
MTA Doktori Értekezés tézisei

Ökológiai és evolúciós folyamatok téridő-dinamikus modellezése

Czárán Tamás

MTA-ELTE Ökológiai és
Elméleti Biológiai Kutatócsoport

2006, Budapest

1. Bevezetés: az értekezés témaválasztása és célja

A térbeli szerkezetek és az időbeli dinamikák szoros kapcsoltsága egyike azoknak a visszatérő témáknak, amelyek az utóbbi két évtized szünbiológiai szakirodalmát csak felületesen áttekintve is bizvást a szakma közhelyei közé sorolhatók. A téma nem új: Alexander Watt több, mint fél évszázada megjelent, úttörő tanulmánya (1947) akár programnyilatkozatnak is tekinthető e tárgyban, mégis gyakorlatilag következmények nélkül maradt a konkrét kutatási programok szintjén egészen a közelmúltig. A közbeeső idő túlnyomó részében a strukturális és a dinamikus szemléletmód képviselői két, egymástól tematikailag, metodológiailag és nagyrészt a vizsgálati objektumok tekintetében is mereven szeparált problémakörre összpontosítottak. A strukturális tanulmányok szerzői jobbra együttélő populációk, illetve társulások térbeli mintázatának, topográfiai-topológiai viszonyainak statisztikai módszerekkel történő feltárására törekedtek, nem törődve a vizsgált struktúrákat létrehozó mechanizmusokkal. A dinamika iránt érdeklődők viszont a térbeli aspektusokat száz százalékban elhanyagolva jelentős szellemi erőket szenteltek a populáció- és társulásdinamikai folyamatok tisztán időbeli jellemzésére.

A klasszikus strukturális-dinamikus dichotómia – legalább részben – a szünbotanika és a szünzoológia szemléletmódjának és módszerelméletének hagyományos különbségeiben gyökerezhet. A humboldt-i tájélmény által motivált növénycönológia elsődleges célja a látszólag statikus vegetáció-mintázatok strukturális törvényszerűségeinek feltárása különböző térbeli léptékeknél. A statikus kép mögött valójában mindig valamiféle egyensúlyi dinamika implicit feltevése rejlik, és az a – szintén ki nem mondott – meggyőződés, hogy amit látunk, az legalábbis lokális egyensúlyi állapot. A szerkezetvizsgálat célja az egyensúlyi állapot strukturális jellemzése. Ez az attitűd határozhatta meg a klasszikus, ill. részben a modern cönológia *strukturális-statikus-statisztikus* közelítésmódját.

A szünzoológia egyik meghatározó élménye viszont a mozgás: a gyakran feltűnően nem-egyensúlyi jellegű egyedszám-változások (gradációk, tömeges migrációk) és a látványos, olykor drámai kölcsönhatások préda- és predátor-, parazita- és gazdapopulációk között. A populációk egyedszám-változásai mellett az állattársulások időben viszonylag gyorsan átrendeződő, és sokszor rejtett térbeli szerkezetei a dinamika szempontjából másodlagos jelentőségűnek és nehezen megragadhatónak tűnhettek fel. A malthus-i demográfia nyomában kiterbélyesedett klasszikus populációdinamika *térben astrukturális-dinamikus-analitikus* módszerelmélete alighanem jórészt ennek a látásmódnak köszönhető.

Mára a helyzet gyökeresen megváltozott, mégpedig mindkét irányból. A társulások szerkezeti aspektusait többnyire hosszabb-rövidebb idősorokon tanulmányozzák, és a kapott időmetszetek a legtöbb esetben világosan mutatják a vizsgált objektum időbeli struktúra-átrendeződéseit. Másfelől a populációdinamikai vizsgálatoknak ma már szinte elengedhetetlen része a populációkra ható térbeli kényszerek dinamikai következményeinek elemzése. Mindez jóval közelebb hozta egymáshoz a két, hagyományosan külön módszertant követő diszciplínát. A társulás-

szerkezetek időbeli változásait dinamikus modellekkel próbáljuk értelmezni, a tipikus populációdinamikai kérdések megválaszolásához pedig igen gyakran struktúra-leíró eszközöket használunk.

A szünbiológia egységesedő téridő-szemléletmódja nemcsak a populációdinamikára, hanem az evolúcióbiológia elméleti alappilléreire, a populációgenetikára és az evolúciós játékelméletre is kiterjed, lényegében a populációdinamikáéval azonos okból: az evolúciós változások (az allél-, ill. fenotípusgyakoriságok változásai) szintén jelentős mértékben függhetnek a kölcsönható, ill. evolválódó populáció-kollektívumok topográfiai, topológiai struktúrájától. Kissé felületes megközelítéssel megkockáztatható az az állítás, hogy mivel az evolúciós léptékű változások háttérében a térbeli kényszerek által befolyásolt rövidtávú dinamikák állnak, ezek olykor radikálisan különböző végállapotokhoz vezethetnek hosszú távon is, mint azt a térbeli kényszerek elhanyagolásával várhatnánk. Végül – megfelelő interpretációval, ill. adaptáció után – mind a populációdinamikai, mind az evolúcióbiológiai modellek apparátusa sikeresen alkalmazható olyan, az ökológiától látszólag távoli problémák vizsgálatában, mint pl. a földi élet keletkezésének egyes kérdései, amelyekben központi szerepe lehetett a prebiotikus replikátorok téridőbeli dinamikájának.

Értekezésemben olyan populációdinamikai, populációgenetikai és játékelméleti modelleket mutatok be, amelyeket részben általános, módszertani céllal, részben pedig konkrét elméleti ökológiai, ill. evolúcióbiológiai problémák megoldására fejlesztettem ki és vizsgáltam. A disszertáció első része alapvetően módszertani motiváltságú: az ökológia tipikus téridő-modelljeinek áttekintése és osztályozása egy korábbi monográfia (Czárán, 1998) alapján, valamint egy új, a térbeli kényszerek dinamikai hatásának vizsgálatában használható modell-típus ismertetése. A második részben néhány konkrét mikro-ökológiai alkalmazást vizsgálok részletesen baktérium, ill. élesztőgombapopulációk kompetíciós kölcsönhatásainak téridő-modellezésével. A harmadik rész a mikrobiális evolúció néhány érdekes kérdésével foglalkozik: a párosodási típusok (nemek) evolúciójának, a baktérium-közösségek olykor elképesztő diverzitásának, ill. egy speciális bakteriális kommunikációs rendszer (az ún. „quorum sensing”) kialakulásának a magyarázatát kísérem meg egy-egy sejtautomata-modell segítségével. Végül a negyedik részben a prebiotikus evolúció egyik fontos paradigmája: a felületi metabolizmus-hipotézis plauzibilitását, ill. a felületkötött metabolikus rendszer evolúcióképességét vizsgálom, szintén téridő-modellek segítségével.

2. Módszerek, modellek

A disszertációban alkalmazott matematikai és számítógépes módszerek mindegyike ökológiai (populációdinamikai), ill. evolúcióbiológiai problémák vizsgálatára kifejlesztett, térben explicit téridő-dinamikus modell, vagy ennek valamely közelítése (mean-field, ill. configuration-field = átlagtér, ill. lokális átlagtér közelítés). A térben explicit modellek nagy része sztochasztikus sejtautomata, vagy az ún. kölcsönható részecske-rendszerek (interacting particle systems, IPS) osztályába tartozó rács-modell.

Minden IPS-modell alapobjektumai diszkrét elemek, amelyek között a kölcsönhatások topológiailag egy gráf-szerkezettel jellemezhetők: két elem kölcsönhatásban áll egymással, ha a *konnektivitási gráf* egyik éle összeköti őket. A sejtautomaták szabályos rácsszerkezetben elrendezett elemei között a kölcsönhatások a térbeli szomszédsági viszonyoktól függenek; általános esetben ilyen megkötés nincs, egy IPS-modell konnektivitási gráfja tetszőleges éleket tartalmazhat. A szomszédság geometriája a sejtautomaták esetében is modellfüggő, de adott modellen belül minden elemre azonos: a konnektivitási gráf szabályos. Az elemek néhány (általában kevés) diszkrét állapot egyikében lehetnek; diszkrét időpontokban állapotot válthatnak saját korábbi állapotuk és a velük kölcsönhatásban álló elemek állapota függvényében. A sejtautomaták esetében az állapotváltás determinisztikus módon, az egész rácspan szimultán történik; általános esetben az egyes elemeken az állapotfrissítés sztochasztikus átmeneti szabályok szerint és aszinkron módon (rácspontonként különböző időpontokban) is végbemehet.

A sejtautomaták, ill. az IPS modellek tehát térbeli kölcsönhatásban álló elemek alkotta komplex rendszerek dinamikájának a vizsgálatára alkalmasak - a növényi és állati populációk, ill. ezek társulásai, de bármilyen, önreprodukcióra képes populáció, pl. replikátor makromolekulák is, alkalmasint ilyeneknek tekinthetők. A populációdinamikai jellegű alkalmazásokban a kölcsönható elemek mindig helyek, valamilyen biológiai minősítéssel (ami lehet pl. a helyet elfoglaló faj vagy fajkombináció). A helyek biotikus állapotai és az átmeneteket definiáló kényszerfüggvények általában egyszerűek ugyan, ám a rendszer kollektív dinamikája olykor ennek ellenére is megdöbbentően bonyolult lehet. Emergens populáció- vagy társulásszintű tulajdonságok, pl. statikus vagy dinamikus téridőbeli mintázatok (álló-, haladó- vagy spirálhullámok), önhasznó fraktál-szerkezetek alakulhatnak ki nagyon egyszerű nemlineáris lokális transzformációs szabályok révén. Ezek a közepes (a lokális és - a modell szempontjából - globális közötti) léptékben mutatkozó, bonyolult mintázatok a determinisztikus sejtautomatákra és sztochasztikus IPS-modellekre egyaránt jellemzők, akár valós fizikai, kémiai vagy biológiai objektumok dinamikus modelljeiről, akár ún. *metaforikus* modellekről van szó, amelyek valamely fizikai vagy biológiai elvet hivatottak illusztrálni, konkrét objektumra (a "való világra") történő hivatkozás nélkül.

A sztochasztikus IPS modellekben a konfigurációs entrópia csökkenésének, vagyis a mezo-léptékű mintázatok kialakulásának termodinamikai feltétele az, hogy a sejtek közötti kölcsönhatás *disszipatív*, tehát a lokális állapotátmeneti függvény (updating rule) nemlineáris jellegű legyen. Ez szükséges, de természetesen nem elégséges feltétele annak, hogy az IPS önszervező struktúrákat hozzon létre. A kölcsönhatást leíró átmeneti szabályok nemlineáris jellege nem olyan szembevetendő itt, mint a tömeg-kölcsönhatás modellek esetében, mert az kölcsönhatásokat nem algebrai formában definiáljuk. Megjegyzendő, hogy a átmeneti szabályok nemlinearitása nem feltétele a rendezett téridő-struktúrák megjelenésének a determinisztikus sejtautomaták esetében, mert azok konfigurációs entrópiáját nem növeli a kölcsönhatások valószínűségi jellege; nincs szükség az entrópia-növelő sztochasztikus keveredés kompenzálására "energia"-disszipálás révén.

A kölcsönható részecskerendszerek olykor meglepő hűséggel képesek megjeleníteni természeti vagy mesterséges entitások téridőbeli viselkedését, legalább kvalitatív jelleggel. Az IPS-modellek sok infraindividuális biológiai diszciplína

esetében metaforikusak a fenti értelemben, mert lokális kölcsönhatási szabályaik semmiféle valós genetikai vagy fiziológiai mechanizmusnak nem feleltethetők meg. Ez feltétlenül igaz az “önreprodukáló” sejtautomatákra, de nagyrészt ilyenek pl. az embrionális fejlődés sejtautomata-modelljei is. A populáció- és társulásdinamikai alkalmazások ebben az értelemben *nem* metaforikusak: lokális állapot-transzformációs szabályaik a “valós” kölcsönhatásokat szimulálják, természetesen mindig többé-kevésbé sematizált módon. Az ökológiában alkalmazott IPS-modellek spektruma a baktériumkolóniák növekedésének sebességét és geometriáját különböző abiotikus környezetekben leíró sejtautomatáktól a szesszilis tengeri gerinctelen, állat- vagy szárazföldi növénytársulások kompetíciós-mintázati dinamikáján, illetve térben explicit gazda-parazitoid vagy préda-predátor kölcsönhatásokon át a nagyobb tér-idő-léptékű metapopulációs és táj-szintű modellekig ível.

Az értekezésben szereplő, térben explicit modellek mindegyike a populációdinamikai alaptípushoz sorolható, tehát valós populációs (dinamikai, ill. evolúciós) folyamatokat szimulál. A rácspontokat egyedek (élesztő-sejtek, baktériumsejtek, replikátor-molekulák), ill. egyedek kis csoportjai foglalják el, ezek a szomszédságukban található egyedekkel, kolóniákkal állnak kölcsönhatásban. Szaporodásuk, ill. halálozási valószínűségeik ezeknek a kölcsönhatásoknak a függvényei. Az evolúciós modellekben a kölcsönhatási szabályok mutációs változásokon is átmehetnek – ezekben a populációk genotípus-, ill. fenotípus-eloszlását vizsgáljuk.

3. Az értekezésben bemutatott eredmények

- Egy szemle-cikkünk, majd ennek nyomán 1998-ban megjelent monográfiánk a populációdinamika immár klasszikusnak számító tér-idő modelljei (reakció-diffúziós modellek, foltdinamikai modellek, metapopulációs rendszerek, aggregált kölcsönhatások modelljei) mellett részletesen bemutatja az újabb, térben explicit objektum-kölcsönhatási modellek típusait (kölcsönható részecske-rendszerek - interacting particle systems; IPS -, sejtautomaták, parkettázási - Voronoi - modellek, távolság-modellek). A könyv fő hangsúlya a modellek feltevéseinek részletes kifejtésén, elemzésén és a formalizmus ezek alapján történő levezetésén, a formális konstrukció és a biológiai interpretáció kölcsönös megfeleltetésén van. A modellek eredményeit ahol lehet, nem térbeli modellek jóslataival hasonlítjuk össze, többnyire a perzisztencia (ill. koegzisztencia) feltételeiben a klasszikus (pl. Lotka-Volterra) rendszerekhez képest e tekintetben mutatkozó különbségeket kiemelve.
- Módszertani eredményünk a sztochasztikus sejtautomaták vizsgálatában általánosan alkalmazható *lokális átlagtér- (configuration-field)* közelítés kidolgozása. A lokális átlagtér-közelítés kölcsönható részecske-rendszerek (IPS) állapoteloszlásának egyszerű kiszámítását teszi lehetővé tetszőleges időegységre, a térben explicit szimulációs modellekhez képest két korlátozó feltevés bevezetésével: a) a kölcsönható részecskék száma végtelen; b) a részecskék térbeli eloszlása minden időegységben random. Ekkor a véges számú részecskéből álló kölcsönhatási

szomszédságok lehetséges konfigurációinak relatív gyakoriságai a multinomiális eloszlással megadhatók, és az állapotátmeneti szabály ismeretében a t -beli állapotvektorból, $\mathbf{x}(t)$ -ből, a t -beli átmeneti mátrix, $\mathbf{M}(\mathbf{x}(t))$, számítható.

- A bakteriocinok (közeli rokon törzsek ellen hatékony toxinok) termelése rendkívül általános jelenség a baktériumok körében. Megmutattuk, hogy - paradox módon - ez a tulajdonság lehet az egyik oka a baktérium-társulások olykor hihetetlen diverzitásának: az egyes fajok toxintermelő, rezisztens és szenzitív törzsei a Kő-Papír-Olló-játékkal homológ lokális kölcsönhatásoknak köszönhetően indefinit ideig koegzisztensek maradhatnak. A modell két lokálisan stabil kimenetele a monotoxin-állapot (a stacionárius végállapotban a legtöbb kolónia egyetlen toxint és az ahhoz tartozó rezisztencia-faktort termeli), ill. a multi-immun állapot (a legtöbb kolónia sok toxinra termel rezisztencia-faktort, de általában csak egy, legfeljebb néhány toxint állít elő). Baktérium-társulásokban a modell alapján várhatólag inkább a multi-immunitás kialakulása, élesztőknél inkább a monotoxin állapot a jellemző. Az eredmények az eddigi empirikus ismereteinkkel összhangban vannak. (Társszerző: Rolf Hoekstra)
- Térbeli metapopulációs modellel mutattuk meg általánosan, hogy lokálisan efemer élőhelyeket feltételezve a ciklikus kölcsönhatás sem szükséges feltétele az együttélésnek – a rezisztens törzs híján is koegzisztens a rendszer egésze, a gyakori lokális kihalások ellenére.
- Megmutattuk, hogy a metapopulációs struktúrában definiált nem-egyensúlyi (perturbált) kölcsönhatás kompetícióban álló populációk között akkor is koegzisztenciához vezethet, ha a megfelelő egyensúlyi rendszer mindig kihál. A koegzisztencia feltétele, hogy a kompetitor populációk kellően hatékonyan terjedjenek a foltokból álló élőhelyen, és a perturbációk közepes gyakorisággal történjenek. Az együttélésnek *nem* feltétele a kompetitorok terjedési képességei közötti különbség.
- Kísérletileg és elméletileg is igazoltuk, hogy baktérium-populációk adaptációjának sebességét a térbeli kényszerek döntően befolyásolhatják: szilárd médiumon a domináns kompetitor sejtvonal fixálódásához szükséges idő annak kezdeti mintázatától nagymértékben függ. A kísérleti eredményeket térben explicit szimulációs modell eredményeivel magyaráztuk. (Társszerző: Michelle Habets)
- Ciklikus kompetíciós kölcsönhatásban álló populációk együttélésének mintázatát vizsgáltuk a Potts-modell egy speciális változatával, ill. annak pár-közelítésével. Megállapítottuk, hogy az együttélés többfajos koalíciók közötti térbeli kölcsönhatások révén valósul meg. Érdekes eredmény, hogy az egyes koalíciók tagjai a rendszeren belül lehetséges legerősebb kompetíciós hatást gyakorolják egymásra – a szövetségeket tehát valójában a közöttük fennálló rendkívül erős antagonizmus tartja együtt. (Társszerző: Szabó György)
- Vizsgáltuk a „quorum sensing” (QS) néven az utóbbi évtizedben ismertté vált, baktériumtörzseken belül, ill. újabban azok között is kimutatott kémiai kommunikációs mechanizmus kialakulásának evolúciós modelljeit. Célunk elsősorban a jelenség megjelenésének evolúciós magyarázata volt, nem egyértelmű

ugyanis, hogy a kooperációhoz kötött kommunikáció valóban hasznos az azt hordozó szervezet számára. Szimulációs modelljeink tanúsága szerint a bakteriocin-termelés (mint törzsön belüli kooperációs forma) bázisán a QS kialakulása valószínűtlen. (Társszerző: Rolf Hoekstra)

- Általánosabb kooperációs modellben is megmutattuk, hogy csak akkor várható megbízható QS kommunikációs mechanizmus kialakulása, ha a kooperáció obligát, ill. ha annak hiánya óriási fitness-hátrányt jelent. A modell eredményei alapján megállapítottuk, hogy a QS evolúciós kialakulása egyelőre nem, ill. csak szigorú feltételek teljesülése esetén magyarázható megnyugtató módon, további lehetséges mechanizmusokat kell tehát keresnünk a QS általános és számos bakteriális kooperáció-formát szabályozó szerepének magyarázatához.
- Térben explicit szimulációk és azok nem-térbeli (mean-field) közelítésének összehasonlításával megmutattuk, hogy egy hipotetikus „primitív”, egyetlen pánszexuális populációból álló fajban evolúciós előnyt élveznek azok a mutánsok, amelyek saját típusukkal nem, csak a pánszexuális szülőpopulációval, ill. egy másik párosodási típust képező, de minden egyéb szempontból az első mutáns típushoz hasonló mutánsal hajlandók párosodni. A mean-field közelítésben a három típus szinte minden paraméter-kombinációban koegzisztens, a térbeli (sejtautomata) modellben viszont a paraméterter biológiailag releváns tartományában kompetíciós hátrányba kerül a pánszexuális típus a két valódi párosodási típussal szemben, és végül teljesen kiszorul a közös habitatból. Ily módon igazoltuk, hogy a két párosodási típusban megjelenő populációk térben explicit rendszerben ökológiai (és így evolúciós) előnyt élveznek az ősbibb, pánszexuális változatokkal szemben, ami a kétféle gamétával történő szexuális szaporodás elterjedtségének egy evolúciós ökológiai magyarázatát teszi lehetővé. (Társszerző: Rolf Hoekstra)
- Kimutattuk, hogy prebiotikus replikátorok együttélése kompartmentalizáció és hiperciklikus csatolás nélkül is lehetséges kétdimenziós szubsztrátum felületén, amennyiben feltesszük, hogy a replikátor-makromolekulák egy közös metabolikus rendszert működtetnek, és annak előnyeit (monomerek termelése) azonos módon élvezik. A rendszer a lokális kölcsönhatások miatt perzisztens, és bár megjelennek és tartósan jelen vannak benne parazita-szekvenciák is, azok – pl. a hiperciklus modellel ellentétben – nem képesek a rendszer összeomlását okozni. (Társszerző: Szathmáry Eörs)
- Igazoltuk, hogy a felületi metabolikus modellben mindig előforduló és szabadon mutáló parazita-szekvenciák a metabolikus rendszer hatékonyságát növelő funkciók felé evolválódhatnak. A metabolikus modell továbbfejlesztett változatában a parazita molekulák kezdetben gyenge, majd fokozatosan erősödő replikáz-aktivitásra tesznek szert akkor is, ha saját gyarapodási rátájuk és replikáz-aktivitásuk egymással csereviszonyban (trade-off) áll. Végző soron tehát egy eredetileg káros hatású elem a metabolikus rendszer számára hasznos funkcióra szelektálódik. (Társszerzők: Könnyű balázs, Szathmáry Eörs)
- A felületi metabolizmus modelljéből kiindulva felvázoltunk egy plauzibilis mechanizmust, amely logikailag koherens események sorozatán keresztül magyarázza az első proto-sejt megjelenését. A kezdetben primitív, néhány

ribozimból álló metabolikus rendszer fokozatosan bonyolultabbá válik, újabb és újabb parazita-szekvenciák adaptív „megtérítése” (metabolizmust segítő funkcióra evolválása) révén. A rendszer hatékonysága a replikáz-aktivitást mutató paraziták adaptív evolúciójával tovább fokozódik. Végül egy vagy több parazita amfipatikus molekulákat előállító terminális reakciókat katalizálhat, ami a metabolikus rendszer számára membrán-burkot hoz létre, lehetővé téve a rendszer függetlenedését a felülettől. A felülettől elszakadó, replikázzal ellátott, membránnal körülvett metabolikus rendszer a proto-sejt, mely a kompartmentalizáltságának köszönhetően a felületkötött rendszernél lényegesen hatékonyabb szelekciós mechanizmusok hatása alatt evolválódhat tovább.

4. Közlemények

Az értekezésben közvetlenül felhasznált közlemények

1. Czárán, T. and Bartha, S. 1992. Spatio-temporal dynamical models of plant populations and communities. *TREE* 7: 38-42.
2. Czárán, T. 1998. *Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics*. (A “Population and Community Dynamics Series” monográfia-sorozatban) Chapman and Hall, London, UK
3. Czárán, T. 1998. Populáció- és társulásdinamika térben és időben: Tömeg- és objektum-kölcsönhatási modellek. In: Fekete, G. (ed.) *A közösség-ökológia frontvonalai*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 35-58.
4. Czárán, T. and Szathmáry, E. 2000. Coexistence of competitive-mutualist replicators in prebiotic evolution. In: Dickmann, U., Law, R. and Metz, J.A.J. (eds.) *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press, Cambridge.
5. Czárán, T., Hoekstra, R.F. & Pagie, L. (2002). Chemical warfare between microbes promotes biodiversity. *PNAS* 99: 786-790.
6. Czárán, T. & Hoekstra, R.F. (2003) Killer-sensitive coexistence in metapopulations of microorganisms. *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B.* 270:1373-1378.
7. Czárán, T. & Hoekstra, R.F. (2004) The Evolution of Sexual Asymmetry. *BMC Evolutionary Biology* 2004 4:34.
8. Czárán, T. & Hoekstra, R. (in press) A spatial model of the evolution of quorum sensing. *J. theor Biol.*
9. Czárán, T & Hoekstra, R. (in prep.) Quorum sensing and bacterial cooperation.
10. Habets, M. & Czárán, T. (in prep.) Spatial structure inhibits the rate of invasion of beneficial mutations in asexual populations.
11. Könnyű, B., Czárán, T. & Szathmáry, E. (in prep.) Prebiotic replicator evolution in a metabolic system.

A kandidátusi értekezés után a témában megjelent egyéb közlemények:

1. Bartha, S., Czárán, T. and Oborny, B. 1995. Spatial constraints masking community assembly rules: a simulation study. *Folia Geobot. Phytotax.* **30**: 471-482.
2. Bartha, S., Czárán, T. and Scheuring, I. 1997. Spatiotemporal scales of non-equilibrium community dynamics: a methodological challenge. *New Zealand Journal of Ecology* **21**: 199-206.
3. Czárán, T. (1999). Game theory and evolutionary ecology: Evolutionary Games & Population Dynamics by J. Hofbauer and K. Sigmund, and Game Theory & Animal Behaviour, edited by L.A. Dugatkin and H.K. Reeve. *Trends in Ecology & Evolution* **14**(6): 246-247.
4. Czárán, T. 1991. Coexistence of competing populations along an environmental gradient: a simulation study. In: E. Feoli & L. Orlóci (eds.), **Computer Assisted Vegetation Analysis**. Kluwer, The Netherlands. 1991
5. Czárán, T. 1992. GRADEX: A program for simulating the spatio-temporal dynamics of competing populations along an environmental gradient. *Abstr. Botanica* **16**: 55-58.
6. Czárán, T. 1993. A Melody of Complexity: The global dynamics of cellular automata : by Andrew Wuensche and Mike Lesser, Addison-Wesley, 1992. *Trends in Ecology & Evolution* **8**(6): 222-223.
7. Czárán, T. 1993. PATPRO: Simulation of plant dispersal and neighbourhood competition in continuous space and discrete time. *Abstracta Botanica* **17**: 28-33.
8. Czárán, T. és Izsák, J. (szerk.) 1999. **5. Magyar Biometriai és Biomatematikai Konferencia. Előadás és poszterkivonatok**, Szombathely: Berzsenyi Dániel Tanárképző Főiskola
9. Jablonka, E., Oborny, B., Molnár, I., Kisdí, É., Hofbauer, J. and Czárán, T. 1995. The adaptive advantage of phenotypic memory in changing environments. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **350**: 133-141.
10. Károlyi, G., Scheuring, I. & Czárán, T. 2002. Metabolic network dynamics in open chaotic flow. *Chaos* **12**: 460-469.
11. Oborny, B., Czárán, T. and Kun, Á. 2001. Exploration and exploitation of resource patches by 2clonal growth: a spatial model on the effect of transport between plant modules. *Ecological Modelling* **141**: 151-169.
12. Oborny, B., Kun, Á., Czárán, T., Bokros, Sz. 2000. The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space. *Ecology* **81** (12), pp. 3291-3304.
13. Podani, J. and Czárán, T. 1997. Individual-centered analysis of mapped point patterns representing multi-species assemblages. *Journal of Vegetation Science* **8**: 259-270.
14. Podani, J. és Czárán, T. 1999. Juhász-Nagy Pál információstatistikai módszerének adaptációja növénytársulások egyedközpontú mintázatelemzésében. In: **Juhász-Nagy Pál emlékkönyv**. Szerk. Oborny B., Akadémiai Kiadó, Budapest.
15. Podani, J., Czárán, T. and Bartha, S. 1993. Pattern, area and diversity: the importance of spatial scale in species assemblages. *Abstracta Botanica* **17**: 37-51.

16. Podani, J., Czárán, T. And Scheuring, I. 1998. Individual-centered analysis of community patterns: some case studies. *Abstracta Botanica* **22**: 101-112.
17. Scheuring, I., Czárán, T., Szabó, P., Károlyi, G. and Toroczka, Z. (2003) Spatial models of prebiotic evolution: Soup before Pizza? *Orig. Life. Evol. Bio.* **33**:319-355.
18. Szabó, Gy. and Czárán, T. 2001. Phase transition in a spatial Lotka-Volterra model. *Phys. Rev. E.* **6306** (6): 1904 .
19. Szabó, Gy. and Czárán, T. 2001. Defensive alliances in spatial models of cyclical population interactions. *Phys. Rev. E.* **6404** (4): 2902.
20. Szabó, P., Scheuring, I., Czárán, T. and Szathmáry, E. (2002). In silico simulations reveal that replicators with limited dispersal evolve towards higher efficiency and fidelity. *Nature* **420**: 340-343.
21. Szabó, P., Scheuring, I., Czárán, T. és Szathmáry, E. (2003). Prebiotikus replikáz-evolúció agyagásványfelületeken: molekuláris altruizmus térben explicit rendszerben. *Magyar Tudomány* **2003/7**:

