Meszéna & mtsi., 2001). Ezek a modellek számítanak az evolúciós játékelmélet „klasszikus” eseteinek, a legtöbb Maynard-Smith (1982) által vizsgált játék ebbe a kategóriába tartozik. Bennük a folytonos stratégiaváltó a diszkrét „tisza” stratégiák keverési arányát jelenti, s feltételezzük, hogy (az általában mechanisztikus megalapozás nélkül bevezetett) fitness az egyes tiszta stratégiák fitnessének a stratégia szerint súlyozott átlaga. Ilyenkor a fitness természetesen lineáris függvénye a stratégiaváltozónak, s nincs se belső minimuma, se belső maximuma.

Ha egy mátrixjátékban a rezidens stratégia a szinguláris stratégia, akkor a fitness-függvény konstans. Egy mutáns sorsát tehát nem lehet a (nulla denzitáshoz tartozó) inváziós fitness alapján megjósolni. E helyett meg kell vizsgálni, hogyan változik a mutáns fitnessa, ha létszáma elmozdul a nulláról. (E vizsgálat követelményét fejezi ki Maynard-Smith híres ESS feltétele, Maynard-Smith, 1982.) Belátható, hogy a lineáris fitness-függvény esetében az ily módon definiált ESS sajátosság *egyenértékű* a konvergencia-stabilitással (Hofbauer & Sigmund, 1990, Meszéna & mtsi., 2001). Ez is az egyik oka annak, miért váratott magára oly sokat az inekvivalencia ismertté válása és az evolúciós elágazás felfedezése.

5.3.4. Páros elterjedési térkép és a szinguláris pontok klasszifikációja

A továbbiakban az egydimenziós stratégiátér esetére koncentrálnunk. Ebben az esetben az előző alfejezetben oly fontosnak bizonyult $s_x(y)$ egy-rezidenses inváziós fitness előjele kényelmesen ábrázolható az x rezidens és az y mutáns stratégia függvényében (5.2. ábra). Ez a „páros elterjedési térkép”, vagy „pairwise invasibility plot”, azaz PIP. Az $s_x(y)$ függvény egy tetszőleges sima függvény lehet, amelyre

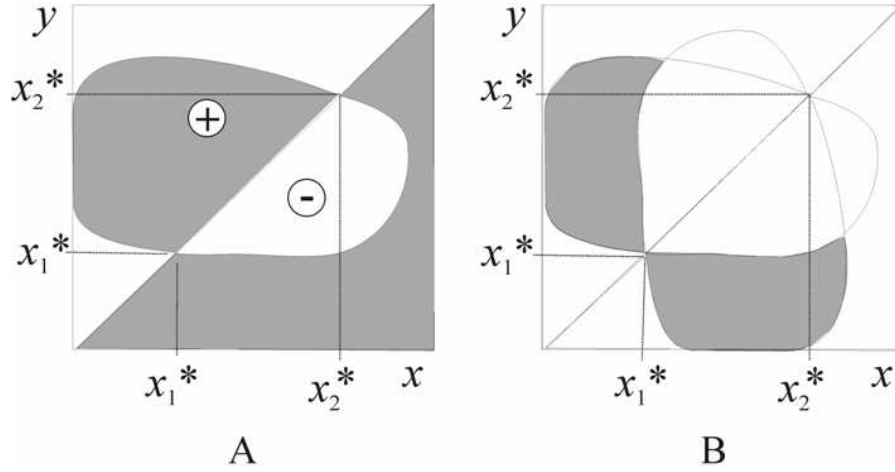
$$s_x(x) = 0 \quad (5.33)$$

(v.ö. (5.25)), azaz amely a PIP főátlója mentén eltűnik. Mindig csak a generikus esetet fogjuk vizsgálni, ilyenkor a PIP főátlója szükségképpen egy pozitív és egy negatív régió határa.

Egy PIP-nek a főátlójára való tükrözése révén egyszerűen megállapíthatjuk azt is, hogy melyek azok a stratégia-párok, amelyek egymást *kölcsönösen* megtámadhatják. A grafikus konstrukcióból nyilvánvaló az, ami az 5.2. alfejezet elemzéséből is kitűnik, hogy két *hasonló* stratégia csak akkor lehet egymást kölcsönösen megtámadó, ha közel vannak egy szingularitáshoz.

Ha két stratégia kölcsönösen megtámadja egymást, akkor kell lennie egy kettőjük együttélését megvalósító populációdinamikai attraktornak. Az állítás megfordítása már nem feltétlenül igaz. Elképzelhető, hogy két stratégia nagy létszámon együtt tud élni, de egyik, másik, vagy mindkettő képtelen kis létszámról felnőni. Ilyenkor a két populáció együttes dinamikájának több attraktora is van: olyan is, amelyben együttélnek, és olyan is, amelyben nem. Ezen komplikációktól Geritz & mtsi. (1997, 1998)-ban eltekintettünk: *feltételeztük*, hogy csak egyetlen populációdinamikai attraktor van. Ilyenkor az együttélés képessége egyenértékű a kölcsönös invázió képességével. Az 5.2.4. pontban mondtak nyomán azonban erre a különálló feltevésre nincs szükségünk, hiszen az immár *következmény* arra az esetre, ha a két stratégia egymáshoz hasonló.⁵ (Emlékezzünk arra, hogy legalább négy hasonló stratégiának kell lennie ahhoz, hogy a relatív dinamikájuknak több attraktora legyen.)

⁵Ezt az állítást Geritz (2005) is bebizonyítja arra az esetre, amikor a 4. fejezetben I -vel jelölt reguláló változó lineáris függvénye a populációlétszámoknak. A jelen fejezet eszközeivel belátható, hogy minden modell felírható ilyen alakban.



5.2. ábra. A. Egy páros elterjedési térkép. Az $s_x(y)$ inváziós függvény előjele a rezidens és a mutáns stratégia, x és y függvényében. Világos, hogy $D(x) > 0$ pozitív, ha a főátló felett közvetlenül egy pozitív tartomány van, negatív az ellenkező esetben, és nulla, ahol a határvonal metszi a főátlót. Ezek az x_1^* és x_2^* szinguláris stratégiák. B. A páros elterjedési térkép pozitív régiójának és e régióknak a főátlóra való tükrözöttjének a közös része azokat a stratégia-párokat reprezentálja, amelyek kölcsönösen megtámadhatják egymást. Ezek a stratégiapárok együttélhetnek. Vegyük észre, hogy az együttélési tartomány csak a szinguláris pontoknál kerül a főátló közelébe, csak itt lehetséges hasonló együttélése.

A szinguláris pontoktól távol érvényesülő direkcionális evolúció könnyen követhető a PIP-en. Ha a főátló felett pozitív régió helyezkedik el, akkor a rezidensnél nagyobb stratégiáknak van előnye, az evolúció tehát a pozitív irányba halad, és viszont. A szinguláris pontok azok a stratégiák, ahol a pozitív régió határa átmetszi a főátlót.

A szinguláris pontok közvetlen környéke a PIP érdekes része. Generikusan az a nyolc konfiguráció lehetséges, amelyeket az 5.3. ábrán feltüntettünk.⁶ Szemléletesen a nyolc ábra a főátlótól különböző határvonal nyolc lehetséges állásának felel meg. Formálisan az eseteket karakterizálhatjuk az $\frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial^2 x}$ és az $\frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial^2 y}$ parciális deriváltakkal. Ennek végigbogarászását az Olvasóra hagyjuk, de megjegyezzük, hogy az (5.33) reláció következményeként adódó

$$\frac{\partial s_x(y)}{\partial x} + \frac{\partial s_x(y)}{\partial y} = 0 \quad (5.34)$$

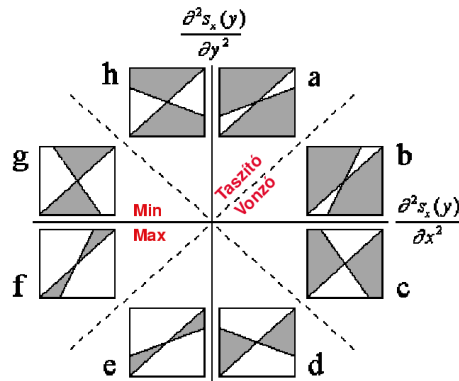
és

$$\frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial^2 x} + 2 \frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial x \partial y} + \frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial^2 y} = 0 \quad (5.35)$$

összefüggések (mindegyik derivált az $y = x$ pontban értendő) következtében $s_x(y)$ függvénynek a szinguláris pontnál vett másodrendű kifejtését az $\frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial^2 x}$ és az $\frac{\partial^2 s_x(y)}{\partial^2 y}$ parciálisok teljesen meghatározzák (Geritz, 1997, 1998).

A nyolc esetet négy szempont szerint lehet csoportosítani:

⁶Ebből hármat és a PIP ábrázolásmódját már Kisdi & Meszéna (1993) is tartalmazta.



5.3. ábra. Lokális konfigurációk egy szinguláris pont közelében

- Az c-d-e-f esetek felelnek meg a lokális fitness maximumnak, azaz ESS-nek. Ilyenkor a metszéspont felett-alatt negatív régió található. A g-h-a-b esetek a lokális fitness minimumok.
- Az e-d-c-b esetek a konvergencia-stabil szingularitások, míg az f-g-h-a a taszító szingularitások, ahonnan a direkcionális evolúció eltávolodik.
- A h-a-b-c esetek azok, amikor lehetséges együttélés a szingularitás közelében. Ez a játékoság arról ismerhető fel, hogy a mellékátló a pozitív régióban halad; ilyenkor a PIP pozitív régiójának és annak a főátlóra vett tükrözöttjének van közös része.
- Végül, az a-b-c-d esetekben maga a szinguláris stratégia terjedőképes egy másik rezidenssel szemben.

Sok furcsaság történhet. Az „e” esetben például a kis lépésekben zajló evolúció bekonvergál a szinguláris stratégiába, annak ellenére, hogy az egyetlen lépésben nem tud elterjedni egy másik rezidens ellenében (lásd például Kisdi & Meszéna, 1993, 1995).

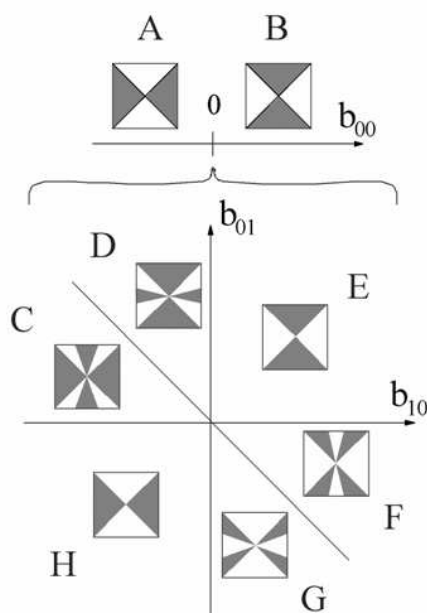
Az érdekesség kedvéért áljon itt Várkonyi Péter egy eredménye (Várkonyi & mtsi., 2006). Könnyen belátható, hogy az

$$s_x(y) = s_{-x}(y) = s_x(-y) \quad (5.36)$$

szimmetriafeltétel (tehát hogy a rezidens vagy a mutáns stratégiáját egymástól függetlenül tükrözni lehet) kikényszeríti, hogy még a másodrendű tagok is gyakoriságfüggetlenek legyenek. Ekkor az érdekes eredmények a negyedrendű tagokból származnak (5.4. ábra). Az elmélet pontos alkalmazásához természetesen az (5.27) sorfejtésben is el kellene menni a negyedrendű tagokig, de ez a munka még elvégzésre vár. Addig is, a mutáció-limitált érvelésre támaszkodva Péter végigelemezte azokat az evolúciós útvonalakat, amelyek asszimmetrikus testfelépítés kialakulásához vezethetnek.

5.3.5. Evolúciós elágazás

A 5.3. ábra nyolc esetének legfontosabbika a „b”, a fitness minimumba konvergálás. Vegyük észre, hogy ebben az esetben lehetséges a hasonló stratégiák együttélése. Ha mutációval létrejönnek stratégiák a fitness-minimum mindkét oldalán, akkor ezekre ellentétes irányú – diszruptív – szelekciós erők hatnak, s így elfejlődnek egymástól. Ez az evolúciós elágazás (Geritz & mtsi., 1997, 1998), amelyről a 3. fejezetben vélelmeztük, hogy a fajkeletkezés alapmodellje. Vegyük



5.4. ábra. Mi történik, ha egy szimmetriafeltétel a másodrendű tagokat is gyakoriságfüggetlenné teszi? Ez esetben gyakoriságfüggés csak akkor lép fel, ha a b_{00} paraméter hangolásával a másodrendű tag eltűnik. Mivel a harmadrendű tagok a szimmetria miatt nullák, a gyakoriságfüggő szingularitás egy negyedrendű osztályozásához jutunk (Várkonyi & mtsi., 2006).

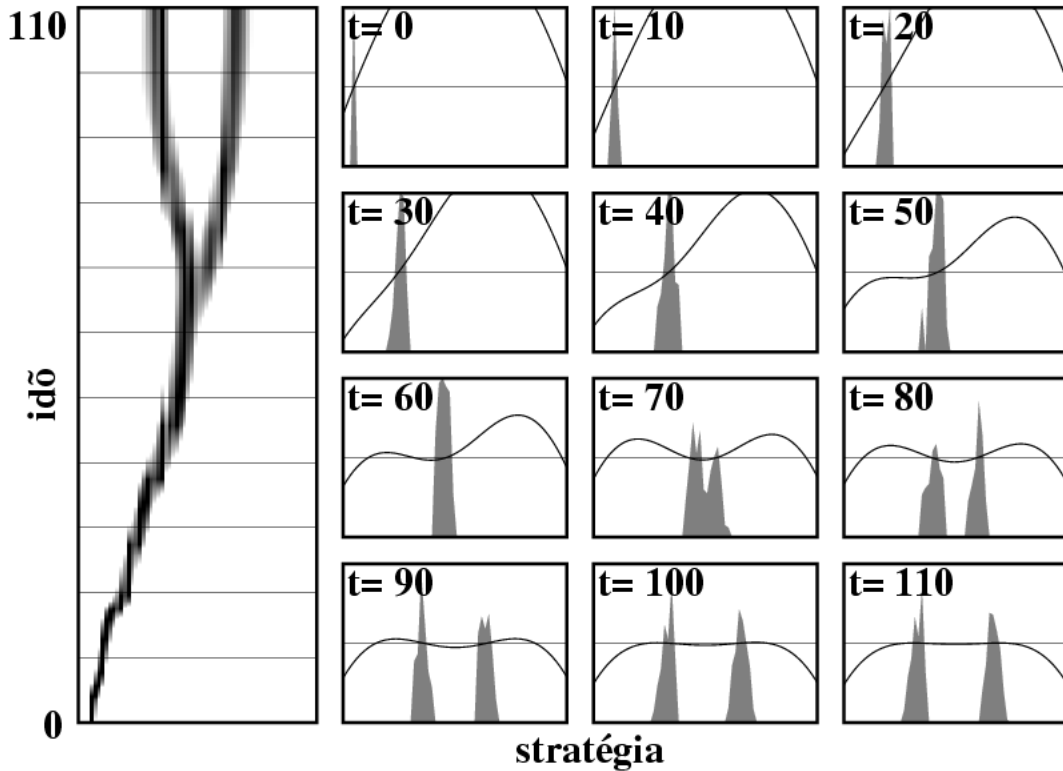
észre, hogy a jelenség léte lényegesen múlik a *Folytonossági elv* érvényességén. Ha egy szingularitás fitness minimum egyetlen populáció jelenlétében, akkor fitness minimum marad akkor is, ha két hasonló stratégia van jelen.

Nincs viszont szükségünk arra a feltevésre, hogy a mutációk ritkák legyenek, s így egyszerre csak egyetlen mutáns legyen jelen. Ez a mutáció-limitáltsági feltevés a szingularitásnál egyébként is igen problematikusává válik, hiszen itt a fitness-különbségek másodrendben kicsinyek, s így a mutáns elterjedésének időskálája nagyon meghosszabbodhat.

Értelemszerűen, egy fitness *maximum* közelében éppen ellenkező jellegű – optimalizáló – szelekció fog hatni. Ilyenkor a szingularitás két oldalán lévő populációk egymás irányába fejlődnek, s végül egyesülnek az (evolúciósan stabil) optimumnál.

A dolog kissé bonyolultabb lehet többdimenziós stratégiatérben. Noha az alap gondolat változatlan, a teljes elmélet erre az esetre még kidolgozásra vár. A legfontosabb komplikáció az, hogy az evolúciós elágazás ágainak száma kettőnél több is lehet. Tudjuk azt, hogy k dimenziós stratégiatérben legfeljebb $k + 1$ ág keletkezhet (Metz & mtsi, 1996a; Vukics & mtsi, 2003; következik ez abból is, ahogy (5.27) megszabja az együttéléseket). Másrészt viszont úgy az intuíció⁷, mint a numerikus tapasztalat (Vukics & mtsi, 2003), és a folyamatban lévő analitikus vizsgálatok (itt Stefán Geritznek köszönöm az információt) szerint a kétfelé-ágazás a domináns viselekedés. A többdimenziós állapot térben az evolúció dominánsan abba az irányban ágazik el, amelyikben a diszruptív szelekció erőssége maximális.

⁷Nem az enyém... Kollégáim körében évekig érveltem azért, hogy semmi nehézsége nincs a több ágú elágazásnak, amíg végül meggyőztek. Sok ilyen vitánk volt az évek során, köszönöm nekik.



5.5. ábra. Elágazó evolúció a (5.37) Lotka-Volterra modelben. A vízszintes tengelyek a $[-1, 1]$ stratégia-intervallumot reprezentálják. A bal oldali ábrán az időfüggés látható. A kis ábrák egy-egy, a bal oldalon vízszintes vonallal jelölt, időpontnak felelnek meg. Ezekon az ábrákon a szürke régió a populáció stratégia-eloszlását jelöli, míg a folytonos vonal a pillanatnyi fitness-függvényt adja meg (a vízszintes egyenes jelöli a fitnessz nulla szintjét). Figyeljük meg, hogy a direkcionális evolúció mindig a növekvő fitness irányába halad, mégis megérkezik a fitness minimumába, ahol aztán az evolúció elágazik. Az elágazás után a két szubpopuláció ellentétes irányba fejlődik. Vegyük észre, hogy a szimuláció a „ritka mutáció” feltételnek nem tesz eleget. $K = 10000$, $\sigma = 0,5$, mutációs valószínűség: $0,002$.

5.3.6. Példa: Lotka-Volterra modell

Az evolúciós elágazást legyszerűbben a Lotka-Volterra kompetíciós modellen (v.ö. (4.36)) szemléltethetjük (Metz & mtsi, 1996a, 5.5. ábra). Legyen a növekedési ráta

$$r(y, \nu) = K(1 - y^2) - \int \exp\left[-\frac{(y-x)^2}{2\sigma^2}\right] \nu(x) dx. \quad (5.37)$$

A populáció növekedési kapacitását megadó első tag a gyakoriságfüggetlen rész. (Vegyük észre, hogy itt gondosan *nem* egy Gauss-függvényt választottunk: arról ugyanis a 4.3.5. pontban megtanultuk, hogy a folytonos együttélésre vezető struktúráisan instabil esetnek felel meg.) Könnyen látható, hogy a növekedési kapacitás maximuma, vagyis $y = 0$, a modell egyetlen – konvergencia stabil – szinguláris pontja. A második tag egy igen egyszerű gyakoriságfüggést ír le: előnyös különbözni a populáció többi részétől. Az exponenciális kifejezés az $a(y, x)$ kompetíciós függvény, amely ebben az esetben nem függ ν -tól.

A szinguláris ponttól távol a lényegében gyakoriságfüggetlen szelekció a vonzó szingularitás irányába hajtja az evolúciót. Itt azonban már drasztikusan megnyilvánul a gyakoriságfüggés: $\sigma < 1/\sqrt{2}$ esetén a nagyobb fitness irányába tartó evolúció a fitness minimumába érkezik meg! Ennek az az oka, hogy a gyakoriságfüggő tag pesszimálissá teszi az eredetileg optimális $y = 0$ stratégiát akkor, ha az egész populáció e stratégia környezetében található. A minimumnál fellépő diszruptív szelekció evolúciós elágazást okoz: két részpopuláció jön létre, amelyek egymástól elfejlődnek.

σ további csökkentése oda vezet, hogy ismételt elágazások révén számos stratégia együttélése alakul ki (lásd a 7.6. ábra alsó része, 111. oldal). σ -t tekinthetjük a niche-szélesség mértékének, ekkor természetes, hogy keskenyebb niche-ből több fér el a niche-tengely megengedett intervallumán.

5.3.7. Térbeli adaptív dinamika

Tegyünk egy kitérőt a térbeliség irányába. A végtelen síkon való terjedés expliciten megsérti a dolgozatnak az 1. fejezetben lefektetett előfeltevéseit, hiszen ilyenkor a populáció térbeli relaxációja végtelen időt vesz igénybe. Első ránézésre az inváziós fitness fogalma értelmét veszíti: a mutáns először lokálisan válik elterjedtté, s csak azután terjed el távolra. Azonban ez a szituáció, amikor tehát a lokális elterjedés megelőzi a térbeli tovaterjedést, biológiailag túl releváns ahhoz, hogy negligáljuk.

Tegyük fel, hogy a tér nagy skálán homogén. A terjedő mutáns-populáció leírásánál lényeges könnyebbséget jelent, hogy terjedését Alle-effektus nem akadályozhatja.⁸ (Lásd a 71. oldalt, az ottani gondolatmenet természetesen érvényes a *lokális* populációdinamikára.) Ilyenkor a populáció ritka az elterjedés határán, tehát terjedőképességét a ritka növekedési képessége szabja meg (v.ö. Diekmann & Hesterbeek, 2000).

Azaz, homogén térben a *lokálisan* értelmezett inváziós fitness mégiscsak megszabni látszik a *térbeli* invázióképességet. Ha a tér csak elég nagy skálán homogén, akkor természetesen a „lokálist” is ezen az elég nagy skálán kell érteni. Az ezen a skálán értelmezett növekedési ráta – azaz a populáció növekedési rátája azután, hogy ezen a skálán már beállt a térbeli egyensúlya – fogja megszabni azt, hogy a populáció terjed-e az ennél nagyobb távolságskálákon.

Amit jelenleg a térbeli esetben nem tudunk matematikailag kezelni, az a kis létszámhoz, illetve alacsony denzitáshoz tartozó sztochaszticitás. Ezzel kapcsolatban fontos érteni, hogy egy alacsony denzitású populáció erősen sztochasztikusan viselkedik akkor is, ha a végtelen térbeli kiterjedésének következtében egyedszáma végtelen (Oborny & Mészáros, 2005, megjelenés alatt)⁹. A lokális szaporodás következtében a populáció lokálisan akkor sem ritka, ha globálisan az. Az egyedek által érzékelt denzitásnak a globálistól való elszakadása a kihalási küszöb közelében a populációsabályozás eltűnését vonja maga után: a globális denzitás csökkenése nem vezet az egyedek szaporodási rátájának növekedésére. A térben kiterjedt, alacsony denzitású populációt minden tér-időbeli skálán nagy és a szabályozás által alig kontrollált denzitás-fluktuációk jellemzik. A jelenség „kritikus” a szó statisztikus fizikai értelmében. Konzervációbiológiai szempontból ennek az a következménye, hogy a populáció sokkal előbb kihal, mint azt egy „átlagtér” elmélet jósolná. A kritikusság társulásökológiai és evolúciós következményei egyenlőre végiggondolatlanok.

A végtelen térbeli adaptív dinamika elvi tisztázatlanságait tudatos választásként félretelva Mágori Krisztián numerikusan tanulmányozta az adaptív dinamika sejtautomata modellekre való alkalmazhatóságát (Mágori, 2003). Igen nehéz vizsgálatok voltak ezek, hiszen párhuzamosan kellett az ökológiai-terjedési és az evolúciós időskálát követni, miközben szükséges volt,

⁸Yoh Iwasanának köszönöm, hogy e körülmény fontosságára felhívta a figyelmemet.

⁹E munkákban a fizikus és biológus társszerző közötti tolmács szerepe jutott a jelen sorok írójára.

hogy a kettő elegendően különböző legyen. A páros elterjedési térképeket úgy kellett sok paraméterkombináció mellett elkészíteni, hogy minden egyes PIP minden egyes pontja egy-egy sejtautomata-futtatásnak felelt meg! A sok éves munka egyértelmű konklúzióra vezetett. Nem látszik hogy bármi akadálya lenne annak, hogy a numerikus kísérletekben meghatározott PIP-ekre alapozva adaptív dinamikai jellegű következtetéseket vonjunk le.

Mágori & mtsi. (2003) a klonálisan szaporodó növények rokon egyedei (az egy „genet”-be tartozó „rametek”-ek) közötti tápanyagmegosztás, mint stratégia evolúcióját tanulmányozták heterogén és változó (de azért nagy skálán homogén és állandó) környezetben, sejtautomata szimuláció segítségével. Az alapjelenség az, hogy egy „rossz” helyen élő ramet attól lehet élet- és szaporodóképes, hogy tápanyagot kap egy „jó” foltan élő rokonától (v.ö. Oborny & mtsi., 2000, 2001; Oborny & Kún, 2002). Térbeliség nélkül (azaz a modell átlagtér verziójában) az altruizmus egyértelműen vesztes viselkedés. A sejtautomata modellben azonban már van értelme a rossz helyre került rokon segítségének, ennek a révén ugyanis a klón átjuthat olyan perkolációs gátakon, amelyek egyébként megakadályoznák a terjedését. (A környezet változékonysága teszi a terjedést a túlélés megkerülhetetlen követelményévé.) Mivel a rossz foltokra specializálódni nem lehet (azokon csak a jó foltokról érkező „segély” révén lehet megélni), a modellben niche-szegregáció és együttélés nem lehetséges annak ellenére sem, hogy a szelekció gyakoriságfüggő. A PIP-ek hasznos segédeszköznek bizonyultak a gyakoriságfüggő szelekció, és következményeinek megértésében.

Mágori & mtsi. (2005) az együttélésre és elágazásra is vezető térbeli adaptív dinamika minimális sejtautomata modelljét állították fel és vizsgálták. Ehhez Lotka-Volterra jellegű, a stratégiakülönbséggel gaussi módon csökkenő kompetíciós kölcsönhatást vezetünk be a *szomszédos* rácspontokat elfoglaló egyedek között. A modell átlagtér verziója majdnem teljesen azonos az előző pontban ismertetett Lotka-Volterra kompetíciós modellel. (A különbség az, hogy az üres foltokért való verseny az átlagtér effektív kompetíciós függvényéhez ad egy, a stratégiakülönbségtől nem függő komponenset.) E modellben már van együttélés is, evolúciós elágazás is, s a PIP-ek jóslatai egybeesnek az aktuális evolúciós szimuláció tapasztalataival. Fontos eredmény azonban, hogy úgy az együttélést, mint az elágazást lehetővé tévő paramétertartomány jóval szűkebb a sejtautomata modellben, mint az átlagtérben. Ez valószínűleg a kihalási kritikalitás megnyilvánulása.

Mindezek alapján vélelmezem, hogy a végtelen kiterjedésű területen folyó evolúció adaptív dinamikája távlatilag épp annyira megalapozható lesz, mint azt a fentiekben tettük az időskálaszétválasztott esetre.

5.4. Függelék

Mivel a disztribúciók terén nem lehet megfelelő normát bevezetni, az (5.4) deriváltat nem lehet a Banach terekben szokásos módon definiálni.¹⁰ A probléma lényege az, hogy nincs jó előírásunk arra, hogy (5.5) alkalmazásában mikor mondhatjuk, hogy $\delta\nu$ kicsi. A deriváltat természetesen gond nélkül definiálhatjuk tetszőleges *irányban*, hisz végső soron minden irányban egy szám szerint kell deriválni. Csakhogy az iránymenti deriváltakból nem feltétlenül rakható össze egy olyan derivált-fogalom, amely garantálja a láncszabály érvényét.

E helyett a következő definíció válik be. Az $f : \mathcal{E} \mapsto \mathcal{F}$ leképezés, ahol \mathcal{E} és \mathcal{F} topológikus vektorterek (olyan lineáris terek, amelyekben van egy, a lineáris struktúrával összhangban lévő topológia), deriváltjának azt az $L : \mathcal{E} \mapsto \mathcal{F}$ lineáris operátort tekintjük, amelyre tetszőleges $c : \mathbb{R} \mapsto \mathcal{E}$ görbe esetén érvényes, hogy $f \circ c$ deriváltja $L \circ c'$. Egyszerűsített számolás mutatja, hogy az így definiált deriváltra már érvényes a láncszabály, amire az (5.7) és az (5.8)

¹⁰Mats Gyllenberg nélkül ez a Függelék nem született volna meg.

levezetéseknel szükségünk volt. Röviden: míg adott *irányokban* definiálni a deriváltat kevés, adott *görbék* mentén már elegendő.

Mivel esetünkben \mathcal{E} a Swartz disztribúciók tere, az L derivált e tér duálisának, a \mathcal{D} „teszt függvény tér”-nek egy eleme. Azok a függvények tartoznak ide, amelyek kompakt tartójúak és végtelen sokszor differenciálhatóak (Rudin, 1973). Másszóval, rögzített y mellett $a_\nu(y, \cdot) \in \mathcal{D}$; az általánosított kompetíciós függvény második argumentuma szerinti végtelen sokszori differenciálhatósága következik a definícióból. A triviális esetekben egyébként a differenciálhatósági feltevéseket e dolgozatban nem írtuk ki.

III. rész

Modell rész

6. fejezet

Generalista vagy specialista? Adaptív dinamika két foltban

Összefoglaló. Egy egydimenziós stratégiaváltozó adaptív dinamikáját vizsgáljuk egy két folt alkotta környezetben. Az optimális stratégia különbözik a két foltban. A populáció függetlenül regulált a foltokban („lány szelekció”). Ha a foltok elegendően hasonlóak és a köztük lévő migráció rátája elegendően nagy, akkor az evolúció folyamata egy „generalista” ESS-be konvergál be. Ha nő a foltok közötti különbség vagy csökken a migrációs ráta, a generalista stratégia elágazási ponttá válik. Ilyenkor egy monomorf populáció először a generalista stratégiához fejlődik, majd ott elágazik és két specialista stratégia alakul ki. A folt-különbség további növelése illetve a migráció további csökkentése oda vezet, hogy a generalista stratégia a konvergencia stabilitását is elveszíti – ilyenkor egy monomorf populáció eleve valamelyik specialista stratégiához fejlődik. A generalista-specialista evolúciós átmenetet az adaptív speciáció aszexuális prototípusaként értelmezve a migrációs ráta csökkentése az allopatrikus, míg a folt-különbség növelése a parapatrikus típusú speciációs bifurkációnak felel meg. Konklúzióink, hogy a földrajzi elkülönülésen alapuló fajképződés koránt sem ellentétes az adaptív speciációval, az utóbbit nem szükséges pusztán a szimpatrikus fajképződés magyarázatának tekinteni.

6.1. Bevezetés

E fejezet célja hármas:

- Példát mutatunk egy konkrét modell adaptív dinamikai elemzésére, az adaptív dinamikai bifurkációs mintázat felderítésére.
- Demonstráljuk a korábban bemutatott elméletek érvényét heterogén környezetben és strukturált populációkra.
- Az adaptív dinamikai analízis szintjén megmutatjuk, hogy az adaptív speciáció koncepciója épp úgy alkalmazható a térbeli speciáció, mint a szimpatrikus fajkeletkezés magyarázatára.

A heterogén környezet minimálmodelljét vizsgáljuk: két olyan foltot tekintünk, amelyben az ökológiai viszonyok különbözőek. A foltok között migráció van, tehát egy ökoszisztémát alkotnak.

E fejezet Meszéna & mtsi. (1997) átdolgozása.

Az adaptív dinamikai megközelítésnek megfelelően aszexuálisan szaporodó élőlényeket modellezzük. Öröklődő tulajdonságaikat egyetlen stratégiaváltozó határozza meg, amelynek optimuma a két foltban különböző. A meghatározottság szempontjából gondolhatunk arra, hogy a két folt hőmérsékletében különbözik, az egyed stratégiája pedig az egyed számára optimális hőmérséklet (6.1. ábra).

Mindkét foltban egy-egy reguláló tényező szabályozza a populációt, így a populációreguláció két dimenziós az ökoszisztéma szintjén. A két reguláló tényező mibenléte érdektelen, de legegyszerűbben limitáló tápanyagra gondolhatunk. A tápanyag lehet ugyanaz a két foltban: lokalizáltságuk miatt számítanak két különböző tényezőnek. A kétdimenziós reguláció lehetővé teszi két, de nem több, stratégia együttélését. Az ilyen ökológiai viszonyok között zajló szelekciót nevezzük Christiansen (1975) nyomán „lágy” szelekciónak (soft selection). A kifejezés arra utal, hogy a versenynek ilyenkor nem feltétlenül van egyetlen, abszolút győztese. (Lásd Brown & Pavlovic, 1992; Ronce & Kirkpatric, 2001 további modell-vizsgálatokért, amelyek ugyanezt az ökológiai szituációt tanulmányozzák.)

Fontos érteni, hogy ha a reguláló tápanyag a fogyasztáshoz-újratermeléshez képest gyorsan áramlana a foltok között, akkor koncentrációja a két élőhelyen folyamatosan megegyezne. Ekkor nem volna két független reguláló változó, és nem lenne lehetséges két különböző faj együttélése akkor sem, ha hőmérséklet-igényükben különböznének. (Ez lenne a „kemény” szelekció.) Mint azt korábban megbeszéltük, az együttéléshez alapvetően nem a külső környezeti paraméterek, hanem a reguláló tényezők vonatkozásában kell különbözni. Amikor tehát modellünkben különböző hőmérséklet-igényű fajok együttélhetnek, akkor ez azért lehetséges, mert a különböző hőmérséklet-igény különböző viszonyt hoz létre az adott hőmérséklethez lokalizált tápanyagforrásokhoz.

Lényeges, hogy állandó környezetet és stabil fixpontba konvergáló populációdinamikát vizsgálunk. Fluktuációk – akár külső, akár belső eredetűek – megjelenése komplikálná a szabályozás struktúráját, újabb reguláló tényezőket vezetne be. E bonyodalmak elvonnák figyelmünket azokról a kérdésekről, amelyeket itt vizsgálni szeretnénk.

Amit nem fogunk elvégezni, az az impakt- és szenzitivitás-niche vektorok elemzése (lásd Szilágyi & Meszéna, elbírálás alatt), a két habitat-niche-el rendelkező környezet adaptív dinamikai konzekvenciáira koncentrálnak. A reguláció dimenziószáma természetesen csak felső korlátot ad az együttélő fajok számára. Lehetséges, hogy a két reguláló faktoron csak egyetlen faj él meg. Sőt – mint látni fogjuk – az is lehetséges, hogy a két foltot egyaránt kihasználó „generalista” faj szelekciós előnyben legyen a „specialistákkal” szemben.¹ Kontextusunkban tehát a legfontosabb evolúciós kérdés az, vajon egy generalista, vagy két specialista a fejlődés végállomása. A 6.4. pontban eredményeink relevanciáját a fajkeletkezési elmélet szempontjából értékeljük.

6.2. A modell definíciója

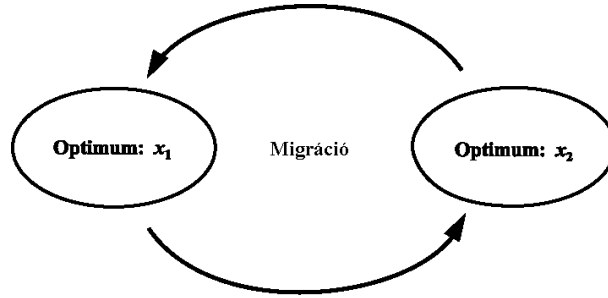
Feltételezzük, hogy populációinknak más struktúrájuk, mint a foltok közötti megoszlás, nincs. Ekkor az x stratégia populációját az

$$\mathbf{N}^x = \begin{pmatrix} N_1^x \\ N_2^x \end{pmatrix} \quad (6.1)$$

vektor írja le, ahol N_i^x az x stratégiájú egyedek száma az i -edik foltban ($i = 1, 2$).

Feltételezzük, hogy a reguláló faktorok szigorúan lokálisak, koncentrációjukra csak az adott foltban élő egyedeknek vannak hatással. Feltesszük továbbá, hogy az adott folton belül élő

¹A generalista szót itt talán kissé pontatlanul használjuk. Modellünkben nem arról van szó, hogy a generalistának mondott faj szélesebb hőmérséklet-toleranciával rendelkezik, hanem arról, hogy egy köztes hőmérséklethez optimalizálódik annak érdekében, hogy mindkét foltban elfogadható teljesítményt nyújtson.



6.1. ábra. A vizsgált modell: két folt között migráló populáció; a stratégiaváltozó optimuma a két foltban különböző.

egyedek mindegyike ugyanolyan hatással van az ottani reguláló faktorra. Ekkor az általánosság csorbítása nélkül megtehetjük, hogy az i -edik foltbeli I_i reguláló változót azonosítjuk az adott foltbeli N_i^{tot} teljes egyedszámmal. Azaz az

$$\mathbf{I} = \begin{pmatrix} N_1^{\text{tot}} \\ N_2^{\text{tot}} \end{pmatrix} \quad (6.2)$$

vektor lesz a kétdimenziós ökoszisztéma-szintű reguláló változó.

Az x stratégia lokális növekedési rátáját az i -edik foltban az

$$r_i(x, \mathbf{I}) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-(x-x_i)^2/2} - \alpha N_i^{\text{tot}} \quad (6.3)$$

összefüggés adja meg, ahol x_i az optimális stratégia az i -edik foltban, α a szabályozás erősségét jellemző paraméter. Azaz feltettük, hogy a lokális növekedési ráta gaussi módon függ az optimumtól való távolságtól. A stratégiaváltozó mentén egységnyinek választjuk az optimumot leíró Gauss-függvény szórását. A populációszabályozás lineáris. Legyen $d = x_1 - x_2$ a két optimum közötti különbség. Ekkor általánosság-vesztés nélkül feltehetjük, hogy

$$x_1 = +\frac{d}{2}, \quad (6.4)$$

$$x_2 = -\frac{d}{2}. \quad (6.5)$$

Az x stratégiájú populáció dinamikáját a

$$\frac{d}{dt} \mathbf{N}^x = \mathbf{M}(x, \mathbf{I}) \cdot \mathbf{N}^x \quad (6.6)$$

egyenlet írja le, ahol az \mathbf{M} növekedési mátrix a következő:

$$\mathbf{M}(x, \mathbf{I}) = \begin{pmatrix} r_1(x, \mathbf{I}) - \mu & \mu \\ \mu & r_2(x, \mathbf{I}) - \mu \end{pmatrix}, \quad (6.7)$$

μ a rögzített migrációs ráta. A különböző stratégiájú populációk dinamikája kizárólag az \mathbf{I} reguláló változón keresztül csatolódik.

Az M mátrix felel meg a korcsoport-struktúra leírásában szereplő Leslie-mátrixnak. E mátrix vezető sajátértéke a populáció növekedési rátája (v.ö. az 1.3.1. ponttal). A Perron-Frobénius tétel értelmében ez a sajátérték szükségképpen valós.²

A modellnek van egy szimmetriatulajdonsága: az $x \rightarrow -x$ transzformáció változatlanul hagyja. Így a fitness-grádiens a $x^* = (x_1 + x_2)/2 = 0$ „centrális” pontban nyilván eltűnik, a centrális stratégia szinguláris. Ez a stratégia a foltok különböző követelményei közötti kompromisszumot képviselő generalista.

Noha analitikusan bebizonyítani nem sikerült, a numerikus tapasztalat alapján ténynek fogadjuk el, hogy a populációdinamikának csak egyetlen, fixpont attraktora van. Ekkor biztosak lehetünk abban, hogy a modellben legfeljebb két stratégia élhet együtt struktúráisan stabil módon.³

A stratégiaváltozó skálájának rögzítése után modellünknek két paramétere van: a foltok közötti d különbség és a μ migrációs ráta. Ezek függvényében fogjuk a generalista-specialista kérdést vizsgálni. Értelemszerűen megtehetjük volna, hogy nem a lokális fitness szélességét, hanem a foltok közötti különbséget rögzítjük. A használt reprezentációban a nagy d -nek megfelelő eset a valóságban megfeleltethet annak, hogy adott folt-különbség mellett a fajok tolerancia-tartománya beszűkül. A migrációs rátákat pedig, mint azt látni fogjuk, a növekedési rátákhoz, illetve az azok közötti különbségekhez kell viszonyítani.

6.3. A modell analízise

Szóljunk először pár szót arról, hogyan fogunk dolgozni. Mint azt korábban részletesen megbeszéltük, populációk viselkedése lényegesen leegyszerűsödik akkor, ha a reguláló változókat – jelen esetben a két foltban mérhető összlétszámot – rögzítjük. Ebben az esetben populációink exponenciálisan nőnek az M mátrix (amibe a rögzített N_i^{tot} értékeket behelyettesítettük) vezető sajátértéke által megadott szaporodási rátával.

Ezen a ponton az Olvasó talán a fejét csóválja: hogy is tekinthetnénk konstansnak a populációk összlétszámát a foltokban, ha ez azt implicálja, hogy populációink exponenciálisan nőnek? Az egyszerű válasz: képzeljük el, hogy a két folt tápanyagait (amelyeket a modellben expliciten nem szerepeltettünk) folyamatosan visszapótoljuk úgy, hogy *szimuláljuk* a rögzített N_i^{tot} -nek megfelelő ökológiai szituációt a foltokban. A bonyolultabb, elvi jellegű válasz visszautal az 1. fejezet „kemosztát” szemléletére.

Arra, hogy ennek a gondolati gimnasztikának gyakorlati értelme van, talán a jelen modell a legszemléletesebb példa. Az a növekedési ráta, vagy fitness, amit a 6.3.1. pontban kiszámoltunk, áttekinthető, és megérteti a modell lényegét. A kemosztát-kép nélkül lenne egy bonyolult nemlineáris modellünk, amelynek viselkedését áttekinthetetlenül komplikált formulák írják le.

Természetesen, végeredményben nem tudjuk megúszni a bonyolultságot. Ki kell számítanunk az egyensúlyi egyedszámokat, különben nem fogjuk tudni, hová rögzítsük őket. S ez már egyetlen rezidens populáció esetén sem egyszerű feladat. Ekkor az egyensúlyi feltételt az

$$M(N) \cdot N = 0 \tag{6.8}$$

alakba írhatjuk, hiszen most $N_i = N_i^{\text{tot}}$. Ez egy két másodfokú egyenletből álló egyenletrendszer, amely egy harmadfokú egyenletre redukálható. Az utóbbi már analitikusan megoldható, de nem túl gusztusosan, ezért számítógépes algebrát (*Mathematica*TM csomag) hívunk segítségül. A kapott képleteket leírni nem fogjuk, ki sem férne, de segítségükkel készültek a fejezet ábrái. Két

²A tétel alkalmazásához érdemes meggondolni, hogy M egy nemnegatív elemű mátrix és az egységmátrix számszorosa különbségeként írható.

³Megjegyezzük, hogy a körkörös érvelést elkerülendő azt kellene bizonyítani, hogy *tetszőlegesen sok* stratégia együttes dinamikájának is csak fixpont attraktora van.

populáció együttélésének egyensúlyát már egy négy másodfokú egyenletből álló rendszer írja le, itt már csak numerikus megoldást kereshetünk. De ezt is elvégzi számunkra a *Mathematica*.

Sokat segít a modell szimmetriája is. Ha a rezidens stratégiák a centrális stratégiához képest szimmetrikusan helyezkednek el, akkor a teljes denzitás azonos a két foltban: $N_1^{\text{tot}} = N_2^{\text{tot}}$. (Emlékeztetünk arra a feltevésre, hogy a populációdinamikának egyetlen, fixpont attraktora van.) Ebben az esetben az N_i^{tot} -ok triviális módon jelennek meg (6.3)-ben és (6.7)-ben: mindkét foltban ugyanannyival rontják az összes stratégia növekedési rátáját. Ilyenkor az egyensúlyi denzitások kiszámolására nincs is szükségünk.

Két különböző szimmetrikus szituáció is lehetséges. Az egyik esetben a centrális stratégia az egyedüli rezidens. A szinguláris centrális stratégia adaptív dinamikai stabilitási tulajdonságait a 6.3.2. pontban fogjuk meghatározni. A másik lehetséges szimmetrikus elrendezés az, amikor a két stratégia szimmetrikusan együttél. Ezt a lehetőséget a 6.3.3. pontban vizsgáljuk meg.

6.3.1. A globális növekedési ráta, azaz a fitnessz

Az y stratégiának a két foltból álló környezet egészében értett $r(y, \mathbf{I})$ globális növekedési rátáját – azaz a fitnesszét (Metz & mtsi., 1992) – a

$$\det[\mathbf{M}(y, \mathbf{I}) - r\mathbf{1}] = 0 \quad (6.9)$$

r -re vonatkozó sajátérték-egyenlet nagyobbik gyöke adja meg. Azaz:

$$r(y, \mathbf{I}) = \frac{r_1(y, \mathbf{I}) + r_2(y, \mathbf{I})}{2} + \sqrt{\left[\frac{r_1(y, \mathbf{I}) - r_2(y, \mathbf{I})}{2}\right]^2 + \mu^2 - \mu}. \quad (6.10)$$

Könnyen belátható, hogy az eredő növekedési ráta a két lokális növekedési ráta közé esik. Egy egyensúlyban lévő populáció esetében a globális növekedési ráta zérus. Ilyenkor egy forrásnyelő struktúrával állunk szemben: a lokális növekedés pozitív a kedvezőbb foltban és negatív a kedvezőtlenebben. Ez azt is jelenti, hogy a forrás-populáció denzitása alatta, míg a nyelő populációé felette van a megfelelő foltban érvényes egyensúlyi denzitásnak.

Érdeemes a sajátértéket kiszámolni két határesetben:

$$r(y) = \begin{cases} \max[r_1(y), r_2(y)] - \mu, & \text{ha } \mu \ll |r_1(y) - r_2(y)|/2 \\ [r_1(y) + r_2(y)]/2, & \text{ha } \mu \gg |r_1(y) - r_2(y)|/2 \end{cases} \quad (6.11)$$

(Az áttekinthetőség érdekében itt az \mathbf{I} argumentumot nem írtuk ki.)

A $\mu = 0$ esetben a foltok szeparáltak, s az \mathbf{M} mátrix ennek megfelelően reducibilissé válik. Ebben az esetben egy stratégia növekedési rátája attól függ, melyik foltban él a populáció. Ilyenkor nincs értelme globális növekedési rátáról vagy fitnesszről beszélni. Sérül a dolgozat alapfeltevése, az ökológiai és az evolúciós időskála szétválasztása, hiszen a térbeli relaxáció az evolúciós időskálán sem zajlik le. Ebben az esetben nincs más lehetőség, mint a két foltot külön-külön tekinteni.

Ha a migrációs ráta kicsi, de nem nulla, akkor a populáció eljut a számára kedvezőbb foltba. A vezető sajátértéket a két lokális növekedési ráta közül a nagyobbik szabja meg, a meglévő kis migráció veszteségként jelenik meg. A másik határesetben, amikor a migrációs ráta nagy, a két folt hatása kiátlagolódik.

A migrációs rátát a növekedési ráták *különbségéhez* kell mérni. Ha a migrációs ráta sokkal kisebb ennél a különbségnél, akkor az a kevés egyed, amely átjut a rosszabb foltba, a sokkal rosszabb körülmények hatására onnan gyorsan eltűnik. Ha viszont a migrációs ráta nagy a növekedési ráták különbségéhez képest, akkor a rosszabbik foltban – ahol tehát a lokális növekedési ráta a globális alatt marad – is számottevő „nyelő” populáció él.

Jegyezzünk itt meg valamit. A fitness a μ migrációs rátának monoton csökkenő függvénye. Ha μ -t evolválódó változónak tekintenénk, akkor arra a következtetésre jutnánk, hogy az optimális értéke zérus. Ez minden térben heterogén, de időben állandó modellben így van, hiszen a legjobb stratégia ottmaradni azon a helyen, amelyhez alkalmazkodtunk.⁴ A migráció aszinkron módon változó környezetben válik hasznossá. Ilyenkor értelme lehet az adott helyen elromló viszonyok elől elvándorolni, és máshol szerencsét próbálni. A jelen vizsgálatnak azonban ez nem tárgya. *Feltételezzük*, hogy a modellünkben nem reprezentált ökológiai körülmények a migrációs rátát valahogy beállították, s azt a jelen modellben rögzítettnek tekintjük.

Az adaptív dinamikai vizsgálatokban kulcsszerepet játszó egy-rezidens inváziós fitness nem más, mint az y stratégia növekedési rátája akkor, ha a reguláló változó az x stratégia egyensúlya által meghatározott $\mathbf{I} = \mathbf{I}_x$ értéket veszi fel:

$$s_x(y) = r(y, \mathbf{I}_x). \quad (6.12)$$

Ennek megfelelően a lokális fitness grádiens így írható:

$$D(x) = \left. \frac{\partial r(y, \mathbf{I}_x)}{\partial y} \right|_{y=x}. \quad (6.13)$$

A szinguláris $x^* = 0$ centrális stratégiára természetesen $D(0) = 0$. Konvergencia stabilitásának feltétele:

$$\left. \frac{dD(x)}{dx} \right|_{x=x^*} = \left. \frac{\partial^2 r(y, \mathbf{I}_{x^*})}{\partial y^2} \right|_{y=x^*} + \left. \frac{\partial \mathbf{I}_x}{\partial x} \right|_{x=x^*} \cdot \left. \frac{\partial^2 r(y, \mathbf{I})}{\partial y \partial \mathbf{I}} \right|_{y=x^*, \mathbf{I}=\mathbf{I}_{x^*}} < 0. \quad (6.14)$$

(Itt az (5.32) számolást ismételtük meg.) Másrészt az evolúciós stabilitás egyszerűen azt jelenti, hogy a stratégia lokális fitness maximum:

$$\left. \frac{\partial^2 r(y, \mathbf{I}_{x^*})}{\partial y^2} \right|_{y=x^*} < 0. \quad (6.15)$$

A (6.14) és A (6.15) feltételek akkor volnának ekvivalensek, ha az \mathbf{I}_x reguláló változó független lenne az x rezidens stratégiától.

6.3.2. A centrális stratégia tulajdonságai

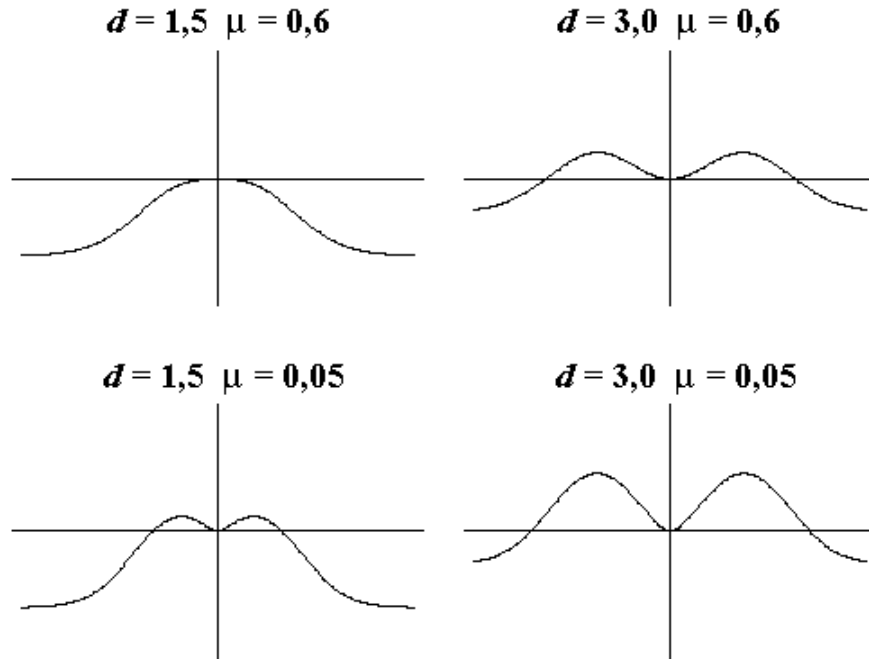
Könnyű kiszámolni azt a második deriváltat, amely megadja a centrális stratégia evolúciós stabilitását:

$$\left. \frac{\partial^2 r(y, \mathbf{I}_{x^*})}{\partial y^2} \right|_{y=x^*} = (d^2 - 4) \frac{e^{-d^2/8}}{4\sqrt{2\pi}} + \frac{1}{\mu} \frac{d^2}{8\pi} e^{-d^2/4}. \quad (6.16)$$

Nagy μ értékek mellett a második tag kicsi, így a derivált akkor és csak akkor negatív (azaz a centrális stratégia akkor ESS), ha $d < 2$. A μ kisebb értékei a deriváltat a pozitív irányba mozdítják el. Amint azt a 6.2. ábrán láthatjuk, egyedül a kis d , nagy μ kombináció teszi a centrális stratégiát ESS-é.

Ha a migrációs ráta nagyon magas (a 6.2. ábra felső sora), akkor $r(y)$ csaknem egyenlő $[r_1(y) + r_2(y)]/2$ -vel (vö. a (6.11) egyenlet közelítésével). Azaz, a foltok megkülönböztethetetlenek és a stratégia az átlagos környezetet érzékeli. Ez azonban nem szükségképpen jelenti azt, hogy a centrális, kompromisszumos stratégia a legrátermettebb. A növekedési rátának globális maximuma van $y = 0$ -nál, ha $d < 2$. $d > 2$ esetén viszont két szimmetrikus maximum van,

⁴Kalle Parvinen általános eredménye.



6.2. ábra. Inváziós fitnessz a d és μ paraméterek négy kombinációja esetére, akkor, ha a centrális stratégia a rezidens. A „kompromisszumos” centrális stratégia lokális maximum, azaz ESS, ha d elegendően kicsi és μ elegendően nagy, azaz ha a foltok közötti különbség nem túl nagy, a migráció viszont jelentős. A többi esetben, tehát ha a migrációs ráta elegendően lecsökken és/vagy a foltok közötti különbség megnő, a kompromisszumos stratégia lokális minimummá válik két – specialistább – lokális maximum között.

$y = 0$ -nál egy minimum található. Másszóval, ha a két folt elegendően hasonló, akkor a kompromisszumos stratégia evolúciósan stabil. E stabilitás azonban elvész a foltok közötti különbség növekedésével. Ilyenkor két specialista stratégia létrejöttét és együttélését várjuk.

A helyzet gyökeresen különböző alacsony migrációs ráta esetén (a 6.2. ábra alsó sora). Ekkor $r(y)$ nagyjából $\max[r_1(y), r_2(y)] - \mu$ -vel, és pedig $[r_1(y) + r_2(y)]/2$ -vel egyenlő, kivéve az $y = 0$ stratégia közvetlen környékét, ahol az $r_1(y)$ és $r_2(y)$ görbék metszik egymást (lásd újra a (6.11) közelítést). Következésképpen, $r(y)$ kettős maximummal rendelkezik és $y = 0$ minimum még kis d esetén is. Az y stratégia abban a foltban igyekszik élni, amelyik a kedvezőbb számára – a migráció veszteség.

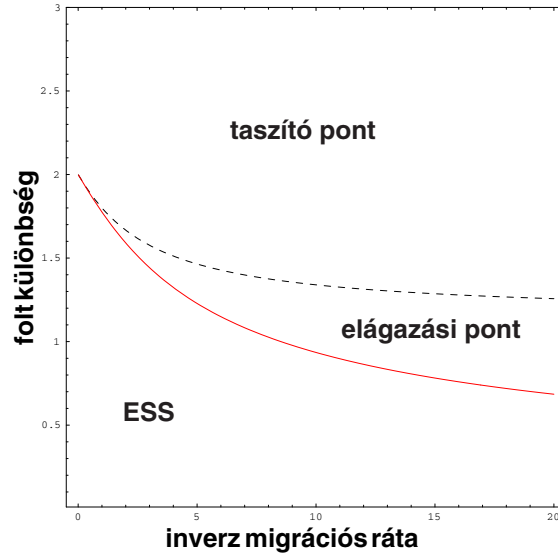
A konvergencia stabilitás feltételét egy kicsit nehezebb felírni, hiszen tekintetbe kell vennünk a $\frac{\partial^2 r}{\partial y \partial \mathbf{I}} \cdot \frac{\partial \mathbf{I}_x}{\partial x}$ tagot is. Viszonylag hosszú számolás (lásd Függelék) vezet az

$$\frac{\partial^2 r}{\partial y \partial \mathbf{I}} \Big|_{y=0} \cdot \frac{\partial \mathbf{I}_x}{\partial x} \Big|_{x=0} = \sum_i \frac{\partial^2 r}{\partial y \partial N_i^{\text{tot}}} \cdot \frac{\partial N_i^{\text{tot}}}{\partial x} = \quad (6.17)$$

$$= -\frac{d^2}{8\mu\sqrt{2\pi^3}} \cdot \frac{e^{-3d^2/8}}{2\mu + \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \cdot e^{-d^2/8}} < 0 \quad (6.18)$$

eredményre. E tag negatív előjele biztosítja, hogy a (6.15) feltétel implikálja a (6.14) feltételt, te-

hát az evolúciós stabilitás erősebb tulajdonság, mint a konvergencia stabilitás. (Hangsúlyozzuk, hogy ez az eredmény csak a konkrét modellre vonatkozik, a 5.3. ábra esetei között találhatunk evolúciósan stabil, de konvergencia instabil szinguláris pontot is.)



6.3. ábra. A centrális stratégia tulajdonságai a paraméterek függvényében. E kompromisszumos stratégia elveszíti evolúciós stabilitását és elágazási ponttá válik akár a migrációs ráta csökkenésével, akár a foltok közötti különbség növekedtével. További ugyanilyen irányú változás esetén elvész a konvergencia stabilitás is, és a centrális stratégia evolúciós repellorrá válik. Nagyon nagy migrációs rátánál – ami az ábra bal szélének felel meg – a környezet homogénnek tekinthető. Ekkor az evolúciós és a konvergencia stabilitás fogalma egybeesik.

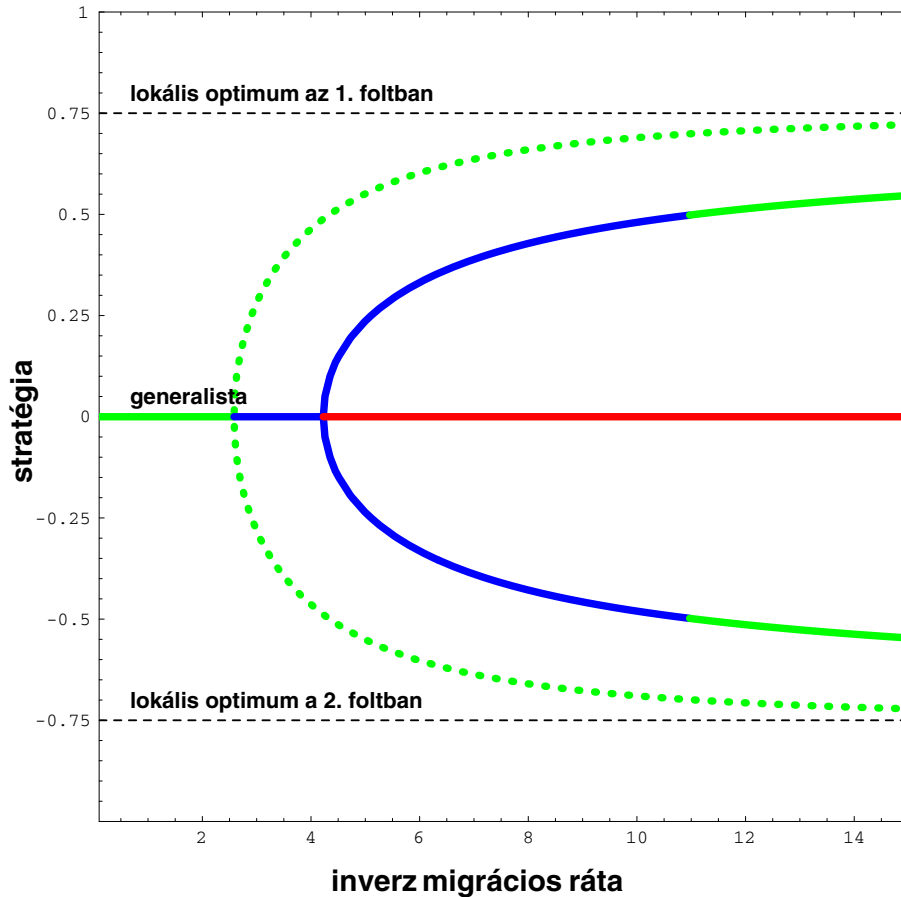
A 6.3. ábra feltünteti azt a paraméter-tartományt, ahol a centrális stratégia mindkét értelemben stabil. (A migrációs ráta reciprokát tüntettük fel változóként annak érdekében, hogy kihangsúlyozzuk az alacsony migrációs ráta melletti viselkedést.)

6.3.3. A modell globális viselkedése

Mi történik, ha a centrális stratégia nem ESS, azaz ha $r(x, \mathbf{I}_0)$ -nak lokális minimuma van az $x^* = 0$ stratégiánál? Amennyiben x^* konvergencia stabil, a monomorf populáció ide fejlődik, majd elágazik. Innentől a két ág szimmetrikusan távolodik a centrális stratégiától. A távolodás során a fitness-függvény természetesen változni fog. Mivel azonban a két folt terhelése szimmetrikus marad, a változás csak egy lényegtelen konstans megváltozását fogja jelenteni. Így a divergáló evolúció végpontját az $r(x, \mathbf{I}_0)$ függvény szimmetrikusan elhelyezkedő x_1^{\max} illetve x_2^{\max} maximumai adják meg. Ez a két stratégia a kettévált populáció *dimorf* ESS-e.

A 6.4. ábra az $\frac{1}{\mu}$ inverz migrációs ráta függvényében, rögzített $d = 1,5$ mellett, mutatja be a modell viselkedését. A centrális stratégia ESS magas migrációs ráta mellett, elágazási pont közepes μ -k mellett és taszító pont alacsony migráció mellett. A három tartományt két bifurkációs pont választja el: az ESS bifurkációs pont $\frac{1}{\mu} = 2,582$ -nél és a konvergencia bifurkációs pont $\frac{1}{\mu} = 4,226$ -nál. A vastag vonallal jelölt dimorf ágak az ESS bifurkációs pontnál erednek.⁵

⁵Ez a modell szimmetriájának következménye, nem-szimmetrikus modellben a dimorf ágak nem csatlakozná-



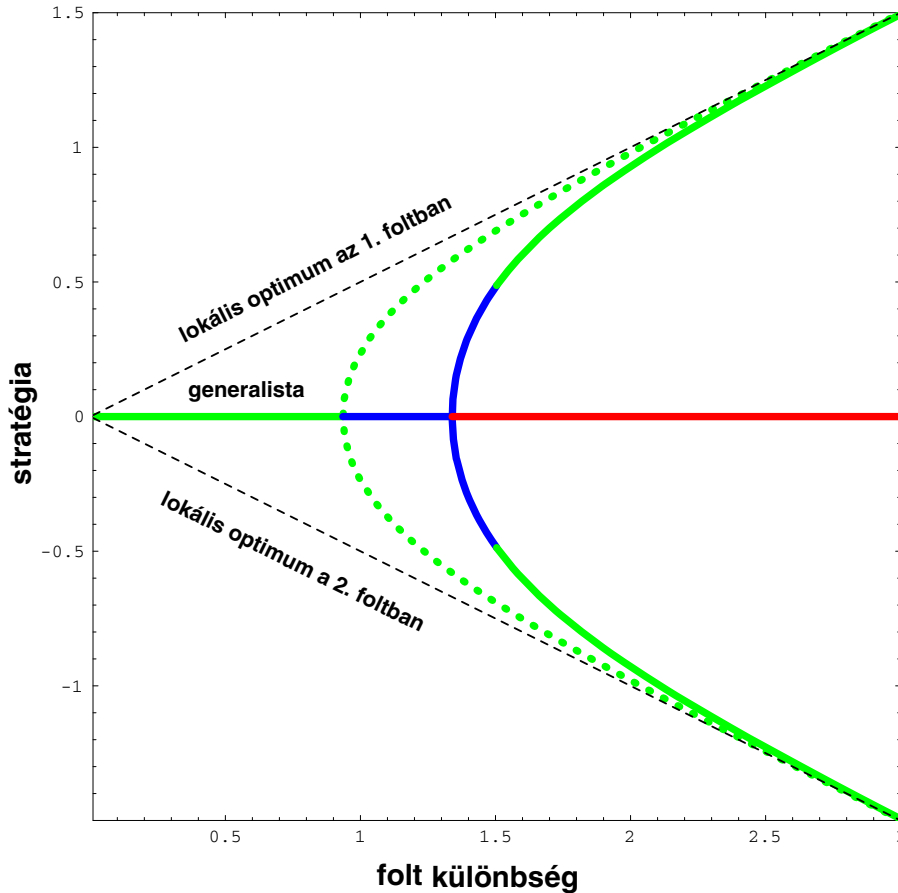
6.4. ábra. A modell viselkedése az $\frac{1}{\mu}$ inverz migrációs ráta függvényében ($d = 1.5$). A két vízszintes szaggatott vonal az $x = \pm d/2$ stratégia-értékeknél a lokális optimumokat reprezentálják a két foltban. A színes vonalak a szinguláris stratégiákat jelölik. A folytonos vonalak a monomorf szingularitások, míg a pontozott vonal két ága a dimorf szingulárist alkotó két stratégiát jelöli. A zöld vonalak ESS-t jelölnek, a kékek elágazási pontot, a pirosakak a repellorokat.

Az ábrával kapcsolatban figyeljünk a következőre: míg a vastag vonal két ága egy dimorf populációt alkotó két stratégiát ír le, addig a vékony vonal két ága a monomorf populáció két különböző szinguláris pontjának felel meg!

A centrális stratégia konvergencia stabil és a konvergencia instabil (taszító) régióját elválasztó konvergencia bifurkációs pont egy közönséges értelemben vett egyváltozós dinamika, a direkcionális evolúció „pitchfork” típusú bifurkációs pontja. A bifurkációs pontból, ahol a centrális stratégia elveszíti konvergencia stabilitását, két új – konvergencia stabil szingularitásokat leíró – ág indul ki. A populáció a kezdőfeltételtől függően fejlődik az egyikhez vagy a másikhoz. A bifurkációs pont közelében ezek az ágak evolúciósan instabilak, tehát elágazási pontok.

Jegyezzük meg, hogy amíg a centrális stratégia stabilitásvesztését a (6.16) formula adja meg, addig az innen kiinduló, és aszimmetrikus populáció-eloszlásnak megfelelő szingularitások számolásához már számítógépes algebrára van szükség. Az a tény, hogy az utóbbi módon

nak a monomorf bifurkációs ponthoz. Lásd például Geritz & mt. (1999).



6.5. ábra. A modell viselkedése a foltok közötti d különbség függvényében ($\mu = 0.1$). A jelölések megegyeznek az előző ábrán használtakkal.

kapott ágak az előbbi módon meghatározott pontba futnak be a számolások egy nemtriviális megerősítését jelentik.

Az ESS bifurkációs pont az evolúciósan stabil és az evolúciósan instabil ($d = 1.5$ esetén: $\frac{1}{\mu} > 2.582$) rezsimeket választja szét. (A centrális stratégia e pont mindkét oldalán konvergencia stabil.) A pitchfork bifurkációval való látszólagos analógia ellenére ez a típusú bifurkáció az adaptív dinamikai elmélet sajátja, hisz az evolúciós stabilitás elvesztése a *kettéválással* szembeni stabilitás megszüntét jelenti.

Van az ábrán két másik ESS bifurkációs pont is. A konvergencia-bifurkációs pontból kiinduló konvergencia stabil ágak egészen alacsony migrációs ráta mellett ($\frac{1}{\mu} > 10,97$, az ábra jobb szélé) evolúciósan stabillá válnak. Vegyük észre, hogy azok a dimorf ágak, amelyek az ESS bifurkációs pontból erednek, ezeknél a kis migrációs rátáknál továbbra is megvannak. Következésképpen, a legalacsonyabb migrációs ráták mellett egyszerre létezik monomorf és dimorf ESS is.

Összefoglalva, a migrációs ráták függvényében négy lehetőség áll elő:

1. Magas migrációs ráta mellett a helyzet nagyon egyszerű. Az erősen migráló populáció nem érzékeli a foltok közötti különbséget. A monomorf populáció a centrális stratégiához fejlődik, ahol az evolúciós folyamat lezárul. Egy eredetileg dimorf populáció szintén

monomorffá válik, és a centrális stratégiát fogja követni.

2. Kissé alacsonyabb migrációs ráta mellett a monomorf populáció a centrális stratégiához evolválódik és itt elágazik. Ezután a két leány-populáció egy evolúciósan stabil koalícióba fejlődik.
3. Még alacsonyabb migrációs ráta mellett a centrális stratégia már nem attraktora a monomorf evolúciónak. A monomorf evolúció valamelyik nem-centrális elágazási pontba visz, ahol elágazik. A leány-populációk ezután a dimorf ESS-be fejlődnek.
4. Extrém alacsony migrációs ráta mellett a nem-centrális monomorf szingularitás evolúciósan stabillá válik, ezek tehát végállapotai az evolúciónak. A dimorf ESS továbbra is létezik, de egy monomorf populációból evolúciós elágazás révén már nem elérhető.

Jegyezzük meg, hogy – mint azt a 6.3. ábrán megfigyelhetjük – ezen lehetőségek közül nem mindegyik marad meg, ha d -t 2,0 fölé növeljük.

A 6.5. ábrán lényegében ugyanezt a történetet láthatjuk, de most d függvényében a rögzített $\mu = 0,1$ migrációs ráta mellett. Látjuk tehát, hogy a modell két paramétere nagyon hasonló módon befolyásolja az evolúció kimenetelét.

6.4. Diszkusszió: fajképződési módok

A fajképződést *szimpatrikusnak* nevezzük, ha az új faj ugyanabban a habitatban él, mint az őse, *allopatrikusnak*, ha az új a régitől térben jól elkülönülten jelenik meg, és *parapatrikusnak*, ha kezdeti elterjedési területük egymáshoz csatlakozik. Az utóbbi kettőt együttesen nevezhetjük *földrajzi* speciációnak is.

Nyilvánvaló, hogy csak az allopatrikus eset elmélete alkotható meg az együttélési probléma, azaz a gyakoriságfüggés vizsgálata nélkül. Mayr (1942) mára kanonikusnak tekintett elmélete feltételezi, hogy a populáció valamiért térben kettészakad, majd a két részpopuláció – akár eltérő szelektív nyomások okán, akár neutrálisan – különböző fejlődési utat jár be. Mire újra találkoznának, már annyira különböznek, hogy kereszteződésük vagy eleve elképzelhetetlen, vagy legalábbis nagyon erős szelektív folyik ellene. (Lásd Gavrilov, 2004 a genetikai sodródáson alapuló verzió matematikai elméletéért.)

Az allopatrikus elmélettel a háttérben az adaptív speciáció gondolata abban a helyzetben találja magát, hogy a dokumentáltan létező szimpatrikus eset magyarázatául szolgál. Ez azonban nem jelenti azt, hogy az adaptív koncepció érvényét valóban a szimpatrikus esetre kellene korlátoznunk.

Láttuk, hogy a niche-elkülönülést lehetővé tévő ökológia természetesen generálhat elágazás-irányú szelektív nyomást (v.ö. Geritz & mtsi., 2004). Ha tudjuk hogy a niche-szegregáció történhet funkció és habitat szerint (2.2. pont), akkor logikus feltételezni, hogy a fajsztétválás is alapulhat akár egy adott habitaton belül különböző erőforrásokra való specializálódás révén – tehát szimpatrikusán – , akár pedig különböző habitatokhoz való alkalmazkodás révén – tehát földrajzi módon.

Modellünkben a habitat-alapú niche-szegregáció által generált adaptív dinamikát vizsgáltuk. Láttuk, hogy akár a migráció csökkentése, akár a folt-különbség növelése elvezethet oda, hogy a generalista ESS elágazási ponttá váljon, és a generalistát két specialista együttélése szorítsa ki. E két bifurkációs utat beazonosíthatjuk a földrajzi speciáció két módjával. A migráció-csökkenés (6.4. ábra) megfelel az allopatrikus esetnek: itt az a lényeg, hogy lecsökken az átjárás a két habitat között. A foltok közötti különbség növekedése (6.5. ábra) viszont parapatrikus fajképződésre vezet: két egymással kapcsolatban maradó populáció jön létre.

A Mizera & mtsi. (2003) közleményben megvizsgáltuk az analóg szituációt a habitat-szegregáció folytonos verziójában. E modellben két különböző folt helyett egy környezeti grádiens szerepel. Az eredmény nagyon hasonló a jelen fejezetben leírtakhoz: akár a migrációs ráta csökkenése, akár pedig a környezeti tolerancia beszűkülése (ami analóg a diszkrét foltok közötti különbség növekedésével) oda vezet, hogy az ESS elágazási ponttá válik. Megvan tehát az allopatrikus és a parapatrikus átmenet megfelelője a folytonos térben is.

Amiben a két modell lényegesen különbözik, az az, hogy míg a két foltos környezetben csak két faj élhet meg, addig a folytonos habitat-niche tengely mentén több is. Ennek megfelelően, az utóbbi esetben ismétlődő evolúciós elágazásokat is megfigyelhetünk. Mizera & mtsai. (elő-készületben) elemzi részletesebben a habitat niche-tengely menti ökológiai szegregációt. Két alapvető módunk van sok fajt összezsúfolni a környezeti grádiens mentén. Az első esetben a tolerancia-intervallumoknak kell szűkeknnek lenniük ahhoz, hogy sok niche elferjen („fundamentális niche pakolás”). A második esetben migrációnak kell elegendően kicsinek lenni ahhoz, hogy a fundamentális niche-ek átfedése ellenére is mindenütt csak az ott közel optimális változat maradjon fent („realizált niche pakolás”).⁶ (Jegyezzük meg, hogy az 5.3.6. pontban az evolúciós elágazás mintapéldájaként bemutatott Lotka-Volterra modell is folytonos niche-térnek felel meg, így abban is lehetséges ismételt elágazás; ezt a 111. oldalon, a 7.6. ábra alsó részén mutatjuk be.)

De mindezek (a kétfoltos modell csakúgy mint a grádienses) még az aszexuális elmélet szintje. Megbeszéltük (3.3.3. pont), hogy az adaptív dinamikai elágazás léte csak a lehetőségét teremti meg a szexuális speciációnak. Azt, hogy a reprodukció izoláció létrejön-e külön kell tanulmányozni. Doebeli & Dieckmann (2003) a szimpatrikus esetre vonatkozó korábbi vizsgálatukat (Dieckmann & Doebeli, 1999) megismételték környezeti grádiens esetére is, megnyugtató eredménnyel. Eleve valószínűsíthető természetesen, hogy ha az adaptív fajképződés működik a legnehezebbnek tekintett szimpatrikus esetben, akkor földrajzi változatával sem lehet gond: a térbeli szétválás megkönnyíti a genetikai elkülönülést. Másrészt viszont ez nem ilyen egyszerű: le is csökkenti a hibridizáció ellen folyó szelekciót. Sok munka van még hátra ezen a területen.

Összintén kell szólni arról, hogy az adaptív fajképződés egyenlőre egy elfogadottnak nem tekinthető javaslat. Sokan elméletileg is vitatják (lásd pl. Gavrilovs, 2005), miközben azért gyűlnek tények az empirikus alátámasztáshoz is (lásd Schluter, 2001; Dieckmann & mtsi, 2004). De a kérdést meg is fordíthatjuk: *Van bizonyíték a nem-adaptív speciáció létrejöttére?* Az iker-fajokhoz vezető kriptikus speciáció esetét leszámítva, ilyenről nem tudok.

6.5. Függelék

Az egyetlen stratégiára vonatkozó egyensúlyi feltételek a következők:⁷

$$[R_1(x) - \alpha N_1]N_1 + \mu[N_2 - N_1] = 0 \quad (6.19)$$

$$[R_2(x) - \alpha N_2]N_2 + \mu[N_1 - N_2] = 0, \quad (6.20)$$

ahol $R_i(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-(x-x_i)^2/2}$. A 0 centrális stratégia egyensúlyi denzitásai a következők:

$$N_1(0) = N_2(0) = N = \frac{R_1(0)}{\alpha}. \quad (6.21)$$

⁶Czárán Tamásnak köszönöm ezt a megkülönböztetést.

⁷A függelékben található levezetés Czibula Istvántól származik.

(Itt kihasználtuk, hogy $R_1(0) = R_2(0)$.) Implicit differenciálással kapjuk, hogy

$$\left. \frac{dN_1}{dx} \right|_{x=0} = \frac{R_1(0)d/2\alpha}{R_1(0) + 2\mu} \quad (6.22)$$

$$\left. \frac{dN_2}{dx} \right|_{x=0} = - \left. \frac{dN_1}{dx} \right|_{x=0}. \quad (6.23)$$

A (6.18) reláció levezetése innen már kézenfekvő.

7. fejezet

Parabolikus replikátorok adaptív dinamikája

Összefoglaló. *Mesterséges replikátorok oldatokban való populációnövekedése gyakran parabolikus – azaz szub-exponenciális – a szálak párképződéséből adódó öngátlás miatt. Mivel ily módon a ritka szekvencia előnyben van, a különböző replikátorok együttélhetnek. Evolúciójuk a „parabolikus kvázifaj” képpel írható le: a mindenkori legrátermettebb szekvencia árnyékában ott élnek a nála nem sokkal gyengébb változatok is, és ez az eloszlás együtt fejlődik. A szokásostól különböző viselkedés lényegesen múlik azon, hogy a lehetséges szekvenciák nem alkotnak folytonos sokaságot, nem infinitezimálisan kis lépésekben fejlődnek. Ha megengedjük a viszonylag hasonló szekvenciák közötti párképződést, és az evolúciós lépést kicsire választjuk a még párképződést lehetővé tévő különbséghez képest, akkor eljutunk a folytonos határesethez. Előáll a különbséggel csökkenő kompetíció képe: a korlátozott hasonlóság ökológiai elve egyfelől, és az adaptív dinamika időnként elágazó evolúciós képe másfelől. Ezzel megmutattuk, hogy a parabolikusság nem akadály a prebiológiai replikátorok darwini evolúciójának.*

7.1. Bevezetés: a parabolikus replikátorok

E fejezetben prebiotikus replikátorok evolúciójával foglalkozunk. A dolgozat kontextusában az itt bemutatott vizsgálatnak három szempontból van módszertani jelentősége:

- Demonstráljuk az adaptív dinamika alkalmazását egy olyan esetben, amelyben az aszexuális reprodukció valóság, és nem egyszerűsítő feltevés.
- Bemutatjuk az exponenciális növekedést viszonyítási pontnak tekintő szemlélet alkalmazhatóságát egy olyan területen, ahol a nem-exponenciális viselkedés nem egyszerűen „regulációként” van jelen, hanem a folyamat lényegéhez látszik tartozni.
- A szekvencia-térbeli együttélés és verseny vizsgálatával izelítőt kapunk abból, hogyan veszítik érvényüket a dolgozatban bemutatott gondolatok akkor, ha az infinitezimálisan kis evolúciós lépések helyett diszkrétet vizsgálunk.

E fejezet Meszéna & Szathmáry (2001) átdolgozása.

Az élet eredetének kérdése az tudomány egyik legfontosabb nyitott problémája.¹ Az élethez vezető legalább viszonylag folytonos út keresésének egyik iránya a prebiotikus replikátorok, az esetleges „DNS-szerű”, önreprodukáló szekvenciájú makromolekulák lehetőségének vizsgálata. Nem tárgyunk itt e csapásirány problémáinak, edigi sikereinek vagy kudarcainak, további perspektíváinak értékelése – csak a modellek matematikai szertezetére fordítjuk figyelmünket.

Ha léteznek önreprodukáló makromolekulák, és azok exponenciálisan szaporodnak, akkor nyilván evolválódnak is. A másolás biztosan nem lesz hibamentes, és a nagyobb replikációs rátájú molekula ki fogja szorítani versenytársait. De hamar kétség merült fel az iránt, hogy valóban exponenciális-e a növekedés. Ha nem, akkor vajon mik az evolúciós konzekvenciák?

Manfred Eigen „hiperciklus” elméletén (Eigen, 1977, 1979) belül merült fel az a kérdés, hogy ha a replikátorok valamilyen módon elősegítik egymás másolódását, akkor a koncentráció növekedésével populáció szaporodása egyre gyorsul. Az alábbiakban az ellenkező problémát tanulmányozzuk, azt tudniük, hogy a szekvencia már létező kópiái akadályozhatják egymás szaporodását.

Általánosságban feltehetjük, hogy a szekvenciák populációdinamikája az

$$\frac{dN_i}{dt} = k_i N_i^p \quad (7.1)$$

alakba írható, ahol N_i az i -edik molekula koncentrációja. A kemosztát-paradigmának (1. fejezet) megfelelően ezt kiegészíthetjük egy állandó összkoncentrációt beállító hígítási taggal, amit Eigen nyomán „szelekciós kényszernek” is nevezünk:

$$\frac{dN_i}{dt} = k_i N_i^p - N_i \sum_j k_j N_j^p. \quad (7.2)$$

A malthusi-darwini exponenciális növekedés $p = 1$ -nek felel meg, a hiperciklusra $p > 1$.

E fejezetben a szub-exponenciális növekedés, vagyis a $p < 1$ eset (Szathmáry & Gladkih, 1989) és különösen a „parabolikus” eset, amikor $p = 1/2$ (Von Kiedrowski, 1993) érdekel minket. Von Kiedrowski (1986) figyelt meg először ilyen viselkedést nem-enzimatikusan replikáló oligonukleotid analógokon. Később számos különböző replikátort sikerült szintetizálni és megvizsgálni (lásd Von Kiedrowski, 1999). A parabolikus növekedés radikális konzekvenciákkal jár: „survival of the fittest” helyett „survival of everybody” (Szathmáry & Gladkih, 1989; Szathmáry, 1991).

A parabolikus viselkedésnek az az oka, hogy a templát molekula és másolata könnyen – igaz, reverzibilisen – összepárosodik. Egy ilyen pár képtelen reprodukcióra mindaddig, amíg szét nem válik (Von Kiedrowski, 1986). A párképződés (kémiai terminológiával: a „termék gátlás”) természetesen erősödik a koncentráció növelésével, a populáció növekedése tehát egyre lassul. Mivel a ritka szekvenciák így előnyt élveznek, szabályozottan együttélhetnek (Varga & Szathmáry, 1997). A témának számottevő irodalma van (lásd például Szathmáry & Gladkih, 1989; Lifson & Lifson, 1999; Von Kiedrowski & Szathmáry, 2000; Czárán & Szathmáry, 2000).

Itt csak a dolgozat témájába vágó kérdés érdekel bennünket. Ha nincs verseny, ha mindenki együttélhet, akkor ez nem prebiológia, hanem evolúciós zsákutca! Valóban így lenne? Ilyen egyszerűen ki lehetne kerülni a természetes szelekció érvényesülését? Vizsgálataink részben átfednek Scheuring & Szathmáry (2001) elemzésével.

Az 1. fejezetből tudjuk, hogy mindenfajta növekedés tekinthető – tautologikusan – pillantzerűen exponenciálisnak is. Tetszőleges populációdinamika felírható a

$$\frac{dN}{dt} = r(\mathbf{I})N, \quad (7.3)$$

¹A másik két, összehasonlítható kultúrális jelentőséggel bíró tudományos kérdés a legalapvetőbb fizikai törvények, illetve a Földön kívüli civilizációk létének kérdése.

alakba, ahol a \mathbf{I} reguláló változó szintén függ valahogy a populációmérettől. Ezzel a formalizmussal két változat versenyét növekedési rátáik különbsége dönti el (v.ö. (4.5) a 41. oldalon):

$$\frac{d}{dt} \frac{N_1}{N_2} = (r_1(\mathbf{I}) - r_2(\mathbf{I})) \frac{N_1}{N_2}. \quad (7.4)$$

A parabolikus növekedést nyilván egy $r^{\text{par}} = \alpha/\sqrt{N}$ típusú denzitásfüggés állítja be. A következő megkülönböztetésnek alapvető jelentősége van. Ha versengő parabolikus replikátorok a *saját* létszámukra érzékenyek (azaz $r_i^{\text{par}} = \alpha/\sqrt{N_i}$, ahol $i = 1, 2$ indexeli az egyes replikátor-típusokat), akkor a mindenkori ritka típus a ritkasága révén pótlólagos előnyre tesz szert a gyakori típussal szemben. Ezzel szemben, ha mindkét replikátor a *együttes* létszámra érzékeny (azaz, ha $r_i^{\text{par}} = \alpha_i/\sqrt{N_1 + N_2}$), akkor $r_1/r_2 = \alpha_1/\alpha_2$ és a ritkaság nem vezet relatív előnyre. Ez utóbbi esetben a termék-gátlás ugyanúgy érvényesül mindkét populációban. Noha az exponenciális növekedési ráták változnak, arányuk állandó marad: a rátermettebb kiszorítja a kevésbé rátermettet.

Az első esetben a két létszám külön-külön egy-egy reguláló faktor, míg az utóbbi esetben csak az összegük az. S tudjuk (3.2.1. és 4.2.3. pontok): egyetlen reguláló tényező gyakoriságfüggetlen szelekciót, kompetitív kizárást jelent.

Először a parabolikus replikátorok ökológiáját vizsgáljuk (7.2. pont), majd az evolúviójukat (7.3. pont). A 7.3.1. pontban bevezetjük a „parabolikus kvázifaj” fogalmát, amely az evolúció részlegesen „nem-darwini” aspektusát mint a variánsok együtt evolválódó felhőjét jeleníti meg. A 7.3.2. pont a jelentős kereszt-hibridizációval rendelkező parabolikus replikátorokat vizsgálja – ami újra elvezet bennünket a darwini evolúció megszokott képéhez.

7.2. Parabolikus replikátorok versengése

Megvizsgáljuk parabolikus replikátorok különböző szekvenciáinak együttélését. Látni fogjuk, hogy viselkedésük lényegesen függ attól, milyen mértékben képes két különböző szekvenciájú szál egy hibrid párt létrehozni. A 7.2.1. pont a hibridizáció nélküli esetet vizsgálja, míg a 7.2.2. pont a hibridizációt megengedő esetet vizsgálja.

7.2.1. Replikátorok hibridizáció nélkül

Jelölje A_i illetve B_i az i -edik szekvencia egyes illetve dupla szálának koncentrációját ($i = 1, \dots, n$, ahol n a különböző szekvenciák száma). Legyen továbbá d_i illetve δ_i a egyes illetve kettős szál bomlási rátája. Monomerek jelenlétében az i típusú egyes szál $k_i R$ rátával kettős szállá alakul, ahol R a monomerek koncentrációja és k_i replikációs ráta. A monomerek folyamatosan keletkeznek ϱ rátával és a replikáció során felhasználódnak. Két egyes szál spontán módon párt alkothat a rátával, míg egy kettős szál b rátával kettébomolhat két egyesre. E folyamatokat az alábbi differenciálegyenletek foglalják össze (lásd von Kiedrowski & Szathmáry, 2000; Scheuring & Szathmáry, 2001):

$$\frac{dR}{dt} = \varrho - R \sum_{i=1}^n k_i A_i \quad (7.5)$$

$$\frac{dA_i}{dt} = 2(b_i B_i - a_i A_i^2) - A_i(k_i R + d_i) \quad (7.6)$$

$$\frac{dB_i}{dt} = a_i A_i^2 - b_i B_i + k_i R A_i - \delta_i B_i. \quad (7.7)$$

Megjegyezzük, hogy a modell átértelmezhető komplexitás párképzés esetére is. Ekkor a teljes populáció $2n$ számú különböző szekvenciáját két n elemszámú csoportra osztjuk úgy, hogy az első csoport i^{th} -edik molekulája a 2. csoport i^{th} -edik molekulájának komplementere.

Célszerű bevezetnünk az i -edik szekvencia

$$M_i = A_i + 2B_i \quad (7.8)$$

összkoncentrációját, amely kielégíti az

$$\frac{dM_i}{dt} = a_i(k_i R - d_i) - 2\delta_i B_i \quad (7.9)$$

egyenletet. Tanulságos megvizsgálni a „gyors párképzés” határesetét, amikor a párképzés és a disszociáció gyors a replikációhoz és a bomláshoz képest. Ekkor a gyors folyamatok egyensúlyban vannak, azaz

$$bB_i = aA_i^2. \quad (7.10)$$

Egy tipikus kísérleti szituációban egyrészt érvényes a gyors párképzési közelítés, másrészt a koncentráció magas. Ekkor $M_i \approx 2B_i$ és $A_i \sim M_i^{1/2}$. $\delta = 0$ és konstans R esetén a (7.9) dinamika az (7.1) alakot ölti a $p = 1/2$ értékkel, ami megmagyarázza a „parabolikus” elnevezést.

Legyen $n = 2$ és vizsgáljuk a kölcsönös invázióképességüket (vö. 5.3. fejezet). A gyors párképzést most *nem* tételezzük fel. Ha csak az első szekvencia van jelen, az egyensúlyi egyenlet a következő:

$$A_1(k_1 R - d_1) - 2\delta_1 B_1 = 0. \quad (7.11)$$

Innen a monomer-koncentrációra az

$$R_1 = \frac{1}{k_1} \left[d_1 + 2\delta_1 \frac{B_1^e}{A_1^e} \right] \quad (7.12)$$

egyensúlyi feltétel adódik. (Itt A_1^e és B_1^e jelöli A_1 és B_1 egyensúlyi értékeit jelöli.) A második szekvencia ritka növekedési rátája ezzel a háttérrel:

$$\frac{dM_2}{dt} = a_2(k_2 R_1 - d_2), \quad (7.13)$$

mivel ha a második replikátor ritka, akkor B_2 elhanyagolható A_2 -hoz képest. A második szekvencia akkor és csak akkor növekszik a (7.12) egyensúlyi monomer-koncentráció mellett, ha

$$R_1 > \frac{d_2}{k_2}, \quad (7.14)$$

azaz amikor

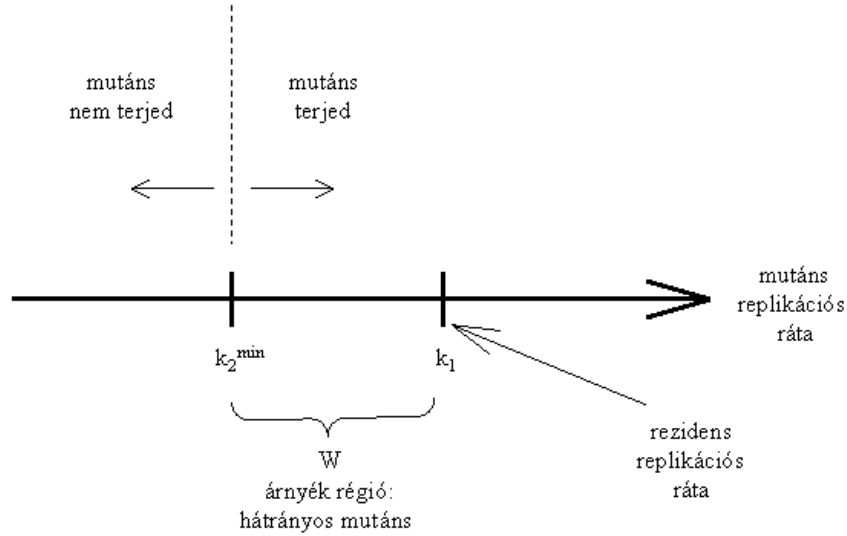
$$k_2 > k_2^{\min} = k_1 \frac{d_2}{d_1 + 2\delta_1 \frac{B_1^e}{A_1^e}}. \quad (7.15)$$

Amennyiben $d_1 = d_2 = d \neq 0$ és $\delta_1 = \delta_2 = \delta$, az inváziós kritérium így is írható:

$$k_2 > k_2^{\min} = k_1 \frac{1}{1 + 2\frac{\delta}{d} \frac{B_1^e}{A_1^e}} \quad (7.16)$$

(7.1. ábra). Figyeljük meg, hogy $k_2^{\min} \leq k_1$, az egyenlőség csak $\delta = 0$ esetén áll fent.

Ha a ritka szekvencia replikációs rátája magasabb a rezidensénél, akkor biztosan növekszik. Ha $\delta = 0$ akkor $k_2^{\min} = k_1$ valamint, szimmetrikusan, $k_1^{\min} = k_2$. Ez az az eset, amikor a darwini világkép zavartalanul érvényesül: a nagyobb replikációs rátával rendelkező szekvencia kiszorítja



7.1. ábra. Az inváziós tartomány. A k_1 rezidens stratégiával szemben bármilyen k_2^{\min} -nél nagyobb stratégia elterjed. A két stratégia-érték között egy „árnyék” régió helyezkedik el: az ide eső stratégiák annak ellenére terjedhetnek, hogy hátrányosak.

az alacsonyabb növekedési rátájút. Különböző szekvenciák struktúráisan stabil együttélése nem lehetséges. Másrészt viszont $\delta > 0$ esetén $k_2^{\min} < k_1$, azaz még a rezidensnél kisebb növekedési rátával bíró ritka szekvencia is nőni tud, ha a hátránya nem túl nagy. $k_2^{\min} < k_2 < k_1$ esetén a k_1 és k_2 replikációs rátával bíró szekvenciák kölcsönösen megtámadhatják egymást, együttélhetnek tehát.²

Konkrétabban, a k_1 replikációs rátával jellemzett rezidens szekvencia mögött van egy

$$W = k_1 - k_2^{\min} = 2 \frac{\delta B_1^e}{d A_1^e} k_2^{\min} \quad (7.17)$$

szélességű „árnyék” régió, amelyben bármely ritka szekvencia növekedhet. Az árnyék szélessége kicsi ha $\delta \ll d$ és/vagy ha $B_1^e \ll A_1^e$. A gyors párképzési határesetben

$$W = 2 \frac{a\delta}{bd} A_1^e k_2^{\min}. \quad (7.18)$$

Azaz alacsony koncentrációnál, amikor a párképzés gyenge, az árnyék keskeny.

Arra jutottunk tehát, hogy a gyakori típusnak a ritkához viszonyított hátránya a kettős szál bomlásából származik. Az árnyék-régió eltűnik, ha a kettős szál ritka, vagy nem bomlik. Ennek megértéséhez hasznunkra van az (élethosszi) szaporodási siker fogalma, amit a 25. oldalon írottak nyomán az egyes szál teljes élettartama alatti összes utódai számaként definiálhatunk. A populáció nő/csökken, vagy egyensúlyban van, ha a szaporodási siker nagyobb/kisebb mint 1, vagy egyenlő azzal. Alacsony koncentrációnál, amikor az összes szál különálló, a szaporodási siker k/d , hiszen $1/d$ egy szál várható élettartama. Magasabb koncentrációnál a szál élettartama egy részét inaktív, párosult formában tölti. Ha $\delta = 0$, akkor a szál ez idő alatt védett a

²Ez a következtetés megegyezik Scheuring & Szathmáry (2001) eredményével.

bomlástól, s így $1/d$ marad az a várható idő, amit a szál párosulatlanul tölt. Következésképp, a párképződés késlelteti ugyan a szál reprodukcióját, de nem befolyásolja szaporodási sikerét. A növekvő koncentráció lelassítja a növekedést, de nem állíthatja azt le. $\delta > 0$ esetén azonban a helyzet megváltozik. Mivel most a párosodott állapotban is lehetséges a bomlás, a párosulatlanul töltött idő lecsökken. A magasabb koncentráció ilyenkor csökkenti a szaporodási sikert. Amikor az 1-re csökken, a populációnövekedés megáll. Ekkor egy másik, nem hibridizáló, szekvencia képes növekedni akkor is, ha alacsonyabb a reprodukciós rátája, feltéve, ha ezt az alacsonyabb koncentrációjából származó előny kompenzálja.

Megjegyezzük, hogy ez a gondolatmenet nem alkalmazható, ha mind az egyes, mind pedig a kettős szál halhatatlan. Ilyenkor ugyanis a szaporodási sikernek nincs értelme. Vegyük észre azonban, hogy (7.2) hígítási tagja tekinthető úgy, mintha egyenlő bomlási rátákat vezetünk volna be úgy az egyes, mint a kettős szál vonatkozásában.

7.2.2. Hibridizáló replikátorok

Engedjünk most meg párképződést különböző, de azért hasonló, szekvenciák között. A jelölés kényelme érdekében különböztessük meg az (ij) és a (ji) típusú szálakat amennyiben $i \neq j$. Önkényes választásként osszuk meg egyenlően e két csoport között az i és a j szálakat tartalmazó párokat. Jelölje B_{ij} a (ij) párok koncentrációját. Definíció szerint $B_{ij} = B_{ji}$. Legyen a_{ij} , b_{ij} és δ_{ij} rendre a megfelelő pár párképzési, a szétválási és a bomlási rátája – amelyek természetesen szimmetrikusak az indexek felcserélésére.

A dinamikai egyenletek:

$$\frac{dR}{dt} = \varrho - R \sum_{i=1}^n k_i A_i, \quad (7.19)$$

$$\frac{dA_i}{dt} = \sum_j [b_{ij} B_{ij} + b_{ji} B_{ji} - (a_{ij} + a_{ji}) A_i A_j] - A_i (k_i R + d_i), \quad (7.20)$$

és

$$\frac{dB_{ij}}{dt} = a_{ij} A_i A_j - b_{ij} B_{ij} + l_{ij} k_i A_i R - \delta_{ij} B_{ij}, \quad (7.21)$$

ahol

$$l_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{for } i = j \\ 0 & \text{for } i \neq j \end{cases}. \quad (7.22)$$

(l_{ij} helyett a δ_{ij} „Kronecker delta” a szokásos jelölés, a 5. fejezet Dirac-deltájához is hasonlóan. Ettől azért térünk el, hogy a δ_{ij} jelölést a téma irodalmának megfelelően fenttarthassuk a bomlási rátának.)

Az

$$M_i = A_i + \sum_j (B_{ij} + B_{ji}) \quad (7.23)$$

teljes koncentráció viselkedését a

$$\frac{dM_i}{dt} = A_i (k_i R - d_i) - \sum_j (\delta_{ij} B_{ij} + \delta_{ji} B_{ji}) \quad (7.24)$$

dinamikai egyenlet írja le. A gyors párképzési határesetben

$$B_{ij} = \frac{a_{ij}}{b_{ij}} A_i A_j, \quad (7.25)$$

s innen

$$M_i = A_i + \sum_j (B_{ij} + B_{ji}) = A_i \left[1 + \sum_j \left(\frac{a_{ij}}{b_{ij}} + \frac{a_{ji}}{b_{ji}} \right) A_j \right]. \quad (7.26)$$

Ismételjük meg az invázió-analízist erre az esetre is! Az önmagában lévő első szekvencia akkor van egyensúlyban, ha a monomerek koncentrációja

$$R_1 = \frac{1}{k_1} \left(d_1 + 2\delta_{11} \frac{B_{11}^e}{A_1^e} \right). \quad (7.27)$$

(Itt kihasználtuk, hogy nincs jelen másik szekvencia, amellyel párképzés lenne lehetséges.) Ekkor a második szekvencia növekedési rátája:

$$\frac{dM_2}{dt} = A_2 \frac{k_2}{k_1} \left(d_1 + 2\delta_{11} \frac{B_{11}^e}{A_1^e} \right) - d_2 A_2 - \delta_{12} B_{12} - \delta_{21} B_{21}. \quad (7.28)$$

A (2,2) párok gyakoriságát a második szekvencia ritkasága miatt elhanyagoltuk. $d_1 = d_2 = d \neq 0$ és $\delta_{11} = \delta_{12} = \delta_{21} = \delta$ esetén az invázió feltétele:

$$k_2 > k_2^{\min} = k_1 \frac{1 + \frac{\delta}{d} \frac{B_{12} + B_{21}}{A_2}}{1 + 2\frac{\delta}{d} \frac{B_{11}^e}{A_1^e}}. \quad (7.29)$$

Random párképzés esetén $a_{12} = a_{11}$ és $b_{11} = b_{12}$, tehát a párképzési egyensúly így alakul:

$$\frac{B_{12}}{A_2} = \frac{B_{21}}{A_2} = \frac{B_{11}}{A_1}. \quad (7.30)$$

A (7.29) egyenlet szerint, véletlen párosodás esetén, $k_2^{\min} = k_1$. A magasabb k kiszorítja az alacsonyabbat.

Tételezzük most fel, hogy különböző szekvenciák nehezebben alkotnak párt, mint az azonosak. Specifikusan, feltesszük, hogy a heteroduplexek szétválási rátája nagyobb: $b_{12} > b_{11}$. Mivel a párképzési rátát a párképzési entrópia, és nem a kötési energia dominálja, nem tételezzük fel hasonló különbséget a párképzési rátákban ($a_{12} = a_{11}$). Ekkor

$$\frac{B_{12}}{A_2} < \frac{B_{11}}{A_1} \quad (7.31)$$

és következésképp $k_2^{\min} < k_1$.

Ez az eredmény a Lotka-Volterra kompetíciós modell viselkedésére emlékeztet: csökkenő termék-gátlás – csakúgy, mint a csökkenő kompetíció a Lotka-Volterra esetben – elősegíti a különböző változatok együttélését. Az analógia kvantitatívvá válik amikor a koncentrációk olyan alacsonyak, hogy a duplexek ritkák és így $M_i \approx A_i$. Ekkor a (7.24) egyenlet Lotka-Volterra formába írható:

$$\frac{dA_i}{dt} = r_i^0 \left(1 - \frac{\sum_j \alpha_{ij} A_j}{K_i} \right) A_i \quad (7.32)$$

ahol az eltartóképesség

$$K_i = k_i R - d_i, \quad (7.33)$$

a kezdeti növekedési ráta

$$r_i^0 = A_i (k_i R - d_i), \quad (7.34)$$

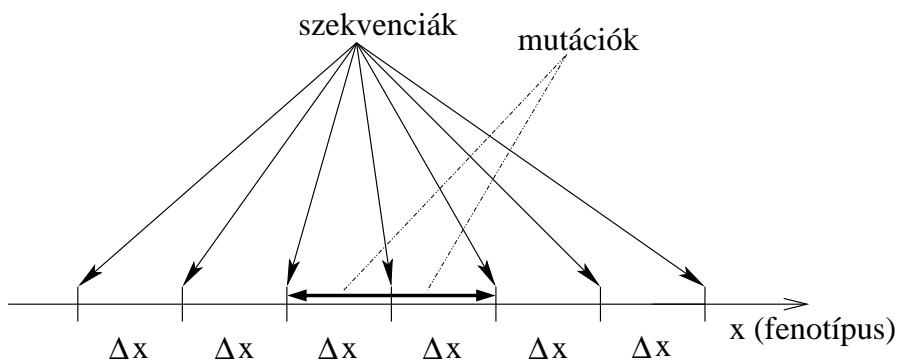
míg a kompetíciós együttható

$$\alpha_{ij} = \frac{a_{ij} \delta_{ij}}{b_{ij}} + \frac{a_{ji} \delta_{ji}}{b_{ji}}. \quad (7.35)$$

Megjegyezzük, hogy úgy r_i^0 mint K_i függ az R monomer-koncentrációtól. Ez azt jelenti, hogy – szigorúan véve – a Lotka-Volterra dinamika feltételezi, hogy a monomer-koncentrációt állandónak tartjuk. Ezzel együtt, a Lotka-Volterra modell jól jellemzi a termék-gátlás által lehetővé tett együttélést.

7.3. Parabolikus replikátorok evolúciója

Hogy befolyásolja a parabolikus együttélés a kis lépéses evolúció menetét? A probléma tanulmányozása érdekében trivializáljuk a genotípus és a fenotípus kapcsolatát. Feltételezzük, hogy a fenotípus egy dimenziós és hasonló szekvenciáknak a fenotípusa is hasonló.³ Következésképp feltételezzük, hogy a fenotípus-különbség növekedésével csökken a szálak közötti hibridizáció lehetősége. A fenotípus-tengelyen egymástól egyenletes Δx távolságra lévő pontok reprezentálják az egyes genotípusokat. Egy fenotípus mutációja a két szomszédos fenotípus egyikét eredményezi (7.2. ábra).



7.2. ábra. A replikátorok fenotípusának tere. Az egyes szekvenciák által reprezentált fenotípusok egyenletes Δx közökkel helyezkednek el a fenotípus-tengelyen. Feltesszük, hogy a hasonló szekvenciáknak a fenotípusa is hasonló, s így egy mutáció a szomszédos fenotípusba visz.

Az evolúciós szimulációt a következőképpen végezzük (Metz & mtsi. 1996a, Geritz & mtsi., 1997, 1998). A (7.5)-(7.7) vagy a (7.19)-(7.21) egyenletrendszerek integrálásával követjük a versengő populációk dinamikáját. Ha egy faj létszáma egy megadott küszöb alá csökken, akkor a szimulációból eltávolítjuk. Véletlen időpontokban mutáns fenotípusokat vezetünk be alacsony létszámmal. (A mutációs rátát egyedenkénti rátaként definiáljuk.) A mutáns fenotípust véletlenszerűen választjuk ki ősenek két szomszédja közül. Megjegyezzük, hogy az itt bemutatott szimulációk a mutáns-populáció kezdeti sztochaszticitását (5.3.1. pont) figyelmen kívül hagyják. Egydimenziós adaptív dinamikáról lévén szó, ez kizárólag az evolúció sebességét érinti, a kapott képet nem befolyásolja.

A 3. és az 5. fejezetben hangsúlyoztuk a kis evolúciós lépések feltételezésének jelentőségét. Az evolúciós lépésnek természetesen a modell fenotípus (stratégia) változójának jellemző skálájához képest kell kicsinek lennie. Esetünkben ez azt jelentené, hogy a szomszédos fenotípusok közötti Δx távolságnak kell sokkal kisebbnek lennie, mint az a „felismerési távolság”, amelyen belül két szál párt képezhet. Ez a feltevés nyilvánvalóan nem teljesül akkor, ha csak az identikus szálak alkothatnak párt. Következésképpen, két teljesen különböző esetet kell megvizsgálnunk.

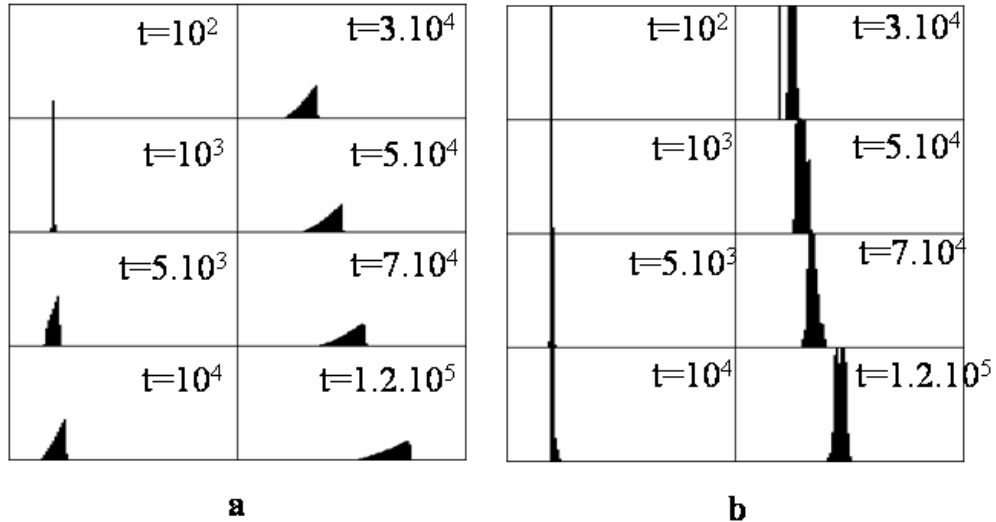
³A folytonos határesetben a fenotípus fog megfelelni az adaptív dinamikában stratégiaként számoltatott evolúciós változónak.

A 7.3.1. pont foglalkozik a hibridizáció nélküli esettel, a 7.3.2. pont pedig azzal, amikor a felismerési távolság nagyobb Δx -nél.

7.3.1. A parabolikus kvázifaj

Kezdjük a vizsgálatot a 7.2.1. pontban bemutatott hibridizáció-mentes esettel, vagyis a (7.5)-(7.7) dinamikával.

Első próbálkozásként azonosítsuk a fenotípust a k replikációs rátával. A 7.3.a. ábra a $\delta = d$ esetben ábrázolja az evolúció menetét. Egy rövid tranziens után a stratégiáknak egy viszonylag állandó alakú eloszlása mozog a növekvő reprodukciós ráta irányába. A maximális k -nak (jelöljük k^{\max} -al) megfelelő faj „árnyékában” megtaláljuk a kisebb reprodukciós rátájú, de azért együttélő fajok által alkotott „farkat”. Érthetően, az árnyék-fajok denzitása a k -jokkal együtt csökken: éppen a kisebb denzitás kompenzálja a kisebb reprodukciós ráta hátrányát. Ha egy k^{\max} -nál nagyobb reprodukciós rátájú új mutáns (azaz egy olyan, amelynek a k -ja $k^{\max} + \Delta k$) érkezik, akkor az elterjed, és az egész populáció Δk -val odébb csúszik a növekvő reprodukciós ráta irányába.



7.3. ábra. (a) A parabolikus kvázifaj direkcionális evolúciója, $\delta = d = 0.01$. (b) A nem parabolikus eset, amikor $\delta = 0$. Vízszintes tengely: $k \in [0, 0.1]$, függőleges tengely: $M \in [0, 5]$ teljes denzitás. A többi paraméter: $\varrho = 0.1$, $a = b = 0.03$, $\Delta k = 0.02$, mutációs ráta: 0.01, kihalási küszöb: 0.009. A kiinduló replikációs ráta 0.02.

A fenotípusoknak ezt az evolválódó eloszlását „parabolikus kvázifajnak” fogjuk nevezni. A „kvázifaj” terminust Eigen & Schuster (1977, 1979) vezette be annak leírására, hogy a legnagyobb létszámú szekvenciát a mutánsok egy felhője veszi körül. (A fogalom folytonos megfelelőjét lásd a 73. oldalon.) A mi esetünkben a mutáció-szelekció egyensúly helyett a parabolikus együttélés az, amely az eloszlást kialakítja.

Ugyanennek a rendszernek az evolúcióját láthatjuk a 7.3.b. ábrán, de most a kettős szál bomlási állandója zérus. A parabolikus kvázifaj jellegzetes alakja helyett a klasszikus, eigeni kvázifaj mutáns-felhőjét figyelhetjük meg.

Annak érdekében, hogy a parabolikus kvázifaj alakját analitikusan is meghatározhassuk,

tételezzük fel, hogy az evolúció mutáció-limitált! Azaz, legyenek a mutációs események olyan ritkák, hogy egy új mutáns érkezéséig a korábban érkezettek már egyensúlyba jutnak. Feltételezzük továbbá, hogy a párképzés gyors.

Jelölje k^{\max} a mindenkori legjobb szekvencia replikációs rátáját. Az előző pont elemzése szerint a $k \in (k^{\min}, k^{\max})$ replikációs rátájú szekvenciák együttélhetnek a legjobbal. A k^{\min} minimálisan szükséges reprodukciós rátát a következő reláció definiálja:

$$\frac{k^{\max} - k^{\min}}{k^{\min}} = 2 \frac{\delta B^{\max}}{d A^{\max}} = \frac{2\delta a}{db} A^{\max}, \quad (7.36)$$

ahol A^{\max} illetve B^{\max} jelöli a egyes illetve a kettős szál egyensúlyi koncentrációját.

Az együttélő szekvenciákra (amelyeket az i indexel különböztetünk meg) fent kell állnia a következő egyensúlyi egyenletnek:

$$R = \frac{1}{k_i} \left[d + 2\delta \frac{B_i}{A_i} \right]. \quad (7.37)$$

Átrendezve és felhasználva a (7.10) gyors párképzési egyensúlyi feltételt kapjuk, hogy

$$A_i = \frac{b}{2a\delta} (Rk_i - d). \quad (7.38)$$

Azaz, az egyes szálak koncentrációja lineárisan változik a reprodukciós rátával. A megfelelő M_i értékek a (7.8) és a (7.10) egyenletekből származtathatóak:

$$M_i = \frac{2a}{b} A_i^2 + A_i. \quad (7.39)$$

A kvázifaj ezen kvadratikus denzitás-eloszlását mutatja a 7.3. ábra.

Fontos megjegyezni, hogy a parabolikus kvázifaj szélessége nullához tart a $\Delta k \rightarrow 0$ folytonos limeszban. Ha a kvázifaj szélessége állandó maradna, akkor a csökkenő Δk az együttélő fajok számának növekedését, következésképpen az egyetlen fajra eső denzitás csökkenését okozná. De (7.36) miatt $k^{\max} - k^{\min}$ a legjobb faj denzitásával arányos, tehát csökkennie kell. (A részletes számolást lásd a Függelékben.)

A következő pont vizsgálatait előkészítendő, vizsgáljunk most meg egy másik modellt, amely a fentitől csak abban különbözik, hogy a szelekció nem tisztán direkcionális, hanem optimalizáló. Legyen a k replikációs ráta az x „fenotípus” kvadratikus függvénye:

$$k = k_0(1 - x^2), \quad (7.40)$$

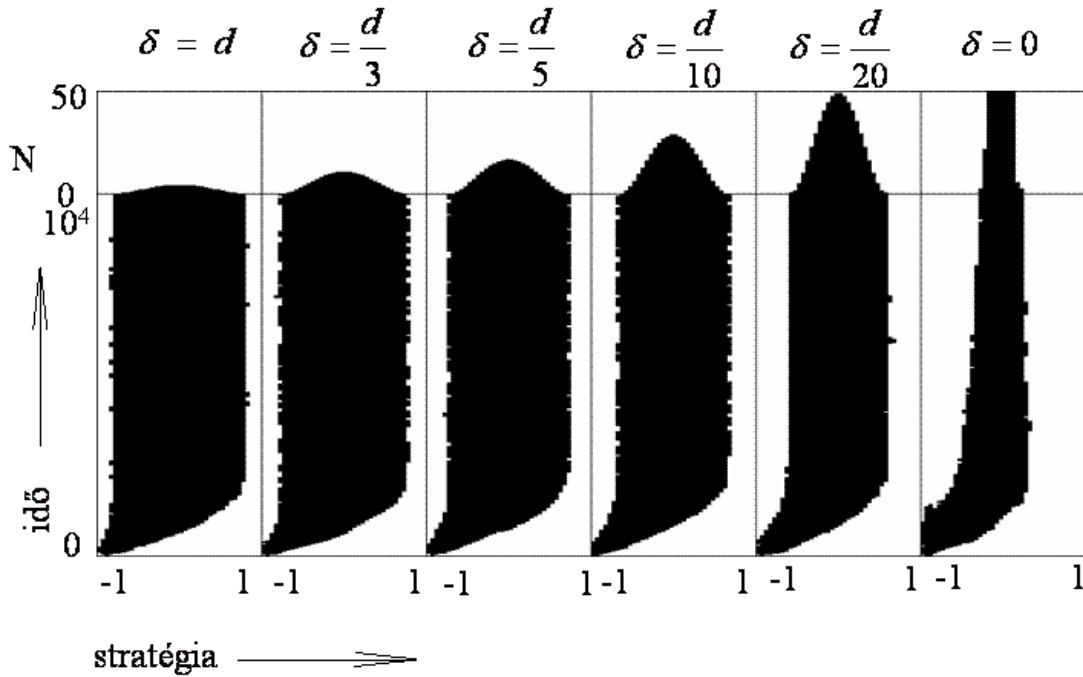
miközben a többi paraméter rögzített. Az x fenotípus bármilyen molekuláris szintű folytonos paraméter lehet, amelynek egy nem-monoton hatása van a reprodukciós rátára. Lehet egy alakparaméter, egy kötési állandó, egy pK érték, vagy az a hőmérséklet-érték, amelyhez a replikátor optimalizálódott.

Mint azt a 7.4. ábrán láthatjuk, a modell viselkedése nagyon hasonló az előzőéhez, de a parabolikus kvázifaj evolúciója az optimumnál megáll, alakja pedig szimmetrikussá válik.

7.3.2. Hibridizáló replikátorok elágazó evolúciója

Vizsgáljuk meg az optimalizáló szelekció előbb tanulmányozott problémáját hibridizáció jelenlétében!

Feltételezzük, hogy a pár-alkotási hajlandóság csökken a fenotípus-különbség növekedtével. A valóságban természetesen semmi nem támasztja alá, hogy a párképzés ugyanazzal a folytonos fenotípus-paraméterrel legyen skálázható, mint amelyik a szekvencia replikációs rátáját is



7.4. ábra. Parabolikus replikátorok optimalizáló szelekciója különböző δ/d értékek mellett: egyensúlyi parabolikus kvázifaj alakul ki, szimmetrikus farkokkal. Alsó diagramm: az evolúció időben lefutása. Felső diagramm: a végállapoti eloszlás. A kettős szál csökkenő bomlási rátája csökkenti a kvázifaj szélességét és közelíti a viselkedést a darwinéhoz. Paraméterek: $k_0 = 0.00125$, $\Delta x = 0.05$, kiinduló stratégia: $x = -0.9$, $\rho = 1$; a többi paraméter megegyezik a 7.3. ábrán használttal.

megszabja. A durva leegyszerűsítést azonban nem itt követjük el, hanem akkor tettük, amikor feltételeztük, hogy hasonló szekvenciák fenotípusa hasonló. Tekintve hogy a párképződési hajlam mechanisztikusan a szekvencia-különbséggel függ össze, innen már logikusan következik a párképzés és a fenotípus kapcsolata.

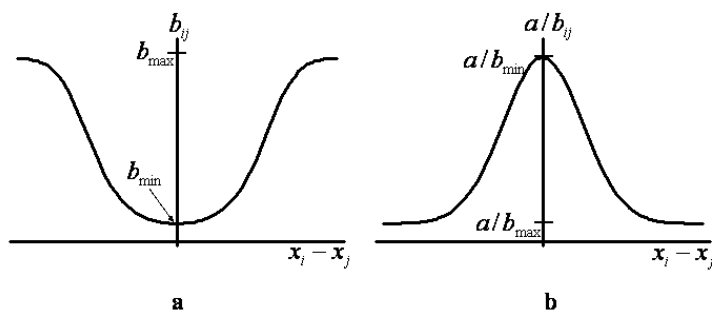
Pontosabban szólva, legyen az x_i és x_j fenotípusok alkotta pár disszociációs rátája b_{ij} , s függjön ez a fenotípusok közötti különbségtől az alábbi módon:

$$\frac{1}{b_{ij}} = \left(\frac{1}{b_{\min}} - \frac{1}{b_{\max}} \right) e^{-\frac{(x_i - x_j)^2}{2\sigma^2}} + \frac{1}{b_{\max}}. \quad (7.41)$$

(Lásd a 7.5.a. ábrát. A második tagra, amely egy felső korlátot vezet be a disszociációs rátára, technikai okokból van szükségünk. E nélkül ugyanis exponenciálisan nagy ráták is előfordulnának, s ez nehézséget okozna a differenciálegyenletek numerikus integrálása során.) A σ paraméter a „felismerési távolság”: az ennél lényegesen nagyobb fenotípus-különbségek esetén a pár már nem stabil. Mint korábban is, a párképződés rátáját állandónak tekintjük:

$$a_{ij} = a. \quad (7.42)$$

A replikációs rátát újra (7.40) definiálja. Az összes többi paraméter állandó.



7.5. ábra. A szétválási ráta (a) és a párképzési egyensúlyi állandója (b) a fenotípus-különbség függvényében.

A párképzési egyensúlyt a

$$\frac{B_{ij}}{A_i A_j} = \frac{a}{b_{ij}} = a \left(\frac{1}{b_{\min}} - \frac{1}{b_{\max}} \right) e^{-\frac{(x_i - x_j)^2}{2\sigma^2}} + \frac{a}{b_{\max}} \quad (7.43)$$

egyenlet írja le (7.5.b. ábra) megfelelően annak, hogy a kötési szabadenergia azonos szekvenciák esetén a legnagyobb. A közelítő Lotka-Volterra modell kompetíciós együtthatója ugyanilyen alakú:

$$\alpha_{ij} = 2a\delta \left[\left(\frac{1}{b_{\min}} - \frac{1}{b_{\max}} \right) e^{-\frac{(x_i - x_j)^2}{2\sigma^2}} + \frac{1}{b_{\max}} \right]. \quad (7.44)$$

A szimulációs eredményeket a 7.6. ábra felső sora mutatja be különböző felismerési távolságok mellett. Az evolúciós kép domináns jellemzője az – esetleg ismétlődő – evolúciós elágazás.

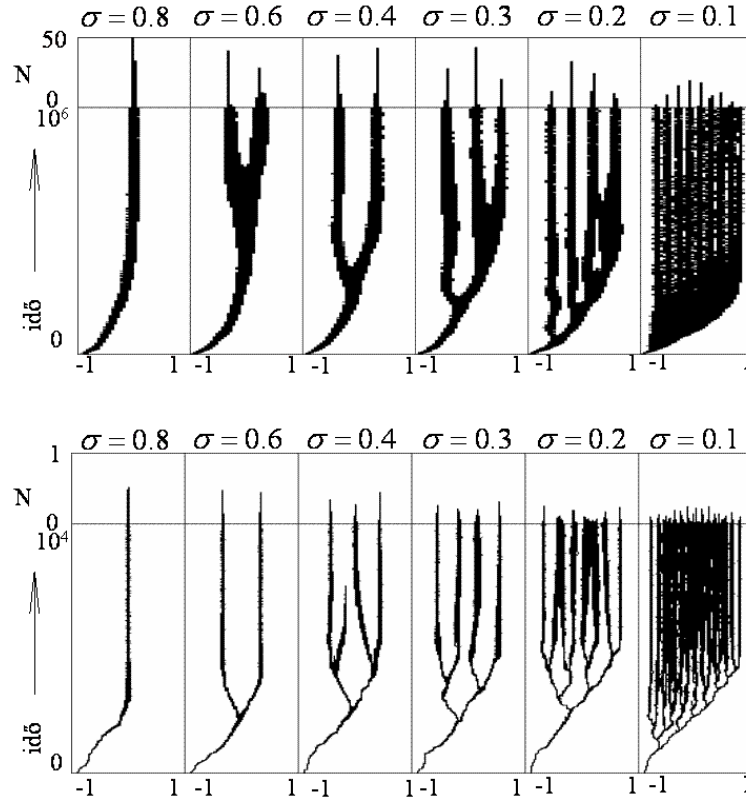
A modellben kétfajta szelekciós nyomás létezik. Az első az optimalizáló szelekció, ami annak a következménye, hogy az $x = 0$ fenotípusnak a legnagyobb a replikációs rátája. A másik az, hogy a termék gátlást elkerülendő érdemes a populáció többségétől különbözni. Az e két hatás eredőjeként kialakuló σ -függés megértéséhez a felismerési távolságot a fenotípus-tér másik két skálájával kel összehasonlíthatunk: a δx diszkrétizációval egyrészt és a replikációs ráta változásával másrészt.

Amikor $\sigma \gg \Delta x$, a mutáns szekvencia képes őseivel párt alkotni, így kettejük versenyében a mutáns ritkaságából adódó előnye $O((\Delta x/\sigma)^2)$ kicsi lesz. Ily módon $x \neq 0$ esetén sem gátolja meg egy nagyobb k -jú mutánst abban, hogy teljesen kiszorítsa a nála kevésbé rátermett szekvenciát. Előáll tehát a folytonos adaptív dinamikában megszokott kép: a szinguláris pontoktól távol nincs együttélés, van viszont direkcionális evolúció a növekvő fitness irányába.

A szinguláris $x = 0$ fenotípusnál azonban mindkét fajta szelekciós nyomás erőssége $O(\Delta x^2)$ nagyságrendű, így kettejük viszonyától függ, mi fog történni. Ha σ viszonylag nagy, s így a replikációs ráta meredeken csökken a felismerési távolságon belül, mint azt a 7.6. ábra felső sorának bal szélén láthatjuk, akkor a szinguláris fenotípus ESS. Ez a klasszikus darwini optimalizáló szelekció: a termék-gátlás se előnyt, se hátrányt nem jelent egyetlen szekvenciának sem.

Kisebb σ esetében viszont diszruptív szelekció lép fel, hisz a többiektől való különbözés előnye igen nagy lesz. Az ennek következtében létrejövő evolúciós elágazást divergáló evolúció követi mindaddig, amíg a fenotípusok távolsága a σ közelébe nem kerül. Ezután az elágazás még többször megismétlődhet: minél kisebb a felismerési távolság, annál többször.

Ez a viselkedés feltűnően hasonló az 5.3.6. pontban (79. oldal) bemutatott Lotka-Volterra kompetíciós modellére. A pontosabb összehasonlíthatóság kedvéért a 7.6. ábra alsó sorában



7.6. ábra. Elágazó adaptív dinamika. Felső ábra: parabolikus replikátorok hibridizációval. Alsó ábra: Lotka-Volterra kompetíciós modell. Mindkét ábra a σ paraméter hat különböző értékre mutatja be a megfelelő modell viselkedését. Az evolúció időfüggését bemutató diagrammok fölötti kisebb téglalapokban a végállapotbeli eloszlást ábráztuk. Noha a pontos részletek összehasonlíthatatlanok, a két modell viselkedése feltűnően hasonló. Nagy σ esetén nincs elágazás. σ csökkentése először egyetlen elágazáshoz vezet, majd elágazások sorozatához és egyre több ághoz. $b_{\min} = 0.03$, $b_{\max} = 1.0$, $k_0 = 1.0$. A mutációs ráta 0.001 a felső ábrán és 0.1 az alsón. A többi paraméter megegyezik a 7.4. ábrán használttal. A Lotka-Volterra modell fenotípusváltozója elvileg folytonos, numerikus okokból 80 pontra diszkrétizáltuk.

bemutatjuk az analóg szimulációt a közelítő Lotka-Volterra modellre is.

Jegyezzük meg, hogy a parabolikus replikátorok paramétereit nem a szerint választottuk, hogy kielégítsék a Lotka-Volterra határeset 7.2.2. pontban megismert feltételeit. Az adott körülmények között a legtöbb szál párban van. Továbbá, $\text{aref}(\text{equ:Kcurve})$ eltartóképeség nem tartalmazza azt a monomer-koncentrációktól való függést, amit a (7.33) egyenlet fejez ki. Mindezek ellenére, a Lotka-Volterra modell jól bemutatja a hibridizáció evolúciós konzekvenciáit. A (7.34) nem-állandó növekedési rátának, amely szintén hiányzik itt, nincs evolúciós konzekvenciája.

Vegyük észre azt is, hogy az ábra felső sorának jobb szélén már sérülni kezd a $\sigma \gg \Delta x$ feltétel. A sűrű elágazási mintázat itt már nagyon hasonló ahhoz, amit hibridizáció nélkül tapasztalhatunk (a 7.4. ábra bal szélső diagramja). Az „ideális” adaptív dinamikai viselkedéstől

már $\sigma = 0.2$ esetén eltérést tapasztalhatunk: az első elágazás már a maximális k elérése előtt megtörténi.

7.4. Diszkusszió: a folytonosság jelentőségéről

Arra jutottunk, hogy ami a növekedési törvény nem-exponenciális, parabolikus voltának problémája látszott lenni, az voltaképpen az állapotter folytonosságának a kérdése.

Ha két szekvencia párosodni képes egymással, s így egymást is gátolják, és nem csak saját magukat, akkor köztük kompetitív kizárás érvényesül. Kettejük közül a ritka exponenciálisan nő, amíg ritka, hiszen az elterjedt változat létszámának változatlansága biztosítja számára a körülmények állandóságát.

Ha a szomszédos fenotípusok közötti távolság kicsi a felismerési távolsághoz képest, akkor ökológiai szempontból a korlátozott hasonlóság, evolúciós szempontból pedig az időnként elágazó fejlődés adaptív dinamikai képe érvényesül – a kettő szoros kapcsolatban van. Ha ez a helyzet, akkor a fenotípus lényegében folytonos jellegnek tekinthető. Ha ugyanis a szomszédok távolsága kicsi a releváns távolságokhoz képest, akkor semi sem változna attól, ha még kisebb lenne, ha infinitezimálisan kicsi lenne.

Éppen ez a folytonosság, az infinitezimálisan kicsinség lényege. Az a matematikai absztrakció, hogy valami infinitezimálisan kicsi – vagy modernebb nyelven: hogy nullához tart – éppen azt a szituációt hivatott kifejezni, amikor valaminek az *elegendő* kicsinsége irrelevánssá teszi, hogy ezen belül pontosan mennyire kicsi. Ilyenkor mondjuk, hogy „létezik a határérték”. Azért mondom ezt ily szájbarágósan, mert látom, milyen nagy ellenkezést vált ki az adaptív dinamika „kis mutációs lépés” feltevése (v.ö. 3.3.2. pont a 30. oldalon). Nincs is olyan, hogy infinitezimálisan kicsi. De hát nem is az kell, hanem az *elegendően* kicsiség.

Nem biztos természetesen, hogy a mutációs lépés elegendően kicsi. Adaptív dinamikai modellekben gyakran látjuk, hogy ha a mutációs lépést nagyobbra választjuk, mint valamelyik fitness-minimum szélessége, akkor az evolúció egyszerűen átlép a túloldalra. Ilyenkor sérülhet mindaz, amit az adaptív dinamika jósol. Pontosan ez történik a 7.6. ábra felső sorában a $\sigma = 0, 2$ esetben: ezért a korai elágazás.

A szekvenciater és a fenotípuster viszonya a biológia talán legfontosabb problémája, amit nem ebben a dolgozatban fogunk megoldani. Az a feltevés, amit itt tettünk, hogy tudniillik a szekvenciálisan kis lépés csak kicsit változtatja meg a reprodukciós rátát, nyilván igen naív. Lesz olyan mutációs lépés, amely neutrális, s olyan is, amely nagy ugrást okoz. Várhatóan igaz azonban, hogy a párosodási készség a szekvencia-különbség monoton függvénye. Az a konklúziónk tehát, hogy az egymásból kevés mutációval keletkező szekvenciák között kompetitív kizárás, darwini evolúció van, fennmarad. De a folytonos evolúció síma, csak néha elágazó lefolyását megszakíthatják makromutációs lépések. S az is elképzelhető, hogy ilyen ugrások dominálják a folyamatot.

Az önreprodukálódó oligonukleotidokkal folyó jelenlegi kísérletek igen rövid szekvenciákkal folynak. Ilyenkor egyetlen mutáció is elegendő lehet a párosodás teljes megszüntetéséhez. Ekkor áll elő a „mindenki túlélése” helyzet – s ilyenkor persze nincs evolúció. Van egy minimális szekvenciahossz, minimális információtartalom, ami alatt a darwini világgépnek nem sok értelme van. Ezt a határt még át kell lépni.

Az egyre bonyolultabb lények körében egyre inkább érvényes lesz az a gondolat, hogy egy fenotípusosan nagy változás csak letális lehet. Tudomásom szerint e kijelentésnek nincsen szép matematikai alapja, csak intuíció. De azért mindenki így gondolja – Asimov Őszvére csak a mesében létezik. Amilyen mértékben ez igaz, olyan mértékben érvényes, hogy az evolúciós lépéseknek egyszerre kell kicsiknek lenniük úgy a szekvencia-térben, mint a fenotípus-térben. S akkor értelme lesz az evolúció fenotípus-szintű, folytonos leírásának.

Vagy lehet, hogy a beszédkézség egy-két génen múlik, amelyek megnövelnek (barázdásítanak, konnektálnak, bármi...) egy agyterületet? Lehet, hogy ezen múlunk?⁴ Lehet, persze – e sorok írásakor még nem tudjuk. Azért ebben az esetben is egy hosszú evolúciónak kellett ezt az egyetlen lépést előkészítenie, és sok-sok más változásnak kellett a beszéddel javított kooperáció révén létrejövő vadászkézség által megnyitott új niche kihasználásához szükséges habitat-családszerkezet- stb.-váltást kiszolgálnia... De ha tényleg csak egy-két gén is, akkor is lehet, hogy folytonos a dolog az allélikus folytonosság (3.3.2. pont) értelmében: talán egy szabályozó molekula egy kötési állanótját kell megfelelően állítani.

Nem tudjuk, hogy az evolúció milyen mértékben folytonos jelenség. Az adaptív dinamikának az a feladata, hogy megmondja, milyen, *feltéve*, hogy folytonos.

7.5. Függelék

Levezetjük a részletesebb kifejezést a kvázifaj

$$W = k_{\max} - k_{\min} \quad (7.45)$$

szélességére, különös tekintettel a $\Delta k \rightarrow 0$ limeszre. Hibridizációt nem tételezünk fel.

A (7.5) monomer-dinamika egyensúlyi egyenletét az

$$\frac{\varrho}{R} = \sum_i k_i A_i = \frac{b}{2a\delta} \sum_i (Rk_i - d)k_i \quad (7.46)$$

alakba írhatjuk. A kvázifaj alakjára vonatkozó (7.38) egyenletet, és következményét, a

$$k_{\min} = \frac{d}{R} \quad (7.47)$$

formulát a kvázifaj alsó határára, kapjuk, hogy

$$\frac{\varrho}{d} k_{\min} = \frac{bd}{2a\delta k_{\min}} \sum_i (k_i - k_{\min})k_i. \quad (7.48)$$

Ha a szomszédos k értékek közötti Δk különbség elegendően kicsiny, az összegzést a

$$\sum_i (k_i - k_{\min})k_i \approx \frac{1}{\Delta k} \int_{k_{\min}}^{k_{\max}} (k - k_{\min})k dk = \frac{1}{\Delta k} \left(\frac{W^3}{3} + k_{\min} \frac{W^2}{2} \right) \quad (7.49)$$

integrállal helyettesíthetjük, ami az

$$\frac{W^3}{3} + k_{\min} \frac{W^2}{2} = \frac{2a\delta}{bd^2} \varrho_{\min}^2 \Delta k \quad (7.50)$$

összefüggéshez vezet.

Ez az eredmény megalapozza a Δk és W közötti monoton kapcsolatot. A kvázifaj szélessége a $\Delta k \rightarrow 0$ határátmenetben nullához tart. Kis Δk , azaz kis W esetén az összefüggést

$$W = 2\sqrt{\frac{a\delta}{bd^2} \varrho_{\min} \Delta k} \quad (7.51)$$

alakba írhatjuk.

⁴Itt most az érvelés kedvéért komolyan vesszük azt a vitatható, de azért lehetséges vélekedést, hogy a beszéd az emberrévlás kulcslépése.

Zárszó: és akkor?

Kiderült úgylát: szobatudós vagyok, a gondolat szépségéért csinálom. Ha gondolunk valamit, akkor azt gondoljuk matematikai értelemben is fegyelmezetten. S itt nem elsősorban a matematikai szépségre gondolok – az csak bónusz. A szobából bár, de biológiáról akartam beszélni, a pontos biológiai gondolat szépségéért.

Közben azért azt remélem, hogy haszna is van. Nyilván nem közvetlenül, ahhoz az itt írottak többsége túl általános és tautologikus. Minden együttéléshez fogok tudni mondani megfelelő számú reguláló változót, ha esetleg nyakatekerteket is... Akkor van ennek értelme, ha konkrét szituációk megértésében ténylegesen hasznosnak bizonyul.

Az adaptív dinamika kapcsán éltem meg ennek a lehetőségét: beválik az, ha nem kell minden egyes modell kapcsán külön-külön gondolni végig lényegében ugyanazokat a matematikai kérdéseket. Azt remélem, hogy az adaptív dinamika lényegéről, a gyakoriságfüggés folytonosságáról itt adott elemzés elősegítheti hogy oszljon az az intellektuális kód, amely ezt a módszert még mindig körülveszi – s akkor talán nem „módszer” lesz, hanem biológiai gondolat.

Azt remélem, hogy hasonlóan hasznosnak bizonyul majd annak a megértése, hogy az ökológiai együttélésnek is megvan a maga megkerülhetetlen matematikai szerkezete, bármennyire is különbözzenek a részletek. És a közös matematikai szerkezet természetesen üzen is valamit. De még sok-sok ökológiai szituáció modellezése során kell ezt a szerkezetet konkrétan megvizsgálni ahhoz, hogy az üzenet valóban meggyőző legyen.

Ökológia és evolúció legfontosabb metszéspontja, a speciáció az a „hot topic”, ahol a dolgozat általánosságai a legközvetlenebbül kapcsolódnak a kurrens empirikus kutatásokhoz. Nagyon sajnálom, hogy saját genetikai, speciációs modelljeim még nem kerülhettek be a fejezetek közé – így a távolság elmélet és empiria között nagyobb, mint lehetne. Izgalommal várom, sikerül-e az adaptív speciáció mémjének – amely egyelőre a ritka növekedés fázisában van – elterjednie és fixálódni. Bevallom, nehezen képzelem el e nélkül a biológiai világkép egészét. Ha az evolúciót az adaptáció hajtja és az evolúciós változások a gyors speciációs átmenetekre koncentrálódnak („punctuated equilibrium”) és a fajképződés nem adaptív, akkor valamit nem értek.

Ökológiai szempontból a dolgozat legnagyobb hiányossága természetesen az, hogy hozzákötöttem magamat egyetlen időskálához, a fajok identitásának skálájához. A térbeli skála ezzel összefügg: a nagy távolságokkal az a probléma, hogy lassú oda eljutni. Az ennél rövidebb skálákra végig úgy gondoltunk, mint amelyekre a konkrét modell szintjén már úgyis kiátlagoltunk, és amelyeket a reguláció komplikációi képviselnek. Vizsgálni kell majd a skálák közötti viszonyt úgy a modellek, mint az általánosság szintjén. Az első inkább munka kérdése – kollégáimmal dolgozunk rajta. A második nehezebb. Fizikusok „renorm csoport transzformáció”-nak hívják a tér-időbeli skálák közötti váltást, nem tartozik a triviális ügyek közé.

A szupraindividuális biológia igazi nagy kérdése a diverzitás kérdése. Tanultunk erről valamit? Közvetlenül nem, de azt remélem, hogy innen kell elindulni. Olyasmin kellene majd gondolkodni, hogy például a tápanyagszint növelése csökkentheti a specializálódás hátrányát, így a produktivitás növekedte szűkítheti a niche-eket, növelheti a diverzitást. Vagy fordítva, ha a produktivitás-növekedés egyetlen diszkrét erőforrás inpujának a megnövekedtével függ össze

– ami egy vizes ökoszisztéma esetében plauzibilis – akkor a niche-tér egyetlen pontra való fokozatos leszűkülésével, s az ebből adódó diverzitáscsökkenéssel számolhatunk.⁵ Ha a niche-tér fogalma általános, és képes befogadni a konkrét helyzetek bonyodalmait, akkor esély lehet arra, hogy ilyesféle gondolatok viszonylag általános érvényűek lehessenek.

Lesz mit csinálni.

⁵Yoh Iwasanak köszönöm, hogy a produktivitás-diverzitás összefüggés kétirányúságára felhívta a figyelmemet.

Összefoglaló

A dolgozat azt az úgy ökológiai, mint evolúciós szempontból centrális kérdést vizsgálja meg elvi szinten, hogyan létezhet egyszerre versengés és együttélés, természetes szelekció és biológiai diverzitás. Ennek keretében formalizálja-pontosítja azt a képet, amely szerint a hasonló entitások közötti viszonyt a verseny dominálja, míg az elegendően különbözőek közötti kompetíció legyengülhet annyira, hogy együttélésük lehetővé váljék.

A dolgozat I. (Biológiai) része a matematikai formalizmus explicit szerepeltetése nélkül foglalja össze a legfontosabb gondolatokat és helyezi bele azokat a biológiai kontextusba. A II. (Matematikai) rész két fejezete az alapvető matematikai elmélet ökológiai illetve evolúciós vetületét tartalmazza. A III. (Modell) rész két specifikus modellen keresztül mutatja be, hogyan épülhetnek konkrét elemzések az általánosságban mondottakra.

A verseny-vagy-együttélés problémájának kulcsa a populációk együttes szabályozottságának elemzése. Reguláló tényezőknek nevezzük mindazokat a környezeti tényezőket, amelyek benne vannak a populációszabályozás visszacsatoló hurkában. Ezekből igen sok van: a fogyasztó populáció szempontjából megkülönböztethető (tehát például különböző méretű, vagy különböző habitatban megtalálható) erőforrásokat mind külön reguláló tényezőnek kell tekinteni. Ily módon a reguláló tényezők halmaza, amelyet a niche-térrel azonosítunk, lehet diszkrét, vagy folytonos.

Egy faj niche-ét szenzitivitása, vagyis a reguláló változóktól való függése, és impaktja, vagyis ezen változókra gyakorolt hatása együttesen specifikálja. A dolgozat kimondja és matematikailag megalapozza a korlátozott hasonlóság pontosított elvét. E szerint fajok robusztus együttélésének feltétele, hogy úgy az impakt- mint a szenzitivitás-niche-ükben elkülönüljenek. Nagy niche-átfedés akár az impakt- akár a szenzitivitás-niche-ekben oda vezet, hogy az együttélés csak a paraméterkombinációk egy szűk sávjában lehetséges. Az ilyen együttélés tehát nem lehetetlen ugyan, de valószínűtlen. Ily módon egységes keretbe foglaljuk a kompetitív kizárás leírásának diszkrét és folytonos módját. Elemezzük e koncepció viszonyát a niche régóta evolválódó fogalmához.

A niche-szegregációt lehetővé tevő ökológia evolúciós konzekvenciája a gyakoriságfüggő szelekció. Ilyenkor a fitness-függvény nem egyszer s mindenkorra rögzített, hanem az evolúció előrehaladtával folyamatosan változik. Folytonos karakterek evolúciójánál a gyakoriságfüggés komplikáltságát egy folytonossági megfontolás korlátozza: hasonló stratégiák relatív gyakorisága csak kismértékben befolyásolhatja a fitness-függvény alakját. Ez a folytonossági elv nem más, mint a különbséggel csökkenő kompetíció evolúcióelméleti inkarnációja.

A folytonosan gyakoriságfüggő szelekció megértéséhez a hasonló fenotípusok együttes populációdinamikáját kell megvizsgálnunk. A pontos matematikai reprezentáció egy funkcionálanalitikai kiindulópontot követel meg. Az elemzés mélyebben megalapozza azt a képet, amelyet az adaptív dinamika specifikusabb feltevések alapján korábban már szolgáltatott. Megmutatjuk, hogy a kis lépésekben történő evolúció lényegében gyakoriságfüggetlen módon, direkcionálisan halad előre a fitness grádiense által kijelölt irányba mindaddig, amíg ez a grádiens nullává nem válik. Ahol a grádiens eltűnik (szinguláris pont), ott a fitness függvénynek vagy maximuma, vagy minimuma van. A gyakoriságfüggés legfontosabb hatása az, hogy a grádiens-vezérelt evolúció

minimumba is konvergálhat. Az elmélet szolgáltatja a szingularitások általános klasszifikációját.

A minimum-pontban a populációra diszruptív szelekció hat, aminek hatására egy aszexuális populáció evolúciója elágazik. Az adaptív speciáció koncepciója feltételezi, hogy a diszruptív szelekció egyúttal reproduktív izolációra is szelektál. Ha ez igaz, vagy az izoláció bármely más okból létrejön, akkor az adaptív dinamikai elágazási pontnál fellépő szelekciós nyomás (adaptív) speciációhoz vezet. Így a módon egy konzisztens biológiai kép tárul fel matematikailag kidolgozott alakban: fajképződés irányába mutató szelekciós nyomást az az ökológiai szituáció generálhat, amelyben van hely az új faj számára.

Általános eredményeink specifikus alkalmazhatóságát két modellvizsgálaton mutatjuk be. Az első modell egy két foltból álló környezetben történő evolúció adaptív dinamikai vizsgálata. A fenotípus-változó optimális értéke a két foltban különböző. Az evolúciós végállapot vagy két specialista együttélése, vagy pedig egy köztes, generalista változat egyeduralma. Az utóbbi eset alapvetően akkor áll elő, ha a foltok közötti különbség nem túl nagy, és a köztük való migráció viszont jelentős. Akár a migráció csökkenése, akár pedig a folt-különbség növekedése evolúciós elágazást okozhat. E bifurkációs átmeneteket úgy tekinthetjük, mint az adaptív allopatrikus illetve adaptív parapatrikus fajképződés aszexuális prototípusait. Módszertani szempontból a modell példa az általános koncepciók heterogén környezetben, illetve heterogén populációkra való alkalmazhatóságára.

A második modell a parabolikus replikátorok adaptív dinamikáját elemzi. A parabolikus replikátorok olyan önmásoló szekvenciák, amelyek növekedését a termék-gátlás lassítja. Mivel így módon a ritka szekvencia előnyben van, a különböző replikátorok együttélhetnek. Evolúciójuk a „parabolikus kvázi-faj” képpel írható le: a mindenkori legrátermettebb szekvencia árnyékában ott élnek a nála nem sokkal gyengébb változatok is, és ez az eloszlás együtt fejlődik. A szokásostól különböző viselkedés lényegesen múlik azon, hogy a lehetséges szekvenciák nem alkotnak folytonos sokaságot, nem infinitézimálisan kis lépésekben fejlődnek. Ha megengedjük a viszonylag hasonló szekvenciák közötti párképződést, és az evolúciós lépést kicsire választjuk a még párképződést lehetővé tévő különbséghez képest, akkor eljutunk a folytonos határesethez. Előáll a különbséggel csökkenő kompetíció képe: a korlátozott hasonlóság ökológiai elve egyfelől, és az adaptív dinamika időnként elágazó evolúciós képe másfelől. Ezzel megmutattuk, hogy a parabolikusság nem akadály a prebiológiai replikátorok darwini evolúciójának.

Köszönet sokaknak



Tudós tanáraim, akik már nem élnek: Jánossy Lajos (1912-1978), Juhász-Nagy Pál (1935-1993), és Marx György (1927-2002).

Herczeg Jánostól tanultam a matematika eleganciáját, Gánti Tibortól a biológia megérthetőségét, Marx Györgytől a tudás hatalmát és felelősségét. Jánossy Lajos, Gnädig Péter és Csákány Antal tanítottak a valóságról szóló matematika rejtelmeire. Odo Diekmann és Mats Gyllenberg vezettek be a funkcionálanalízis mélységeibe. Freddy Christiansen ismertette meg velem a populációgenetika világát. Juhász-Nagy Pált az előszóban már említettem.

Pásztor Erzsébet vezetett be az evolúciós ökológiai modellezésbe, vele együtt kezdtem ezen a területen dolgozni, részese volt az itt kifejtettek végiggondolásának. Kisdi Éva és Oborny Beáta voltak a társaim az adaptív dinamikához illetve a térbeli ökológiához vezető úton. Rajtuk kívül elsősorban Bartha Sándor, Czárán Tamás, Szabó György, Szathmáry Eörs, Scheuring István alkották azt a magyarországi közeget, amelyben felnőttem és amely motivált. Velük gondolkozva, velük vitatkozva alakultak ki e dolgozat alapgondolatai.

Az adaptív dinamika világban Hans Metz, Stefan Geritz, Ulf Dieckmann, Patsy Haccou és Frans Jacobs voltak legfontosabb kollégáim. Tudást is, motivációt is, támogatást, gyakorlati segítséget is kaptam tőlük, sokat. S akikkel nem dolgoztam szorosan együtt, de köszönhetek nekik hasznos diszkusziókat a dolgozat háttérét adó publikációkkal kapcsolatban: Peter Chesson, Günter Von Kiedrowski, Yoh Iwasa, Mathew Leibold, Akira Sasaki.

Köszönettel tartozom azoknak a nálam fiatalabbaknak is, akikkel együtt dolgozhattam: Asbóth János, Czibula István, Michel Durinx, Kőszeghy Kolos, Lantos Diána, Mágori Krisztián, Magyar Gabriella, Mathias Andrea, Mizera Ferenc, Pestiné Rácz Éva, Szabó Péter, Szilágyi András (akinek külön köszönöm a jelen dolgozat szerkesztésével kapcsolatos segítségét), Várkonyi Péter, Vukics András és Vukov Jeromos.

Végül de nem utolsósorban, köszönöm főnökeimnek, Papp Elemérnek, Marx Györgynek és Vicsék Tamásnak azt a nyitott légkört, amelyben lehetett (és normális volt!) előbb az Atomfizika Tanszéken biológiával, majd a Biológiai Fizika Tanszéken evolúciós ökológiával foglalkozni.

A családnak majd megköszönöm szóban.

Hivatkozott irodalom

- Abrams, P. A., 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14, 359–376.
- Abrams, P. A., 1988. How should resources be counted? *Theoretical Population Biology* 33, 226–242.
- Abrams, P. A., Matsuda, H., Harada, Y., 1993. Evolutionary unstable fitness maxima and stable fitness minima of continuous traits. *Evolutionary Ecology* 7, 465–487.
- Adler, F. R., 1990. Coexistence of two types on a single resource in discrete time. *Journal of Mathematical Biology* 28, 695–713.
- Anton, H., 1984. *Elementary Linear Algebra*. John Wiley & Sons, New York.
- Apostol, T. M., 1962. *Calculus, Volume 2: Calculus of several variables with applications to probability and vector analysis*. Blaisdell Mathematics Series. Blaisdell Publishing Company.
- Armstrong, R. A., McGehee, R., 1976. Coexistence of two competitors on one resource. *Journal of Theoretical Biology* 56, 499–502.
- Armstrong, R. A., McGehee, R., 1980. Competitive exclusion. *American Naturalist* 115, 151–170.
- Bartha, S., 2004. Paradigmaváltás és módszertani forradalom a vegetáció vizsgálatában. *Magyar Tudomány* 2004/1, 12.
- Barton, N. H., Polechová, J., 2005. The limitations of adaptive dynamics as a model of evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1186–1190.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R., 1996. *Ecology*. 3rd ed. Blackwell Science Publisher, London.
- Bouton, N., Seehausen, O., van Alphen, J. J. M., 1997. Resource partitioning among rock-dwelling haplochromies (Pisces: *Cichlidae*) from Lake Victoria. *Ecology of Freshwater Fish* 6, 225–240.
- Brown, J. S., Pavlovic, N. B., 1992. Evolution in heterogeneous environments: effects of migration on habitat specialization. *Evolutionary Ecology* 6, 360–382.
- Brown, J. S., Vincent, T. L., 1987. A theory for the evolutionary game. *Theoretical Population Biology* 31, 140–166.
- Bulmer, M., 1980. *The mathematical theory of quantitative genetics*. Clarendon Press, Oxford.

- Case, T. J., 2000. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press.
- Caswell, H., 2001. *Matrix population methods: Construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates.
- Charlesworth, B., 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chase, J. M., Leibold, M. A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chesson, P., 1991. A need for niches? *Trends in Ecology and Evolution* 6, 26–28.
- Chesson, P., 1994. Multispecies competition in variable environment. *Theoretical Population Biology* 45, 227–276.
- Chesson, P., 2000a. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology* 58, 211–237.
- Chesson, P., 2000b. Mechanism and maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecological Systems* 31, 343–366.
- Christiansen, F. B., 1975. Hard and soft selection in a subdivided population. *American Naturalist* 109, 11–16.
- Christiansen, F. B., 1988. Frequency dependence and competition. *Proceedings of the Royal Society of London B* 319, 587–600.
- Christiansen, F. B., 1991. On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character. *American Naturalist* 138, 37–50.
- Christiansen, F. B., 2000. *Population genetics of multiple loci*. Wiley Series in Mathematical & Computational Biology. John Wiley & Sons, Chichester, England.
- Christiansen, F. B., Fenchel, T. M., 1977. *Theories of populations in biological communities*. Springer-Verlag, Berlin.
- Christiansen, F. B., Loeschcke, V., 1980. Evolution and intraspecific exploitative competition. i. one locus theory for small additive gene effects. *Theoretical Population Biology* 18, 297–313.
- Christiansen, F. B., Loeschcke, V., 1987. Evolution and intraspecific exploitative competition. iii. one-locus theory for small additive gene effect and multidimensional resource qualities. *Theoretical Population Biology* 31, 33–46.
- Czárán, T., 1989. Coexistence of competing populations along an environmental gradient: a simulation study. *Coenoses* 4, 113–120.
- Czárán, T., 1998. *Spatiotemporal models of population and community dynamics*. Population and Community Biology series. Chapman & Hall, London.
- Czárán, T., Bartha, S., 1989. The effect of spatial pattern on community dynamics: a comparison of simulated and field data. *Vegetatio* 83, 229–39.
- Czárán, T., Bartha, S., 1992. Spatio-temporal dynamical models of plant populations and communities. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 38–42.

- Czárán, T., Szathmáry, E., 2000. Coexistence of replicators in prebiotic evolution. In: Dieckmann, U., Law, R., Metz, J. A. J. (Eds.), *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. IIASA and Cambridge University Press, pp. 116–134.
- Darwin, C., 1859. *On The Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. First Edition. John Murray, Albemarle Street, London.
- Darwin, C., 2001. *A fajok eredete természetes kiválasztás útján.*, Második javított kiadás. Typotex Elektronikus Kiadó Kft., Budapest, ford. Kampis György.
- Davydova, N. V., Diekmann, O., von Gils, S. A., 2003. Year class coexistence or competitive exclusion for strict biennials? *Journal of Mathematical Biology* 46, 95–131.
- den Boer, P. J., 1986. The present status of the competitive exclusion principle. *Trends in Ecology and Evolution* 1, 25–28.
- Dieckmann, U., Doebeli, M., 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400, 354–357.
- Dieckmann, U., Doebeli, M., Metz, J. A. J., Tautz, D. (Eds.), 2004. *Adaptive Speciation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dieckmann, U., Law, R., 1996. The dynamical theory of coevolution: A derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology* 34, 579–612.
- Diekmann, O., Gyllenberg, M., Huang, H., Kirkilionis, M., Metz, J. A. J., Thieme, H. R., 2001. On the formulation and analysis of general deterministic structured population models: II. Nonlinear theory. *Journal of Mathematical Biology* 43, 157–189.
- Diekmann, O., Gyllenberg, M., Metz, J. A. J., 2003. Steady state analysis of structured population models. *Theoretical Population Biology* 63, 309–338.
- Diekmann, O., Gyllenberg, M., Metz, J. A. J., Thieme, H. R., 1998. On the formulation and analysis of general deterministic structured population models: I. Linear theory. *Journal of Mathematical Biology* 36, 349–388.
- Diekmann, O., Hesterbeek, J. A. P., 2000. *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases: Model Building, Analysis and Interpretation*. Wiley Series in Mathematical & Computational Biology.
- Doebeli, M., Dieckmann, U., 2000. Evolutionary branching and sympatric speciation caused by different types of ecological interactions. *American Naturalist* 156, S77.
- Doebeli, M., Dieckmann, U., 2003. Speciation along environmental gradient. *Nature* 421, 259–264.
- Durinx, M., Metz, J. A. J., 2005. Multi-type branching processes and adaptive dynamics of structured populations. In: Haccou, P., Jagers, P., Vatutin, V. (Eds.), *Branching Processes in Biology: Variation, Growth and Extinction of Populations*. Vol. 5 of *Cambridge Studies in Adaptive Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 266–277.
- Edwards, Jr, C. H., 1973. *Advanced calculus of several variables*. Academic Press, New York & London.

- Eigen, M., Schuster, P., 1977. The hypercycle: a principle of natural self-organization. part a: emergence of the hypercycle. *Naturwissenschaften* 64, 541–565.
- Eigen, M., Schuster, P., 1979. *The Hypercycle – A Principle of Natural Self-Organization*. Springer-Verlag, Berlin.
- Einum, S., 2005. Salmonid population dynamics: stability under weak density dependence? *Oikos* 110, 630–633.
- Elton, C., 1927. *Animal Ecology*. Sidwick and Jackson, London.
- Eshel, I., 1983. Evolutionary and continuous stability. *Journal of theoretical Biology* 103, 99–111.
- Eshel, I., 1996. On the changing concept of evolutionary population stability as a reflection of a changing point of view in the quantitative theory of evolution. *Journal of Mathematical Biology* 34, 485–510.
- Ferrière, R., Gatto, M., 1995. Lyapunov exponents and the mathematics of invasion in oscillatory or chaotic populations. *Theoretical Population Biology* 48, 126–171.
- Galis, F., Metz, J. A. J., 1998. Why are there so many cichlid species? *Trends in Ecology and Evolution* 13, 1–2.
- Gause, G. F., 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gavrilets, S., 2003. Models of speciation: what have we learned in 40 years? *Evolution* 57, 2197–2215.
- Gavrilets, S., 2004. *Fitness landscapes and The Origin of Species*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton.
- Gavrilets, S., 2005. „Adaptive speciation”: it is not that simple. *Evolution* 59, 696–699.
- Geritz, S., Kisdi, E., Meszéna, G., Metz, J. A. J., 2004. Adaptive dynamics of speciation. In: Dieckmann, U., Doebeli, M., Metz, J. A. J., Tautz, D. (Eds.), *Adaptive Speciation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 54–75.
- Geritz, S. A., Kisdi, E., 2000. Adaptive dynamics in diploid, sexual populations and the evolution of reproductive isolation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267, 1671–1678.
- Geritz, S. A. H., 1995. Evolutionary stable seed polymorphism and small scale spatial variation in seedling density. *American Naturalist* 146, 685–707.
- Geritz, S. A. H., 2005. Resident-invader dynamics and the coexistence of similar strategies. *Journal of Mathematical Biology* 50, 67–82.
- Geritz, S. A. H., Gyllenberg, M., Jacobs, F. J. A., Parvinen, K., 2002. Invasion dynamics and attractor inheritance. *Journal of Mathematical Biology* 44, 548–560.
- Geritz, S. A. H., Kisdi, É., Meszéna, G., Metz, J. A. J., 1998. Evolutionary singular strategies and the adaptive growth and branching of evolutionary trees. *Evolutionary Ecology* 12, 35–57.
- Geritz, S. A. H., Metz, J. A. J., Kisdi, É., Meszéna, G., 1997. The dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Physical Review Letters* 78(10), 2024–2027.
URL <http://angel.elte.hu/~geza/GeritzPRL.pdf>

- Geritz, S. A. H., van der Meijden, E., Metz, J. A. J., 1999. Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theoretical Population Biology* 55, 324–343.
- Goldschmidt, T., Witte, F., de Visser, J., 1990. Ecological segregation in zooplanktivorous haplochromine species (Pisces: *Cichlidae*) from Lake Victoria. *Oikos* 58, 343–355.
- Gorskov, V. G., Gorshkov, V. V., Makarieva, A. M., 2000. Biotic Regulation of the environment. Key issue of global change. Springer, London.
- Greiner, J., Heesterbeek, J. A. P., Metz, J. A. J., 1994. A singular perturbation theorem for evolution equations and time-scale arguments for structured population models. *Canadian Applied Mathematics Quarterly* 2, 435–459.
- Grinnel, J., 1904. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. *Auk* 21, 364–382.
- Grinnel, J., 1908. The biota of the san bernardino mountains. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 5, 1–170.
- Grinnel, J., 1914. The account of the mammals and birds of the lower colorado valley. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 12, 51–294.
- Gyllenberg, M., Meszéna, G., 2005. On the impossibility of coexistence of infinitely many strategies. *Journal of Mathematical Biology* 50, 133–160.
- Haccou, P., Iwasa, Y., 1995. Optimal mixed strategies in stochastic environments. *Theoretical Population Biology* 47, 212–243.
- Haccou, P., Iwasa, Y., 1998. Robustness of optimal mixed strategies. *Journal of Mathematical Biology* 36, 485–496.
- Haccou, P., Jagers, P., Vatutin, V., 2005. *Branching Processes: Variation, Growth and Extinction of Populations*. Vol. 5 of *Cambridge Studies in Adaptive Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hammerstein, P., 1996. Darwinian adaptation, population genetics and the streetcar theory of evolution. *Journal of Mathematical Biology* 34, 511–532.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Hardin, G., 1960. Competitive exclusion. *Science* 131, 1292–97.
- Heino, M., Metz, J. A. J., Kaitala, V., 1997. Evolution of mixed maturation strategies in semelparous life-histories: the crucial role of dimensionality of feedback environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 353, 1647–1655.
- Heino, M., Metz, J. A. J., Kaitala, V., 1998. The enigma of frequency-dependent selection. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 367–370.
- Hernandez, M.-J., Leon, J. A., 1995. Evolutionary perturbations of optimal life histories. *Evolutionary Ecology* 9, 478–494.
- Hofbauer, J., Sigmund, K., 1990. Adaptive dynamics and evolutionary stability. *Applied Mathematics Letters* 3, 75–79.
- Hubbel, S. P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton.

- Huisman, J., Weissing, F. J., 1999. Biodiversity of plancton by species oscillation and chaos. *Nature* 402, 407–410.
- Huston, M. A., 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113, 81–101.
- Huston, M. A., 1994. *Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Hutchinson, G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are so many kinds of animals? *American Naturalist* XCIII (870), 137–145.
- Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* XCV (882), 137–145.
- Hutchinson, G. E., 1978. *An introduction to population ecology.* Yale University Press, New Haven and London.
- Jacobs, F. J. A., Metz, J. A. J., Geritz, S. A. H., Meszéna, G., előkészületben. Invasion implies fixation.
- Juhász-Nagy, P., 1979. A cönológia koegzisztenciális szerkezetének modellezése. Doktori értekezés, Budapest.
- Károlyi, G., Péntek, Á., Scheuring, I., Tél, T., Toroczkai, Z., 2000. Chaotic flow: the physics of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97, 13661–13665.
- Károlyi, G., Scheuring, I., Czárán, T., 2002. Metabolic networks dynamics in open chaotic flow. *Chaos* 12, 460–469.
- Kimura, M., 1985. *The neutral theory of molecular evolution.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Kisdi, E., Geritz, S. A., 1999. Adaptive dynamics in allele space: evolution of genetic polymorphism by small mutations in a heterogeneous environment. *Evolution* 53, 993–1008.
- Kisdi, É., Meszéna, G., 1993. Density dependent life history evolution in fluctuating environment. In: Yoshimura, J., Clark, C. W. (Eds.), *Adaptation in Stochastic Environments.* Vol. 98 of *Lecture Notes in Biomathematics.* Springer-Verlag, pp. 26–62.
- Kisdi, É., Meszéna, G., 1995. Life histories with lottery competition in a stochastic environment: an ESS that does not win. *Theoretical Population Biology* 47, 191–211.
- Kisdi, E., Meszéna, G., Pásztor, L., 1998. Individual optimization. I. mechanisms shaping the optimal reaction norm. *Evolutionary Ecology* 12, 211–221.
- Kitzing, A. P., Levin, S. A., Dushof, J., Pacala, S., 1999. Limiting similarity, species packing system stability for hierarchical competition-colonization models. *American Naturalist* 153, 371–383.
- Krebs, C. J., 2001. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* Benjamin Cummings, San Francisco, California.
- Kőszeghy, K., 2004. Az ökológiai niche fogalmának egy operatív formalizálása: a niche egzisztencia-tartomány értelmezése. ELTE diplomamunka.

- Lande, R., 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30, 314–334.
- Leakey, R. E., Lewin, R., 1986. *Fajunk eredete*. Gondolat, Budapest.
- Leibold, M. A., 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76 (5), 1371–1382.
- Leibold, M. A., 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology* 12, 95–110.
- Leon, J. A., 1995. Evolutionary perturbations of optimal life histories. *Evolutionary Ecology* 9, 478–494.
- Levin, S. M., 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *American Naturalist* 104(939), 413–423.
- Levins, R., 1962. Theory of fitness in a heterogeneous environment i. the fitness set and adaptive function. *American Naturalist* 96, 361–373.
- Levins, R., 1979. Coexistence in a variable environment. *American Naturalist* 114, 765–783.
- Lifson, S., Lifson, H., 1999. Models of prebiotic replication: survival of the fittest versus extinction of the unfit. *Journal of Theoretical Biology* 199, 425–433.
- Loreau, M., 1989. Coexistence of temporally segregated competitors in a cyclic environment. *Theoretical Population Biology* 36(2), 181–201.
- Loreau, M., 1992. Time scale of resource dynamics and coexistence through time partitioning. *Theoretical Population Biology* 41(3), 401–412.
- Loreau, M., Ebenhöf, W., 1994. Competitive exclusion and coexistence of species with complex life cycles. *Theoretical Population Biology* 46(1), 58–77.
- MacArthur, R. H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39, 599–619.
- MacArthur, R. H., 1962. Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 48, 1893–97.
- MacArthur, R. H., Levins, R., 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 51, 1207–1210.
- MacArthur, R. H., Levins, R., 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101 (921), 377–385.
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Mágori, K., 2003. Adaptive dynamics on lattice. PhD Thesis.
- Mágori, K., Oborny, B., Dieckmann, U., Meszéna, G., 2003. Cooperation and competition in heterogeneous environments: The evolution of resource sharing in clonal plants. *Evolutionary Ecology Research* 5, 787–817.

- Mágori, K., Szabó, P., Mizera, F., Meszéna, G., 2005. Adaptive dynamics in cellular automaton: Role of spatiality in competition, coexistence and evolutionary branching. *Evolutionary Ecology Research* 7, 1–21.
- Magyar, G., Oborny, B., Meszéna, G., előkészületben. Coexistence on heterogeneous lattice.
- Malthus, T., 1789. *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson in St. Paul's churchyard, London.
URL <http://www.ac.wvu.edu/~stephan/malthus/malthus.0.html>
- Matessi, C., Gimelfarb, A., Gavrilets, S., 2001. Long-term buildup of reproductive isolation promoted by disruptive selection: how far does it go? *Selection* 2, 41–64.
- May, R. M., 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- May, R. M., 1974. On the theory of niche overlap. *Theoretical Population Biology* 5, 297–332.
- May, R. M., MacArthur, R. H., 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 69, 1109–1113.
- Maynard Smidth, J., Szathmáry, E., 1995. *The major transitions in evolution*. W.H. Freeman Spektrum, Oxford.
- Maynard Smith, J., 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J., Price, G. K., 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246, 15–18.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Meszéna, G., 2005a. Populáció reguláció és niche. *Magyar Tudomány* 2005. április, 410–417.
- Meszéna, G., 2005b. Adaptive dynamics: the continuity argument. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1139–1154.
- Meszéna, G., Czibula, I., Geritz, S. A. H., 1997. Adaptive dynamics in a 2-patch environment: a toy model for allopatric and parapatric speciation. *Journal of Biological Systems* 5, 265–284.
URL <http://angel.elte.hu/~geza/MeszenaEtal1997.pdf>
- Meszéna, G., Gyllenberg, M., Jacobs, F. J., Metz, J. A. J., 2005. Link between population dynamics and dynamics of darwinian evolution. *Physical Review Letters* 95, 078105.
URL http://angel.elte.hu/~geza/PhysRevLett_95_078105.pdf
- Meszéna, G., Gyllenberg, M., Pásztor, L., Metz, J. A. J., 2006. Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theoretical Population Biology* 69, 68–87.
URL <http://angel.elte.hu/~geza/LimSimPre.pdf>
- Meszéna, G., Metz, J. A. J., 1999. Species diversity and population regulation: the importance of environmental feedback dimensionality. *IIASA Working Paper WP-99-045*.
URL <http://www.iiasa.ac.at/cgi-bin/pubsrch?IR99045>
- Meszéna, G., Pásztor, L., 1990. Population regulation and life-history strategies. In: Maynard Smith, J., Vida, G. (Eds.), *Proceeding in nonlinear science. Organizational constraints on the dynamics of evolution*. Manchester University Press, Manchester, pp. 321–331.

- Meszéna, G., Seppänen, J.-T., Dieckmann, U., előkészületben. Three-phase transition to reproductive isolation.
- Meszéna, G., Szathmáry, E., 2001. Adaptive dynamics of parabolic replicators. *Selection* 2, 147–159.
URL <http://angel.elte.hu/~geza/FEJ-10.PDF>
- Meszéna, G., Kisdi, É., Dieckmann, U., Geritz, S. A. H., Metz, J. A. J., 2001. Evolutionary optimisation models and matrix games in the unified perspective of adaptive dynamics. *Selection* 2, 193–210.
URL <http://angel.elte.hu/~geza/FEJ-13.PDF>
- Metz, J. A. J., Diekmann, O., 1986. The dynamics of physiologically structured populations. Vol. 68 of *Lecture Notes in Biomathematics*. Springer, Berlin.
- Metz, J. A. J., Geritz, S. A. H., Meszéna, G., Jacobs, F. J. A., van Heerwaarden, J. S., 1996a. Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In: van Strien, S. J., Verduyn Lunel, S. M. (Eds.), *Stochastic and spatial structures of dynamical systems*. North Holland, pp. 183–231.
- Metz, J. A. J., Mylius, S. D., Diekmann, O., 1996b. When does evolution optimise? On the relation between types of density dependence and evolutionarily stable life history parameters. *IIASA Working Paper WP-96-004*.
URL <http://www.iiasa.ac.at/cgi-bin/pubsrch?WP96004>
- Metz, J. A. J., Nisbet, R. M., Geritz, S. A. H., 1992. How should we define "fitness" for general ecological scenarios? *Trends in Ecology and Evolution* 7, 198–202.
- Michod, R. E., 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. *American Naturalist* 113, 531.
- Miller, R. S., 1967. Pattern and process in competition. *Advanced Ecological Research* 4, 1–74.
- Misher, C. W., Thorne, K. S., Wheeler, A., 1973. *Gravitation*. H. W. Freeman and Company, New York.
- Mizera, F., Meszéna, G., 2003. Spatial niche packing, character displacement and adaptive speciation along an environmental gradient. *Evolutionary Ecology Research* 5, 363–382.
- Mizera, F., Meszéna, G., Czárán, T., Iwasa, Y., előkészületben. Niche-segregation and transition zone along an environmental gradient.
- Mylius, S., Diekmann, O., 1995. On evolutionarily stable life histories, optimization and the need to be specific about density dependence. *Oikos* 74, 218.
- Oborny, B., Czárán, T., Kún, Á., 2001. Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules. *Ecological Modeling* 141, 151–169.
- Oborny, B., Kún, Á., 2002. Fragmentation of clones: how does it influence dispersal and competitive ability? *Evolutionary Ecology* 15, 319–346.
- Oborny, B., Kún, Á., Czárán, T., Bokros, S., 2000. The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space. *Ecology* 81, 3291–3304.

- Oborny, B., Meszéna, G., Szabó, G., 2005. Dynamics of populations on the verge of extinction. *Oikos* 109, 291–296.
- Oborny, B., Szabó, G., Meszéna, G., megjelenés alatt. Survival of species in patchy landscapes: percolation in space and time. In: Storch, D., Marquet, P., Brown, J. (Eds.), *Scaling biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Parvinen, K., Meszéna, G., elbírálás alatt. Disturbance-generated niche-segregation in a structured metapopulation model.
- Pásztor, L., 1986. Unexploited dimensions of optimization life history theory. In: de Jong, G. (Ed.), *Population Genetics and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 19–32.
- Pásztor, L., Meszéna, G., Kisdi, É., 1996. R_0 or r : a matter of taste? *Journal of Evolutionary Biology* 9, 511–518.
- Petraitis, P. S., 1989. The representation of niche breadth and overlap on Tilman's consumer-resource graphs. *Oikos* 56, 289–292.
- Rado, T., Reichelderfer, P. V., 1995. *Continuous transformations in analysis with an introduction to algebraic topology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Ronce, O., Kirkpatrick, M., 2001. When sources become sinks: migrational meltdown in heterogeneous habitats. *Evolution* 55, 1520–1531.
- Rosenzweig, M. L., 1978. Competitive speciation. *Biol. J. Linn. Soc. (Lond.)* 10, 275–289.
- Rosenzweig, M. L., 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roughgarden, J., 1979. *Theory of population genetics and evolutionary ecology*. Macmillan, New York.
- Rózsa, P., 1974. *Lineáris algebra és alkalmazásai*. Műszaki Könyvkiadó, Budapest.
- Rudin, W., 1973. *Functional analysis*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Rudin, W., 1974. *Real and complex analysis*. Second edition. McGraw-Hill.
- Sasaki, A., 1997. Clumped distribution by neighborhood competition. *Journal of Theoretical Biology* 186, 415–430.
- Sasaki, A., Ellner, S., 1995. The evolutionarily stable phenotype distribution in a random environment. *Evolution* 49(2), 337–350.
- Scheuring, I., Czárán, T., Szabó, P., Károlyi, G., Toroczka, Z., 2003. Spatial models of prebiotic evolution: soup before pizza? *Origins of Life and Evolution of Biosphere* 33, 319–355.
- Scheuring, I., Szathmáry, E., 2001. Survival of replicators with parabolic growth tendency and exponential decay. *Journal of Theoretical Biology* 212, 99–105.
- Schileven, U. K., Tautz, D., Pääbo, S., 1994. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature* 386, 629–632.
- Schluter, D., 2000a. Ecological character displacement in adaptive radiation. *American Naturalist* 156, S4–S16.

- Schluter, D., 2000b. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Schluter, D., 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 372–380.
- Schreiber, S. J., Tobiason, G. A., 2003. The evolution of resource use. *Journal of Mathematical Biology* 47, 56–78.
- Seehausen, O., Bouton, N., 1997. Microdistribution and fluctuations in niche overlap in a rocky shore cichlid community in Lake Victoria. *Ecology of Freshwater Fish* 6, 161–173.
- Seger, J., 1985. Intraspecific resource competition as a cause of sympatric speciation. In: Greenwood, P. J., Harvey, P. M., Slatkin, M. (Eds.), *Evolution. Essays in honour of John Maynard Smith*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 43–53.
- Skelton, P. (Ed.), 1993. *Evolution. A biological and paleontological approach*. Addison Wesley Publishing Company.
- Spencer, H. G., Feldman, M. W., 2005. Adaptive dynamics, game theory and population genetics. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1191–1193.
- Stromberg, K. R., 1981. *An introduction to classical real analysis*. Wadsworth International Group, Belmont, California.
- Szabó, P., Meszéna, G., 2006a. Limiting similarity revisited. *Oikos* 112, 612–619.
- Szabó, P., Meszéna, G., 2006b. Spatial ecological hierarchies: Coexistence on heterogeneous landscapes via scale niche diversification. *Ecosystems* 9, 1009–1016.
- Szabó, P., Meszéna, G., 2007. Multi-scale regulated plant community dynamics: mechanisms and implications. *Oikos* 116, 233–240.
- Szabó, P., Scheuring, I., Czárán, T., Szathmáry, E., 2002. *In silico* simulations reveal that replicators with limited dispersal evolve towards higher efficiency and fidelity. *Nature* 420, 360–363.
- Szathmáry, E., 1991. Simple growth laws and selection consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 6, 366–370.
- Szathmáry, E., Gladkih, I., 1989. Sub-exponential growth and coexistence of non-enzymatically replicating templates. *Journal of Theoretical Biology* 138, 55–58.
- Szilágyi, A., Meszéna, G., elbírálás alatt. Two-patch model of spatial niche segregation.
- Taylor, P., Day, T., 1997. Evolutionary stability under the replicator and the gradient dynamics. *Evolutionary Ecology* 11, 579–590.
- Taylor, P. D., 1989. Evolutionary stability in one-parameter models under weak selection. *Theoretical Population Biology* 36, 125–143.
- Tél, T., Károlyi, G., Péntek, Á., Scheuring, I., Toroczkai, Z., Grebogi, C., Kadtke, J., 2000. Chaotic advection, diffusion, and reactions in open flows. *Chaos* 10(1), 89–98.
- Tilman, D., 1982. *Resource Equilibrium and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.

- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., Nowak, M., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65–66.
- Tuljapurkar, S., 1990. Population dynamics in variable environments. Vol. 85 of *Lecture Notes in Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin.
- Turchin, P., 1999. Population regulation: a synthetic view. *Oikos* 84, 153–159.
- Turchin, P., 2003. *Complex population Dynamics*. Princeton University Press.
- Turelli, M., Barton, N. H., Coyne, J. A., 2001. Theory of speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 330–343.
- Turner, G. F., 1999. What is a fish species? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9, 281–297.
- Van Dooren, T. J. M., 1999. The evolutionary ecology of dominance-recessivity. *Journal of Theoretical Biology* 198, 519–532.
- Vandermeer, J. H., 1975. Interspecific competition: A new approach to the classical theory. *Science* 188, 253–255.
- Varga, Z., Szathmáry, E., 1997. An extremum principle for parabolic competition. *Bulletin of Mathematical Biology* 59, 1145–1154.
- Várkonyi, P., Meszéna, G., Domokos, G., 2006. Emergence of asymmetry in evolution. *Theoretical Population Biology* 70, 63–75.
- Via, S., 2001. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 381–390.
- Vida, G., 1976. The role of polyploidy in evolution. In: Novák, V., Pacltova, B. (Eds.), *Evolutionary biology*. Czechoslovak Academy of Sciences, Prague, pp. 267–294.
- Vincent, T. L., Y., C., Brown, J. S., 1993. Evolution via strategy dynamics. *Theoretical Population Biology* 44, 149–176.
- Von Kiedrowski, G., 1993. Minimal replicator theory I: parabolic versus exponential growth. *Bioorg. Chem. Frontiers* 3, 113–146.
- Von Kiedrowski, G., 1999. Molekulare prinzipien der artifiziiellen selbstreplikation. In: Ganten, D. (Ed.), *Gene, Nerone, Qubits & Co. Unsere Welten der Information*. S. Hirzel Verlag, Stuttgart, pp. 123–145.
- Von Kiedrowski, G., Szathmáry, E., 2000. Selection versus coexistence of parabolic replicators spreading on surfaces. *Selection* 1, 173–179.
- Von Kiedrowsky, G., 1986. A self-replicating hexadeoxy nucleotide. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl* 25, 932–935.
- Vukics, A., Asbóth, J., Meszéna, G., 2003. Speciation in multidimensional evolutionary space. *Physical Review E* 68, 041903.
URL <http://angel.elte.hu/~geza/PRE41903.pdf>
- Waxman, D., Gavrillets, S., 2005. 20 questions on adaptive dynamics: a target review. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1182–1185.

Webb, C. O., 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist* 156, 145–155.

Yodzis, P., 1989. *Introduction to theoretical ecology*. Harper & Row, New York.

Zeldovics, J. B., Miskisz, A. D., 1978. *Az alkalmazott matematika elemei*. Gondolat, Budapest.