

Szubjektív bevezetés

Egy kvantummechanika-előadáson kezdődött. *Marx György* (később kollégája lehettem, úgyhogy mondjunk Gyurkát) a hidrogénhídkötést tanította. Ha már amúgy is itt tartottunk, az órá oly jellemző módon, elmagyarázta gyorsan az élet lényegét is. A DNS két szála közötti hidrogénhidaknak van meghatározó szerepe a DNS-szekvencia hű másolódásában, vagyis az öröklődésben. Ha pedig van másolódás és öröklődés, akkor evolúció is van. Tekintsünk ugyanis egy n önreprodukáló egyedekből álló populációt. A populáció létszáma a

$$\frac{dn}{dt} = rn$$

differenciálegyenletnek megfelelően változik, ahol r a populáció növekedési rátája, azaz a születések és a halálozások rátájának különbsége. (A lényeges mozzanat itt az, hogy rögzített körülmények között mind a születések, mind pedig a halálozások száma arányos az egyedek számával.) Az egyenlet megoldása ismeretes módon

$$n(t) = n(0) e^{rt}.$$

Azaz populációnk exponenciálisan nő. A termodinamika azonban lehetetlenné teszi, hogy a DNS-másolódás mindig hibamentes legyen. Mutációk történnek, miáltal többféle genetikai változat lesz jelen. Két változat létszamarányának időbeli alakulását természetesen az

$$\frac{n_1(t)}{n_2(t)} = \frac{n_1(0)}{n_2(0)} e^{(r_1 - r_2)t}$$

egyenlet írja le, ahol az indexek a két populáció létszámát, illetve növekedési rátáját különböztetik meg.

Ha most a két populáció növekedési rátája nem egyenlő (és ugyan miért lenne egyenlő?), akkor a nagyobb r -ű létszamarányban exponenciálisan túlnövi a másikat. Vagyis, működik a természetes szelekció. Újabb és újabb mutációk révén újabb és újabb „ötletek” próbálódnak ki az egyre hatékonyabban szaporodó élőlény létrehozására. Ha ez évmilliárdokon át zajlik, akkor egyre bonyolultabb és bonyolultabb variációk valósulnak meg és terjednek is el. S a történet végén ott van a *Homo sapiens*, amelynek az a trükkje, hogy kíváncsi: meg akarja érteni a világot. Felfedezi a kvantumfizikát, a hidrogénhidat, felfedezi önmagát.

Ezen a ponton Gyurka egy kicsit zavarba jött: most azt kellene mondania, hogy az ember a maga eszével az eddigi legfejlettebb élőlény, amely az eddigi legnagyobb növekedési rátát produkálta és ily módon győztese a versenynek. De hát ez így nyilván nem igaz. Elkente valamivel. Leesett egy tantusz. Van itt egy alapvető és mély probléma, amit Gyurka nem ért,

és ami nem úgy néz ki, mintha bárki más meg világosan értené. Miként egyeztethető össze a természetes kiválasztódás (szelekció) elmélete, vagyis hogy a magasabb rátermettségű (fitneszű) élőlény kiszorítja az alacsonyabb rátermettségűt, azzal a ténnyel, hogy fajok milliói élnek együtt sok-sok millió éve?

Persze könnyű valami szemléletesen rendben lévő mondani arról, hogy a szapora egerek miért nem szorítják ki a kevésbé szapora elefántot. De ezzel csak oda jutunk, hogy van egy világos matematikai elméletünk, amit elővehetünk akkor, ha meg akarjuk érteni a természetes szelekciót, de amit azután valamilyen szöveggel félre kell tennünk, amikor az élővilág sokféleségével találkozunk. A legegyszerűbb lenne például azt mondani, hogy a fentiek külön-külön alkalmazandók az egerek és az elefántok populációján belül. De ez így nem lesz jó. Gyurka azt akarta megmagyarázni, hogyan jutottunk el a baktériumléttől a kvantummechanika megalkotásáig. Ehhez viszont mégis csak a fajhatáron átvívelő szelekciós elméletre lenne szükségünk.

Ez egy 30 éves történet. Hosszú átmenet után az elmúlt egy-másfél évtizedben már (tanítványokkal és sok-sok kollégával itthon és külföldön) nem nagyon foglalkozom mással, mint ezzel az egyetlen dologgal, a versengés és együttélés viszonyával [1]. Amely, mint azt azóta megtanultam, alapkérdése mind az ökológiának, mind az evolúcióelméletnek. Kitaláltunk képleteket, bonyolultabbakat is, mint a fentiek; cikkeket is írtunk róluk. De az igazi kaland azt kerülni, hogy miként is lehet nem érteni egy ennyire egyszerűnek, szemléletesnek és alapvetőnek látszó ügyet? Valóban senki nem érti? Vagy mindenki érti a józan eszével, és csak azért nincs beleírva a képletekbe, mert erre nem támadt igény? Megy a világ előbbre attól, ha mi meg beleírjuk?

E cikkben egyrészt írnék a probléma történetéről, és helyéről a biológiai gondolkozásban. Másrészt pedig bemutatnék egy alapvető gondolatsort az „adaptív dinamika” köréből.

Darwintól másfél évszázadnyira

2009-ben Darwin-év lesz. A „Mű” [2] megalkotásának 150., szerzője születésének pedig 200. évfordulója. Mint a Műből kiderül, szerzője a maga kvalitatív módján értette már ezt az egészet. *Malthus* nyomán tudta, hogy egy populáció „mértni haladvány szerint” szeret nőni. Ez a megértés sugalmazta a természetes szelekció elméletét. Ha a populációk alapesetben exponenciálisan nőnek, akkor elkerülhetetlen, hogy elég hamar bele ne ütközzenek szaporodásuk valamilyen korlátjába. E korlát nullára csökkenti a túlélő populáció exponenciális növekedési rátáját, azaz beállítja a születések és a halálozások pontos egyensúlyát. (Ezt

nevezzük növekedésszabályozásnak.) Ily módon az élet kemény küzdelem a létért, amelyben a siker a nulla növekedés megvalósítása. S ahol a győztes jutalma a pusztá megmaradás, ott a vesztes sorsa a negatív növekedés, vagyis az exponenciális kihalás.

Darwin csírájában világosan értette azt is, hogy a hasonló változatok között erősebb a verseny, hiszen ők ugyanabba a szaporodási korlátba ütköznek. Ha viszont két faj két teljesen különböző növekedési korlátba ütközik, akkor másért versenyeznek – egymással nincsenek versenyben, egymást nem fogják kiszorítani. Ez a válasz a kérdésünkre. De ha már *Darwin* értette, akkor miért nem értjük ma?

Amikor a 20. század húszas éveiben kialakultak az evolúcióelmélet matematikai alapjai – az úgynevezett neodarwinista szintézis – azok valahogy úgy néztek ki, mint Gyurka fönti levezetése – persze azért sok minden miatt komplikáltabban. Ha a relatív létszámokról beszélünk, akkor el lehet tekinteni a növekedésszabályozástól, és megtehetjük, hogy a növekedési rátákat, vagyis a rátermettségeket állandóaknak tekintjük. Így sokkal egyszerűbb formulákat kell kezelünk. Viszont kikerül a képből a *Darwin* számára oly alapvető növekedési korlát fogalma. Nem mondhatjuk az elméleten belül, hogy a különböző fajok növekedése különböző korlátokba ütközik. Az evolúcióelmélet ily módon leszakadt az ökológiáról, és elsősorban a fajon belüli evolúciós folyamatok leírásával kezdett foglalkozni.

Az ökológiában a 20. században már a kompetitív (versengési) kizárás elvének nevezik a darwini megértést: fajok együttélésének szükséges feltétele a különböző korlátokba ütközés, vagyis az ökológiai különbözővé válás. Az ökológus szakma ezzel kapcsolatban mind a mai napig két táborra oszlik. Az egyik számára az elv magától értetődő matematikai szükségszerűség. A másik tábor számára viszont tapasztalati kérdés: vagy igaz, vagy nem. És sokszor találják úgy, hogy nem. Ez egy nagy vita, amelynek bemutatására itt nincs hely.

E vita mögött ott van egy másik is, a növekedésszabályozásról szóló. A matematikai elméletben gondolkozók számára evidencia, hogy ha az alapegyenlet exponenciális populációnövekedést jósol, akkor egy visszacsatolásnak kell beállítania, hogy a növekedési ráta tartósan nulla legyen. Bonyolultabb helyzeteket bonyolultabb formulák fognak leírni – de az, hogy a születéseknek hosszú távon pont ki kell egyenlíteniük a halálozásokat, nem fog megváltozni. De mind a mai napig vannak, akik szerint nincs elég terepi bizonyíték a növekedésszabályozás létére. Sajnos meg sem próbálhatom részletesen bemutatni, hogyan hatja át ez a látens vita az ökológia egészét.

Az igazi alapvita talán az exponenciális növekedés referenciapont-szerepének elfogadása, vagy nem elfogadása. E referenciapont az erőmentes test tehetetlenségi mozgásának tudománytörténeti megfelelője. Mindkettő szöges ellentétben áll a közvetlen tapasztalással. Világunkban körbenézve sokkal természetesebbnek tűnik a nyugalomban létet tekinteni alap esetnek, és a tárgyak ideiglenes mozgására keresni

specifikus okokat, mint azt mondani, hogy a súrlódás/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. A tehetetlenség törvényének fölismerése valószínűleg egyike az emberi gondolkodás nagy áttöréseinek. Ennek analógiaként, a darwini életmű (szerintem) legfontosabb gondolata az exponenciális növekedés hasonló szerepének fölismerése. Ahelyett, hogy elfogadnánk a populáció természetes állapotaként, hogy viszonylagosan állandó létszámban, békében él a környezetével, kérdezzük meg, miért nincsenek az egyedei még többen, ha egyszer szaporodóképeseek? S ez a gondolat az, amely talán még mindig nem vált általánosan meghatározó alapjává az ökológiai gondolkodásnak.

Mindenesetre tény, hogy miután az ökológia és evolúció tudománya mára majdnem teljesen elkülönült, már sem az egyiknek, sem a másiknak nincs világos és egyértelmű válasza arra, milyen viszonyban is van a versengés az együttéléssel.

A fajkeletkezés problémája

Az új fajok keletkezése az a pont, ahol a „versengünk vagy együttélünk” problémája élessé válik. Hiszen a vélhetőleg szelekció, vagyis versengés révén kialakuló új faj végülis együtt fog élni, vagyis elkerüli a versengést az eredeti fajjal. *Darwin* úgy képzelte el, hogy a versengés fokozatosan válik egyre gyengébbé a két faj között, amikor azok egyre különbözőbbekké válnak. Ez a gondolat azonban nem mondható el a rögzített növekedési rátákon alapuló klasszikus neodarwinista populációgenetika keretei között. Ezen belül ugyanis az új változat csak akkor terjedhet el, ha előnyös, akkor viszont kiszorítja a kevésbé előnyösét.

A fajkeletkezés *Ernst Mayr*tól származó, ma klaszszikusnak számító „allopatrikus” (vagyis a térbeli elkülönülésen alapuló) elmélete a problémát azzal a feltételezéssel kerüli meg, hogy a populáció földrajzi okokból kettéválik. Ezután a két különálló populáció két külön evolúciós úton fejlődhet, külön-külön a neodarwini elmélet hatálya alatt. Nincs együttélési probléma. Előbb-utóbb persze a két, immár különálló faj össze fog találkozni, és fel fog merülni, hogy miért is nem szorítja ki az egyik a másikat. De ez a kérdés akkor már nem a fajkeletkezési, hanem az ökológiai elmélet hatálya alá esik. Nem szép, nem tiszta gondolat ez így, ha ez számít.

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 bizonyítottan tekinthető a térbeli szétválás nélküli (szimpatrikus) fajképződés léte is. Talán a bölcsőszájú halak esete a leglátványosabb példa. Kelet-Afrika számos különböző tavában él együtt igen sok közeli rokon, csak abban az egy tóban



1. ábra. A galapagosi (Darwin-) pintyék. Figyeljük meg a csőrüket! Mindannyian valami mással táplálkoznak.

megtalálható fajuk. Az allopatrikus elmélet fényében a jelenséget szokás volt azzal magyarázni, hogy például a Viktória-tó feltételezett vízszintingadozása időről-időre oda vezetett, hogy a tó több különálló víztestre esett szét, létrehozva az elkülönülést. Ma már tudjuk azonban, hogy a tó mindössze a jégkorszak vége óta létezik, és mindig is egybefüggő volt. Ennél is meggyőzőbb azonban, hogy egy hasonló radiáció zajlott le a kameruni Barombi Mbo tóban, amely a sekély Viktóriával ellentétben egy igen mély krátertő, amelynek részekre darabolódása elképzelhetetlen. A tények hatására terjed az a felfogás, hogy a fajsztérválás igenis létrejöhet

szimpatrikusan is, adaptáció révén. Az elméletnek tehát megmagyaráznia kell a jelenséget, nem pedig lehetőségét kimutatnia.

A fajok együttélése ökológiai kérdés. Ha a fajkeletkezés teljes elméletét kívánjuk megalkotni, akkor meg kell értenünk az ökológia és az evolúció kapcsolatát.

Adaptív dinamika

Az adaptív dinamika az eddigi legsikeresebb része annak az integrált evolúciós-ökológiai világképnek, amelynek fejlesztésében a Biológiai Fizika Tanszéken is részt veszünk. A feladat az, hogy a darwini növekedési korlátokat, azaz a populációszabályozást „elvi éllel” – és nemcsak mint valami utólagos matematikai komplikációt – bevezessük az evolúció elméletébe. Ha a növekedési ráták – vagyis a rátermettségek – függenek attól, hogy melyik populációnk milyen nagyra nőtt – azaz milyen gyakori – akkor „gyakoriságfüggő” szelekcióról beszélünk. A gyakoriságfüggő szelekció hagyományosan nagyon nehéz problémának számít. A jelentős eredmény – amire igen sokan hivatkoznak – annak a felismerése volt, hogy a kis lépésekben folyó, folytonosnak tekinthető evolúció esetében ez a fajta evolúciós dinamika is kézben tartható a fixpontok elemzésével [3, 4]. E sorok írójának személyes büszkesége e dinamikának a populációdinamikai alapokból történő levezetése [5]. E cikk lényegét mesélem el *Az általános gondolatmenet* pontban, tisztán szemléleti alapon.

Az adaptív dinamika egy igen egyszerű képet sugall az evolúcióról: a populációk általában a növekvő rátermettség irányába fejlődnek, de az evolúció néha elágazik. Gyakoriságfüggés nélkül az evolúció banális lenne: nem ágazna el sohasem. De ha van gyakoriságfüggés, akkor viszont azt kell megmagyarázni, miért nem még sokkal bonyolultabb, ami történik? Miért csak néha ágazik el? Miért lehetnek hosszú evolúciós szakaszok, amikor jól működik az a kép, hogy a nagyobb rátermettségű győz? Amikor a gyakoriságfüggésnek semmi szerepe sem látszik lenni? Végül is az egyedek közötti kölcsönhatások tetszőlegesen bonyolultak lehetnek, a rátermettségfüggvény tetszőlegesen bonyolultan függhet a populáció-létszámoktól. Mi tart akkor itt rendet?

Ami rendet tart, és – matematikai szempontból per sze – megakadályozza, hogy a fejlődés menete valami abszolút kuszaság legyen, az az a körülmény, hogy az evolúció dominánsan kis lépésekben történik. Ez a helyzet annyira nyilvánvaló, hogy az „evolúció” szó maga is a fokozatossággal szinonim. S az adaptív evolúciós ugrások képtelensége az alapja az egyik legfontosabb „evolúcióellenes” érvelésnek is. Ugyan miként keletkezhetnének evolúció révén azok a tulajdonságok (például egy gerinces szem bonyolultsága), melyeknek egyetlen lépésben való létrejötte képtelenség, de amelyekhez folytonos adaptív út nem látszik vezetni? Ilyenkor az evolúcióbiológusok hosszú, fáradságos munkával megkeresik azt a bizonyos folytonos utat, amit azért csak meg lehet találni mindig.

Tanpélda: a Darwin-pintyek

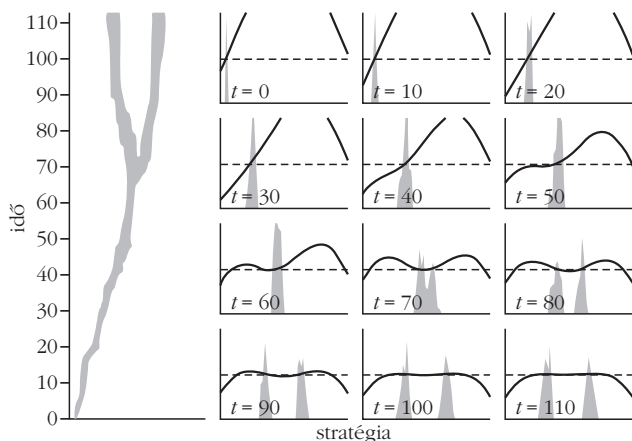
Példaként használjuk a Galapagos-szigeteken élő pintyek esetét (1. ábra)! Darwin-pintyeknek is nevezik őket, mert Darwin többek között az ő vizsgálatuk nyomán győződött meg arról, hogy a fajok egymásból leszármazással keletkeznek. E pintyfajok egymáshoz rendkívüli mértékben hasonlítanak, és világosan elkülönülnek a világ más tájain élő pintyektől. A hozzájuk még leghasonlóbb pintyfaj Dél-Amerikában él. Az evolúciós történet világosan kirajzolódik. Dél-Amerikából kerültek át az első példányok Galapagosra, ahol utána belőlük alakult ki az összes, ma megtalálható galapagosi pintyfaj. Evolúció nélkül a jelenséget nem lehetne értelmesen megmagyarázni.

Az 1. ábrán világosan látszik, hogy az egyes pintyfajok közti egyik legfontosabb különbség a csőrük alakjában és méretében van. Láthatóan mindegyikük másfajta táplálékra specializálódott. Van amelyik rovarokkal táplálkozik, van amelyik magokkal. Van amelyik a földön, van amelyik a fák ágain keres táplálékot. S végül, de nem utolsó sorban, van amelyik kisebb, s van amelyik nagyobb magvakat fogyaszt. Értelemszerűen, a kisebb táplálékhoz kisebb, a nagyobbhoz pedig nagyobb csőr az optimális.

A pintypopulációk növekedését a rendelkezésre álló tápanyag mennyisége korlátozza. Így a táplálékban való elkülönülés megvalósítja azt, hogy fajaink különböző növekedési korlátokba ütközzenek, egymással ne legyenek versenyben. De vajon hogyan juthatunk el ebbe az állapotba – amikor a fajok már az együttéléshez elegendő mértékben különböznek – folytonos evolúcióval egyetlen közös őstől?

A 2. ábrán látható számítógépes szimuláció az egyszerűség kedvéért egyetlen paraméter, mondjuk a csőrméret mentén történő szétválást hivatott leírni. Úgy képzeljük el, hogy a különböző csőrméretű magvak fogyasztására optimálisak. Föltételezzük, hogy a közepes méretű magból keletkezik a legtöbb. Ekkor a közepes csőrméret tűnik optimálisnak, és a szimuláció során a populáció el is

2. ábra. Adaptív dinamikai elágazás. A számítógépes modellezés azt feltételezi, hogy a közepes stratégia (csőrméret) az optimális, de rátermettségelönnyel jár a többiekétől való különbözés, vagyis az eltérő táplálék fogyasztása is. A modell pontos leírását lásd [1]-ben.



fejlődik ebbe az állapotba. Csakhogy akkor az egész populáció a közepes méretű magokkal fog táplálkozni, s így pont azokból lesz hiány. Kialakul az a helyzet, amelyben a közepes csőrméret már nem optimális, épp ellenkezőleg. S ezen a ponton az evolúció kettéágazik kisebb és nagyobb csőrrel rendelkező fajokra.

Töredelmesen bevalljuk, hogy a szimuláció során egy súlyos egyszerűsítéssel éltünk. Nem vettük figyelembe, hogy a madarak szexuálisan szaporodó élőlények. Így azután nem kellett a csőrméret hibridekkel foglalkoznunk – erre a kérdésre a *Zárszó*-ban visszatérünk.

Az általános gondolatmenet

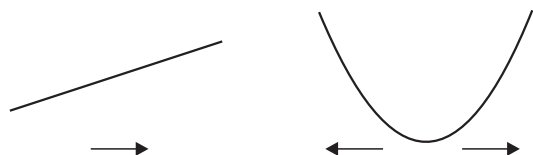
Az adaptív dinamikai elmélet fő konklúziója az, hogy a fenti példa és szimuláció reprezentatív. Az általános esetben is a rátermettség-maximalizálás irányába történő szelekciós folyamatok váltakozhatnak evolúciós elágazásokkal. Ezt demonstrálandó a folytonos, azaz kis lépésekben történő evolúcióról fogunk beszélni általánosságban. Azaz egy folytonos jelleg evolúcióját vizsgáljuk, amit az adaptív dinamika területén elterjedt szóhasználat „stratégiának” fogunk nevezni. (A szóhasználat az evolúciós játékelmélethez ered.) Kiindulópontunk a következő állítás:

Folytonossági elv

Hasonló stratégiákat alkalmazók relatív létszáma csak kismértékben befolyásolhatja a rátermettségfüggvény alakját.

Az elv kikerülhetetlen, érvényessége evidens. Lehetséges lenne, hogy a rátermettségfüggvény alakja lényegesen függjön két olyan populáció létszámának arányától, amelyek között semmi más különbség nincs, mint az, hogy az optimális tápanyagmérték 1 μm -rel különbözik? Észre sem vennénk, hogy a két populáció egyáltalán különbözik! Fogadjuk el tehát az elvet kiindulópontul és vizsgáljuk a következményeit!

Első következmény. Tegyük fel, hogy a rátermettséggörbe meredeksége nullától különböző. Tegyük fel, hogy a populáció jelenleg domináns (rezidens) stratégiájával 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 rezidensét. 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 növekedését. Ha azonban a stratégiakülönbség kicsi, akkor a *folytonossági elv* implicálja, hogy a rátermettség deriváltja nem vált előjelet a mutáns növekedése következtében. Ez viszont azt jelenti, hogy a mutáns stratégiának a rezidenssel szembeni kezdeti előnye végig megmarad. Sok egymás utáni mutációs lépésben a populáció a növekvő rátermettség irányába fejlődik (3. ábra, bal oldal).



3. ábra. A nem-nulla meredekségű rátermettség-jejtő egyirányú evolúciót indukál (balra), a rátermettség-minimum pedig divergens evolúciót okoz (jobbra).

Első meglepetés. A gyakoriságfüggő szelekció intuitív szempontból legmeglepőbb tulajdonsága az, hogy miközben a populáció folyamatosan a növekvő rátermettség irányába fejlődik, elképzelhető, hogy a rátermettség egy helyi minimumába, és nem maximumába érkezik meg. Véleményem szerint e lehetőség felismerése – amely megelőzte az adaptív dinamika kialakulását – volt a gyakoriságfüggő evolúció megértésének legfontosabb fejleménye.

Az evolúció egy elemi, egyszerű tényéről beszélünk. Miként lehetséges, hogy ilyen későn (az 1980-as években), és akkor is igen lassan, sok lépésben jött rá a szakma? Nyilván azért történt így, mert igencsak ellentétes a rátermettségfüggvényről alkotott szemléletes képünkkel. Az ökológia segítségünkre jön a megértésében. A többi-ektől való *különbözés* lehet annyira előnyös, hogy meghatározóan hátrányossá teszi a többség által követett stratégiát akkor is, ha az egyébként optimális lenne a populáció távollétében. Mindig fölfelé lépünk, de a hegy mindig deformálódik alattunk, s egyszer csak aláánk görbül az a minimum, amitől elfelé haladtunk.

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

Második következmény. „Szingulárisnak” nevezzük a stratégiátér azon pontjait, ahol a rátermettség deriváltja nulla. Ezek a helyeken az *első következmény*hez vezető gondolatmenet érvényességét veszti, hiszen a rátermettségfüggvény egy tetszőlegesen kis megváltozása elegendő ahhoz, hogy a rátermettség-jejtőt 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 rátermettség függvény *görcsületére*, amelyről feltételezzük, hogy nem nulla. Következésképpen, *két populáció egymás irányába fejlődik egy rátermettség-maximum közelében, de egymástól távolodik egy rátermettség-minimum közelében*. Természetesen ez az állítás is magától értetődően hangzik – és az is a gyakoriságfüggetlen eset-

ben. Az *első meglepetés* után azonban már nem venénk 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 rátermettségfüggvény egy minimumába, akkor ott kettéválik, és a két ág egymástól távolodva fejlődik tovább (3. ábra, jobb oldal). Ezek után a két ág külön-külön fejlődését már újra az *első következmény* kormányozza. Ez a másik nagy eredmény. 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, s elméletének kidolgozása.

S e ponton elérkeztünk a komplikációk végéhez. Ez az adaptív dinamika szépsége. Tudjuk, hogy a szinguláris pontok kontrollálják az evolúciós történetet, s tudjuk azt is, hogy e pontoknál melyek a lehetőségek.

Zárszó

Az, hogy az adaptív dinamikai elmélet evolúciós elágazása megfeleltethető-e a szexuálisan szaporodó élőlények evolúciós elágazásának, nagy vita tárgya. Különösen azért, mert az elágazás alapmodelljéből egyszerűen kihagytuk az ivaros szaporodás bonyodalmaikat, hogy az ökológiai szétválásra összpontosíthassunk. A genetikai felfogás szerint azonban a fajsztválásnak éppen az a definiáló kritériuma, hogy a fajok közötti kereszteződés megszűnik. Ma már számos olyan modell is van, amely egyszerre tárgyalja az ökológiai és a genetikai elkülönülést [6]. Sokunk hite szerint kialakulóban van az ökológia és az evolúció integrált matematikai elmélete, amely szemléletes tartalmában megegyezik Darwin másfél évszázados gondolataival, s amelyben a fajsztválás ugyanolyan magától értetődően természetes evolúciós folyamat, mint az evolúciós optimumok keresése.

Köszönetnyilvánítás: Marx György mellett *Jubász-Nagy Pálnak* és *Pásztor Erzsébetnek* köszönöm az indíttatást. Az adaptív dinamikában *Kisdi Éva*, *Hans Metz*, *Stefan Geritz* és *Mats Gyllenberg* voltak a legfontosabb társaim.

Irodalom

1. Meszéna G.: *Együttélés és versengés: ökológia és evolúció*. MTA doktori értekezés, 2006. <http://evol.elte.hu/~geza/Doktori/DoktoriSzines.pdf>
2. Darwin C.: *A fajok eredete természetes kiválasztás útján*. ford: Kampis Gy., második, javított kiadás, Typotex Elektronikus Kiadó Kft., Budapest, 2001. (eredeti megjelenés: 1859)
3. Geritz S. A. H., Metz J. A. J., Kisdi É., Meszéna G.: The dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Physical Review Letters* 78 (1997) 2024–2027.
4. Geritz S. A. H., Kisdi É., Meszéna G., Metz J. A. J.: Evolutionary singular strategies and the adaptive growth and branching of evolutionary trees. *Evolutionary Ecology* 12 (1998) 35–57.
5. Meszéna G., Gyllenberg M., Jacobs F. J., Metz J. A. J.: Link between population dynamics and dynamics of Darwinian evolution. *Physical Review Letters* 95 (2005) 078105.
6. Pennings P. S., Kopp M., Meszéna G., Dieckmann U., Hermisson J.: An analytically tractable model for competitive speciation. *American Naturalist* 171(1) (2008) E44–71.