

Bevezetés

A pályázat keretében folytatott munka egy általános keret-elmélet köré szerveződik. Ennek alap gondolatai az előző (T033097 számú) OTKA pályázat futamideje alatt alakultak ki, alapjául szolgáltak a jelen pályázatnak, de publikálásukra jórészt már ez utóbbi keretei között került sor. Gyökerei visszanyúlnak a témavezetőnek az adaptív dinamika alapjaival kapcsolatos, a T019272 számú OTKA pályázatban végzett munkájához is. A koncepció részletes magyar nyelvű kifejtése megtalálható a témavezetőnek a jelen pályázat futamideje alatt elkészült és megvédett akadémiai doktori értekezésében (letölthető innen: <http://evol.elte.hu/~geza>). A jelen pályázat keretében végzett munka zöme már e koncepció konkretizálása, alkalmazása különféle ökológiai/evolúciós szituációkra, a következmények elemzése.

Alapkérdésünk a versengés és együttélés, szelekció és sokféleség viszonya ökológiai és evolúciós szempontból: ökológiában niche elmélet; evolúcióelméletben fajkeletkezés.

Ökológiai kiindulópontunk a korlátozott hasonlóság elve: az együtt, egy társulásban élő fajoknak elegendően különbözőeknek kell lenniük ahhoz, hogy közöttük ne kompetitív kizárás érvényesüljön. A niche-elmélet ezen alap gondolatát a nyolcvanas évektől sokan érzik túl egyszerűnek, túl naivnak, az ökológiai viszonyok bonyolultságával számot nem vetőnek. Célunk az volt, hogy megteremtjük a matematikai hidat az egyszerű gondolat és a tetszőleges bonyodalom között.

Evolúciós szempontból viszont a darwininak mondható fajkeletkezési elképzelés áll figyelmünk középpontjában. E szerint egy új faj kialakulásának lényege egy kihasználatlan ökológiai lehetőséghez (azaz: niche-hez) való alkalmazkodás – aminek során a versengés lecsökkenése szolgáltatja a divergens evolúciót hajtó fitness-előnyt. A folyamat szükségképpen párosul a reprodukció izoláció kialakulásával és sokszor együtt jár térbeli elkülönüléssel is.

Az alábbiakban témakörök és publikációk szerint csoportosítva mutatjuk be a pályázat keretében elért eredményeinket. A beszámolóban a hangsúlyt az általánosabb eredményekre és a belőlük adódó biológiai összefüggésekre helyezzük – sok fontos részletet csak röviden említve. A pályázathoz tartozó publikációkat a [P1]...[P13] séma szerint számozzuk és témakörönként soroljuk fel; a további hivatkozott irodalom a beszámoló végén található.

Korlátozott hasonlóság

Az niche-elmélet '60-'70-es évekbeli aranykora után ökológusok egy része számára meghatározóvá vált az a gondolat, amely szerint a korábbi évtizedek útkeresése túlértékelt a kompetíciót és a kompetitív kizárást egyéb ökológiai kölcsönhatásokhoz képest és alulértékelt a tér-időbeli struktúráltság jelentőségét az egyensúlyi, jól kevert rendszerek egyszerűsége kedvéért. Azonban negyedszázad alatt sem született újabb elegendően világos (s így matematizálható) összefoglaló kép az ökológiai sokféleség természetéről. Azt a darwini intuíciót, ami a niche-elméletnek is az alapja, hogy a hasonlók között elkerülhetetlenül verseny van – nem feltétlenül forrásokért –, és csak a különbözőség vezethet a verseny csökkenéséhez, soha nem írta felül egy mélyebb, alaposabb megértés. Csak a kétség és az elbizonytalanodás.

A niche-elmélet tradicionális keretével szolgáló Lotka-Volterra modell csak igen egyszerű ökológiai szituációkban hozható világos kapcsolatba az empirikus valósággal. Ezért idővel az elméleti ökológia fejlődésének alapirányává vált a specifikusabb, és egyre specifikusabb modellek tanulmányozása:

egyrészt a forrásokért való versengés mechanisztikus leírása, másrészt a tér-időbeliség szerepének a vizsgálata. A fluktuációk és a neutralitás szerepével kapcsolatos viták ellenére talán kijelenthetjük, hogy a modellekből kialakuló összkép végül is nem ellentétes a korábbi gondolatokkal. Nagyjából minden modellben az a helyzet, hogy csak elegendően különböző fajok élhetnek együtt – kivéve persze, ha a modell-definíció erejével neutrálissá tesszük őket. Csak a matematikailag is megfogalmazható összkép lehetőségébe vetett hit tűnt el. Nem sikerült ugyanis semmilyen modell-független eredményt levezetni arra nézve, mennyire kell a fajoknak az együttéléshez egymástól különbözniük.

A mi megközelítésünk fordít a kérdésfeltevésen. Természetes, hogy nincs a hasonlóságnak matematikailag bizonyítható alsó korlátja, hiszen egy elegendően paraméter-gazdag modellben fajok egy tetszőleges együttesének együttélése biztosítható, ha a paraméterek finomhangolásával nullává csökkentjük a populációk közötti fitness-különbségeket. A valódi kérdés az, mikor lehetséges biológiailag realizisztikus, tehát a paraméterek célirányos hangolása nélkül megvalósuló együttélés. Sikerült modell-függetlenül bebizonyítottunk, hogy egy faj-koalíció együttélésének robusztussága (azaz az együttélést megengedő paraméter-kombinációk halmazának térfogata) csökkenve nullához tart, ahogy a fajok közötti különbség csökken és eltűnik [P1].

Karakterizáltuk azt is, milyen értelemben kell különbözni az együttéléshez: a populáció-szabályozás módjában kell elegendő mértékben eltérni. Az egyedek demográfiai paramétereire ható környezeti változókat két csoportba osztottuk. A szabályozó változók azok, amelyekre a populáció-létszámok visszahatnak, amelyek tehát benne lehetnek a populációreguláció visszacsatoló hurkában. A külső paraméterek (kondíciók) pedig azok, amelyek függetlenek a populációktól. Az együttéléshez a fajoknak a szabályozó tényezőkhöz való viszonyukban kell különbözniük. Az egy lokalitáson élő fajok eközben természetesen megélnék ugyanazok között a kondíciók között – tehát hasonlóak a környezeti toleranciájukban. Általánosságban azt kérdezni, és azt vizsgálni, hogy inkább a hasonló, vagy inkább a különböző fajok élnek-e együtt, értelmetlen: bizonyos szempontból a hasonlóak, bizonyos szempontból a különbözőek. Megközelítésünk egységesen kezeli a véges sok diszkrét forrásért és a forrás-kontinuumért történő versengés kérdését. Az utóbbi esetre úgy kell tekinteni, mint a ahol végtelen sok szabályozó változó van jelen.

Noha a legegyszerűbb példa szabályozó változóra egy limitáló forrás koncentrációja, a szabályozó változók a forrás-kompetíción kívül bármilyen más kölcsönhatást is közvetíthetnek. Az elmélet érvénye így egyáltalán nem szűkül le a forrás-kompetíció estére. Elegendően hasonló populációk viszonya mindenképpen a negatív-negatív kölcsönhatás, vagyis az általános értelemben vett versengés lesz. Ennek egyszerűen az az oka, hogy a populációk maguk szükségképpen negatív visszacsatolás által szabályozottak, s a közös változók által azonos módon szabályozott populációk egymásra is ilyen hatással vannak. Így például facilitáló kölcsönhatás csak elegendően különböző fajok között léphet fel.

A populációknak a szabályozó tényezőkhöz való viszonya kétirányú, s ezért két mennyiséggel jellemezhető. Specifikálni kell egyrészt a populáció növekedési rátájának az adott szabályozó változóra vonatkozó szenzitivitását, másrészt azt, milyen erősen hat vissza az adott populáció létszáma a vizsgált szabályozó változóra (impakt; vö. Leibold, 1995). Egy adott populációnak az összes szabályozó tényezőhöz való viszonyát megadó impaktok és szenzitivitások együtt specifikálják a faj niche-ét ugyanolyan módon, mint a forráshasznosítási függvény a klasszikus elméletben.

Semmilyen általános megfontolás sem helyettesíti azonban a konkrét modellek vizsgálatát. Ezt a sort logikusan a kompetitív Lotka-Volterra modell tanulmányozásával kellett kezdeni. Két publikációnkban [P2][P3] újvizsgáltuk a forráskontínuumért való versengést a robusztusság szempontjából. Referenciapontunk Roughgarden (1979) azon eredménye volt, miszerint ebben a modellben a kompetíciós és az eltartóképesség-függvény megfelelő választásával fajoknak akár egy folytonos sokaságának az együttélése is biztosítható. Korábbi eredményeink alapján tudtuk azonban, hogy ez az együttélés csak struktúráisan instabil lehet: az eltartóképesség-függvény tetszőleges kis megváltoztatása már diszkrétte teszi az egyensúlyi eloszlást. A perturbáció növelésével kezdetben fokozatosan nő a szomszédos együttélő változatok közötti minimális távolság. De már viszonylag kis (mondjuk 10%-os) perturbációnál telítődik ez a függés és beáll a tradicionális képnek megfelelő viselkedés: a szomszédos fajok távolságát nagyjából a niche-szélesség szabja meg. Azt mondhatjuk tehát, hogy a niche-elmélet szokásos gondolatvilága „ökol szabályként” érvényes: erős megsértése valószínűtlen. Tekintettel az általános eredményekre, arra számíthatunk, hogy e konklúzió érvényessége nem szűkül a Lotka-Volterra modellre.

Publikációk

[P1] Meszéna, G., M. Gyllenberg, L. Pásztor & J.A.J. Metz (2006) Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theoretical Population Biology* 69: 68-87

[P2] Szabó, P. & G. Meszéna (2006) Limiting similarity revisited. *Oikos* 112: 612-619

[P3] Barabás, G. & G. Meszéna (2009) When the exception becomes the rule: the disappearance of limiting similarity in the Lotka-Volterra model. *Journal of theoretical Biology* 258: 89-94

Környezeti fluktuációk

A korlátozott hasonlóság elméletének általános ökológiai elvként való kezelése megköveteli, hogy érvényességét megvizsgáljuk az egyszerű, térben homogén, időben állandó és jól kevert rendszereken túl a való világ bonyodalmainak jelenlétében is. Van általános okunk azt gondolni, hogy a fent ismertetett elméleti keret túlél minden bonyodalmat. Nem elképzelhető olyan ökológiai szituáció, amelyet ne lehetne valahogyan folytonosan paraméterezni, s e paraméterezés segítségével az általános elméletet alkalmazni. De ez az általánosság természetesen nem helyettesíti a konkrét szituációk konkrét modellezését.

A niche-elmélet érvényességével kapcsolatban az egyértelműen legfontosabb aggodalom a környezet nemegyensúlyi voltával kapcsolatos. Elképzelhető, hogy két populáció viszonyában hosszú távon a kompetitív kizárás érvényesülne, de ez a hosszú táv nem áll rendelkezésre: közben megváltozhat a környezet, vagy akár meg is szűnhet az élőhely. Azonban a környezeti variabilitás csak akkor képes egy faj számára életlehetőséget biztosítani, ha az tartósan, stacioner módon fennáll. Akkor viszont egy eléggően hosszú időskálán a fluktuáció stacionaritása állandóságként, egyensúlyként jelenik meg (vö. Chesson, 1994).

E gondolat alátámasztásául megvizsgáltuk a minimál modelljét annak a szituációnak, amelyben valóban a környezet zavarása tart fent együttélést [P4]. A populáció nagyszámú élőhelyen él. Ezek mindegyikén előbb-utóbb teljes kihalással járó katasztrófa következik be, ami után egy szukcessziós folyamat indul be. A lehetséges fajok egy kontinuumot alkotnak az *r-K*-csereviszony mentén: a skála egyik végén a gyorsan szaporodó, míg a másik végén az alacsony tápanyagkoncentrációnál is túlélő,

tehát (állandó környezetben) kompetitív változatok vannak. A szukcesszió során kezdetben az *r*-stratégisták szaporodnak el, majd lépésről lépésre leváltják őket az egyre kompetitívebb fajok, mindaddig, amíg végül a leginkább *K*-stratégista győzedelmeskedik – feltéve, ha a folt megéri ezt az állapotot.

A modell lényeges konklúziója az, hogy finomhangolás nélkül csak néhány faj együttélését lehet ily módon biztosítani. Hiába indítjuk el a szimulációt tetszőlegesen sok változat jelenlétével, ezek zöme ki fog halni. A modell adaptív dinamikai változatában pedig a kiinduló fajból néhány evolúciós elágazás után eljutunk néhány faj evolúciósan stabil koalíciójához. A korlátozott hasonlóság tehát működik a zavart környezet alapmodelljében is. Az általános elméletet erre a szituációra úgy kell alkalmazni, hogy a foltok korát tekintjük felosztandó kontinuumnak. Ezt a kontinuumot kell a szukcessziós sorban egymás után következő populációknak egymás között felosztaniuk – és e felosztásra érvényes lesz a korlátozott hasonlóság és a robusztusság általánosan bizonyított összefüggése.

Metodológiai szempontból a modell egy ún. struktúrált metapopulációs modell. Ez egy olyan metapopulációs leírás, amelyben a lokálításokat nem az üres-betöltött dichotómiával írjuk le, hanem lokálisan is követjük a szukcessziós helyettesítések populációdinamikáját. A lokális és a globális dinamika egyidejű követése elengedhetetlen a biológiai szituáció pontos értéséhez. Lokálisan érvényes az a gondolat, hogy a foltban nem feltétlenül a (lokálisan) legkompetitívebb változat él – hisz annak győzelméhez még nem telt el elég idő. A fajösszetétel viszont globálisan határozódik meg. Ezen a szinten már a kompetitív kizárás és korlátozott hasonlóság érvényesül, s minden túlélő faj a lehető legkompetitívebb globális értelemben a saját niche-ében.

Publikációk

[P4] Parvinen, K. & G. Meszéna (2009) Disturbance-generated niche-segregation in a structured metapopulation model. *Evolutionary Ecology Research* 11: 651-666

Térbeliség, struktúrált populációk

A térbeli struktúrálttság hatása különösen fontos a niche-elmélet szempontjából. Az ökológiai niche fogalmával kapcsolatos viták egy alapvető eleme az Elton-féle és Grinnel-féle niche-fogalom megkülönböztetése – s az alapvető különbség köztük az utóbbi kapcsolata a habitat szerinti, tehát térbeli vonatkozású elkülönüléssel. A térbeliséggel kapcsolatos eredményeink lehetővé teszik e kétféle niche-fogalom egységes keretben, a koegzisztencia-elmélet keretében való szemlélését.

Matematikailag a térben struktúrált populáció egy speciális esete az általános értelemben vett struktúrált populációnak – ez utóbbi lehet struktúrált az egyedek kora, mérete, vagy bármilyen más jellemzője szerint. Ezért megvizsgáltuk, hogyan lehet a korlátozott hasonlóság fent ismertetett elméletét struktúrált populációkra alkalmazni egyrészt általánosságban, másrészt specifikusan a térbeli struktúrára nézve [P5]. A populációnak, mint egésznek a szabályozó tényezők iránti szenzitivitása az egyes demográfiai átmenetek szenzitivitásából adódik össze a struktúrált populációkra vonatkozó általános eredménynek megfelelően. A demográfiai átmenetek szenzitivitása értelemszerűen súlyozódik egyrészt a populáció egyensúlyi állapot-eloszlásával, másrészt az állapotok reprodukciós értékével. A populáció impaktja lényegében az egyedi állapotoknak az állapotlétszámokkal súlyozott impaktjából áll össze. Ezen eredmények kapcsolatot teremtenek a faj niche-e és az egyedi állapotok (pl. fejlődési stádiumok) niche-e között. Metodológiai szempontból a munka

neheze a kölcsönható populációk struktúrájának a perturbációk hatására történő megváltozásának számítása volt. A kvantummechanikában használt perturbációszámítás egy változatát alkalmaztuk erre a célra.

Elemeztük a térbeli skálák különbözőségén alapuló niche-szegregációt [P6]. Heterogén környezetben lehetőség van arra, hogy az egy kis percepció skálájú faj a lokális tápanyagcsúcsok kiaknázására specializálódjon, egyúttel egy nagyskálás fajjal, amely pedig környezet térben kiátlagolt forráskoncentrációja által szabályozott. Vizsgáltuk továbbá a populáció-szabályozás térbeli skálájának (amely nem szükségképpen azonos a szabályozott populáció percepció skálájával) hatását [P7]. A térbeli struktúráltság csak a szabályozás lokalizáltsága esetén vezet együttélésre.

Egy másik nagyobb projekt részeként egy faj térbeli elterjedési határának paraméterfüggését tanulmányoztuk rács-szimulációval. [P8].

Publikációk

[P5] Szilágyi, A. & G. Meszéna (2009a) Theory of limiting similarity and niche for structured populations. *Journal of theoretical Biology* 258: 27-37

[P6] Szabó, P. & G. Meszéna (2006) Spatial ecological hierarchies: Coexistence on heterogeneous landscapes via scale niche differentiation. *Ecosystems* 9: 1009-1016

[P7] Szabó, P. & G. Meszéna (2007) Multi-scale regulated plant community dynamics: mechanisms and implications. *Oikos* 116: 233-240

[P8] Oborny, B., J. Vukov, G. Csányi & G. Meszéna (megjelenés alatt) Metapopulation dynamics across gradients – The relation between colonization and extinction in shaping the range edge. *Oikos*

Evolúció a dinamikus tájképen

Ökológiai vizsgálataink alapvető következtetése tehát annak a darwini gondolatnak a matematikai megerősítése, hogy a hasonló változatok között erős, az elegendően különbözők között pedig lecsökkent kompetíció dolgozik – s a redukált versengés az együttélés alapja. Ugyanezt evolúciós szempontból nézve Reznick & Ricklefs (2009) ez év elején csodálkoztak rá arra, mennyire elfelejtődött a darwini elméletnek az az aspektusa, amely szerint a fajsztérválást a stérválásból eredő kompetíció-csökkenés fitness-előnye kell, hogy hajtja.

Matematikai szempontból a probléma lényege az, hogy az adaptív tájképen történő evolúció klasszikus képéből hiányzik az ökológia: nincsenek niche-ek és nincs értelme lecsökkent versengés fogalmának. Az ökológiai kölcsönhatások által befolyásolt tájkép azonban dinamikus: a populációk evolúciója során folyamatosan változik. Az ilyen mozgó tájképen zajló evolúció leírására szolgál az adaptív dinamika, amelynek kialakulásában a témavezetőnek is szerepe volt (Geritz et al., 1997,1998, a két cikk eddig összesen 377 hivatkozást kapott). Ha előnyös a populáció többi tagjától ökológiailag különbözni (például valami mással táplálkozni), akkor előfordulhat, hogy a mozgó tájképen a növekvő fitness irányába történő evolúció eredményeképp a populáció folyamatosan változó fitness-függvény egy minimumába kerül be, ahol a fellépő gyakoriságfüggő diszruptív szelekció a populációt az evolúciós kettéválás irányába nyomja – megfelelően az eredeti darwini gondolatnak.

A jelen pályázat keretében elvégeztük az elágazó evolúció ezen adaptív dinamikai képének pontos

populációdinamikai megalapozását [P9]. Az eredeti elmélet (Geritz et al., 1997,1998) az „inváziós fitness” fogalmán alapult. Feltételeztük, hogy a mutánsok ritkán érkeznek; a „rezidens” változat már egyensúlyban van, az új mutáns pedig ritka. Posztuláltuk, hogy az így értelmezett rezidens-függő ritka növekedési ráta teljes mértékben meghatározza az evolúciós történetet. Ezen az alapon klasszifikálni tudtuk az adaptáció dinamikájának fix pontjait, s ez elvezetett az evolúciós elágazás elméletéhez. Az új megalapozás nem szorul rá ilyen speciális feltevésekre. Általános kiindulópontunk az adaptív tájkép tetszőleges függése a populáció fenotípus-eloszlásától. Ezen függvény->függvény típusú leképezés „funkcionál” deriváltja (tehát az egyik változat fitnessének érzékenysége a másik változat denzitására) az a mennyiség, amely jellemzi két változat közötti versengés erősségét – s amely a rögzített tájkép esetében természetesen nem létezik. Az egyetlen feltevés, amelyre tényleg szükségünk volt, az a mutációs lépés kicsiny volta, azaz az evolúció folytonos („evolúciós”) jellege. Hasonló populációk fitness-különbsége szükségképpen kicsi, tehát relatív dinamikájuk lassú, és lecsatolódik a mögöttes populációdinamikáról. Ez a lassú kiszorítási dinamika vezet az adaptáció dinamikájához. Alapvető eredményünk – és nem feltevésünk – hogy ezt a dinamikát az inváziós fitness tényleg teljesen meghatározza. Ezzel bebizonyítottuk, hogy a korábban leírt adaptív dinamikai kép – evolúció a növekvő fitness irányába, esetleges elágazás a fitness minimumokban vagy nyeregpontokban – teljes. Ezen eredményekkel szoros összefüggésben külön tanulmányban vizsgáltuk a struktúrált populációk adaptív dinamikáját [P10]. Egy további publikációnk a testfelépítés aszimmetriája kialakulásának adaptív dinamikáját elemzi [P11].

Az adaptív dinamikai elágazás fajsztérválásként való értelmezése természetesen megköveteli a szétdivergáló részpopulációk közötti reproduktív izoláció létrejöttét. Ha másképp nem, akkor ez szintén megtörténhet a diszruptív szelekció következményeként: a fitness-minimum ugyanis a köztes változatok, azaz tipikusan a hibridek hátrányát okozza; a hibridizáció elleni szelekció viszont asszortatív párosodásra szelektál. E jelenség modelljei (pl. (Dieckmann & Doebeli, 1999) általában túlságosan komplikáltak ahhoz, hogy analitikusan kezelhetőek legyenek. Ezért létrehoztunk és megvizsgáltunk egy minimál-modellt, amely még legalább részlegesen analitikusan tanulmányozható volt [P12]. Egyrészt pontosan megerősítettük az asszortativitásra történő szelekció intuitív képét, másrészt megvizsgáltuk az ökológiai visszacsatolásból, és az elkerülhetetlenül fellépő szexuális szelekcióból adódó komplikációkat.

A darwininak is nevezhető fajképződési módot Mayr (2001) azért vetette el (és vezette be a fajképződés allopatrián alapuló, és a 20. század második felét domináló elméletét), mert szimpatrikus mechanizmusnak találta, miközben már bizonyítékok voltak a térbeli szétválás speciációs szerepére. Noha az elmúlt évtizedben számos egyértelmű példát találtak szimpatrikus fajkeletkezésre, a térbeli szétválás gyakori alapvető szerepét botorság lenne kétségbe vonni. A térbeli niche-szegregáció kidolgozott elméletére támaszkodva, azt egy két élőhelyből álló környezet esetére specifikálva, megvizsgáltuk az evolúciós elágazás paraméterfüggését a térbeli jellegű szétválás esetére is [P13].

Eredményeink egy egységes kép, a niche-szegregáció okozta versengés-csökkenés ökológiai együttélés-fenntartó és evolúciós diverzitás-generáló szerepe darwini gondolatának pontos matematikai elmélete irányába mutatnak.

Publikációk

[P9] Meszéna, G., M. Gyllenberg, F.J. Jacobs & J.A.J. Metz (2005) Link between population dynamics and dynamics of Darwinian evolution. *Physical Review Letters* 95: 078105

- [P10] Durinx, M., J. A. J. Metz & G. Meszéna (2008) Adaptive dynamics for physiologically structured population models. *Journal of Mathematical Biology* 56(5): 673-742
- [P11] Várkonyi, P.L., G. Meszéna & G. Domokos (2006) Emergence of asymmetry in evolution. *Theoretical Population Biology* 70(1): 63-75
- [P12] Pennings, P.S., M. Kopp, G. Meszéna, U. Dieckmann & J. Hermisson (2008) An analytically tractable model for competitive speciation. *American Naturalist* 171(1): E44-71
- [P13] Szilágyi, A. & G. Meszéna (2009b) Two-patch model of spatial niche segregation. *Evolutionary Ecology* 23:187-205

Munkánk visszhangja és oktatási hasznosulása

A pályázat keretében 13 cikket publikáltunk referált nemzetközi folyóiratban, összesített impakt faktoruk 38. Eredményeinket 2008 nyarán ismertettük az Ecological Society of America 9. kongresszusán. A pályázat keretében elért eredmények egy része bekerült az Pásztor Erzsébet és Oborny Beáta által szerkesztett *Ökológia* c. tankönyvbe (Tankönyvkiadó, 2007), s így remélhetjük, hogy az oktatásban is hasznosulnak. Részint a kongresszuson ismertettek, a Robert May-el ott folytatott konzultáció, részint pedig a tankönyv alapján az Oxford University Press-től ötödmagunkkal (Pásztor Erzsébet, Botta-Dukát Zoltán, Czárán Tamás, Magyar Gabriella, Meszéna Géza) lehetőséget kaptunk egy *Theory Based Ecology: a Darwinian approach* című graduate-szintű tankönyv megírására. A készülő könyv azon a meggyőződésen alapul, amely a jelen pályázatnak is alap gondolata, hogy az ökológia tudásanyagának igen jelentős része ma már felfűzhető egy egységes elméleti keretre.

Hivatkozott irodalom

- Chesson, P. (1994) Multispecies competition in variable environment. *Theoretical Population Biology* 45: 227-276
- Dieckmann, U. & M. Doebeli (1999) On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400: 354-357
- Geritz, S.A.H., J.A.J. Metz, É. Kisdi & G. Meszéna (1997) The dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Physical Review Letters* 78(10): 2024-2027
- Geritz, S.A.H., É. Kisdi, G. Meszéna & J.A.J. Metz (1998) Evolutionary singular strategies and the adaptive growth and branching of evolutionary trees. *Evolutionary Ecology* 12: 35-57
- Leibold, M. A. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1371-1382
- Mayr, E. (2001) *Mi az evolúció?* Vince Kiadó.
- Reznick, D.N. & Ricklefs, R.F. (2009) Darwin's bridge between microevolution and macroevolution. *Nature*, 457: 837-842
- Roughgarden, J. (1979) *Theory of population genetics and evolutionary ecology*. Macmillan, New York