

Beszámoló

Pályázat címe: A biológiai diverzitást generáló és fenntartó mechanizmusok elmélete

Azonosító: OTKA K81628

Futamidő: 2010-02-01 – 2015-07-31

Témavezető: Mészéna Géza

Társ-kutató: Pásztor Erzsébet

1 BEVEZETÉS

A pályázat keretében – korábbi pályázati munkánk folytatásaként – a biológiai adaptáció és a diverzitás alapviszonyának elméleti vizsgálatát ígértük. Az a helyzet, hogy egy ennyire alapvető kérdés mind a mai napig principálisan nyitott tud lenni, összefügg azzal, hogy az ökológia világában eleve vitatott az elmélet státusza: a mára komoly diszciplínává vált elméleti ökológia elsősorban részfolyamatok modellezését, és nem az alapkérdések analízisét jelenti.¹ Erős kontrasztként az evolúcióbiológiában az elmélet centrális jelentőségét Darwin óta soha senki sem vitatja. Az evolúció azonban ökológiai keretben zajlik, a változatok sikeressége ökológiai kölcsönhatások során dől el – így az ökológiai alapelmélet hiánya óhatatlanul visszafogja az evolúciós gondolat fejlődését is. Különösen vonatkozik ez a fajkeletkezés, azaz a biológiai diverzifikálódás elméletére.

A beszámolási időszakban végzett munka két síkon zajlott. Egyrészt folyóirat-publikációk keretében folytattuk a pályázatban megígért elméleti építkezést a biológiai diverzitás tárgyában, és hozzászóltunk irodalomban vitatott kérdésekhez. Másrészt – egy öttagú szerzői kollektívában Pásztor Erzsébet vezető szerzőségével – megírtuk az adaptáció/diverzitás-problémánál lényegesen tágabb kitekintésű „Theory-Based Ecology” című könyvet, amely várhatóan 2016 áprilisában jelenik meg az Oxford University Press kiadásában. Bár a pályázatban a könyvet készre ígérni nem mertük, a kétszer meghosszabbított futamidő alatt elkészült, 2015 nyarán végleges formában beküldtük.

Mindkét műfajban ugyanazt a kulturális szakadékot igyekszünk áthidalni – az ellenkező irányból. S Egyrészt, semmi ok azt gondolni, hogy az ökológia-evolúció elméleti reprezentációja kevesebb matematikai szofisztikáltságot igényel, mint amit a fizikai tudományokban megszokhattunk. Az elmélettel szembeni szkepticizmus jórészt az egyszerű modellekben való csalódásból táplálkozik. Másrészt viszont éppen ez a szkepticizmus egy komolyabb elméleti építkezés legfőbb akadály.

A beszámolóban először a folyóiratokban publikált eredményeinket ismertetjük, s utána térünk ki a könyv bemutatására. Mindkét esetben az összképhez való viszonyra koncentrálnak a publikációkban megtalálható technikai részletek helyett.

¹ Lásd pl. az Ecological Society of America 2014-es éves konferenciáján rendezett Theory Vs. Empiricism in the Advancement of Science (<http://eco.confex.com/eco/2014/webprogram/Session9790.html>) című „Ignite” szekciót.

2 ÖKOLÓGIAI NICHE: KOMPETITÍV KIZÁRÁS ÉS EGYÜTTÉLÉS

2.1 HÁTTÉR

Az ökológiai történetét végigkíséri az a gondolat, hogy az egyes fajok különböző „niche”-ekben (ökológiai fülkékben) élnek, s ezáltal kerülnek el az egymással való versengést (Gause, 1934). Az ökológiai diverzitás-probléma egyik legfontosabb firtatott kérdése az, hogy mennyire kell az együttélő fajoknak különbözniük ahhoz, hogy a kompetitív kizárást elkerüljék? A MacArthur & Levins (1967) intuitív gondolata szerint minden fajnak van egy „niche szélesség”-e, és fajok akkor élhetnek együtt, ha niche-szélességüknél jobban különböznek (korlátozott hasonlóság). A várakozás elméleti megalapozására a '60-70-as években számos kísérlet történt – végső soron sikertelenül (Abrams, 1983; Rosenzweig, 1995, p. 127). E kudarcnak is fontos része volt elméleti gondolkodás perifériára szorulásában, annak a meggyőződésnek az elterjedésében, hogy az ökológiai folyamatok túl bonyolultak az egységes elméleti leíráshoz.

Korábbi tanulmányunkban (Mészéna et al., 2006) rámutattunk a probléma gyökerére: a különbözőség csökkenésével az együttélés nem lehetetlenné, csak valószínűtlenné válik. Ilyekor ugyanis az együttélést lehetővé tévő paramétertartomány beszűkül, amely beszűkülést matematikailag karakterizáltunk. Megmutattuk továbbá, hogy a populációknak egymástól a növekedésüket korlátozó, szabályozó visszacsatolás módjában kell különbözniük ahhoz, hogy robusztusan együttélhessenek. Azaz, a visszacsatolásokat paraméterező „szabályozó változók”-hoz (pl. a tápanyag mennyisége) való viszonyukban, a rájuk való hatásukban (impakt) és a tőlük való függésükben (szenzitivitás) kell különbözniük.

Továbblépésként, a jelen pályázat keretében foglalkoztunk két, az ökológiai gondolkodás alapjait érintő és széles körben vitatott kérdéskörrel, valamint az általános gondolati keret fejlesztésével.

2.2 FOLYTONOS EGYÜTTÉLÉS?

A korlátozott hasonlóság eredeti gondolata már annak eredeti elméleti keretében, a Lotka-Volterra versengési modellben sem alapozható meg pontosan, olyannyira, hogy a változatoknak akár egy kontinuum is együttélhet (folytonos együttélés, Roughgarden, 1979, p. 534-536). Egy korábbi tanulmányunkban azonban funkcionálanalitikai eszközökkel megmutattuk, hogy a folytonos együttélést lehetővé tévő modellek strukturálisan instabilak: mindig létezik egy tetszőlegesen kicsit modell-perturbáció, amely az együttélést lerombolja (Gyllenberg & Mészéna, 2005). Megmutattuk, hogy a kivételes viselkedéstől való már viszonylag kicsi – mondjuk 10%-os – eltérés is elég ahhoz, hogy az eredeti várakozásnak megfelelően nagyjából niche-szélességnyit kell különbözni (Szabó & Mészéna, 2006; Barabás & Mészéna, 2009). E közben az irodalomban (részben a fizikai irodalomban) több tanulmány jelent meg, amely a folytonos együttélés dinamikus stabilitását tanulmányozta (Leimar et al. 2008; Hernandez-Garcia et al., 2009). A szerzők gyakran nem realizálják, hogy egy olyan fixpont stabilitását vizsgálják, amelynek léte strukturálisan instabil.

A folytonos együttélés problematikájának lezárása igényével írtuk meg a pályázat [P3] publikációját szintetizálva a kétféle stabilitással kapcsolatos eredményeket. Pontosítottuk a Gyllenberg & Mészéna cikk állítását is. Eredetileg csak azt bizonyítottuk, hogy perturbációnk lerombolja változatok egy *rögzített* összességének folytonos együttélését – ami megengedte volna, hogy a változatok egy másik, perturbált, folytonos halmaza pedig a perturbált modellben éljen együtt. Az új eredmény szerint a folytonos együttélést lehetővé tévő modellt lehet úgy (tetszőlegesen kicsi perturbációval), perturbálni, hogy már ne legyen lehetséges semmilyen folytonos együttélés. Ezen a problémán

korábban évekig gondolkoztunk eredménytelenül, így az eredmény matematikai élesítését jelentősnek érezzük. Ami ennél fontosabb, hogy az intuitív üzenet vált így lényegesen tisztábbá.

[P4] jelű publikációnkban pedig egy friss vitához szólunk hozzá. A közelmúltban nagy feltűnést keltett az Scheffer & van Nes (2006) azzal az állításával, hogy nem csak az elegendően különböző, hanem az elegendően hasonló fajok is együttélhetnek. Ez természetesen tökéletesen összeegyeztethetetlen volt a niche-elméleti gondolkozással, amely azonban addigra teljesen hitelét veszítette. Vergnon et al. (2012) pedig azt állította, hogy ezen az alapon meg tudják magyarázni a fajok létszámeloszlásának gyakran bimodális jellegét is. Ez utóbbi közleményre írt válaszukban kifejtettük, hogy a szóban forgó modellek strukturálisan instabilak és rejtett (expliciten nem modellezett) niche-szegregáción alapuló együttélést állítanak be niche-szegregáció nélkül létezőknek. Megmutattuk továbbá, hogy bimodális fajeloszlást bármilyen más modellkeretben is könnyűszerrel produkálhatunk a modell részleteinek megfelelő megválasztásával.

Metodológiai szempontból ezek az eredmények arra mutatnak rá, hogy az ökológiai alapkérdéseinek minimál-modelleken történő vizsgálata félrevezető lehet. Robusztus tudásra csak a matematikailag mélyen megalapozott elméletépítés vezethet.

2.3 KÖRNYEZETI FLUKTUÁCIÓ ÁLTAL FENNTARTOTT EGYÜTTÉLÉS?

A kompetitív kizárási (Gause) elv ellen felhozott másik legfontosabb érv a környezet nem-állandó, fluktuáló volta. E vita számos ágára-bogára itt nem térhetünk ki, de az alapmotívum ismét az, hogy az ökológiai valóság bonyolultabb, mint az elméleti modellek – jelesül abban, hogy a valóságban nem érvényes a kompetitív kizárási modellekben szokásos egyensúlyi feltevés (pl. Houston, 1994). Ezzel szemben Peter Chesson (2000) képviseli kitartóan azt az álláspontot, hogy a fluktuáció nem általánosságban érvényteleníti a kompetitív kizárási elvét, hanem specifikus mechanizmusokon keresztül képes együttélést fenntartani (Chesson & Huntly, 1997). Saját koncepciónk keretében – az utóbbi állásponthez is kapcsolódva – azt állítjuk, hogy a környezeti fluktuációk által fenntartott együttélés lényege szerint ugyanolyan niche-szegregáció, mint az egyensúlyiak. Azaz, erre a típusú együttélésre teljes mértékben érvényesek lesznek az általános eredményeink, mint a robusztusság csökkenése a niche-átfedés növekedésével és a folytonos együttélés strukturálisan instabil volta.

A környezeti fluktuáció által fenntartott együttélés minimál-modelljét tárgyalja a [P1] jelű publikációnk. E matematikai gondolat kísérletben az egyik populáció növekedése lineárisan, a másiké pedig kvadratikusan függ a populációk együttes létszámától. A hosszú időskálán így két szabályozó változó – két különböző átlagolás – korlátozza a két populáció növekedését. Ez a helyzet matematikailag ekvivalens azzal, mintha két különböző táplálékforráson élnének, ami lehetővé teszi niche-szegregációjukat, és – elegendően nagy szegregáció esetén – együttélésüket.

[P2] publikációnkban pedig általánosságban megvizsgáltuk az időbeli niche-szegregáció lehetőségét ciklikusan (pl. évszakosan) változó környezet esetében. Az alapgondolat az, hogy pl. egy tápanyagforrás biológiai jellemzői közé fel kell venni, hogy melyik évszakban hozzáférhető. Általánosan fogalmazva, egy szabályozó változó indexváltozói között szerepeltetni kell a cikluson belüli időpontot is, ami lehetővé teszi az időbeli niche-szegregációt.

Cikkeinkben bemutatjuk elképzeléseinknek a Chesson-i mechanizmusokkal való pontos matematikai kapcsolatát. Az általunk javasolt leírás egyrészt matematikailag mélyebben megalapozott, másrészt integrálja a fluktuáció-fenntartotta együttélést a niche-szegregáció általános biológiai koncepciójába.

2.4 AZ ÁLTALÁNOS ELMÉLET FEJLESZTÉSE

A szakma aktuális vitáihoz való viszonyulás mellett folytattuk a munkánk alapjául szolgáló elméleti építkezést.

A strukturált populációk általános elmélete a legjobb, már széles körben elfogadott példa arra, hogy az ökológiában is lehetséges olyan elmélet, amely képes fogalmilag lefedni az adott szempontból lehetséges komplikációk összességét. Strukturálnak nevezünk egy olyan populációt, amely heterogén egy nem örökletes tulajdonságra, mint kor, testsúly, egészségi állapot, stb. Ilyenkor a populáció állapotát egy vektor, állapotváltozását egy mátrix (általánosabban: egy lineáris operátor) írja le. A mátrix sajátértékei és sajátvektorai (illetve az operátor spektrálfelbontása) jellemzik a populáció viselkedését. Az összkép szempontjából fontos volt összekötni az általunk fejlesztett elméletet a strukturált populációk elméletével.

E feladatot két lépésben végeztük el. Korábbi tanulmányunkban strukturált populációk együttélésére is megmutattuk, hogy a niche-szegregáció lecsökkenésével elvész az együttélés robusztussága. Ehhez elég volt a perturbációk egy speciális típusát figyelembe venni (Szilágyi & Meszéna, 2009). A jelen pályázat [P5] publikációjában ezt az elemzést kiterjesztettük tetszőleges perturbációval szembeni robusztusság vizsgálatára. Ezzel elemzésünk – elvben – általánosan adja meg egy tetszőleges társulás fixpontjának kis paraméterváltozásra adott válaszát. Egyúttal egy konkrét ökológiai példán is megvizsgáltuk a „ontological niche shift” jelenségét.

A [P6] publikációnk – amely a legmagasabb impakt faktorú ökológiai folyóiratban, az Ecology Letters-ben jelent meg – pedig egy összefoglaló munka a fajtársulások külső perturbációkra való érzékenységéről. Bevezető részében ismertetjük elméletünk általános szerkezetét egyrészt egy egyszerű példán, másrészt a különböző komplikációkra, mint populáció struktúra, tér- és időbeli heterogenitás. Ezek után három irodalomból ismert modellt diszkutálunk a paraméter-érzékenység szempontjából:

- Oszcilláló környezet által fenntartott együttélés.
- Térben heterogén környezetben tolerancia-termékenység trade-off által lehetővé tett együttélés.
- Facilitáció által fenntartott együttélés. Ezek a modellek más-más irányban bonyolultak az ökológiai alapmodellekhez képest.

A szakma közfelfogása nem nagyon képzei el, hogy ennyire különböző ökológiai szituációk egységes elmélet alá lennének vonhatóak. Alapvető célunk éppen annak demonstrálása volt, hogy az általunk kifejlesztett matematikai formalizmus praktikusán alkalmazható ilyen diverz keretek közt is.

Példaként a harmadik modell kapcsán világítjuk meg, milyen típusú megértésre számíthatunk. A modell azt tételezi fel, hogy minden egyes faj belépése újabb faj számára teremt életlehetőséget egy „facilitáló” kölcsönhatáson keresztül. A szokásos értelmezés szerint ezen a módon korlátlan számú faj élhetne együtt. Kimutattuk azonban, hogy az együttélést lehetővé tévő paramétertartomány exponenciálisan beszűkül a fajok számának növekedésével. Így – a hétköznapi ökológus-tapasztalattal megegyezésben – nem számíthatunk néhánynál több faj ilyen együttélésére. S lényeges, hogy nem csak egy konkrét modell egy fokkal alaposabb elemzéséről beszélünk, hanem egy általános elmélet konzekvenciáját konkretizáltuk a specifikus modellelre.

Megírás alatt áll egy összefoglaló tanulmányunk az ökológiai niche fogalmáról [P10]. A fogalom a 20. század eleje óta széles körben használatos az ökológiában, sokszor abban az értelemben, hogy a különböző niche-ekhez való alkalmazkodás vezet a különböző fajok közötti versengés elkerülésére. De a fogalom pontos definíciója mindmáig várat magára, hisz terheli az együttélés-elmélet összes –

fentebb említett, és itt nem tárgyalt – bizonytalansága. Azt gondoljuk azonban, hogy a pontos elmélet birtokában ez ügyben is pontos javaslatot tehetünk.

Amennyiben az együttéléshez a szabályozó változóhoz való viszonyban kell a fajoknak különbözniük, a szabályozó változók index-halmazát (azaz nem a szabályozó változók által kifizített teret!) kell annak niche-térnek tekinteni, amelyet a fajok egymás között felosztanak különálló (legfeljebb részlegesen átfedő) niche-ekre. Ez a tér (az indexváltozók tere) lehet folytonos, de nem kell szükségképpen annak lennie. (Matematikailag egy topologikus térről beszélünk, a topológia diszkrét is lehet.) A niche-téren belül egy faj niche-ét kvalitatíven megadhatjuk a szabályozó változók azon részhalmazával, amelyek az adott fajt szabályozzák. A niche kvantitatív jellemzését viszont az adott faj impakt és szenzitivitás vektorai adják. (A klasszikus elméletben e helyett áll a forráshasznosítás fenomenologikus fogalma.)

Ezekkel a fogalomalkotásokkal pontos és bizonyított matematikai állítássá formálhatjuk Gause (és azóta sokan mások) bizonytalan sejtését. A niche-ek átfedését egyrészt az impaktok, másrészt a szenzitivitások átfedésével mérhetjük. Ha a – bármelyik értelemben vett – átfedés nagy lesz, akkor az együttélés robusztussága lecsökken.

3 ELÁGAZÓ EVOLÚCIÓ ÉS FAJKÉPZŐDÉS

3.1 HÁTTÉR

A biológiai sokféleség problémájának evolúciós megjelenése a fajképződés problémája – amely mind a mai napig komoly viták tárgya (Mallet, 2008). Darwin – eredeti gondolata szerint a különböző életlehetőségekhez történő alkalmazkodás különféle irányokba viheti egy populáció alkalmazkodását, s a fajon belüli változatok széttartó evolúciója idővel elvezet különálló fajok létrejöttéhez. A populációgenetika kialakulásával kialakult „biológiai” fajfogalom (tehát az a gondolat, hogy a fajokat a többi fajtól való reprodukív elkülönülés definálja), azonban egy nagyon másfajta képhez vezetett: az „allopatrikus” elmélet szerint először is egy külső ok kell, hogy a populációt földrajzilag kettéosza, s csak ezután van mód az izoláció biológiai mechanizmusainak kialakulására. Az utóbbi évtizedekben hatalmas empirikus anyag halmozódott azonban fel, amely egyrészt bizonyítja, hogy a térbeli elkülönülés nem feltétele a specializációnak (Barluenga et al., 2006), másrészt alátámasztja az adaptáció jelentőségét a folyamatban (Egan et al., 2015).

A pályázók ahhoz az iskolához tartoznak, amely szerint a kérdésben alapvetően Darwinnak volt igaza: egy új faj kialakulását jellemzően egy új niche-hez való alkalmazkodás hajtja; a reprodukív izoláció kialakulása szerves része, nem pedig előfeltevése, ennek az adaptációs folyamatnak. Az elágazó evolúció leegyszerűsített, mert aszexuális reprodukív feltételező elmélete az adaptív dinamika, amelynek kidolgozásában a témavezető is részt vett (Geritz, et al. 1988; Meszéna et al., 2005). Az elágazó evolúció csak akkor lehetséges, ha az evolúciós folyamat visszahat az őt hajtó fitnessfüggvényre. Ez a visszahatás, amit gyakoriságfüggésnek nevezünk, matematikailag kapcsolatban van azzal, ahogy a niche-szegregáció lehetőségét a szabályozó változókhoz kötjük. A javasolt biológiai kép tehát nagyon természetes: a niche-szegregáció ökológiai lehetősége teremti meg a szegregációra való szelekciós nyomást. E képet azonban a fajkeletkezési vitán kívül terheli úgy az niche/együttéléselemélet bizonytalansága, mint az a körülmény, hogy a gyakoriságfüggést

jellemzően – speciális eseteken túl – kezelhetetlenül bonyolult problémának tekinti a populációgenetika.

3.2 ÚJ EREDMÉNYEK

A megírás alatt lévő [P9] publikáció Dieckmann & Doebeli (1999) modelljének részletesebb vizsgálatával foglalkozik. Az eredeti modell az egyik legelső olyan vizsgálat volt, amely megmutatta, hogy az evolúciós elágazásnál fellépő diszruptív szelekció egyúttal reproduktív izolációra is szelektálhat térbeli szétválás nélkül is. Az eredményeket a populációgenetikai szakma jelentős része komoly fenntartásokkal fogadta. A gyakoriságfüggésnek és az evolválódó nem-véletlenszerű párosodásnak az a kombinációja, amely természetesen adódik az adaptív speciáció gondolatából, nagyon kilógott a szokásos, analitikus kezelhetőségre törekvő populációgenetikai modellek köréből. Noha ez a vita mára lecsengett, és elfogadottá vált, hogy az ilyen típusú modellek működhetnek, a kérdés mélyebb elemzésének helye van.

A modell párhuzamosan vizsgálja az ökológiai-elágazó (niche) evolúciót és az asszortatív párosodás evolúcióját úgy hogy mindkét tulajdonságot sok diploid lókuszt által meghatározottnak tekinti. A populációgenetikai szemléletre nagy hatással van a végtelen sok lókuszt feltételező Bulmer-limesz elmélete (Bulmer, 1980). A témavezető azt feltételezi, hogy e limesz közelében lehetőség lesz az adaptív speciációs modell legalább részleges analitikus tárgyalása – ez azonban pillanatnyilag nincs kész. Amit elvégeztünk, az a numerikus (egyedalapú szimulációt alkalmazó) modell futtatása igen sok lókuszt esetére, azaz közel a szemléletesen érthetőbb limeszhez. Alapvető eredményünk az, hogy – a paramétertartomány egy jelentős részében – a fajképződésnek van egy hosszú átmeneti szakasza, amelyben már van két részlegesen elkülönülő populáció, de még jelentős köztük a géncsere. A modellel kapcsolatos tapasztalataink részleteit nagyon nagy munka volt megérteni – de úgy gondoljuk, sikerült. Azt gondoljuk, hogy az átmenet lassúságát egy olyan időskála-szétválás okozza, amelynek a Bulmer-limeszhez való közelséghez van köze.

Ez a megértés egyrészt azért fontos, mert a közel-rokon populációk közötti részleges genetikai izoláció egyre részletesebben dokumentált tapasztalat – amely természetesen szembemegy a biológiai fajfogalom alkalmazhatóságával. Másrészt talán megtaláltuk a hidat az adaptív speciációt elképzelni nem tudó szemlélet, és az azt lehetségesnek bemutató numerikus eredmények között. És ez az a megértés, amelyen a részlegesen analitikus tárgyalás reménye is alapul.

A [P7] publikáció, amely módszertani szempontból tartozik a jelen pályázathoz, az adaptív dinamika technikáját alkalmazza a munkamegosztás eredetének evolúciós elágazásként történő értelmezéséhez.

4 A KÖNYV: THEORY-BASED ECOLOGY: A DARWINIAN APPROACH

Robert May és az Oxford University Press bízgatására 2008 szeptemberében egy olyan szerzői csapatot szerveztünk, ami annak bemutatására szövetkezett, hogy néhány alapelv és dinamikai elmélet alapján az ökológia hagyományos területei konzisztensen, egységes elméleti keretben tárgyalhatóak. A csoport tagjai a pályázat résztvevőin kívül: Botta-Dukát Zoltán (MTA ÖBKI, MTA doktora), Czárán Tamás (MTA-ELTE, MTA doktora), Magyar Gabriella, PhD. A "Theory-Based Ecology: A Darwinian approach" című könyv megjelentetésére 2008. decemberében tettünk javaslatot a kiadónak, a teljes kéziratot 2015. augusztus közepén adtuk le, a könyv megjelenését a kiadó 2016. áprilisára tervezi. A könyv elméleti blokkjait javarészt Mészéna Géza készítette, az elméletet illusztráló példákat Pásztor Erzsébet és Botta-Dukát Zoltán gyűjtötte, a fejezetek tervezése, megírása

csoportmunka eredménye. A magyarul írt szöveg fordítása Czárán Tamás munkája, a szerkesztési feladatokat Magyar Gabriella és Pásztor Erzsébet közösen látták el. A fejezetek lektorálását kollégáink (J.A.J. Metz, Axel Rossberg, Barabás György, Padisák Judit, Nick Barton, Jordán Ferenc) illetve tanítványaink végezték. Az elkészült könyv 12 fejezetből áll, 378 részabrárt tartalmaz, ábraalírások és a 798 forrást tartalmazó referencialista nélkül 113 ezer szó.

A piacon természetesen számos elméleti ökológia könyv létezik, különböző felfogásokat képviselve. Közös azonban bennük, hogy külön-külön tárgyalják az ökológiai egyes területeihez csatlakozó elméleteket, s ezeket is inkább modellcsaládokként, és nem alapelvekből felépített konzisztens elméletként. Könyvünk főcíme, a „Theory based ecology” szerint nem az ökológia elméletéről szó, hanem az ökológiáról – és azt állítja róla, hogy felépíthető egységes elméleti alapokon. Ennek megfelelően a könyv zömét empirikus vizsgálatok bemutatása teszi ki. Kimondottan törekedtünk arra, hogy az elméleti anyag minél rövidebb és egyszerűbb legyen – féltő, hogy így is túl nehéz az ökológus olvasók jelentős részének.

Az alcím („A Darwinian approach”) arra utal, hogy az elméleti alapot végső soron a „létért való küzdelem” gondolatában találjuk meg. A jelen és a korábbi OTKA pályázatok keretében végzett elméleti munka – amely pontosan e küzdelem matematikai alapjaival foglalkozik – nélkülözhetetlen előzménye volt e könyv megírásának. Számos elméleti eredményünket ismertetjük is a könyvben – de szigorúan csak akkor, és abban a terjedelemben, amelyet a könyv koncepciója megkövetel.

Belekerültek a könyvbe olyan gondolataink is, amelyek külön folyóirat-publikációjára eddig nem jutott energiánk, noha ezt megérdemelnék. Ezek közé tartoznak a következő, korábban nem publikált eredményeink:

1. Darwin újraértelmezése és összekapcsolása a fajok koegzisztenciájára vonatkozó populációdinamikai elmélettel, a klasszikus explicit és implicit populációdinamikai modellekkel.
2. Az ökológia magvat jelentő hét alapelv megfogalmazása, magyarázata és illusztrálása.
3. Az ökológiai tolerancia és a niche fogalmának elmélet alapú definíciója, elkülönítése.
4. Növényi alapstratégiák populáció-reguláció alapú elkülönítése.
5. Az elmélet alapú ökológiai niche leírása, az explicit és az implicit valamint a folytonos és a diszkrét niche leírások kapcsolatának megmutatása.

Nagy munka volt, és izgalommal várjuk, hogy olyan áttörés-értékűnek tekinti-e majd a szakma, mint reméljük, vagy túl nehéz lesz és túlságosan kilóg a sorból...

PUBLIKÁCIÓK A PÁLYÁZAT KERETEIN BELÜL

[P1] Szilágyi A; Mészéna G: ***Coexistence in a fluctuating environment by the effect of relative nonlinearity: A minimal model***, Journal of Theoretical Biology, 267 (4): 502-512, 2010

[P2] Barabás G; Mészéna G; Ostling A: ***Community robustness and limiting similarity in periodic environments***, Theoretical Ecology 5: 265-282, 2012

[P3] Barabás G; Pigolotti S; Gyllenberg M; Dieckmann U; Mészéna G: ***Continuous coexistence or discrete species? A new review of an old question***, Evolutionary Ecology Research 14(5): 523-554, 2012

[P4] Barabás Gy; D'Andrea R, Meszéna G & Ostling A: ***Emergent neutrality or hidden niches?***, Oikos, in press, 2013

[P5] G. Barabás, G. Meszéna & A. Ostling: ***Fixed point sensitivity analysis of interacting structured populations***, Theoretical Population Biology 92: 97-106, 2014

[P6] Barabás Gy; Pásztor L; Meszéna G; Ostling A: ***Sensitivity analysis of coexistence in ecological communities: theory and application***, Ecology Letters 17(12): 1479-1494, 2014

[P7] Zsóka Vásárhelyi, Géza Meszéna, István Scheuring: ***Evolution of heritable behavioural differences in a model of social division of labour***, PeerJ, 2015

[P8] Géza Meszéna, György Barabás, Kalle Parvinen, András Szilágyi, Liz Pásztor: Gausean niche: the way of being regulated. Megírás alatt.

[P9] Géza Meszéna & Ulf Dieckmann: Three-phase transition to reproductive isolation. Megírás alatt.

[P10] Liz Pásztor, Zoltán Botta-Dukát, Tamás Czárán, Gabriella Magyar, Géza Meszéna: ***Theory based ecology: a Darwinian approach***, Oxford University Press, 2016

5 HIVATKOZOTT IRODALOM

Barabás, G. & Meszéna, G. (2009) When the exception becomes the rule: the disappearance of limiting similarity in the Lotka-Volterra model. *J. Theor. Biol.*, **258**: 89–94.

Barluenga, M., Stölting, K. N., Salzburger, W., Muschick, M., & Meyer, A. (2006) Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, 439(7077), 719-723.

Bulmer, M. (1980) The mathematical theory of quantitative genetics. Clarendon Press, Oxford, UK.

Chesson, P. (2000) Mechanism of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecological Systems* 31, 343–366.

Chesson, P. & Huntly, N. (1997) The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *Amer. Natur.* 150 (5), 519–553.

Egan, S. P., Ragland, G. J., Assour, L., Powell, T. H., Hood, G. R., Emrich, S., Nosil, P. & Feder, J. L. (2015) Experimental evidence of genome-wide impact of ecological selection during early stages of speciation-with-gene-flow. *Ecology letters*, 18(8), 817-825.

Geritz, S. A. H., É. Kisdi, G. Meszéna, and J. A. J. Metz (1998) Evolutionary singular strategies and the adaptive growth and branching of evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12, 35–57.

Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.

Gyllenberg, M. & Meszéna, G. (2005) On the impossibility of the coexistence of infinitely many strategies. *J. Math. Biol.*, **50**: 133–160.

Hernandez-Garcia, E., Lopez, C., Pigolotti, S. & Andersen, K.H. (2009) Species competition: coexistence, exclusion and clustering. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*, **367**: 3183–3195.

- Huston, M.A. (1994) *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Leimar, O., Doebeli, M. & Dieckmann, U. (2008) Evolution of phenotypic clusters through competition and local adaptation along an environmental gradient. *Evolution*, **62**: 807–822.
- Mallet, J. (2008) Mayr's view of darwin: was darwin wrong about speciation? *Biological Journal of the Linnean Society* 95(1), 3–16.
- Meszéna, G., M. Gyllenberg, F. J. Jacobs, and J. A. J. Metz (2005) Link between population dynamics and dynamics of darwinian evolution. *Physical Review Letters* 95, 078105.
- Meszéna, G., Gyllenberg, M., Pásztor, L. and Metz, J.A.J. (2006) Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theor. Popul. Biol.*, **69**: 68–87.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roughgarden, J. (1979) *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. New York: Macmillan.
- Scheffer, M. & van Nes, E. (2006) Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 103: 6230–6235.
- Szabó, P. & Meszéna, G. (2006) Limiting similarity revisited. *Oikos*, **112**: 612–619.
- Szilágyi, A. & G. Meszéna (2009) Theory of limiting similarity and niche for structured populations. *Journal of theoretical Biology* 258: 27-37
- Vergnon, R., van Nes, E. H., & Scheffer, M. (2012) Emergent neutrality leads to multimodal species abundance distributions. *Nature communications*, 3, 663