



# Darwini speciáció

Meszéna Géza & Pásztor Erzsébet

ELTE

2009. november 12.



# Az elfeledett Darwin: divergencia

## Az elfeledett Darwin: divergencia

- ❖ Darwin szavaival
- ❖ Darwini speciáció
- ❖ A darwini speciáció problémái

### I. Lecsökkenő versengés?

### II. Térbeli szétválás?

### III. Szaporodási izoláció?

### Zárszó

NATURE | Vol 457 | 12 February 2009 | doi:10.1038/nature07894

REVIEW INSIGHT

## Darwin's bridge between microevolution and macroevolution

David N. Reznick<sup>1</sup> & Robert E. Ricklefs<sup>2</sup>

Evolutionary biologists have long sought to understand the relationship between microevolution (adaptation), which can be observed both in nature and in the laboratory, and macroevolution (speciation and the origin of the divisions of the taxonomic hierarchy above the species level, and the development of complex organs), which cannot be witnessed because it occurs over intervals that far exceed the human lifespan. The connection between these processes is also a major source of conflict between science and religious belief. Biologists often forget that Charles Darwin offered a way of resolving this issue, and his proposal is ripe for re-evaluation in the light of recent research.

Charles Darwin and Alfred Russel Wallace based their insight that organisms evolve by natural selection on four principles<sup>1-2</sup>: first, that organisms have "individual variations" that are faithfully transmitted from parent to offspring; second, that all organisms produce more offspring than are required to replace themselves in the next generation; third, that limited resources create a "struggle for existence" that regulates population size, such that most offspring die without reproducing; and fourth, that the individuals that survive and reproduce are, on average, by virtue of their individual variations, better suited to their local environment than those that do not.

Given these four principles, evolution by natural selection (Darwin's 'principle of descent with modification') naturally follows. Such adaptive modifications within populations over time are now referred to as microevolution. Darwin anticipated that microevolution would be a process of continuous and gradual change.

The term macroevolution, by contrast, refers to the origin of new

The keys to Darwin's thinking about macroevolution are the 'principle of divergence' and extinction. In this Review, we consider how these principles have fared since the publication of *On the Origin of Species*<sup>1</sup>, and we discuss whether Darwin's concept of the relationship between microevolution and macroevolution can provide useful insight today. This relationship continues to generate controversy both within the biological sciences and in the confrontation between science and religion. On the 200th anniversary of Darwin's birth, a status report is surely in order.

#### Divergence and extinction in 1859

Extinction was a hot topic during Darwin's formative years. Many fossils had been found that were not identifiable as living organisms, but it was not until the early nineteenth century that Georges Cuvier argued that these fossils represented organisms that were extinct. A competing hypothesis was that these creatures lived on in the vast (at that time)



# Darwin szavaival

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

- ❖ Darwini speciáció
- ❖ A darwini speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

„But the struggle will be most severe between the individuals of the same species, for they frequent the same districts, require the same food, and are exposed to the same dangers.”



# Darwin szavaival

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

## ❖ Darwin szavaival

- ❖ Darwini speciáció
- ❖ A darwini speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó

„But the struggle will be most severe between the individuals of the same species, for they frequent the same districts, require the same food, and are exposed to the same dangers.”

„...the more diversified the descendants of any one species become in structure, constitution, and habits, by so much will they be better enabled to seize on many and widely diversified places in the polity of nature, and so be enabled to increase in numbers.”



# Darwin szavaival

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

❖ Darwin szavaival

- ❖ Darwini speciáció
- ❖ A darwini speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó

„But the struggle will be most severe between the individuals of the same species, for they frequent the same districts, require the same food, and are exposed to the same dangers.”

„...the more diversified the descendants of any one species become in structure, constitution, and habits, by so much will they be better enabled to seize on many and widely diversified places in the polity of nature, and so be enabled to increase in numbers.”

**A különböző növekedési korlátokba ütköző változatok nem küzdenek egymással a létezésükért!**



# Darwini speciáció

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ **Darwini speciáció**

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- A fajon belüli sokféleség fokozatosan nő át fajok közötti sokféleséggé.
- Minden faj egy meghatározott életlehetőséghez (növekedési korláthoz, niche-hez) alkalmazkodott.
- A különböző niche-ekhez való alkalmazkodás a versengés lecsökkenéséhez vezet.
- A különbözővé válást a versengés-csökkenés előnye hajtja.



# Darwini speciáció

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ **Darwini speciáció**

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- A fajon belüli sokféleség fokozatosan nő át fajok közötti sokféleséggé.
- Minden faj egy meghatározott életheletőséghez (növekedési korláthoz, niche-hez) alkalmazkodott.
- A különböző niche-ekhez való alkalmazkodás a versengés lecsökkenéséhez vezet.
- A különbözővé válást a versengés-csökkenés előnye hajtja.



# Darwini speciáció

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ **Darwini speciáció**

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- A fajon belüli sokféleség fokozatosan nő át fajok közötti sokféleséggé.
- Minden faj egy meghatározott életlehetőséghez (növekedési korláthoz, niche-hez) alkalmazkodott.
- A különböző niche-ekhez való alkalmazkodás a versengés lecsökkenéséhez vezet.
- A különbözővé válást a versegés-csökkenés előnye hajtja.





# Darwini speciáció

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ **Darwini speciáció**

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- A fajon belüli sokféleség fokozatosan nő át fajok közötti sokféleséggé.
- Minden faj egy meghatározott életlehetőséghez (növekedési korláthoz, niche-hez) alkalmazkodott.
- A különböző niche-ekhez való alkalmazkodás a versengés lecsökkenéséhez vezet.
- A különbözővé válást a versegés-csökkenés előnye hajtja.



# Darwini speciáció

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ **Darwini speciáció**

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- A fajon belüli sokféleség fokozatosan nő át fajok közötti sokféleséggé.
- Minden faj egy meghatározott életlehetőséghez (növekedési korláthoz, niche-hez) alkalmazkodott.
- A különböző niche-ekhez való alkalmazkodás a versengés lecsökkenéséhez vezet.
- A különbözővé válást a versegés-csökkenés előnye hajtja.



# A darwini speciáció problémái

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ Darwini speciáció

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- I. Mi is az hogy lecsökkenő versengés? 'Fittest wins' vagy nem 'fittest wins'?
- II. Térbeli szegregáció. Már hogy hajtaná a versengés a speciációt, ha az új faj eleve máshol él?
- III. Szaporodási izoláció. Biológiai fajfogalom: *definíció szerint* az izoláció a speciáció lényege.



# A darwini speciáció problémái

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ Darwini speciáció

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- I. Mi is az hogy lecsökkenő versengés? 'Fittest wins' vagy nem 'fittest wins'?
- II. Térbeli szegregáció. Már hogy hajtaná a versengés a speciációt, ha az új faj eleve máshol él?
- III. Szaporodási izoláció. Biológiai fajfogalom: *definíció szerint* az izoláció a speciáció lényege.



# A darwini speciáció problémái

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ Darwini speciáció

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- I. Mi is az hogy lecsökkenő versengés? 'Fittest wins' vagy nem 'fittest wins'?
- II. Térbeli szegregáció. Már hogy hajtaná a versengés a speciációt, ha az új faj eleve máshol él?
- III. Szaporodási izoláció. Biológiai fajfogalom: *definíció szerint* az izoláció a speciáció lényege.



# A darwini speciáció problémái

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

❖ Darwin szavaival

❖ Darwini speciáció

❖ A darwini  
speciáció problémái

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- I. Mi is az hogy lecsökkenő versengés? 'Fittest wins' vagy nem 'fittest wins'?
- II. Térbeli szegregáció. Már hogy hajtaná a versengés a speciációt, ha az új faj eleve máshol él?
- III. Szaporodási izoláció. Biológiai fajfogalom: *definíció szerint* az izoláció a speciáció lényege.



## Az elfeledett Darwin: divergencia

---

### I. Lecsökkenő versengés?

- ❖ Lotka-Volterra kompetíciós modell
- ❖ Darwini divergencia változó tájképen
- ❖ I. konklúzió

### II. Térbeli szétválás?

---

### III. Szaporodási izoláció?

---

### Zárszó

---

# I. Lecsökkenő versengés?



# Lotka-Volterra kompetíciós modell

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

❖ Darwini  
divergencia változó  
tájképen

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó

Folytonos stratégiaváltozó:  $x$  (pl. csőrindex; Darwin pintyek)

Populációdinamika:

$$\frac{dn_i}{dt} = r_i n_i = \left[ r_0(x_i) - \sum_j a(x_i, x_j) n_j \right] n_i$$

$$r_0(x) = (1 - x^2)$$

Optimalizáló szelekció

$$a(x_i, x_j) = e^{-\frac{(x_i - x_j)^2}{2\sigma^2}}$$

Növekvő különbséggel  
csökkenő kompetíció

Véletlen mutációk sora, kis mutációs lépésekkel.

Adaptív dinamika, Geritz, Kidi, Meszéna, Metz, 1988





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

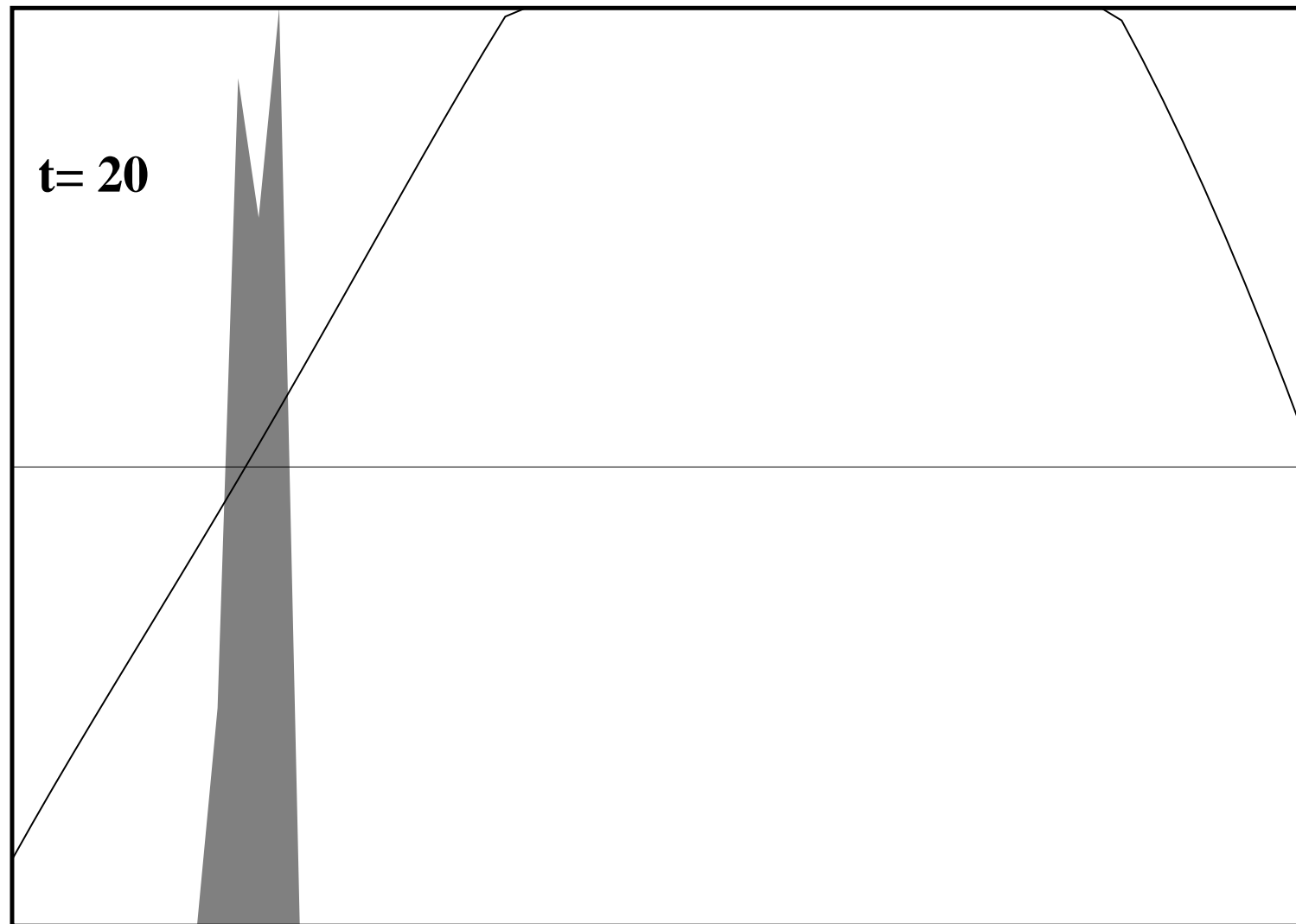
❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

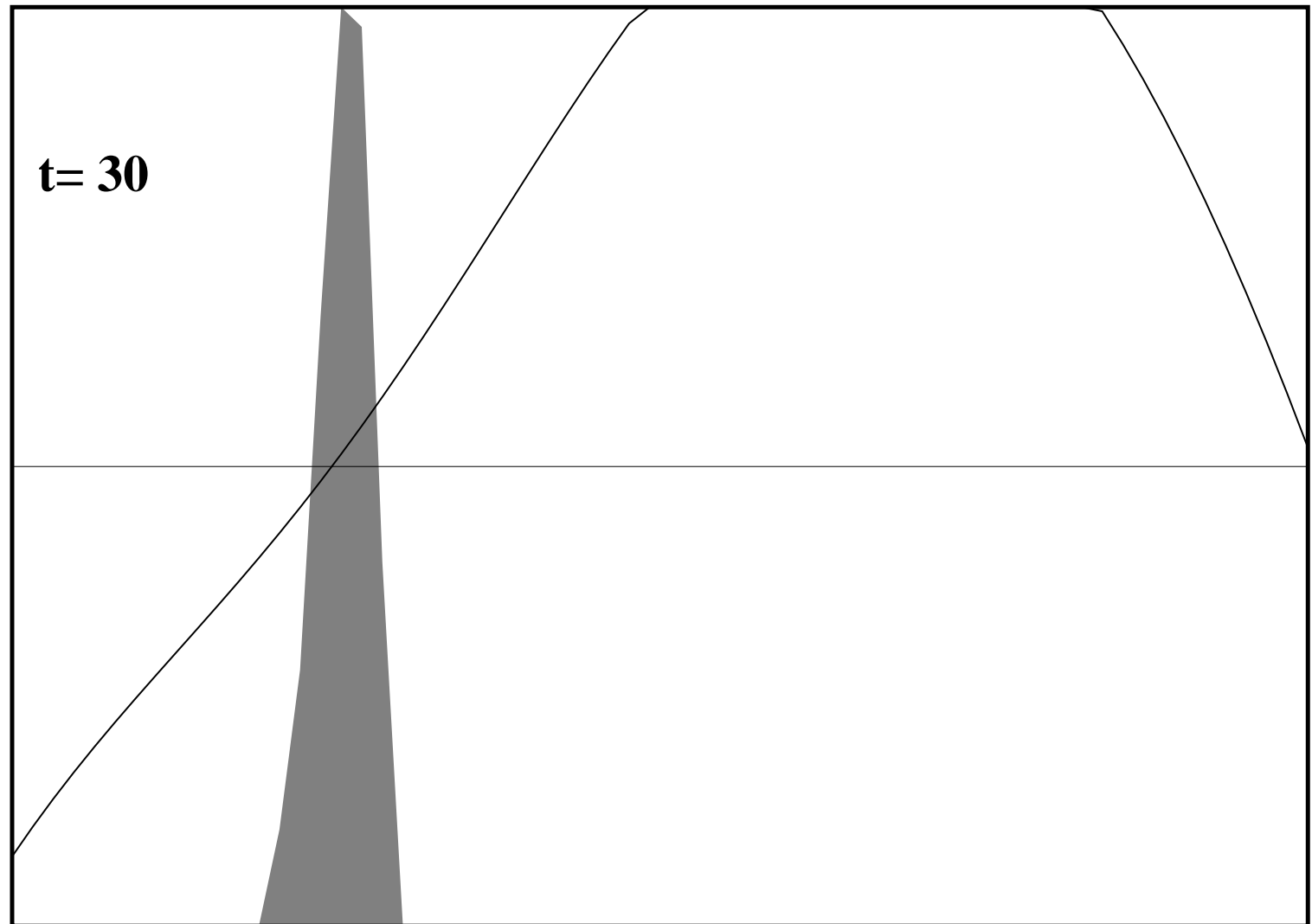
❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

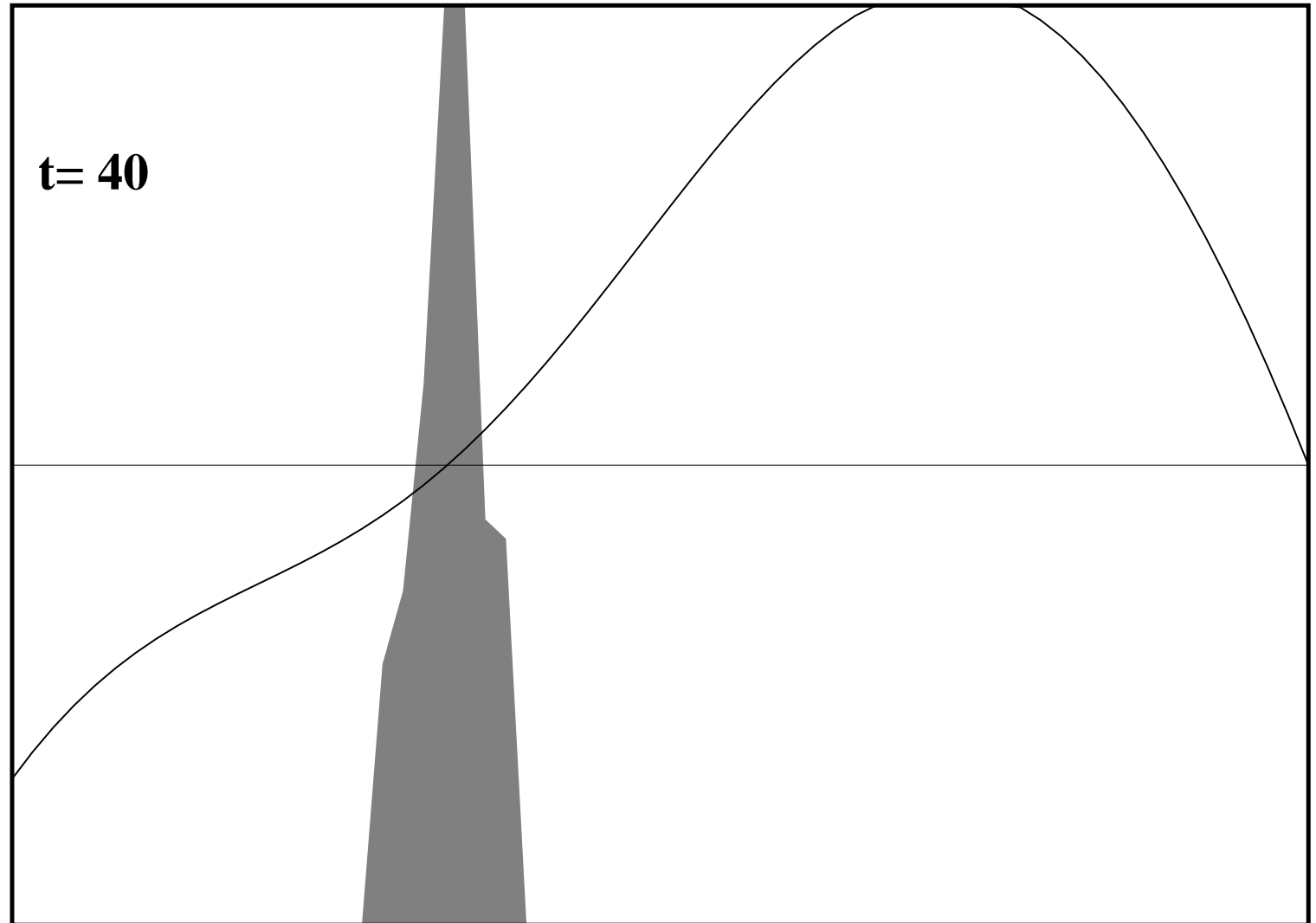
❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

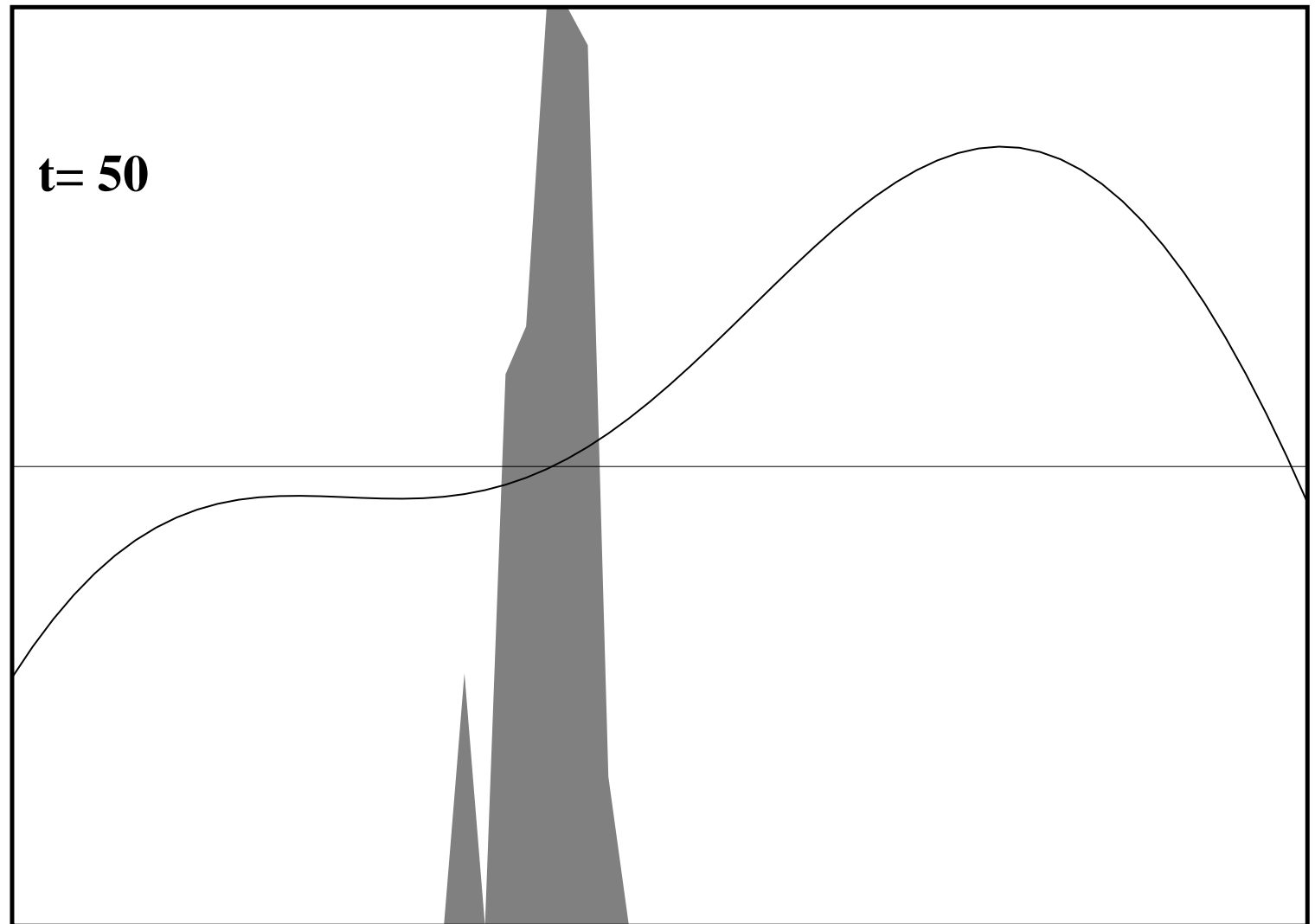
❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

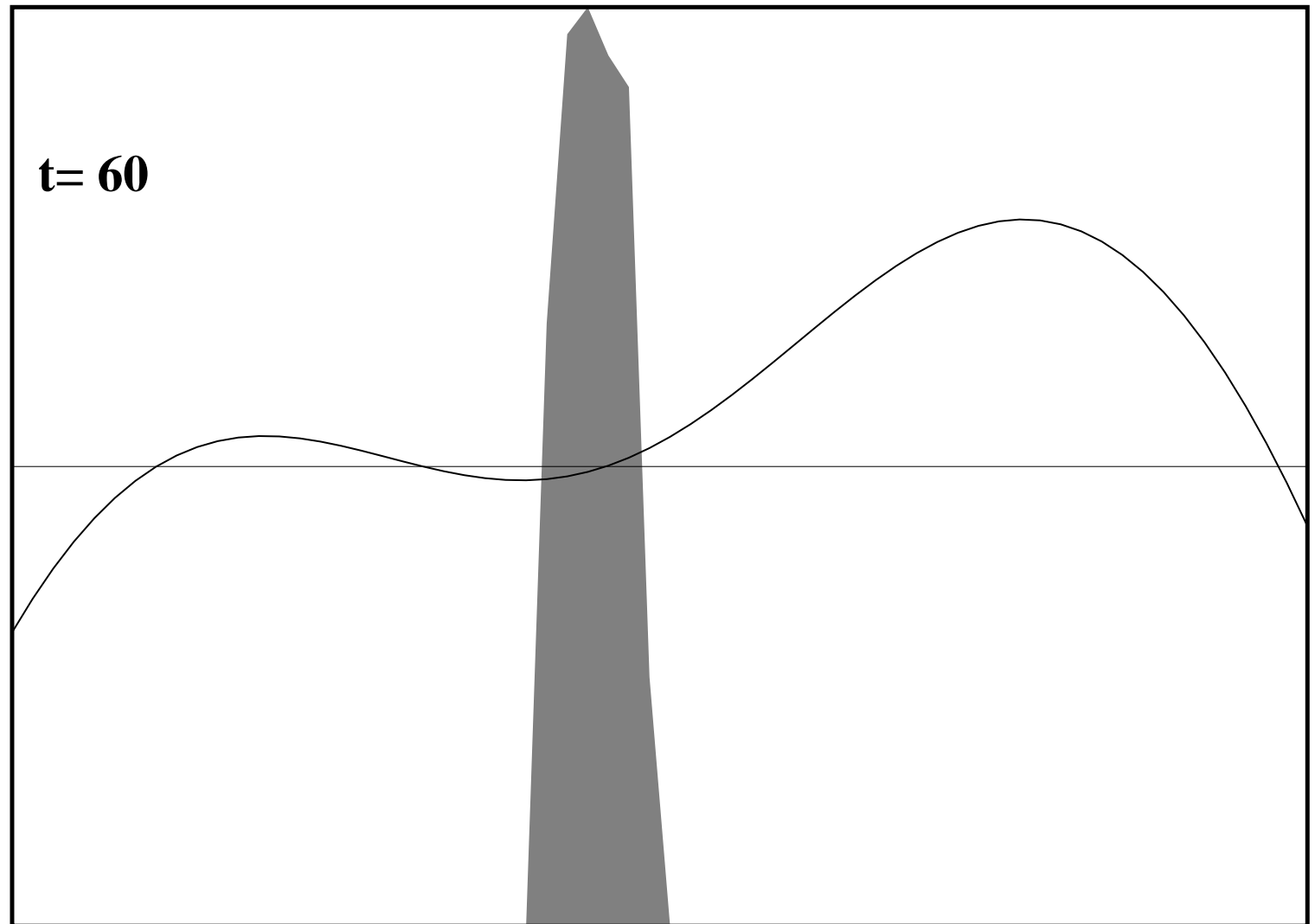
❖ Darwini  
divergencia változó  
tájképen

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

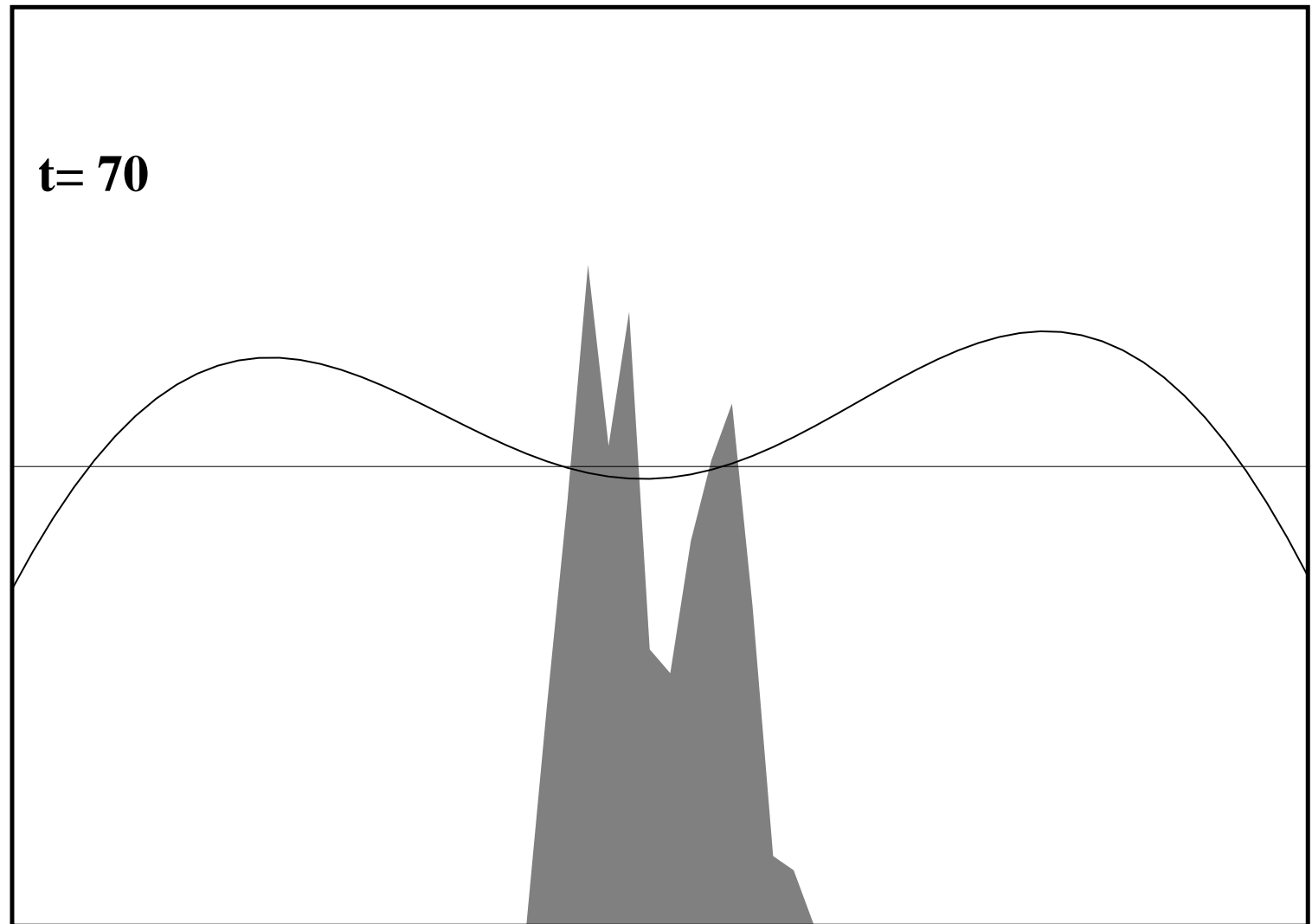
❖ Darwini  
divergencia változó  
tájképen

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó







# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

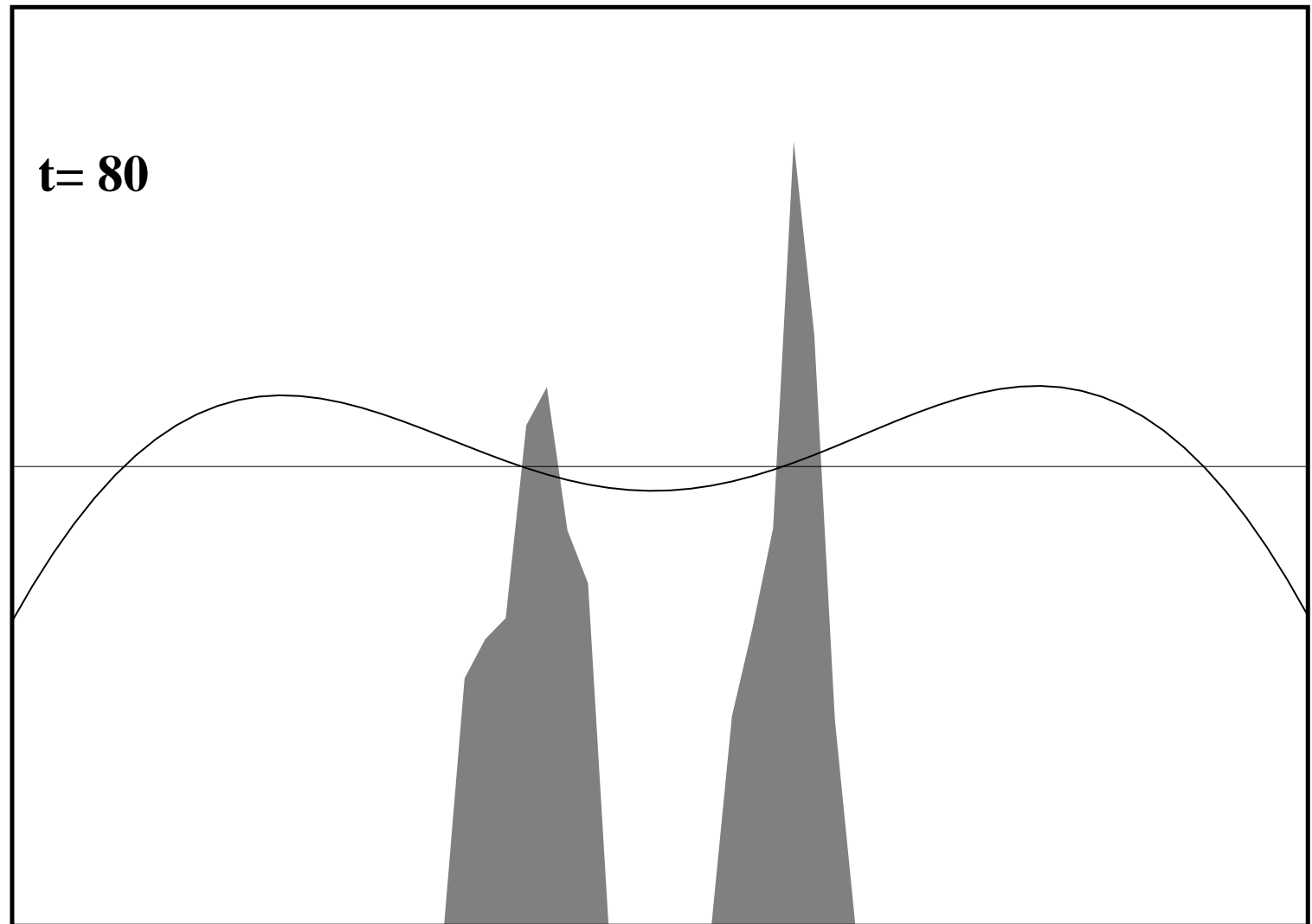
❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

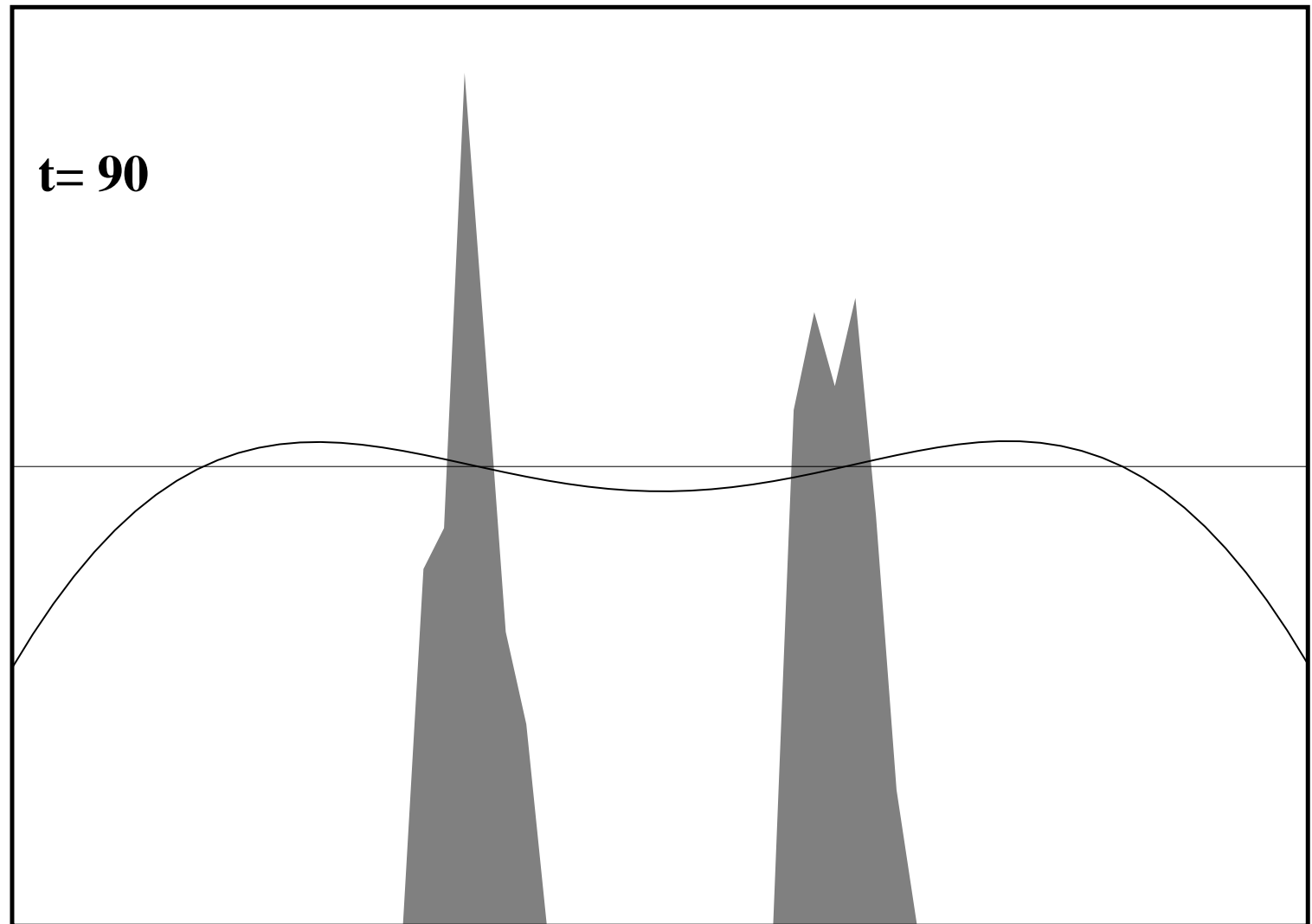
❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

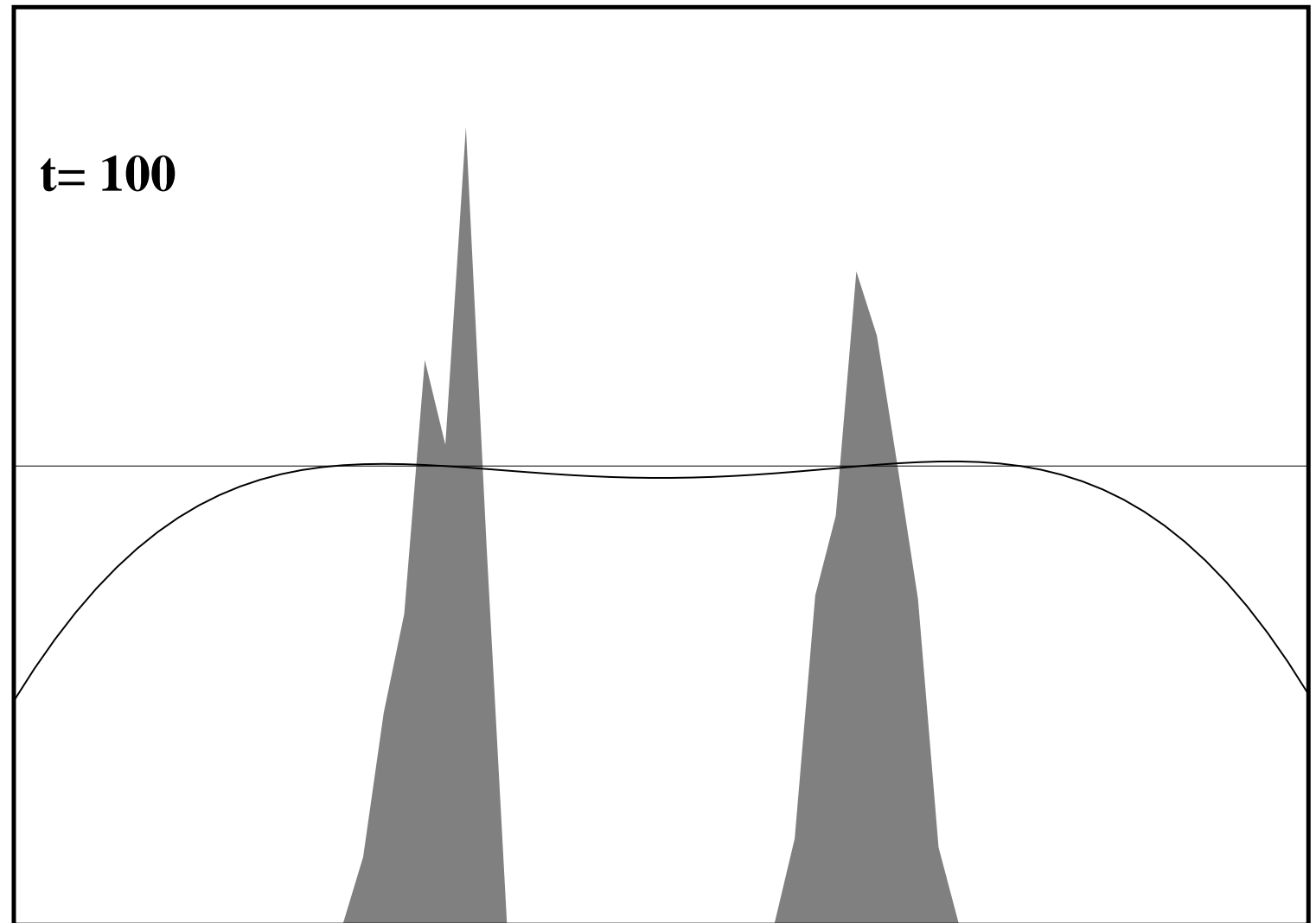
❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Darwini divergencia változó tájképen

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

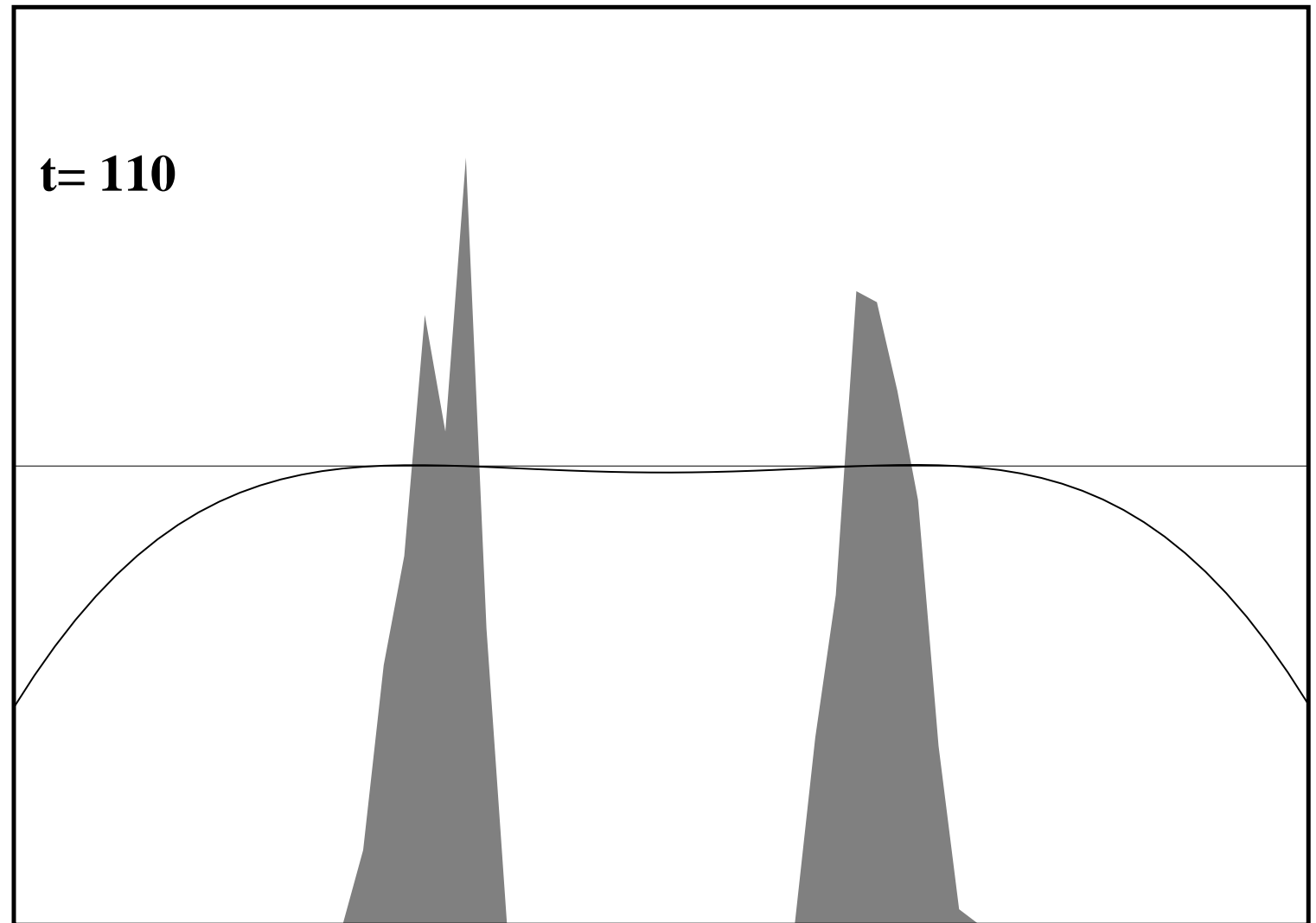
❖ **Darwini  
divergencia változó  
tájképen**

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# Még mindig...

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

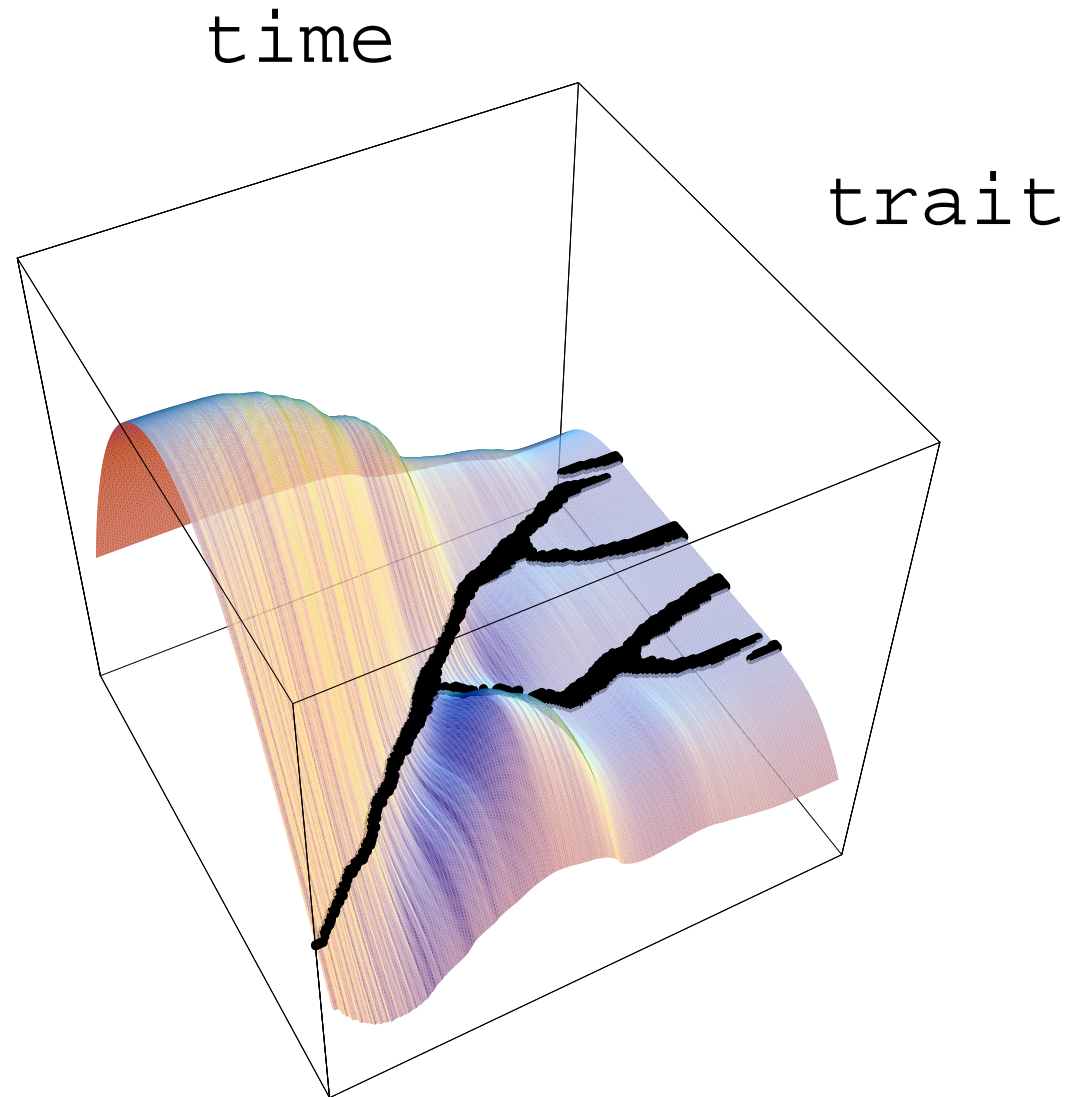
❖ Darwini  
divergencia változó  
tájképen

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





# I. konklúzió: versengés erőssége

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

❖ Lotka-Volterra  
kompetíciós modell

❖ Darwini  
divergencia változó  
tájképen

❖ I. konklúzió

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

A versengés erőssége, nem csak L-V modellben:

$$a(x_i, x_j) = -\frac{\partial r(x_i)}{\partial n(x_j)}$$

A versengés erőssége fogalmának csak egy dinamikus adaptív tájképen van értelme!



Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

**II. Térbeli szétválás?**

- ❖ Niche tér
- ❖ Minimális térbeliség: 2 folt
- ❖ Robusztusság és evolúció
- ❖ II. konklúzió

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

## II. Térbeli szétválás?



# Niche tér

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

❖ Niche tér

❖ Minimális  
térbeliség: 2 folt

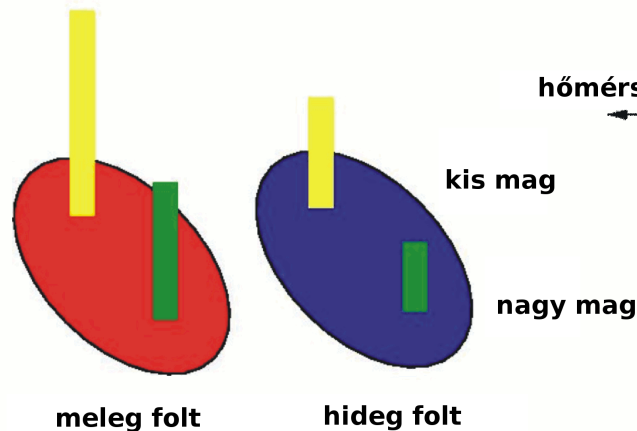
❖ Robusztusság és  
evolúció

❖ II. konklúzió

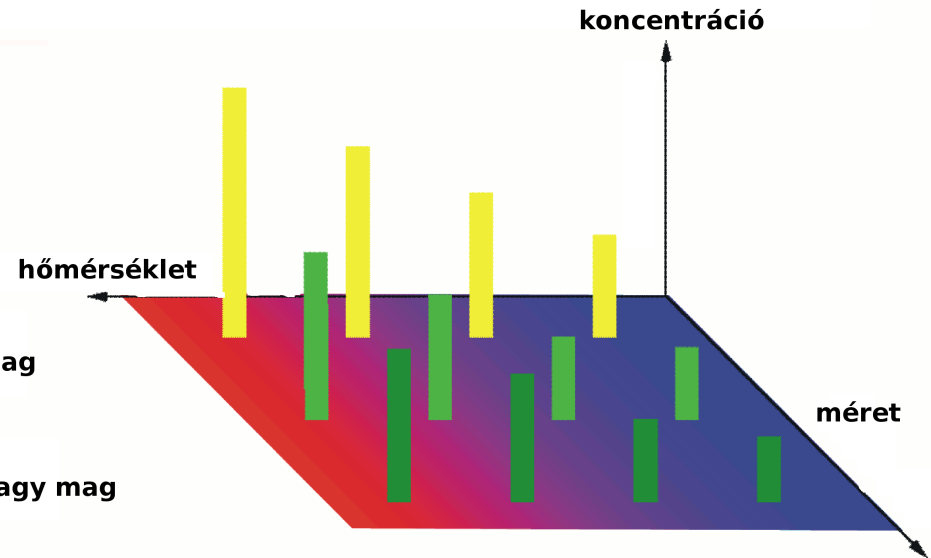
III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó

## DISZKRÉT



## FOLYTONOS



4 elemű halmaz

NICHE TÉR

2D kontinuum

**PIROS–KÉK:** hőmérséklet (térbeli szegregáció)

**SÁRGA–ZÖLD:** magméret (funkcionális szegregáció)





# Minimális térbeliség: 2 folt

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

❖ Niche tér

❖ Minimális  
térbeliség: 2 folt

❖ Robusztusság és  
evolúció

❖ II. konklúzió

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó



$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} n_{iA} \\ n_{iB} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r_{iA} - \mu - \Delta_i & \mu \\ \mu & r_{iB} - \mu - \Delta_i \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{iA} \\ n_{iB} \end{pmatrix}$$

$$r_{iX} = r_{iX}^0 - \alpha I_X, \quad I_X = \sum_i n_{iX}$$

$$r_i = \frac{r_{iA} + r_{iB}}{2} - \mu + \sqrt{\left(\frac{r_{iA} - r_{iB}}{2}\right)^2 + \mu^2} \sim \begin{cases} (r_{iA} + r_{iB})/2 & \text{ha } \mu \gg |r_{iA} - r_{iB}|/2, \\ \max(r_{iA}, r_{iB}) - \mu & \text{ha } \mu \ll |r_{iA} - r_{iB}|/2 \end{cases}$$

**A két foltban élő populációnak van egy nagyskálás növekedési rátája (fitnessze)!**

(Czibula István & Szilágyi András segítségével)



# Robusztusság és evolúció

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

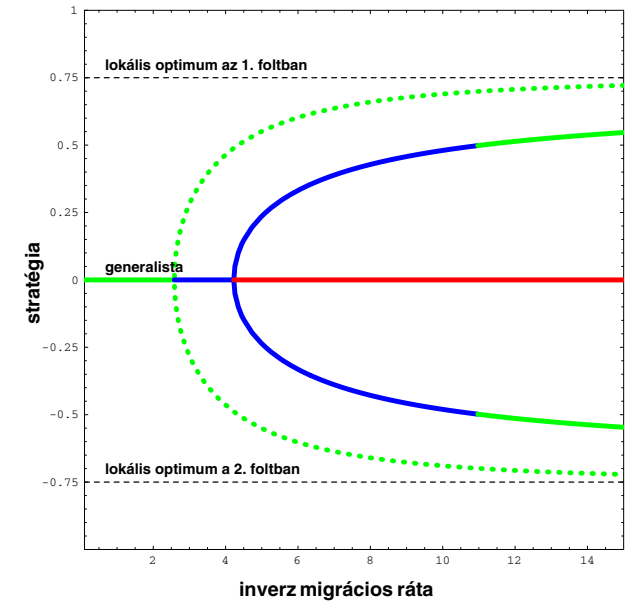
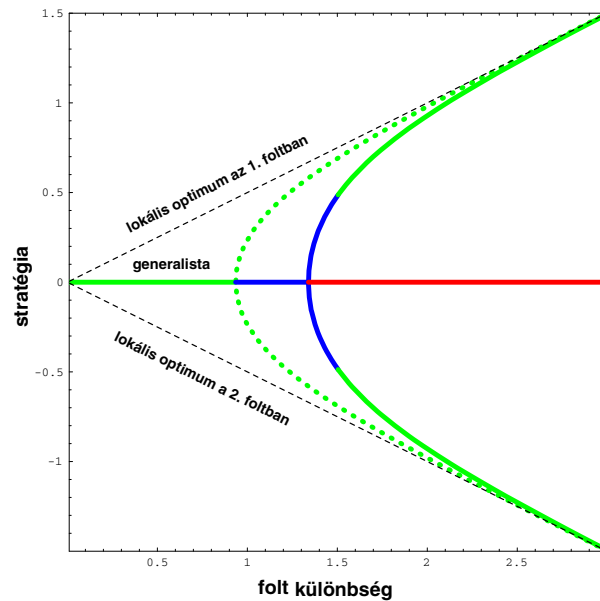
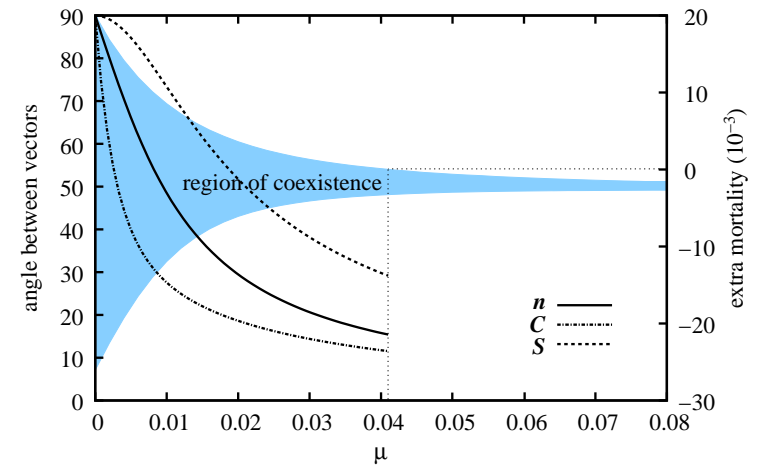
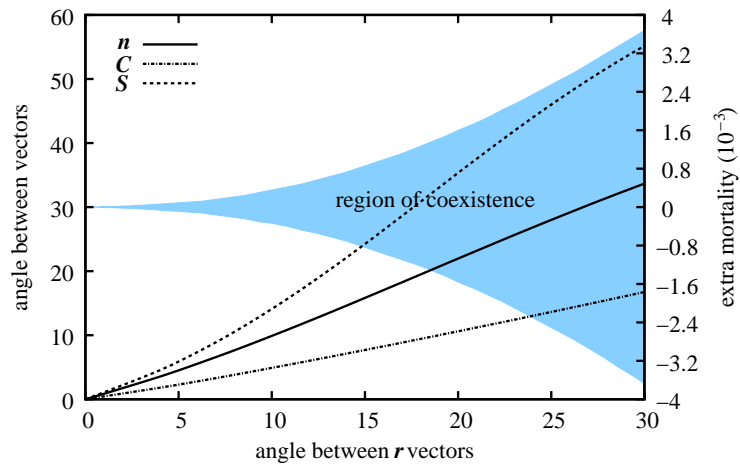
- ❖ Niche tér
- ❖ Minimális térbeliség: 2 folt

❖ Robusztusság és  
evolúció

❖ II. konklúzió

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó





## II. konklúzió: térbeli szétválás

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

- ❖ Niche tér
- ❖ Minimális térbeliség: 2 folt
- ❖ Robusztusság és evolúció

❖ II. konklúzió

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- A funkcionális (például táplálék szerinti) és a térbeli (azaz habitat szerinti) szétválás a versengés-csökkenés alternatív lehetőségei.
- Az utóbbi történhet akár a habitatok közötti átjárás lecsökkenése, akár pedig a habitatok közötti különbség növekedése következtében.



## II. konklúzió: térbeli szétválás

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

- ❖ Niche tér
- ❖ Minimális térbeliség: 2 folt
- ❖ Robusztusság és evolúció

❖ II. konklúzió

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- A funkcionális (például táplálék szerinti) és a térbeli (azaz habitat szerinti) szétválás a versengés-csökkenés alternatív lehetőségei.
- Az utóbbi történhet akár a habitatok közötti átjárás lecsökkenése, akár pedig a habitatok közötti különbség növekedése következtében.



Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

- ❖ A szaporodási izoláció adaptív eredete
- ❖ Szimulációs eredmény
- ❖ III. konklúzió

Zárszó

---

## III. Szaporodási izoláció?



# A szaporodási izoláció adaptív eredete

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

❖ A szaporodási  
izoláció adaptív  
eredete

❖ Szimulációs  
eredmény

❖ III. konklúzió

Zárszó

---

Idea: az elágazási pontnál fellépő diszruptív szelekció a hibridizáció ellen hat és szaporodási izolációra szelektál.

Implementáció: Dieckmann & Doebeli, Nature, 1999

Jelen szimuláció:

- Lotka-Volterra ökológia
- diploid genetika
- ökológiai karakter:  $2 \times 32$  két allélos lokusz
- párosodási karakter:  $2 \times 16$  két allélos lokusz
- véletlen rekombináció
- asszortatív párosodás az ökológiai karakter szerint

(Ulf Dieckmann segítségével)



# Szimulációs eredmény

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

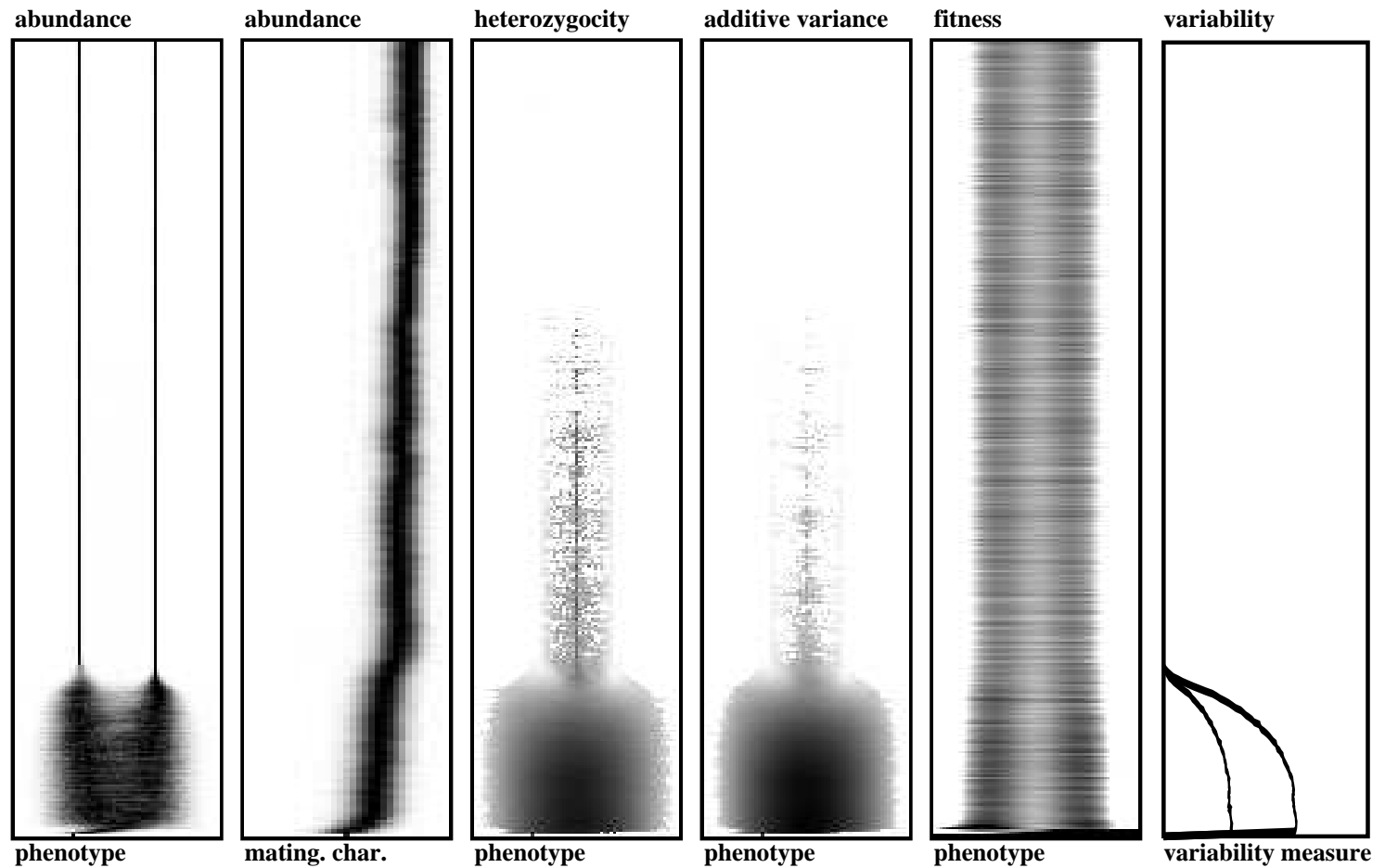
❖ A szaporodási  
izoláció adaptív  
eredete

❖ Szimulációs  
eredmény

❖ III. konklúzió

Zárszó

s01/D06/





Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

❖ A szaporodási  
izoláció adaptív  
eredete

❖ Szimulációs  
eredmény

❖ III. konklúzió

Zárszó

---

## III. konklúzió: szaporodási izoláció eredete

A darwini speciáció folyamatában természetesen létrejön a szaporodási izoláció:

- Ez lehet az ökológiai szétválás közvetlen következménye is, legalább részlegesen.
- De ha nem, akkor is, a fitness-minimum generikusan erre szelektál!





# Zárszó

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó

- A darwini speciáció a fajkeletkezés leggazdaságosabb elmélete.
- I. Az ökológiából származtatott adaptív tájkép természetes módon dinamikus, értelmezhető rajta a lecsökkenő versengés gondolata.
- II. A habitat-szerinti és a funkcionális szétválás a versengés-csökkentés két alternatív módja. A versengés-csökkenésen alapuló fajkeletkezés nem feltétlenül szimpatrikus.
- III. Az ökológiai divergencia során fellépő diszruptív szelekció természetes módon szelektál szaporodási izolációra.



# Zárszó

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó

- A darwini speciáció a fajkeletkezés leggazdaságosabb elmélete.
- I. Az ökológiából származtatott adaptív tájkép természetes módon dinamikus, értelmezhető rajta a lecsökkenő versengés gondolata.
- II. A habitat-szerinti és a funkcionális szétválás a versengés-csökkentés két alternatív módja. A versengés-csökkenésen alapuló fajkeletkezés nem feltétlenül szimpatrikus.
- III. Az ökológiai divergencia során fellépő diszruptív szelekció természetes módon szelektál szaporodási izolációra.



# Zárszó

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó

- A darwini speciáció a fajkeletkezés leggazdaságosabb elmélete.
- I. Az ökológiából származtatott adaptív tájkép természetes módon dinamikus, értelmezhető rajta a lecsökkenő versengés gondolata.
- II. A habitat-szerinti és a funkcionális szétválás a versengés-csökkentés két alternatív módja. A versengés-csökkenésen alapuló fajkeletkezés nem feltétlenül szimpatrikus.
- III. Az ökológiai divergencia során fellépő diszruptív szelekció természetes módon szelektál szaporodási izolációra.



# Zárszó

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

I. Lecsökkenő  
versengés?

II. Térbeli szétválás?

III. Szaporodási  
izoláció?

Zárszó

- A darwini speciáció a fajkeletkezés leggazdaságosabb elmélete.
- I. Az ökológiából származtatott adaptív tájkép természetes módon dinamikus, értelmezhető rajta a lecsökkenő versengés gondolata.
- II. A habitat-szerinti és a funkcionális szétválás a versengés-csökkentés két alternatív módja. A versengés-csökkenésen alapuló fajkeletkezés nem feltétlenül szimpatrikus.
- III. Az ökológiai divergencia során fellépő diszruptív szelekció természetes módon szelektál szaporodási izolációra.



# Reklám helye

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- Frontiers of Speciation Research (FroSpects)  
ESF Research Networking Programme



# Reklám helye

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- Frontiers of Speciation Research (FroSpects)  
ESF Research Networking Programme
- Regionális speciáció szimpózium  
2009. december 7.  
Debreceni Egyetem Ökológiai épület, 113. terem,



# Reklám helye

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- Frontiers of Speciation Research (FroSpects) ESF Research Networking Programme
- Regionális speciáció szimpózium  
2009. december 7.  
Debreceni Egyetem Ökológiai épület, 113. terem,
- Niche theory and speciation, FroSpects workshop, valahol Magyarországon, 2011. augusztus



# Reklám helye

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- Frontiers of Speciation Research (FroSpects) ESF Research Networking Programme
- Regionális speciáció szimpózium  
2009. december 7.  
Debreceni Egyetem Ökológiai épület, 113. terem,
- Niche theory and speciation, FroSpects workshop, valahol Magyarországon, 2011. augusztus
- Pászor, Botta-Dukát, Czárán, Magyar, Mészéna: Theory based Ecology: a Darwinian approach. Oxford University Press (dolgozunk rajta)





# Reklám helye

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- Frontiers of Speciation Research (FroSpects) ESF Research Networking Programme
- Regionális speciáció szimpózium  
2009. december 7.  
Debreceni Egyetem Ökológiai épület, 113. terem,
- Niche theory and speciation, FroSpects workshop, valahol Magyarországon, 2011. augusztus
- Pászor, Botta-Dukát, Czárán, Magyar, Mészéna: Theory based Ecology: a Darwinian approach. Oxford University Press (dolgozunk rajta)
- Pászor, Botta-Dukát, Czárán, Magyar, Mészéna: Darwini ökológia, Magyar Tudomány, 2009. december



# Köszönet

Az elfeledett Darwin:  
divergencia

---

I. Lecsökkenő  
versengés?

---

II. Térbeli szétválás?

---

III. Szaporodási  
izoláció?

---

Zárszó

---

- Adaptív dinamika: Ulf Dieckmann, Stefan Geritz, Mats Gyllenberg, Kisdi Éva, Hans Metz
- Theory based ecology: Botta-Dukát Zoltán, Czárán Tamás, Magyar Gabriella
- Hallgatóim: Czibula István, Barabás Gyuri, Szabó Péter, Szilágyi András, Völgyes Dávid