

Adaptív dinamika és a biodiverzitás evolúciója

KISDI ÉVA

*Department of Mathematics, University of Turku, FIN-20014 Turku, Finland, és
Eötvös Loránd Tudományegyetem, Genetikai Tanszék, H-1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1c*

Az adaptív dinamika eszköztára ökológiailag komplex rendszerekben is lehetővé teszi, hogy azonosítsuk a diverzitás evolúciójának és hosszú távú fennmaradásának kedvező ökológiai feltételeket. Fenotípusos modellekben a diverzitás evolúciója meglepően gyakori. Diploid szexuális fajokban ez jelenthet fajon belüli genetikai variabilitást, de megfelelő körülmények között nem-allopatrikus fajképződéshez is vezethet.

Szelekció és diverzitás

A természetes szelekciót tankönyveink a "legrátermettebb változat túlélése" elvnek megfelelően a legjobb allél elterjedésével, a kevésbé rátermett allélok eltűnésével asszociálják. Ezzel a szelekció - elvben - megmagyarázza ugyan az élőlények sokszor megdöbbentő fokú alkalmazkodottságát. Ám az egyetlen legrátermettebb változat győzelme összeférhetetlennek tűnhet az élővilág lélegzetelállító sokféleségével.

A legrátermettebb győzelme elől csakis akkor van menekvés, ha nincs egy eleve "legrátermettebb" változat, hanem a rátermettség az éppen jelen lévő változatok fajtájától és gyakoriságától függ. Az egyes fajokon belüli genetikai diverzitás fennmaradásához (a neutrális enzim-polimorfizmusoktól eltekintve) arra van szükség, hogy a ritka allél - bármelyik legyen is éppen ritka - előnyben legyen a gyakori allél(ek)hez képest (ún. védett polimorfizmus). Maga a mendeli öröklésment is előnyt biztosít a ritka allélnek, amennyiben a heterozigóta rátermettsége meghaladja a homozigótáét. A ritka allél ugyanis nagy valószínűséggel egy gyakori alléllal kerül

egy utódba, s ezek a heterozigóta utódok sikeresebbek lesznek a populáció átlagánál. A heterozigóta fölény azonban igen ritka jelenség; a gyakoriságfüggésnek általában valamilyen "külső" forrásból kell származnia.

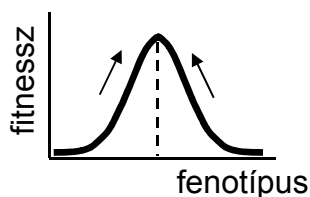
Bár gyakoriságfüggés tetszés szerint posztulálható egy modellben, mégis ettől a populációgenetika jó okkal ódzkodott. A gyakoriságfüggés "túl jó eszköz": megfelelő gyakoriságfüggést feltételezve egy modellből gyakorlatilag *bármilyen*, tetszés szerinti eredmény kihozható, ami viszont tudományosan értéktelen. A megoldás természetesen a biológiailag reális gyakoriságfüggések vizsgálata. A populációgenetika meg is indult ezen az úton, amikor a genetikai diverzitást különböző ökológiailag motivált modellekben vizsgálta (pl. heterogén környezet (Levene 1953), időben fluktuáló környezet (Haldane & Jayakar 1963), mimikri (Charlesworth & Charlesworth 1975), forráskompetíció (Christiansen & Loeschke 1980)). A diploid, esetleg többlokuszos öröklésmentből származó bonyolultság azonban a gyakorlatban korlátozta a komplexebb ökológiai rendszerek tanulmányozását.

Ahhoz, hogy a fajon belüli genetikai változatosság fajok sokféleségévé fordítódjon le, a születő fajok között reproduktív izolációnak kell kialakulnia. Ennek fő nehézsége genetikai természetű: ha kezdetben a szubpopulációk izolációja még tökéletlen, akkor az ökológiai tulajdonságokat és a párosodást szabályozó gének közötti rekombináció megakadályozza, hogy az ökológiailag specializált allélok konzekvensen egy-egy szubpopuláción belül maradjanak. (Ez a probléma természetesen nem merül fel akkor, ha a születő fajok teljes mértékben allopatrikusak: ilyenkor a reproduktív izolációt a fajképződés döntő, korai szakaszában maga földrajzi elkülönülés biztosítja.) A reproduktív izoláció populációgenetikai vizsgálata elengedhetetlen a fajképződés megértéséhez, viszont beépítése még komplikáltabbá teszi a modelleket. Így nem véletlen, hogy a fajképződéssel foglalkozó klasszikus populációgenetikai munkák lehetőleg egyszerű ökológiai feltevéseket használtak, sokszor a környezet térbeli heterogenitását feltételező Levene-modell legegyszerűbb változatára építettek (pl. Maynard Smith 1966, Dickinson & Antonovics 1973, Felsenstein 1981, Diehl & Bush 1989; Seger (1985) egy jelentősebb kivétel).

Fenotípusos modellek és ökológiai komplexitás

Az adaptáció összetettebb, életszerűbb ökológiai szituációkban való vizsgálatára a bonyolult populációgenetikai modellek helyett megszülettek az evolúciós ökológia fenotípusos optimalizációs modelljei (magyar nyelvű bevezetés: Pásztor 1985). Ezek a modellek arra koncentrálnak, hogy megtalálják a legrátermettebb fenotípust, illetve hogy megállapítsák, hogy különböző környezeteket összehasonlítva miért és hogyan változik az optimális fenotípus (pl. Pásztor 1988, Meszéna & Pásztor 1986, 1990). Többnyire folytonos jellegekről lévén szó, a szelekció dinamikáját a kvantitatív genetika nyomán egy adaptív tájképen való "hegymászásnak" képzelhetjük el (Lande 1979; 1. ábra): A populáció mindig magasabb rátermettségek felé mozdul el, ameddig fel nem ér a legrátermettebb fenotípusnak megfelelő hegycsúcsra.

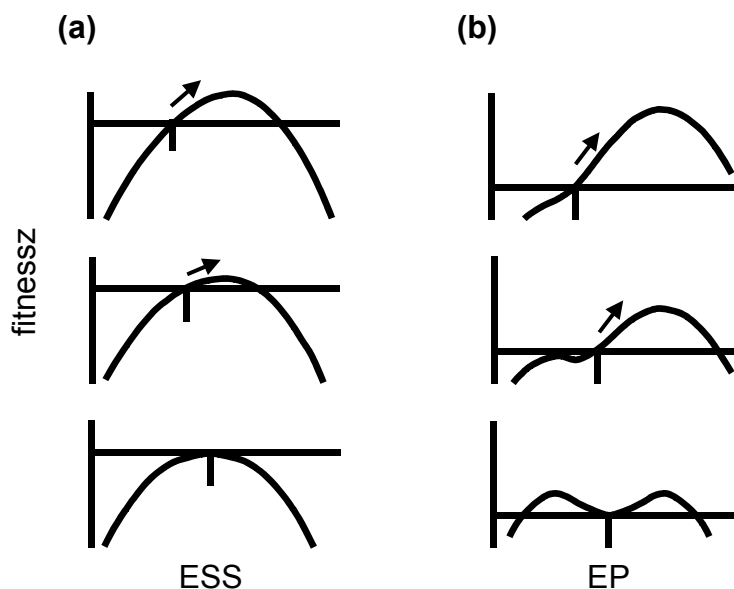
Az optimalizációs modellezés ismét feltételezi, hogy van egy eleve "legrátermettebb" fenotípus, vagyis hogy a rátermettség nem függ a populáció összetételétől. A diverzitás evolúciójának megértéséhez azonban éppen a gyakoriságfüggő esetekre kell koncentrálnunk. Az ökológia felől indulva pedig lépten-nyomon gyakoriságfüggésbe ütközünk: rengeteg ökológiaailag fontos szituációban (forráskompetíció, interferencia-kompetíció, predáció, mutualizmus, térben heterogén vagy időben fluktuáló környezet, stb.) a lehetséges új mutánsok rátermettsége a már jelen lévő fenotípusok fajtájától és gyakoriságától függ. A gyakoriságfüggő szelekció által meghatározott fenotípusos evolúció vizsgálata az adaptív dinamika területe. Bár az adaptív dinamikán belül is többféle megközelítés lehetséges (l. Abrams (2001) összefoglalóját), a jelen fejezetben csak azt az irányt tárgyaljuk, amely különösen a diverzitás evolúciójára helyezi a hangsúlyt (Metz et al. 1996, Geritz et al. 1997, 1998).



1. ábra. Változatlan adaptív tájkép, melyen a populáció mindig felfelé halad, amíg az optimális fenotípusnak megfelelő csúcsra nem ér.

Az adaptív tájkép szemléletes megközelítésében a gyakoriságfüggés annyit jelent, hogy amint az evolúció során a populáció összetétele változik, úgy a tájkép folytonosan átalakul (2. ábra). A populáció továbbra is minden egyes lépésben felfelé mozdul (a szelekció mindig az adott pillanatban rátermettebb fenotípusoknak kedvez, így a "hegymászó" jelleg megmarad). Ha a populáció elér egy hegycsúcsra, akkor az evolúció megáll: ez a fenotípus, *ha már elterjedt a populációban*, akkor rátermettebb a többinél (evolúciósan stabil stratégia, ESS; 2a ábra). A tájkép változása miatt azonban nem biztos, hogy az ESS különösebben rátermett egy tőle erősen különböző fenotípus populációjában.

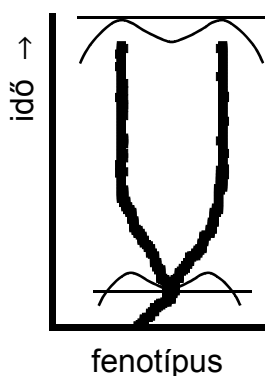
A változó adaptív tájképek furcsa vonása, hogy rajtuk a "hegymászás" nem feltétlenül vezet egy hegycsúcsra. A 2b ábrán a populáció ugyan mindig a nagyobb rátermettség felé mozdul el, ám eközben a tájkép völgye is mozog, és hátulról utoléri a populációt. Az evolúció így az adaptív tájkép mélypontján köt ki (Abrams et al. 1993). Szemben az optimalizációs modellek mozdulatlan tájképével itt nem arról van szó, hogy a populáció ezután vagy az egyik, vagy a másik csúcs felé indulna el: ha egyszerűen kimozdítjuk a populációt a mélypontról, akkor ismét visszaevolválódik oda ugyanúgy, ahogy eredetileg oda jutott.



2. ábra. Változó adaptív tájkép. Gyakoriságfüggő szelekció esetén a populáció összetételének változásával maga a tájkép is átalakul. (a) Evolúció egy evolúciósan stabil stratégia (ESS) felé; (b) evolúció egy evolúciós elágazási pont (EP) felé.

Evolúciós elágazás

Az adaptív tájkép mélypontjáról a populáció úgy kerülhet ki, hogy kettéválik, s a két különböző fenotípus - a mélypontnál fennálló szétválasztó (diszruptív) szelekciónak köszönhetően - eltávolodik egymástól (3. ábra). Egyszerű klonális öröklődés esetén a populáció nem marad csapdába esve a mélyponton, az evolúciósan elérhető mélypontok mindig elágazást tesznek lehetővé (Geritz et al. 1998). Az evolúciós fán szétváló ágak koevolúciója elvezethet két fenotípus evolúciósan stabil együttéléséhez (ahol a két fenotípus a tájkép két csúcsát foglalja el, mint a 3. ábrán), vagy újabb elágazási ponthoz érkezte több fenotípus is kialakulhat.



3. ábra. Evolúciós elágazás és az adaptív tájkép alakja az elágazási pontnál, illetve az evolúciósan stabil populációban.

A fenotípusos modell evolúciós elágazása jelzi, hogy a vizsgált ökológiai körülmények között a szelekció diverzitás kialakulásának kedvez. Az adaptív dinamikai kutatások talán legmeglepőbb tanulsága, hogy a diverzitásra való szelekció rendkívül gyakori: evolúciós elágazást találunk a legkülönbözőbb ökológiai rendszerekben (1. táblázat).

Diploid szexuálisan szaporodó fajokban a kialakuló diverzitás maradhat fajon belüli genetikai polimorfizmus. A genetikai diverzitás fajdiverzitássá csak akkor válik, ha reprodukív izoláció is kialakul; ebben az esetben az evolúciós elágazás ökológiailag differenciált fajokat hoz létre. A következőkben ezt a két lehetőséget vesszük szemügyre kissé közelebről.

1. táblázat. Ökológiai rendszerek, amelyekben fitnessz minimum felé tartó evolúciót találtak

| | |
|---|---|
| Forráskompetíció | Christiansen & Loeschcke 1980, Abrams et al. 1993, Metz et al. 1996, Mészéna & Metz 1996, Dieckmann & Doebeli 1999, Day 2000, 2001, Drossel & McKane 2000 |
| Aszimmetrikus (interferencia-) kompetíció | Abrams et al. 1993, Geritz et al. 1999, Kisdi 1999, Jansen & Mulder 1999, Kisdi & Geritz 2001 |
| Predáció | Abrams et al. 1993, Doebeli & Dieckmann 2000 |
| Gazda-parazita rendszer | Boots & Haraguci 1999 |
| Mutualizmus | Doebeli & Dieckmann 2000, Law et al. 2001 |
| Térben heterogén környezet | Brown & Pavlovic 1992, Mészéna et al. 1997, Geritz et al. 1998, Kisdi & Geritz 1999, Geritz & Kisdi 2000, Kisdi 2001 |
| Időben fluktuáló környezet | Mathias & Kisdi 2002 |
| Metapopuláció | Cohen & Levin 1991, Doebeli & Ruxton 1997, Parvinen 1999, in press, Mathias et al. 2001, Kisdi 2002 |
| Párosodási rendszerek | Hoekstra 1980, Metz et al. 1992, Cheptou & Mathias 2001, De Jong & Geritz 2001, Maire et al. 2001 |
| Szexuális szelekció | Van Doorn & Weissing 2001 |
| Prebiotikus replikátorok | Mészéna & Szathmáry 2001 |

Fajon belüli genetikai diverzitás

Mendeli öröklésment mellett a szülő fenotípusa nem adódik át közvetlenül az utódjaiba, de az *allélek* ugyanúgy adódnak át, mint klonális esetben a fenotípusok. Ezért az allélek evolúcióját leírhatjuk a klonális adaptív dinamika eszközeivel. Az allélek evolúciós elágazása egy eredetileg monomorf populációban genetikai polimorfizmust hoz létre. Az elágazást követően a szegregáló allélek kis mutációkkal egyre különbözőbbé válnak, míg a populáció el nem ér egy evolúciósan stabil genetikai polimorfizmust.

Hogyan viszonyul az allélek adaptív dinamikája a populációgenetika klasszikus modelljeihez? Ezt a kérdést a populációgenetikában jól ismert Levene-modellen keresztül szeretném megvilágítani. Levene (1953) megmutatta, hogy ha a populáció két különböző habitatot foglal el, akkor két allél stabil genetikai polimorfizmust alkothat. Maynard Smith & Hoekstra (1980) azonban felhívta a figyelmet arra, hogy ez a polimorfizmus gyenge szelekció esetén nem robusztus: a polimorfizmus csak akkor marad fenn a populációban, ha a habitatok relatív mérete egy kicsiny tartományba esik. A való életben persze igen valószínűtlen, hogy a habitatok mérete "finomhangolt" legyen. Az adaptív dinamikai modell ezzel szemben azt jósolja, hogy evolúciós elágazással polimorfizmust alakul ki minden ökológiai "finomhangolás"

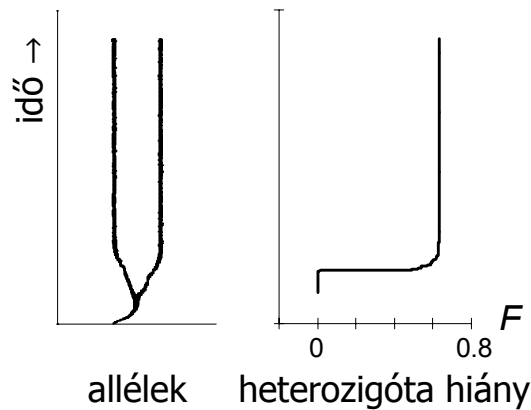
nélkül (Kisdi & Geritz 1999). A döntő különbség abban van, hogy az adaptív dinamikai modell nem csak kettő, hanem (potenciálisan) igen sok allélt tételez fel. Egy tetszőleges kiindulási allél valószínűleg nem is képes polimorfizmust alkotni a tőle csak kissé különböző mutánsával: ehelyett a sikeres mutánsok helyettesítik az előzőleg elterjedt alléleket. Az allél-helyettesítések sorozatával a populáció fenotípusa addig evolválódik, amíg el nem jut az evolúciós elágazási ponthoz. Itt olyan allélekhez érkezünk, amelyek *éppen az adott ökológiai körülmények között* (az élőhely által meghatározott habitat-méreték mellett) képesek polimorfizmust kialakítani. Az ökológiai adottságok helyett az allélek "finomhangoltak". Ezt a fajta finomhangolást - kellő genetikai flexibilitás, elegendően sokfajta allél esetén - az evolúció automatikusan biztosítja. Megjegyzendő, hogy a polimorfizmus robusztusságával kapcsolatban mondottak az adaptív dinamika elmélete szerint nem csak a Levene-modellben igazak: tetszőleges modellben két egymáshoz hasonló allél általában nem képes polimorfizmust alkotni, hanem a polimorfizmus megjelenését vagy a valószínűtlen ökológiai, vagy az allélhelyettesítésekből adódó evolúciós finomhangolásnak kell megelőznie.

Fajdiverzitás

Az evolúciós elágazás akkor felel meg fajképződésnek, ha reprodukív izoláció alakul ki a születő fajok között. Az izoláció lehet a fenotípusos szétválás egyenes következménye. Például az almalégy (*Rhagoletis pomonella*) galagonyára és almára specializálódott rasszai között a gyümölcsök beérésének eltérő ideje miatt szétválasztó szelekció hat a bábból való kibúvás időzítésére. A különböző időzítés alkalmazkodás a gazdanövényhez, de egyszersmind azt is megnehezíti, hogy a különböző rasszokhoz tartozó egyedek egymással párosodjanak (Feder 1998).

Ha a párválasztást egy külön lokusz befolyásolja (mely közvetlen szelekció alatt nem áll), akkor a genetikai részletek döntően befolyásolják a reprodukív izoláció evolúcióját. A genetikai polimorfizmust kialakító evolúciós elágazás kezdetén a köztes fenotípusú heterozigóták hátrányban vannak, s ezért a szelekció kedvez az asszortatív párosodásnak. Ez a szelekció azonban eleinte gyenge, s emiatt a rekombináció megakadályozza a szelektált lokusz és a párosodási lokusz közötti kapcsoltság létrejöttét, s ezzel a homozigóták közötti reprodukív izoláció kialakulását

(Felsenstein 1981). Ahogy az allélek egyre jobban szétválnak, a heterozigóták elleni szelekció erősödik, s egy ponton - az asszortativitást befolyásoló lokusz allélgyakoriságának és penetranciájának, valamint a rekombinációs rátának függvényében - létrejöhet a homozigóták közötti asszortatív párosodás (4. ábra). Ha viszont a szelekció nem válik elég erőssé ahhoz, hogy a rekombinációt legyőzze, akkor a populáció további evolúciója során a heterozigóta hátrány eltűnhet. Ezután hiába jelenne meg egy "jobb" asszortatív párosodási mechanizmus (nagyobb penetranciával vagy kisebb rekombinációval): a fajképződésre nyíló lehetőséget a populáció elszalasztotta (Geritz & Kisdi 2000).



4. ábra. Allélek evolúciós elágazása és reproduktív izoláció kialakulása. A párosodás asszortativitását a szelektált lokuszon heterozigóta utódok Hardy-Weinberg egyensúlyhoz viszonyított hiánya ($F = 1 - H/2pq$) méri. A párosodási lokusszal való kapcsoltság megjelenésekor a heterozigóták gyakorisága lezuhan, a homozigóták között (a párosodási "hibák", vagyis a párosodási lokusz 1-nél kisebb penetranciájából kifolyólag részleges) reproduktív izoláció jön létre. (Geritz & Kisdi 2000 alapján)

Konklúzió

Az evolúciós elágazási pontok azonosításával az adaptív dinamika megmutatja, hogy mely (akár meglehetősen komplex) ökológiai feltételek kedveznek a diverzitás evolúciójának. Ha az evolúciós elágazást genetikai megkötöttségek megakadályozzák (pl. soklokuszos genetika lokuszonként csak két alléllal; Abrams et al. 1993), akkor a populáció permanensen megreked az adaptív tájkép mélypontján, azaz nem tud adaptálódni a környezetéhez. Flexibilisebb genetikai variáció mellett (pl. egy lokuszon sok lehetséges allél esetén) fajon belüli genetikai polimorfizmus evolválódhat (Kisdi & Geritz 1999). A hátrányban lévő heterozigóták szegregációs terhet jelentenek a populáció számára, amitől vagy a dominancia-recesszivitás fajon belüli evolúciója révén lehet megszabadulni (Van Dooren 1999), vagy pedig a homozigóták közötti reprodukív izolációval, azaz fajképződés révén (Geritz & Kisdi 2000; l. még Dieckmann & Doebeli 1999). Az evolúciós elágazások gyakori volta (1. táblázat) újra ráirányítja a figyelmet a nem-allopatrikus fajképződés lehetőségére. Az adaptív dinamika ezzel hozzájárul azon új elméleti és empirikus eredményekhez, melyek révén a fajképződés nem-allopatrikus módjai ismét polgárjogot nyernek az evolúcióbiológiában (Via 2001).

További információ: egy bővebb adaptív dinamika irodalomjegyzék a <http://users.utu.fi/evakis/addyn.htm> weboldalon található

Köszönetnyilvánítás

Hálás vagyok Vida Gábor professzornak és Pásztor Erzsébetnek pályám kezdete óta belém vetett bizalmáért és segítségéért. A fejezetben foglaltak Stefan Geritz-zel, Meszéna Gézával és Hans (J.A.J.) Metz-zel közös munkánkon alapulnak. A fejezet megírása idején a ModLife európai kutatási hálózat (Human Potential Programme, European Commission, HPRN-CT-2000-00051) és a Finn Tudományos Akadémia anyagi támogatását élveztem.

Hivatkozások

- Abrams P. A. 2001. Modelling the adaptive dynamics of traits involved in inter- and intraspecific interactions: An assessment of three methods. *Ecology Letters* 4:166-175.
- Abrams P. A., H. Matsuda & Y. Harada. 1993. Evolutionarily unstable fitness maxima and stable fitness minima of continuous traits. *Evol. Ecol.* 7:465-487.
- Brown J. S. & N. B. Pavlovic. 1992. Evolution in heterogeneous environments: Effects of migration on habitat specialization. *Evol. Ecol.* 6:360-382.
- Charlesworth D. & B. Charlesworth. 1975. Theoretical genetics of Batesian mimicry. I. Single-locus models. *J. theor. Biol.* 55:283-303.
- Cheptou P.-O. & A. Mathias. 2001. Can varying inbreeding depression select for intermediary selfing rate? *Am. Nat.* 157:361-373.
- Christiansen F. B. & V. Loeschcke. 1980. Evolution and intraspecific exploitative competition. I. One locus theory for small additive gene effects. *Theor. Pop. Biol.* 18:297-313.
- Cohen D. & S. A. Levin. 1991. Dispersal in patchy environments: The effects of temporal and spatial structure. *Theor. Pop. Biol.* 39:63-99.
- Day T. 2000. Competition and the effect of spatial resource heterogeneity on evolutionary diversification. *Am. Nat.* 155:790-803.
- Day T. 2001. Population structure inhibits evolutionary diversification under competition for resources. *Genetica* 112-113:71-86.
- De Jong T. & S. A. H. Geritz. 2001. The role of geitonogamy in the gradual evolution towards dioecy in cosexual plants. *Selection* 2:133-146.
- Dickinson H. & J. Antonovics. 1973. Theoretical considerations of sympatric divergence. *Am. Nat.* 107:256-274.
- Dieckmann U. & M. Doebeli. 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400:354-357.
- Diehl S. R. & G. L. Bush. 1989. The role of habitat preference in adaptation and speciation. In: D. Otte & J. A. Endler (eds): *Speciation and its consequences*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, pp. 345-365.
- Doebeli M. & U. Dieckmann. 2000. Evolutionary branching and sympatric speciation caused by different types of ecological interactions. *Am. Nat.* 156:S77-S101.
- Doebeli M. & G. D. Ruxton. 1997. Evolution of dispersal rates in metapopulation models: Branching and cyclic dynamics in phenotype space. *Evolution* 51:1730-1741.

- Drossel B. & A. McKane. 2000. Competitive speciation in quantitative genetic models. *J. theor. Biol.* 204:467-478.
- Feder J. L. 1998. The apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*: Flies in the face of conventional wisdom about speciation? In: D. J. Howard & S. H. Berlocher (eds): *Endless forms: Species and speciation*, Oxford University Press, pp. 130-144.
- Felsenstein J. 1981. Scepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution* 35: 124-138.
- Geritz S. A. H. & E. Kisdi. 2000. Adaptive dynamics in diploid, sexual populations and the evolution of reproductive isolation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267:1671-1678.
- Geritz S. A. H., E. Kisdi, G. Meszéna & J. A. J. Metz. 1998. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evol. Ecol.* 12:35-57.
- Geritz S. A. H., J. A. J. Metz, E. Kisdi & G. Meszéna. 1997. Dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Phys. Rev. Letters* 78:2024-2027.
- Geritz S. A. H., E. van der Meijden & J. A. J. Metz. 1999. Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theor. Pop. Biol.* 55:324-343.
- Haldane J. B. S. & S. D. Jayakar. 1963. Polymorphism due to selection of varying direction. *J. Genet.* 58:237-242.
- Hoekstra R. F. 1980. Why do organisms produce gametes of only two different sizes? Some theoretical aspects of the evolution of anisogamy. *J. theor. Biol.* 87:785-793.
- Jansen V. A. A. & G. S. E. E. Mulder. 1999. Evolving biodiversity. *Ecology Letters* 2:379-386.
- Kisdi E. 1999. Evolutionary branching under asymmetric competition. *J. theor. Biol.* 197:149-162.
- Kisdi E. 2001. Long-term adaptive diversity in Levene-type models. *Evol. Ecol. Res.* 3:721-727.
- Kisdi E. 2002. Dispersal: Risk spreading versus local adaptation. *Am. Nat.*, in press.
- Kisdi E. & S. A. G. Geritz. 2001. Evolutionary disarmament in interspecific competition. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268:2589-2594.
- Kisdi E. & S. A. H. Geritz. 1999. Adaptive dynamics in allele space: Evolution of genetic polymorphism by small mutations in a heterogeneous environment. *Evolution* 53:993-1008.
- Lande R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain:body size allometry. *Evolution* 33:402-416.

- Law R., J. L. Bronstein & R. Ferriere. 2001. On mutualists and exploiters: Plant-insect coevolution in pollinating seed-parasite systems. *J. theor. Biol.* 212:373-389.
- Levene H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *Am. Nat.* 87:331-333.
- Maire N., M. Ackermann & M. Doebeli. 2001. Evolutionary branching and the evolution of anisogamy. *Selection* 2:119-132.
- Mathias A. & E. Kisdi. 2002. Adaptive diversification of germination strategies. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:151-156.
- Mathias A., E. Kisdi & I. Olivieri. 2001. Divergent evolution of dispersal in a heterogeneous and variable landscape. *Evolution* 55:246-259.
- Maynard Smith J. 1966. Sympatric speciation. *Am.Nat.* 100:637-650.
- Maynard Smith J. & R. Hoekstra. 1980. Polymorphism in a varied environment: How robust are the models? *Genet. Res. Camb.* 35:45-57.
- Meszéna G., I. Czibula & S. A. H. Geritz. 1997. Adaptive dynamics in a 2-patch environment: A toy model for allopatric and parapatric speciation. *J. Biol. Syst.* 5:265-284.
- Meszéna G. & J.A.J. Metz. 1996 Species diversity and population regulation: Importance of environmental feed-back dimensionality. In: U. Dieckmann & J.A.J. Metz (eds): *Elements of adaptive dynamics*. Cambridge University Press, in press; also available as IIASA Interim Report IR-99-045 at <http://www.iiasa.ac.at/cgi-bin/pubsrch?IR99045>
- Meszéna G., E. Pásztor. 1986. Density-dependent life history strategies 1. Study of the density dependence of the relationship between fertility and juvenile survivorship. *Abstracta Botanica* 10:97-116.
- Meszéna G., E. Pásztor. 1990. Population regulation and optimal life history strategies. In: J. Maynard Smith & G. Vida (eds): *Organizational constraints on the dynamics of evolution*, Manchester University Press, pp. 321-332.
- Meszéna G. & E. Szathmáry. 2001. Adaptive dynamics of parabolic replicators. *Selection* 2:147-160.
- Metz J. A. J., S. A. H. Geritz, G. Meszéna, F. J. A. Jacobs & J. S. van Heerwaarden. 1996. Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In: S. J. van Strien & S. M. Verduyn Lunel (eds): *Stochastic and spatial structures of dynamical systems*. North Holland, pp. 183-231.
- Metz J. A. J., R. M. Nisbet, S. A. H. Geritz. 1992. How should we define 'fitness' for general ecological scenarios? *TREE* 7:198-202.

Parvinen K. 1999. Evolution of migration in a metapopulation. *Bull. Math. Biol.* 61:531-550.

Parvinen K. Evolutionary branching of dispersal strategies in structured metapopulations. *J. Math. Biol.* in press.

Pásztor E. 1985. A természet rendje és az evolúcióökológia. In: Vida G. (ed): *Evolúció V. Az evolúciókutatás perspektívái.* Natura, Budapest, pp. 34-52.

Pásztor E. 1988. Unexploited dimensions of optimization life history theory. In: de Jong (ed), *Population genetics and Evolution.* Springer, Berlin, pp. 19-33.

Seger J. 1985. Intraspecific resource competition as a cause of sympatric speciation. In: P.J. Greenwood, P.H. Harvey & M. Slatkin (eds.): *Evolution. Essays in honour of John Maynard Smith.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 43-53.

Van Dooren T. J. M. 1999. The evolutionary ecology of dominance-recessivity. *J. theor. Biol.* 198:519-532.

Van Doorn G. S. & F. Weissing. 2001. Ecological versus sexual selection models of sympatric speciation: a synthesis. *Selection* 2:17-40.

Via S. 2001. Sympatric speciation in animals: The ugly duckling grows up. *TREE* 16:381-390.