

ÉRTEKEZÉSEK  
EMLÉKEZÉSEK

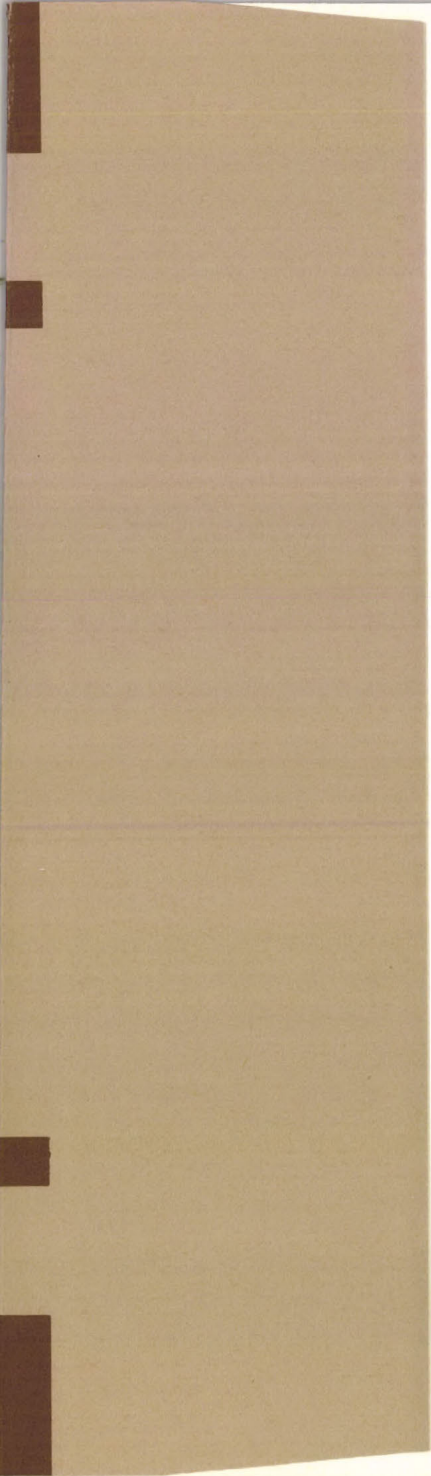
JERMY TIBOR

GONDOLATOK  
A KOEVOLÚCIÓRÓL



50

AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST



**ÉRTEKEZÉSEK  
EMLÉKEZÉSEK**

ÉRTEKEZÉSEK  
EMLÉKEZÉSEK

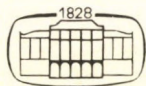
SZERKESZTI  
TOLNAI MÁRTON

JERMY TIBOR

GONDOLATOK  
A KOEVOLÚCIÓRÓL

AKADÉMIAI SZÉKFOGLALÓ

1986. MÁRCIUS 11.



AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST

A kiadványsorozatban a Magyar Tudományos Akadémia 1982.  
évi CXLII. Közgyűlése időpontjától megválasztott rendes és  
levelező tagok székfoglalói – önálló kötetben – látnak  
napvilágot.

A sorozat indításáról az Akadémia főtítkárának 22/1/1982.  
számú állásfoglalása rendelkezett.

ISBN 963 05 4445 8

A kiadásért felelős az Akadémiai Kiadó és Nyomda főigazgatója

Felelős szerkesztő: Bíró Eszter

A tipográfia és a kötésterv Löblin Judit munkája

Műszaki szerkesztő: Kerek Imréné

Terjedelem: 2, 17 (A/5) ív

HU ISSN 0236-6258

87.15915 Akadémiai Kiadó és Nyomda

Felelős vezető: Hazai György

© Akadémiai Kiadó, Budapest 1987, Jermy Tibor

Printed in Hungary

Az ökológiának századunk második felében tapasztalható renaissance-a abban is megnyilvánul, hogy az ökológiai interakcióknak az evolúcióban játszott szerepével foglalkozó publikációk száma az elmúlt évtizedben rohamosan megnőtt. Az e téren végzett kutatások ma már a sokak által önálló diszciplínának tekintett „evolúció-ökológiá”-vá nőttek ki magukat, mely, mint arra ROUGHGARDEN (1979) rámutatott, a populációökológiát és az evolúcióelméletet egyesíti magában.

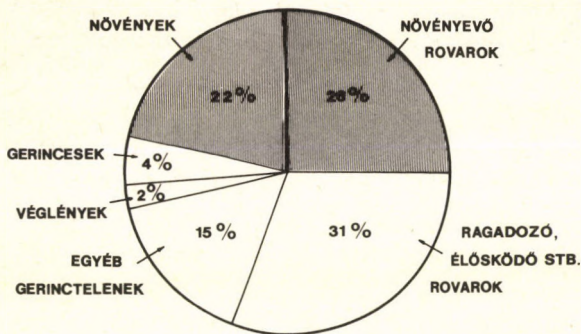
Az evolúció-ökológia egyik fontos feladata a különböző fajok együtt élő populációi közötti kölcsönhatások evolúciós következményeinek feltárása. Bár már DARWIN (1859) említést tesz például a virágos növények és a virágmegporzó rovarok közötti kapcsolat valószínű evolúciós szerepéről, a populációk közötti kölcsönhatásokra visszavezethető evolúciós folyamatok megjelölésére ma általánosan használt „koevolúció” kifejezést csak 1964-ben EHRLICH és RAVEN vezette be a lepkék és a növények együttes evolúciójáról szóló cikkében. Ez a közlemény azóta az evolúció irodalmának egyik leggyakrabban idézett közleményévé vált: nemrég szerepelt a Current Contents “citation classics” listáján [C. C. Life Sciences, 27(37), 16, 1984]. Ennek oka nemcsak a cikk kétségtelen stimuláló hatásá-

ban keresendő, hanem abban is, hogy a magasabb rendű növények és a növényevő rovarok rendkívüli faj- és életforma-gazdagsága mélysegesen impresszionál minden kutatót, aki a természetes társulások elemzésén keresztül keres választ az evolúció kérdéseire. Ugyanis, ha számba vesszük a ma ismert fajokat (1. ábra) — az algáktól, gombáktól és egyéb mikroorganizmusoktól eltekintve — akkor kiderül, hogy azok 22%-át a magasabb rendű növények, 26%-át pedig a növényevő rovarok teszik ki (STRONG et al., 1984). Tehát az érintett fajok számát tekintve sem mellékes jelentőségű kérdéstről van szó. Ugyanakkor érdemes megjegyezni, hogy az állatvilág evolúciójának törvényszerűségeivel foglalkozó munkák korábban szinte kizárólag a gerinces állatok, tehát az ábrában szereplő fajok mindössze 4%-ának vizsgálatára támaszkodtak.

Az idézett cikkben EHRlich és RAVEN abból indul ki, hogy a lepkék rendjének több családjában a fajok szigorúan csak egyetlen vagy legfeljebb egy-két, többnyire rokon növénycsalád fajaira specializálódtak, vagyis a növényfajok és a rajtuk élő lepkéfajok párhuzamos filogenetikai sorokat alkotnak. Ezek létrejöttét a szerzők a következő evolúciós mechanizmussal magyarázták:

Táplálkozásukkal a rovarok csökkentik a növények rátermettségét (fitness-ét), vagyis szelekciós hatást képesek kifejteni. Mutációk eredményeképpen egyes növényegyedek riasz-





1. ábra. Az ismert fajok megoszlása a magasabb rendű élőlények csoportjai között (STRONG et al., 1984, nyomán)

tó vagy mérgező hatású másodlagos növényi anyagokat (alkaloidok, glükozidok stb.) kezdenek termelni, az ilyen növényegyedeket a rovarok elkerülik vagy csak kevéssé károsítják, tehát a másodlagos növényi anyagok fokozott termelése irányában szelektálják a növényeket. Az így rezisztenssé vált növények – megszabadulván a rovarok támadásától – új adaptív zónába kerülnek, ahol radiációjuk fokozottabban lehetővé válik. Viszont egyes rovarok alkalmazkodhatnak a rezisztens növényekhez és – mentesülve a korábbi tápnövényükön velük együtt élt többi fitofág populációkkal való versengéstől – maguk is új adaptív zónába jutnak és szintén szabadon evolválhatnak. A koevolúció lényege tehát a *reciprok*

*szelekciós kölcsönhatás*, mely egyrészt a rezisztenciát biztosító növényi tulajdonságok (főleg másodlagos növényi anyagok) megjelenését, másrészt a rovarok fokozódó táplálkozási specializációját eredményezi, és végső soron a két élőlénycsoport közötti párhuzamos filogenetikai sorok kialakulásához vezet.

EHRlich és RAVEN hipotézisével kapcsolatban számos szerző felelevenítette FRAENKEL (1959) feltételezését, mely szerint a másodlagos növényi anyagok létezésének értelme, „raison d'être”-je, a rovarok elleni védelem. Sőt, az utóbbi években egyes szerzők, kihasználva a napi politika kínálta analógiákat, szenzációt hajhászó tálalásban egyenesen a növények és a rovarok közötti „fegyverkezési versenyről” (arms race) írnak (BERENBAUM és FEENY, 1981). Ebben a versenyben a növények egyre újabb másodlagos anyagokat „találnak fel” a védelmükre, viszont egyes rovarok, alkalmazkodva az új anyagokhoz, képesek áttörni a védelmet, és így tovább.

EHRlich és RAVEN közleménye különböző koevolúciós matematikai modellek kidolgozásához is alapul szolgált (ROUGHGARDEN, 1983). Más szerzők feltételezik (ZWÖLFER, 1978), hogy a rovaroknak és a zárvatermő növényeknek a krétában és a harmadidőszakban kimutatható robbanásszerű radiációja és az ennek következtében kialakult hallatlan fajtagazdaság is a két élőlénycso-

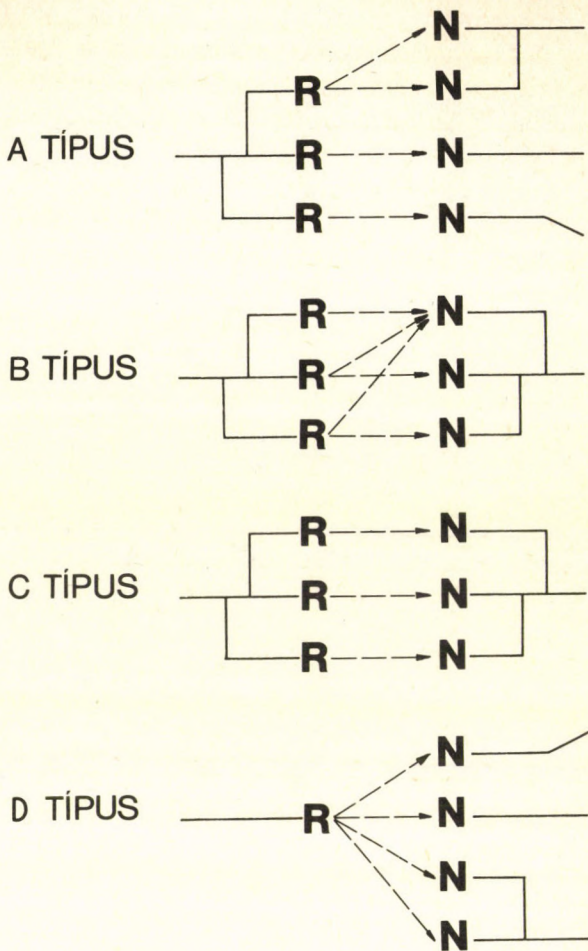
port közötti reciprok evolúciós interakciók eredménye.

A növény—rovar evolúciós modellt számos más élőlénycsoportra is alkalmazták, és a ko-evolúció iskolapéldájaként került bele a kézikönyvekbe. Nem vitás, hogy ez a hipotézis rendkívül plauzibilis, hiszen a két élőlénycsoport viszonyának számos vonását megmagyarázni látszik és más élőlény-együttesekre is alkalmazhatónak tűnik, csak egyetlen hibája van, ti. az, hogy alapvetően téves. Ez a következőkkel bizonyítható:

Ha megvizsgáljuk, hogy milyen taxonómiai (filetikus) kapcsolat van egy fitofág rovarfaj vagy rokon rovarfajok tápnövényei között (2. ábra), akkor a következő négy fő típust különböztethetjük meg (JERMY, 1984):

Az *A-típus*ban közeli rokon rovarfajok nem közeli rokon növényfajokon élnek. Ez a típus a növényevő rovarfajok jelentős részét öleli fel. Ide tartoznak az ún. tápnövényraszszok, valamint azok a testvér (sibling) fajok is, amelyek alaktanilag azonosak vagy majdnem azonosak, és gyakran csak igen eltérő tápnövényeik alapján különböztethetők meg.

A *B-típus*ba sorolt esetekben közeli rokon rovarfajok közeli rokon (ugyanazon genusba vagy családba tartozó) növényekre specializálódtak, de tápnövény-spektrumaik részben átfedik egymást. Ez a típus valamivel kevésbé gyakori, mint az előbbi.



**2. ábra.** A növényevő rovarok és tápnövényeik  
 filetikus kapcsolatainak lehetséges típusai.  
 R = rovarfaj; N = növényfaj; a szaggatott nyilak  
 a táplálkozási kapcsolatokat, az elágazó,  
 illetve széttartó vonalak a rokonság fennállását,  
 illetve hiányát fejezik ki

A *C-típus* lényegében a B-típus egy speciális esete, melyben a rovarfajok szűken specializálódtak (esetleg monofágok) közeli rokon növényfajokra. Csak néhány eset ismeretes.

A *D-típus*ba a polifág rovarfajok tartoznak, amelyek különböző családokba vagy rendekbe sorolt növényfajokon képesek élni. Ez a típus kevésbé gyakori, mint az A és a B, ugyanis a táplálékspecialista (oligo- és monofág) fajok valamennyi rovarrendben többségben vannak.

Nyilvánvaló, hogy párhuzamos filogenetikai sorok koevolúciós kialakulása csak a B- és a C-típus esetében tételezhető fel, ami azt jelenti, hogy EHRlich és RAVEN feltevése eleve csak a növény-rovar kapcsolatok kisebb részére lehet érvényes. Minthogy azonban ez a két típus is számos rovarfajt foglal magában, fontos megvizsgálni, hogy ezek az esetek mennyiben támasztják alá a hipotézist. Ehhez annak 4 premisszáját célszerű elemzés tárgyává tenni.

Az *1. premissza* annak a feltételezése, hogy a növényevő rovarok csökkentik a növények rátermettségét — fitnessét —, tehát szelekciós nyomást gyakorolnak rájuk, vagyis rezisztenciára szelektálnak.

A mező- és erdőgazdaságnak, valamint a gyomnövények ellen rovarokkal végzett biológiai védekezésnek általános tapasztalata, hogy a rovarok jelentősen képesek csökkenteni a növények fitnessét. Azonban tekintetbe kell vennünk, hogy a kultúrnövények tiszta álló-

mányai és a tömeges gyompopulációk különösen kedvező feltételeket teremtenek a fitofág rovarok nagymérvű elszaporodásához. Lényegében más azonban a helyzet a sokkal diverzebb természetes növénytársulásokban. Ezekben az alábbi tények miatt nagyon is kétséges a fitness-csökkentő hatás:

1. Az egyes rovarfajok elterjedési területe rendszerint a tápnövények areájának csak egy részére terjed ki, és ezen belül is foltos előfordulást mutat. Egy adott rovarfaj tehát eleve tápnövénye állományának csak egy részére gyakorolhat szelekciós hatást.

2. A rovarok túlnyomó többségének populációsűrűsége a tápnövényállományokhoz viszonyítva igen kicsi, sőt egyes rovarfajok átmeneti lokális kiveszése is általános jelenség.

3. A fitofág rovarfajok egy töredéke időszakos tömeges elszaporodásra képes ugyan, de ez többnyire tápnövényállományaiknak csak egy részét érinti, foltosan jelentkeznek, és a tömegszaporodás időszakait hosszú nyugalmi periódusok választják el egymástól.

4. Éppen saját vizsgálataink mutattak rá, hogy a természetes növényállományokban a rovarok véletlenszerűen találják meg tápnövényeiket, ezért mindig megvan annak a lehetősége, hogy a tápnövényegyedek jelentős része mentes maradjon az adott specialista rovarfaj támadásától.

Ezek a körülmények eleve kizárják annak a lehetőségét, hogy a rovarok egyes növény-

egyedekben esetleg megjelenő, eltérő tulajdonságok (rezisztencia faktorok) szerint szelektív fitness-csökkenést okozzanak, tehát megfelelő populációgenetikai hatást fejtsenek ki, ami nélkül szelekció nem lehetséges.

Megjegyzendő még, hogy egyes esetekben a fitofág rovarok táplálkozásának hatására nem fitness-csökkenést, hanem ellenkezőleg, fitness-növekedést tapasztaltak (APOSTOLOV, 1967; BOSCHER, 1979; HENDRIX és TRAPP, 1981).

Jellemző, hogy míg számos zoológus magáévá tette EHRLICH és RAVEN (1964) feltételezését, addig a botanikusok többsége a fitofág rovarokat nem tekinti számottevő szelektációs tényezőnek a növények evolúciójában (HARPER, 1977). Egyes zoológusok – pl. ZWÖLFER (1978) – azzal is érvelnek, hogy a növények és a rovarok jelenlegi koegzisztenciájának egyensúlya az evolúció korábbi szakaszában uralkodott viszonyokra vezethető vissza, amikor a rovarok sokkal intenzívebben támadták a növényeket, s így rezisztenciára szelektáltak. Ezt a feltételezést azonban semmilyen paleobiológiai adat nem támasztja alá (COX, 1974). Sőt, a paleobotanikusok véleménye szerint a rovarok diverzitási paramétereiben a kréta és a harmadidőszak során kimutatható ingadozások igen nagy valószínűséggel nem az okai, hanem a következményei a zárvatermő növények evolúciójának (DOYLE, 1978; TIFFNEY, 1981).

Összefoglalóan az a következtetés vonható le, hogy a fitofág rovaroknak a növényekre gyakorolt populációgenetikai hatása, az esetek túlnyomó többségében elhanyagolható, tehát rezisztenciára nem szelektálhatnak. Vagyis az 1. premissza nem igazolható.

Bár ez a konklúzió önmagában elegendő lenne EHRlich és RAVEN hipotézisének elvetésére, mégis foglalkoznunk kell a többi premisszával is, mert egyes, tömegesen és rendszeresen fellépő rovarfajok esetében nem zárható ki a rezisztenciára irányuló szelekció.

A 2. premissza annak az állítása, hogy a rovarok támadásai következtében rezisztenssé vált növény – megszabadulván a rovaroktól – szabadon radiál, tehát a növény kladogenezise fokozottabban lehetővé válik. A kérdés tehát az, hogy a szelekció vezethet-e totális rezisztenciához?

DETHIER (1954) már három évtizeddel ezelőtt feltételezte, hogy a növények rezisztencia-mechanizmusainak és a rovarok toleranciájának, illetve preferenciájának egyidejű evolúciója dinamikus egyensúlyi állapothoz, tehát koegzisztenciához vezet. Ezt a feltevést az ilyen jellegű interakciókkal foglalkozó kutatások azóta megerősítették. Különösen meggyőzőek a fitopatológusok vizsgálatai, akik megállapították, hogy a gazda-parazita interakciók eredménye általában olyan dinamikus egyensúlyi állapot, amikor is a gazdapopulációt a fogékonyság, illetve ellenállóság, a para-



zítát a virulencia, illetve avirulencia génjeiben mutatkozó polimorfizmus jellemzi.

A fitofág rovarokra vonatkoztatva ez azt jelenti, hogy még azokban a ritka esetekben is, amikor valamely növény populációi rendszeresen és intenzíven ki vannak téve valamely rovarfaj támadásának, a növényben nem szelektálódhat totális rezisztencia, legfeljebb bizonyos rezisztenciátényezők mennyiségi megváltozására, tehát bizonyos fokú anagenezisre kerülhet sor. Az ilyen interakciók által kiváltott növényi kladogenezis feltételezését azonban semmi sem támasztja alá.

Következésképpen a 2. premisszát is el kell vetnünk.

A 3. premissza feltételezi, hogy a másodlagos növényi anyagok a rovarok elleni védelmet szolgálják és a rovarok szelekciós hatására jelentek meg az evolúció során.

E premissza második fele már az 1. és 2. premissza cáfolata alapján elvethető. Ami a premissza első felét illeti, a másodlagos növényi anyagok evolúciós eredete és funkciója tekintetében az álláspontok nagyon eltérőek. A koevolucionalista zoológusokkal ellentétben a növényfiziológusok és fitokémikusok nem a herbivorok szelekciós hatásának tulajdonítják a másodlagos anyagok evolúciós megjelentését, és nem tekintik azokat elsősorban a herbivorok elleni védelem anyagainak.

A vélemények ellentmondásosságát jól tükrözi például a növényi cianogenezis esete. Míg

a koevolucionisták magától értetődőnek tartják, hogy a cianogenezis a herbivorokkal szembeni ellenállóságként szelektálódott ki, addig a természetben végzett vizsgálatok azt mutatják, hogy a herbivorok vagy nem tesznek különbséget az acianogén és cianogén változatok között vagy, ha az acianogén változatokat részesítik előnyben, hatásuk nem eléggé intenzív ahhoz, hogy monomorf cianogén populációk szelektálódjanak ki. Megállapították azt is, hogy a cianogenezist sok más ökológiai tényező (hőmérséklet, talajvíz-sztressz stb.) befolyásolja, és elsősorban ezek döntenek el egy adott helyen és populációban a két változat arányát (JONES et al., 1978).

Egy másik, gyakran emlegetett és a kézikönyvekből a mai napig kiirthatatlan példa a rovarok vedlési hormonjaival azonos hatású fitoekdiszteroidok botanikai előfordulása. Viszonylag jelentős mennyiségben fordulnak elő például a páfrányokban, ezért tetszetős volt az a feltételezés, hogy a páfrányok, hosszú evolúciójuk során „feltalálták” ezeket az anyagokat, melyek most védelmül szolgálnak a rovarok ellen (WHITTAKER és FEENY, 1971; SWAIN, 1978). Viszont azok a rovarok, amelyek jelenleg a páfrányokon élnek, evolúciósan adaptálódtak a fitoekdiszteroidokhoz. Ez a meggyőzően hangzó érvelés azonban összeomlott, amikor JONES és FIRN (1978) kimutatta, hogy a fitoekdiszteroidok a páfrányokban előforduló koncentrációkban alkal-

mazva a páfrányokhoz *nem* adaptált rovarokra is hatástalanok. Minthogy a fitoekdiszteroidok vízdékonysága a legnagyobb a szteroidok között, SLÁMA (1979) feltételezi, hogy a növények ilyen formában transzportálják a szteroid vázat, vagyis ezeknek a vegyületeknek a növényélettani jelentősége az elsődleges, nem pedig a rovarok elleni védelem.

E megállapításoknak az vethető ellen, hogy a legtöbb növényfaj populációit nem egyetlen rovarfaj, hanem a fajok együttese (guild) támadja meg, amely eredményesebben szelektálhat egy adott másodlagos növényi anyag felhalmozódása irányában, mint egy-egy rovarfaj önmagában. [A koevolúciónak azt az esetét, amikor több faj van evolúciós kölcsönhatásban, „diffúz koevolúció”-nak nevezik (lásd FUTUYMA és SLATKIN, 1983).] Ez az ellenvetés azonban könnyen visszautasítható, mert pl. saját vizsgálataink (SCHOONHOVEN és JERMY, 1977) azt mutatták, hogy ugyanaz a másodlagos növényi anyag az egyik rovar táplálkozását gátolhatja, a másokra hatástalan (1. táblázat), sőt egy harmadiknak a táplálkozását serkentheti. De más növényi tulajdonságok esetében is hasonló a helyzet. Például, a levelek olyan szöveti szerkezete, amely valamely rágó rovar táplálkozását gátolja, teljesen irreleváns egy szívó vagy a szárban aknázó rovarrá nézve (STRONG et al., 1984). Következésképpen a rovarguildeknek úgyszólván valamennyi tagja – ha egyáltalán képes erre –

1. táblázat. Különböző növényi anyagok táplálkozást gátló, illetve serkentő hatása a burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*) és a káposztalepke (*Pieris brassicae*) lárváira. (SCHOONHOVEN és JERMY 1977, nyomán)

Vegyület	Konc.	L.decemlineata	P.brassicae
Berberin	1/1000 M	—	+++
Conessin	1/100 M	—	+++
Atropin	1/1000 M	—	++
Bruicin	1/1000 M	—	+
Tannin	1/100 M	+++	—
Salicin	1/100 M	++	—
Sinigrin	1/100 M	++	S
Quinin	1/100 M	+++	+++
Sparteín	1/100 M	+++	+++
Strychnin	1/1000 M	+	+++
Azadirachtin	1/1000 M	+	++
Caffein	1/100 M	+	+
Gossypol	1/1000 M	—	—
Betulin	1/1000 M	—	—
Coniferin	1/1000 M	—	—
Amygdalin	1/100 M	—	—
Pilocarpin	1/100 M	—	—

Megjegyzés. +++ = erős, ++ = közepes, + = gyenge gátló hatás; — = hatástalan; S = táplálkozást serkentő hatás.

más-más tulajdonság irányában szelektál, tehát a hatások nem összegeződnek, hanem — a tulajdonságok genetikai kapcsoltsága miatt — adott esetben akár le is ronthatják egymást.

Mindezek alapján a 3. premissza is elvetendő.

A 4. premissza a következőképpen hangzik: egyes rovarpopulációk — alkalmazkodva a re-

zisztenssé vált növényhez – megszabadulnak saját versenytársaiktól, és így szabadon radiálnak. Más szóval: a szűk táplálékspecializáció az interspecifikus kompetíció eredményeképpen létrejött niche-szegregációt jelenti (SHA-PIRO és CARDÉ, 1970; OWEN, 1972; BENSON, 1978).

Mielőtt tovább mennék, meg kell jegyez-  
nem, hogy Darwin óta egészen a legutóbbi  
időig a fajok közötti versengésnek kiemel-  
kedően nagy szerepet tulajdonítottak az  
ökológiai és evolúcióelméleti fejtegetésekben  
– utalok itt csak röviden a kompetitív exklü-  
zió, a jellegeltolódás vagy a niche-szegregáció  
fogalmára, valamint az ezek alapján felburján-  
zott matematikai modellek sokaságára, amire  
később még visszatérek. Viszont a természetet  
közvetlenül vizsgáló ökológusok az utóbbi  
években erősen megkérdőjelezték a korábbi  
megállapítások általános érvényét. Nyilván-  
valóvá vált ugyanis, hogy a kompetíció köz-  
vetett bizonyítására felhasznált jelenségeknek  
más magyarázata is lehet, ezért megfelelő bi-  
zonyítékokat csak a természetben végzett kí-  
sérletek és rendszeres megfigyelések szolgál-  
tathatnak.

Sajnos, ezek a kísérletek súlyos metodikai  
nehézségekkel terheltek. Először is, eleve csak  
olyan fajokat lehet vizsgálni, amelyek a termé-  
szetben kellő egyedszámban fordulnak elő  
ahhoz, hogy számszerűen kiértékelhető ered-  
ményeket szolgáltathassanak. Másodszor, csak

ott várható versengés, ahol a kompetitorok populációsűrűsége elég nagy ahhoz a készlethez képest, amelyért a versengés kialakulhat. Így tehát egyáltalában nem alaptalan a kétkedőknek az a vádja, hogy a kompetíció hívei eleve olyan eseteket választanak ki vizsgálataik tárgyául, amelyekben a kompetíció nagy valószínűséggel várható.

Mi a helyzet a növényevő rovarok esetében?

STRONG és munkatársai (1984) fitofág rovarokkal végzett 49 szabadföldi vizsgálat eredményeit elemezve megállapították, hogy 20 esetben sikerült kisebb-nagyobb mérvű kompetíciót kimutatni, de 29 esetben nem. Tehát még az azonos táplálékot igénylő és nagy egyedsűrűségben együtt előforduló rovarpopulációk között sem feltétlenül alakul ki versengés. A kompetitív szituációk kialakulásának valószínűségét a természetben tovább csökkenti még a tömeges rovarfajok esetében is egyedsűrűségük aszinkron fluktuálása (SCHWERDTFEGER, 1970), melynek során egyes fajok populációi átmenetileg lokálisan el is tűnhetnek (EHRLICH et al., 1980).

A fitofág rovarokra fokozottan áll DARWIN (1859) megállapítása: "Rarity is the attribute of a vast number of species of all classes, in all countries." Illusztrációképpen néhány hazai példa szolgálhat: a növényevő rovarok három legalaposabban kutatott csoportjában az ún. „ritka fajok” arány a kö-

vetkező: levélbogarak 48,5%-a, fűrőlegyek 62,2%-a és a pajzstetvek 64,6%-a. Ezeket a fajokat az ország kevés helyén, kis példányszámban találták és találják annak ellenére, hogy tápnövényeik gyakoriak. A fajok ritka voltára nincs megfelelő magyarázat, annyi azonban nyilvánvaló, hogy a kompetíció nem lehet az oka és természetesen ezek a fajok nem lehetnek számottevő kompetitorok (JERMY, 1984, 1985).

Következésképpen megállapítható, hogy a 4. premissza is megalapozatlan, tehát az egész EHRLICH és RAVEN-féle koevolúciós hipotézist el kell vetnünk.

Azonban továbbra is nyitva marad a kérdés, milyen evolúciós mechanizmus hozhatta létre a növények és a fitofág rovarok rendkívül sok fajt felölelő, sokrétű kapcsolatát.

Kereken egy évtizeddel ezelőtt, amikor EHRLICH és RAVEN hipotézise már általánosan elfogadott és egyeduralkodó, sőt divatos volt ebben a problémakörben, egy attól merőben eltérő, nagyon egyszerű hipotézist kockáztattam meg (JERMY, 1976), amely természetesen nagy eretnekségnek számított és ennek megfelelően eleinte elutasításban részesült (JANZEN, 1979), az utóbbi években azonban fokozatosan polgárjogot szerzett (MÜLLER, 1980; KLAUSNITZER és RICHTER, 1983; FUTUYMA és SLATKIN, 1983), illetve számos szerző feltételezéseimmal megegyező eredményre jutott (STRONG et al.,

1984; CRAWLEY, 1983). Hipotézisem lényege a következő:

A zárvatermő növények rendkívüli biokémiai és strukturális diverzitást eredményező radiációja tette, illetve teszi lehetővé a fitofág rovarok példátlan fajgazdagságának kialakulását. A rovarok evolúciója követte, illetve követi a növényekét anélkül, hogy az utóbbiak evolúcióját számottevően befolyásolná. Az evolúciós kölcsönhatás tehát *aszimmetrikus*: a rovaroktól a növények felé irányuló evolúciós visszacsatolás elhanyagolható (JERMY, 1976, 1984). A két élőlénycsoport evolúciójának ezt a menetét *szekvenciális* vagy *követő evolúciónak* (sequential evolution) neveztem el, amit a német szerzők Nachfolge-Evolution (MÜLLER, 1980), illetve Aufeinanderfolge-Evolution (KLAUSNITZER és RICHTER, 1983) kifejezésekkel fordítottak.

A rovar–növény kapcsolatok evolúciójának ezt a szekvenciális jellegét az alábbiak támasztják alá:

1. Mint láttuk, igen gyakori az az eset, hogy közeli rokon rovarfajok egymástól taxonómiai (filetikusan) távol álló növényfajokra specializálódtak (A-típus), ami arra enged következtetni, hogy az evolúció során gyakran fordult és fordul elő „adaptációs” átváltás az egyik tápnövényfajról egy nem közeli rokon másik növényfajra.

2. Ilyen jellegű átváltások eredményezik a már említett tápnövény-rasszok és a sibling fa-



jok megjelenését. Új tápnövényekhez alkalmazkodott, és egyúttal reprodukcióra izolált rovarpopulációk, amelyek gyakran önálló fajoknak is tekinthetők, a vizsgálatok tanúsága szerint néhány száz éven belül (ZIMMERMANN, 1960; IVES, 1978; GARDINER, 1979), vagy még rövidebb idő alatt (SOUTHWOOD, 1973; STRONG et al., 1977; HSIAO, 1978; SCHOONHOVEN, 1981) kialakulhatnak és BUSCH (1975) szerint elméletileg egyetlen generáción belül is megjelenhetnek.

3. Nem mutatható ki korreláció a növények és a rajtuk élő rovarok evolúciós kora között. Például, az evolúciósan ősi páfrányokon egyaránt élnek ősi és modern rovarcsoportok fajai (HENDRIX, 1980).

4. A biokémiai és strukturális szempontból diverzebb növénycsaládok fajaihoz több fitofág rovarfaj adaptálódik, mint a kevésbé diverz fajokból álló családok fajaihoz. Például, PRICE (1977) kimutatta, hogy a kevés, de biokémiailag diverz fajt tartalmazó ernyős-virágzatúak családjának (Umbelliferae) fajain sokkal több specializált aknázólégy faj (Agromyzidae) él, mint a fajokban gazdagabb, de biokémiailag egységesebb fűféléken. Feltételezhető tehát, hogy a rovarok radiációja szempontjából fontos a rendelkezésre álló nichek minősége és mennyisége.

Mindezekből következik, hogy a növényeknek döntő szerepe van a fitofág rovarok evolúciójában.

Saját vizsgálataink egyértelműen igazolták, hogy a rovarok tápnövénytáplálék spektrumát döntő mértékben a növények biokémiai profilja, vagyis az a kémiai „Gestalt” szabja meg, mely főleg a különböző másodlagos növényi anyagok előfordulásától függ. Azt is bizonyítottuk, hogy a rovarok táplálékspecializációja alapvetően magatartási jelenség. Ugyanis kemoreceptorai segítségével a rovarok érzékelik a növények biokémiai profilját, és ennek alapján különböztetik meg tápnövényeiket a nem tápnövényektől. A táplálékspecializációt tehát ez a felismerési folyamat, nem pedig a növények táplálkozás-élettani minősége, toxicitása stb. determinálja. Következésképpen a táplálékspecializáció megváltozását alapvetően az idegrendszer ilyen irányú működését szabályozó genetikai kódban beálló változásokra kell visszavezetnünk. Ezek figyelembevételével a növény-rovar kapcsolatok 4 típusának (2. ábra) evolúciós kialakulását a következőképpen képzelhetjük el (JERMY, 1984):

Az A-típusú kapcsolatok létrejöttéhez a rovarok genomjában olyan változásokat kell feltételeznünk, amelyeknek következtében az új rovar-forma a szülőpopuláció tápnövényeitől biokémiailag jelentősen eltérő, tehát taxonómiailag távoli növényfajt ismer fel tápnövényként. BUSH (1975) feltételezi, hogy ilyen magatartási változás egyetlen allélszubsztitúció révén is előállhat és speciáció kiindulásául is szolgálhat. A fitofág rovarok evo-

lúciójának ez a menete GRANT (1977) szóhasználatára szerint a makroevolúció „speciációs trendjének” felel meg.

A B-típusú kapcsolatok kialakulásához olyan genetikai változások vezethetnek, amelyek nem befolyásolják lényegesen a szenzoros mechanizmust. Az új rovarformák olyan növényfajhoz, fajokhoz adaptálódnak, amelyeknek kemizmusa nem tér el lényegesen a szülőpopuláció tápnövényeitől, tehát taxonómiai is azokhoz közel állnak. Ilyen esetekben a speciáció nem a táplálékspecializáció megváltozására, hanem egyéb tényezőkre vezethető vissza. Ez a típus GRANT (1977) kifejezésével élve a makroevolúció „filetikus trendjének” tekinthető.

Az igen ritka C-típus létrejöttéhez a szenzoros mechanizmus kis mérvű, de igen szűk specializációval (monofágiával) járó megváltozást tételezhetjük fel. Ebbe a típusba tartozik az egyetlen olyan, kellően dokumentált példa, amelyben a rovarok és a növények közötti reciprok evolúciós kölcsönhatás, tehát párhuzamos kladogenezissel járó, *valódi koevolúció* igen nagy valószínűséggel feltételezhető. Ez a fügefajok és a fügedarazsak esete. A fügedarazsak azonban nem egyszerűen növényevők, hanem úgyszólván a fügek létfontos szimbiontái, mert kizárólag ők képesek közvetíteni a fügek virágzatának megtermékenyítését, maguk viszont kizárólag abban a fügefajban képesek fejlődni, amelyre specializálódtak.

Végül a D-típusba olyan rovarfajok tartoznak, amelyek specializáltabb formák evolúciójának kiindulási alapjai (MÜLLER, 1978) vagy specializált formák leszármazottai, amelyek elveszítették szenzoros mechanizmusuk diszkriminációs képességét (DETHIER, 1954). Egyébként egyre több polifág rovarfajról derül ki, hogy többé-kevésbé izolált populációi viszonylag szűk táplálékspecializációt mutatnak, ami a fokozódó specializáció általános tendenciájára utal.

Összefoglalóan megállapíthatjuk, hogy a szekvenciális evolúció hipotézise valamennyi ismert, illetve lehetséges rovar–tápnövény kapcsolat evolúciójára egyértelmű magyarázatot ad. Ugyanakkor nem zárja ki annak a lehetőségét, hogy azokban a ritka esetekben, amikor valamely rovarfaj rendszeres támadásaival szomatotveően csökkenti tápnövényei fitnessét, utóbbiakat bizonyos fokú rezisztenciára selektálja. Ez azonban legfeljebb anagenetikus változáshoz és a partnerek közötti egyensúlyhoz vezethet, de semmiképpen sem eredményezhet kladogenezist. Egyetlen kivételt a fügefajok és a fügedarazsak sok tekintetben speciális esete képvisel.

Bár az eddig elmondottak a ma ismert magasabb rendű élőlények fajainak csaknem felét kitevő két élőlénycsoport evolúciós kölcsönhatásaira adnak megfelelő magyarázatot, mégis mindössze parciális jelentőségük lenne, ha

nem lehetne belőlük néhány általános következtetést levonni.

Az egyik, amire fel kell hívnom a figyelmet az, hogy a szekvenciális evolúció más élőlények közötti kölcsönhatások evolúciójára is érvényes. Erre eklatáns példát szolgáltatnak többek között a virágos növények és a virágmegporzó rovarok. Ebben az esetben azonban fordított a viszony: a megporzó rovarok képviselik azt az evolúciós hajtóerőt, amely a növények kladogenezisét teszi lehetővé anélkül, hogy ez a rovarok evolúciójára visszahatna. Konkrét példaként érdemes megemlíteni egyes orchidea nemzetségeket, amelyeknek fajai az Euglossinae méhfajok nőstényeit utánozzák és nemcsak alakjukkal, hanem még specifikus ivari csalogatóanyagokat is termelve vonzzák magukhoz a méhfajok hímjeit, amelyek elvégzik a megporzást. Evolúciós visszacsatolás természetesen nem képzelhető el.

Egyértelműen szekvenciális evolúció következményeinek tekintendők az állatvilágban gyakori párhuzamos gazda–parazita filogenetikai sorok, amelyekre már FAHRENHOLTZ (1913) felhívta a figyelmet (Fahrenholtz-féle szabály). Ezeket egyesek még ma is „koevolúció” kifejezéssel illetik, holott több mint naitítás lenne feltételezni, hogy pl. az emlősök kladogenezisét parazitáik befolyásolták volna.

Más élőlénycsoportok közötti kapcsolatokat is elemezve arra a következtetésre kell jutnunk, amire legújabban WILSON és GLEE-

SON (1984) is rámutatott, hogy szimmetrikus evolúciós kölcsönhatásokra, tehát a koevolúcióra *sensu stricto* alig van példa. Szimmetrikus kölcsönhatás feltételeként tekinthető gén-gén-elleni (gene for gene) reciprok szelekciós mechanizmus gazda-patogén rendszerekben mutatható ki (FLOR, 1971; NELSON, 1979). Viszont ezek evolúciójával kapcsolatban az az általánosan elfogadott és tapasztalatlalag is igazolt vélemény kristályosodott ki, hogy a reciprok szelekció csak a partnerek anagenezisét eredményezi (MAY és ANDERSON, 1983), de kladogenezis nem következik be.

A szorosabb értelemben vett koevolúció ritka voltára következtet – legalább is implicite – a FUTUYMA és SLATKIN szerkesztésében 1983-ban megjelent “Coevolution” című kötet szerzőinek többsége is, de ez nem akadályozta meg a nagy tekintélyű ROUGH-GARDEN-t (1983) abban, hogy ugyanennek a kötetnek az egyik fejezetét az interakciók szimmetriájára alapozott matematikai modellnek szentelje, még hozzá “The Theory of Coevolution” címmel. De még tovább ment a következő évben az ugyancsak tekintélyes szerzőpár, STENSETH és MAYNARD SMITH (1984). Ők többek között VAN VALEN-nek (1973) abból a feltételezéséből kiindulva, hogy a társulásokat alkotó populációk közötti minden oldalú szoros kölcsönhatás következtében az egyik faj evolúciója szükségképpen a

többi evolúcióját is maga után vonja, az ökoszisztémákban folyó koevolúció matematikai modelljét dolgozták ki, és belőle messzemenő következtetéseket vontak le az evolúció általános menetére. A modell kiindulási alapja azonban biológiai nonszensz, hiszen semmilyen ökológiai tapasztalat sem igazolja ilyen szoros kölcsönhatások létezését a populációk között. A szekvenciális evolúció általános elterjedtsége világos bizonyítéka ilyen kölcsönhatások hiányának. De a partnerek evolúciójának sebességében sincs semmilyen korreláció: ha a növények evolúciója a mai szinten megállna, a fitofág rovaroké változatlanul tovább haladna, hiszen számos rovarcsoport fajai (pl. aknázólegyek, fúrólegyek, ZWÖLFER, 1982) evolúciósan sokkal fiatalabbak, mint sok tápnövényük.

A STENSETH és MAYNARD SMITH (1984) modelljéhez hasonló matematikai konstrukciók (és hány ilyen van!) bizonyára érdekes matematikai tanulmányok, de aligha van heurisztikus értékük a biológiai történetek törvényszerűségeinek felderítésében.

Egy további kérdés, amivel részletesebben foglalkozni szeretnék, az *interspecifikus kompetíció*. A kézikönyvekben és tankönyvekben ma is az ökológia egyik alapfeltételezésének tekintett Gauze-hipotézis (egyések szerint „törvény”) azt mondja ki, hogy „két vagy több populáció nem élhet tartósan együtt, ha környezeti igényeik teljesen megegyeznek”

(JUHÁSZ-NAGY és VIDA, 1978). Amennyiben ilyen populációk kerülnek össze, akkor a versengésben az egyik alul marad, kizáródik. Ezért a Gauze-hipotézist a *kompetitív exklúzió* hipotézisének is nevezik. Általános az a feltételezés is, hogy a természetes társulások szerveződésében a kompetitív exklúzió jelentős szerepet játszik, továbbá, hogy az azonos ökológiai igényű populációk – koevolúciós kölcsönhatások következtében – valamilyen releváns tulajdonságukban megváltoznak, vagyis *jellegetolódás* (character displacement) következik be, ami – csökkentve a kompetíciót – biztosítja a készletek felosztását, a *niche szegregációt*.

E kérdéscsoportnak ma már könyvtárnyi az irodalma, mely főleg elméleti fejtegetéseket, különösen pedig matematikai modelleket tartalmaz. Valószínűleg a már említett módszertani nehézségek miatt kevesen vizsgálják a kompetíciót a természetben végzett kísérletekkel vagy a természetes társulások ilyen irányú beható elemzésével. Azonban feltűnő, hogy éppen az utóbbiakban érdekelt szerzők (CONNELL, 1975) szkeptikusak a szóban forgó fogalmak általános érvényét illetően, amit a következő néhány kiragadott példa illusztrál. Mint láttuk a fitofág rovarok közötti kompetíció elhanyagolható. Lényegében ugyanezt találta DEN BOER (1985) a ragadozó futóbogarakon végzett sokéves szabadföldi vizsgálatainak során, és valószínűleg nem alakul ki ver-



sengés a korhadékfogyasztó rovarok, valamint számos más gerinctelen állatcsoport populációi között. Ugyancsak elsősorban a természetben végzett kutatások alapján kérdőjelezik meg újabban a kompetícióból származtatott jellegeltolódásnak egyik kézikönyvből a másikba vándorló iskolapéldáit is, amilyen a galapagos Darwin-pintyek (SIMBERLOFF, 1982), az ázsiai csuszkák (GRANT, 1975), a dániai Hydrobia tengeri csigák (JACOBS, 1985) stb. esete. JACOBS (1985) egyik legújabb kitűnő cikkében felsorolja azokat, az eddig általában el nem végzett konkrét vizsgálatokat, amelyek nélkül a *fennálló jellegeltérésekből* nem lehet a *jellegeltolódás folyamatára* visszakövetkeztetni, mint azt sok szerző még ma is teszi.

Csak vázlatosan térhetek ki az ide kapcsolódó *szigetbiogeográfiai* vitára. ELTON 1946-ban megjelent cikkében azt állította, hogy a madarak esetében a faj/genus index a szigeteken kisebb, mint a közeli szárazföldön, mert a szigeteken élesebb a verseny, tehát ott kevésbé élhetnek együtt a hasonló igényű (rokon) fajok. Az elmúlt 40 esztendő vitája egyre inkább arra a konklúzióra jut, hogy a szigetek faunájának kialakulásában és az ezzel analóg folyamatokban, mint pl. az újonnan betelepített növényfajok herbivor guildjének létrejöttében és összetételének formálódásában a véletlen játssza a legfontosabb szerepet, a

kompetíciónak nincsen döntő jelentősége (STRONG et al., 1984).

Ehhez kapcsolódik a természetes társulásokban előforduló „üres” vagy „*potenciális nichek*” kérdése. A fitofág rovarok esetében LAWTON (1982) nagy számú üres nichet mutatott ki, és ugyanezt állapította meg DEN BOER (1985) a futóbogarakra nézve. Feltehetően hasonló a helyzet számos más alacsonyabb rendű állatcsoportban is. Mindezt megerősíti SIMBERLOFF (1981) megállapítását, aki különböző fajok behurcolásának, betelepítésének kihatásait elemezve azt találta, hogy az esetek több mint 90%-ában az idegen faj megjelenése semmilyen strukturális vagy funkcionális változást nem okozott a helyi társulásokban, és a kompetícióra utaló jeleket is mindössze az esetek töredék részében sikerült felfedezni. Következésképpen kellő kritikával kell kezelni azokat a hipotéziseket, amelyek – megfelelő konkrét vizsgálatok nélkül – a társulások struktúrájának és funkciójának értelmezéséhez a nichek telítettségének és a populációk közötti minden oldalú kölcsönhatásnak a feltételezéséből indulnak ki. Ez természetesen nem zárja ki bizonyos populációk közötti kölcsönhatások létezését.

Rövid megvitatásra érdemes még a következő kérdés: miért dominál a szűk *táplálék-specializáció* a fitofág rovarok között? E kérdés jelentőségét az adja meg, hogy a speciali-

záció az evolúció elméletének egyik sokat vitatott problémája.

Kézenfekvő lenne feltételezni, hogy a generalista fitofágoknak több energiát kell a különböző tápnövényfajokban előforduló másodlagos növényi anyagok detoxifikálására fordítaniok, mint a specialistáknak (KRIEGER et al., 1971; WHITTAKER és FEENY, 1971; FUTUYMA és GOULD, 1979; BARANCHIKOV, 1981), tehát a specialisták adaptív előnyben vannak. Az újabb vizsgálatok azonban nem találtak korrelációt a szűkebb specializáció és a hatékonyabb táplálékhasznosítás között (FOX és MORROW, 1981), tehát a specializáció — úgy tűnik — nem jár élettani előnnyel.

Ökológiai vonatkozásban a specialista feltételezhető előnye, hogy egy adott növényfajhoz való adaptáció egyúttal egy többé-kevésbé jól definiált ökológiai szituációhoz való alkalmazkodást is jelent, hiszen a legtöbb növényfaj ilyen szituációk indikátora. Ez WATT (1965) szerint a specialisták populációinak fokozott stabilitást biztosít.

A legegyszerűbb és a legvalószínűbbnek tűnő magyarázat azonban az, hogy a specialistákból adaptív radiációval újabb specialisták keletkeznek. Talán az a feltételezés is megkockáztatható, hogy a mai fitofág ősei is eleve specialisták voltak. Ezzel kapcsolatban érdemes idézni FEENY-t (1975), aki szerint "at least in some circumstances specialist feeders

may remain specialists not because this is their optimal strategy but because once they become specialists they have little evolutionary opportunity to reverse the process.”

Korábban szó volt már arról, hogy az új táplálékpreferenciát mutató rovarformák megjelenése (nevezzük ezeket egyszerűen mután-soknak) az idegrendszer működését kódoló genom megváltozására vezethető vissza. Ezért kézenfekvő az a feltételezés, hogy a genom evolúciójában rejlő kényszer az oka egyrészt annak, hogy a tápnövényrasszok stb. miért gyakoribbak bizonyos rovarcsoportokban, míg másokban ritkák, másrészt, hogy miért van minden társulásban sokkal kevesebb növényevő rovarfaj, mint ahány potenciális niche a társulás kínál.

Az ilyen jellegű fajkeletkezés genetikai korlátait meggyőzően mutatja be FELSENSTEIN (1981) matematikai modellje, melynek alapján a szerző azt a HUTCHINSON-i (1959) kérdést, hogy „miért van olyan *sok* állatfaj?” megfordítja, és arra a kérdésre keres választ, hogy „miért van olyan *kevés* állatfaj?” Annak ellenére, hogy a fitofág rovarfajok száma – mint láttuk – óriási, utóbbi kérdés rájuk is vonatkoztatható, hiszen sokkal kevesebb van belőlük, mint amennyit a növények által biztosított potenciális nichek megengednének. A válasz a genetikai kényszerben keresendő.

A fitofág rovarfajok keletkezése tehát MONOD (1970) evolúciós sémáját követi:

a véletlenszerűen fellépő mutánsok közül a növényzet szelektál, mert csak azok maradhatnak fenn, amelyek „beletaláltak” egy meglévő nichebe. Minthogy a kompetíció elhanyagolható, a mutánsok megmaradásának valószínűsége nem a nichek számának, hanem biokémiai és strukturális diverzitásának a függvénye. Ezt bizonyítja a már említett tény, hogy minél diverzebb egy növény család, annál több specialista fitofág rovarfaj adaptálódott hozzá az evolúció folyamán.

A fitofág rovarok evolúciójának itt vázolt menete, mely *mutatis mutandis* valószínűleg más élőlényegyüttesekre is érvényes, megkérdőjelezi az evolúcióelméletben általánossá vált optimalista felfogást, mert – mint azt újabban FUTUYMA (1983) is hangsúlyozta – a tápnövények nem képviselik feltétlenül a lehető legkedvezőbb táplálékot egy adott rovar számára. Más szóval, bár a szelekció irányítja a táplálékspecializáció kialakulását, ez nem vezet szükségképpen a leoptimálisabb eredményhez. Ez megegyezik LEWONTIN (1979) véleményével, aki szerint semmi sem igazolja azt a feltevést, hogy az optimalizáció a szelekció következménye lenne. Az itt tárgyaltak DEN BOER-t (1985) is igazolni látszanak; szerinte sok evolúciós spekulációnak és modellnek eredendő hibája annak a feltételezése, hogy a szelekció csak a legrátermettebbet (maximális fitness) hagyja meg, holott a valóságban csak a *nem* rátermettet iktatja ki.

Vagyis a fajok igen különböző fokú rátermettséggel maradhatnak fenn, és populációik genetikai polimorfizmusa részben a szelekciónak ebből a „kíméletes” jellegéből ered.

A fajok többségének ritka volta feltehetőleg szuboptimális adaptáltságukra vezethető vissza, aminek következtében populációik dinamikáját ismétlődő lokális kihalások és újra betelepedések jellemzik. DEN BOER (1985) joggal hangsúlyozza. ”... in my opinion the greatest problem of a population is not: “How to keep down density?”, but: “How to prevent extinction?””

Az elmondottak összegezéseképpen legyen szabad egy metodológiai és egy elméleti konklúziót hangsúlyoznom.

A metodológiai konklúzió az evolúcióökológiai kutatásokra vonatkozik. Átlapozva az utóbbi tíz esztendő idetartozó publikációit, azonnal szembetűnik, hogy a matematikai konstrukciókkal foglalkozó munkák lassanként túlsúlyba jutnak. Tévedés ne essék, mi sem áll tőlem távolabb, mint a matematikai modellek jelentőségének lebecsülése a biológiai törvényszerűségek feltárásában. Sajnos azonban egyre gyakoribb eset – erre egy-két példát említettem is –, hogy a modellek premisszái biológiailag teljesen megalapozatlanok vagy egyértelműen tévesek. Az ilyen közlemények azt a veszélyt rejtik magukban, hogy a biológiában kevésbé tájékozott vagy tájékozatlan „bio”-matematikusokat újabb model-

lek szerkesztésére sarkallják, s így — öngerjesztéssel — tömegesen keletkeznek olyan biomatematikai közlemények, amelyeknek vajmi kevés köze van a biológiai valósághoz. Szerencsére egyre többen ismerik fel, hogy az ökológiában és az evolúciókutatásban egyaránt veszélyes és félrevezető minden elsietett általánosítás, és hogy a törvényszerűségek felderítéséhez az eddigieknél sokkal több, újszerű megközelítéseken alapuló populációökológiai és -genetikai vizsgálatra van szükség, különös tekintettel a természetes életközösségekre. Ezek a kutatások semmi esetre sem nélkülözhetik a megfelelő matematikai konstrukciókat mint *eszközöket*, de ezek nem válhatnak öncéllá és Prokrusztész-ágyakká, amelyekbe utólag gyömöszölik bele a biológiai realitást. Ezzel kapcsolatban talán nem árt a biomatematikus SKELLAM-re (1972) hivatkozni, aki már másfél évtizeddel ezelőtt figyelmeztetett a matematikai ökológia meddő formalizmussá válásának veszélyeire. Az utóbbi évek publikációi nem mutatnak arra, hogy Skellam figyelmeztetését az érintettek megszívlelték volna.

A másik, az evolúció elméletét érintő konklúzió, hogy az itt tárgyalt problémakör is világosan utal a természettörténés jelentős mértékben sztochasztikus jellegére, amiről — különösen a determinisztikus matematikai modellek bűvöletében — ma nagyon gyakran megfeledkezünk. De hadd emlékeztessenek ezzel kapcsolatban RAUP és GOULD (1974) szimulá-

ciós modelljére, amely az evolúciós események véletlen jellegének feltételezéséből kiindulva a paleontológusok által szerkesztett kladogramokhoz kísértetiesen hasonló „törzsfákat” eredményezett, s ezzel közvetve bizonyította a véletlen kiemelkedő szerepét az evolúcióban.

Nem kétséges, hogy a véletlen mint természeti tényező rendkívül megnehezíti a természeti folyamatok értelmezését, mert a MONOD-i (1970) fogalompár, a „véletlen” és a „szükségyszerűség” éles megkülönböztetését követeli meg a biológiai jelenségek vizsgálata során, ez pedig gyakran nagy módszertani nehézségekbe ütközik, de elsősorban megfelelő szemléletmódot igényel. Az evolúcióökológiában való tájékozódást ma az egymásnak merőben ellentmondó hipotézisek sokasága nehezíti meg. Úgy hiszem, nem járunk messze az igazságtól, ha ennek legfőbb okát az emberi gondolkodás természetében látjuk, mely kölcsönhatást és szervezettséget keres és gyakran vél találni ott is, ahol ilyen nem létezik. A kutató elme nehezen nyugszik bele abba, hogy a természet nem hasonlítható matematikai pontossággal megszerkesztett mérnöki konstrukcióhoz, hanem sokkal inkább az evolúció csapongó fantáziája által létrehozott és nagyrészt véletlen folyamatokkal formált művészi alkotáshoz, amelynek értelmezése nehéz feladat elé állítja a jelenségek okát fürkésző Embert, de amely talán éppen sztochasztikus jellege miatt szerez annyi esztétikai élvezetet a szemlélődő Embernek.



## IRODALOM

- APOSTOLOV, L. G. (1967): Nekotorie voproszi vzaimnosvjazei naszekomüh sz kormovümi drevesznümi povodami. Vopr. Sztep. Leszov. Ochr. Prirodü, Dnyepropetrovsk, 131–138.
- BARANCSIKOV, U. N. (1981): Energozaträtü guszenic nyeparnogo selkoprjada (*Lymantria dispar* L.) pri szmene kormovogo rasztenija. Veszt. Zool., 1981(1):81–82.
- BENSON, W. W. (1978): Resource partitioning in passion vine butterflies. *Evolution*, 32, 493–518.
- BERENBAUM, M.—FEENY, P. (1981): Toxicity of angular furanocoumarins to swallowtail butterflies: escalation in a coevolutionary arms race. *Science*, 212, 927–929.
- BOSCHER, J. (1979): Modified reproduction strategy of leek *Allium porrum* in response to a phytophagous insect, *Acrolepia assectella*. *Oikos*, 33, 451–456.
- BUSCH, G. L. (1975): Modes of animal speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 6, 339–364.
- CONNELL, J. H. (1975): Some mechanism producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: CODY, M. L.—DIAMOND, J. M. (eds.): *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, 460–490.
- COX, B. (1974): Little evidence for Palaeozoic athropod and plant interaction. *Nature*, 249, 615–616.
- CRAWLEY, M. J. (1983): *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific, Oxford
- DARWIN, Ch. (1859): *The origin of species by means of natural selection*. Murray, London
- DEN BOER, P. J. (1985): Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypotheses. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 23, 259–274.
- DETHIER, V. G. (1954): Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution*, 8, 33–54.
- DOYLE, J. A. (1978): Origin of angiosperms. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9, 365–392.
- EHRlich, P. R.—MURPHY, D. D.—SINGER, M. C.—SHERWOOD, C. B.—WHITE, R. R.—BROWN, I. L. (1980): Ex-

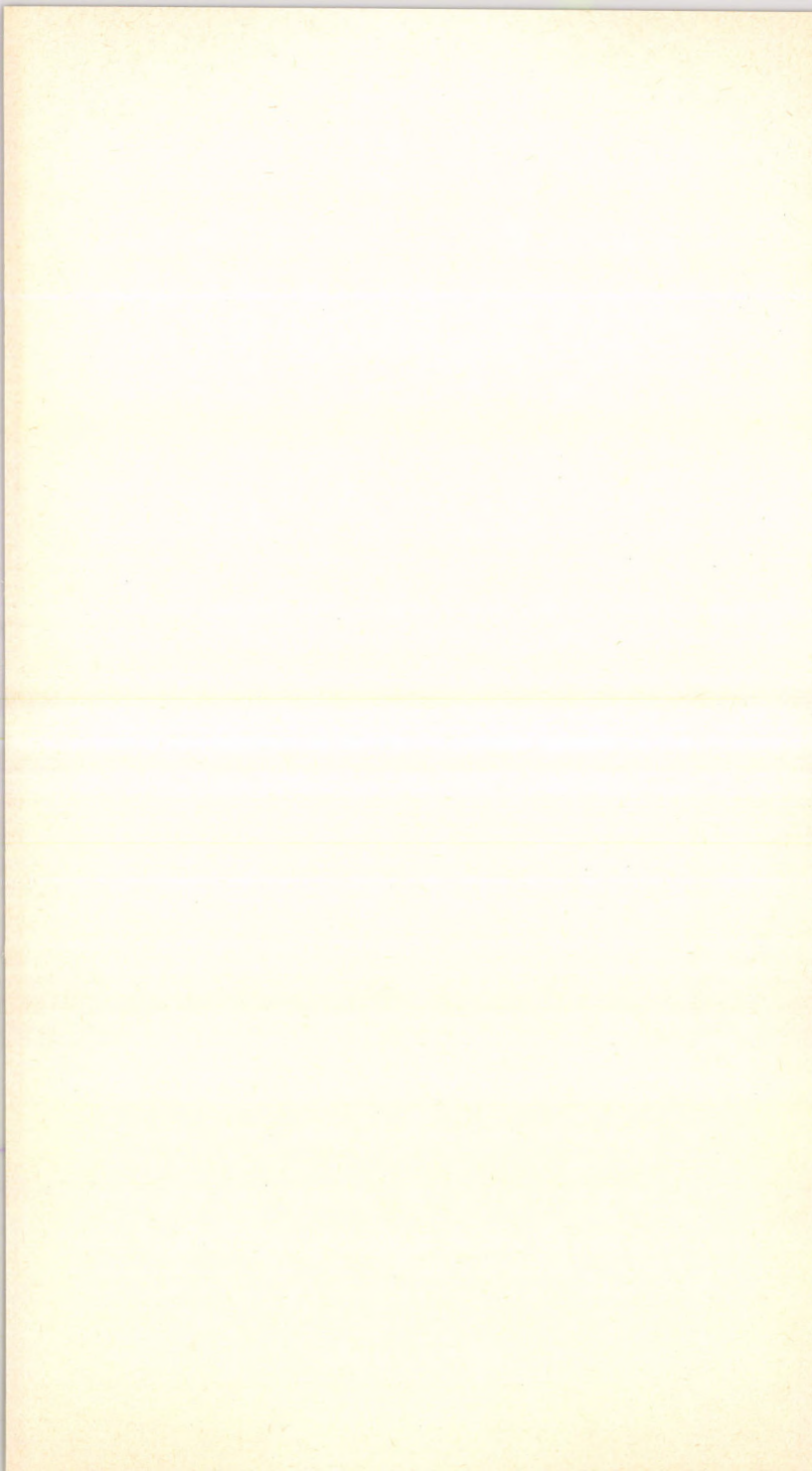
- inction, reduction, stability and increase: the responses of checkerspot butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. *Oecologia*, *46*, 101–105.
- EHRlich, P. R.—RAVEN, P. H. (1964): Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, *18*, 586–608.
- ELTON, C. S. (1946): Competition and structure of ecological communities. *J. anim. Ecol.*, *15*, 54–68.
- FAHRENHOLTZ, H. (1913): Ectoparasiten und Abstammungslehre. *Zool. Anz.*, *41*, 371–374.
- FEENY, P. (1975): Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: GILBERT, L. E.—RAVEN, P. H. (eds.): *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas Press, Austin
- FELSENSTEIN, J. (1981): Spekticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution*, *35*, 124–128.
- FLOR, H. H. (1971): Current status of the gene-for-gene concept. *Annu. Rev. Phytopath.*, *9*, 275–296.
- FOX, L. R.—MORROW, P. A. (1981): Specialization: species property or local phenomenon. *Science*, *211*, 887–893.
- FRAENKEL, G. S. (1959): The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, *129*, 1466–1470.
- FUTUYMA, D. J. (1983): Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. In: AHMAD, S. (ed.): *Herbivorous insects*. Academic Press, New York, 227–244.
- FUTUYMA, D. J.—GOULD, F. (1979): Associations of plants and insects in a deciduous forest. *Ecol. Monogr.*, *49*, 33–50.
- FUTUYMA, D. J.—SLATKIN, M. (1983): *Coevolution*. Sinauer, Sunderland
- GARDINER, B. O. C. (1979): A review of variation in *Pieris brassicae* (L.) (Lep., Pieridae). *Proc. Br. Entomol. Nat. Hist. Soc.*, *12*, 24–46.
- GRANT, P. R. (1975): The classical case of character displacement. *Evol. Biol.*, *8*, 237–337.
- GRANT, V. (1977): Population structure in relation to macroevolution. *Biol. Zbl.*, *96*, 129–139.
- HARPER, J. L. (1977): *Population biology of plants*. Academic Press, New York

- HENDRIX, S. D. (1980): An evolutionary and ecological perspective of insect fauna of ferns. *Am Nat.*, *115*, 171–196.
- HENDRIX, S. D.–TRAPP, E. J. (1981): Plant-herbivore interactions: insect induced changes in host plant sex expression and fecundity. *Oecologia*, *49*, 119–122.
- HSIAO, T. H. (1978): Host plant adaptations among geographic populations of the Colorado potato beetle. *Entomol. Exp. Appl.*, *24*, 437–447.
- HUTCHINSON, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, *93*, 145–159.
- IVES, P. M. (1978): How discriminating are cabbage butterflies? *Aust. J. Ecol.*, *3*, 261–276.
- JACOBS, J. (1985): Konkurrenz und Einnischung. Hat Konkurrenz um Ressourcen eine evolutionsbiologische Bedeutung für die Artenmannigfaltigkeit der Tiere? *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, *23*, 243–258.
- JANZEN, D. H. (1979): New horizons in the biology of plant defenses. In: ROSENTHAL, G. A.–JANZEN, D. H. (eds.): *Herbivores*. Academic Press, New York, 331–350.
- JERMY, T. (1976): Insect–host-plant relationship – co-evolution or sequential evolution? *Symp. Biol. Hung.*, *16*, 109–113.
- JERMY, T. (1984): Evolution of insect/host plant relationships. *Am. Nat.*, *124*, 609–630.
- JERMY, T. (1985): Is there competition between phytophagous insects? *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, *23*, 275–285.
- JONES, C. G.–FIRN, R. D. (1978): The role of phytoecdisteroids in bracken fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn as a defense against phytophagous insect attack. *J. Chem. Ecol.*, *4*, 117–138.
- JONES, D. A. R.–KEYMER, R. J.–ELLIS, W. M. (1978): Cyanogenesis in plants and animal feeding. *Annu. Proc. Phytochem. Soc. Eur.*, *15*, 21–34.
- JUHÁSZ-NAGY P.–VIDA G. (1978): Szupraindividuális organizáció. In: CSABA Gy. (szerk.): *A biológiai szabályozás*. Medicina, Budapest, 337–406.
- KLAUSNITZER, B.–RICHTER, K. (1983): Monophagie und “subsequent evolution” in ihrer theoretischen Bedeutung

- für die Insekt-Pflanze-Beziehung. Pl. Syst. Evol., 142, 57–60.
- KRIEGER, R. I.—FEENY, P. P.—WILKINSON, C. F. (1971): Detoxication enzymes in the gut of caterpillars: an evolutionary answer to plant defense? *Science*, 172, 579–581.
- LAWTON, J. H. (1982): Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *J. Anim. Ecol.*, 51, 573–595.
- LEWONTIN, R. C. (1979): Fitness, survival, and optimality. In: HORN, D. J.—STAIRS, G. R.—MITCHELL, R. D. (eds.): *Analysis of ecological systems*. Ohio State Univ. Press. Columbus, 3–21.
- MAY, R. M.—ANDERSON, R. M. (1983): Parasite-host coevolution. In: FUTUYMA, D. J.—SLATKIN, M. (eds.): *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, 186–206.
- MONOD, J. (1970): *Le hasard et la nécessité*. Editions du Seuil, Paris
- MÜLLER, F. P. (1978): Sympatrische autökologische Divergenz als Evolutionsfaktor. *Wiss. Z. Univ. Rostock Math. Naturwiss. Reihe*, 27, 467–472.
- MÜLLER, F. P. (1980): *Ovatus crataegarius* (Walker, 1850) und *O. insitus* (Walker, 1849) als Modell für sympatrische Speziation ohne Inanspruchnahme ökologischer Nischen. *Dtsch. Entom. Z., N. F.*, 27, 199–217.
- NELSON, R. R. (1979): Some thoughts on the coevolution of plant pathogenic fungi and their hosts. In: NICHOL, B. B. (ed.): *Host-parasite interface*. Academic Press, New York, 17–25.
- OWEN, D. F. (1972): *Tropical butterflies*. Clarendon, Oxford
- PRICE, P. W. (1977): General concept on the evolutionary biology of parasites. *Evolution*, 31, 405–420.
- RAUP, D. M.—GOULD, S. J. (1974): Stochastic simulation and evolution of morphology — towards a nomothetic paleontology. *Syst. Zool.*, 23, 305–322.
- ROUGHGARDEN, J. (1979): *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. Macmillan, New York
- ROUGHGARDEN, J. (1983): The theory of coevolution. In: FUTUYMA, D. J.—SLATKIN, M. (eds.): *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, 33–64.

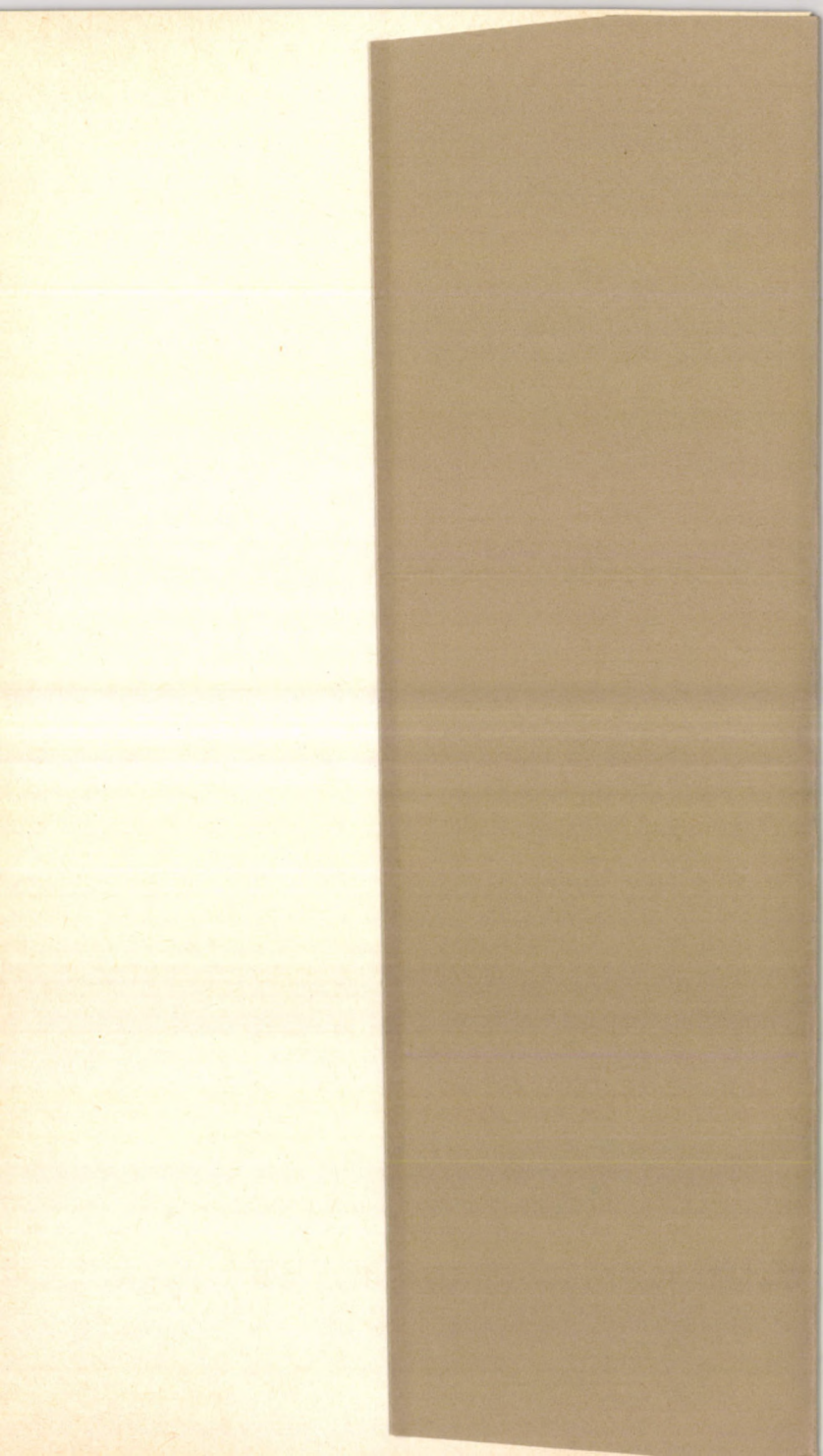
- SCHOONHOVEN, L. M. (1981): Chemical mediators between plants and phytophagous insects. In: NORDLUND, D. A. (ed.): Semiochemicals: their role in pest control. Wiley, New York, 31–50.
- SCHOONHOVEN, L. M.—JERMY, T. (1977): A behavioural and electrophysiological analysis of insect feeding deterrents. In: McFARLANE, N. R. (ed.): Crop protection agents — their biological evaluation. Academic Press, New York, 133–146.
- SCHWERDTFEGER, F. (1970): Die Waldkrankheiten. Parey, Berlin
- SHAPIRO, A. M.—CARDÉ, R. T. (1970): Habitat selection and competition among sibling species of satyrid butterflies. *Evolution*, 24, 48–54.
- SIMBERLOFF, D. S. (1981): Community effects of introduced species. In: NITECKI, M. H. (ed.): Biotic crisis in ecological and evolutionary time. Academic Press, New York, 53–81.
- SIMBERLOFF, D. S. (1982): Morphological and taxonomic similarity and combination of coexisting birds in two archipelagoes. In: STRONG, D. R.—SIMBERLOFF, D. S.—ABELE, L. G. (eds.): Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton Univ. Press, Princeton
- SKELLAM, J. G. (1972): Some philosophical aspects of mathematical modeling in empirical science with special reference to ecology. In: JEFFERS, J. N. R. (ed.): Mathematical models in ecology. Blackwell, Oxford, 13–18.
- SLÁMA, K. (1979): Insect hormones and antihormones in plants. In: ROSENTHAL, G. A.—JANZEN, D. H. (eds.): Herbivores. Academic Press, New York, 683–700.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1973): The insect/plant relationship — an evolutionary perspective. *Symp. R. Entom. Soc. Lond.*, 6, 3–30.
- STENSETH, N. C.—MAYNARD SMITH, J. (1984): Coevolution in ecosystems: Red Queen evolution or stasis? *Evolution*, 38, 870–880.
- STRONG, D. R.—LAWTON, J. H.—SOUTHWOOD, R. (1984): Insects on plants. Blackwell, Oxford
- STRONG, D. R.—McCOY, E. D.—REY, J. R. (1977): Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane. *Ecology*, 58, 167–175.

- SWAIN, T. (1978): Plant animal coevolution. A synoptic view of the paleozoic and mesozoic. *Annu. Proc. Phytochem. Soc. Eur.*, 15, 3-19.
- TIFFNEY, B. H. (1981): Diversity and major events in the evolution of land plants. In: NIKLAS, K. (ed.): *Paleobotany, paleoecology and evolution*. Vol. 2. Praeger, New York, 193-230.
- VAN VALEN, L. (1973): A new evolutionary law. *Evol. Theory*, 1, 1-30.
- WATT, K. E. F. (1965): Community stability and strategy of biological control. *Can. Entom.*, 97, 887-895.
- WHITTAKER, J. B.-FEENY, P. P. (1971): Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science*, 171, 757-770.
- WILSON, D. S.-GLEESON, S. K. (1984): The evolution of interspecific interactions. *Quart. Rev. Biol.*, 59, 299-302.
- ZIMMERMANN, E. C. (1960): Possible evidence of rapid evolution in Hawaiian moths. *Evolution*, 14, 137-138.
- ZWÖLFER, H. (1978): *Mechanismen und Ergebnisse der Co-Evolution von phytophagen und entomophagen Insekten und höheren Pflanzen*. Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg, 2, 7-50.
- ZWÖLFER, H. (1982): Patterns and driving forces in the evolution of plant-insect systems. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*, Wageningen, 1982. 287-296.









Ára: 17,-Ft