



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Traits traded off

Rueffler, Claus

Citation

Rueffler, C. (2006, April 27). *Traits traded off*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/4374>

Version: Corrected Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/4374>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Bibliography

- Abrams, P. A. 1986. Character displacement and niche shift analyzed using consumer-resource models of competition. *Theoretical Population Biology* 29:107–160.
- Abrams, P. A. 1987. The functional response of adaptive consumers of two resources. *Theoretical Population Biology* 32:262–288.
- Abrams, P. A. 1999. The adaptive dynamics of consumer choice. *The American Naturalist* 153:83–97.
- Abrams, P. A., Harada, Y., and Matsuda, H. 1993*a*. On the relationship between quantitative genetic and ESS models. *Evolution* 47:982–985.
- Abrams, P. A. and Matsuda, H. 1996. Fitness minimization and dynamic instability as a consequence of predator-prey coevolution. *Evolutionary Ecology* 10:167–186.
- Abrams, P. A. and Matsuda, H. 2003. Population dynamical consequences of reduced predator switching at low total prey densities. *Population Ecology* 45:175–185.
- Abrams, P. A. and Matsuda, H. 2004. Consequences of behavioral dynamics for the population dynamics of predator-prey systems with switching. *Population Ecology* 46:13–25.
- Abrams, P. A., Matsuda, H., and Harada, Y. 1993*b*. Evolutionary unstable fitness maxima and stable fitness minima of continuous traits. *Evolutionary Ecology* 7:465–487.
- Ackermann, M. and Doebeli, M. 2004. Evolution of niche width and adaptive diversification. *Evolution* 58:2599–2612.
- Alexander, R. M., 1996. *Optima for Animals*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Arnold, S. J. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *The American Naturalist* 140:S85–S107.
- Balkau, B. J. and Feldman, M. W. 1973. Selection for migration modification. *Genetics* 74:171–174.
- Bateson, P., 1988. The active role of behavior in evolution. Pages 191–207 *in* M.-W. Ho and S. W. Fox, eds. *Processes and Metaphors in Evolution*. Wiley, Chichester.
- Bell, G. 1980. The costs of reproduction and their consequences. *The American Naturalist* 116:45–76.
- Benkman, C. W. 1993. Adaptation to single resources and the evolution of crossbill (*Loxia*) diversity. *Ecological Monographs* 63:305–325.
- Benkman, C. W. 1996. Are the ratios of bill crossing morphs in crossbills the result of frequency-dependent selection? *Evolutionary Ecology* 10:119–126.
- Benkman, C. W. and Lindholm, A. K. 1991. The advantage and evolution of a morphological novelty. *Nature* 349:519–520.
- Berrigan, D. and Scheiner, S. M., 2004. Modeling the evolution of phenotypic plasticity. Pages 82–97 *in* T. J. DeWitt and S. M. Scheiner, eds. *Phenotypic Plasticity*. Oxford University Press.
- Bolnick, D. I. 2001. Interspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature* 410:463–466.
- Bolnick, D. I. 2004a. Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of sticklebacks. *Evolution* 58:608–618.
- Bolnick, D. I. 2004b. Waiting for sympatric speciation. *Evolution* 58:895–899.
- Bolnick, D. I. and Doebeli, M. 2003. Sexual dimorphism and adaptive speciation: Two sides of the same ecological coin. *Evolution* 57:2433–2449.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseay, C. D., and Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161:1–28.
- Bowers, R. G., Hoyle, A., White, A., and Boots, M. 2005. The geometric theory of adaptive evolution: trade-off and invasion plots. *Journal of Theoretical Biology* 233:363–377.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 134:115–155.

- Brown, J. S. 1990. Habitat selection as an evolutionary game. *Evolution* 44:732–746.
- Brown, J. S. 1996. Coevolution and community organization in three habitats. *Oikos* 75:193–206.
- Brown, J. S. and Vincent, T. L. 1987*a*. Coevolution as an evolutionary game. *Evolution* 41:66–79.
- Brown, J. S. and Vincent, T. L. 1987*b*. A theory for the evolutionary game. *Theoretical Population Biology* 31:140–166.
- Bulmer, M., 1994. *Theoretical Evolutionary Ecology*. Sinauer, Massachusetts.
- Bulmer, M. G., 1980. *The Mathematical Theory of Quantitative Genetics*. Clarendon Press.
- Bürger, R. 2005. A multilocus analysis of intraspecific competition and stabilizing selection on a quantitative trait. *Journal of Mathematical Biology* 50:355–396.
- Bürger, R. and Gimelfarb, A. 2004. The effects of intraspecific competition and stabilizing selection on a polygenic trait. *Genetics* 167:1425–1443.
- Case, T. J., 2000. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models*. Sinauer, 2nd edition.
- Charlesworth, B. 1990. Optimization models, quantitative genetics, and mutation. *Evolution* 44:520–538.
- Charlesworth, B., 1994. *Evolution in Age-Structured Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K., 2nd edition.
- Charnov, E. L., 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Charnov, E. L. 1989. Phenotypic evolution under fisher's fundamental theorem of natural selection. *Heridity* 62:113–116.
- Charnov, E. L., 1993. *Life History Invariants: Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Charnov, E. L., Maynard Smith, J., and Bull, J. J. 1976. Why be an hermaphrodite? *Nature* 263:125–126.
- Christiansen, F. B. 1988. Frequency dependence and competition. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, B 319:587–600.

- Christiansen, F. B. 1991. On conditions for evolutionary stability for a continuously varying character. *The American Naturalist* 138:37–50.
- Christiansen, F. B. and Loescke, V. 1980. Evolution and intraspecific exploitative competition I. One-locus theory for small additive gene effects. *Theoretical Population Biology* 18:297–313.
- Claessen, D. and Dieckmann, U. 2002. Ontogenetic niche shifts and evolutionary branching in size-structured populations. *Evolutionary Ecology Research* 4:189–217.
- Clarke, B. 1964. Frequency-dependent selection for the dominance of rare polymorphic genes. *Evolution* 18:364–369.
- Courteau, J. and Lessard, S. 2000. Optimal sex ratios in structured populations. *Journal of Theoretical Biology* 207:159–175.
- Coyne, J. A. and Orr, H. A., 2004. *Speciation*. Sinauer.
- Day, T., Abrams, P. A., and Chase, J. M. 2002. The role of size-specific predation in the evolution and diversification of prey life histories. *Evolution* 56:877–887.
- Day, T. and Taylor, P. D. 1996. Evolutionarily stable versus fitness maximizing life histories under frequency-dependent selection. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 263:333–338.
- de Mazancourt, C. and Dieckmann, U. 2004. Trade-off geometries and frequency-dependent selection. *The American Naturalist* 164:765–778.
- de Mazancourt, C., Loreau, M., and Dieckmann, U. 2001. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism? *The American Naturalist* 158:109–123.
- Dickinson, H. and Antonovics, J. 1973. Theoretical considerations of sympatric divergence. *The American Naturalist* 107:256–274.
- Dieckmann, U. 1997. Can adaptive dynamics invade? *Trends in Ecology and Evolution* 12:128–131.
- Dieckmann, U. and Doebeli, M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400:354–357.
- Dieckmann, U., Doebeli, M., Metz, J. A. J., and Tautz, D., eds., 2004. *Adaptive Speciation*. Cambridge Studies in Adaptive Dynamics. Cambridge University Press.
- Dieckmann, U. and Law, R. 1996. The dynamical theory of coevolution: A derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology* 34:579–612.

- Diekmann, O., 2004. A beginners guide to adaptive dynamics. Pages 47–86 in R. Rudnicki, ed. *Mathematical Modelling of Population Dynamics*, volume 63 of *Banach Center Publications*. Polish Academy of Sciences, Warszawa.
- Diekmann, O., Gyllenberg, M., and Metz, J. A. J. 2003. Steady state analysis of structured population models. *Theoretical Population Biology* 63:309–338.
- Diekmann, O. and Heesterbeek, J. A. P., 2000. *Mathematical Epidemiology of Infectious Diseases: Model Building, Analysis and Interpretation*. Wiley, Chichester.
- Diekmann, O., Jabin, P.-E., Mischler, S., and Perthame, B. 2005. The dynamics of adaptation: An illuminating example and a hamilton-jacobian approach. *Theoretical Populatin Biology* 67:257–271.
- Doebeli, M. and Dieckmann, U. 2000. Evolutionary branching and sympatric speciation caused by different types of ecological interactions. *The American Naturalist* 156:S77–S101.
- Doebeli, M., Dieckmann, U., Metz, J. A. J., and Tautz, D. 2005. What we have also learned: Adaptive speciation is theoretically plausible. *Evolution* 59:691–695.
- Dudley, S. E., 2004. The functional ecology of phenotypic plasticity in plants. Pages 151–172 in T. J. DeWitt and S. M. Scheiner, eds. *Phenotypic Plasticity*. Oxford University Press.
- Durinx, M. and Metz, J. A. J., 2005. Multi-type branching processes and adaptive dynamics of structured populations. Pages 266–277 in P. Haccou and V. A. Jagers, P. Vatutin, eds. *Branching Processes: Variation, Growth, and Extinction of Populations*. Cambridge University Press.
- Ebenman, B., Johansson, A., and Jonsson, T. 1996. Evolution of stable population dynamics through natural selection. *Proceedings of the Royal Society London, B* 263:1145–1151.
- Edelaar, P., Postma, E., Knops, P., and Phillips, R. 2005. No support for a genetic basis of mandible crossing direction in crossbills (*Loxia* spp.). *The Auk* 122:1123–1139.
- Edelstein-Keshet, L., 1988. *Mathematical Models in Biology*. The Random House/Birkhäuser Mathematics Series.
- Egas, M., Dieckmann, U., and Sabelis, M. W. 2004. Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists - the role of trade-off structure. *The American Naturalist* 163:518–531.

- Eshel, I. 1983. Evolutionary and continuous stability. *Journal of Theoretical Biology* 103:99–111.
- Eshel, I. and Motro, U. 1981. Kin selection and strong evolutionary stability of mutual help. *Theoretical Population Biology* 19:420–433.
- Feder, J. L., 1998. The apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*: Flies in the face of conventional wisdom about speciation. Pages 130–144 in D. J. Howard and S. H. Berlocher, eds. *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press.
- Feldman, M. W., Otto, S. P., and Christiansen, F. B. 1997. Population genetic perspectives on the evolution of recombination. *Annual Review of Genetics* 306:261–295.
- Felsenstein, J. 1981. Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kind of animals? *Evolution* 35:124–138.
- Ferrière, R. and Gatto, M. 1995. Lyapunov exponents and the mathematics of invasion in oscillatory of chaotic populations. *Theoretical Population Biology* 48:126–171.
- Finch, C. E. and Rose, M. R. 1995. Hormones and physiological architecture of life history evolution. *Quarterly Review of Biology* 70:1–52.
- Fisher, R. A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover, New York.
- Futuyma, D. J. and Moreno, D. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 19:207–233.
- Gatto, M. 1993. The evolutionary optimality of oscillatory and chaotic dynamics in simple population models. *Theoretical Population Biology* 43:310–336.
- Gavrilets, S. 2003. Models of speciation: What have we learned in 40 years? *Evolution* 57:2197–2215.
- Gavrilets, S., 2004. *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. Princeton University Press.
- Geritz, S. A. H., Gyllenberg, M., Jacobs, F. J. A., and Parvinen, K. 2002. Invasion dynamics and attractor inheritance. *Journal of Mathematical Biology* 44:548–560.
- Geritz, S. A. H. and Kisdi, É. 2000. Adaptive dynamics in diploid, sexual populations and the evolution of reproductive isolation. *Proceedings of the Royal Society London, B* 267:1671–1678.

- Geritz, S. A. H. and Kisdi, É. 2004. On the mechanistic underpinning of discrete-time population models with complex dynamics. *Journal of Theoretical Biology* 228:261–269.
- Geritz, S. A. H., Kisdi, É., Meszéna, G., and Metz, J. A. J. 1998. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12:35–57.
- Geritz, S. A. H., Metz, J. A. J., Kisdi, É., and Meszéna, G. 1997. Dynamics of adaptation and evolutionary branching. *Physical Review Letters* 78:2024–2027.
- Geritz, S. A. H., van der Meijden, E., and Metz, J. A. J. 1999. Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theoretical Population Biology* 55:324–343.
- Ginzburg, L. R. 1992. Evolutionary consequences of basic growth equations. *Trends in Ecology and Evolution* 7:133.
- Gislason, D., Ferguson, M. M., Skúlason, S., and Snorrason, S. S. 1999. Rapid and coupled phenotypic differentiation in icelandic arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:2229–2234.
- Gurney, W. S. C. and Nisbet, R. M., 1998. *Ecological Dynamics*. Oxford University Press.
- Gyllenberg, M. 2005. Book review: "Differential Equations and Mathematical Biology" by B. D. Jones and D. S. Sleeman. *Mathematical Biosciences* 193:19–24.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156:477–488.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Hatfield, T. and Schluter, D. 1999. Ecological specialization in sticklebacks: Environment-dependent hybrid fitness. *Evolution* 53:866–873.
- Heino, M., Metz, J. A. J., and Kaitala, V. 1997. Evolution of mixed maturation strategies in semelparous life-histories: The crucial role of dimensionality of feedback environment. *Proceedings of the Royal Society London, B* 352:1647–1655.
- Heino, M., Metz, J. A. J., and Kaitala, V. 1998. The enigma of frequency-dependent selection. *Trends in Ecology and Evolution* 13:367–370.
- Hofbauer, J. and Sigmund, K. 1990. Adaptive dynamics and evolutionary stability. *Applied Mathematical Letters* 3:75–79.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91:385–398.

- Hori, M. 1993. Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale eating cichlid fish. *Science* 260:216–219.
- Huisman, J. and Weissing, F. J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402:407–410.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A., and Nee, S. 1991. The evolution of costly mate preferences II. The “handicap” principle. *Evolution* 45:1431–1442.
- Kawecki, T. J. 1993. Age and size at maturation in a patchy environment: Fitness maximization versus evolutionary stability. *Oikos* 66:309–317.
- Ketterson, E. D. and Nolan, V., J. 1992. Hormones and life histories: An integrative approach. *The American Naturalist* 140:S33–S62.
- Kirkpatrick, M. and Ravigné, V. 2002. Speciation by natural selection: Models and experiments. *The American Naturalist* 159:S22–S35.
- Kisdi, É. 2002. Dispersal: Risk spreading versus local adaptation. *The American Naturalist* 159:579–596.
- Kisdi, É. and Geritz, S. A. H. 1999. Adaptive dynamics in allele space: Evolution of genetic polymorphism by small mutations in a heterogeneous environment. *Evolution* 53:993–1008.
- Kisdi, É., Jacobs, F. J. A., and Geritz, S. A. H. 2000. Red queen evolution by cycles of evolutionary branching and extinction. *Selection* 2:161–176.
- Kisdi, E. and Meszéna, G., 1993. Density dependent life history evolution in fluctuating environments. Pages 26–62 in J. Yoshimura and C. W. Clark, eds. *Adaptation in a Stochastic Environment*, volume 98 of *Lecture Notes in Biomathematics*. Springer, Berlin.
- Koch, A. L. 1974. Competitive coexistence of two predators utilizing the same prey under constant environmental conditions. *Journal of Theoretical Biology* 44:387–395.
- Kondrashov, A. S. and Kondrashov, F. A. 1999. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature* 400:351–354.
- Kooi, B. W., Boer, M. P., and Kooijman, S. A. L. M. 1998. On the use of the logistic equation in models of food chains. *Bulletin of Mathematical Biology* 60:231–246.
- Krebs, J. R., Erichsen, J. T., Webber, M. I., and Charnov, E. L. 1977. Optimal prey selection by the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour* 25:30–38.
- Kuno, E. 1991. Some strange properties of the logistic equation defined with r and K : Inherent defects or artifacts? *Researches on Population Ecology* 33:33–39.

- Lande, R. 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30:314–334.
- Lawlor, L. R. and Maynard Smith, J. 1976. The coevolution and stability of competing species. *The American Naturalist* 110:79–99.
- Leimar, O. 2001. Evolutionary change and darwinian demons. *Selection* 2:65–72.
- Leimar, O. 2005. The evolution of phenotypic polymorphism: Randomized strategies versus evolutionary branching. *The American Naturalist* 165:669–681.
- Leimar, O., Van Dooren, T. J. M., and Hammerstein, P. 2006. A new perspective on developmental plasticity and the principles of adaptive morph determination. *The American Naturalist* 167:367–376.
- Lessells, C. M., 1991. The evolution of life histories. Pages 32-68 *in* J. R. Krebs and N. B. Davies, eds. *Behavioural Ecology*, 3rd edition. Blackwell.
- Levene, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *The American Naturalist* 87:331–333.
- Levins, R. 1962. Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. The fitness set and the adaptive function. *The American Naturalist* 96:361–373.
- Levins, R., 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Levins, R. 1979. Coexistence in a variable environment. *The American Naturalist* 114:765–783.
- Li, C. C., 1955. *Population Genetics*. University of Chicago Press.
- Lundberg, S. and Stenseth, N. C. 1985. Coevolution of competing species: Ecological character displacement. *Theoretical Population Biology* 27:105–119.
- Ma, B. O., Abrams, P. A., and Brassil, C. E. 2003. Dynamic versus instantaneous models of diet choice. *The American Naturalist* 162:668–684.
- MacArthur, R. H., 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row, NY.
- MacArthur, R. H. and Levins, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 51:1207–1210.
- Marrow, P., Dieckmann, U., and Law, R. 1996. Evolutionary dynamics of predator-prey systems: An ecological perspective. *Journal of Mathematical Biology* 34:556–578.

- Marrow, P., Law, R., and Cannings, C. 1992. The coevolution of predator-prey interactions: ESS and red queen dynamics. *Proceedings of the Royal Society London, B* 250:133–141.
- Matessi, C. and Gatto, M. 1984. Does K -selection imply prudent predation? *Theoretical Population Biology* 25:347–363.
- Matessi, C. and Pasquale, D. 1996. Long-term evolution of multilocus traits. *Journal of Mathematical Biology* 34:613–653.
- Mather, K. 1955. Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution* 9:52–61.
- Mathias, A. and Kisdi, É., 1999. Evolutionary branching and coexistence of germination strategies. IIASA Interim Report IR-99-014, available at <http://www.iiasa.ac.at/Research/ADN/Series.html>.
- Mathias, A. and Kisdi, É. 2002. Adaptive diversification of germination strategies. *Proceedings of the Royal Society London, B* 269:151–155.
- Matsuda, H. 1985. Evolutionary stable strategies for predator switching. *Journal of Theoretical Biology* 115:351–366.
- May, R. M. and Oster, G. F. 1976. Bifurcation and dynamic complexity in simple ecological models. *The American Naturalist* 110:573–599.
- Maynard Smith, J. 1962. Disruptive selection, polymorphism and sympatric speciation. *Nature* 195:60–62.
- Maynard Smith, J. 1966. Sympatric speciation. *The American Naturalist* 100:637–650.
- Maynard Smith, J. 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:31–56.
- Maynard Smith, J., 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Maynard Smith, J. and Price, G. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15–18.
- McNamara, J. M. 1995. Implicit frequency-dependence and kin selection in fluctuating environments. *Evolutionary Ecology* 9:185–203.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., and Collins, E. J. 2001. Optimality models in behavioral biology. *SIAM Review* 43:413–466.
- Meszéna, G., Gyllenberg, M., Pásztor, L., and Metz, J. A. J. 2006. Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory. *Theoretical Population Biology* 69:68–87.

- Meszéna, G., Kisdi, É., Dieckmann, U., Geritz, S. A. H., and Metz, J. A. J. 2001. Evolutionary optimization models and matrix games in the unified perspective of adaptive dynamics. *Selection* 2:193–210.
- Metz, J. A. J., in press. Invasion Fitness, Canonical Equations, and Global Invasibility Criteria for Mendelian Populations. Chapter *in* J. A. J. Metz and U. Dieckmann, eds. *Elements of Adaptive Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Metz, J. A. J., Geritz, S. A. H., Meszéna, G., Jacobs, F. J. A., and Van Heerwaarden, J. S., 1996*a*. Adaptive dynamics: A geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. Pages 183–231 *in* S. J. van Strien and S. Verduyn Lunel, eds. *Stochastic and spatial structures of dynamical systems*, Proceedings of the Royal Dutch Academy of Science. North Holland, Dordrecht, Netherlands; available at <http://www.iiasa.ac.at/Research/ADN/Series.html>.
- Metz, J. A. J., Mylius, S. D., and Diekmann, O., 1996*b*. When does evolution optimize? On the relation between types of density dependence and evolutionarily stable life history parameters. IIASA working paper WP-96-04, available at <http://www.iiasa.ac.at/Research/ADN/Series.html>.
- Metz, J. A. J., Nisbet, R. M., and Geritz, S. A. H. 1992. How should we define ‘fitness’ for general ecological scenarios? *Trends in Ecology and Evolution* 7:198–202.
- Michod, R. E. 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. *The American Naturalist* 113:531–550.
- Motro, U. 1982. Optimal rates of dispersal I. Haploid populations. *Theoretical Population Biology* 21:394–411.
- Motro, U. 1994. Evolutionary and continuous stability in asymmetric games with continuous strategy sets: The parental investment conflict as an example. *The American Naturalist* 144:229–241.
- Mylius, S. D. and Diekmann, O. 1995. On evolutionary stable life histories, optimization and the need to be specific about density dependence. *Oikos* 74:218–224.
- Neubert, M. G. and Caswell, H. 2000. Density-dependent vital rates and their population dynamical consequences. *Journal of Mathematical Biology* 43:103–121.
- Nowak, M. 1990. An evolutionarily stable strategy may be inaccessible. *Journal of Theoretical Biology* 142:237–241.

- Nuismer, S. L. and Doebeli, M. 2004. Genetic correlations and the coevolutionary dynamics of three-species systems. *Evolution* 58:1165–1177.
- O'Donald, P. 1968. Models of the evolution of dominance. *Proceedings of the Royal Society London, B* 171:127–143.
- O'Hara Hines, R. J., Hines, W. G. S., and Robinson, B. W. 2004. A new statistical test of fitness set data from reciprocal transplant experiments involving intermediate phenotypes. *The American Naturalist* 163:97–104.
- Parvinen, K. and Egas, M. 2004. Dispersal and the evolution of specialization in a two-habitat type metapopulation. *Theoretical Population Biology* 66:233–248.
- Philippi, T. and Seger, J. 1989. Hedging one's evolutionary bets revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 4:41–44.
- Pianka, E. R. and Parker, W. S. 1975. Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist* 109:45–464.
- Plotkin, H. C., ed., 1988. *The Role of Behavior in Evolution*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Proulx, R. and Magnan, P. 2004. Contribution of plasticity and heridity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr. *Evolutionary Ecology Research* 60:503–522.
- Rand, D. A., Wilson, H. B., and McGlade, J. M. 1994. Dynamics and evolution: Evolutionary stable attractors, invasion exponents and phenotypic dynamics. *Proceedings of the Royal Society London, B* 343:261–283.
- Reed, J. and Stenseth, N. C. 1984. On evolutionary stable strategies. *Journal of Theoretical Biology* 108:491–508.
- Ricker, W. E. 1952. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11:559–623.
- Robinson, B. W. 2000. Trade offs in habitat-specific foraging efficiency and the nascent adaptive divergence of sticklebacks in lakes. *Behaviour* 137:865–888.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S., and Margosian, A. S. 2000. A pluralistic analysis of character release in pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus*. *Ecology* 81:2799–2812.
- Roff, D., 1992. *The evolution of life histories*. Chapman & Hall, New York.
- Roff, D., 2002. *Life history evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Rosenzweig, M. L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62:327–335.

- Rosenzweig, M. L. 1987. Habitat selection as a source of biological diversity. *Evolutionary Ecology* 1:315–330.
- Roughgarden, J., 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan, New York.
- Royama, T., 1992. *Analytical Population Dynamics*. Chapman & Hall.
- Rundle, H. D. and Schluter, D., 2004. Natural selection and ecological speciation in sticklebacks. Pages 190–207 *in* U. Dieckmann, J. A. J. Metz, M. Doebeli, and D. Tautz, eds. *Adaptive Speciation*. Oxford University Press.
- Schaffer, W. M. 1974. Selection for optimal life histories, the effects of age structure. *Ecology* 55:291–303.
- Schaffer, W. M. 1981. Ecological abstraction: The consequences of reduced dimensionality in ecological models. *Ecological Monographs* 51:383–401.
- Schlichting, C. D. and Pigliucci, M., 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm perspective*. Sinauer, Massachusetts.
- Schluter, D. 1993. Adaptive radiation in sticklebacks: Size, shape, and habitat use efficiency. *Ecology* 74:699–709.
- Schluter, D. 1995. Adaptive radiation in sticklebacks: Trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology* 76:82–90.
- Schluter, D. 2003. Frequency dependent natural selection during character displacement in sticklebacks. *Evolution* 57:1142–1150.
- Schluter, D. and McPhail, J. D. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist* 140:85–108.
- Schoener, T. W. 1973. Population growth regulated by intraspecific competition for energy and time: Some simple representations. *Theoretical Population Biology* 4:56–84.
- Schoener, T. W. 1974. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *The American Naturalist* 108:332–340.
- Schoener, T. W. 1986. Mechanistic approaches to community ecology: A new reductionism? *American Zoologist* 26:81–106.
- Seger, J. and Brockmann, H. J. 1987. What is bet-hedging? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 4:182–211.
- Shapiro, A. M. 1976. Seasonal polymorphism. *Evolutionary Biology* 9:259–333.
- Sinervo, B. and Svensson, E. 1998. Mechanistic and selective causes of life history trade-offs and plasticity. *Oikos* 83:432–442.

- Skúlason, S. and Smith, T. B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 10:366–370.
- Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38:622–630.
- Smith, T. B. 1993. Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphisms in the african finch *Pyrenestes*. *Nature* 363:618–620.
- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., and Lefebvre, L. 2005. Big brains, enhanced cognition, and the response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102:5460–5465.
- Spichtig, M. and Kawecki, T. J. 2004. The maintenance (or not) of polygenic variation by soft selection in heterogenous environments. *The American Naturalist* 164:70–84.
- Stearns, S. C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87:476–486.
- Stenseth, N. C. 1984. Evolutionary stable strategies in food selection models with fitness sets. *Journal of Theoretical Biology* 109:489–499.
- Stephens, D. W. and Krebs, J. R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Sumpter, D. J. T. and Broomhead, D. S. 2001. Relating individual behaviour to population dynamics. *Proceedings of the Royal Society London, B* 268:925–932.
- Svanbäck, R. and Bolnick, D. I. 2005. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: An optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research* 7:993–1012.
- Svensson, E. and Sheldon, B. C. 1998. The social context of life history evolution. *Oikos* 83:466–477.
- Swanson, B. O., Gibb, A. C., Marks, J. C., and Hendrickson, D. A. 2003. Trophic polymorphism and behavioural differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. *Ecology* 84:1441–1446.
- Takada, T. 1995. Evolution of semelparous and iteroparous perennial plants: Comparison between the density-independent and the density-dependent dynamics. *Journal of Theoretical Biology* 173:51–60.
- Taper, M. L. and Case, T. J. 1992. Models of character displacement and the theoretical robustness of taxon cycles. *Evolution* 46:317–333.

- Taylor, P. D. 1989. Evolutionary stability of one-parameter models under weak selection. *Theoretical Population Biology* 36:125–143.
- Taylor, P. D. and Bulmer, M. G. 1980. Local mate competition and the sex ratio. *Journal of Theoretical Biology* 86:409–419.
- Temeles, E. J., Pan, I. L., Brennan, J. L., and Horwitt, J. N. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science* 289:441–443.
- Van Dooren, T. J. M. 1999. The evolutionary ecology of dominance. *Journal of Theoretical Biology* 198:519–532.
- Van Dooren, T. J. M., in press. Adaptive dynamics for mendelian genetics. Chapter in J. A. J. Metz and U. Dieckmann, eds. *Elements of Adaptive Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Van Dooren, T. J. M., Demon, I., and Durinx, M. 2004. Sexual dimorphism or evolutionary branching? *Evolutionary Ecology Research* 6:857–871.
- van Doorn, G. S. and Weissing, F. J. 2001. Ecological versus sexual selection models of sympatric speciation: A synthesis. *Selection* 1-2:17–40.
- van Tienderen, P. H. and de Jong, G. 1986. Sex ratio under the haystack model: Polymorphism may occur. *Journal of Theoretical Biology* 122:69–81.
- Vincent, T. L. and Brown, J. S. 1988. The evolution of ESS theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:423–443.
- Vincent, T. L. S., Scheel, D., Brown, J. S., and Vincent, T. L. 1996. Trade-offs and coexistence in consumer-resource models: It all depends on what and where you eat. *The American Naturalist* 148:1038–1058.
- Waddington, C. H., 1975. *The Evolution of an Evolutionist*. Edinburgh University Press.
- Waxman, D. and Gavrillets, S. 2005. 20 questions on adaptive dynamics. *Journal of Evolutionary Biology* 18:1139–1154.
- Wcislo, W. T. 1989. Behavioural environments and evolutionary change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:137–169.
- Werner, T. K. and Sherry, T. W. 1986. Behavioural feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the "Darwin's Finch" of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 84:5506–5510.
- West-Eberhard, M. J., 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press.

Wilson, D. S. and Turelli, M. 1986. Stable underdominance and the evolutionary invasion of empty niches. *The American Naturalist* 127:835–850.

Wilson, D. S. and Yoshimura, J. 1994. On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist* 144:692–707.

Wright, S. 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16:97–159.

Wright, S., 1969. *Evolution and the Genetics of Populations*, volume 2: *The Theory of Gene Frequencies*. University of Chicago Press.

Yodzis, P., 1989. *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row, NY.

Nederlandse Samenvatting - Dutch Summary

Door dit proefschrift lopen twee rode draden. Ten eerste, hoe veranderen twee kenmerken door evolutie als zij in een “trade-off” (los vertaald: met een inruilverplichting) aan elkaar zijn gekoppeld, met andere woorden, als een verandering met een positief fitness effect in een kenmerk noodzakelijk gepaard gaat met een nadelige verandering in een ander kenmerk? Ten tweede, hoe wordt de evolutie van zulke kenmerken beïnvloed door frequentie-afhankelijke selectie? Frequentie-afhankelijkheid is aanwezig als de twee kenmerken die in een fenotype zijn gerealiseerd, invloed hebben op de fitness van andere fenotypen in dezelfde populatie.

Trade-Offs

Beperkingen aan wat evolutie door natuurlijke selectie kan bereiken moeten bestaan. Zonder beperkingen zouden organismen zodanig evolueren dat ze nooit zouden sterven en oneindig snel oneindig veel nakomelingen zouden krijgen. Dit is niet wat wij in de natuur observeren, en het gezond verstand zegt ook dat dit soort organismen niet kan bestaan in een eindige wereld. Trade-offs zijn een specifiek type van beperkingen aan evolutie, die worden veroorzaakt door functionele beperkingen opgelegd door de begrensde beschikbaarheid van energie en tijd, of door andere wetten van de natuurkunde. Het is een algemeen verbreid idee dat trade-offs op genetisch niveau veroorzaakt worden door antagonistische pleiotropie. Pleiotropie wil zeggen dat een gen twee of meer kenmerken beïnvloedt en een voordelige verandering in een kenmerk treedt dan altijd samen op met een antagonistische nadelige verandering in een ander kenmerk. Op een meer fysiologisch niveau worden hormonen die meer dan één kenmerk beïnvloeden als belangrijke sturende factoren van “life-history”-kenmerken beschouwd. In dit proefschrift wordt verondersteld dat fenotypische variatie in twee door een trade-off met elkaar verbonden kenmerken optreedt langs een één-dimensionale kromme: de “trade-off-curve”. Het idee achter deze aanname is dat de verdeling van de fenotypes in een populatie door selectie naar de trade-off-curve wordt geschoven. Zodra de verdeling van de fenotypes eenmaal dicht bij die curve ligt zorgt aanhoudende selectie ervoor dat de verdeling dicht tegen de trade-off-curve aan blijft zitten, vergeleken met de grootte van de mutationale stappen. Verschillende krommingen van de trade-off-curve komen dan overeen met verschillende vormen van de grenzen van het gebied van mogelijke fenotypes.

De aanname dat trade-offs bestaan is van fundamenteel belang in de “life-history” theorie, die variatie in levensgeschiedenissen verklaart, en in de functionele morfologie, die morfologische veranderingen bekijkt als een designprobleem dat natuurlijke selectie probeert op te lossen. Wiskundige modellen voorspellen dat het compromis dat evolueert in twee door een trade-off met elkaar verbonden kenmerken afhangt van de precieze koppeling tussen de kenmerken, of, met andere

woorden, van de kromming van de trade-off-curve. Als intermediaire fenotypes ten gevolge van de trade-off een hoog fitnessverlies lijden in vergelijking met meer extreme fenotypes (“sterke trade-off”), dan bevordert selectie extreme fenotypes die goed presteren door één kenmerk ten koste van de prestatie door een ander kenmerk. Als intermediaire fenotypes relatief goed presteren in de twee kenmerken ten opzichte van extreme fenotypes (“zwakke trade-off”), dan bevordert selectie fenotypes die een compromis met betrekking tot de twee kenmerken vertonen. Empirische gegevens over de kromming van trade-off-curves zijn helaas zeer schaars, en dit leidt tot een op dit moment moeilijk overbrugbare kloof tussen theorie en praktijk. Meetgegevens aan trade-offs op morfologisch niveau geven aan dat trade-offs vaker sterk dan zwak zijn. Meetgegevens zijn voor andere trade-offs nauwelijks beschikbaar.

Frequentie-afhankelijke Selectie

Frequentie-afhankelijkheid treedt op als de fitness van een fenotype afhangt van de frequentieverdeling van de verschillende fenotypes in dezelfde populatie. Frequentie-afhankelijkheid kan ontstaan door directe interacties tussen individuen, bijvoorbeeld als die vechten om voedselbronnen. In dat geval bepalen de vechtcapaciteiten van de tegenstanders de kosten en baten van vechten. Het is ook mogelijk dat frequentie-afhankelijkheid via omgevingsfactoren tot stand komt. Of een voedselsoort ruim voorhanden dan wel schaars is zal vaak afhangen van de aanwezigheid en specialisaties van soortgenoten. Hoewel praten over frequentie-afhankelijkheid op louter verbaal niveau tamelijk makkelijk lijkt, blijkt het vrij ingewikkeld frequentie-afhankelijkheid formeel wiskundig te definiëren. Het begrip frequentie-afhankelijkheid werd in de klassieke populatiegenetica geïntroduceerd en werd daar gedefinieerd als de afhankelijkheid van de selectiecoëfficiënt van de relatieve frequentie van allelen. Deze definitie wordt moeilijk hanteerbaar als fitness wordt gemeten in een dichtheidsafhankelijke demografie. In dat geval kan een allel een fitnessvoordeel hebben als het zeldzaam is, maar dat voordeel verliezen als het is gefixeerd in de populatie en de populatiedynamica een evenwicht heeft bereikt. Als men de klassieke populatiegenetische definitie toepast op uitdrukkingen voor invasie fitness, dan is selectie eigenlijk altijd frequentie-afhankelijk, waardoor het begrip zijn waarde verliest. In dit proefschrift wordt het begrip frequentie-afhankelijkheid gebruikt om situaties te beschrijven waar de relatieve groeisnelheid van de populatie van een bepaald type van negatief naar positief (of omgekeerd) verandert met een verandering in zijn frequentie. In het geval van negatieve frequentie-afhankelijkheid heeft een type een positieve groeisnelheid als het weinig voorkomt, en een negatieve groeisnelheid als het veel voorkomt. In het geval van positieve frequentie-afhankelijkheid heeft een type een negatieve groeisnelheid als het zeldzaam is en een positieve groeisnelheid als het algemeen is. Frequentie-afhankelijkheid in deze zin is noodzakelijk voor het bestaan van polymorfismen die door natuurlijk selectie worden beschermd tegen het verliezen van allelen. Daarentegen is de afwezigheid van frequentie-afhankelijkheid een noodzakelijke voorwaarde voor het bestaan

van een evolutionair optimalisatiecriterium. Als deze definitie van frequentie-afhankelijkheid iets anders wordt geformuleerd, dan kan het begrip makkelijker toegepast worden. Frequentie-afhankelijkheid is aanwezig als de dimensie van de terugkoppel-omgeving twee of hoger is, terwijl frequentie-afhankelijkheid afwezig is als de dimensie van de terugkoppel-omgeving één is. De terugkoppel-omgeving beschrijft die aspecten van het leefmilieu die zowel door een populatie worden beïnvloed als ook terug op de populatie inwerken en zo de fitness van de aanwezige types bepalen. Elke component van de terugkoppel-omgeving beschrijft een specifieke manier waarop de frequentieverdeling en dichtheid van de populatie de demografische parameters van de aanwezige individuen beïnvloedt.

Dit Proefschrift

Het onderwerp van dit proefschrift is hoe life-history- en foerageerkenmerken door evolutie veranderen als de samenstelling van de populatie een belangrijk onderdeel is van de fitnessbepalende omgeving van een mutant. Deze vraag wordt op een relatief abstract niveau aangepakt in de hoofdstukken 1 en 2, waar telkens een brede, abstract gedefinieerde, klasse van modellen wordt geanalyseerd. In de hoofdstukken 3-5 wordt deze vraag verder geanalyseerd in meer concrete half-mechanistische modellen. Hoofdstuk 6 is een overzicht van wat zonder twijfel het meest boeiende effect is van frequentie-afhankelijkheid, namelijk het ontstaan van fenotypische diversiteit door disruptieve selectie.

De eerste twee hoofdstukken zijn gelijkaardig, in die zin dat beide een classificatie van modellen presenteren die uitgaat van twee evoluerende kenmerken die met elkaar zijn verbonden door een trade-off. De aanpak zoals gepresenteerd in **hoofdstuk 1** kan gezien worden als een uitbreiding van Levins' grafische methode, zoals beschreven in Levins (1962, 1968), omdat hij gebaseerd is op dezelfde ingrediënten: de trade-off-curve en de contouren van het fitnesslandschap. Levins' methode is beperkt door de aanname dat het fitnesslandschap onveranderlijk is, een scenario dat correspondeert met de afwezigheid van frequentie-afhankelijke interacties. In hoofdstuk 1 wordt deze laatste aanname losgelaten, en wordt de aandacht gericht op fitnesslandschappen die kunnen veranderen in afhankelijkheid van de samenstelling van de populatie. Het blijkt dat alle relevante informatie van een fitnesslandschap afgelezen kan worden uit een enkele contourlijn, de "invasiegrens". Deze grens wordt gegeven door alle fenotypes in de kenmerkruimte die selectief neutraal zijn binnen een gegeven gemeenschap. De richting van de meest voordelige evolutionaire verandering in elk aanwezig type volgt uit de manier waarop de trade-off-curve de invasiegrens kruist. De kromming van de trade-off-curve wordt bepaald door de beperkingen van het bestudeerde organisme, de vorm van de invasie grens door de "fitnessfunctie", dat wil zeggen, de functie die de fitness van een mutant geeft in afhankelijkheid van de kenmerken van de mutant en van het (de) aanwezige type(s). Een belangrijk inzicht uit hoofdstuk 1 is dat sommige kwalitatieve aspecten van de evolutionaire dynamica van een gegeven eco-evolutionair model a priori voorspeld kunnen worden, zonder dat er

een gedetailleerde invasieanalyse moet worden uitgevoerd. Ook wordt aangetoond dat de gepresenteerde meetkundige techniek kan worden gebruikt om resultaten te bewijzen die in sommige gevallen alleen voorspeld konden worden middels numeriek werk, of die in de literatuur bekend stonden als een open problemen.

De classificatie in hoofdstuk 1 is gebaseerd op eigenschappen van het fitnesslandschap. Deze eigenschappen moeten worden afgeleid uit specifieke eco-evolutionaire modellen. In **hoofdstuk 2** is een poging gedaan om alle modellen binnen een specifieke familie van eco-evolutionaire modellen te classificeren in een aantal categorieën. Daarbij is de classificatie beperkt tot levenscycli die beschreven kunnen worden door twee levensfasen, en met een populatiedynamica met discrete tijdstappen. Twee kenmerken, gekoppeld door een trade-off, mogen evolueren. Individuele modellen in de familie verschillen in de kenmerken die kunnen evolueren en in de veronderstelde ecologie. Elk kenmerk dat de overgangen tussen de levensfasen beïnvloedt kan onderhevig zijn aan dichtheidsafhankelijkheid, en verschillende kenmerken kunnen beïnvloed worden door verschillende groepen in de aanwezige populatie. De categorieën van de classificatie zijn de vorm van de invasiegrens, en of er wel of niet een optimalisatiecriterium bestaat. De eerste categorie maakt het mogelijk te bepalen of een singulier kenmerk wel of niet kan worden geïnvadeerd door nabije mutanten, terwijl de tweede categorie modellen met frequentie-onafhankelijke selectie onderscheidt van modellen waar frequentie-afhankelijkheid wel een rol speelt. In het laatste geval kan voor modellen met bepaalde symmetrie eigenschappen de classificatie worden verfijnd door het opdelen van de invasiefitness in een dichtheidsafhankelijke en een frequentie-afhankelijke component. Een resultaat van de classificatie is dat sleuteleigenschappen kunnen worden geïdentificeerd die corresponderen met een bepaald gedrag van modellen. Evolutie van verschillende diagonale componenten van de populatie-projectie matrix begunstigt de aanwezigheid van disruptive selectie en diversificatie. Evolutie in verschillende niet-diagonale componenten begunstigt het bestaan van stabiliserende selectie en intermediaire fenotypes. De fitnessfunctie kan worden geschreven als een som van producten van demografische parameters. Een noodzakelijke voorwaarde voor evolutionaire vertakking is dat combinaties van twee kenmerken evolueren die verschillende termen in de optelling beïnvloeden. De kenmerken van zo'n combinatie corresponderen met alternatieve paden in de levenscyclus. Evolutie van combinaties van kenmerken die een enkel product beïnvloeden kan nooit tot evolutionaire vertakking leiden. De kenmerken van zo'n combinatie beïnvloeden opeenvolgende stappen in een levenscyclus.

In de hoofdstukken 3 en 4 wordt één specifieke model onderzocht voor de evolutie van een consument die twee voedselbronnen gebruikt. De twee hoofdstukken verschillen alleen maar in één enkele aanname. In **hoofdstuk 3** wordt aangenomen dat de consument zich als een opportunist gedraagt. Dat betekent dat de consument elk voedseldeeltje dat hij tegenkomt ook probeert te eten. In hoofdstuk 4 toont de consument een flexibel gedrag. Elk individu beslist op het moment dat

hij een voedseldeeltje tegenkomt of hij het wil eten of niet. Die keuze wordt zodanig gemaakt dat het foeragegedrag optimaal is, in de zin dat de voedselopname per tijdseenheid wordt gemaximaliseerd. Deze twee hoofdstukken delen met de eerdere hoofdstukken de aanname dat alleen twee kenmerken kunnen evolueren, en dat deze door een trade-off aan elkaar zijn gekoppeld. Vijf verschillende paren van kenmerken worden onderzocht. Elk paar bestaat uit twee voor de voedselsoorten specifieke kenmerken zoals zoekerfficiëntie of manipulatielijd. De aanname van een trade-off betekent dat fenotypes met een hoge zoekerfficiëntie voor één soort voedsel een lage zoekerfficiëntie hebben voor het andere soort voedsel, of dat fenotypen met een korte manipulatielijd voor één soort voedsel veel tijd nodig hebben om een voedseldeeltje van de andere soort te verwerken. De belangrijkste resultaten uit hoofdstuk 3 zijn dat een voedselgeneralist zowel oninvadeerbaar als globaal convergentie stabiel is in het geval van een zwakke trade-off, terwijl de invadeerbaarheids- en convergentie eigenschappen in het geval van een sterke trade-off niet algemeen vast liggen maar afhangen van het specifieke kenmerk dat evolueert. Voor sommige kenmerken, zoals zoekerfficiëntie, is de generalist een evolutionair vertakkingpunt. Voor andere kenmerken, zoals manipulatielijd is het een evolutionaire afstoter. De verklaring voor deze verschillende types van dynamica, ligt in de manier waarop de evoluerende kenmerken de aanwezigheid van de verschillende voedselsoorten beïnvloeden. In het eerste geval is deze interactie zodanig dat selectie frequentie-afhankelijk is. Een aanwezig type dat is gespecialiseerd op één soort voedsel put deze voedselbron uit, terwijl de andere voedselsoort op voorraad blijft. Het resultaat is dat een zeldzaam type consument, dat meer is gespecialiseerd op de voorradige voedselsoort, een voordeel heeft. In het tweede geval is de interactie tussen consument en zijn voedselbronnen zodanig dat selectie frequentie-onafhankelijk wordt. In dat geval is coëxistentie van verschillende types consumenten dus onmogelijk.

In **hoofdstuk 4** wordt aangetoond dat de resultaten uit hoofdstuk 3 op een aantal manieren veranderen als de consument kan kiezen welk voedseldeeltje hij wel of niet gaat eten. Flexibel voedselkeuzegegedrag kan de evolutionaire verandering een bepaalde richting op sturen omdat alleen voedseldeeltjes van het type dat daadwerkelijk wordt geconsumeerd een fitness effect op de consument hebben. Flexibel voedselkeuzegegedrag verkleint daarmee het aantrekkingsgebied van een convergentie stabiele generalist omdat gespecialiseerde consumenten alleen één type voedsel eten en selectie ertoe zal leiden dat deze consumenten nog meer gespecialiseerd raken. Wanneer twee types consumenten in hun voedselkeuze verschillen kunnen deze samen voortbestaan. Flexibel voedselkeuze gedrag maakt dus coëxistentie mogelijk voor gevallen waar coëxistentie niet mogelijk zou zijn zonder flexibel gedrag. Dit soort polymorfismen kan niet alleen bij evolutionaire vertakkingpunten ontstaan, maar treedt altijd op als een mutant verschijnt die genoeg van het aanwezige type verschilt om een ander voedselkeuzegegedrag te vertonen. In sommige gevallen kan dit zelfs bij vrij kleine mutationele stappen gebeuren. In hoofdstuk 3 is het enige evolutionair stabiele dimorfe eindpunt een

populatie die uit twee types bestaat die telkens volledig op één van de twee soorten voedsel zijn gespecialiseerd. Met flexibel voedselkeuze gedrag is een alternatieve evolutionair stabiele gemeenschap mogelijk, bestaand uit een generalist die beide voedselbronnen gebruikt en een specialist die maar één van de twee voedselbronnen gebruikt.

In **hoofdstuk 5** wordt een belangrijk modelleringsprobleem aangekaart. Evolutionaire veranderingen gebeuren door veranderingen op het niveau van de DNA sequentie. Deze veranderingen zullen uiteindelijk eigenschappen op populatie niveau bepalen. De overgangen van sequentie naar populatie kunnen worden beschreven door een reeks van afbeeldingen. Genotypes worden op genprodukten afgebeeld. Gedurende de ontwikkeling van een organisme worden kenmerken van genprodukten op morfologische, fysiologische en gedragskenmerken afgebeeld. Deze kenmerken bepalen uiteindelijk eigenschappen op demografisch of populatieniveau zoals de intrinsieke groeisnelheid r of de draagkracht K . De nadruk van hoofdstuk 5 ligt op de afbeelding van kenmerken die op het niveau van individuen kunnen worden gemeten naar eigenschappen op populatieniveau. Als kenmerken op het niveau van het individu door trade-offs aan elkaar zijn gekoppeld en als deze kenmerken verschillende eigenschappen op het niveau van de populatie beïnvloeden, dan wordt de trade-off curve die het verband tussen kenmerken op individuniveau beschrijft afgebeeld op een trade-off curve die het verband beschrijft tussen eigenschappen op populatieniveau. De boodschap van hoofdstuk 5 is dat de kromming van de trade-off door de afbeelding van een niveau naar het andere alleen maar in enkele speciale gevallen hetzelfde blijft. De afbeelding die de verschillende niveaus met elkaar verbindt wordt voor twee expliciete voorbeelden uitgewerkt. Voor dit doel wordt een twee-habitat versie van de logistische en de Ricker-vergelijking afgeleid uit onderliggende processen op het niveau van het individu. Uit deze afleiding volgt dat sommige krommingen voor een trade-off tussen habitatspecifieke draagkrachten niet kunnen worden afgeleid uit een trade-off tussen onderliggende kenmerken op het niveau van het individu. Bovendien kan de evolutionaire dynamica in de habitatspecifieke draagkrachten sterk verschillen tussen modellen waarin de evolutionaire verandering direct in termen van deze eigenschappen wordt bestudeerd, dan wel in termen van onderliggende kenmerken die aan de basis liggen van die draagkrachten.

In de hoofdstukken 1 tot en met 4 spelen voorwaarden die tot evolutionaire vertakking leiden een belangrijke rol. Op een evolutionair vertakkingspunt wordt selectie disruptief en dit kan leiden tot een vergroting van fenotypische variabiliteit. In asexuele populaties gebeurt dit gemakkelijk door het genetisch in tweeën splitsen van een populatie. Het is dit scenario dat vertakkingspunten hun naam geeft. In populaties van vrij kruisende seksuele organismen wordt het splitsen echter door de processen van segregatie en recombinatie tegengewerkt. Het resultaat is dat veel individuen slecht aangepaste intermediaire fenotypen vertonen. Het opsplitsen in twee gescheiden lijnen wordt weer mogelijk als de populatie

zodanig evolueert dat individuen bij voorkeur paren met individuen die er ongeveer hetzelfde er uit zien voor wat betreft het ecologische kenmerk waarop disruptieve selectie plaats vindt. Dit scenario kan tot sympatrische soortvorming leiden en heeft onder meer daarom recent veel aandacht gekregen van theoretici en empirici. Naast paren met het eigen type bestaan er echter nog veel andere processen die tot een vergroting van de fenotypische variatie kunnen leiden. In **hoofdstuk 6** wordt een overzicht gegeven van de mogelijke adaptieve reacties op disruptieve selectie. Deze reacties kunnen in drie categorieën worden opgedeeld: processen die een vergroting in fenotypische variatie veroorzaken door een vergroting in de genetische variatie, processen die een vergroting in de fenotypische variatie kunnen veroorzaken zonder een vergroting in de genetische variatie, en processen op het niveau van de levensgemeenschap, zoals immigratie van vergelijkbare soorten van buiten de onderzochte populatie en evolutionaire veranderingen in soorten die met de onderzochte soort in interactie staan. Hoofdstuk 6 sluit af met een blik op de factoren die de waarschijnlijkheden van het effectief optreden van die verschillende processen beïnvloeden. Reacties waarvoor al genetische variatie klaar ligt bij het ontstaan van disruptieve selectie, zullen een voorsprong hebben en kunnen door als eerste evolutionair te reageren de mogelijkheid tot evolutionaire ontwikkeling voor andere processen verkleinen. Zonder direct beschikbare variatie gaan relatieve selectiedrukken en genetische en ontwikkelingsbiologische beperkingen op het ontstaan van variatie een rol spelen.

Acknowledgements

Many people contributed in one way or another to this thesis. First of all I would like to thank the “inhabitants” of the third floor of the “singelgebouw” for their company. In particular I would like to thank my initial office mates Joost and Michel. With Joost I achieved what I considered a very good balance between productivity and “gezelligheid”. Michel taught me many lessons in mathematics and logical thinking in general and I feel especially indebted to him, also for being my “paranimf”.

Furthermore I would like to thank Frans for his openness to discuss any aspect of mathematics at any point in time, Martine for assisting me finding a printing shop in the Netherlands whilst I was overseas myself and Gülhan for help with the Dutch summary. A big thanks goes to Peter Abrams who is an incredibly generous host for me in Canada.

An important aspect of working at the institute in the Kaiserstraat was the pilgrimage to “t Keizertje” on Friday night. In order not to compromise anybody I will not give names but your company certainly improved work life a lot.

Luckily there was some life outside of work. I thank all my housemates for distracting me and for providing me with a different perspective on life and the world in general. Towards the end of my time in the Netherlands I suffered increasingly from “leisure time stress” by becoming a frequent visitor of “t Syndicaat” in Den Haag. In fact, I believe that this stress helped me a lot to cope with the thesis stress and I thank all my tango-mates for their company and Gregor for being my “paranimf”.

Curriculum vitae

Claus R ffler was born on 8 April 1970 in Windhoek/Namibia. At the age of three his family moved to Bad Segeberg/Germany where he graduated in 1990 from the technical grammar school. In the following year he performed his alternative national service at the bird conservation area “Federsee” in southern Germany. In October 1991 he embarked upon biology studies at the Christian-Albrecht University of Kiel. In 1995 Claus began studying mathematics as well, graduating in May 2000 with the “Staatsexamen” in biology and mathematics. In the final year of his study Claus was a guest at the Geobotanical Institute of the Swiss Federal Institute of Technology in Zurich where he wrote his thesis on the pollination biology and breeding system of the alpine plant *Dianthus sylvestris* under the supervision of Dr. A. Widmer. In September 2000 he started his PhD project under the supervision of Prof. Dr. J.A.J. Metz and Dr. T.J.M. Van Dooren at the University of Leiden. Since May 2005 he is a postdoctoral fellow with Prof. Dr. P.A. Abrams at the Department of Zoology at the University of Toronto.

Addresses of Contributing Authors

- **Peter A. Abrams**

- Department of Zoology, University of Toronto, 25 Harbord Street,
Toronto, Ont., Canada, M5S 3G5
email: abrams@zoo.utoronto.ca

- **Martijn Egas**

- IBED, University of Amsterdam, Amsterdam, the Netherlands
email: egas@science.uva.nl

- **Olof Leimar**

- Department of Zoology, Stockholm University, SE-106 91, Stockholm,
Sweden
email: olof.leimar@zoologi.su.se

- **Johan A.J. Metz**

- Institute of Biology Leiden, Leiden University, Kaiserstraat 63,
2311 GP Leiden, the Netherlands
email: metz@rulsfb.leidenuniv.nl
- Adaptive Dynamics Network, International Institute of Applied
Systems Analysis, 2361 Laxenburg, Austria

- **Claus R uffler**

- Department of Zoology, University of Toronto, 25 Harbord Street,
Toronto, Ont., Canada, M5S 3G5
email: rueffler@zoo.utoronto.ca
- Institute of Biology Leiden, Leiden University, Kaiserstraat 63,
2311 GP Leiden, the Netherlands

- **Tom J.M. Van Dooren**

- Institute of Biology Leiden, Leiden University, Kaiserstraat 63,
2311 GP Leiden, the Netherlands
email: vdooren@rulsfb.leidenuniv.nl