



DARWINI ÖKOLÓGIA¹

Pásztor Erzsébet

PhD, ELTE Biológiai Intézet Genetikai Tanszék
lizp@falco.elte.hu

Botta-Dukát Zoltán

PhD, MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete
bdz@botanika.hu

Czárán Tamás

az MTA doktora, MTA Elméleti Biológiai
Kutatócsoport, ELTE Biológiai Intézet
Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék
czaran@ludens.elte.hu

Magyar Gabriella

PhD, ELTE Biológiai Intézet Növényrendszertani
és Ökológiai Tanszék
magyar.gabriella@gmail.com

Meszéna Géza

az MTA doktora
ELTE Fizikai Intézet Biológiai Fizika Tanszék
geza@angel.elte.hu

Összefoglalás

Darwin evolúciós elméletének ökológiai magva a létért folyó küzdelem elkerülhetetlenségének gondolata. Egy sor kiemelkedő tudós, Ernst Haeckeltől a versengést szisztematikus kísérletekkel vizsgáló grúz Georgij Francsevics Gausén és a közlegelő tragédiájának megfogal-

mazásáról híres Garrett Hardinon át a *niche*-elméletet először formalizáló George Evelyn Hutchinsonig, az ökológiát „a létért folyó küzdelem” tudományaként fogta fel. Ez a felfogás a nyolcvanas évektől kezdve háttérbe szorult. Az idei kerek Darwin-évfordulók kapcsán megmutatjuk, hogy a szelekció eredeti elmélete újrafogalmazható a strukturált populációk, az adaptív dinamika, a populáció-dinamika és a kvantitatív genetika fogalmainak segítségével. A klasszikus megközelítések-

¹ A cikk az OTKA K67907 és K49689 számú kutatási projektjeinek támogatásával készült.

kel összhangban hangsúlyozzuk, hogy a természetes szelekció darwini fogalma szorosan összefügg a populációk növekedésének szabályozottságával. Próbálkozásunkkal nem állunk egyedül. A tudományfilozófus Gregory J. Cooper ökológiáról szóló könyve a következő címmel jelent meg 2003-ban: *A létért folyó küzdelem tudománya. Az ökológia alapjairól*. Ezzel a definícióval összhangban azt állítjuk, hogy az ökológia mint „az élőlény-populációk és társulások elterjedésének és számosságának kutatása” sikeresen alapozható a létért való küzdelem és a fajképződés darwini elméletére, ha hűen követjük Charles Darwin logikáját, és a *rátermettség* fogalmát ennek megfelelően definiáljuk. Az ily módon létrejött ökológiai elméletnek hét olyan – logikailag összefüggő – alapelv a pillére, melyek génekre, klónokra és az ivarosán szaporodó fajok populációira egyaránt érvényesek.

Bevezetés

Az ökológia egzakt természettudományként történő felfogása és képvisellete napjainkban is komoly kihívást jelent. A természetrajzos szemlélet számos képviselője a terepen szerzett, sokszor látszólag egymásnak ellentmondó tapasztalatai alapján, illetve logikailag kiemelhetetlen elméleti támpontok híján még ma is azt hangoztatja, hogy az ökológia – vizsgált objektumainak *egyedisége*, *bonyolultsága* és a külső feltételek *változékonysága* miatt – lényegileg különbözik például a fizikától, és a hozzá hasonló, szigorúan elméleti alapokon nyugvó tudományterületektől. Az ökológia helyzetének, eszközeinek, lehetőségeinek megítélésében még a vezető elméleti ökológusok sem teljesen egységesek, bár többségükben azért egy univerzális, logikailag összefüggő alaptörvényekre épülő ökológia fejlesztésén dolgoznak. A hetvenes, nyolcvana-

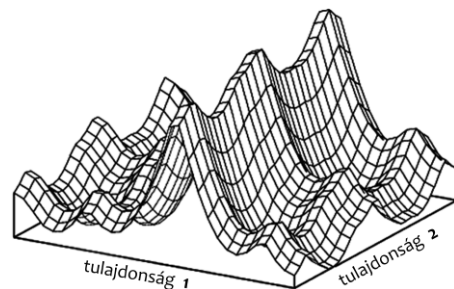
nas évektől azonban az elmélettel szemben megnyilvánuló szkepticizmus, mely szerint az egyes matematikai modellek csupán egy vagy legfeljebb néhány, egymástól izolált ökológiai probléma megoldásának specifikus eszközei, uralkodó attitűddé vált az elméleti ökológián kívül. Bár az elméleti ökológia művelői között jellemzően továbbra is kisebbségben vannak a *pragmatikusnak* nevezhető kutatók, akik nem látnak lehetőséget arra, hogy az egyedi ökológiai szituációkra kidolgozott szimulációkat, modelleket a természetben általánosan érvényes alapelvekhez és egységes matematikai elmélethez kössék, az egységes és univerzális elmélet által irányított terepi, illetve kísérletes kutatásokba vetett hit az ökológusok többsége számára elveszett. Ebben a helyzetben viszont féltő, hogy az *ad hoc* ötletek motíválta elméleti és empirikus eredmények összefüggéstelen tömege maga alá temeti az áttekintést, általános megértést igénylő szemléletet, illetve az ezt képviselő kutatókat, oktatókat és diákjaikat egyaránt.

Az ökológia e „nyomorúságával” szemben az evolúciós paradigmának óriási egységesítő ereje van általában a biológiában, és különösen azon belül az ökológiában. Darwin elmélete a létért való küzdelemről nemcsak az ún. „szintetikus evolúcióelmélet” (Vida, 1981–85) alapja, hanem számos olyan meghatározó jelentőségű ökológus munkássága is Darwin elméletén alapult, mint Gause-é, akit a *Lotka-Volterra kompetíciós modell* illusztrálására papucsállatkákon végzett szisztematikus laboratóriumi vizsgálatsorozata, vagy Charles Eltoné, akit a táplálékpíramisai tettek közismertté. Darwini alapelveken építkezett Hutchinson is, aki a *niche*-elméletet újrafogalmazta, és széles körben népszerűsítette. Egy sor nagyszerű kutató teremtett ebben a szellemben ma is élő hagyományokat: David Lack (1947)

a madárökológiában, John Harper (1967) és David Tilman (1988) a növényökológiában, Ilkka Hanski (1999) a (lepke-) populációhálózatok kutatásában, vagy Peter Turchin (2003) az erdei rovarkártevők tömegesség-ingadozásaiból kiindulva a kaotikus populációdinamika kutatásában. A század legnagyobb hatású elméleti ökológusainak munkáját szintén Darwin motiválta, az általános kompetíciós elméletet kidolgozó Alfred Lotkától az evolúciós ökológiát elméletileg megalapozó Robert MacArthuron keresztül a strukturált populációk általános evolúció-elméletének alapelveit formalizáló Hans Metz vagy a kompetíció-elméletet a fluktuáló környezetben élő populációkra általánosító Peter Chessonig. A hetvenes évekre kialakult, s azóta az ökológia integráns részévé vált az evolúciós ökológia. Ez főként három, az evolúciós gondolat ökológiai integrálására és különösen a populációgenetika és az ökológia egységesítésére törekvő amerikai kutatónak köszönhető: a fizikus képzettségű, fiatalon elhunyt Robert MacArthurnak, az evolúciógenetika élő klasszikusának, Richard Lewontinnak és a mindkettőjükkel klasszikus cikkeket publikáló, szintén fizikusnak tanult Richard Levins filozófiai forrásból táplálkozó erőfeszítéseinek. Jelentős szerepet játszott az ökológiai szempontból fontos, a fajok elterjedését és tömegességét meghatározó tulajdonságok adaptációkként történő felfogása is. Az adaptációkutatás technikai és fogalmi nehézségeinek okán azonban mindeddig még a populációbiológia sem kapott egységes elméletet (Lewontin, 2004), a társulásökológiáról nem is beszélve (Chase – Leibold, 2003).

A darwini szelekciós elméletet, a mendeli öröklődés-elméletet és a makroevolúciós elméletet összeegyeztető *modern szintézis* masszív logikai problémája, ami minden további

integrálást ellehetetlenített, a természetes szelekció és a diverzitás fogalmi és formális összekapcsolásának hiánya volt. Ez a probléma Darwin számára még nem létezett. A fajképződést a változatok folyamatos és fokozatos távolodásaként képzelte el, s Robert Malthusra alapozó elméletéből az következett, hogy a speciációt éppen a divergenciára történő természetes szelekció eredményezi. Az adaptív tájkép igen vonzó metaforája, amit Sewal Wright, az elméleti populációgenetika s egyben a modern szintézis egyik megalapozója már 1932-ben bevezetett, s nyomában George Gaylord Simpson a morfológiai evolúció integrálójá széles körben népszerűsített és terjesztett, maga alá temette Darwin divergencia-elvét. Az adaptív tájkép metaforában a természetes szelekció örökös hegymászással analóg egy olyan tájban, amit a tulajdonságkombinációk adott, állandó környezetben érvényes rátermettsége alakít ki (1. ábra). A legelőnyösebb tulajdonságkombinációk a hegycsúcsok. Egy csúcson csak úgy lehet elkerülni, ha valamilyen véletlen folytán lesodródunk egy másik hegy lábához. Az evolúció számára sorsdöntő véletleneket az elköborló egyedek által alapított új populációknak a szülőpopulációtól esetleg lényegesen eltérő



1. ábra • A Simpson–Wright-féle adaptív tájkép: a tulajdonságok függvényében a rátermettség látható

genetikai összetétele jelenti. Amíg az adaptív domborzatot eleve adottnak tekintjük, amit csak külső körülmények határoznak meg, s amit magának a szelekciónak a folyamata nem alakít folyamatosan, addig a versengés csökkentése által hajtott divergencia darwini koncepciója e képben nem vizualizálható. A divergencia-elv háttérbe szorulásával párhuzamosan a kutatók a populációk genetikai homogenizálódását kezdték szelekciós alaptendenciának tekinteni, s éppen a genetikai polimorfizmus, azaz a fajokon, populációkon belüli öröklődő változatosság fennmaradása igényelt speciális magyarázatot. E szerint az öröklődő sokféleséget speciális genetikai mechanizmusok tartják fenn, amelyeknek semmi közük a versengés csökkentéséhez: a változatok többsége a szelekció szempontjából semleges és átmeneti, vagy az allélok közti olyan gyakoriságfüggő szelekció tartja fenn, mint amelyet például a hemoglobin gén egy változatára heterozigóta egyedek előnye hoz létre a malária sújtotta területeken.

Az integráció fogalmi nehézségeit jól jelzi, hogy míg „a legrátermettebb fennmaradása” a szaporodási egységet képező mendeli populációkon belül vitathatatlan alapelv ma is, addig a kompetitív kizárás gondolata, azaz az egymáshoz hasonló, versengő fajok populációi közötti természetes szelekció problémássá vált. Hasonlóképpen, míg a faj rátermettségének fogalmát elfogadják, és ma is használják az elméleti ökológiában, addig a populációgenetikai rátermettség fogalmának összekötése a malthusi paraméterrel, azaz a populációk növekedési ütemével, még a jövő feladata egyes populációgenetikai monográfiák szerint is. Úgy véljük, ezek a fogalmi problémák a formalizált elméletek alább tárgyalt területein végbement nagymértékű fejlődés következtében mára kezelhetőkké váltak. Bár

a strukturált populációk elmélete (Metz et al., 1992), a populációdinamika (Berryman – Kindlmann, 2008), a társulásökológia (Chase – Leibold, 2003; Meszéna et al., 2006), a kvantitatív genetika (Lynch – Walsh, 1997) és az adaptív dinamika (Meszéna et al., 2005) mindegyike saját feltevés- és modellrendszerrel épített ki, a rátermettség közös fogalma révén mégis összekapcsolhatók.

Darwin szelekciós elméletének következetes alkalmazása fontos lépés lehet afelé, hogy az ökológia diszciplináris kríziséből kilábaljunk. Első lépésként kurrens ökológiai fogalmak használatával aktualizáljuk Darwin szelekciós elméletét.

Darwin logikája

Darwin szelekciós elméletének logikáját nemrégiben két amerikai kutató rekonstruálta a *Nature*-ben megjelent évfordulós cikkükben. David Reznick és Robert Ricklefs (2009) öt alapelve a következő: 1. az öröklődő változatosság, 2. az utódtöbblet-termelés, 3. a populációnövekedési korlátok jelenléte, amik a létért folyó küzdelemhez vezetnek, 4. a természetes szelekció: a létért folyó küzdelemben szükségképpen rengeteg egyed pusztul el, vagy marad utód nélkül, ami „a kedvező egyedi különbségek és változatok megőrzéséhez és a károsak eltűnéséhez” vezet, és 5. az adaptív divergencia: e küzdelemben azoknak a változatoknak a sikere várható, amelyek a „leginkább különböznek a közeli rokonaiktól a túléléshez és szaporodáshoz kapcsolódó szükségleteikben”.

Mi Darwinnak e princípiumokhoz kapcsolódó eredeti szövegeit ökológiai szempontból tekintjük át. Darwin egyik kiindulópontja az volt, hogy a születések és a halálozások számának ki kell egyenlítenie egymást ahhoz, hogy egy-egy faj fennmaradjon, s ez az egyen-

súly a „növekedési korlátok” eredménye. E korlátok megdöbbenően teljes listáját adja *A fajok eredete* harmadik fejezetében, példái közt szerepelnek *biotikus* kölcsönhatások (ragadozó–preda, gazda–parazita, növény–növényevő, növény–beporzó szervezet) amik szabályozhatják a populációk növekedését, és az *éghajlat* közvetett (a táplálék vagy a megfelelő élőhely megváltozott mennyiségén keresztül realizálódó), illetve közvetlen hatásai. Darwin hangsúlyozta, hogy utóbbiak közül a biotikus kapcsolatokon keresztül közvetett hatások az általánosak, míg például a hideg vagy az aszályal vívott küzdelem csak „a fajok földrajzi elterjedési területének határain zajlik”. Az öröklődő változatok közötti természetes szelekció abból a tapasztalati tényből, illetve logikai szükségszerűségéből következik, hogy a populációk növekedését előbb vagy utóbb valamilyen tényező korlátozza. Darwin szerint a természet az élőlény-populációkat jellemző exponenciális növekedési képesség következtében telített. „A magas geometriai növekedési ráta következtében minden terület teljesen tömve van.” Bármely aprócska előny a versenytárs változattal szemben azonnal a győztes változat egyedszámának növekedésében és a vesztes számának csökkenésében nyilvánul meg. Így a létért folyó küzdelemben a jobb változat/jobb faj fennmarad, míg a rosszabb kihál, s annál szorosabb lesz a verseny, minnél hasonlóbb változatok között folyik: „A küzdelem csaknem mindig a fajtársak közt lesz a legkeményebb, mivel azonos körzetekben fordulnak elő, ugyanazt a táplálékot igénylik, és ugyanazoknak a veszélyeknek vannak kitéve.” – azaz azok között a változatok között, amelyeknek azonosak a növekedési korlátaik. „Egy-egy faj változatai között csaknem ugyanilyen kemény lesz a küzdelem, és néha megfigyelhetjük, hogy

rövid idő alatt el is dől.” Ez a gondolat, tehát a populációkon belüli természetes szelekció és a populációk közti kompetitív kizárás közötti elvi hasonlóság veszett el hosszú időkre, amikor Gregor Mendel öröklélméletét integrálták az evolúciós elméletbe. Darwin ökológiai szempontból világosan és konkrétan fogalmazott, amikor azt magyarázta, hogy a változatoknak hogyan kell különbözniük ahhoz, hogy egymás mellett fennmaradhasanak: „minnél különbözőbbé válnak egy faj leszármazottai felépítésben, megjelenésben és szokásokban, annál inkább képesek lesznek arra, hogy a természet államának sok és szélesen változatos pozícióit betöltsék, s így egyedszámukat növeljék”. Még konkrétan fogalmazott, amikor egy „elképzel példával” illusztrálta mondandóját: „Vegyük a farkas esetét, amely sokféle vadra vadászik. Egy részüket az erejével, más részüket az ügyességével, megint másokat a gyorsaságával ejti el. Tétélezzük fel, hogy a leggyorsabb zsákmányának, mondjuk egy szarvasnak, az adott vidéken végbement valamiféle változás miatt megnövekedett a létszáma, a többi prédaállat száma pedig lecsökkent abban az évszakban, amikor a farkast a leginkább szorítja az élelemszerzés. Ilyen körülmények között a legfürgébb és a legsoványabb farkasoknak lesz a legjobb esélyük a túlélésre, és így a fennmaradásra és kiválasztódásra. [...] a Catskill-hegységben a farkasnak két változata él: egy agár alkatú, amely szarvasra vadászik, és egy másik, tömzsibb, rövidebb lábú, amely gyakrabban támadja meg a juhászok nyájait.” Darwin dinamikus gondolkodásmódja itt szépen megnyilvánul: a kétféle farkaspopuláció (a szarvason, illetve a juhon élő) növekedési korlátai különbözőek, ami mindkettő számára lehetővé teszi, hogy növeljék a számosságukat, azaz, hogy együtt éljenek. Ez a fajkép-

ződés alapja. Figyeljük meg, hogy ez a divergencia-elv feltételezi, hogy a farkasok között nem jelenhetnek meg olyan variánsok, amelyek egyaránt jók a juhok és a szarvasok eljítésében (lásd kényszerek).

A dinamikus gondolkodásmódon túl Darwin tisztában volt a változások véletlenszerű természetével is: „A pusztá véletlen, nevezhetjük így is, elérheti, hogy egy változat valamilyen tulajdonságában különbözzön a szüleitől, majd e változat utódai szintén ugyanebben a tulajdonságukban kissé nagyobb mértékben különbözzenek tőlük, de ez önmagában soha sem fogja megmagyarázni azokat a nagymértékű különbségeket, amelyeket egy nemzetség különböző fajai közt általában találunk.” Darwin tárgyalta a semleges változatok lehetséges sorsát is: „A se nem káros, se nem előnyös változatokat a természetes szelekció nem érinti, és vagy fluktuáló elemek maradnak – ahogy azt talán néhány polimorf fajnál látjuk –, vagy végül is fixálódnak a szervezet és a feltételek természetétől függően.”

Darwin gondolkodásmódjának ökológiai logikája a fajok exponenciális növekedési kapacitásának és az öröklődő változatok keletkezésének felismerésével indul, a növekedési korlátok elkerülhetetlenségének tényével folytatódik, majd az e korlátok divergenciájára állandóan folyó természetes szelekció gondolatával zárul. Ez a logika bizonyára nyilvánvaló volt az olyan kiváló ökológusok számára, mint Elton vagy David Lack, akik explicit módon összekapcsolták a természetes szelekció erősségét a populációk dinamikájával, illetve a növekedésszabályozást a jellegtelődéssel és a fajképződéssel. Hutchinson a niche fogalmát a Gause-féle kompetitív kizárási elvvel kapcsolta össze, míg MacArthur Ronald Fisher szelekciós alaptételét általáno-

sította ugyanebben a szellemben a szabályozott növekedésű populációkra. Mindezek ellenére Darwin robusztus gondolatai elsúlygyedtek a technikai nehézségek mocsarában, mind az ökológiában, mind az evolúcióelméletben.

DARWIN LOGIKÁJÁNAK AKTUALIZÁLÁSA

Szaporodási egységek

Modern értelmezésünk kiindulópontja három szaporodási vagy reprodukálódó egység, típus elkülönítése. Bármilyen reprodukálódó egység populációja képes exponenciális növekedésre. A reprodukálódó egységek lehetnek egy fajhoz tartozó, ivaros szaporodó egyedek (populációjuk a mendeli populáció), ivartalanul szaporodó egyedek, vagyis klónok (populációjuk a klónpopuláció) valamint az egy genetikai lokuszhoz tartozó géntváltozatok, azaz allélok (egy allél másolatainak populációja). Akkor van e szaporodási egységek öröklődő változatai között szelekció, ha azok populációinak tömegessége különböző ütemben növekszik: a legnagyobb növekedési rátájú változat exponenciálisan túlnövi az alacsonyabb ütemben szaporodó változatokat. A különböző tulajdonsággal rendelkező egyedek *rátermettsége* „annak a populációnak a növekedési rátája, ami kizárólag az adott tulajdonságú egyedekből áll.” Ez a definíció mindhárom szaporodási egység populációjára kiterjeszhető. Az ivaros szaporodó egyedek esetén a reprodukálódó tulajdonság a faji hovartartozás. A rátermettség az esetek többségében a külső körülmények és a többi jelenlévő változat tömegességének is függvénye.

Az ivaros szaporodó diploid szervezetek populációiban nem mindig a legrátermettebb genotípusú egyedek „győznek”: gondol-

junk arra, hogy ha a heterozigóták rátermettsége a legmagasabb – például a maláriával fertőzött területeken a hemoglobin sarlósejtes vérszegénységet okozó változatra heterozigóta emberek rátermettsége magasabb, mint a csak a normális vagy csak a mutáns allélt hordozó homozigótáké – akkor sem lesz a népességben mindenki heterozigóta. Az öröklés módja miatt a heterozigóták utódai között mindig előfordulnak homozigóták. Az egyedek által hordozott allélkombinációk minden ivarsejt-képződéskor felbomlanak, így nem reprodukálódnak, azaz a genotípus nem szaporodási egység. Maguk az allélok másolódnak, s másolataik száma mind szaporodás előtt, mind utána megszámlálható, azaz a darwini rátermettség-fogalom allélokra alkalmazható, míg ugyanez a genotípusokról, az allélok egy-egy egyedben előforduló kombinációiról nem mondható el. Mivel ugyanazon az alapon beszélhetünk allélok, klónok és mendeli populációk rátermettségéről, az allélok közti természetes szelekció folyamata analóg a klónok vagy a fajok mendeli populációi közti ökológiai kompetíció folyamatával. Így fel fogva a „kompetitív kizárás elve” és „a legrá-termettebb fennmaradása” felcserélhető kifejezések.

Populációreguláció és a létért folyó küzdelem

Amikor Darwin a „létért folyó küzdelem” fogalmát bevezette, megjegyezte, hogy „általánosságban, metaforikus értelemben” használja, azaz nem tudta a megfelelő fogalmat absztrakt szinten definiálni. A *fajok eredete* szövegére és Darwin fent vázolt logikájára támaszkodva úgy gondoljuk, hogy a „létért folyó küzdelem” néhány kivételtől eltekintve a szabályozó tényezők által indukált versenggel azonos. A növekedési korlátok ugyanis rendszerint szabályozó tényezők (táplálék,

ragadozó, parazita, tér stb.) vagy esetenként olyan extrém külső feltételek, amelyek között az egyedek pusztá fennmaradásukért küzdenek. A modern evolúciós elméletekkel összhangban ezt a kétfajta küzdelmet kétféle szelekciós folyamatnak feleltethetjük meg. A „kihalással történő természetes szelekció” az egyedek elemekkel folytatott harcából következik, és mind korlátlanul növekvő, mind szabályozott növekedésű populációkban bekövetkezik. Ez esetben a kevéssé alkalmas változatok elpusztulnak, mert populációjuk növekedési kapacitása negatív az adott körülmények között. Például a letális vagy terméketlenséget okozó mutációk minden körülmények között kihálnak, azaz a többi változat jelenléte nem befolyásolja sorsukat. A „kizárással történő természetes szelekció” esetén mindegyik változat növekedési kapacitása pozitív, azaz a tisztán egy-egy változat egyedekből álló populációk növekednének. Ez esetben korlátozó tényezők hiányában az összes változat fennmaradhatna, bár arányuk exponenciálisan változna. Ezért „kizárással történő természetes szelekció” nem fordulhat elő exponenciálisan növekvő populációkban, csak szabályozott növekedésűekben.

Fontos különbséget tenni a növekedési kapacitás (r_0) – ami a változat populációjának növekedését akkor jellemzi, amikor a populációdensitás kicsi (azaz a növekedés korlátlan) és nincsenek jelen más változatok –, valamint a rátermettség mértéke, a pillanatnyi (fejenkénti) növekedési ráta (r) között, ami a körülmények (biotikus és abiotikus) és a populációdensitás függvényében változik. Ha egy szabályozott növekedésű populációban egyetlen legjobb változat van, annak egyensúlyban nulla lesz az átlagos pillanatnyi növekedési rátája, míg a többi, kiszoruló változaté negatív.

Kizárás és robusztus együttélés

Implicit darwini gondolat az, hogy egy-egy változat fennmaradása vagy kizáródása azon múlik, hogy a versengő változatok egyedszáma hogyan szabályozódik. Idézzük fel a farkas példáját! Ha a két változat egyedszámát különböző táplálék szabályozza (juh, illetve szarvas), akkor a természetes szelekció egyes jellegek divergenciájához, végső soron fajképződéshez vezet. Ez a biológiai sokféleség gyökere. Darwin gondolata összekapcsolható továbbá a gyakoriságfüggő szelekció modern fogalmával, a növekedésszabályozásért felelős visszacsatolás dimenziószámával és a robusztus együttélés feltételeivel. Gyakoriságfüggő szelekcióról akkor beszélünk, amikor az egyes változatok rátermettsége, azaz populációik növekedési rátája függ attól, hogy milyen egyéb változatok milyen gyakorisággal vannak jelen. Ha a rátermettség csak a populációk összlétszámától függ, akkor denzitásfüggő szelekcióról beszélünk, és az ún. „visszacsatoló környezet” egydimenziós. Ilyenkor a változatok közti versengésnek egyetlen győztese van, amelyet valamelyik extrémum szabály jósol meg: például forrásért folyó versengés esetén az R^* -szabály (a legalacsonyabb tápanyag-koncentráción megélő növényfaj [allél, klón] győz) érvényes. Együttélés csak akkor lehetséges, ha a környezeti visszacsatolás több, mint egy dimenziós. Gyakoriságfüggő szelekció esetén a ritka változat előnye stabil együttéléshez vezet. Az együttélés csak akkor lesz robusztus, azaz ellenálló a környezeti változásokkal szemben, ha az együttélő populációkat más-más tényezők szabályozzák, vagy közös szabályozó tényezők esetén a szabályozás módjában nagymértékben különböznek. Mind a szabályozó tényezőkre kifejtett hatás mértékében, mind a szabályozó

tényezőkre való érzékenység mértékében jelentősen különbözniük kell az egyes változatoknak ahhoz, hogy a környezeti tényezők széles tartományában együtt éljenek.

Kényszerek és csereviszonyok

Az evolúciós ökológiában szokás „darwini démonnak” nevezni az olyan elképzelt élőlényt, amely egyszerre végtelen hosszú életű és végtelenül szapora. Ha szorosán követjük Darwin logikáját, akkor ez a „darwininak” nevezett „superorganizmus”, egyáltalán nem darwini. Darwin egyensúlyi szemlélete szerint ugyanis a növekedési korlátok eleve lehetlenné teszik egy ilyen démon létezését. Azaz egy halhatatlan, folyamatosan szaporodó gép helyett az igazi darwini démon olyan élőlény, amely maximális hatékonysággal fogyaszt minden forrást, foglal el minden teret, menekül el minden ragadozó elől, kerül el minden betegséget. Ez a változat minden más változatot kiszorítana, s egyeduralmuként végül egyensúlyban élne abiotikus szabályozó tényezőivel. Azaz az egyedi szerveződés csereviszonyokhoz vezető belső kényszerei nélkül nem lenne lehetséges a fajképződés.

Egy másik nem triviális következménye Darwin divergencia-elvének, hogy minden populációra a szabályozó tényezők egyedi kombinációja hat, és szelektál a lehetséges változatok között. Egy-egy fajnak számos, egymástól genetikailag eltérő populációja létezik változatos környezeti feltételek között, amelyek különböző szintű halálózashoz és termékenységhez vezetnek. A populációnövekedés szabályozottságának következtében néhány életmenet-tulajdonság (termékenységi ráták, halálózási ráták, ivarérettségi kora, reprodukív élethossz stb.) vagy denzitás- vagy gyakoriságfüggő kell hogy legyen. Ezért a nem szabályozó környezeti feltételek változó

sa nemcsak közvetlenül szelektálhat a változások között, hanem közvetve, az egyes változások denzitásának megváltoztatásán keresztül is, az életmenet-tulajdonságok denzitásfüggésének következtében. Az életmenet-jellemzők közti csereviszonyok és a növekedésszabályozás közös eredményeként sokszor megfigyelhető, hogy az optimális életmenet-stratégiák az egyensúlyi populációdensitás függvényében változnak. Ezt a mintázatot az *r/K-szelekció* elmélete tette közzismertté.

Fajképződés

A fajok eredetének – a Darwin számára legfontosabb megoldandó problémának – darwini magyarázata, mely a divergens evolúciót a kompetíciós nyomás csökkentése felé ható szelekcióval hozza közvetlen kapcsolatba, a mai elméleti megközelítések közül a *kompetitív/adaptív fajképződés* elméletével mutat nyilvánvaló rokonságot. A speciáció e darwini magyarázata a szimpatrikus (térbeli izoláció nélküli) mechanizmusok jelentőségét hangsúlyozza, ami éles ellentétben áll Ernst Mayr (2001) jellemzően allopatrikus szemléletével, aki számára ez egyértelműen alárendelt jelentőségű. Darwin számára a divergenciára történő szelekció a domináns fajképző mechanizmus, a különböző élőhelyekhez való alkalmazkodás a versengés enyhítésének csak egy speciális módja. A modern, formalizált niche-elmélet, az adaptív dinamika és az adaptív fajképződés elméletei a korábban tárgyalt értelemben egyértelműen a darwini speciáció elveire és a szimpatrikus fajképződés gyarapodó terepi bizonyítékaira épülnek. Ennek megfelelően a darwini speciáció szemléletmódja szinte változatlan tartalommal, de modern elméleti és empirikus módszerek birtokában, velük összhangban szolgálja a fajok eredetének és együttélésének megértését.

Az ökológia darwini alapelvei

Meggyőződésünk, hogy néhány, a darwini gondolat magvát képező alapelv következetes szem előtt tartásával az ökológia legfontosabb problémái logikailag egységes szemléleti keretben tárgyalhatók. Az alább felsorolt hét alapelvet az ökológia „kristályosodási gócai-nak” tekintjük, melyek köré megfelelően strukturált, koherens és a gyakorlatban is alkalmazható elméleti tudás szervezhető. Alább csak az alapelvek felsorolására szorítokunk – részletesebb kifejtésükre, logikai és módszer-elméleti kapcsolataik elemzésére készülő tankönyvünkben (Pásztor et al., *in prep.*) kerül sor.

Exponenciális növekedési kapacitás: Szabályozó visszacsatolások hiányában *bármely* önreprodukáló egységekből álló populáció létszáma exponenciálisan növekszik.

Öröklődő változatosság: *Minden* önreprodukáló egységekből álló populációban előfordulnak másolódási hibák, amelyek az utódokban öröklődnek, és befolyásolhatják azok szaporodási/túlélési sikerét.

Szabályozott növekedés: *Minden* növekvő populáció előbb-utóbb a saját további növekedésének gátjává válik: a populáció növekedés negatív visszacsatolással szabályozott folyamat, mely végül a populáció nulla gyarapodását eredményezi hosszú távon.

Kompetitív kizárás: Ha több populáció növekedését egyetlen környezeti tényező szabályozza, akkor *mindig* csak az az egy populáció marad fenn (nulla növekedési ütemmel), amelyet ez a tényező a legkevésbé gátol a növekedésben; a többi populáció kihal.

Robusztus együttélés: Különböző önreprodukáló egységek populációinak tartós

együttélése *kizárólag* akkor lehetséges, ha populációnövekedésük szabályozásában elegendő mértékben eltérnek egymástól.

Csereviszonykorlátok: Az egyedi tulajdonságok változatossága egyszerveződési vagy energetikai okokból *mindig* korlátozott; a rátermettség komponensei egymással többnyire csereviszonyban állnak.

Sztochaszticitás: A populációk véges méretéből eleve következik az ökológiai jelenségek sztochaszticitása. Az egyedek véges számából következően változataik száma is véges, és bármelyik változat pusztán véletlenül is kihalhat.

A fenti alapelvek *univerzálisak*, amennyiben minden önreprodukáló egység populációira szükségszerűen és általánosan érvényesek,

másrészt *koherensek* abban az értelemben, hogy levezethető belőlük egy, a szabályozott populációnövekedés elvén alapuló, integrált és formalizált ökológiai elmélet. *A fajok eredete* központi fogalma, a „létért folyó küzdelem” ebben a felfogásban a szabályozott populációnövekedés metaforája, amely a fenti hét alapelv kontextusában egyszerre adhat magyarázatot a természetben annyiszor megfigyelt, de megnyugtatóan máig meg nem értett biológiai sokféleség evolúciós létrejöttére és az azt fenntartó ökológiai mechanizmusok működés módjára.

Kulcsszavak: *Darwin, létért folyó küzdelem, populációreguláció, ökológia, evolúció, rátermettség, elmélet, alapelvek*

IRODALOM

- Berryman, Alan A. – Kindlmann, Pavel (2008): *Population Systems: A General Introduction*. 2. ed. Springer
- Chase, Jonathan M. – Leibold, Matthew A. (2003): *Ecological Niches, Linking Classical and Contemporary Approaches*. The University of Chicago Press, Chicago
- Cooper, Gregory J. (2003): *The Science of the Struggle for Existence: On the Foundations of Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Darwin, Charles (1872): *The Origin of Species by Means of Natural Selection, Or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 6th ed. John Murray, London, <http://darwin-online.org.uk/>
- Hanski, Ilkka (1999): *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York
- Harper, John L. (1967): A Darwinian Approach to Plant Ecology. *Journal of Ecology* 55, 247–270.
- Lack, David (1947): *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge
- Lewontin, Richard C. (2004): Building a Science of Population Biology. In: Singh, Rama Shankar – Uyenoyama, Marcy K. (eds.): *The Evolution of Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 7–20.
- Lynch, Michael – Walsh, Bruce (1997): *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

- Mayr, Ernst (2001): *What Evolution is*. Basic Books, New York
- Meszéna Géza – Gyllenberg, M. – Jacobs, F. J. – Metz, J. A. J. (2005): Link between Population Dynamics and Dynamics of Darwinian Evolution. *Physical Review Letters* 95, 078105.
- Meszéna Géza – Gyllenberg, M. – Pásztor L. – Metz, J. A. J. (2006): Competitive Exclusion and Limiting Similarity: A Unified Theory. *Theoretical Population Biology* 69, 68–87.
- Metz, Hans A. J. – Nisbet, R. M. – Geritz, S. A. H. (1992): How Should We Define “Fitness” for General Ecological Scenarios? *Trends in Ecology & Evolution* 7, 198–202.
- Pásztor Erzsébet – Botta-Dukát Z. – Czárán T. – Magyar G. – Meszéna G. (*in prep.*): *Theory Based Ecology. A Darwinian Approach*. Oxford University Press
- Reznick, David N. – Ricklefs, Robert E. (2009): Darwin's Bridge between Microevolution and Macroevolution. *Nature* 457, 837–842.
- Tilman, David (1988): *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton
- Turchin, Peter (2003): *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press
- Vida Gábor (szerk.) (1981–85): *Evolúció I–V*. Natura, Budapest