

Viselkedésökológia

Ajánlott irodalom a felkészüléshez:

Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1988) Bevezetés a viselkedésökológiába

Barta, Z., Liker, A. & Székely, T. (2002) Viselkedésökológia: modern irányzatok.

Dawkins, R. (1986) Az önző gén.

<https://docplayer.hu/18021464-Richard-dawkins-az-onzo-gen.html>

Alcock, J. (2001) Animal Behavior.

Danchin, É., Giraldeau, L-A., Cézilly, F. (2008) Behavioural Ecology.

Viselkedésökológia vizsga témakörei 2022

1. Természetes szelekció és a viselkedés
2. Gazdaságos döntések és az egyed
3. Csoportos élet
4. Vetélytársak magatartása, Evolúciósan Stabil Stratégiák
5. Kommunikáció és a jelzések evolúciója
6. Szexuális szelekció
7. Párási rendszerek és utódgondozás
8. Életmenet-stratégiák
9. Parazitizmus viselkedésökológiája
10. A tanulás viselkedésökológiája
11. Humán viselkedésökológia

Ajánlott magyar nyelvű irodalom (zárójelben azon témakör(ök) amelyekhez kapcsolódó fejezetek vannak az adott irodalomban):

Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1988) Bevezetés a viselkedésökológiába (1. 2. 3. 4. 5. 6. 7.)

Barta, Z., Líker, A. & Székely, T. (2002) Viselkedésökológia: modern irányzatok (2. 5. 7. 8. 9. 10. 11.)

Dawkins, R. (1986) Az önző gén (1. 4. 6. 7.)

1. Bevezetés a viselkedésökológiába: gondolkodásmód, történet, alapfogalmak – Természetes szelekció és a viselkedés

- Darwin és Wallace, A fajok eredete
 - Darwin igyekezett alátámasztani a biológiai evolúció tényét, ill.
 - bemutatni a természetes szelekció elvét (amely magyarázza az előbbi)
 - 1. variációk, az egyedek nem egyformák
 - 2. Az utódok száma lényegesen nagyobb, mint a szükséges
 - 3. Versengés az utódok között
 - 4. A leginkább megfelelő fog megmaradni
 - 5. Ha a legmegfelelőbb jellegei öröklődnek, akkor azok átadódnak a következő generációra
- Darwin értelmezésében a természetes szelekció az egyedekre hat
 - a Darwini természetes szelekció és a Mendeli klasszikus genetika szintézise -> modern evolúcióbiológia

1. Bevezetés a viselkedésökológiába: gondolkodásmód, történet, alapfogalmak – Természetes szelekció és a viselkedés

- Darwin és Wallace, A fajok eredete
 - Darwin igyekezett alátámasztani a biológiai evolúció tényét, ill.
 - bemutatni a természetes szelekció elvét (amely magyarázza az előbbit)
- Darwin értelmezésében a természetes szelekció az egyedekre hat
- a Darwini természetes szelekció és a Mendeli klasszikus genetika szintézise -> modern evolúcióbiológia

- Az önző gén elmélet (a szelekció az allélokra/génekre hat, az egyed a gének átmeneti szállítóeszközei „túlélőgépei”)

- **Mivel a gének szelekciója közvetve, az egyed fenotípusán keresztül következik be, így azok a legeredményesebb gének, amelyek az egyed (és rokonsága) túlélését és szaporodásának sikerességét (fitneszt/rátermetségét) leghatékonyabban segítik elő**

Önző gének ?



Richard Dawkins: Önző gén

- 3-4 milliárd évvel ezelőtt az „őslevesben” új fajta molekulák „replikátorok” alakultak ki – másolat készül róluk
- A „replikátorok” másolatai nem mindig tökéletesek – új típusok
- A „replikátorok” összetevői véges számúak – a többi „replikátornál” pontosabban másolódnak, stabilabb, több másolatot készítő típusainak száma növekszik
- A bizonyos „replikátorok” már együtt vannak, hatékonyabb másolódást produkálnak
 - Képesek összetevőiket produkálni
 - Képesek más „replikátorokat” lebontani és felhasználni a másolataikhoz
 - Képesek megvédeni magukat más „replikátortól”
- A társult „replikátorok” „túlélőgépeket” hoznak létre, amelyek egyre bonyolultabb módon képesek más replikátorokhoz képest a másolataik számát és élettartamát növelni
- Mára ezen a „replikátorok” leszármazottjai kromoszómák DNS szálainak azon szakaszai, amelyek adott tulajdonságot kódolnak (gén) és másolataik révén akár több százmillió évesek is lehetnek



„Négymilliárd év alatt milyen sorsra kellett jutniuk az ősi replikátoroknak?

Nem haltak ki, hiszen régi mesterei a túlélés művészetének.

De ne keressük őket szabadon lebegve a tengerben, már réges-rég feladták ezt a lovagi szabadságot.

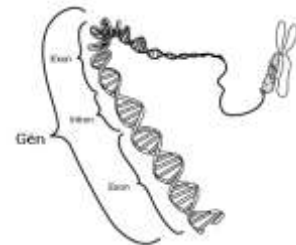
Most óriási kolóniákban nyüzsögnek, gigantikus, zörömbölő robotok biztonságos belsejében, elzárva a külvilágtól, mellyel tekervényesen közvetett utakon érintkeznek, s melyet távvezérléssel manipulálnak.

Itt vannak mindannyiunkban: ők teremtették bennünket, testünket és lelkünket; az ő fennmaradásuk létünk végső indoka.

Hosszú utat tettek meg ezek a replikátorok.

Most a gén névre hallgatnak, mi pedig az ő túlélőgépeik vagyunk”

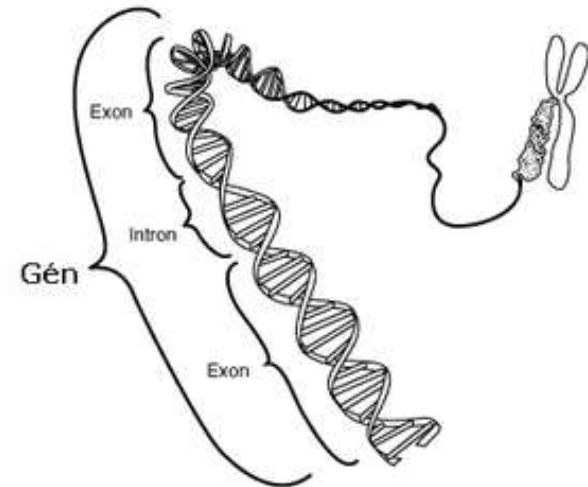
Richard Dawkins, *Önző Gén*



Gének és viselkedés

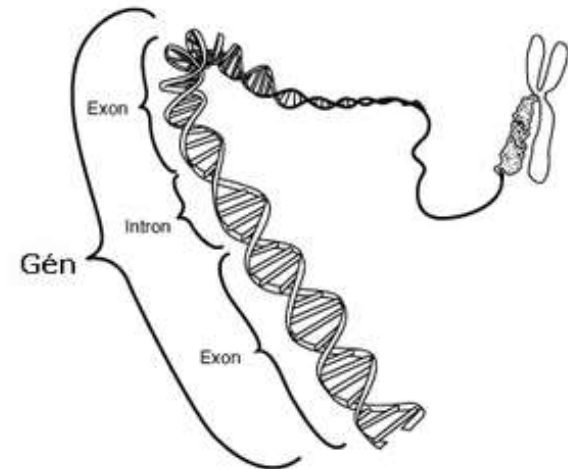
- Az egyedek olyan mulandó képződmények „túlélőgépek”, amelyek az őket felépítő gének és környezet közötti kölcsönhatás eredményei.
 - Az ivaros szaporodás révén (meiózis, rekombináció) az egyed utódainak génállománya eltérőek.
- Az egyedet „felépítő” gének potenciálisan hallhatatlanok lehetnek, mert azok változatlan formában egyik generáció a másiknak átadódnak.

A gének olyan nukleinsav-szakaszok a DNS-ben vagy az RNS-ben, amelyek a szervezet működését és növekedését befolyásoló fehérjék szabályozásához és előállításához szükséges információkat tartalmazzák.



Gének és viselkedés

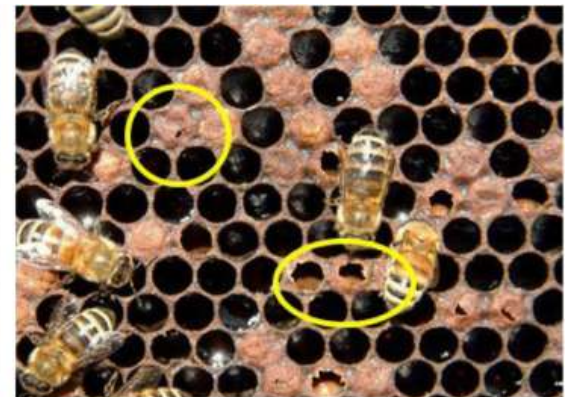
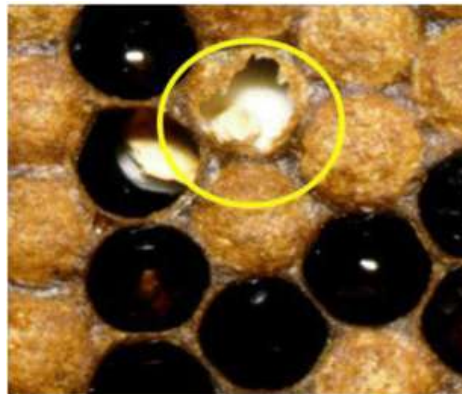
1. A gének által kódolt fehérjék szabályozzák az idegrendszer, az izomzat és az egész test struktúrájának kialakulását, és ezzel egyben rögzítik az egyed viselkedéskészletét.
2. Egy populáción belül sok gén két vagy több megvalósulási formában, vagyis olyan **allélokban** jelenik meg, amelyek ugyanazon fehérjék különböző formáit kódolják – különbségeket hoznak létre az azokkal rendelkező egyedek között
3. Egy olyan gén alléljai között, amelyek a kromoszóma ugyanazon helyén helyezkednek el, konkurencia lép fel.
4. Minden allél, amelyről több életképes kópia képződik (jobb túlélés és sikeresebb szaporodás), felülkerekedhet, és a többi allélformát kiszoríthatja a populációból.



Gének és viselkedés

- A gének olyan kémiai anyagok útján határozzák meg a viselkedést, amelyek a testben kódolva vannak és ott képződnek, hatással vannak az idegrendszer és az izomzat fejlődésére.
- Sok gén együttes hatása együttesen határoz meg egy viselkedést, azonban egy génre is visszavezethető lehet az viselkedésben mutatkozó különbségek „egyetlen szó kicserélése a receptben az egész kalács ízét megváltoztathatja”

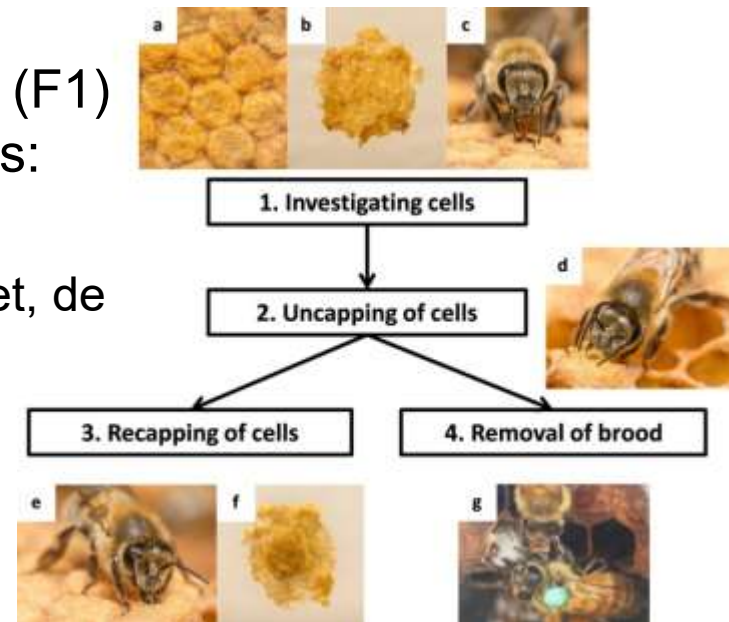
Méhek „higiénikus” és nem „higiénikus” családjai közötti különbség a lárvarothadás kapcsán (Rothenbuhler 1964)



Gének és viselkedés

Méhek „higiénikus” és nem „higiénikus” családjai közötti különbség (Rothenbuhler 1964)

- A „higiénikus” családoknál a beteg lárvákat a dolgozók eltávolítják a kaptárból
- A nem „higiénikus” családoknál nem működik ez a viselkedés
- A két típus keresztezése után („higiénikus” királynő x nem „higiénikus” here) az első nemzedék (F1) nem „higiénikus” volt
- „Higiénikus” királynő és az első nemzedékből (F1) származó here keresztezése után három típus:
 - „Higiénikus”
 - Megtalálja a beteglávát és felnyitja a méhsejtet, de nem veszi ki
 - Nem csinál semmit sem



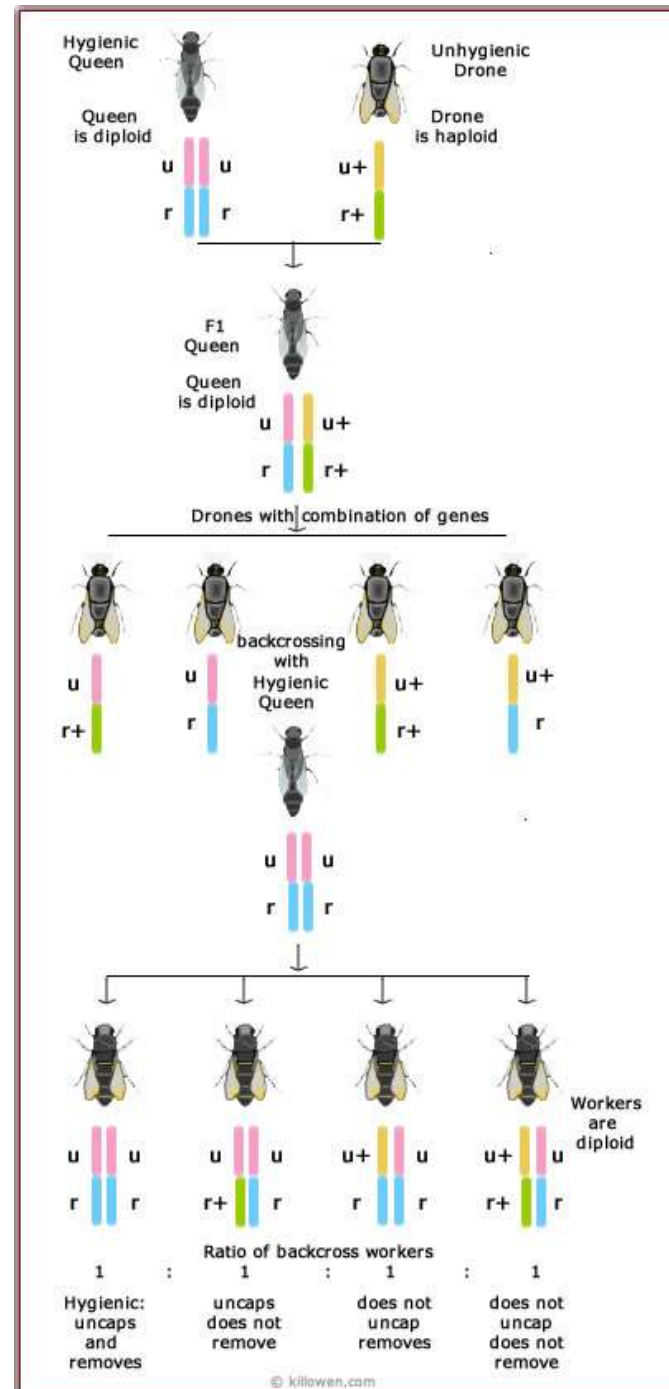
Gének és viselkedés

Méhek „higiénikus” és nem „higiénikus” családjai közötti különbség (Rothenbuhler 1964) (Queen: királynő, Drone: here)

- A „higiénikus” típus homozigota a két recesszíven öröklődő génre:
 - Fertőzött lárvákat tartalmazó sejtekről a viasztetőt eltávolításáról felelős gén (u)
 - Fertőzött lárvákat kidobásáért felelős gén (r)
- A „nem csinál semmit” típus esetében a kutató felnyitotta a fertőzött lárvákat tartalmazó sejteket -> e típushoz tartozó családok felében a dolgozók kidobták a lárvákat ezen sejtekből

A viselkedésre öröklött gének hatással vannak

A gének együttműködhetnek



Gének és viselkedés

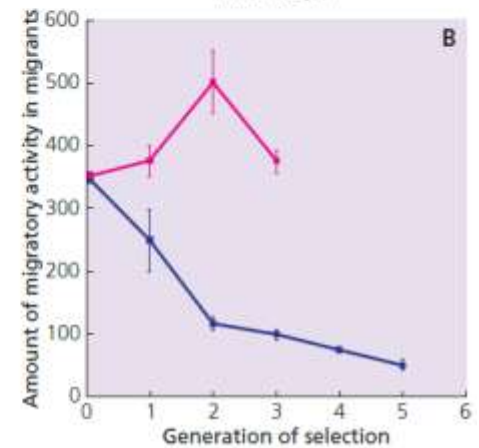
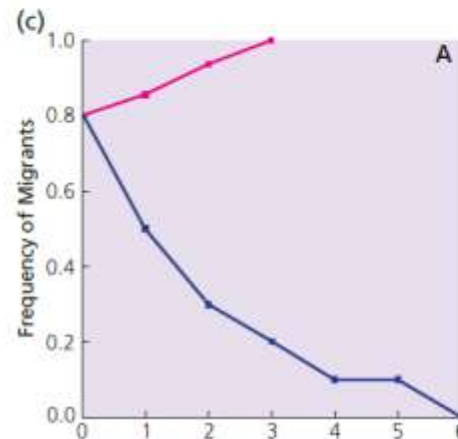
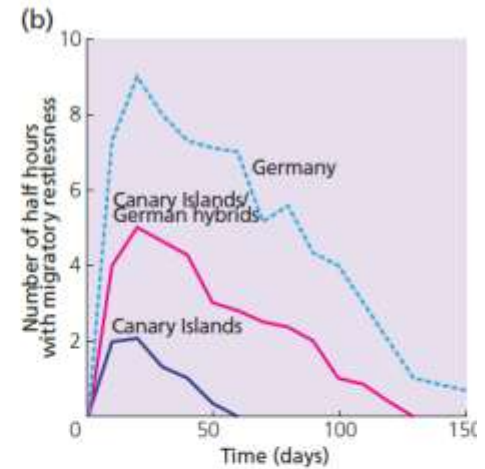
Barát poszáta vonulási magatartása

A poszáták legtöbb faja vonuló madár Európában.

Ha egyedeket ketrecben tartanak, ősszel nyugtalanságot mutatnak abban az időszakban, amikor délre vándorolnának a Földközi-tenger térségébe vagy azon túl Afrikába.

A dél-németországi populációk erősen vándorlóak, míg a Kanári-szigeteken élők helyhez kötöttek.

Amikor ezeket a populációkat madárházakban keresztezték, az utódaik közepes mértékű vándorlási nyugtalanságot mutattak, ami genetikai irányítottságra utal.



A dél-franciaországi Rhône-völgyben a poszáták háromnegyede vándorlási nyugtalanságot mutatott, míg egynegyede nem. Szelektív tenyésztéssel, vándorló vagy nem vándorló szülőktől olyan poszáták vonalai jöttek létre, amelyek három generáció alatt 100%-ban vándorlók, vagy hat generáció alatt 100%-ban helyben maradók lettek.

Gének és viselkedés

(d)

Barátposzáta vonulási magatartása

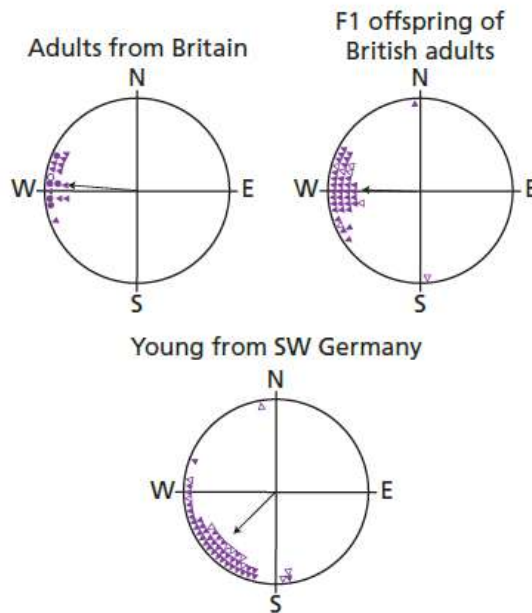
A közép-európai barátposzáta populációk hagyományosan szaporodási területük délnyugati részén, a nyugati Földközi-tenger térségében telelnek.

Az elmúlt 40 év során azonban folyamatosan nőtt azon kerti poszáták száma, amelyek Nagy-Britanniában és Írországban telelnek.

A gyűrűzési visszafogások azt mutatták, hogy közép-európai fészkelők új, eddig ismeretlen vándorlási szokásokat vettek fel.

Amikor a Nagy-Britanniában telelt, befogásra került poszáták vándorlási viselkedését ketrecekben tesztelték, őszi vándorlási irányuk nyugatra tolódott, 70° -kal eltérve a hagyományos délnyugati útvonaltól.

Továbbá, utódaik is örökölték ezt az új őszi irányultságot.



Az új vándorlási irányt valószínűleg a Nagy-Britanniában tapasztalható enyhébb telek és a bőségesebb téli táplálékforrások kedveznek, mind a kerti madáretetők, mind az elmúlt évtizedekben ültetett téli gyümölcsbokrok révén. Ez az új vándorló populáció rövidebb távolságot tesz meg a telelőhelyekre, és tavasszal korábban tér vissza a közép-európai fészkelőhelyekre.

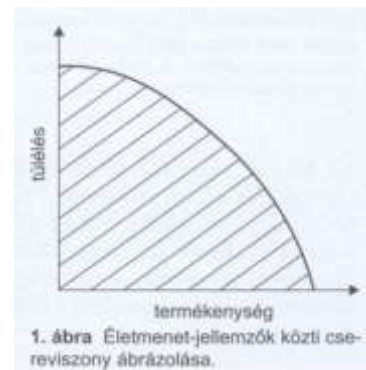
Viselkedésökológia:

- A **viselkedés adaptív** értékét (fitneszre gyakorolt hatását) vizsgálja

A fitnessz (rátermettség) egy adott genotípus sikerességét mutatja meg a következő generációk kialakításában. Két komponense a túlélőképesség (viabilitás) és a szaporodóképesség (fertilitás). Egy adott genotípussal rendelkező egyed fitnessze tehát egyenlő az egyed génjeinek arányával a következő generációk összes génjéhez képest.

Inkluzíve fitnessz: Egy adott genotípussal rendelkező egyed saját utódai általi fitnessz-e (direkt) plusz az adott genotípus más nem feltétlenül rokon egyedeinek fitnessz-e (indirekt).

**Ha egy tulajdonság magas fitnesszt eredményez->terjed,
ha alacsony fitnesszt eredményez->ritkul, eltűnik**



Az adaptáció egy olyan jelleg, ami növeli az adott egyed fitnesszét (a jelleggel nem bíró egyedekhez képest)

Mit jelent a viselkedés adaptív értéke?

- Bármilyen az egyed fajtársaihoz képest előnyhöz juttatja

Mi a viselkedés?

- A viselkedés lehet bármely, az egyedhez köthető jelleg
 - szarvasbőgés
 - szentjánosbogarak villogása
 - virág (a)szimmetriája
 - dominancia rang
 - széncinege begysáv mérete
 - immunválasz
 - territórium méret

Mi NEM viselkedés?

- Populációk születési rátája
- Egy sejt adott hormonra adott válasza

Viselkedésökológia határtudományai

Fiziológia, Élettan

Etológia

Ökológia

Viselkedésökológia

Evolúciós pszichológia

Populációgenetika

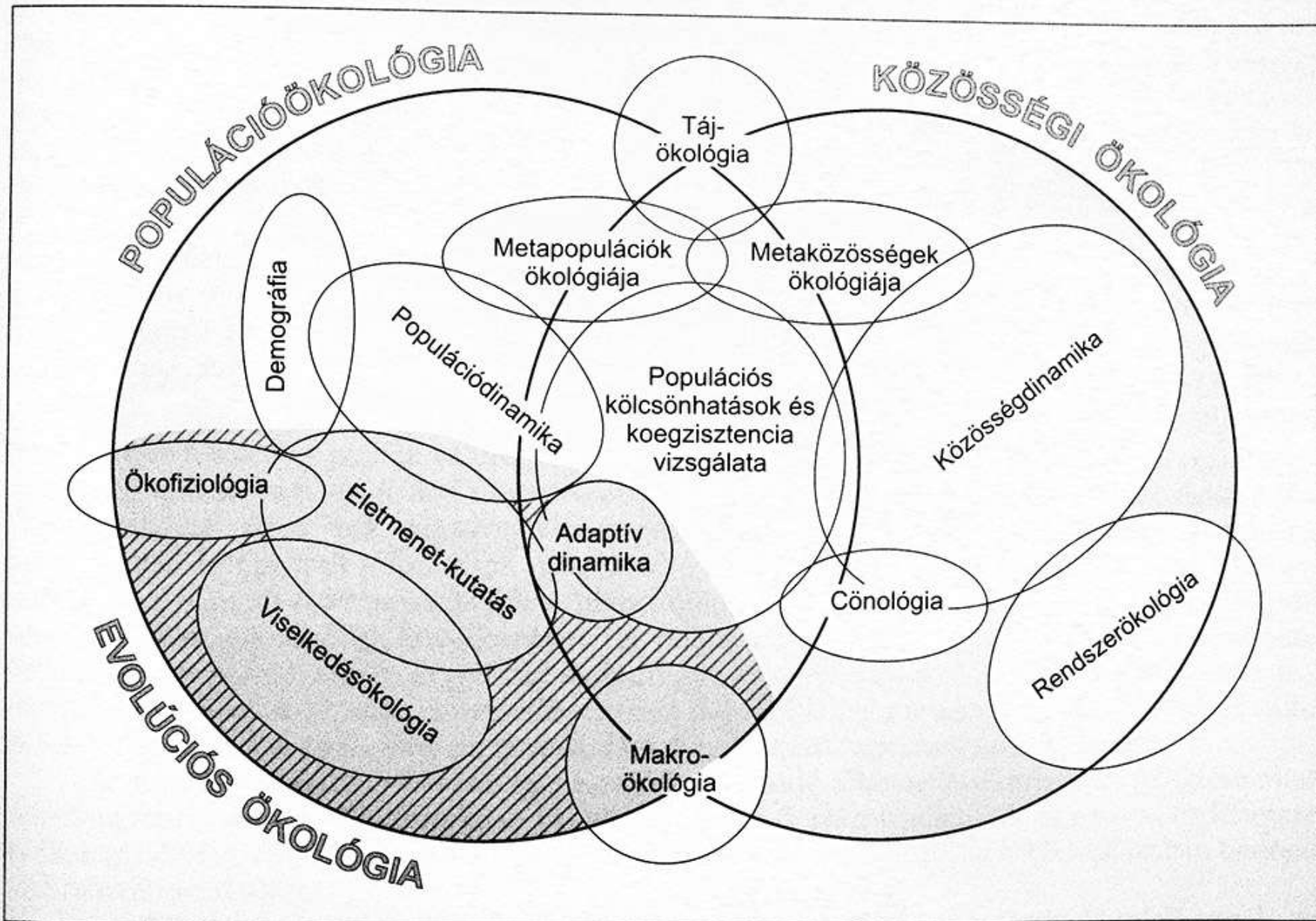
Rendszertan

Biogeográfia

Evolúcióbiológia

Pszichológia

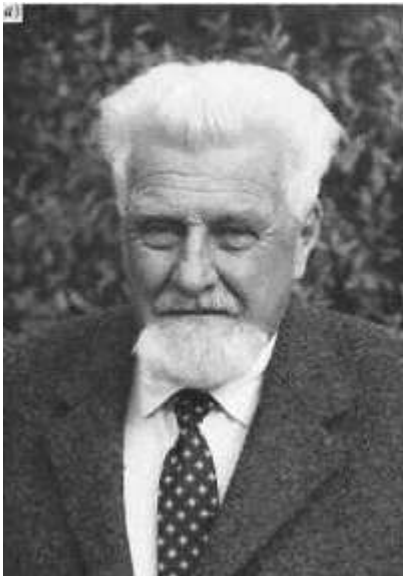
Genetika



Az ökológiai kutatások főbb területei. Az ábra nem törekszik teljességre.

Az egyéni és szociális viselkedés leírása és magyarázata

- Etológia Nobel díjasok 1973



Konrad Lorenz

1903-1989



Niko Tinbergen

1907-1988



Karl von Frisch

1886-1982

A viselkedéskutatás kérdései

1. **Leírással:** milyen viselkedést követ az állat?
 - klasszikus etogrammok



2. **Magyarázattal**
 - hipotézis-alkotás
 - hipotézisek tesztelése



Niko Tinbergen

- 4 tinbergeni kérdés

Például: miért énekel a seregély?

1. Okozati háttér vagy mechanizmus (hormonok, kulcsingerek)
2. Egyedfejlődés (tanulás, érés)
3. Funkció vagy túlélési érték (mi a célja, előnye)
4. Törzsfejlődés (evolúciósan hogy alakult ki)

1. és 2. : Proximális okok: egy jelleg megjelenését milyen tényezők befolyásolják („Hogyan?” kérdés) → **Etológia**
3. és 4. : Ultimális okok: egy jelleg szelekciós megmaradását milyen tényezők befolyásolják („Miért?” kérdés) → **Viselkedésökológia**

Miért fontos különbséget tenni a kérdések típusai között?

- Az emberek azért szeretik a cukrot:
 - mert édes
 - mert kalóriadúsMelyik válasz az igaz?
- Egyes majmok illóolajokban gazdag növényekkel kenik a bundájukat. Miért?
 - mert szeretik ezeknek az illatát
 - az illóolajok elpusztítják az élősködőket.Melyik válasz az igaz?
- A viselkedésökológiai kutatások elsősorban azzal foglalkoznak, hogy milyen az egyedek közötti folyamatok révén válik szelekciós értelemben előnyössé vagy hátrányossá egy tulajdonság?

Példa: Serengeti NP (Tanzánia) oroszlánjai



3-12 nőstény: rokonok

1-6 hím: általában rokonok, 2-3 évig uralnak egy csoportot

Megfigyelések:



1. Szaporodás szinkronizált (falkán belül)

- *Közvetlen ok (mechanizmus):* kémiai szignálok (feromonok), hormonok
- *Evolúciós ok (funkció):* azonos korú utódokat könnyebb felnevelni, közös szoptatás, fiatal hímek egy időben együtt hagyhatják el a csoportot

2. Szaporodási időszakban egy nőstény sorozatosan (15 percenként) párosodik a csapat hímjeivel, de 3000 párzásból átlagosan egy utód

- *Közvetlen ok:* kicsi a megtermékenyülés valószínűsége, ovuláció időpontja nem ismert, vetélés gyakori
- *Evolúciós ok:* a hímek között csökken a párzásért folyó vetélkedés

3. Fiatal kölyköket a falka új hímjei elpusztítják

- *Közvetlen ok:* kölykök szaga idegen, hímek megölik őket, nőstényeknél vetélés
- *Evolúciós ok:* nőstények hamarabb válnak újra fogamzóképesé, szinkronizáltan tüzelnek

Példa: Serengeti NP (Tanzánia) oroszlánjai

1.1. táblázat

Az oroszlánok szaporodási viselkedése funkcionális és okozati magyarázatának összefoglalása (Bertram, 1975)



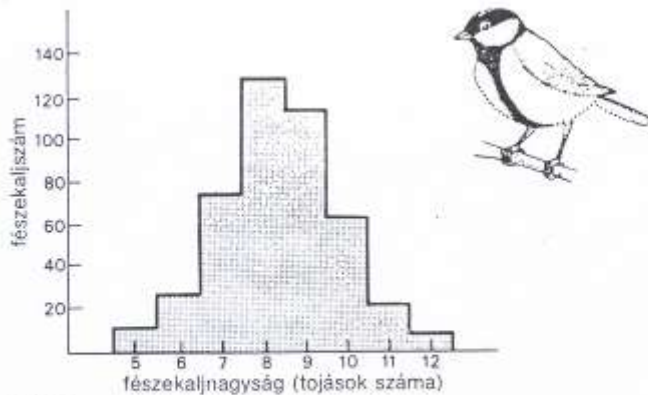
Megfigyelés	Okozati magyarázat	Funkcionális magyarázat
1. A nőstények esetében a szaporodási ciklusok szinkronizálódhatnak	kémiai szignálok (?)	a) a fiatalok nagyobb túlélési esélye b) a hím utódok nagyobb túlélési esélye, amikor azok elhagyják a falkát
2. Szaporodási időszakban egy nőstény sorozatosan (15 percenként) újra kopulál	a peteleválás időpontja nem ismert, kicsi a megtermékenyülés valószínűsége	a hímek között csökken a párzásért folyó vetélkedés
3. A fiatal kölyköket a falka új hímje elpusztítja	abortusz (kémiai úton indukált?); a hím megöli a fiatalokat	a) a nőstények hamarabb válnak újra fogamzóképessé b) a hímek a számukra idegen kölyköket elpusztítják; ezek életben maradva saját utódaikkal konkurálhatnak

Kialakulhat a viselkedés azért, mert a csoport számára előnyös?

- ne fogyasszák el készleteket
- csökkentik a szaporodási rátát, hogy ne legyen túlszaporodás

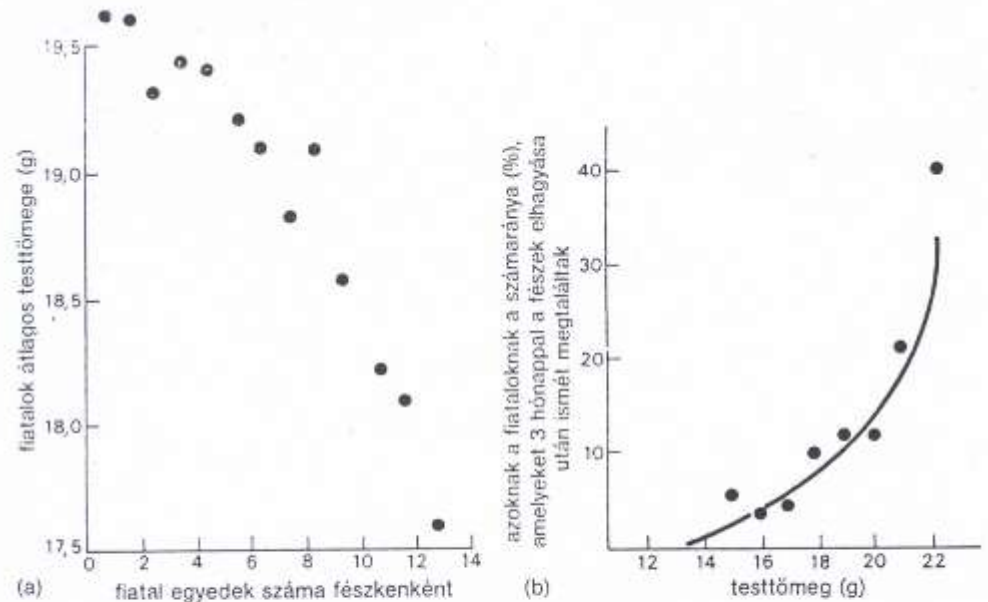
csoportszelekció elmélete: szelekció csoportok között zajlik: amelyik csoport túlszaporodott, forrásokat elhasználta, az kihalt

Miért nem rak minden cinege 12 tojást?



1.2. ábra

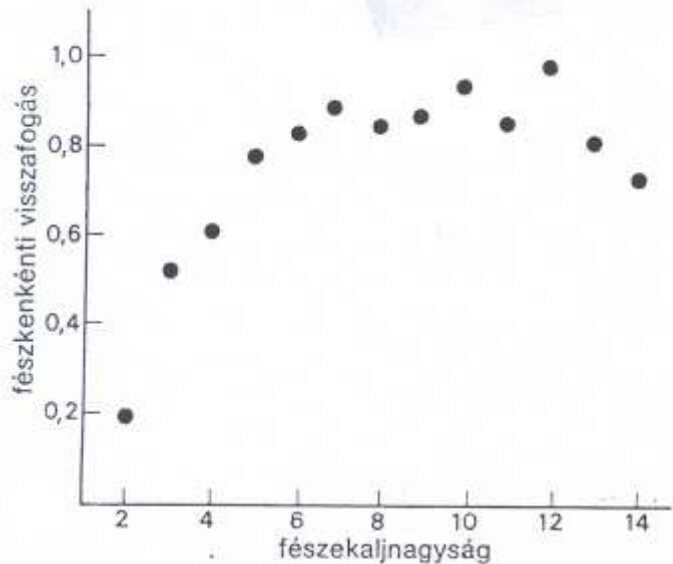
Különböző tojásszámú fészekaljak gyakorisági eloszlása egy Oxford környéki erdő széncinegéin végzett vizsgálat adatai alapján. Egy fészekben átlagosan 8–9 tojást találtak (Perrins, 1965)



1.3. ábra

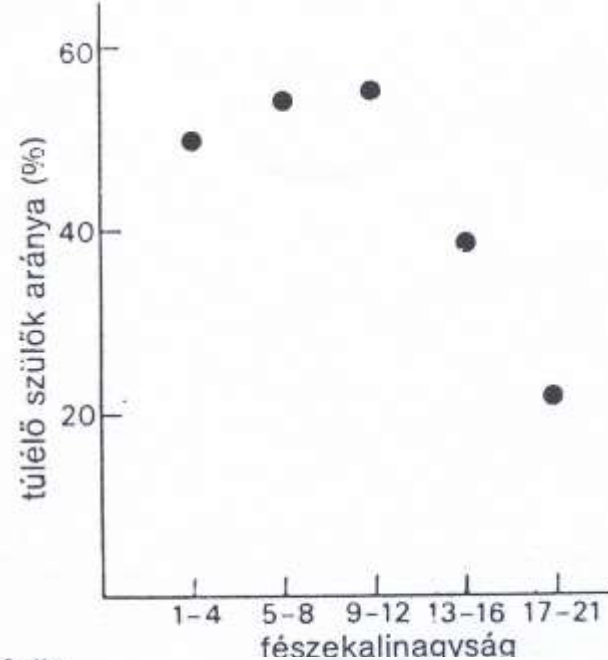
a) Nagyobb fészekaljban a fiatal madarak testtömege az önállóvá váláskor kisebb, mert a szülők nem tudják őket optimálisan ellátni táplálékkal; b) egy fiatal madár fészek elhagyásakor mért testtömege megszabja a túlélés esélyeit: a nagyobb testtömegű egyed nagyobb valószínűséggel marad életben (Perrins, 1965)

nagyobb fészekaljban a fiókák túlélése rosszabb



1.4. ábra

A fiatal madarak fészekenkénti számának kísérletes megváltoztatásából kitűnt, hogy a széncinegepár számára optimális fészekalj nagyság 8—12 tojás közé esik. Ilyen tojásszám mellett maximális a fészekaljban felnevelődő túlélő utódok száma (Perrins, 1979)



1.5. ábra

Azoknak a széncinegéknek, amelyek egy költési szezonban nagyszámú utódot nevelnek fel, kisebb a túlélési arányuk, mint azoknak, amelyek kevesebb utódot nevelnek fel (Kluyver, 1971)

nem a csoportra való tekintettel rak kevesebb tojást, hanem saját érdekei miatt:

- nagyobb fészekalj túlélése rosszabb
- szülő nem merüljön ki a vándorút vagy telelés előtt

A „faj érdeke” evolúciós szempontból hibás elképzelés, legjobb, ha elfelejtjük!

Néhány további érdekes példa

Szélső faroktollak szerepe a párválasztásban füstifecskénél

Anders Pape Møller

- **Megfigyelés:**
 - a hímek szélső faroktollai hosszabbak
 - a hímek repülés és kiülés közben mutogatják faroktollaikat
 - a tojók a párválasztás során több hímot végigjárnak – válogatnak
 - a tojók a hosszabb szélső faroktollakkal rendelkező hímeket választják



- **Megfigyelés:**
 - a szélső faroktollak közti különbség a hosszú tollú egyedeknél kisebb
 - egyéb más jelleg sem aszimmetrikus annyira mint a szélső faroktollak

Moller A.P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*

Moller A.P. 1992. Females prefer large and symmetrical ornaments. *Nature*

Néhány további érdekes példa

Szélső faroktollak szerepe a párválasztásban füstifecsskéknél

Anders Pape Møller

- **Megfigyelés:**
 - a hímek szélső faroktollai hosszabbak
 - a hímek repülés és kiülés közben mutogatják faroktollaikat
 - a tojók a párválasztás során több hímot végigjárnak – válogatnak
 - a tojók a hosszabb szélső faroktollakkal rendelkező hímeket választják
- **Kísérlet: szélső faroktollak hosszának manipulálása**
 - a tojók a kísérletesen meghosszabbított faroktollú hímeket választják

- **Megfigyelés:**
 - a szélső faroktollak közti különbség a hosszú tollú egyedeknél kisebb
 - egyéb más jelleg sem aszimmetrikus annyira mint a szélső faroktollak
- **Kísérlet: szélső faroktollak hosszának manipulálása**
 - a tojók a kísérletesen növelt szimmetriájú hímeket választják

Møller A.P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*

Møller A.P. 1992. Females prefer large and symmetrical ornaments. *Nature*

Néhány érdekes példa

Testtömeg szabályozás predációs nyomás hatására apró énekeseknél

- **Megfigyelés:**
 - az apró énekesek súlya télen napi 7 – 15 % ingadozást mutat
 - a hosszú hideg éjszakák után néha legyengülnek, elpusztulnak
 - súlyuk mégsem gyarapszik napközben a lehetséges maximumig
- **Hipotézis:** testtömegüket stratégiaileg szabályozzák, mivel a nehezebb madarak nehezebben menekülnek a ragadozók elől
- **Kísérlet 1:** a természeteshez hasonló mértékű súlymanipuláció
 - egyes esetekben csökkent a felrebbenés sebessége és szöge
 - de sok ezzel ellentmondó munka is született
- **Kísérlet 2:** a szárnyfelület kismértékű csökkentése
 - válaszul a madarak csökkentették testsúlyukat
 - és többet figyelték a ragadozókat

Carascal & Polo. 2006. Effects of wing area reduction on winter body mass: field and aviary experiments. *Anim. Behav.*

Mathot & Giraldeau. 2008. Increasing vulnerability to predation increases preference for the scrounger foraging tactic. *Behav. Ecol.*

Különböző fajok összehasonlítása

Társas szerveződés a főemlősök körében

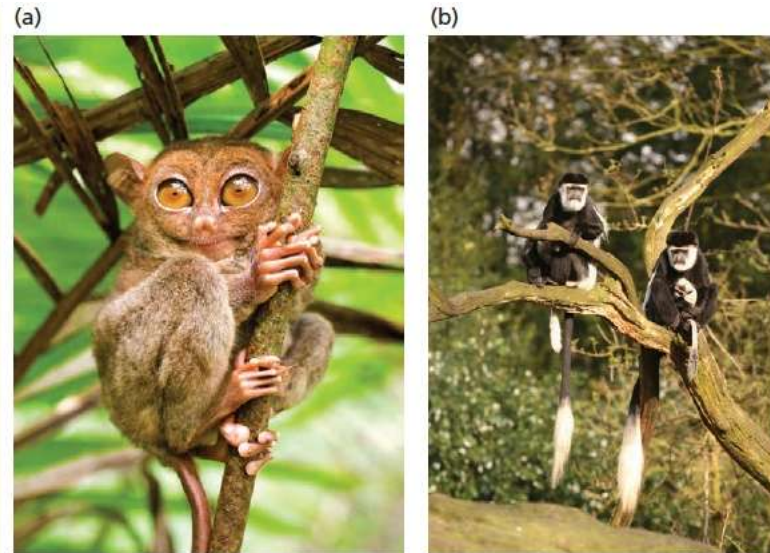
Vannak magányos rovarévők, mint a koboldmaki, amelyek erdőkben élnek és éjszakai életmódot folytatnak.

Vannak nappali erdei majmok, mint a kolobusz majmok, amelyek kis csoportokban járnak, és levelekkel vagy gyümölcsökkel táplálkoznak.

Más majmok, mint a páviánok, talajszinten lakók, és nagy, 50 vagy akár több száz fős csapatokban élnek.

Az emberszabású majmok között az orangután magányosan él, a gibbon párokban és kis családi egységekben él, míg a csimpánzok akár 50 fős csoportokban is élhetnek.

Fig. 2.4
Differences in social organization in primates.
(a) A solitary insectivorous tarsier. Photo © iStockphoto.com/Holger Mette. (b) A small group of black and white colobus monkeys, which eat leaves in the forest. Photo © iStockphoto.com/Henk Bentlage. (c) A large group of gelada baboons, which feed on the ground on grass leaves and roots. Photo © iStockphoto.com/Guenter Guni.



Különböző fajok összehasonlítása

Társas szerveződés a főemlősök körében

Élőhely-terület mérete
– Változás súly és
étrend
függvényében

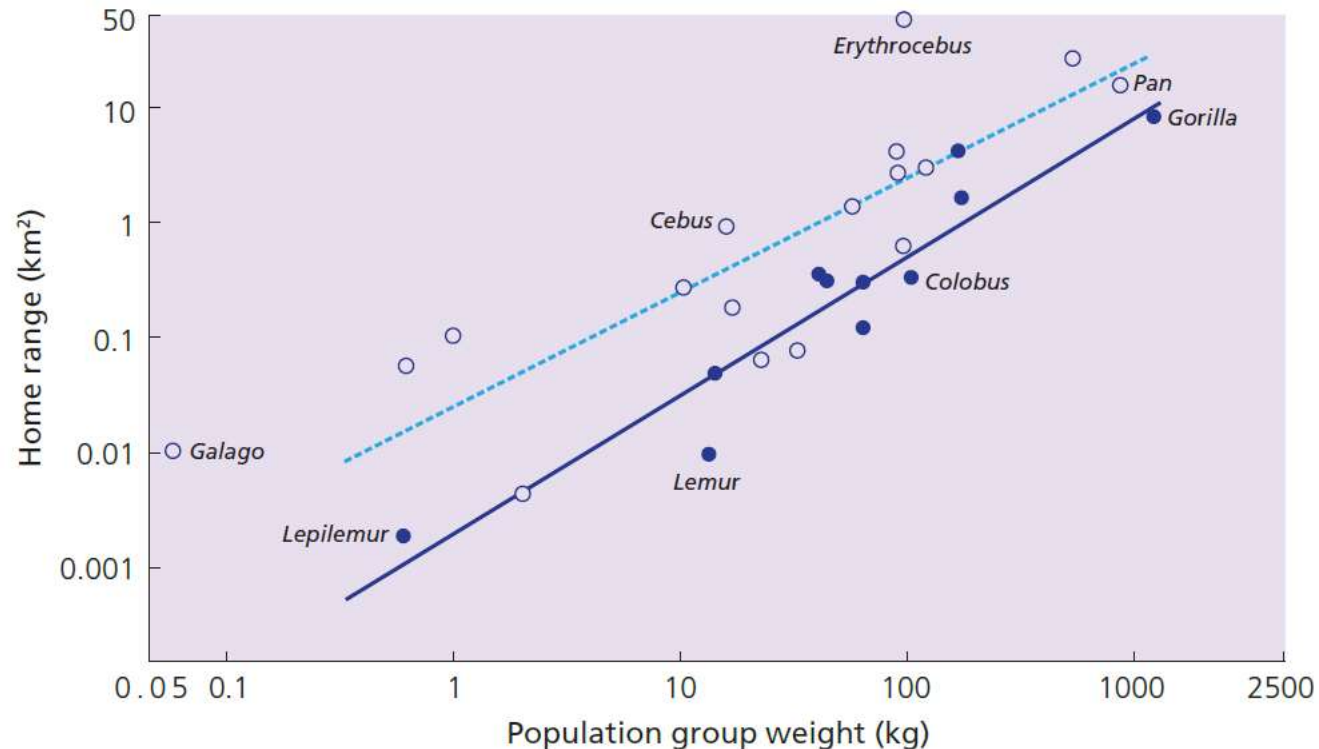


Fig. 2.5 Home range size plotted against the weight of the group that inhabits the home range for different genera of primates. The solid circles are folivores, through which there is a solid regression line. The open circles are specialist feeders (insectivores or frugivores) and the regression line through these points is dashed. Some of the genera are indicated by name. From Clutton-Brock and Harvey (1977).

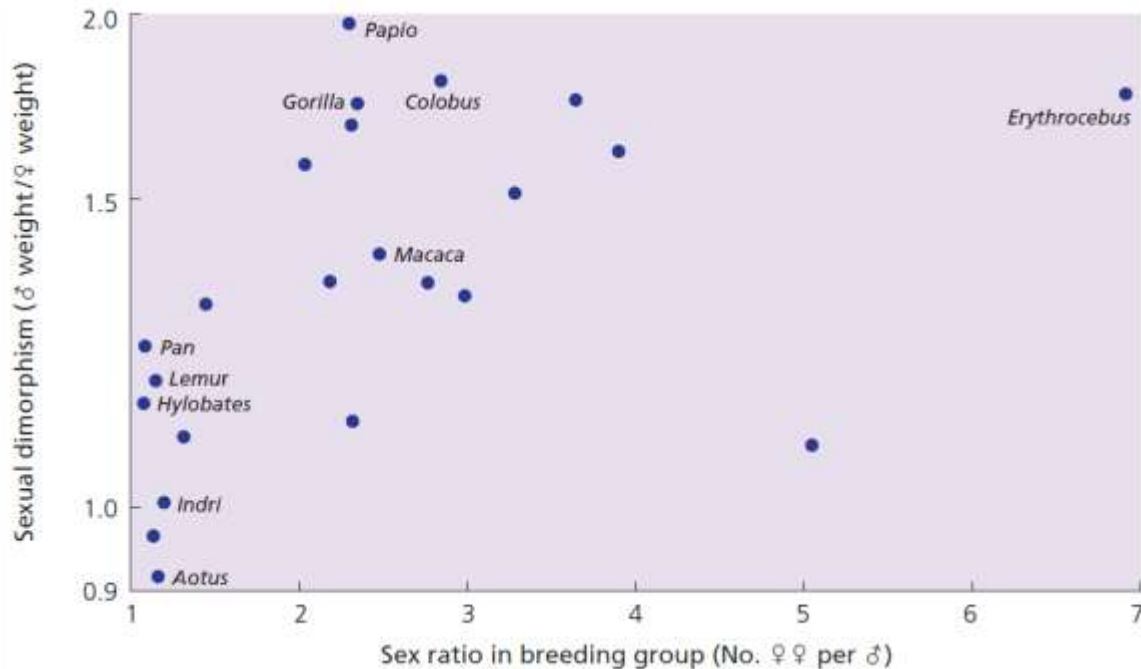
Különböző fajok összehasonlítása

Társas szerveződés a főemlősök körében

A nemi kétalakúság (szexuális dimorfizmus) a nemek közötti versengésből alakul ki

A testtömegben megjelenő nemi kétalakúsága szexuális versengés hipotézise: minél több nőstény jut egy hímre a szaporodási csoportban, annál nagyobb a hím a nőstényhez képest

Fig. 2.6 The degree of sexual dimorphism increases with the number of females per male in the breeding group. Each point is a different genus, some of which are indicated by name. From Clutton-Brock and Harvey (1977).



A fogméret nemi kétalakúsága

- A monogám fajoknál a hímek fogmérete a vártnak megfelelő, az azonos testtömegű nőstényekével megegyező.
- Azonban a háremet alkotó fajoknál a fogak mérete nagyobb a vártnál.
- A ragadozói nyomás is felelős lehet a nagyobb fogak kialakulásáért a földi fajok esetében.

Különböző fajok összehasonlítása

Társas szerveződés a főemlősök körében

Here mérete és szaporodási rendszer

Nagyobb herék több hímes csoportokban

A legnehezebb főemlősök, a gorilla (*Gorilla gorilla*) és az orángután (*Pongo pygmaeus*) olyan szaporodási rendszert követnek, ahol egy hím monopolizálja a párosodást több nősténnyel, és heréik tömege átlagosan 30 és 35 g (mindkét here összesített súlya).

Ezzel szemben a kisebb csimpánz (*Pan troglodytes*) olyan szaporodási rendszerrel rendelkezik, ahol több hím párosodik minden ivarzó nősténnyel, és ennek a fajnak a heréi 120 g súlyúak

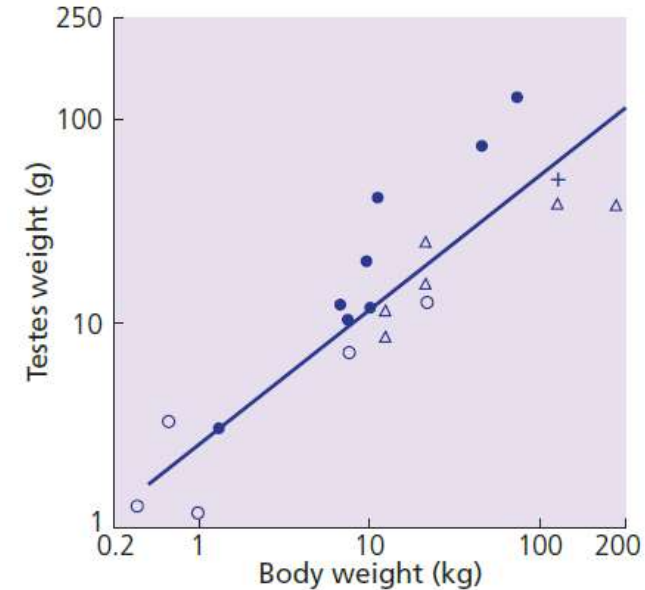


Fig. 2.7 Log combined testes weight (g) versus body weight (kg) for different primate genera. Solid circles are multimale breeding systems. Open circles are monogamous. Open triangles are single-male systems (one male with several females). The cross is our own species, *Homo*, for comparison. From Harcourt *et al.* (1981). Reprinted with permission from the Nature Publishing Group.

2. Gazdaságos döntések és az egyed

A költség és nyereség elve

Dankasirály:

Fehér tojáshéj költsége: ragadozót odavonzza

Türelem nyeresége: szomszédok nem eszik meg frissen kikelt fiókákat

A szomszéd nagyobb kockázatot jelent, mint a ragadozó



Mit tesz a csigaforgató?

Magányos fészkelő, a
→ azonnal eltávolítja a

Optimalizációs mód

Nettó nyereség = Bru

A költség és nyereség



hozni!

Optimális döntések a táplálékkeresésben

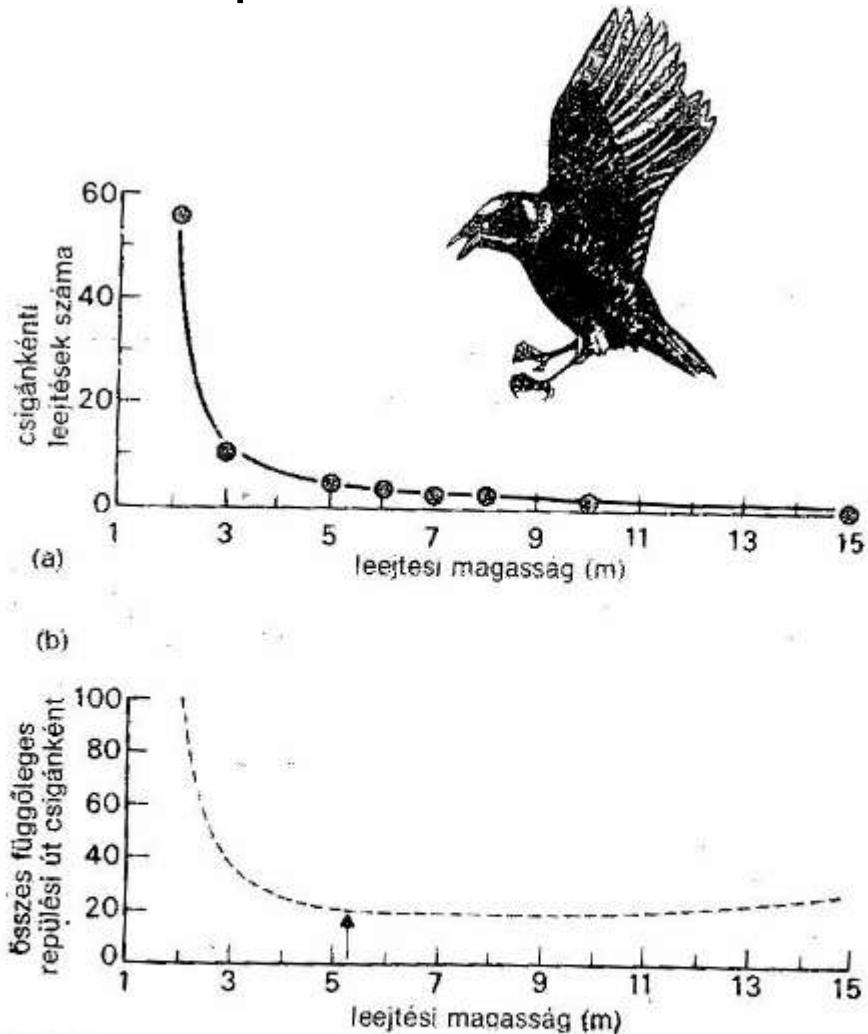
- Egy varjú nem tudja megállapítani, milyen nagy egy kagyló, míg ki nem ásta a homokból.
- Gyakran miután kiásta, otthagyja a tengerparton és egy másik után kezd vadászni.
- Néha azonban felrepül és leejti a kagylót és elfogyasztja a testét tengerparti részen.
- A kis kagylókat rendszerint a tengerparton hagyja, míg a nagyokat következetesen elfogyasztja

Miért?

Optimális döntések a táplálékkeresésben

Varjú - tengeri csiga:

$E_{\text{nettó}} = E_{\text{táplálék}} - E_{\text{keresés}} - E_{\text{feltörés}}$



3.1. ábra

Varjak csigaleejtési magasságának vizsgálata. *a)* Ha a varjú a csigát nagyobb magasságból ejti le, akkor átlagosan kevesebb leejtési kísérlet (ismétlés) szükséges ahhoz, hogy a csigához összetörjön. *b)* A teljes függőleges repülési útszakasz amit a madárnak a csigához feltöréséhez meg kell tennie (leejtések száma \times elejtési magasság), olyan magasságnál maximalizálódott, ami igen közel áll a varjak által leggyakrabban alkalmazott magasságokhoz (Zach, 1979)

Optimalizációs modell

Abból a feltételezésből indul ki (a priori feltételezi), hogy az állat optimálisan viselkedik, mert a természetes szelekció során a legnagyobb hatékonysággal viselkedőek szelektálódtak ki

Nem azt teszteli, hogy optimálisan viselkedik-e az állat vagy sem, hanem hogy milyen költségeket, ráfordításokat kell figyelembe vennie a legnagyobb haszonhoz.

Táplálék energiája mellett a megszerzéséhez szükséges idő is számít

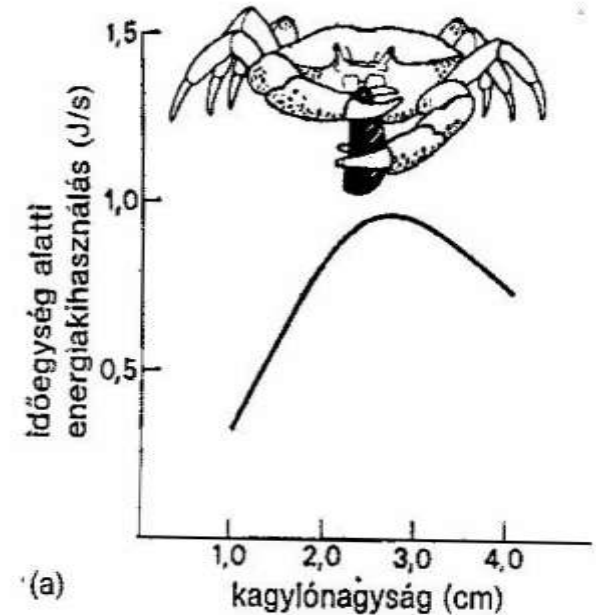
Parti tarisznyarák – kagyló
Nagy vagy kis zsákmány?



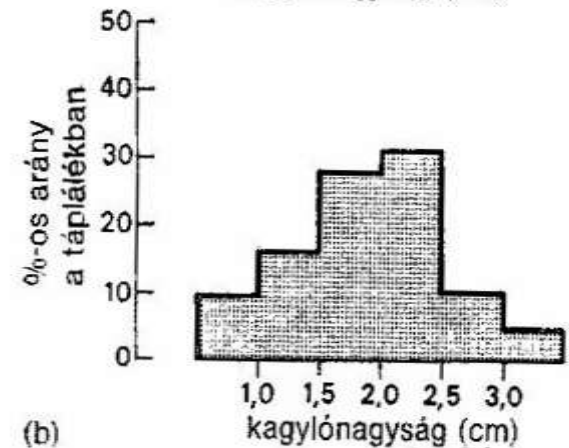
→ időegység alatti energianyereség

3.2. ábra

A *Carcinus maenas* (parti tarisznyarák) előnyben részesíti azt a kagylónagyságot, ami időegységre számítva a legtöbb energianyereséget adja. a) Az időegységre eső energianyereség görbéje; a rák a különböző nagyságú kagylók felnyitásánál erre törekszik. b) A hisztogram az akváriumban tartott rákok fogyasztását mutatja az azonos számban nyújtott különböző nagyságú kagylókból (Elner–Hughes, 1978)



(a)

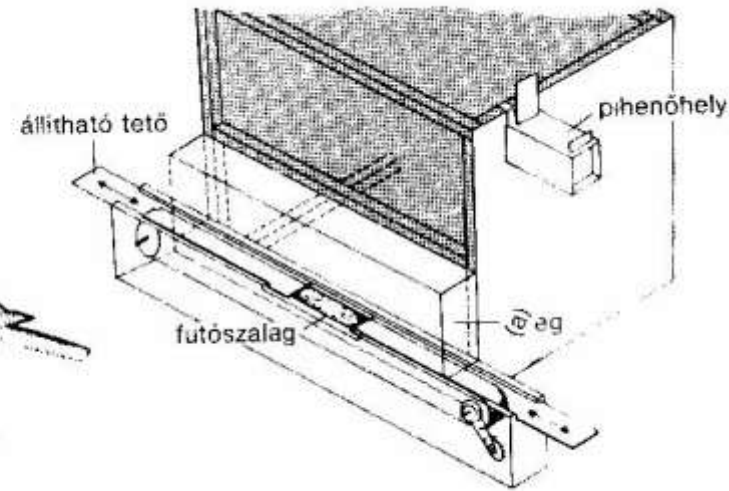
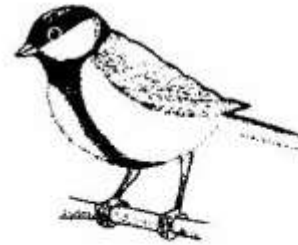


(b)

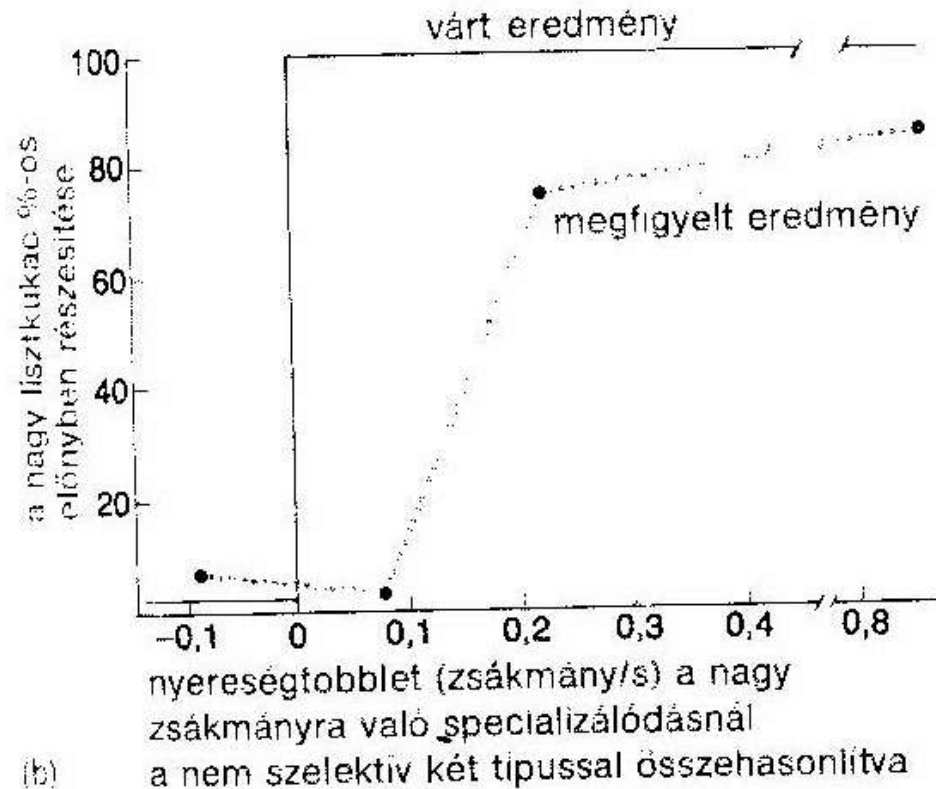
Széncinege – lisztkukac

Kis táplálékdenzitásnál nem válogat – mindkettőből eszik

Nagy táplálékdenzitásnál válogat – csak a nagyból eszik



a) Berendezés a széncinege (*Parus major*) kis és nagy táplálékállatai (lisztbogár lárvák – lisztkukacok) közötti választási modelljének tesztelésére. A kísérleti madár kalitkájának peremén egy futószalag táplálékot szállít. A lárvák 1/2 mp-ig láthatók a szállítószalag állítható fedőlapjai közötti résen áthaladva és a madárnak e rövid idő alatt kell választania. Amikor egy lárvát felcsíp, akkor a szalagon levő következőket továbbengedi, mert a bekapott zsákmány lenyelésévé van elfoglalva. b) Egy példa a kapott eredmények közül: a nagyméretű lárvá gyakoriságának növelésekor a madár finnyásabbá válik. Az x tengelyen az többletnyereség szerepel, amit a madár a szelektív táplálékfelvétellel ért el. A válogatós viselkedés révén a nyereség a kritikus 1/λ értéktől képződik. Valójában a madár kb. a becsült pontnak megfelelően választott, de a modellel ellentétben a viselkedésváltozás nem hirtelen következett be (Krebs és mtai, 1977)



A táplálékszerzés hatékonyságának korlátai

Állat nem úgy viselkedik, ahogy az optimalizációs modell jósolja:

- Kényszerfeltételek (idő, tápanyagok)
- Nem a maximális energianyereségre törekszik az állat, mert pl. az idő minimalizálására
- Egyéb kiadások is vannak, amiket nem ismerünk
- Valóban nem optimálisan viselkedik az állat:
 - téveszthet, tanulnia kell
 - nem volt ideje alkalmazkodni új körülményekhez
 - genetikai kényszerfeltételek miatt (megfelelő mutációk hiánya)

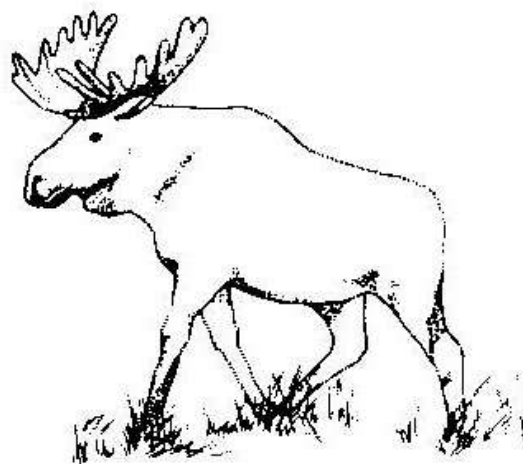
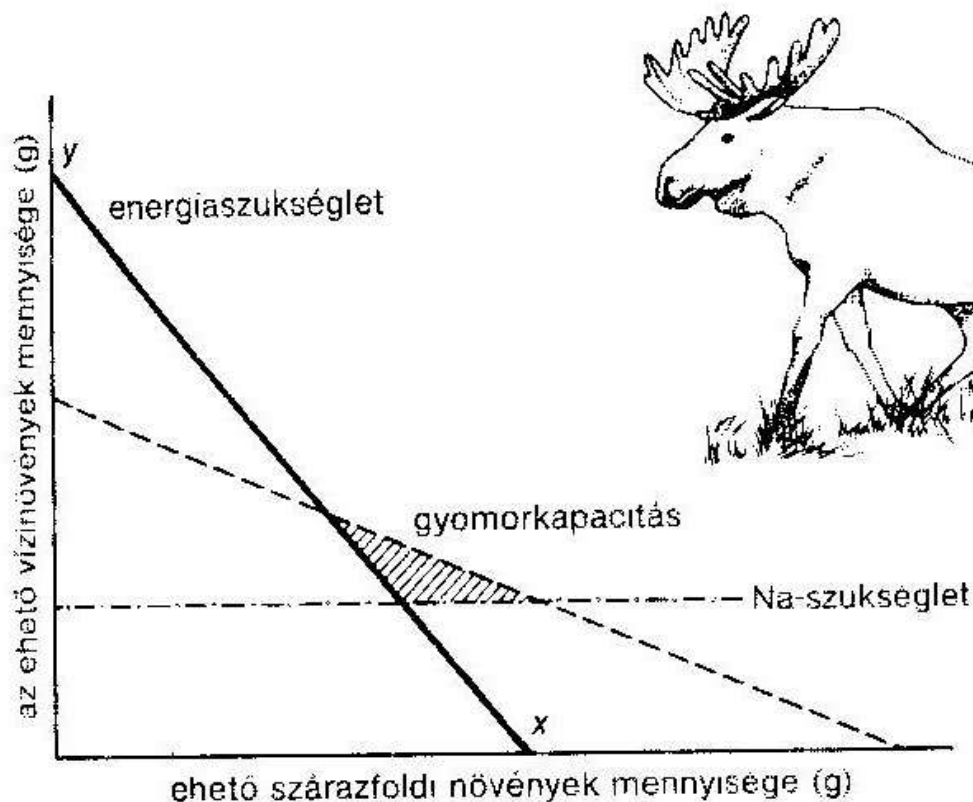
Kényszerfeltételek

Tápanyagok

Jávorszarvas: táplálkozását a Na előfordulása befolyásolja:

Erdőben lomblevél: Na alacsony, tápanyag magas

Tóban vízinövény: Na magas, tápanyag alacsony



A kockázat minimalizálása - Vöröshátú sármánypinty

1. Rendszeresen kapott 2 magot
2. Szabálytalanul kapott 4 vagy 0 magot

Rövidebb éheztesnél (1 óra) a rendszerest választotta

Hosszabb éheztes (4 óra) esetén a szabálytalant választotta

kockázat kerülő és kockázat vállaló viselkedési formák

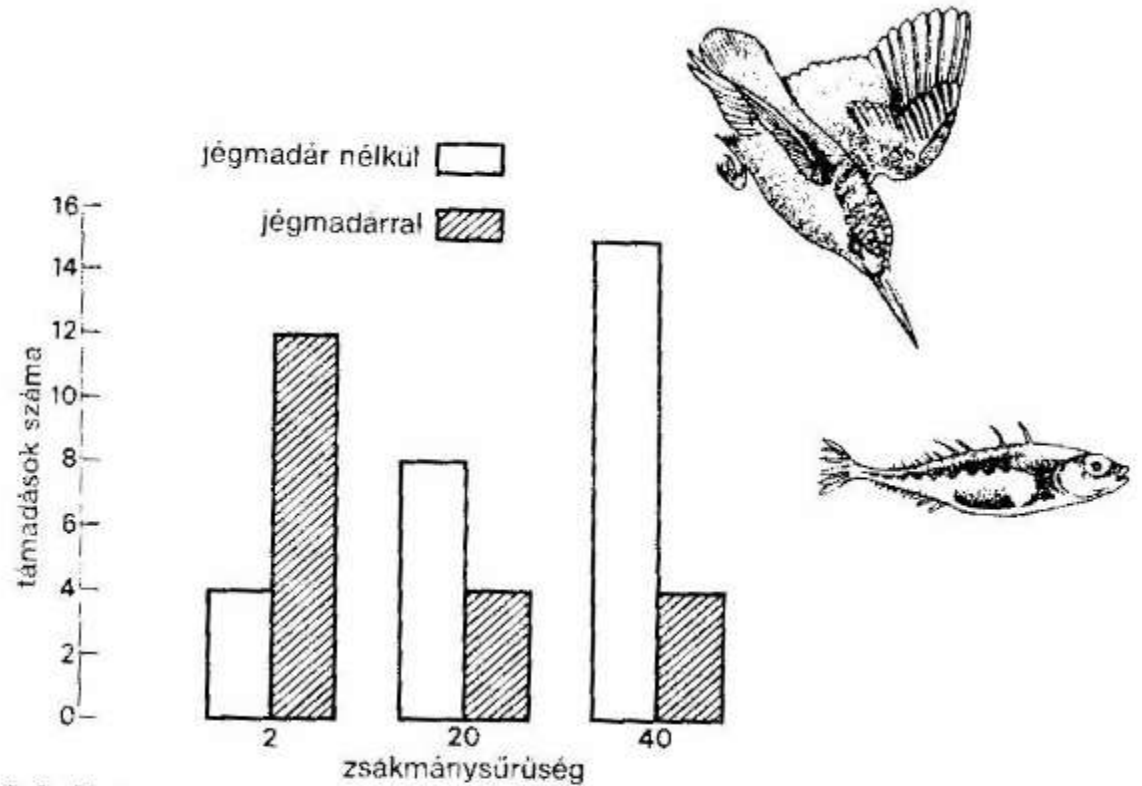


Predációs kockázat

Tüskés pikó – vízibolha

Sok vízibolha – nem tud ragadozóra figyelni
de ha nagyon éhes, akkor kockázatot

Ragadozó modell (jégmadár): éhes halak is inkább a kevesebb vízibolhás foltot választották



3.6. ábra

Az éhező tüskés pikók rendes körülmények között főként a nagy sűrűségű vízibolharajt támadják meg. Ha egy jégmadárutánezatot helyeztek a kísérleti akvárium fölé, akkor a pikók a kisebb vízibolharajt részesítették előnyben (Milinski–Heller, 1978)

Házi veréb

- Sövényben biztonságos, de éhenhal
- Szántóföldön sok a táplálék, de ragadozó elkaphatja

→ sövény közelében táplálkoznak

Hogyan dönt télen?

→ Éhség nagyobb veszélye miatt vállalja a kockázatot



Hímek között vetélkedés nőstényekért (ürülék légy)

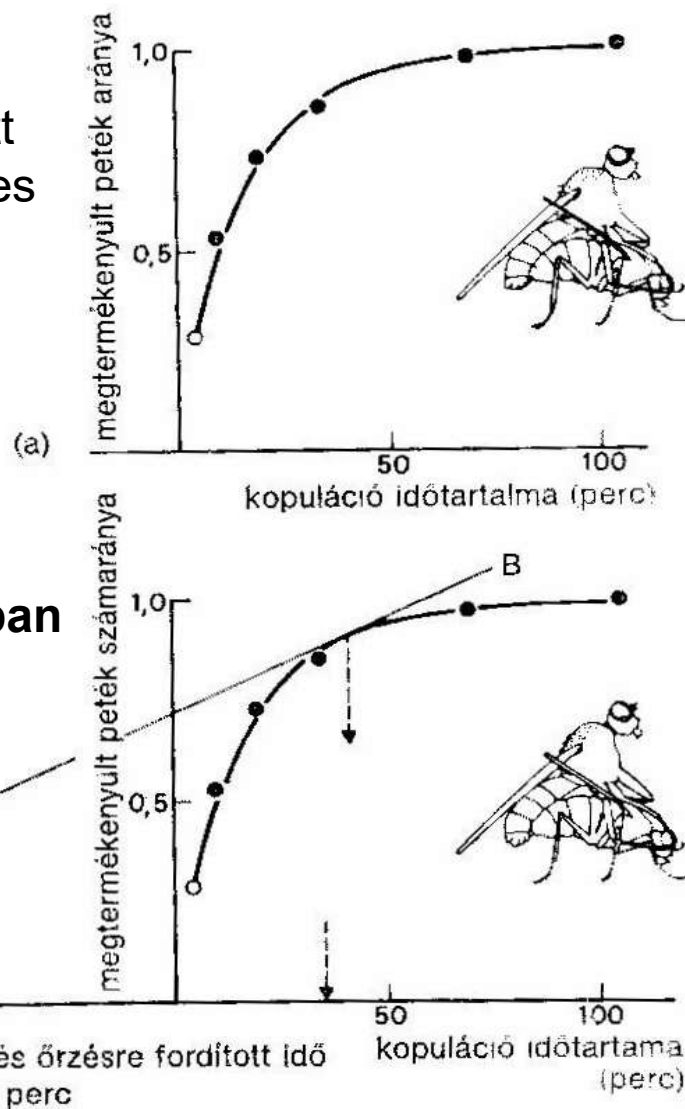
Utolsó hím a peték 80%-át termékenyíti meg - ezután már lassabban nőne megtermékenyített peték száma, ezért inkább másik nőstényt keres

- túl sokáig párosodik: elmulasztja többi nősténnyel párosodás lehetőségét
- túl kevés ideig párosodik: kevés pete termékenyül meg

Hasonló modell: táplálkozásnál a táplálékfoltban maradás

Meddig maradjon és táplálkozzon egy egyed egy helyen mielőtt újabb táplálékfoltot keres

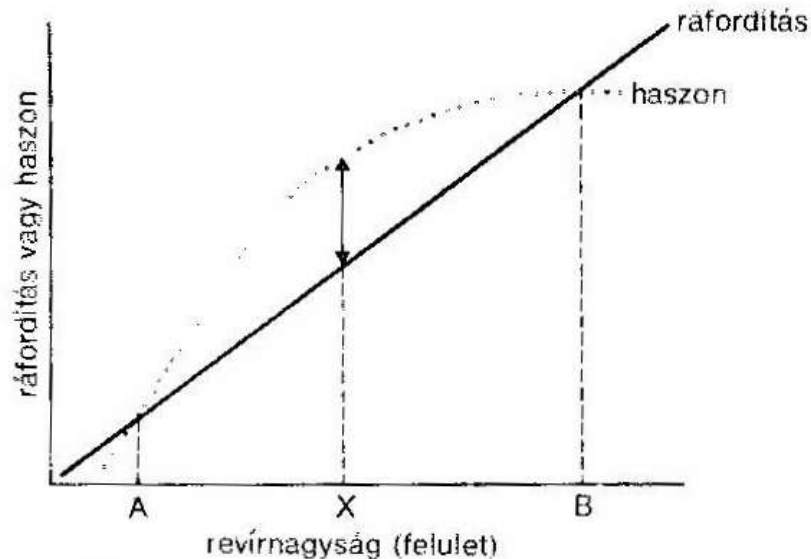
- meglévő folt bizonyossága
- jövőbeli folt bizonytalansága (környezet becslése)



A környezeti készletek védelmezése

Miért védelmezik az állatok a területüket?

- Haszon: készlethez való hozzáférés
- Ráfordítás: energiabefektetés, harci sérülés



4.8. ábra

Az ökonomikus területvédelmezés koncepciója. A környezeti adottságok mennyiségével (vagy a revírnagysággal) a védelmezéshez szükséges ráfordítás növekszik. A haszon — pl. a rendelkezésre álló táplálékmennyiség — mindenestre addig nagyobb, amíg az adottságok bőségesek és többé már semmiféle nyereségtöbbletet nem nyújtanak. Az adottságok védelmezése az A és B pont között ökonomikus. A maximális nettó nyereség az X-nél jelentkezik (pl. táplálék formájában), a legkisebb ráfordítás pedig A pontban mutatkozik

Optimalizációs modellek előnyei - hátrányai

1. **Kvantitatív becslés – könnyen bizonyítható – cáfolható**
2. **Egyszerű döntési szabályok általános érvényességét fejezi ki (több állatfajra is érvényes lehet)**

**De a döntés mechanizmusáról nem mond semmit
Csak a célt veszi figyelembe, a mechanizmust nem**

Miről szólnak az optimalizációs modellek?

Minden esetben CSEREVISZONY (Trade-off)!

- a nyereség(ek) ÉS a kényszerfeltétel(ek) mikor maximalizálják az egyed hasznát

A táplálékszerzéssel összefüggésben mi lehet a legjelentősebb kényszerfeltétel?

Predációs kockázat

Figyelés (minden zsákmányállat, pl. szavanna patásai, nyílt területek madarai)

- fontos lehet a figyelési idő aránya, a figyelő viselkedés gyakorisága, hossza
- minél többet figyel egy állat annál kevesebb idő jut táplálkozni

Biztonságos helyeken való táplálkozás

- lásd. verebek az előző példában
- szürke mókusok példája (a táplálék mérete szerint változik a viselkedés)
- cinege csapatok téli táplálkozóhely-választása (safety-first, Walther & Gosler 2001)

Menekülési képességek

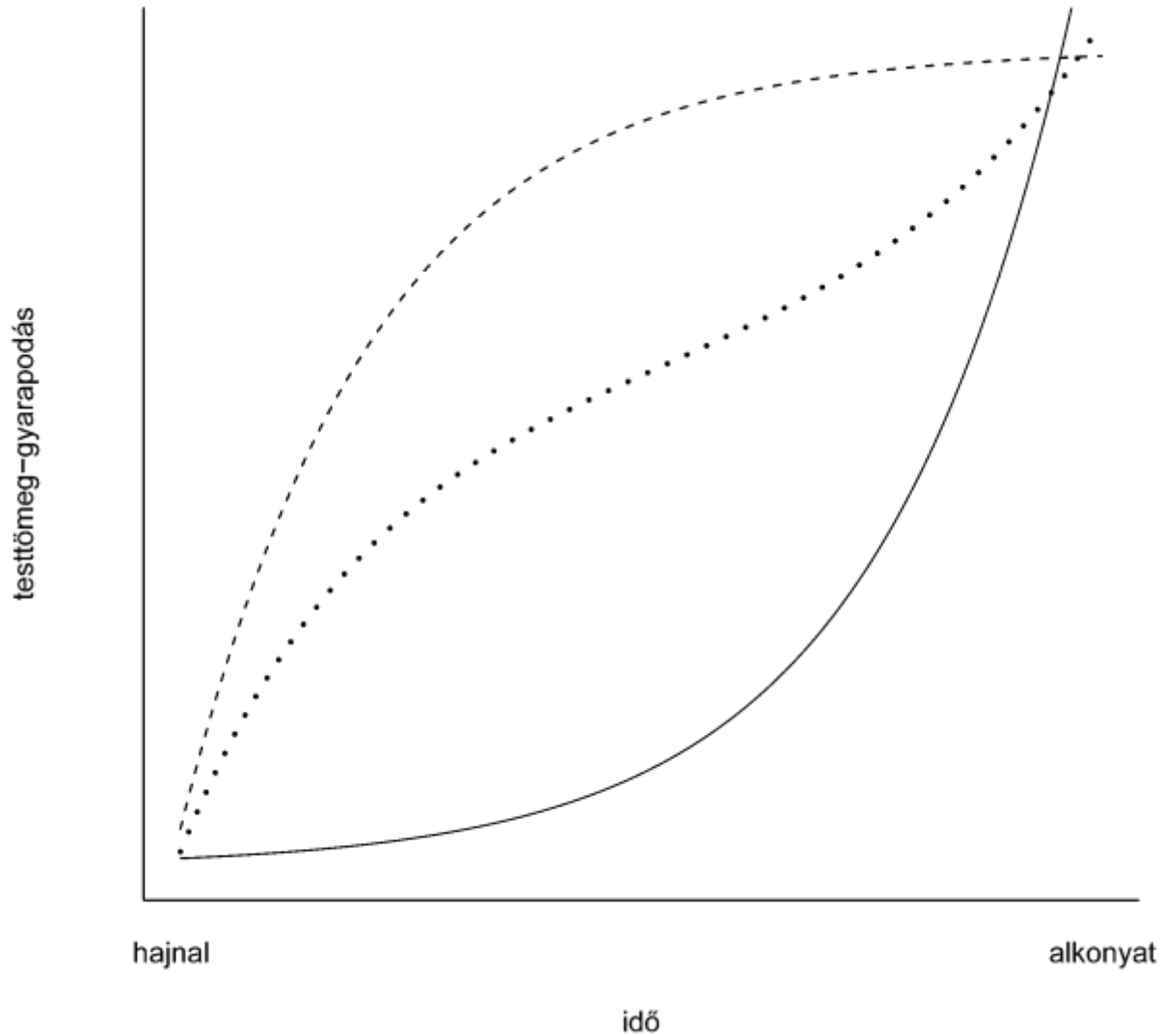
- lásd. stratégiai testömegszabályozás

ebben nagyon jelentős például a környezet táplálékellátottságának becslése mennyiség ÉS eloszlás is számít

de számít például a jelenlévő csapattársak (konkurensok) viselkedése (pl. agresszív, domináns egyedek jelenléte, lásd következő óra)

A stratégiai testtömeg-szabályozás

az apró énekesmadarak példája



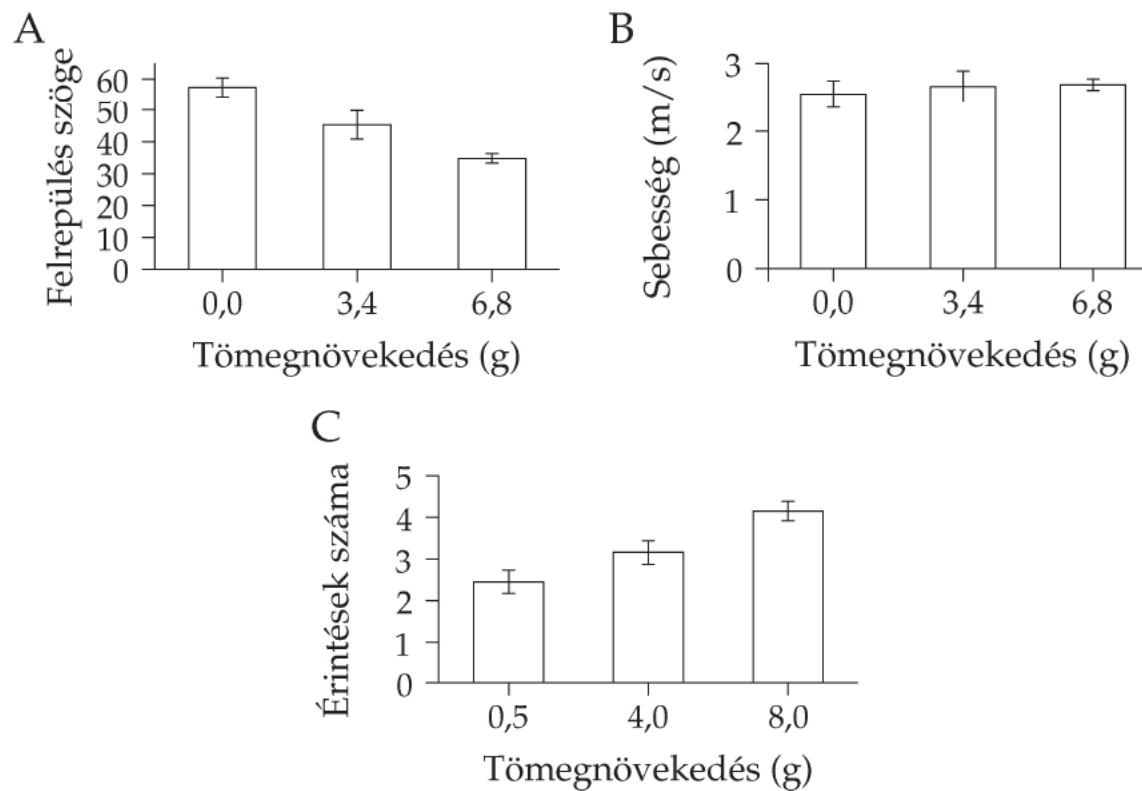
ÁLLAPOTFÜGGŐ DINAMIKUS MODELLEK

- döntéseket befolyásolhatja az állatok állapota, például más lehet fontos egy éhes egyednek, mint egy jóllakottnak
- többféle típusú viselkedés összehasonlításának szükségessége
- olyan viselkedések elemzésére, amelyek közvetlenül nem járulnak hozzá az egyed szaporodási sikeréhez, például nem járnak azonnali utódprodukcióval (mint táplálkozás, ragadozóelkerülés) azonban megváltoztatják az egyed állapotát, ami kihat a vizsgált szakasz végén várható állapotára

Barta, Z., Liker, A. & Székely, T. (2002) Viselkedésökológia: modern irányzatok. (28-39 oldal)

„Kis énekes madár télen” modell

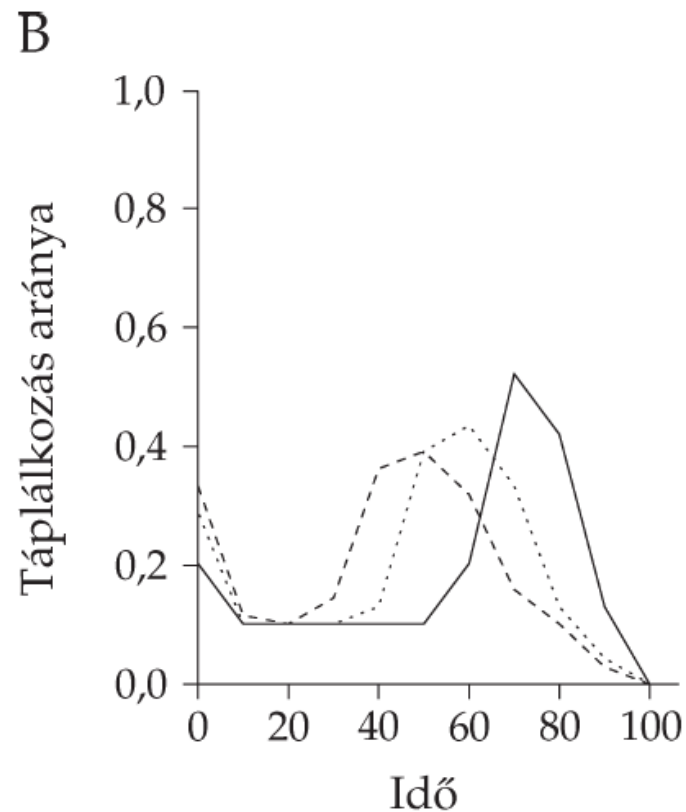
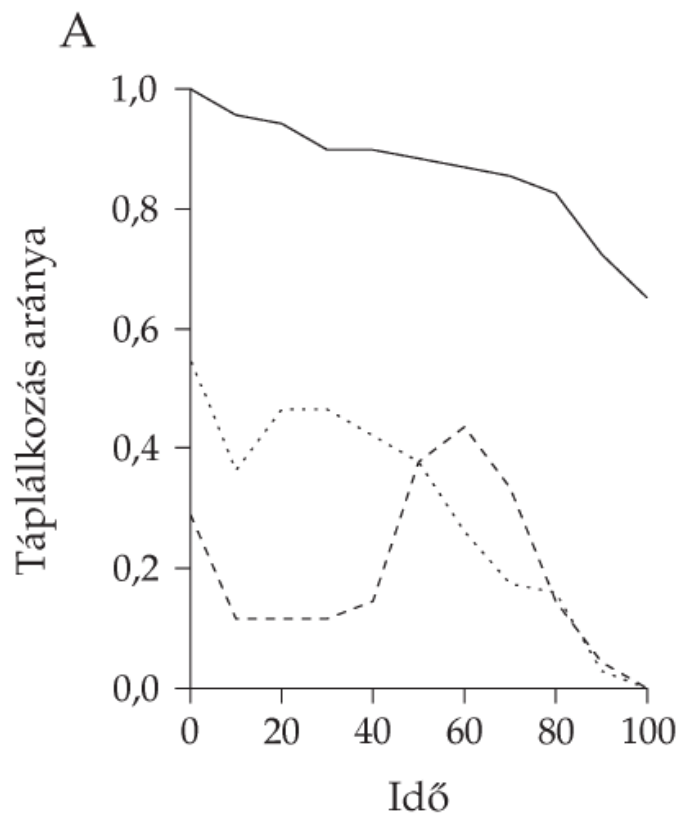
- Egy kis testű énekesmadár (pl. cinegék) viselkedését vizsgáljuk néhány téli napon keresztül. A kérdés az, hogyan ossza be a madár az idejét, vagyis a nap folyamán mikor táplálkozzék és mikor rejtőzzék (Houston és McNamara 1993, McNamara et al. 1994).
- Fontos kérdés, mikor mennyi zsírtartalékkal rendelkeznek az egyedek?
- Probléma az, hogy a kövérség, vagyis a zsírtartalékok magas szintje, számos költséggel járhat (Witter és Cuthill 1993)



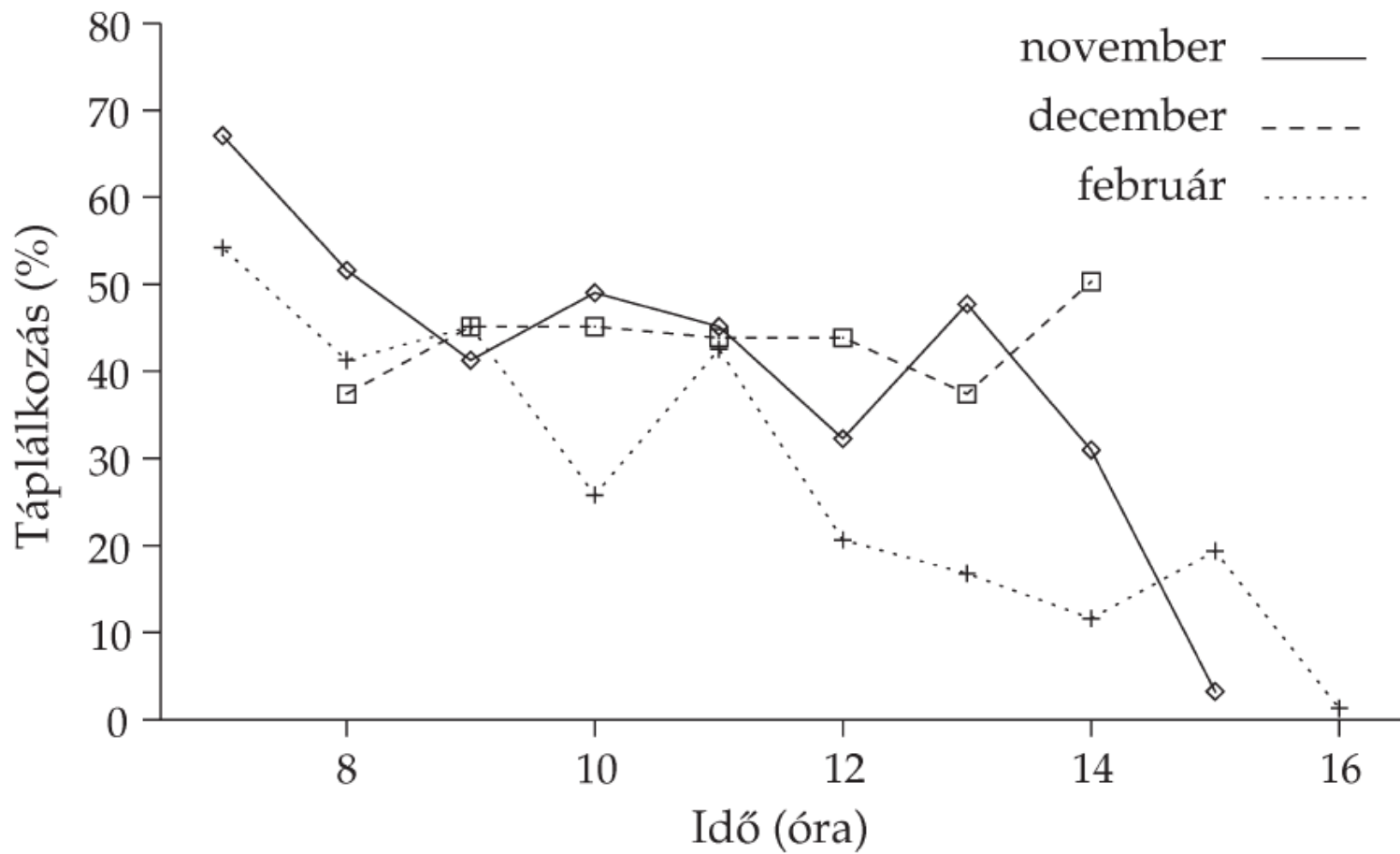
2. 4. ÁBRA > A tömegnövekedés hatása a seregélyek A) felrepülési szögére (fok), B) felrepülési sebességére és C) manőverezési képességére. A felrepülési szöget és sebességet megriasztott seregélyekről készített videofelvételek segítségével mérték, míg a manőverezési képességet egy függőszett rudakból álló „akadálypálya” átrepülése során a rudakkal való ütközések számával jellemezték. Átlag \pm SE. (Witter et al. 1994 alapján)

„Kis énekes madár télen” modell

- Egy kis testű énekesmadár (pl. cinegék) viselkedését vizsgáljuk néhány téli napon keresztül. A kérdés az, hogyan ossza be a madár az idejét, vagyis a nap folyamán mikor táplálkozzék és mikor rejtőzzék (Houston és McNamara 1993, McNamara et al. 1994).
- Fontos kérdés, mikor mennyi zsírtartalékkal rendelkezzen az egyed?
- Probléma az, hogy a kövérség, vagyis a zsírtartalékok magas szintje, számos költséggel járhat (Witter és Cuthill 1993)
- A madárnak az előbbiek miatt itt egy konfliktushelyzetet (trade-off) kell feloldania: a túl alacsony zsírtartalékszint veszélyes, mivel növeli az éhenhalás valószínűségét. A túl magas szint sem szerencsés, mivel ekkor a predációs veszély fokozódik.



2. 3. ÁBRA > A) A táplálék mennyiségének hatása az egyedek viselkedésére a “kis énekes télen” modellben. Folytonos vonal: alacsony; pontozott vonal: közepes; szaggatott vonal bőséges táplálékot jelent. B) A táplálék variabilitásának hatása az egyedek viselkedésére az előbbi modellben. Folytonos vonal stabil, pontozott vonal közepesen változó, szaggatott vonal erősen változó táplálékmenyiséget jelez. A táplálék átlagos mennyisége mindhárom esetben állandó. (McNamara et al. 1994 alapján)



2. 5. ábra > A citromsármányok táplálkozási viselkedése Svédországban november (folytonos vonal), december (szaggatott vonal) és február (pontozott vonal) folyamán. (Van der Veen 2000 alapján)

3. Csoportos élet

Előnyök és hátrányok

- **Milyen előnyök?**
 - táplálék megtalálása
 - zsákmány elejtése
 - ragadozók elkerülése
 - ragadozók elűzése
 - csapattársak kihasználása
 - hőleadás csökkentése
- Milyen hátrányok?**
 - ? fajtársak konkurenciája
 - ? zsákmány elriasztása, részesezés
 - ? figyelem felkeltés
 - ? kihasználó csapattársak
 - ? betegségek, paraziták

Intuitíve a két elsődlegesen fontos tényező:

- ragadozók elleni védekezés
- táplálkozás hatékonyságának növelése

Csapatos élet kialakulása (evolúciós perspektíva)

Beauchamp, G. 1998. *Biol.Rev.Camb.Philos.Soc.*

The effect of group size on mean food intake rate in birds.

- meta-analízis: 86 cikk eredményeinek összehasonlítása
 - minden cikk: az átlagos táplálkozási ráta és a csapatnagyság összefüggése
- legerősebb a pozitív korreláció erősen heterogén, foltos táplálék esetén**

Beauchamp, G. 2002. *Behav. Ecol. Sociobiol.*

Higher-level evolution of intraspecific flockfeeding in birds.

- komparatív: 177 klád – melyekben jelent meg és tűnt el a csapatos jelleg
22 klád – csapatos és magányos táplálkozó rokon csoport is
 - vizsgált jellegek: testméret, zsákmány (**eloszlás**, aktivitás), táplálkozás (**aktív-passzív**, nyílt-zárt területen), éltémód (**éjszakai-nappali**, sz.földi-vízi)
- a táplálék eloszlása és aktív keresése (predáció?) meghatározó, éjjel ritka**

Beauchamp, G. 2004. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.*

Reduced flocking by birds on islands with relaxed predation.

- komparatív: 46 fajpár (predátor nélküli szigetlakó faj és kontinenslakó fajpárja)
- a szigetlakók kevésbé szociálisak (kisebb átlagos csapatméret)**

Igazolható a táplálkozási hatékonyság és a ragadozók elleni védekezés szerepének jelentősége

Csoport előnye ragadozókkal szemben

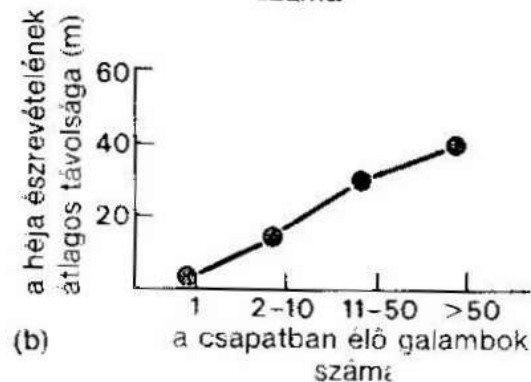
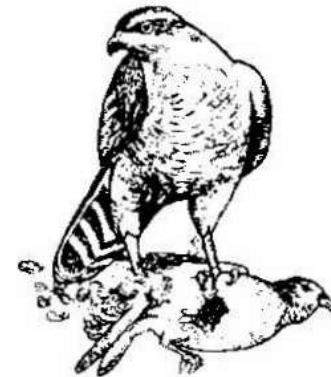
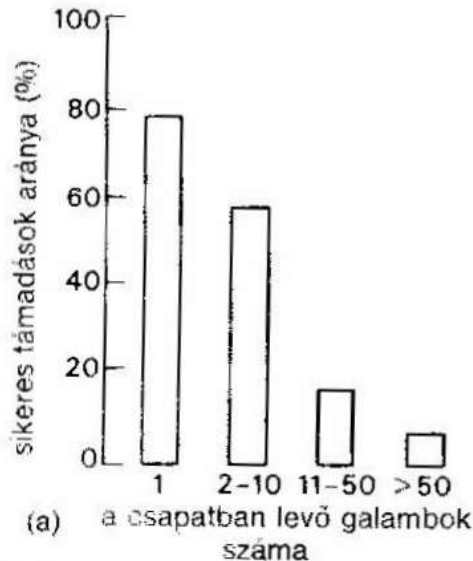
1. Megnövekedett éberség (csapatársak figyelése révén)

Ragadozók számára áldozat meglepetése döntő fontosságú → csoportot kevesebb támadás éri megnövekedett éberség miatt

Példa: galambok – héja

Kenward 1978

piroslábú cankók – karvaly
seregélyek – vándorsólyom



Csoport előnye ragadozókkal szemben

2. Felhígulási hatás (kockázat megosztása révén)

Egy egyedre kisebb a kockázat nagy csoportban

5 egyed: $1/5$ (20%) az esély / egyed

100 egyed : $1/100$ (1%) az esély / egyed

- Bukó récék, strucc: szomszéd fiókákat ellopja és sajátjaival neveli
 - Camargue vadlovak: böglyök ellen tömörülnek
 - Énekes kabócák: időben szinkronizált kelés, 13, 17-éves lárvaideőszak
- számos egyéb példa: halak, madarak, patások, rovarok tömörülése



Csoport előnye ragadozókkal szemben

3. Zavaró hatás (a ragadozó összezavarása révén)

Nehéz kiválasztani egy egyedet a sokaságból

a felhígulási hatásnak és a zavaró hatásnak gyakran nagyobb jelentőséget tulajdonítanak, mint az éberség megnövekedésének

Zavaró hatás fokozható:

- pulzáló, kavargó mozgással
- asszortatív csoportosulással



Csoport előnye ragadozókkal szemben

4. Közös védekezés

Együtt lépnek fel ragadozók elzavarására

- **Madárkolóniák (sirályok varjak ellen, bóbicek róka ellen, nádirigók kakukk ellen**
- **Zebracsorda oroszlánok ellen**
- **É-amerikai (öszvér- és fehérfarkú-) szarvasok farkasok, ill. prérifarkasok ellen**
- **Verebek, ill. apró énekesek baglyok ellen**



Csoport előnye táplálékkeresésben

1. Táplálék felfedezése könnyebb

Általában heterogén, foltos eloszlású tápláléknál

- magok, gyümölcsök
- tömeges rovarok

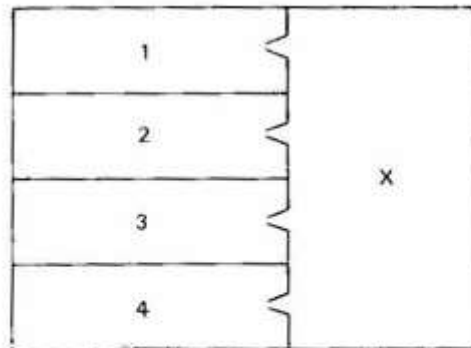
Ezek helyenként (vagy időlegesen) bőségesek, de nehéz megtalálni

Fészkelő kolóniák, tömeges éjszakázóhelyek kialakulásának lehetséges magyarázata

Információ-centrum elmélet: követik azokat, akik táplálékforrást találtak
„kölcsonös parazitizmus”

- szövőmadarak példája
- keselyűk példája

lehetővé teszi a jó minőségű foltok
lehető legjobb kihasználását és a gyengébb
foltokban a nem hatékony táplálkozással
eltöltött idő lecsökkentését



4.4. ábra

Az információközpont-hipotézis felülvizsgálatát célzó kísérlet a vöröscsőrű szövőmadáron (*Quelea quelea*). A madarak egy nagy ketrecben (X) pihennek, és az ebből nyíló 4 kis rekeszben táplálkoznak

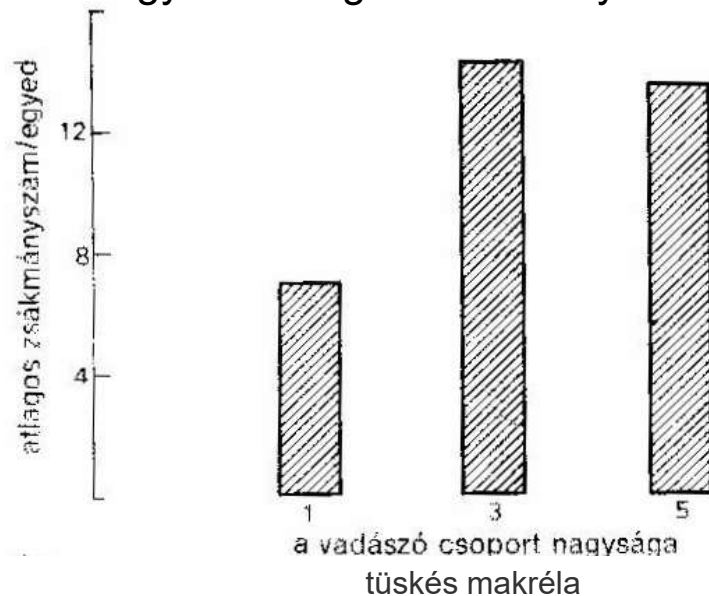
Csoport előnye táplálékkeresésben

2. Vadászat során kooperáció

A ragadozók együttműködve nagyobb zsákmányt tudnak ejteni

- számos híres példa (oroszlán, gepárd, farkas, sakál, hiéna, kardszárnyú delfin)
- pelikánok
- amerikai vitorláshal
- szociális pókok, egyes skorpiók (Pseudoscorpionida csoport egyes fajai)

Akkor alakul ki, ha az osztozkodás ellenére is nagyobb az egy egyedre jutó haszon, mint az egyedül elfogott zsákmány esetében



Csoport előnye táplálékkeresésben

3. Megújuló táplálékfoltok maximális kihasználása

pl. ludak legelése

- túl korán keresi fel: kevés táplálék
- túl későn keresi fel: kihasználatlan marad

Ha külön táplálkoznak az egyedek, nem akadályozható meg, hogy egyes egyedek mindig hamarabb (a többiek előtt és a forrás teljes megújulása előtt) érkezzenek

Megoldás:

1. Revírvédelem (pl. nektármadár)
2. Csoportos táplálkozás (pl. örvös lúd)

adott időközökben minden egyed egyszerre tér vissza a területre

40 db különálló területet figyeltek, a ludak pontosan 4 naponként jelentek meg kaszálásos kísérletek: ez az idő maximalizálja a fiatal hajtások növekedését



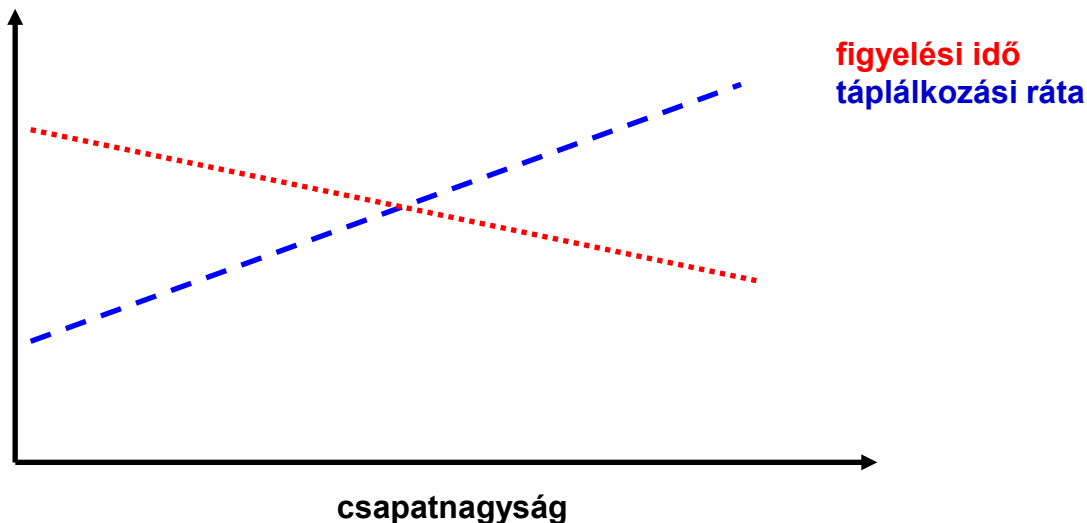
Csoport előnye: általános tendenciák

I. A csoportnagysággal csökken a figyelésre fordított idő

- ragadozók hatékonyabb észlelése (megnövekedett éberség)
- biztonságérzet nő (felhígulás, összezavarás, kollektív védekezés)

II. A csoportnagysággal nő az átlagos táplálkozási ráta

- nő a táplálkozásra fordítható idő (predációs előnyök miatt)
- javulhat a táplálékszerzési hatékonyság (keresés, vadászat és táplálék-források kihasználásának hatékonyságának növekedése miatt)



Miért lehet még előnyös a csoport?

- Hőleadás csökkentése (telelő denevérek, pingvinek, odúlakó madarak)
- Hidrodinamikai, aerodinamikai előnyök (madarak, halak)
- Párválasztás (jobb „minőségű” pár megtalálása)
- Információ-csere (fajtársak tapasztalatai)
- Fajtársak kihasználása (források, információ, parazita-teher csökkentése)

Miért nem táplálkozik minden állat csapatban?

Hátrányok?

Hátrányok a csoportban

- **csapatosan nehezebb elrejtőzni**
- **minél nagyobb a csapat, annál inkább vonzza a ragadozókat**
- **csapattagok közötti versengés** (táplálékért, párért, búvóhelyért)
- **csapattagok kizsákmányolása**
- **a versengéssel nő a csapattagok közötti agresszivitás**
- **betegségek, paraziták terjedése**

Piroslábú cankó



sra

Ráfordítás-haszon mérlegelése



nagy partfutó:

sűrű csapatban táplálkozik



parti lile:

laza csapatban vagy magányosan táplálkozik

Miért nem választja mindkettő a sűrű csoportos táplálkozást?

nagy partfutó – tapogatva keresgél iszapban turkálva

parti lile – meglesi, majd gyorsan felcsipegeti a zsákmányt

a többi egyed zavarná → jobban megéri magányosan táplálkoznia

Ráfordítás-haszon mérlegelése

Wapiti és farkasok

Hebblewhite & Pletscher 2002. *Canadian Journal of Zoology*

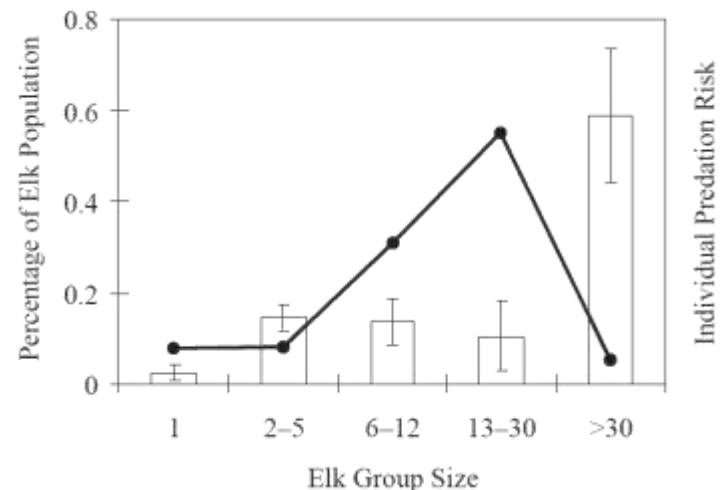


- a farkasok gyakrabban követték és támadták meg a nagyobb csapatokat, mint az a nagy csapatok előfordulási gyakorisága alapján várható volt

farkasok a nagy csapatokat könnyebben megtalálják, szívesebben támadják

- a wapitik két stratégiát követtek:
 - kis csapatok → ritkán találkoztak farkasokkal
 - nagy csapatok → gyakori támadások ellenére is előnyös (felhígulási hatás)

wapitik a közepes csapatokat kerülik



Differenciált előnyök és hátrányok

Az egyedek különbözőek!

eltérő előnyökre és hátrányokra tehetnek szert a csapatban

- térbeli pozíció (predációs kockázat, táplálék megtalálása, hőleadás, aerodinamika)
- dominancia rang (forrásokhoz való hozzájutás, csapattársak kihasználása)
- éhségérzet / energiaállapot / kondíció (táplálkozás vs. predáció elkerülés csereviszonya)

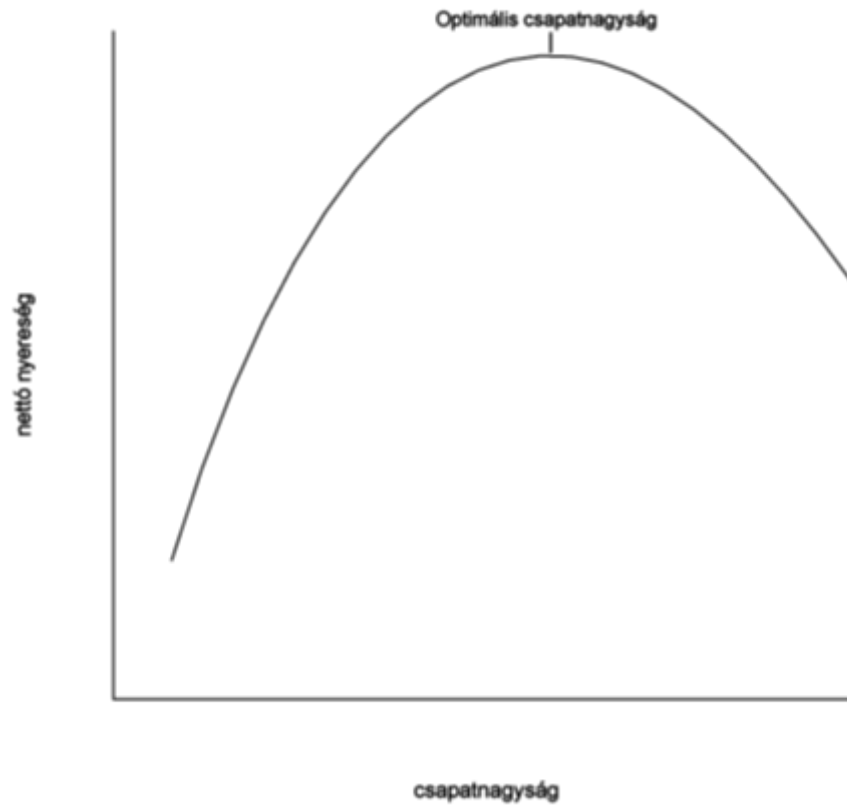
Fontos! – A csapat egyedekből áll

csatlakozáskor, a csapat felbomlásakor, elhagyásakor, szinkronizált mozgásokkor a csapatot mindig mint az egyes egyedek sokaságát kell tekintenünk

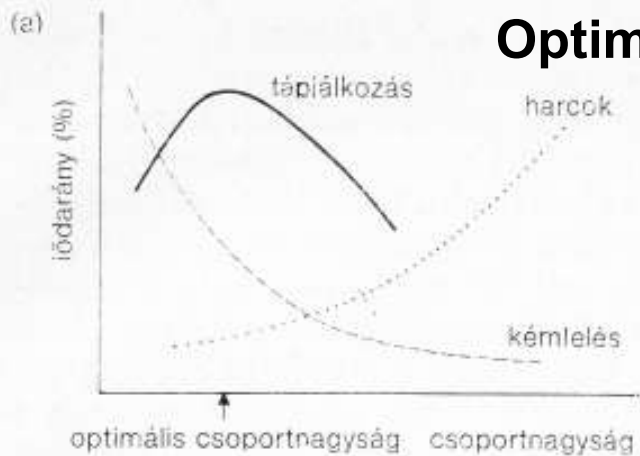


Optimális csapatnagyság kérdése

- az előnyök egyike sem nő lineárisan a csapatnagyság növekedésével
- bizonyos csapatnagyság után a hátrányok általában meghaladják az előnyök mértékét



Optimális csapatnagyság kérdése

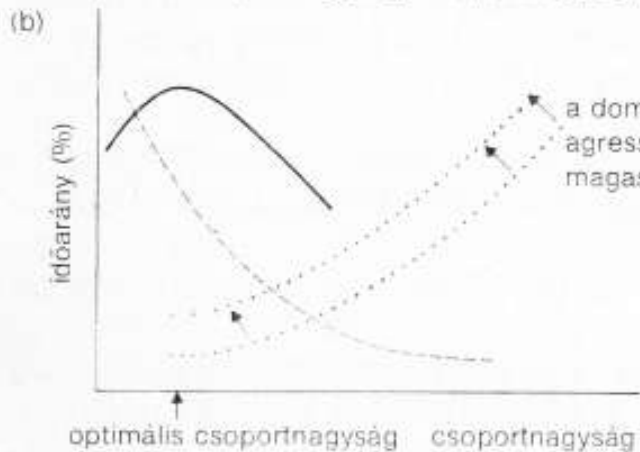


Időbeosztás alapján optimális csapatnagyság modell (Caraco és mksai. 1980)

téli madárcsapatok időbeosztása

- Ragadozó figyelési idő
- Táplálkozási idő
- Harcolási idő csoporttagokkal táplálékért

nagyon sok befolyásoló tényező

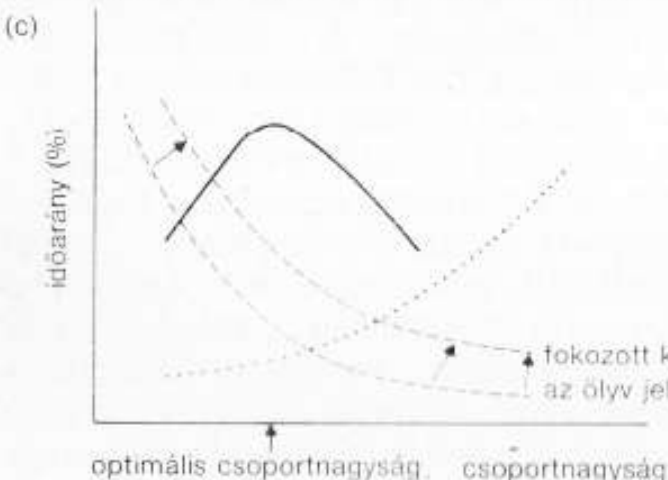


**A természetben változatos méretű csapatok!
Általában az optimális csapatnagyságtól nagyobbak**

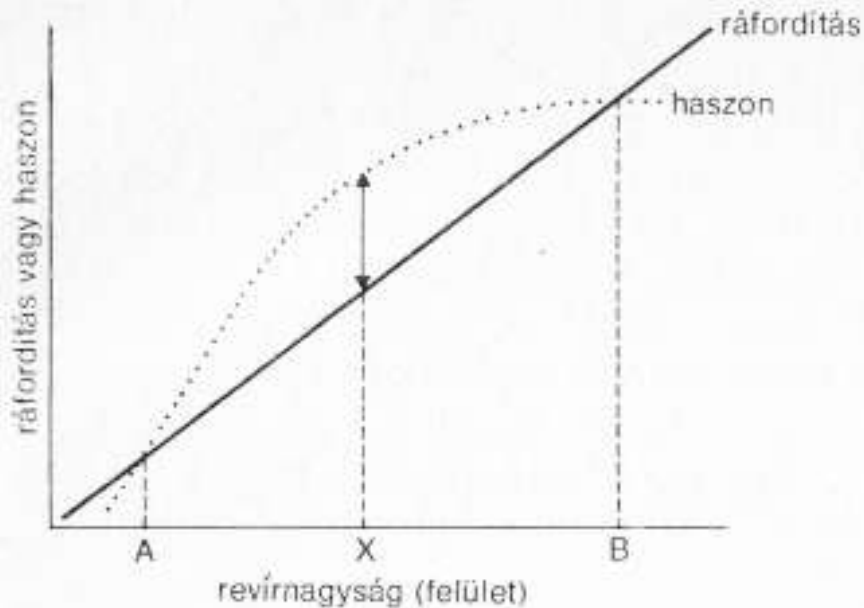
**Egy egyed csapathoz való csatlakozásánál:
az előnyöknek mindenképp ellensúlyoznia vagy felül
kell múlniuk a csapatos életformából származó
hátrányokat**

**Ahhoz hogy az egyed kiváljon a nettó nyereségnek
kisebbnek kell lennie mint a magányos egyednél!**

→ A stabil csapatnagyság általában szuboptimális



Környezeti készletek, erő- és anyagforrások védelmezése



4.8. ábra

Az ökonomikus területvédelmezés koncepciója. A környezeti adottságok mennyiségével (vagy a revírnagysággal) a védelmezéshez szükséges ráfordítás növekszik. A haszon — pl. a rendelkezésre álló táplálékmenyiség — mindenestre addig nagyobb, amíg az adottságok bőségesek és többé már semmiféle nyereségtöbbletet nem nyújtanak. Az adottságok védelmezése az A és B pont között ökonomikus. A maximális nettó nyereség az X-nél jelentkezik (pl. táplálék formájában), a legkisebb ráfordítás pedig A pontban mutatkozik

Territoriális viselkedés

- Nyereség-ráfordítások szerepe a territórium/revír méretére

Környezeti készletek, erő- és anyagforrások védelmezése

Mi befolyásolja az optimális revír méretet, példa a nektárral táplálkozó madaraknál (nektármadarak, kolibrik, cukormadarak)

Gill és Wolf (1975), Pyke (1979) aranyszárnyú nektármadár

Revír méret vs. Nektárt adó virágok száma

- Napi maximális energia bevitel
- Nettó nyereség maximalizálása
- **Pihenő idő maximalizálása**
- Napi energiafelhasználás minimalizálás

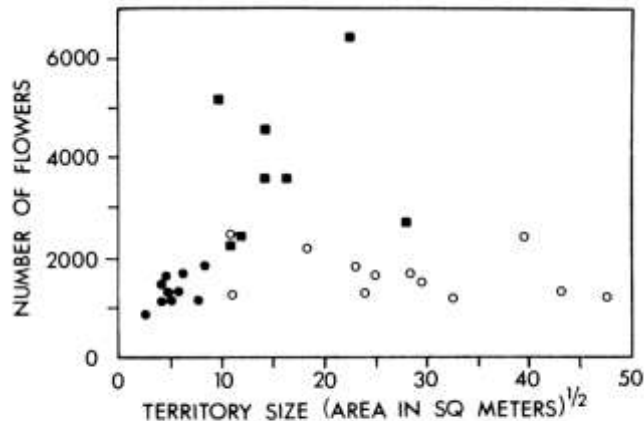


FIG. 4. Variation in the size and flower number of territories of the Golden-winged Sunbird. Open circles = territories studied in March 1972; closed circles = territories studied in April 1972; squares = July 1973 territories.

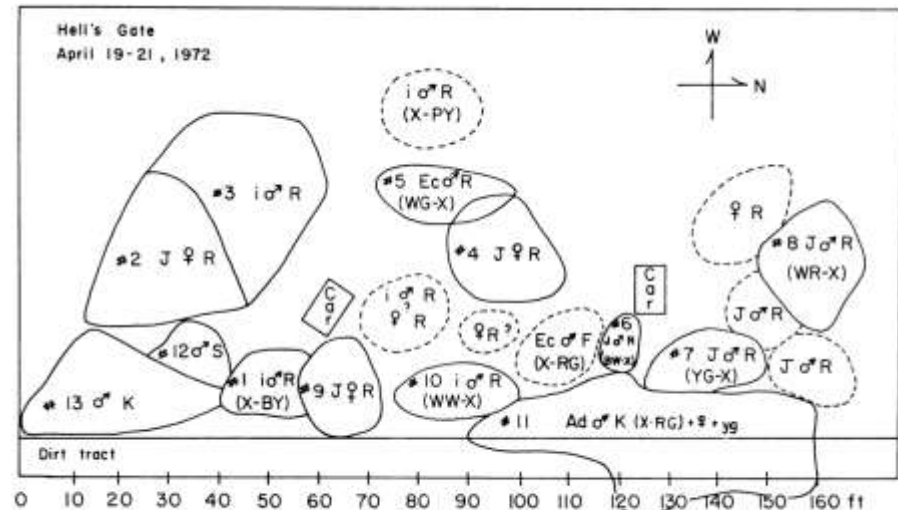


FIG. 3. Map of feeding territories defended by Golden-winged Sunbirds (R). Scarlet-chested Sunbirds (S), and Bronzy Sunbirds (K). Other symbols indicate age (ad. = adult, j = juvenile), sex class, color band combinations, and plumage (ec. = eclipse, a nonbreeding plumage common to many ♂♂).

Csoportos élet II.

Együttműködés

Rokonszelekció

- **oroszlánok:** felnőtt hímek is, felnőtt nőstények is gyakran közeli rokonok
- **segítők (helperek):** kék bozótszajkó

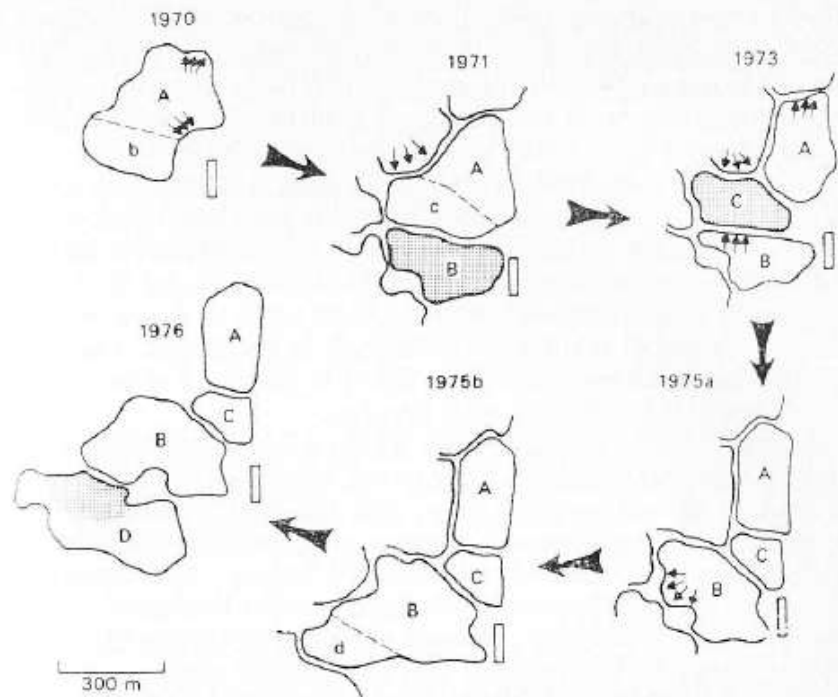
Költő kékszajkópár a segítő egyedekből hasznot húz. Mind a tapasztalt, mind a tapasztalatlan (először költő) egyedek több utódot nevelnek fel a segítő egyedek hozzájárulásával (ivadékgondozó segítségével) (Woolfenden adatait Emlen, 1978 elemezte)

	Felnevelt fiatalok száma		
	segítő egyedek nélkül	segítő egyedekkel	a segítők átlagos száma
Tapasztalatlan pár	1,03	2,06	1,7
Tapasztalt pár	1,62	2,20	1,0



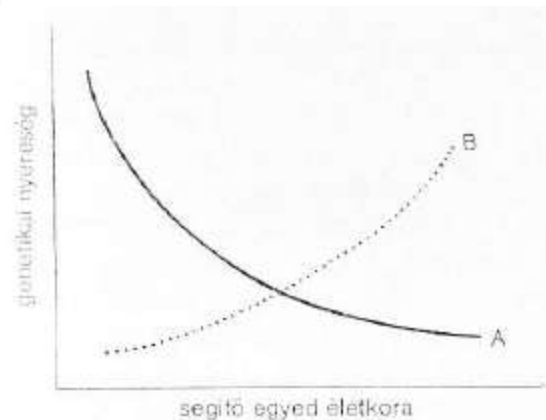
Egy hím bokorlakó kékszajkó nagyobb genetikai nyereséget ér el, ha saját revirt talál és saját utódokat nevel fel, mint ha szüleinél maradna és nekik segítene (Emlen, 1978)

Döntés		Nyereség
1. Szülőknél marad és segítséget nyújt	Azon fiatalok száma, amelyeket a szülőállatok segítő egyedek nélkül neveltek fel	1,62
	Azon fiatalok száma, amelyek segítő egyedek támogatásával nevelkedtek	1,94
	Segítő egyedek közreműködésével keletkezett fiatalállat-többség	0,32
	Genetikai egyenérték a segítő egyedek számára ($r=0,5$)	0,16
2. Elhagyja a szülőket, és saját utódokat nevel fel	Azon fiatalok száma, amelyeket az először költő párok nevelnek fel	1,36
	Genetikai egyenérték ($r=0,5$)	0,68



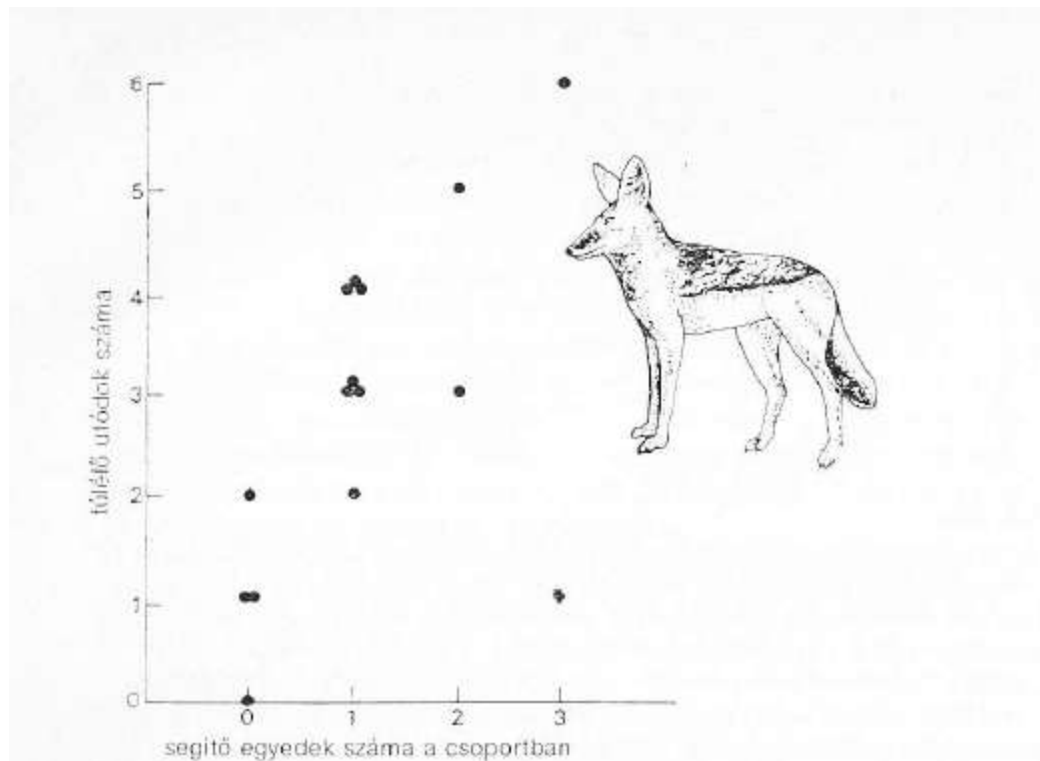
9.1. ábra

A szülői revír egy részének öröklődése a hím bokorlakó kékszájka (*Aphelocoma coerulescens*) utódainál a segítségnyújtás egyik előnye. A diagram azt szemlélteti, hogy miként juthatott a három segítő egyed (B, C, D) saját revírhez. A sötétebb mezők olyan területek, amelyeket az A szülőtől a két hím utód (B, C) és egy unoka (D) örökölt; a szaggatott vonalak a felosztott darabok közötti határt jelölik, a kis nyilak pedig a revírhatar kiterjesztését érzékeltetik (Woolfenden—Fitzpatrick, 1978)



9.2. ábra

A segítségnyújtás grafikus ábrázolása a kékszájka esetén (de más fajokra is alkalmazható). A szülőegyek támogatásával a genetikai nyereség a kor előrehaladtával csökken (A vonal), mert valószínűleg a szülőállatok egyike vagy mindegyike ki fog cserélődni, ezért a segítő és a fiatalok közötti rokonsági fok csökken. Saját utódok létrehozása révén a genetikai nyereség a koraalattal együtt növekszik (B vonal), mivel az idősebb madaraknak nagyobb az esélyük új revír szerzésére. A görbék helyzetét a faj ökológiája befolyásolja. Ha pl. gazdag táplálékforrás áll rendelkezésre, akkor a B görbe balra toódik addig, amíg többé már nem lesz újabb segítő egyed. Ha a revír szűkös ellátottságú, akkor hosszabb ideig tart a segítségnyújtás, mert a B vonal jobbra toódik. A két vonal nem feltétlenül független egymástól, mert a segítségnyújtás a fiatal madarak tapasztalatát és ezzel azok jövőbeni szaporodási sikerét is növeli



9.3. ábra

A panyókás sakál (*Canis mesomelas*) szaporodási sikere a csoportban levő segítő egyedek számával növekszik (Mochlman, 1979)

Együttműködés

Rokonszelekció

- **oroszlánok:** felnőtt hímek is, felnőtt nőstények is gyakran közeli rokonok
- **segítők (helperek):** kék bozótszajkó, panyókás sakál, bölcsőszájú halak általában erős ökológiai kényszerek (fészkelőhely, revír, tojók száma korlátozott)

Néha nem rokonok a helperek!

szürke halkapó, törpe manguszta

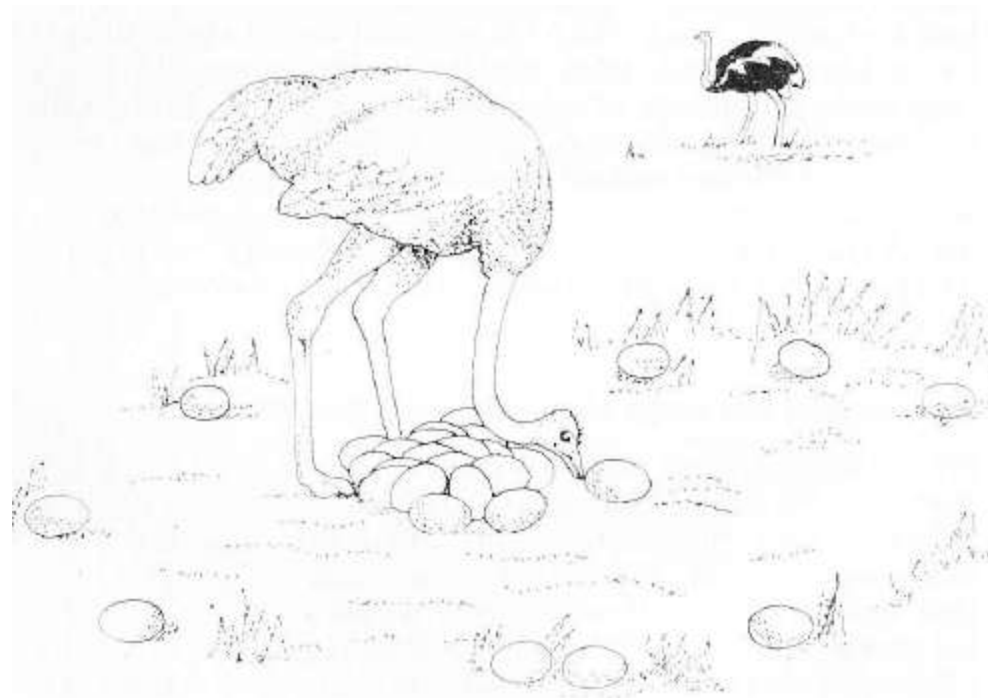
→ jövőbeli szaporodási siker növekedése (+ genetikai előny rokon helpereknél)



9.3. táblázat

Segítő egyedek a szürke halkapónál. A Naiwascha-tónál a fészkek mellett vagy egyáltalán nincs segítő, vagy csak egy egyed támogatja a költő párt. A táplálékszerzés egyszerű, egyetlen segítő is elég ahhoz, hogy az összes fiókat megfelelően ellássa. A Viktória-tónál esetenként egy második, nem rokon (szekunder) segítő is megfigyelhető volt. Itt a táplálékszerzés némi nehézséget jelent, s így a szekunder segítő nagymértékben hozzájárulhat a fészkekalj túléléséhez (Reyer, 1980)

	0	1	2	Táplálkozási feltételek		Költés sikere				
	segítő a fészkek mellett (%)			halfogás időtartama (perc)	sikeres zuhanó-repülés (%)	fészkekalj nagysága (db tojás)	kikelt fiatalok száma	kirepülő fiatalok száma (eset)		
	0	1	2							
Naiwascha-tó	72	28	0	5,9	79	5,0	4,5	3,7	4,3	0
Viktória-tó	30	50	20	13,0	24	4,9	4,6	1,8	3,6	4,6



9.4. ábra

A struccok közös fészke. A főtojó költi ki és őrzi a tojásokat. A melléktojók tojásait a fészek peremére gurítja, ahol azok áldozatul esnek a ragadozóknak, vagy nagyon felmelegedve elpusztulnak

Csupasz túrkáló

- Kolóniában akár 80 egyed, de csak a fő párnak vannak utódai
- „steril” egyedek két csoport, - ásók, -gondoskodók/védők
- Közös”latrina”, ahol a fő pár kémiai vegyületekkel korlátozza a többi egyed szaporodási képességét



Együttműködés

Rokonszelekció

- **oroszlánok:** felnőtt hímek is, felnőtt nőstények is gyakran közeli rokonok
- **segítők (helperek):** kék bozótszajkó, panyókás sakál, bölcsőszájú halak
általában erős ökológiai kényszerek (fészkelőhely, revír, tojók száma korlátozott, táplálkozási előnyök)

Néha nem rokonok a helperek!

szürke halkapó, törpe manguszta, fehérhátó bohóchal

→ **jövőbeli szaporodási siker növekedése (+ genetikai előny rokon helpereknél)**

- **eusziális rovarok** (királynő, steril kasztok, átfedő generációk, közös utódgondozás)

Isopterák (diploidia) termeszek

nőivarú egyed – lánytesvével $r=0.5$

Hymenopterák (haplodiploidia) hangyák, méhek, darazsak

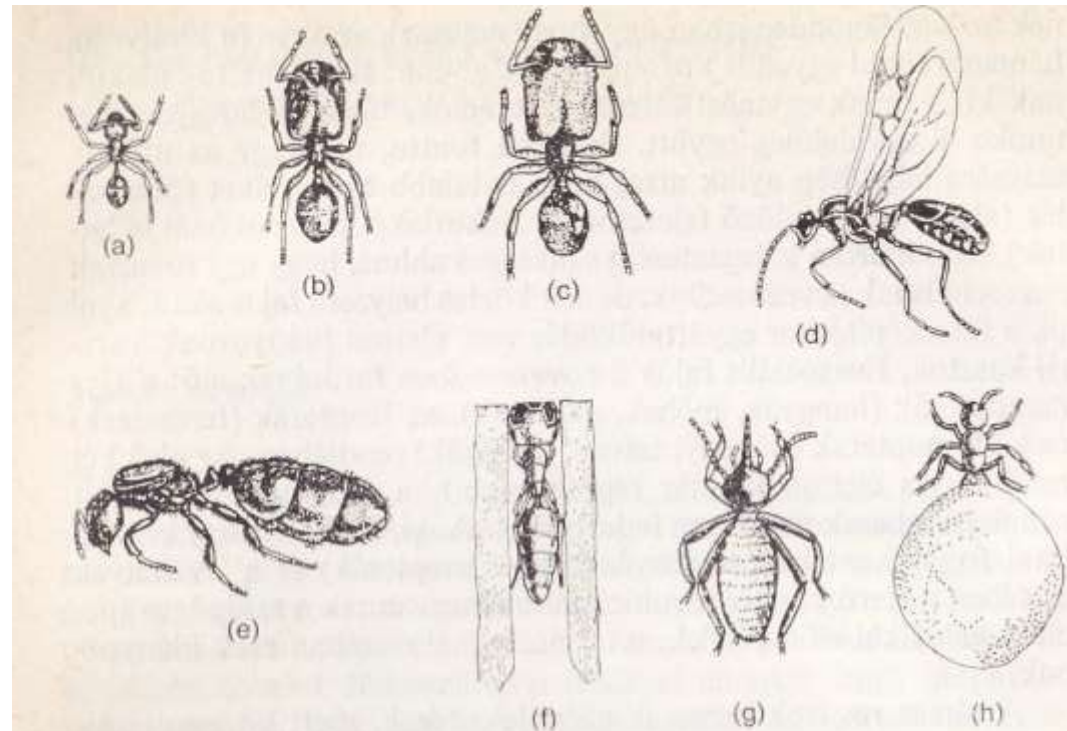
nőivarú egyed – lánytesvével $r=0.75$

Homopterák (időlegesen szűznemzés) növényi tetvek, kabócák

kolónia tagjai $r=1.00$

Hangyák

- Bolyt, kolóniát, egyetlen királynő alapítja meg
- Lerakott petékből dolgozók – steril nőstények, szárny nélkül
- A dolgozók feladata életkorukkal változik
- Dolgozó kasztok – lárvafejlődés során dől el
- A királynő szárnyas hímek és nőstény generációt hoz létre, amelyek elhagyják a bolyt
- A kolónia a királynő pusztulásával megszűnik

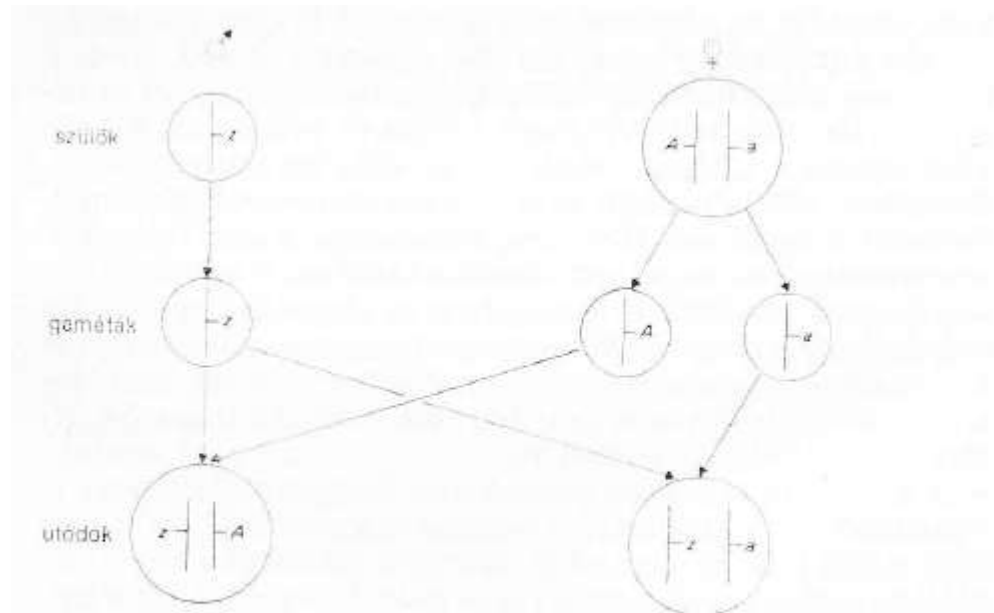


10.1. ábra

Példa a társas (államalkotó) rovarok kasztjaira. A felső sorban látjuk a különböző nőivarú kasztok rajzát és a *Pheidole kingi instabilis* hangya hímjét: a) kis dolgozó, b) közepes dolgozó, c) nagy dolgozó, d) hím, e) királynő. Az alsó sorban más fajok különbözőképpen specializálódott kasztjai láthatók: f) *Camponotus truncatus* lóhangya katonája, amely dugó alakú fejével a fészek bejáratát elzárja, és így ez a fészek élő bejárati ajtaja, g) steril kaszt az ausztráliai *Nasutitermes exitosus* természetfajban; vízpisztoly alakú fejből mérgező anyagot tud az állat az ellenségre permetezni, h) a *Myrmecocystus* hosszúlábú sivatagi hangyák telt potrohú dolgozója állandóan a fészekben tartózkodik élő készletraktárként (E. O. Wilson, 1971)

Haplodiploidia és altruizmus a Hymenoptera-ráknál

- Hímek – megtermékenyítetlen petékből fejlődnek és haploidok
- Nőstények, megtermékenyített petékből fejlődnek és diploidok
- A dolgozók genomja 75%-ban megegyezik – magasabb mint potenciális saját utódokkal



10.4. ábra

Haplodiploid fajoknál 50%-os valószínűsége van annak, hogy két nőivarú testvérutódnál egy anyai allél (*A* vagy *a*) közösen (együttesen) lép fel, az apai allélok viszont 100%-ban közösek

10.2. táblázat

A közeli rokonok közötti rokonsági fokok egy haploid fajban

	Anya	Apa	Leány- testvér	Fü- testvér	Fü	Lány	Unoka- testvér
Nőstények	0,5	0,5	0,75	0,25	0,5	0,5	0,375
Hímek	1,0	0,0	0,5	0,5	0,0	1,0	0,25

Együttműködés

Az önző viselkedést könnyű evolúciósan megmagyarázni („Önző gén” elmélet)

Hogyan magyarázható az együttműködő viselkedés kialakulása?

- Rokonszelekció (szociális rovarok)
- Altruizmus (önzetlenség, kölcsönösség)

reciprok altruizmus (direkt kölcsönösség)

pl. vérszívó denevérek, ragadozó csoportos elkergetése

Mivel a család lehetősége mindig fennáll, ismerős egyedek között, nagyobb az együttműködés esélye → sokszor találkoznak egymással

indirekt kölcsönösség (emberek között, tisztogató hal és kliensei között)

a „hírnév” szerepe – a társak figyelik az egyed korábbi együttműködéseit

„vak” kölcsönösség (emberek, patkányok)

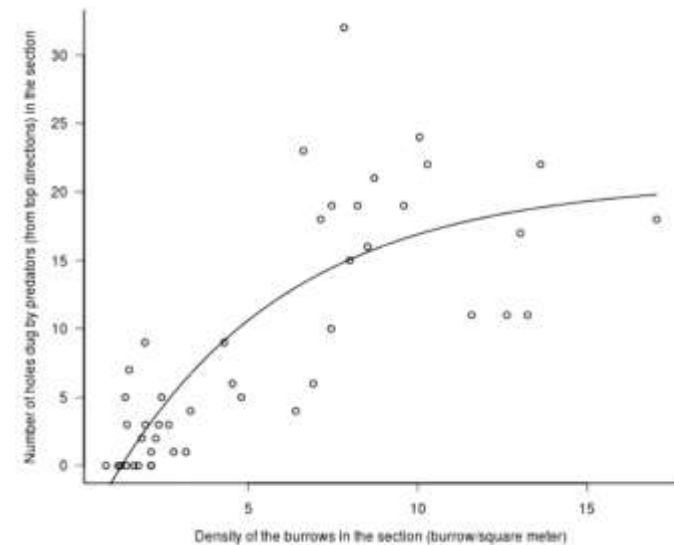
→ milyen gyakran kapott előzetesen segítséget (milyen gyakoriak a populációban az önzetlenül viselkedő egyedek), annak függvényében lesz az egyed is önzetlen másokkal

- **előzetes tapasztalat szükséges, de nem szükséges az egyedi azonosítás**
- **egyszerűbb kognitív folyamatokat feltételez**
- **így gyakoribb lehet mint a direkt és az indirekt kölcsönösség**

Madarak telepes fészkelése

Ragadozók elleni védelem:

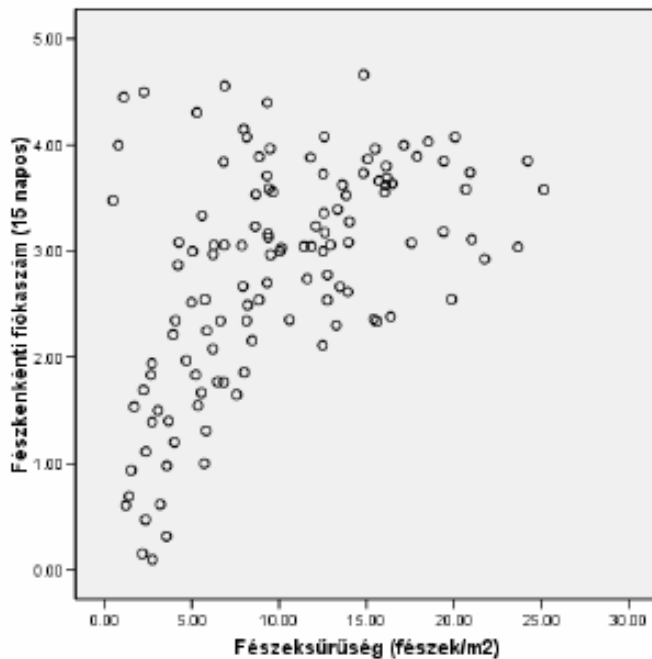
- Gólyafélék több mint 1000 faja összehasonlítása alapján (Valera et al. 2007)
 - Predáció mértéke nőhet a telepes fészkeléssel
- Nagy partifecske telepen a fészkek 30%-át meghaladó mértékű a róka általi ragadozás (Szép et al. 2016)
- Légi ragadozók általi predáció mértéke a vártnál alacsonyabb (Szép és Barta 1992)



Madarak telepes fészkelése

Táplálkozás hatékonyság

- A nagyobb, sűrűbb telepeken magasabb kirepült fiókák száma (Szép 2008)
- A táplálék helyéről szóló információcserének döntő szerepe lehet – jelentős nehézségek a vizsgálatban



10. Ábra. Fészkenkénti átlagos fiókszám (15 napos korban) az első költés alkalmával a vizsgált teleprészleteken mért fészek sűrűség (fészek/m²) függvényében. Csak azon teleprészleteket vettük figyelembe, ahol omlás és emberi zavarás nem történt és volt sikeres első költés.

Madarak telepes fészkelése

Ektoparaziták negatív hatása növekszik a telep méretével (Brown és Brown 1996)

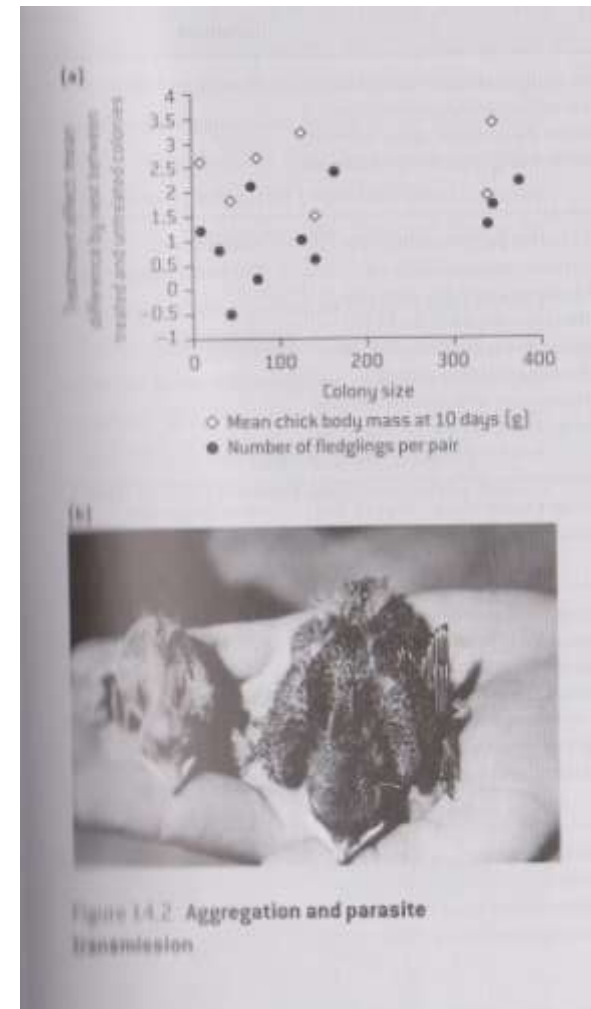


Figure 14.2: Aggregation and parasite transmission

Madarak telepes fészkelése

A csoportos életmód hátterében rendkívül összetett folyamatok játszanak szerepet, amelyben az egyedek közötti eltérő „minőség” és a többi egyed által alkalmazott stratégiáknak van kiemelkedő jelentősége.....

4. Vetélytársak magatartása, Evolúciósan Stabil Stratégiák

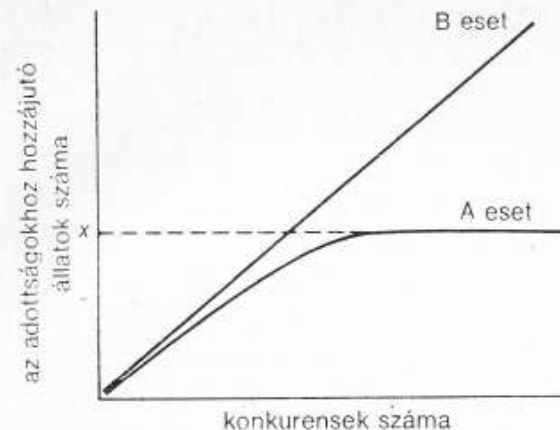
- Eddigiekben tárgyaltak során az egyed nyeresége nem függött a populáció többi tagjának viselkedésétől.
- Mi a helyzet ha az egyed nyeresége *függ* társai viselkedésétől?

Versengés az egyedek között

- Forráskompetíció (kiaknázás): versengő egyedeknek nincs tudomásuk egymásról, egyszerű optimalitás modellek;
- Interferencia
 - tülekedés: versengők tudnak egymásról, nincs agresszió, Ideálisan Szabad Eloszlás (játszma);
 - küzdelem: versengők tudnak egymásról, agresszió, Ideálisan Despotikus Eloszlás (játszma).

Kompetíció a forrásokért

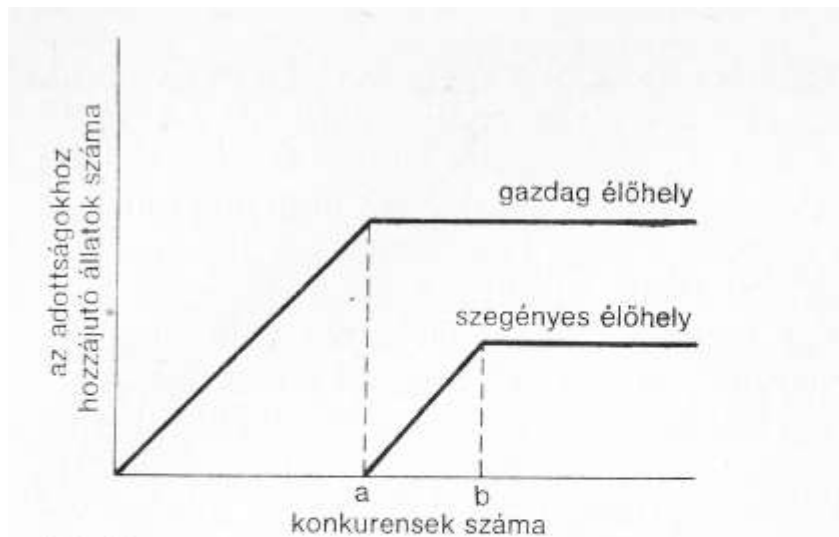
- Forráskompetíció (kiaknázás): versengő egyedeknek nincs tudomásuk egymásról, egyszerű optimalitás modellek;
- Interferencia
 - tülekedés: versengők tudnak egymásról, nincs agresszió, Ideálisan Szabad Eloszlás (játzsma);
 - küzdelem: versengők tudnak egymásról, agresszió, Ideálisan Despotikus Eloszlás (játzsma).



5.1. ábra

Két egyszerű modell a környezeti feltételekért folyó konkurenciára. Az A esetben néhány egyed zsarnokként viselkedik, és kizárja a konkurenszeket a létfeltételekből. Csak x számú egyednek van lehetősége arra, hogy az adottságokhoz hozzáférjen. A B esetben minden állategyed hozzáfér a létfeltételekhez, és ezek megoszlának az egyedek között

Ideálisan Despotikus Eloszlás



5.2. ábra

A eset: a despotikus viselkedés. A konkurensok először a jó adottságú élőhelyet foglalják el. Ha ez betelt (a pont), akkor minden újabban érkező egyed kénytelen a gyengébb adottságú élőhelyet elfoglalni. Ha ez is betelt (b pont), akkor minden további konkurens kirekesztődik a két élőhelyről, és kénytelen lesz „csavargóként” ide-oda kóborolni (Brown nyomán)

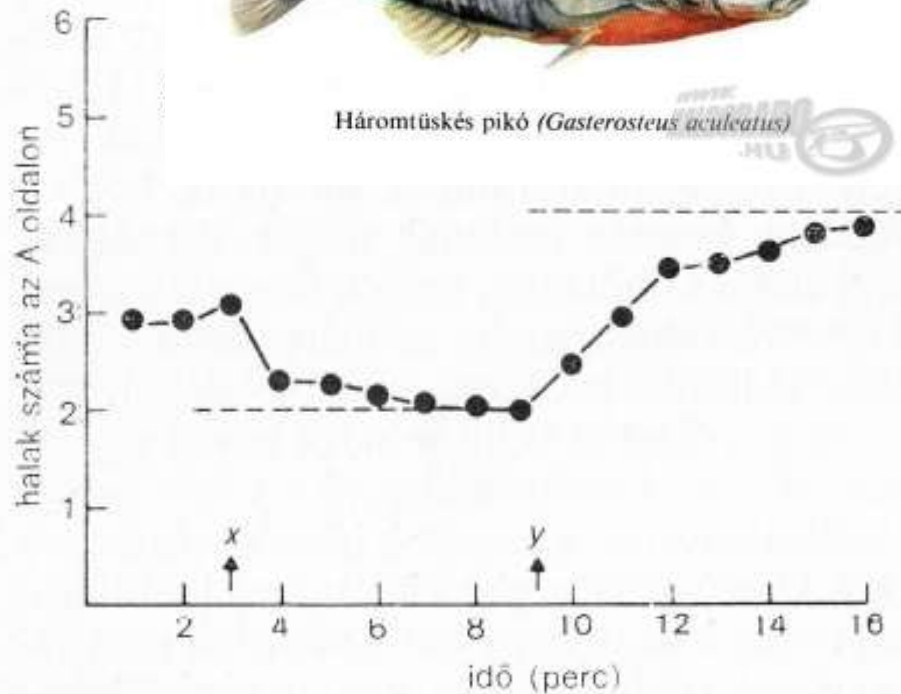
Szécinege: idős erdő – sarjerdő

sarjerdőben rosszabb költési siker

Az Ideálisan Szabad Eloszlás



Háromtűskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*)



5.4. ábra

Milinski (1979) 6 tűskés pikóval végzett etetési kísérlete. Az akvárium egyik (B) végén az x ponton kétszer annyi táplálékot kaptak a halak, mint a másik végén (A). Y pontnál az etetési arányt megfordították. Az A oldalra várt halak számát szaggatott vonal jelzi (ideálisan szabad választás feltételezése mellett). A kihúzott vonal a ténylegesen megfigyelt halegyedszámot tükrözi (ezt több kísérlet ismétlésével nyert átlagértékek alapján húzták meg)

6 egyed egy akváriumban

Az akvárium kétoldalán

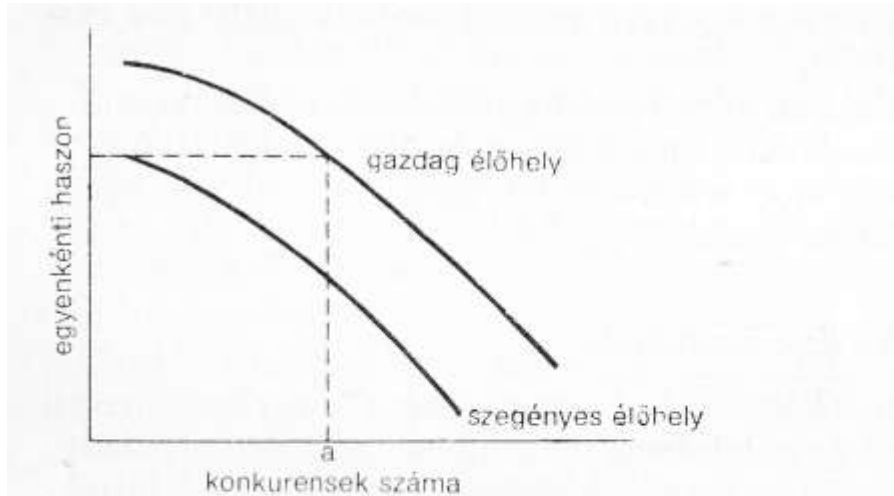
A vs. B

vízibolha táplálékot adagolnak

Időegység alatt változó mennyiségben

Hogyan oszlanak meg a halak a két oldal között

Az Ideálisan Szabad Eloszlás



5.3. ábra

B eset: az ökológiai adottságok (resources) kihasználása. Az adottságokat hasznosító konkurenszek száma nem korlátozott, és minden egyed szabadon választja meg, hogy hova menjen. Az elsőként érkezők a jó adottságú élőhelyet foglalják el. Minél több érkezik ide, annál kevesebb lesz az egy individuumra eső készlet. Ezért elérkezik egy pont (a), ahol a jó adottságú élőhely már csak a gyengébb adottságúval azonos vonzerőt jelent. Ettől a ponttól kezdve a két élőhely azonos mértékben telítődik, és az egy egyedre eső készlet mindkét élőhelyen azonos lesz (Fretwell, 1972 nyomán)

Örvös légykapó: völgy – hegy teteje

költési siker megegyezik két területen a madarak betelepülése után

A két játszma összefonódása

Nyárfalevél- gubacstetű

szaporodási siker függ:

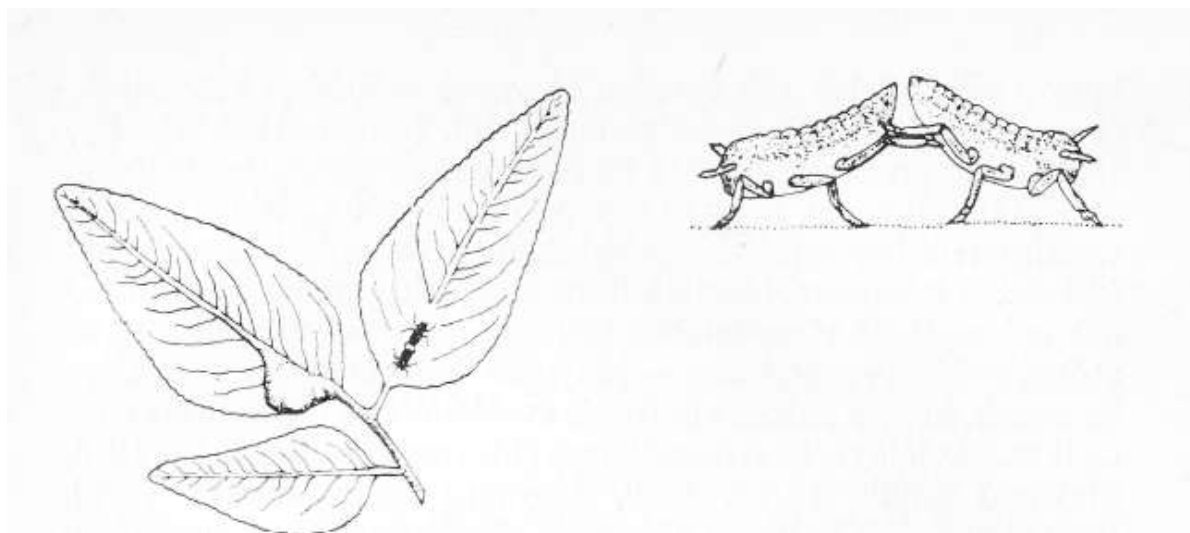
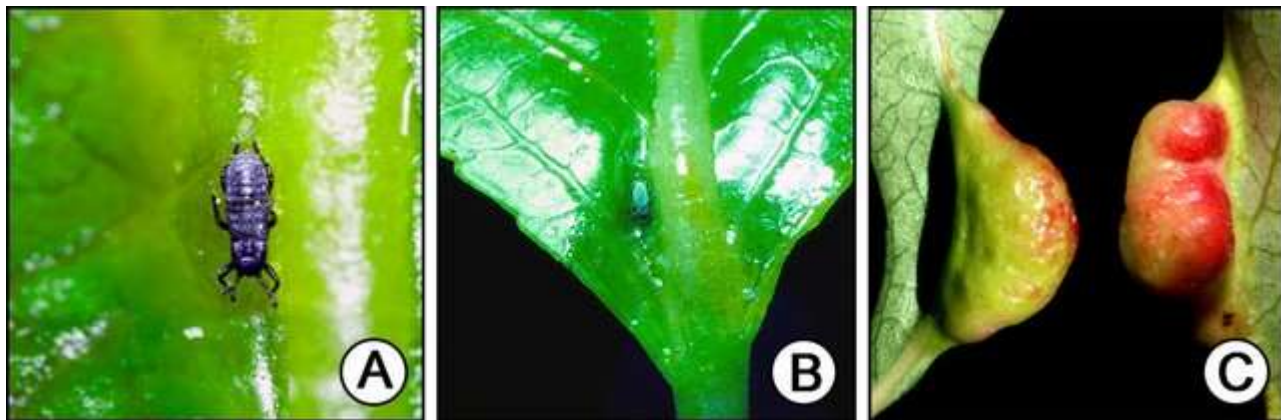
- levélméret
- többi törzsanya száma

→ Ideálisan szabad eloszlás

Levélér mentén

szívogatóknak nagyobb a sikere: küzdenek a helyért

→ despotizmus élőhelyen belül



5.6. ábra

A nyárfalevél-gubacstetű (*Pemphigus betae*) törzsanyái harcot vívnak egymással egyazon levélen a jobb helyekért, és eközben egymást rúgják, tolják. A nyertes törzsanya a levél középső ereinek tövéénél telepszik meg, ahol legkedvezőbb a tápanyagáramlás (Witham, 1979)

A két játszma összefonódása

Nyárfalevél-gubacstetű

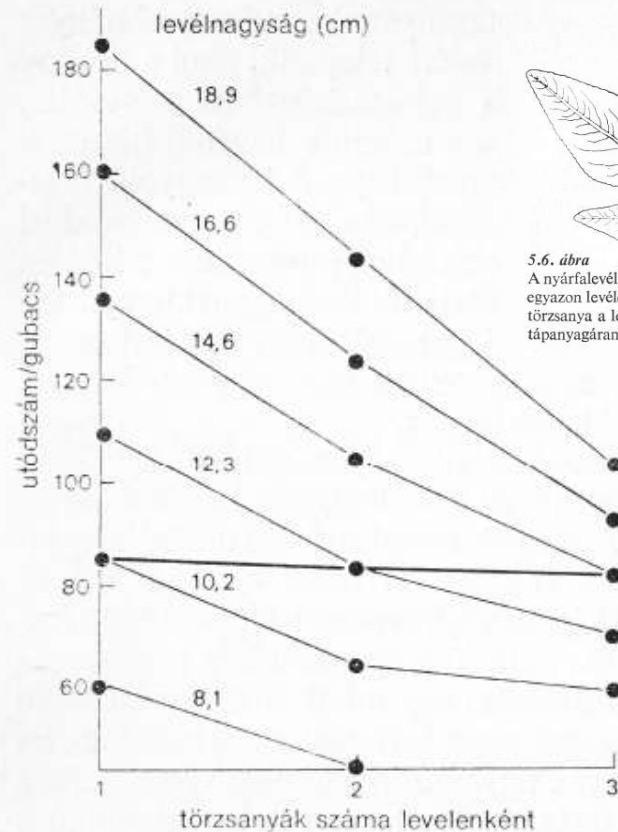
szaporodási siker függ:

- levélméret
- többi törzsanya száma

→ Ideálisan szabad eloszlás

Levélér mentén szívogatónak
nagyobb a sikere: küzdenek
a helyért

→ despotizmus élőhelyen belül



5.6. ábra

A nyárfalevél-gubacstetű (*Pemphigus betae*) törzsnői harcot vívnak egymással egyazon levélen a jobb helyekért, és eközben egymást rúgják, tolják. A nyertes törzsanya a levél középső ereinek tövére települ meg, ahol legkedvezőbb a tápanyagáramlás (Witham, 1979)

5.5. ábra

A nyárfalevél-gubacstetű (*Pemphigus betae*) rátermettsége (fitnesse) különböző élőhelymagyság (levélfelület) és a konkurensok egyedsűrűsége (levelenkénti törzsszám) esetében (vékony ferde vonalak). A vastag vízszintes vonal az átlagos szaporodási sikert mutatja levelenként egy, két vagy három törzsanya esetében (magyarázat a szövegben) (T. G. Witham, 1980 nyomán)

A vastag vízszintes vonal az átlagos szaporodási sikert mutatja

Harci stratégiák

- Miért ritkák „az utolsó csepp vérig” küzdelmek az állatvilágban?
- **Miért nincs valódi összecsapás?**
 - Populáció fennmaradását rontaná a valódi küzdelem?
 - Egyedek számára optimális stratégia, ha nincs valódi küzdelem?

A héja-galamb játék

- Elnevezés, történet, Maynard-Smith
 - Alapeset: nyereség < mint harc esetén a sérült vesztesége
 - kifizetési mátrix, a stratégiák aránya a populációban
 - Lehet-e ESS a galamb stratégia?
 - Lehet-e ESS a héja stratégia ?
- kevert stratégia** (polimorf populáció, vagy polimorf viselkedés)

A könyvben helytelenül sólyom-galamb játék néven szerepel, mert a hawk (héja) szót tévesen fordították magyarra sólyomnak

Héja (sólyom)-galamb játék

5.1. táblázat

Játék a sólymok és a galambok között (Maynard Smith nyomán)

a) Pontértékelés: nyertes + 50
 vesztes 0

sérülés - 100
 vetélkedés - 10

b) Mérlegmátrix: a támadó átlagos pontértékelése

Támadó	Ellenfél	
	sólyom	galamb
Sólyom	<p>a)</p> $\frac{1}{2}(50) + \frac{1}{2}(-100) = -25$	<p>b)</p> <p>+50</p>
Galamb	<p>c)</p> <p>0</p>	<p>d)</p> $\frac{1}{2}(50 - 10) + \frac{1}{2}(-10) = +15$



Megjegyzések:

- a) Ha egy sólyom egy másik sólyomra támad, akkor a harcok egyik felében nyertes, a másik felében vesztes lesz.
- b) Egy sólyom minden esetben lecsap a galambra.
- c) A galamb a sólyommal szemben mindig meghátrál.
- d) Ha egy galamb egy másik galambot támad meg, akkor az csak színlelt vetélkedéssel intéződik el, és a támadó galamb az esetek egyik felében nyertes lesz.

- stabil stratégia, ha van héja és galamb is és az átlagos nyereségük megegyező

- pl. h - héják aránya

1-h - galambok aránya

Költség-haszon:

héja $H = -25h + 50(1-h)$

galamb $G = 0h + 15(1-h)$

$H = G$ $h_{\text{héja}} = 7/12$

$h_{\text{galamb}} = 5/12$

vagyis Evolúciósan Stabil Stratégia (ESS) ha:

1. Az egyedek 7/12-e héját az egyedek 5/12-e galambot játszik (tisztá stratégia)

vagy

2. Minden egyed vagy héját vagy galambot játszik 7/12 ill. 5/12 valószínűséggel (kevert stratégia)

- nettó nyereség ESS esetén (héja és galamb): 6,25!

- héja: $(-25 \times 7/12) + 50 (5/12) = 6,25$

- galamb: $(0 \times 7/12) + 15 (5/12) = 6,25$

- nettó nyereség - csak galamb: 15! – optimális, de nem stabil!!!

- ESS: 6,25 – nem optimális, de stabil!!!

Az ESS

- Ez a stratégia az ún. evolúciósan stabil stratégia (ESS).

Evolúciósan stabil stratégia (ESS) az a stratégia, ami mellett egyetlen más ritka mutáns sem terjedhet el a populációban

Ha nincs más új stratégia és a meglévő stratégiák haszon/költség értékei nem változnak!

Mi történik, ha egy új stratégia/magatartás jelentkezik?

-Kizsákmányoló stratégia:

Héjaként viselkednek ha tulajdonosok

Galambként viselkednek ha betolakodók

Feltételezzük, hogy az esetek felében tulajdonosok, máskor betolakodók

A Kizsákmányoló stratégia lesz az ESS

Átlagos nyereség:

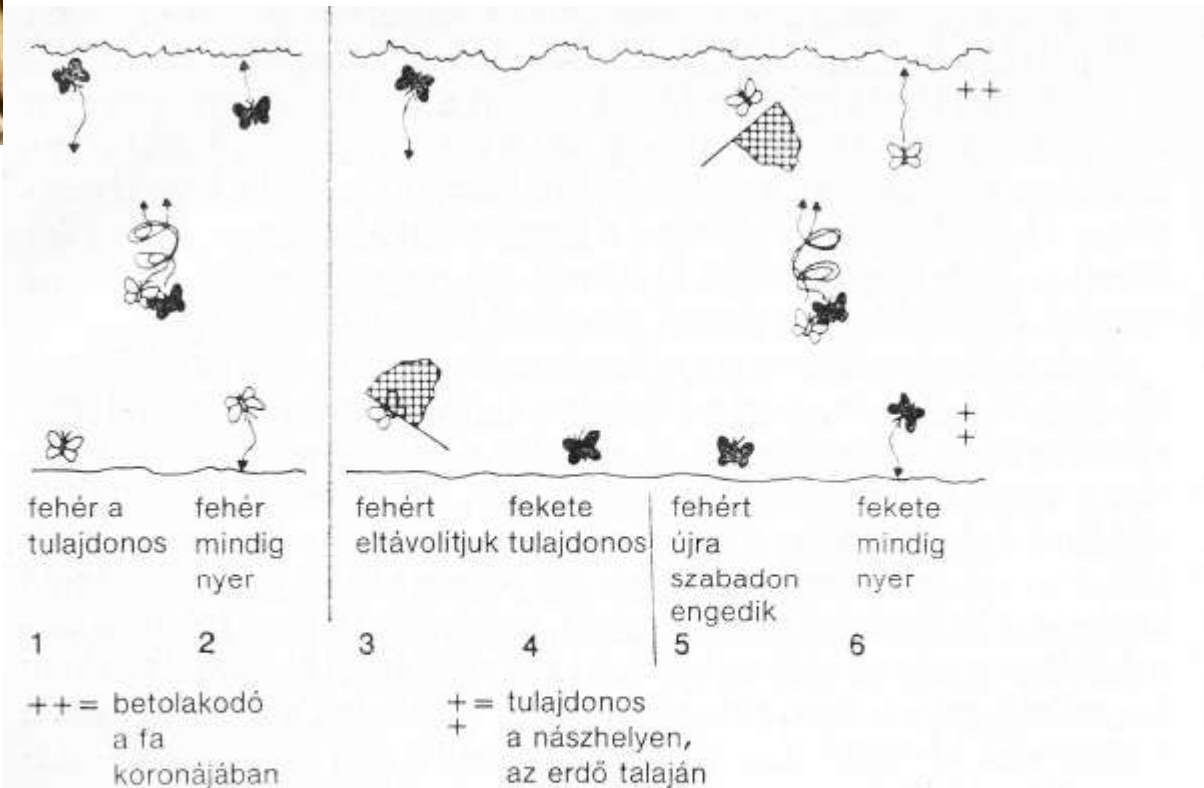
+25 pont ha csak Kizsákmányolók vannak

+12.5 pont héja nyereség a Kizsákmányolók között

+7.5 pont galamb nyereség a Kizsákmányolók között



Erdei szemeslepkénél
A „kizsákmányoló”
stratégia (tulajdonos a
harciasabb) a gyakori



5.7. ábra

Ez a kísérlet azt mutatta, hogy a *Pararge aegeria* szemeslepke hímje a kizsákmányoló stratégiát a nászhelyekért vívott harc elsimítására használja. A tulajdonos nyert, a betolakodó visszavonult; hogy a két hím közül végül is melyik lesz a nyertes, az attól függ, hogy melyikük helyileg az illetékes (Davies, 1978a)

1. A legjobb stratégia mások viselkedésétől függ (frekvencia függő). Nincs legjobb stratégia, csak ESS, amely az adott populációban jelenlévő stratégiáktól és azok költség/haszon jellemzőitől függ.

2. Az ESS stratégia az egyes viselkedési egységek költség/haszon értékétől függ (pl. a megadott számoktól a modellben - pl. ha a haszon >>> veszteség - tiszta héja stratégia). Ez a természetben sok tényezőtől függ és időben és térben változhat.

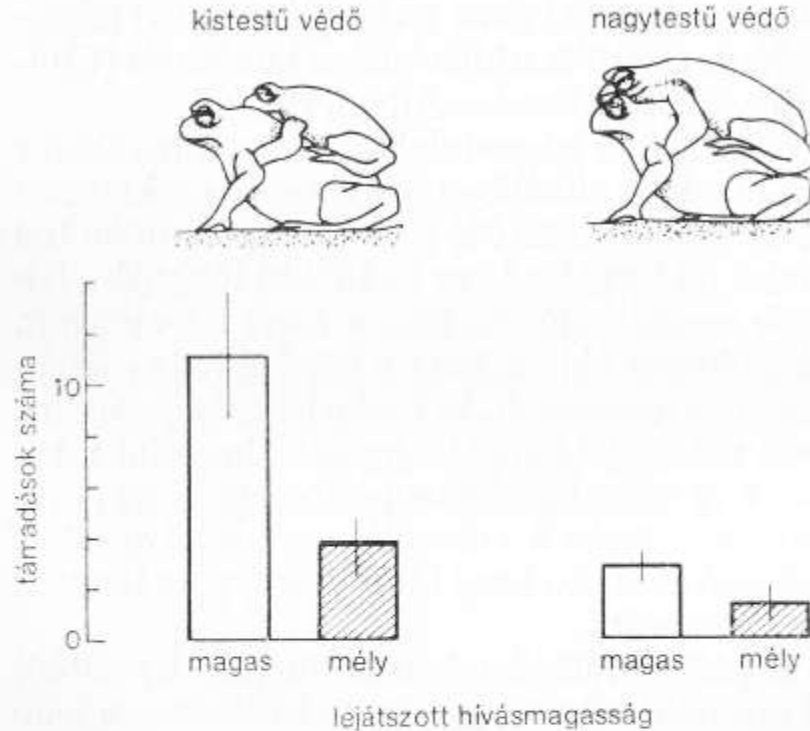
Harc és testi erő

Az ellenfél testi erejének ismerete jelentősen befolyásolja a harc intenzitását

Ha nagyobb vagy -> héja

Ha kisebb -> galamb

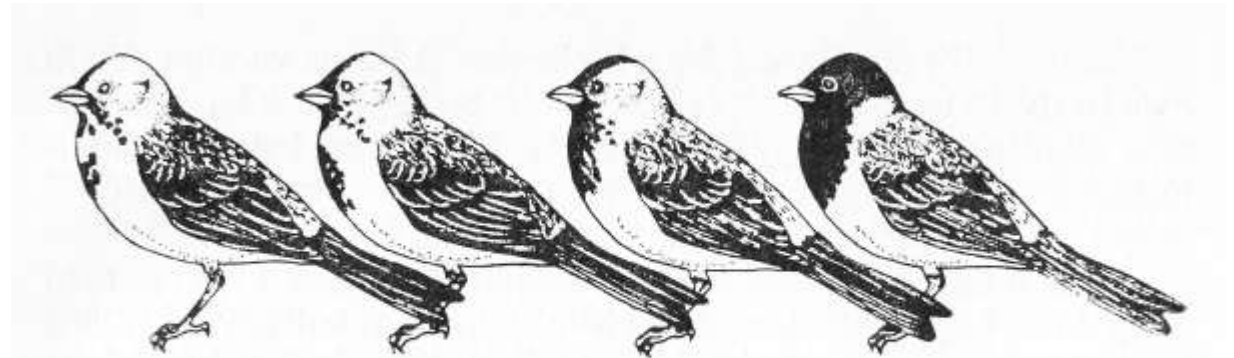
Ha hasonló -> kizsákmányoló



5.8. ábra

Kísérlet a barna varangy (*Bufo bufo*) harci erejének a felmérésére. A közepes nagyságú hímek megtámadták a nőstényen ülő, gumiszalag segítségével némává tett hímet, akár nagy, akár kicsi volt. Támadás közben a pár közelében egy hangszóró párzást kísérő hangszignált sugárzott. Mindegyik „néma” hímmel szemben kisebb volt a támadások száma akkor, ha a hangszóróból egy nagytestű hím mély brekegése volt hallható, mint akkor, ha egy kis hím magasabb hangját sugározták. A brekegés magassága tehát az ellenfél testnagyságának és ezzel harci erejének a felmérését szolgálja. A hangszignál azonban nem az egyetlen lehetőség a rivális erejének megbecsülésére, mivel a nagytestű védőt mindegyik hangmagasság sugárzása esetén kevesebb támadás érte. A nagytestű béka láb-rúgásainak erőssége ugyanis szintén szerepet játszik (Davies—Halliday, 1978)

Dominanciaharc a csoporton belül



5.9. ábra

A nagy sármánypinty tollszíneződésének variabilitása. A sötét hímek a csoportban dominánsak, és többnyire a harcban is győztesek

A sötétebb tollazatú egyedek a dominánsabbak

Miért nem sötét minden egyed tollazat?

5.2. táblázat

Dominanciát kifejező szignálokkal nagy sármánypintycsapatban végzett kísérletek eredményeinek összefoglalása (Rohwer—Rohwer nyomán)

Alárendelt állatok kísérleti kezelése	Domináns külső	Domináns viselkedés	Rangemelkedés
1. Tollazat feketére festése	igen	nem	nem
2. Tesztoszteroninjekció	nem	igen	nem
3. Feketére festés tesztoszteronkezeléssel	igen	igen	igen

5. Kommunikáció és a jelzések evolúciója

Hogyan döntenek az állatok valódi küzdelmek nélkül?

Milyen célra használnak még jelzéseket?

Milyen hatások alakítják a jelzések változatosságát?

Megbízhatnak-e a másik jelzésének őszinteségében?

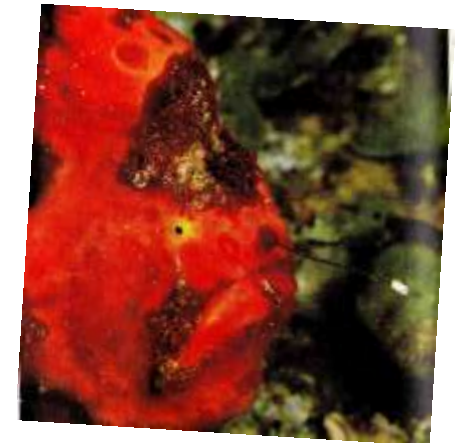
A kommunikáció az állatok körében általánosan elterjedt, a használt jelzések rendkívül változatosak.

Kommunikáció

- a jelt adó számára hasznos (különben nem maradna fenn)
- a vevő a jelet fogadja (észleli), viselkedését módosít(hat)ja

A kommunikáció általános definíciója szerint az egyik (jelt adó) szervezet *specifikus* szignálja egy másik egyed (a vevő) viselkedését valamilyen tekintetben módosítja, és ebből a jelt adó szervezet előnyt élvez.

- a vevő számára nem hasznos – NEM KOOPERATÍV JELZÉS
pl. horgászhal, keselyűteknős, téves vészjelek
a jelenségek ritkasága tartja fenn a kommunikációt
- a vevő számára is hasznos – KOOPERATÍV JELZÉS
jelzések nagy része
a valódi kommunikáció mindkét fél számára előnyös



a jelzés információtartalmának függvényében különböző előnyök

Jelzések csoportosítása

Számos szempont alapján

- **Információ-tartalom**

- azonosítók: faj, rokonok vagy egyedek felismerését is szolgálhatja
- minőségjelzők: párválasztásnál hím vagy a nőstény minősége, csapatokban, dominanciarang, ragadozóknak menekülési képesség
- motiváltság-jelzők: agresszió, menekülési vagy párzási szándék, éhség
- információ a környezetről: táplálék helye, távolsága, megtalálása, ragadozó, ragadozó típusa (földi, repülő), betolakodó fajtárs

4. 1. TÁBLÁZAT > Példák különböző szemantikus információt hordozó jelzésrendszerekre

Az információ típusa	Faj Azonosítók	Jelzés	Hivatkozás
fajfelismerés	pók <i>Cupienius getazi</i>	hímek hálórezegetése a nőstény hálóján	Schmitt et al. 1994
rokonfelismerés	aranyhórcsög <i>Mesocricetus auratus</i>	szagjelzés mirigyváladékkal	Heth et al. 1998
egyedi azonosítás	kőforgató <i>Arenaria interpres</i>	tollazat mintázottsá- gának egyedi változa- tossága	Whitfield 1988
hím minőség- (párválasztásban)	Egyed minőségé- nek jelzése viaszmoly <i>Achroia grisella</i>	hímek ultrahangjelzé- seinek energiája	Jang és Greenfield 1996
hím minőség- (párválasztásban)	füstifecske <i>Hirundo rustica</i>	hímek farktollainak hosszúsága	Møller 1994
dominanciarang csapatban	házi veréb <i>Passer domesticus</i>	hímek begyűltjának mérete	Møller 1987
menekülési képesség jelzése ragadozónak	mezei pacsirta <i>Alauda arvensis</i>	menekülés alatti ének minősége	Cresswell 1994
menekülési képesség jelzése ragadozónak	Thomson gazella <i>Gazella thomsoni</i>	menekülés alatti szökkenés (stotting)	FitzGibbon és Fanshwe 1988
agresszió jelzése	Egyed motiváltsá- gának jelzése elektromoshal <i>Synodontis sp.</i>	elektromos kisülések	Baron et al. 1994
menekülési szándék (jelzés a ragadozónak, hogy észrevették)	vízityúk <i>Gallinula chloropus</i>	farokrezegetés (fehér farktollak villogtatása)	Alvarez 1993a
éhség jelzése	énekesmadarak <i>Passeridae</i>	fiókák kéregető hangja	Briskie et al. 1994
táplálék helyének és távolságának jelzése	Információ a környezetről házi méh <i>Apis mellifera</i>	dolgozók „rezgőtánc”	von Frish 1967
megtalált táplálék jelzése	gyapjashátú tamarin <i>Saguinus oedipus</i>	kiáltások	Roush és Snowdon 1994
ragadozó jelzése csapatársaknak	házityúk <i>Gallus gallus</i>	riasztóhangok repülő és földi ragadozókra	Evans et al. 1993
kopuláció jelzése a csapat hímjeinek	pávián <i>Papio cynocephalus</i>	nőstények kopulációs kiáltása	O’Connell és Cowlshaw 1994
territóriumon megje- lenő betolakodó jel- zése szomszédnak	kardinálisipinty <i>Paroaria gularis</i>	feltűnő üldözés, hangadás üldözéskor	Eason és Stamps 1993

Fajazonosító

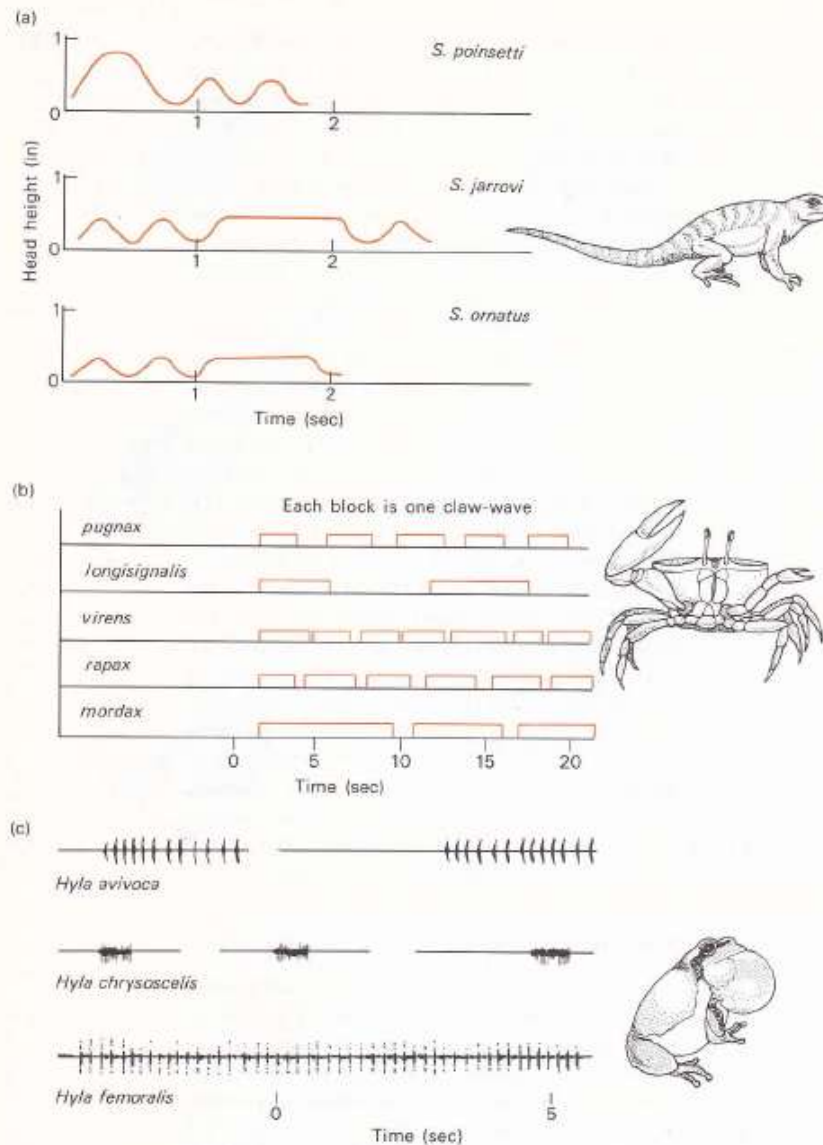


Fig. 14.5. Examples of signals used in species recognition. (a) Lizards of the genus *Sceloporus* have species specific head bobbing patterns used in courtship and threat. The graph shows the head height as a function of time in the bobbing displays of three species. (b) Male fiddler crabs (*Uca*) attract females by waving their enlarged claw. Each species waves in a different way. The graph to the left shows the waving patterns of four species. A block represents a complete wave of the claw. (c) Tree frogs (*Hyla*) have species characteristic calls. Females are attracted only to males of their own species. The oscillogram traces to the left show the gross temporal characteristics of each of three species' calls. There are also species characteristic differences in the fine structure of calls that are important in species recognition.

Jelzések csoportosítása

Számos szempont alapján

- **Információ-tartalom**
 - azonosítók: faj, rokonok vagy egyedek felismerését is szolgálhatja
 - minőségjelzők: párválasztásnál hím vagy a nőstény minősége, csapatokban dominanciarang, ragadozóknak menekülési képesség
 - motiváltság-jelzők: agresszió, menekülési vagy párzási szándék, éhség
 - információ a környezetről: táplálék helye, távolsága, megtalálása, ragadozó, ragadozó típusa (földi, repülő), betolakodó fajtárs
- **állatok érzékszervi változatossága → fizikai hordozók változatossága**
kémiai, vizuális, akusztikus, taktilis, elektromos
- **ökológiai kényszerek**

A csatorna sajátosságai	A szignál fajtái		
	kémiai	akusztikus	vizuális
Hatótávolság	nagy	nagy	közepes
A szignál változásának sebessége	lassan	gyorsan	gyorsan
Energiafordítás	csekély	nagy	csekély

terjedés sebessége, jelzés tartóssága

Kommunikáció sémája

energiaráfordítás



terjedés korlátai



jelt vevő dönt



jelt adó jelez



jelt vevő észleli

jel terjed
előny



megváltoztatja viselkedését



A szignálok keletkezése

- Miért vicsorít a farkas, ha fenyeget?

Sok szignál a jelt adó szervezet mellékes mozdulataiból vagy reakcióiból fejlődött ki, és csak véletlenül vált hírközlő jellegűvé a vevőegyed számára

→ azok szelektálódnak tovább, amelyek legjobban megjósolják az egyed viselkedését (vagy más tulajdonságát)

Hipotézisek:

– **gondolatolvasási hipotézis (mind-reading)**

farkasok vicsorgása, vizuális vészjelek, zsákmány predátort figyelmeztető jelzései

– **érzékszervi preferenciák kihasználása (sensory exploitation)**

kardfarkú halak farokhossza, békák nászhangja, alkák bóbitája, víziatkák hullámkeltése

– **Fisher-féle megszaladó szelekció (runaway selection)** – párválasztási jelzéseknél

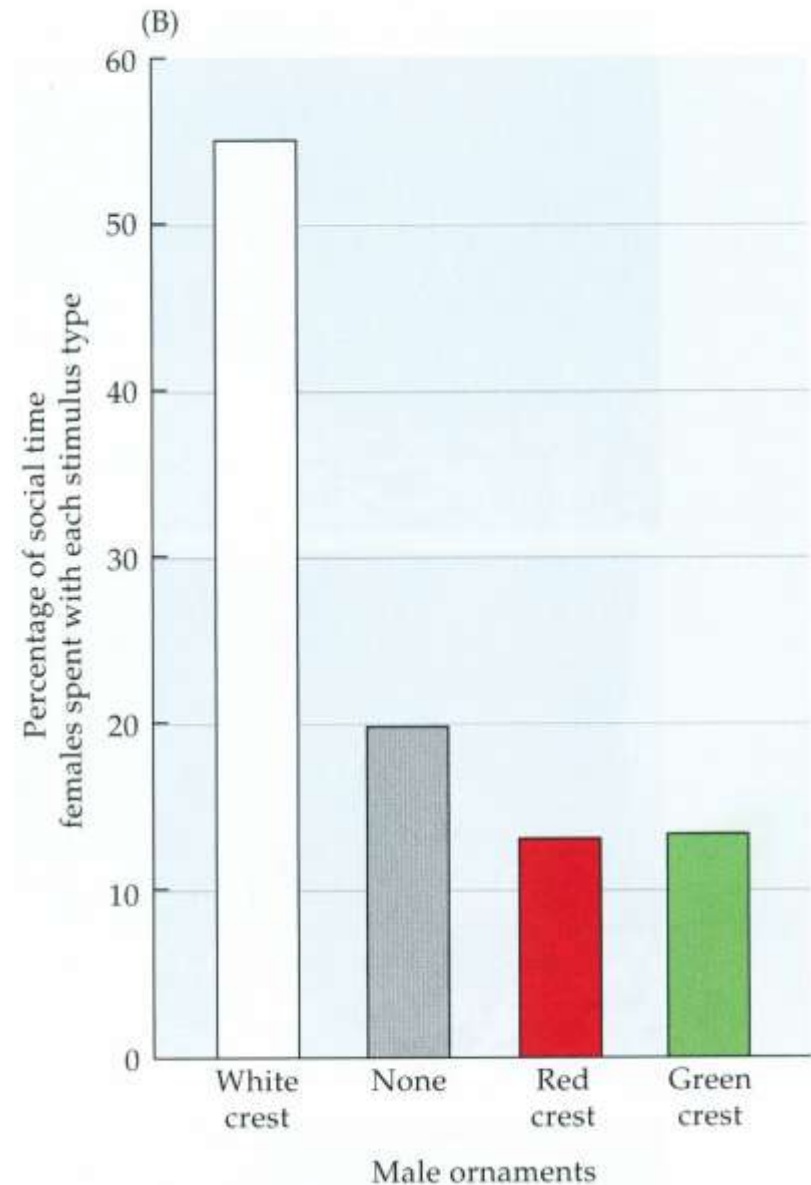
genetikai korreláció várható a nőstények preferenciája és a hím jelleg kifejezettsége között példák (guppik, nyelesszemű legyek), ellenpéldák (kardfarkú hal méretpreferenciája)

Hímek esélye -> nőstények gyengéjének felderítése (sensory exploitation)

- zebraapinty



A hímek fejének tetejére ragasztott fehér toll növelte a tojók érdeklődését a párválasztás során.





A szignálok keletkezése

- Miért vicsorít a farkas, ha fenyeget?

Sok szignál a jelt adó szervezet mellékes mozdulataiból vagy reakcióiból fejlődött ki, és csak véletlenül vált hírközlő jellegűvé a vevőegyed számára

→ azok szelektálódnak tovább, amelyek legjobban megjósolják az egyed viselkedését (vagy más tulajdonságát)

Hipotézisek:

– **gondolatolvasási hipotézis (mind-reading)**

farkasok vicsorgása, vizuális vészjelek, zsákmány predátort figyelmeztető jelzései

– **érzékszervi preferenciák kihasználása (sensory exploitation)**

kardfarkú halak farokhossza, békák nászhangja, alkák bóbitája, víziatkák hullámkeltése

– **Fisher-féle megszaladó szelekció (runaway selection)** – párválasztási jelzéseknél

genetikai korreláció várható a nőstények preferenciája és a hím jelleg kifejezettsége között példák (guppik, nyelesszemű legyek), ellenpéldák (kardfarkúhal méretpreferenciája)

- **Fisher-féle megszaladó szelekció (runaway selection)**



Figure 16.9 Examples of handicaps: size indicators and male quality

The spacing between the eyes placed at the top of stalks varies among males and is a honest indicator of the relative size and male competitive ability in male stalk-eyed flies, *Cytodopsis whitei*. Males fight with their legs and not with their heads or their eyes.

Photograph generously provided by Mark Moffett.

Ritualizáció

Valamely jelleg szignállá válását nevezzük ritualizációnak.

A ritualizáció folyamata

1. mozdulatok leegyszerűsödnek, lelassulnak
2. sokszori ismétlés (**redundáns**)
3. **feltűnő** szín, tollazat, hang, mozgás, stb. felerősíti a hatást
4. megszabott sorrendben feltűnő mozdulatok követik egymást
5. fajon és egyeden belül is azonos módon jelenik meg (**sztereotíp**), így könnyen felismerhető
6. az információt hordozó rész gyakran **figyelemfelkeltő elem** előzi meg

a jelzés észlelhetőségét segítik

Kommunikáció és a környezet

Videó: Élet erőpróbái: DVD4, Cím1: 13:20-15:55 (11:29)

- molnárpoloskák
- harangozómadár
- sikító piha

Videó: Madarak élete, DVD2, (01_3: 7:27-

Kommunikáció és a környezet

Kommunikáció a hangyák között – toborzó viselkedés

Leptothorax

- elpusztult rovarokkal táplálkozik
- 1 egyed nem képes bevinni a bolyba zsákmányt → visszamegy a fészekbe, ott szaganyagot bocsát ki → aktiválja többieket
- folyamatos taktilis inger kell miközben társát visszavezeti a zsákmányhoz

Tolvajhangya

- élő rovarokat ejt zsákmányul
- több egyed kell zsákmány beszállításához
- miközben visszatér a fészekbe, aktiváló szaganyagot bocsát ki → a többiek ennek nyomán találják meg a zsákmányt
- többiek is hátrahagynak szagokat → még több egyed megy zsákmányhoz
- illó szaganyag → megújuló megerősítés szükséges, hogy még megvan a zsákmány

Levélvágó hangya

- táplálékforrásuk állandó vagy megújuló
- táplálkozási útvonalat hosszan tartó illattal jelölik vagy ösvényt vágnak növényzet között

Kommunikáció módja a zsákmányhoz igazodik

Kommunikáció és a környezet

Hangjelzések érzékelése

Madarak éneke az élőhely struktúrájával összefügg

fajok közötti különbség:

- erdei madárfaj: mélyebb hang, sok tiszta hang, egyszerű fütty
- mezei madárfaj: magasabb hang, kevés tiszta hang, bonyolult trilla

a különbség fajon belül is megtalálható:

- sűrű erdő: alacsonyabb frekvenciájú (mélyebb), sok tiszta hang
- ligetes erdő: magasabb frekvenciájú (magasabb), kevesebb tiszta hang

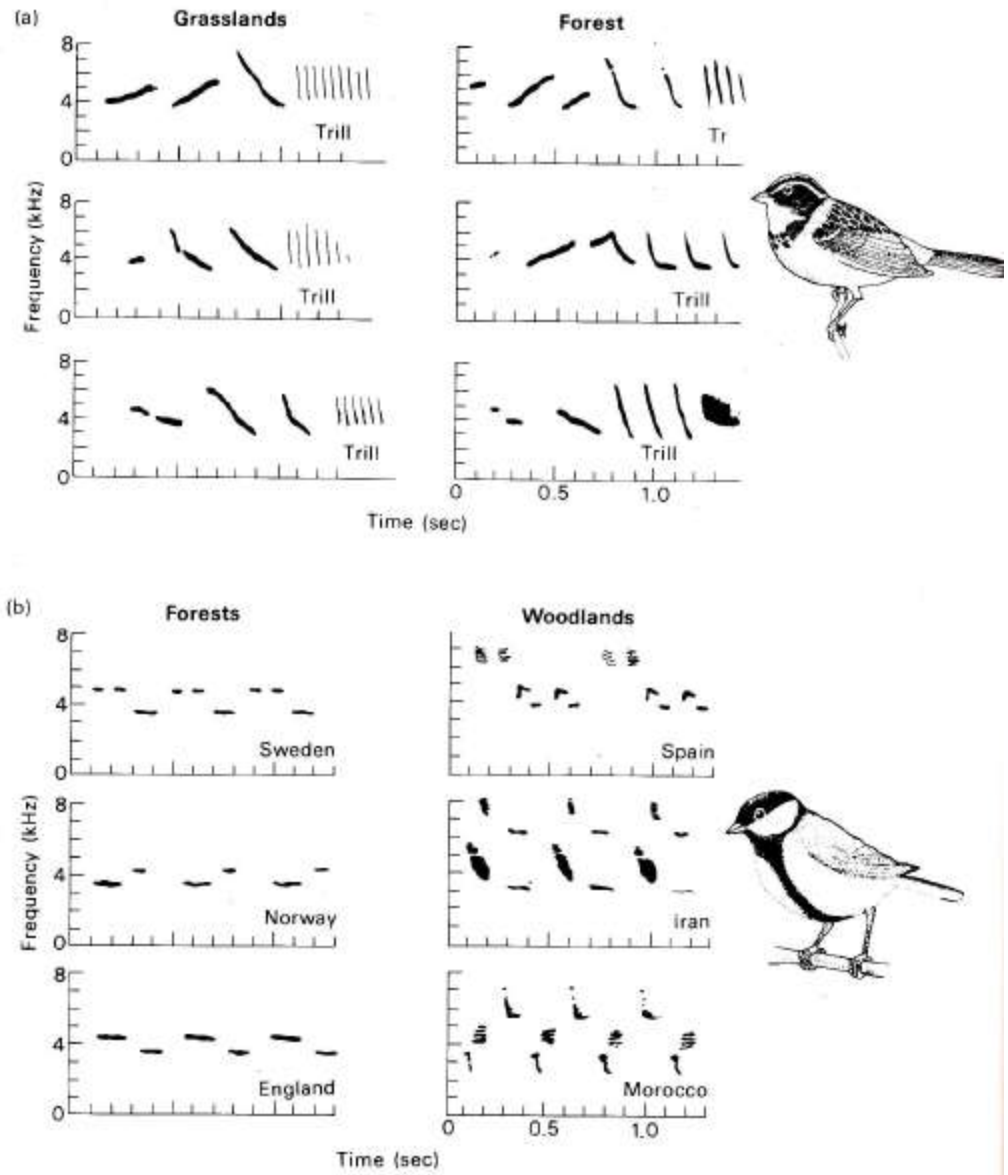


Fig. 14.2. (a) The song of the rufous-collared sparrow (chingolo) has slower trills in forests than in open country. (b) Great tits in dense forests sing songs with a narrower range of frequencies, lower maximum frequency and fewer notes than the songs of open country birds.

Hang frekvencia és észlelhetőség

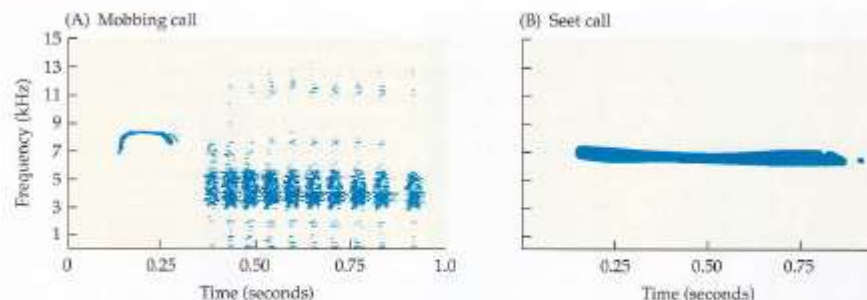
- Ragadozó madárra (pl. karvaly) történő riasztáskor magas frekvenciájú hangot használnak - nehéz lokalizálni a hangadó pozícióját.



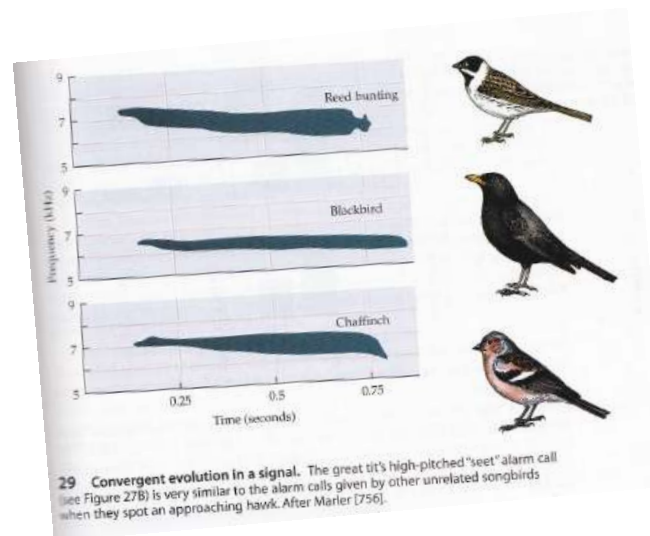
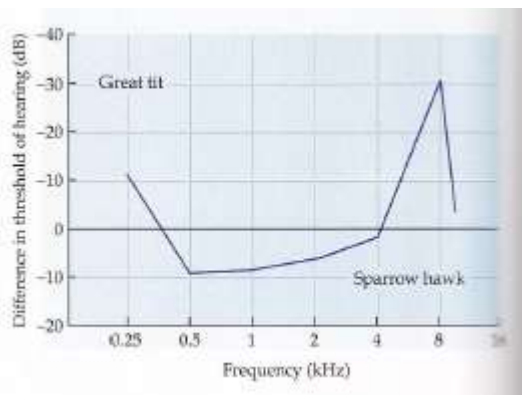
Great tit



Sparrow hawk



27 Great tit alarm calls. Sonograms of (A) the mobbing call and (B) the 'seet' alarm call. Note the lower sound frequencies in the mobbing signal. A, courtesy of William Latimer; B, courtesy of Peter Marler.



29 Convergent evolution in a signal. The great tit's high-pitched "seet" alarm call (see Figure 27B) is very similar to the alarm calls given by other unrelated songbirds when they spot an approaching hawk. After Marler [756].

Kommunikáció és a környezet

Hangjelzések érzékelése

Eltérő távolságokra szolgáló kommunikáció

galléros mangábe

1. kiáltó (huhugó) hang: revírhatárt jelöli
2. visító (torok-) hang: csoporton belüli vetélkedés

huhugó hang mélyebb → messzebbre hallatszik

Eltérő célokra szolgáló kommunikáció

borz:

legalább 16 eltérő hangjelzést figyeltek meg



Videó: Élet erőpróbái: DVD4, 1. Fejezet, 19:30 (18:20), mangábék, cerkófok vészjelei

Infrahang: bálnák éneke – hatótávolsága több száz vagy akár néhány ezer km
elefántok, vízilovak, rinocéroszok, zsiráfok, okapik, aligátorok

Ultrahang: fülesmakik, koboldmaki – 65, ill. 90 kHz-ig hallanak és kommunikálnak
ragadozók figyelmének felhívását kerüli el?

denevérek, delfinek, egerek, patkányok, egyes békák

Kommunikáció és a környezet

Vizuális jelzések érzékelése

Színek

tengerek, erdők: a fénynek csak bizonyos hullámhossz-tartománya van jelen
- a fényviszonyok ismeretében megjósolható a hatékony jelzések színe

4. 2. TÁBLÁZAT > Erdei élőhelyek fényviszonyai dél-amerikai patakok mentén (Endler 1992).

Az egyes élőhelyeken azok a legjobban detektálható színek, amelyek a nagy intenzitású hullámhossz-tartományokban vernek vissza (a nagyméretű nyiladékokban nincs kitüntetett szín).

Élőhely típusa	Maximális intenzitású fénytartomány (nm)	Legjobban detektálható szín
Erdőszegély	400–500	kék, zöldeskék, UV
Árnyékos erdő	500–600	zöld, sárga
Kisméretű nyiladék	600–700	narancs, vörös
Nagyméretű nyiladék	400–700	–

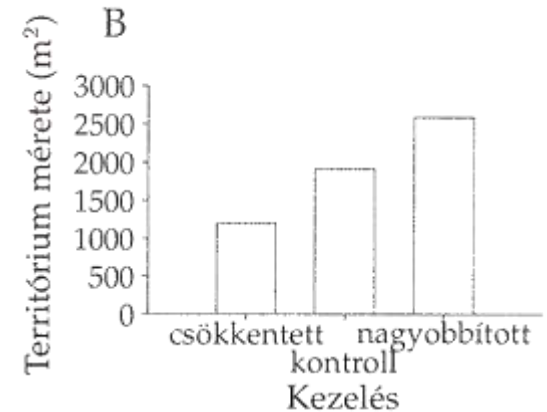
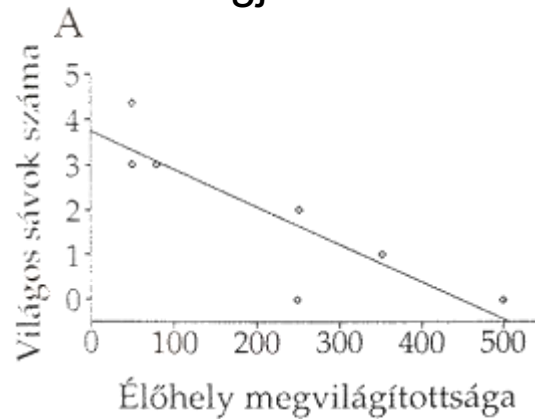
Kommunikáció és a környezet

Vizuális jelzések érzékelése

Színek

tengerek, erdők: a fénynek csak bizonyos hullámhossz-tartománya van jelen

- a fényviszonyok ismeretében megjósolható a hatékony jelzések színe
- fűzikek színes sávjai



4. 4. ÁBRA A) A feltűnő színű szárny és fejsávok száma az élőhely megvilágítottságának függvényében hét indiai fűzike-faj (*Phylloscopus*) esetében. B) A terítóriumok átlagos mérete *P. inornatus* fűzikeknél a szárnycsávok méretének megváltoztatását követően (Marchetti 1993 alapján)

mélytengeri kommunikáció: fényjelzésekkel

Ismétlődő, ritmikus mozgások

Anolis gyíkok fejbólingatása – nyílt, füves élőhelyen élnek, terítóriumjelzés

hangos patak vagy folyó mellett élő békafajok – élénk színű lábukkal integetnek

A jelzések megbízhatósága

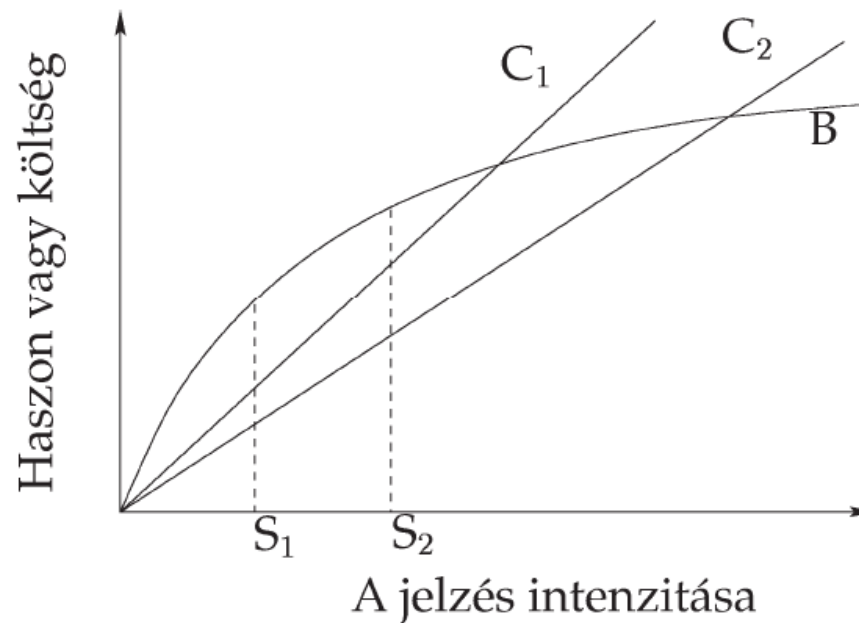
1. A vevők csak olyan jelzéseket vesznek figyelembe ahol fizikai korlátok miatt nem lehet csalni
pl. tigris karmolásai a fán, gímszarvas bőgése
 2. Zahavi-féle hátrány-elv (handicap principle):
 - a jelzések költségesek
 - a költségek nagyobbak a rosszabb minőségű egyedeknél
- **Nem érdemes csalni, mivel a csaló jelzés többbe kerül mint az általa elnyert haszon**

A jelzések megbízhatósága

1. Zahavi-féle hátrány-elv (handicap principle):

- a jelzések költségesek
- a költségek nagyobbak a rosszabb minőségű egyedeknél

→ **Nem érdemes csalni, mivel a csaló jelzés többbe kerül mint az által:**



4. 5. ÁBRA > A hátrányelv grafikus illusztrálása. A jelzés haszna (B) mindegyik egyed számára azonos. A jelzés költsége azonban gyorsabban nő a gyengébb minőségű egyedek számára (C_1), mint a jobb minőségű egyedek számára (C_2). Az optimális (azaz maximális nyereséget biztosító) jelzés intenzitása így nagyobb lesz a jobb minőségű egyed (S_2), mint a gyengébb minőségű egyed esetében (S_1): a kialakult szignál megbízható jelzés az egyed minőségéről. (Johnstone 1997 után)

A csalás lehetősége

Miért kommunikálnak az állatok?

haszon

Probléma: a jelzések adásával előnyre lehet szert tenni (pl. párzás, források)

- Hamis jelzések alkalmazásával az előnyök még nagyobbak
- Nagy a csábítás a csalásra!
- Miért nem terjednek el a hamis jelzések?

csalók több előnyre tesznek szert → gyorsan elterjednek a populációban
→ ha már sok csaló van nem előnyös figyelni a jelzésre, a jelzés kivész

- *Milyen mechanizmusok akadályozhatják meg a hamis jelzések elterjedését?*

A jelzések megbízhatósága

A hátrány elv

A Zahavi-féle hátrány elv predikciói:

- A jelleg korrelál hordozója tulajdonságával
- A jelzés költséges
- A gyenge egyedekre a költségek nagyobbak

Milyen hátrányt hordozhatnak a jelzések?

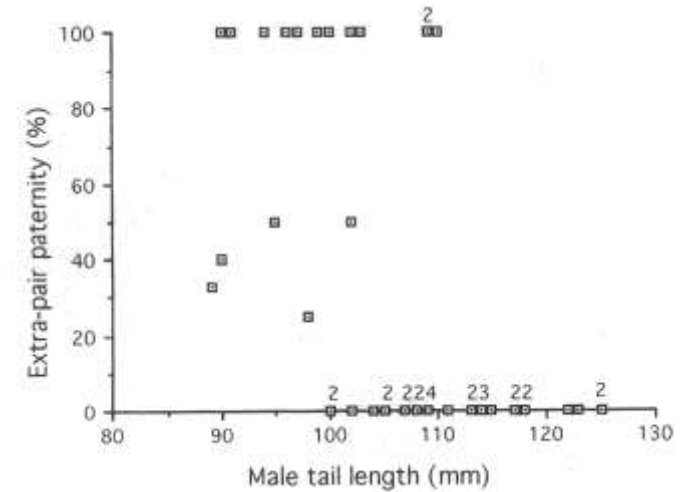
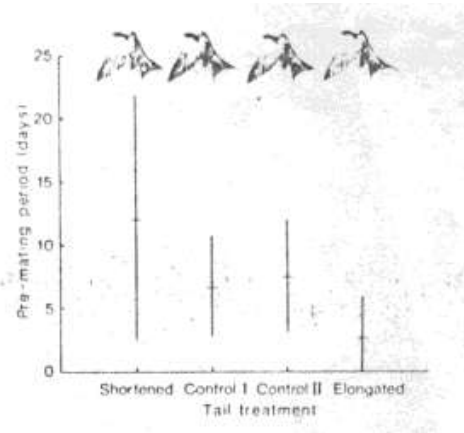
- előállítás nehézségei (pl. korlátozott az előállításhoz szükséges forrás)
- ragadozók figyelmének felhívása
- gyengébb menekülési képesség
- táplálékkeresés akadályozása, folyamatos akadályozás (pl. nagy súly)
- egyéb fenntartási költségek (pl. immunszupresszió, parazitakitettség)

Videók: Élet erőpróbái, DVD4, 1. fejezet, 4:00-9:30

- mézmutató madár (kooperatív kommunikáció ember és állat között)
- gazellák (hátrány-elv)
- lile (nem-kooperatív kommunikáció)
- pacsirta és sólyom (a hátrány-elv egyik első tesztje)

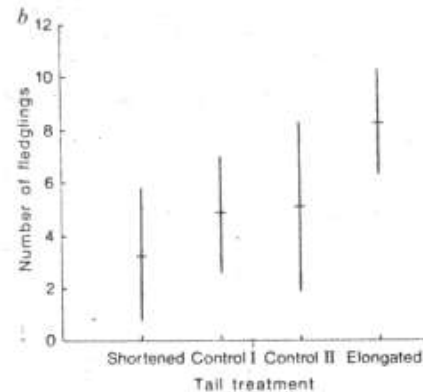
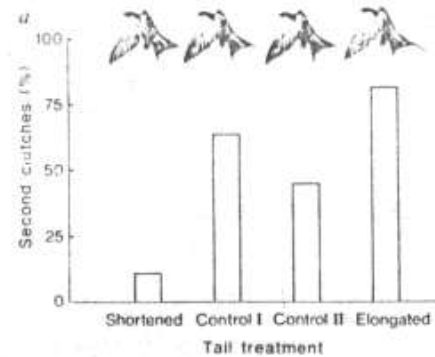
Füsti fecske

- Tojók a hosszabb fark tollú hímekeket preferálják
- Tojók a szimmetrikusabb fark tollú hímekeket preferálják



Hölgyvadász

Handicap (hátrány) hipotézis



Miért nem hosszú minden hím faroktolla?

A mesterségesen meghosszabbított (elongated) faroktollú hímeknek rövidebb faroktoll a következő évben, több vedlési hibával – túlélési nehézségek

Csak a legjobb kondícióban lévők engedhetik meg maguknak a hosszú faroktollat.

Nemcsak a toll hossza, hanem a tollak szimmetriája is fontos

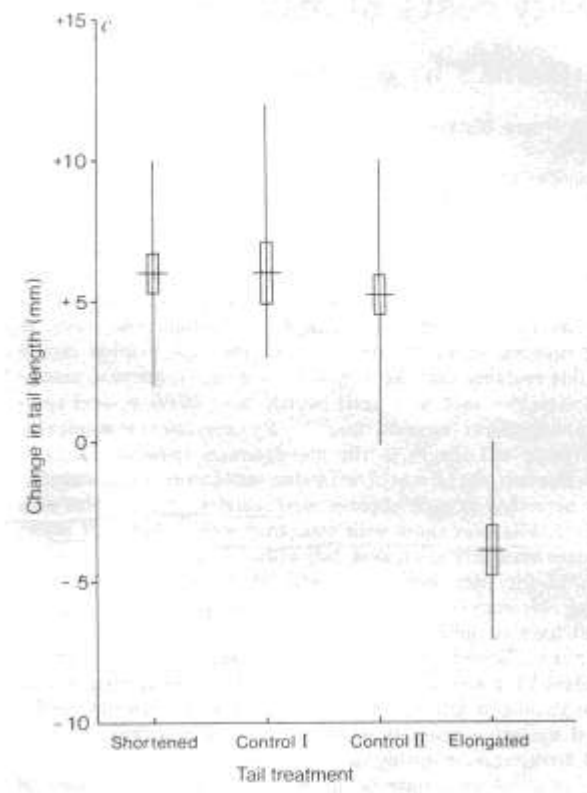
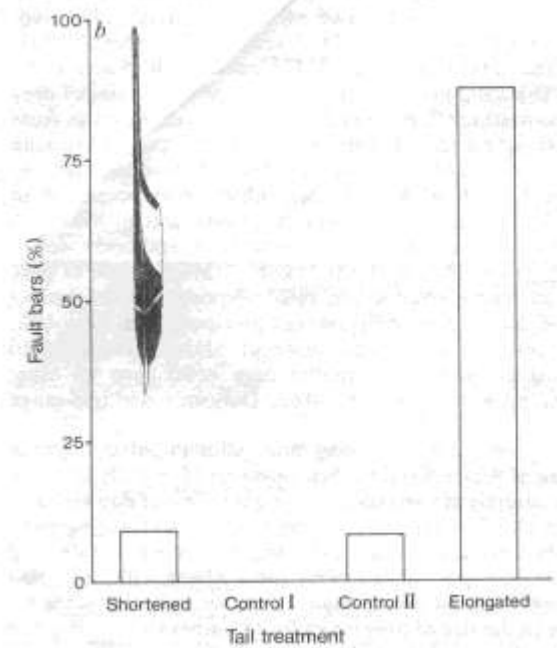
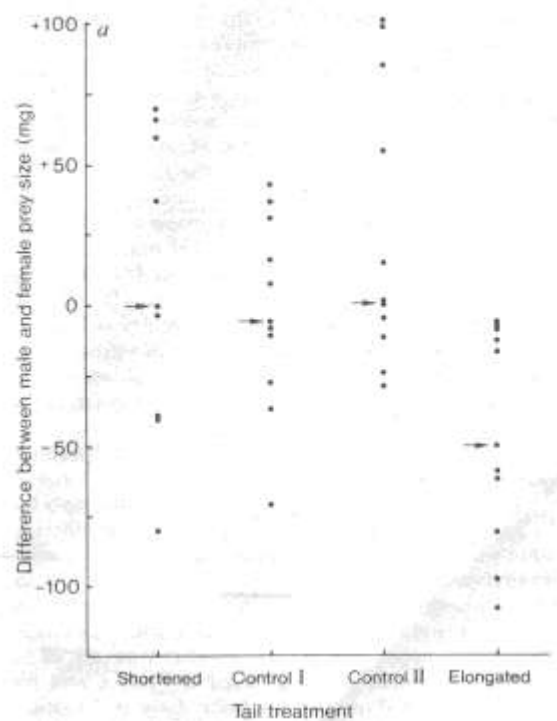
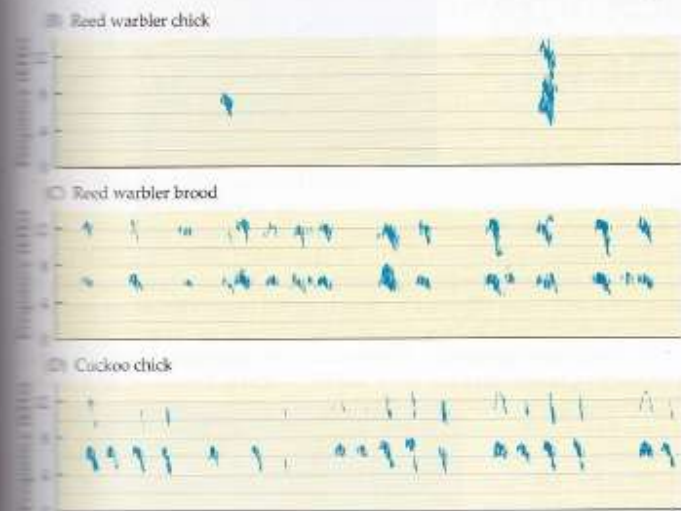


FIG. 1 a Difference in median prey size (mg) taken by males and their mates to offspring aged 8–12 d in their first brood in relation to tail-size manipulation: Arrows indicate medians for each group. The difference in prey size differed among groups ($F=5.25$, $P<0.01$). The group with elongated tails differed from all other groups ($P<0.02$, Duncan's multiple-range test), whereas other groups did not differ ($P>0.10$). b, Proportion of male swallows having fault bars in their tail and wing feathers in relation to tail-size manipulation during the preceding breeding season. The thin white bar (arrow) on the drawing of the feather represents a fault bar. Frequency of males having fault bars differed among groups ($P=3.94 \times 10^{-6}$, Fisher exact probability test). All pairwise comparisons between males with elongated tails and other groups of males were statistically significant ($P<0.01$, Fisher exact probability test), whereas other pairwise comparisons were non-significant ($P>0.10$). c, Change in tail length of male swallows from one year to another as a result of moult in relation to tail-size manipulation during the preceding breeding season. Values are means (horizontal lines), \pm s.d. (vertical bars), and ranges (vertical lines). Sample sizes are 11, 9, 12 and 8 for the four groups. Change in tail length differed among groups ($F=22.29$; $P<0.001$, one-way analysis of variance). The group with elongated tails differed from all other groups ($P<0.01$, Duncan's multiple-range test), whereas all other comparisons were non-significant ($P>0.10$). Tail length did not differ among groups before treatment ($P>0.10$, analysis of variance), but did so after moult ($F=4.41$, $P<0.01$).

Információáramlás a kommunikáción túl

Mi van, ha az információátadás a vevőnek hasznos, az adónak nem?!



Kakukk fióka hangja és az azt etető szülők

Túngara békák és a rájuk vadászó denevérek

Információáramlás a kommunikáción túl

Mi van, ha az információátadás a vevőnek hasznos, az adónak nem?!

Kakukk fióka hangja és az azt etető szülők

Túngara békák és a rájuk vadászó denevérek

- **Mit tanultunk?**
A jelzés csak akkor alakul ki (és marad fenn), ha az jeladó több előnyre tesz szert általa, mint amennyi a költsége
- **ezek a jelzések a jelt adó számára még így is hasznosak!**
- **az események ritkasága tartja fenn**
→ hallgatóság (eavesdropping)

Még több hallgatóság...

- Nem kéne azt várnunk, hogy a természetes szelekció eliminálja az ilyen veszélyes hangokat?!
- A denevérek specifikusan a békák párhívó hangjára reagálnak!
- Parazitoid legyek tücskök párhívó ciripelését használják ki
- Agresszív méhfajok más méhfajok fajon belül működő táplálékhely-azonosító szagjelzéseit használják ki
ezekben a helyzetekben a hátrány (az esemény ritkaságánál fogva) kisebb mint a jelzésből származó előny → fennmaradhat
- A „hallgatóság” nem mindig ró hátrányt a jeladóra
pl. gyakori a vészjelzések lehallgatása fajok között

Videó: Élet a növények között, DVD2, 1. fejezet, 40:45-49:17
hangyaboglárkák és parazitoidjaik

A kommunikáció „élősködői”

Mérgező, rosszízű zsákmány figyelmeztető jelzéseinek kihasználása

Müller-féle mimikri
Ehetetlen/mérgező
utánzása



Bates-féle mimikri
Veszélyes utánzása



- vizuális: zengőlegyek (darázs), királlysikló (korallkígyó), álcsüngő (csüngőlepke)
- akusztikus: fekete kígyó, ill. ásóbagoly hangja (csörgő kígyó)



6. Szexuális szelekció

Természetes szelekció

Darwini értelemben → legjobb túlélők (és szaporodók) maradnak fenn

Darwin is megfigyelte, hogy bizonyos jellegek mintha a természetes szelekció (legjobb túlélés) ellenében fejlődnének ki

ezek elsősorban hímeknél megfigyelhető bélyegek

pl. repülést akadályozó pávafarok,

növényevők hasztalannak tűnő, súlyos szarvai, agancsai

Darwin feltételezte, hogy a természetes szelekción kívül még egy típusú szelekció létezik, amit *szexuális szelekciónak* nevezett el

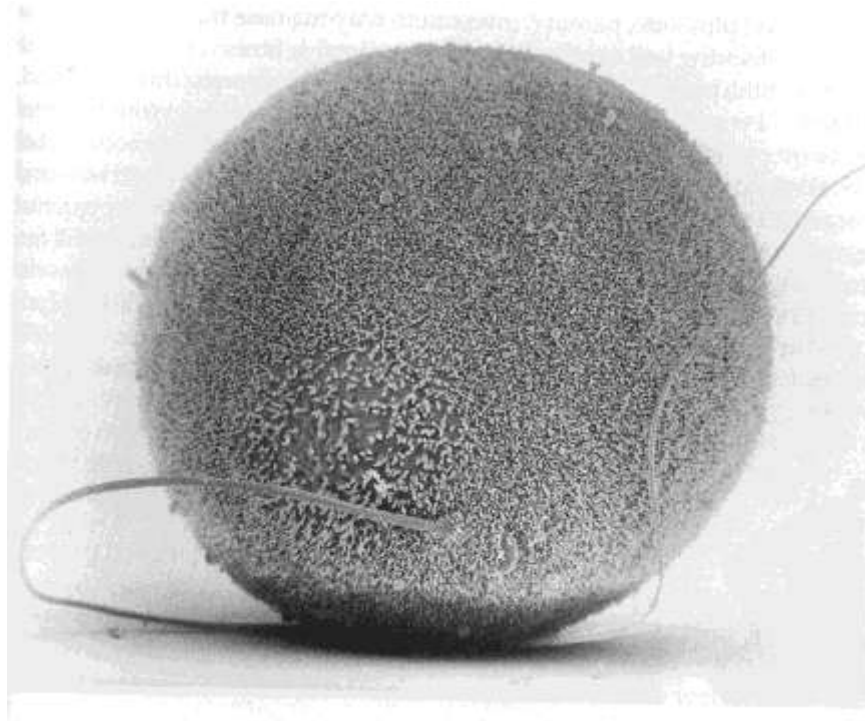
Ez felelős az olyan túlzó jellegek kifejlődéséért, amit az egyedek (általában a hímek) az ellenkező nemű egyedekért való versengésben használnak

a modern evolúcióbiológia az „önző gén” elmélettel mindkét típusú szelekciót megmagyarázza

Ivaros szaporodás

az utódok létrehozása során két elődgenom rekombinációval keveredik

- csak ivartalan szaporodás (szivacsok, csalánozók között)
- ivaros szaporodás (állatfajok kb. 99%-a)
 - *Izogámia*: gaméták nagysága hasonló, nincsenek elkülönült nemek
 - *Anizogámia*: gaméták nagysága eltérő → elkülönült nemek
majdnem minden ivaros szaporodó többsejtű állat és növény



Az ivaros szaporodás előnyei és hátrányai

Előnyök:

- rekombináció növeli az adaptív evolúció sebességét: lehetővé teszi új, előnyös tulajdonságok létrehozását és elterjesztését, segíthet "megszökni" a jó allélnak az esetleges rossz háttér-fitnessű genetikai környezetből, segíti a rátermett allélok koncentrációját egyes egyedekben, valamint az új génkombinációkkal a változó környezethez történő hatékony alkalmazkodást (adaptív radiáció).
- Hamilton „vörös királynő” elmélet: a paraziták jelenthetik a gyorsan változó környezetet (egy gazdageneráció alatt általában sokkal több parazita-generáció nő fel) gazdáik számára, fontos előny lehet a paraziták okozta teher alól való kibújás

Hátrányok:

- energiaigényes folyamatok (meiózis, harc, udvarlás, párkeresés)
- maladaptív jellegek (szexuális szelekció)
- patogének és paraziták terjedése
- meiózis dupla költsége (gének 50%-a az utódokban)
- hímek dupla költsége (potenciálisan dupla annyi utód csak nőstényekből álló populációban szűznemzéssel)

A „nemek harca”

- **Kezdetek: kooperatív nézet a párkapcsolatról**
- **Valójában: konfliktusok**
 - eredetük megértéséhez vissza kell menni a kezdetekig

Az anizogámia eredete (Parker és mksai 1972)

- izogámiából eredeztethető

Elmélet:

- a zigóta túlélése annak nagyságától függ (lásd peték, tojások, strucctojás)
- eredeti izogám populációban genetikai változatok a gaméta-nagyságra
 - *egyre nagyobb gaméták terjednek el*
- ha a nagy gaméták gyakoriak, a kis gaméták is tovább adhatják génjeiket olyan gamétákkal egyesülve, amelyekkel együttes készleteik elegendőek a zigóta túléléséhez
- a kicsi gamétákból jóval többet lehet termelni
 - *evolúciós versenyfutás a gaméták között*

- a kis gaméták a nagy gaméták haszonélvezőivé válnak

- a közepes gaméták kipusztulnak

(se nagy számuk, se tápanyagtartalmuk tekintetében nem tudnak előnyhöz jutni)

Szaporodási korlátok

- A férfi fitnessét a nőstényekhez való hozzáférés korlátozza
- A nőstények fitnessét a források száma, és az utódok minősége

Bateman szabály

a gamétanagyság jól jellemzi a nemek befektetéseit → ráfordítás-haszon modellek

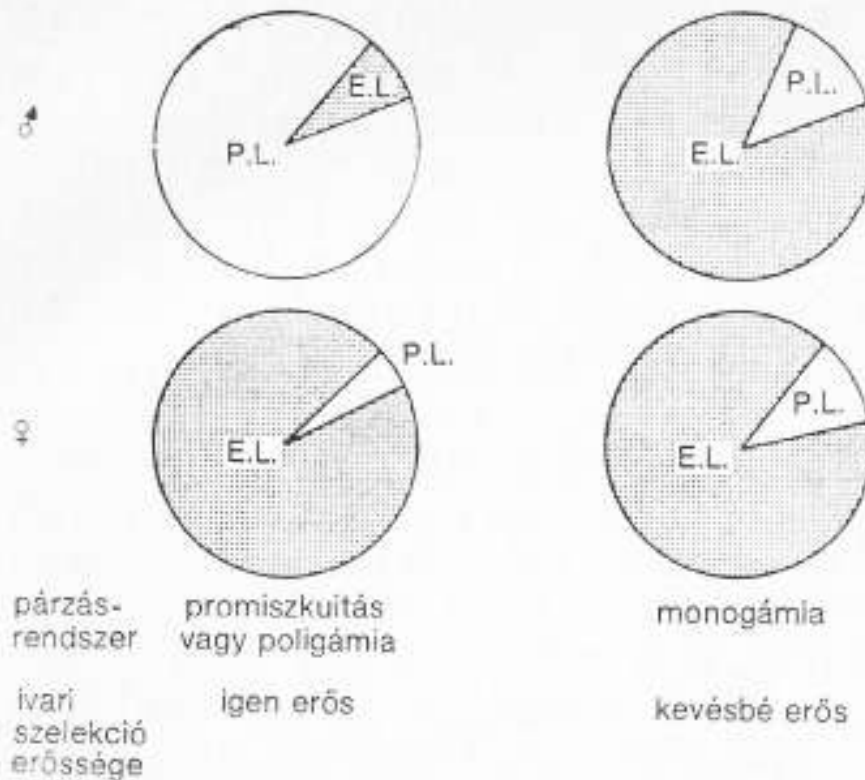
- kicsit befektető nemnek (hím) jobban megéri sok nősténnyel párizni

- nőstények egy párzással is biztosíthatják egész élettartamukra elegendő spermiumot

6.2. táblázat

Két példa annak illusztrálására, hogy a legtöbb fajban a hímek lényegesen nagyobb szaporodási rátát mutatnak, mint a nőstények. Az emberre vonatkozó adatok a Guinness rekordok könyvéből származnak. A férfi a „vérszomjas” Mulay Ismail (1672—1727), Marokkó szultánja volt; a nő pedig gyermekeit 27 terhesség útján hozta világra. Az elefántfókára vonatkozó adatok Le Boeuf (1974) munkájából lettek átvéve

faj	Egy egyed maximális utódszáma egész élettartama alatt	
	hím	nőstény
Elefántfóka	200	kb. 15
Ember	888	69



6.1. ábra

Az összes energia és idő, amit egy állatnak a szaporodásra kell fordítania = a reprodukív teljesítmény (ezt jelképezi a kör). A reprodukív teljesítményt szülői teljesítményre (E. L. = fiatalok létrehozása és felnevelése) és pázásai teljesítményre (P. L. = násztevékenység és kopuláció) lehet felosztani; ezeket a kör világos, illetve sátozott része érzékelteti. Általában a hímek nagyobb pázásai teljesítményt fektetnek be, mint a nőstények, de a fajok között különbségek vannak e téren. Az ivari szelekció erőssége ugyancsak variábilis. A relatív szülői teljesítmény tekintetében az ivarok között meglevő különbségek gyakran a pázásai rendszerrel állnak összefüggésben: monogám fajoknál a hím és a nőstény teljesítménye nem tér el annyira, mint poligám fajok vagy promiszkuitás esetében (l. 7. fejezet) (Alexander—Borgia nyomán)

Szaporodási korlátok

- A férfi fitnessét a nőstényekhez való hozzáférés korlátozza
- A nőstények fitnessét a források száma, és az utódok minősége

Bateman szabály

a gamétanagyság jól jellemzi a nemek befektetéseit → ráfordítás-haszon modellek

- kicsit befektető nemnek (hím) jobban megéri sok nősténnyel párizni
- nőstények egy párzással is biztosíthatják egész élettartamukra elegendő spermiumot

de:

- a természetben nem mindig jellemezhető a nemek befektetése csupán a gaméta mérettel
- számos esetben a nőstények promiszkuózusabbak, mint a hímek

Ivararány

- Miért nincs sokkal több nőstény, mint hím?
- Nem volna gazdaságosabb a faj szempontjából?

Az ivararány legtöbbször 1:1



Ronald Fisher

1. Sok nőstény, kevés hím → hímnek nagyobb sikere lehet, hímek irányába eltolódik ivararány
2. Sok hím, kevés nőstény → felesleg lesz hímekből, nőstények irányába eltolódik ivararány

ESS: 1:1 ivararány

Eltérés várható ha az ivarok költsége és/vagy haszna jelentősen eltér:

Képzeld el, hogy a hím utód kétszer akkora ráfordítást igényel!

Olcsóbb ivar irányába eltolódik az ivararány

Képzeld el, hogy a hím utód kétszer akkora hasznot hoz (pl. kétszer annyi utód)!

A kedvezőbb ivar irányába eltolódik az ivararány

Eltérések az 1:1 ivararánytól

Páraszért folyó lokális konkurencia

Hím testvérek versengenek ugyanazokért a nőstényekért

→ az anya inkább nőstényeket hoz létre, elég annyi hím, amennyi a nőstényeket megtermékenyíti

Példák: - elevenszülő atka (1 hím: 20 nőstény)

- fügedarázs

A megnövekedett nőstény szám nem ad előnyt más szülők hím utódainak, ezért megmarad az eltolt ivararány

Eltérések az 1:1 ivararánytól

Szülő kondíciója, rangja

pl. gímszarvas

- *Domináns tehén* gyakrabban szül hím utódot
jobb kondíciójú → utódait jobban táplálja
a jó kondíciójú hím utód nagyobb eséllyel tud háremet tartani
- *Alacsony rangú tehén*nek nem érdemes hím utódot létrehoznia
→ több a nőstény utód

Bizonyítás: éhezési stressz a teheneknél → kevesebb hím utód

Szexuális szelekció

A gamétadimorfizmus és az 1:1 ivararány következménye:

→ a hímek rendszerint versengenek a nőstényekért

- hímek között nagyobb a szaporodási siker variabilitása
- a sikeres hím nyeresége nagy
- ezért erős szelekció hat a hím azon képességeire, amelyek lehetővé teszik, hogy a nőstény(ek) közelébe férkőzzön

→ a nőstények rendszerint válogatnak a hímek között

Szexuális szelekció!

az ellenkező nemű egyedekért való versengésben használt jellegekre hat

Video: élet erőpróbái DVD4, 2fejezet

Párválasztási előnyök

- Direkt előnyök
 - jó szülő
 - jó források (pl. nászajándék)
- Indirekt előnyök
 - **Egészséges partner (healthy mate)**---> a nőstény és utódai elkerülhetik a fertőző betegségeket és parazitákat
 - **Jó gének (good genes)**---> az utódok örökölhetik az apa jó életkilátásait (pl. hosszú élettartam)
 - **Elfutó szelekció (runaway selection)** ---> a fiú utódok örökölhetik az apa vonzó jellegeit

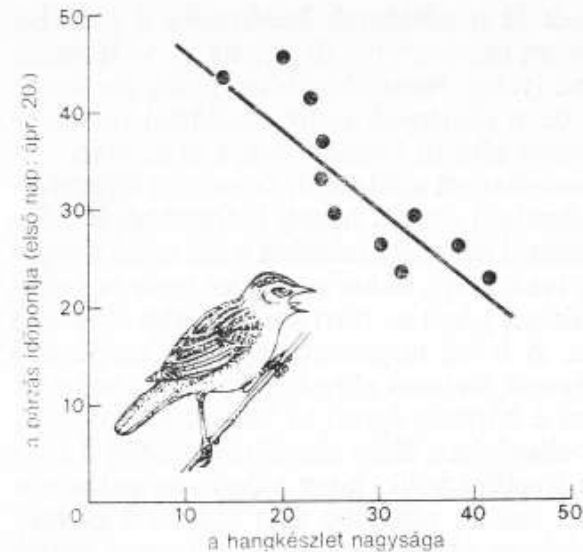
→ **jelzések használata**

Párválasztási előnyök

Jelzések Vizuális



12 Sexually selected "ornaments" of males. Darwin believed that sexual selection via female choice was responsible for the evolution of elaborate plumage and remarkable displays in male birds such as the quetzal (left) and the sage grouse (top right). Darwin argued that the strange horns and snouts of certain beetles (bottom right) also arose via female choice, although males actually use these structures primarily as weapons when fighting for mates. Photographs by Bruce Lyon, Marc Dantzer, and the author.



6.6. ábra

A legnagyobb hangkészletű hím cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*) tavasszal az elsőként érkező tojó partnerként való megnyerésére törekszik. Hangkészletének nagyságát hangszalagfelvétel segítségével becsülték meg. Kiderült, hogy a hímek életkora és a revírminőség a hím énekének a tojóra gyakorolt csalogató hatásában nem játszik szerepet (Catchpole, 1980)

Akusztikus „pávafarok” --->

Szexuális szelekció

Szexuális (ivari) szelekció fajtái:

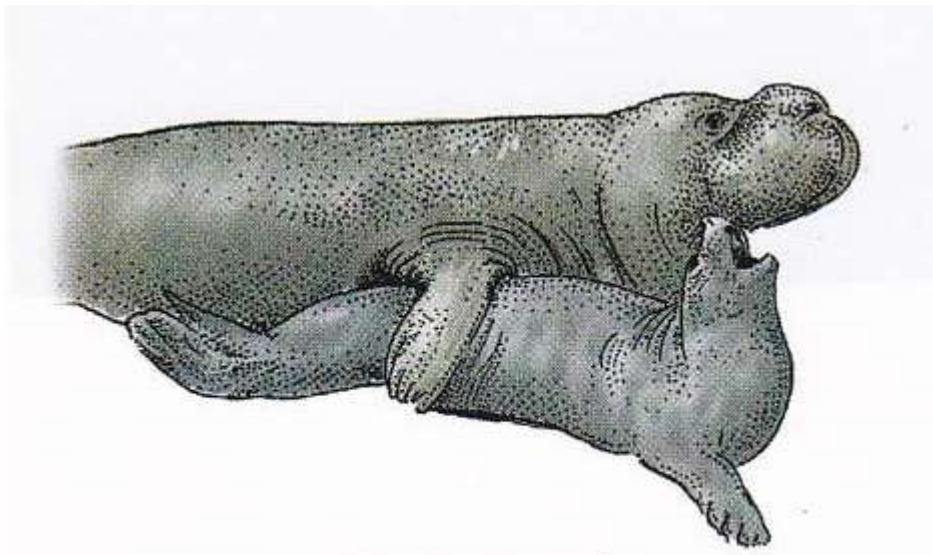
- intraszexuális szelekció (hím-hím versengés)
- interszexuális szelekció (hölgyválasz)
- alternatív stratégiák (spermakompetíció)



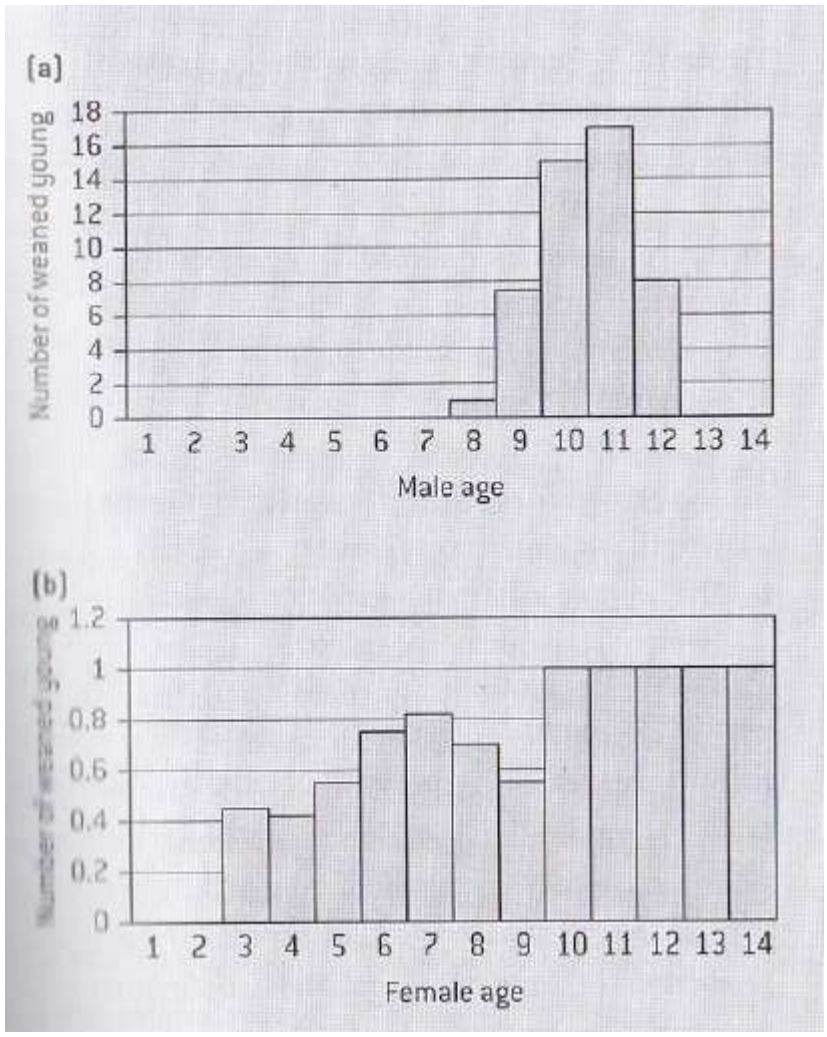
A legnagyobb testű elefántfóka hímeknek van esélye háremet tartani (8 hím termékenyítette meg egy partszakasz összes (348 nőstényét).

Csak a ~ 8 éves vagy idősebb hímeknek van utóda.

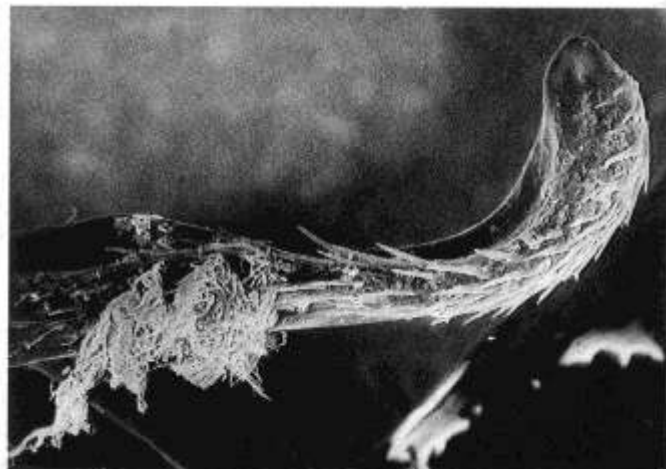
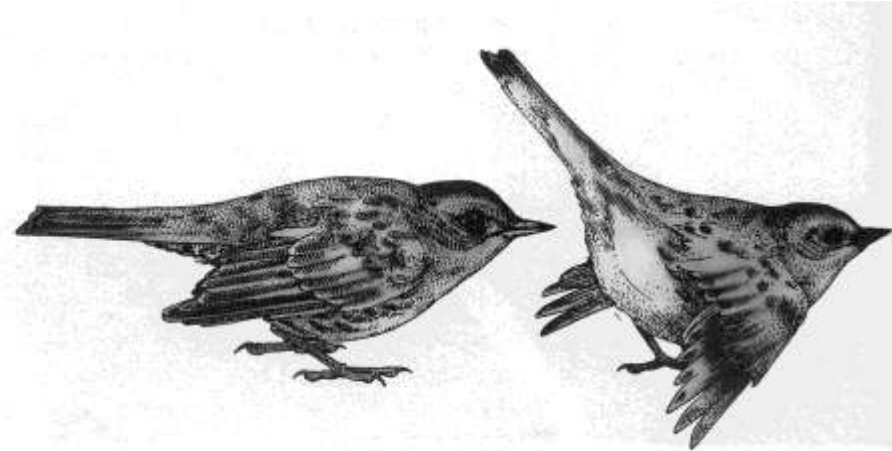
Az elefántfóka utódok száma a hímek (male) és nőstények (female) kora függvényében



Elephant seal



Spermium kompetíció



Szexuális szelekció

Szexuális (ivari) szelekció fajtái:

- intraszexuális szelekció (hím-hím versengés)
- interszexuális szelekció (hölgyválasz)
- alternatív stratégiák (pl. spermakompetíció)

Szexuális szelekció erőssége függ:

- Szülői ráfordításban különbség két ivar között
 - Egy időpontban szaporodó hímek és nőstények aránya (hatékony ivararány, operational sex ratio, OSR)
- **Monogám fajoknál gyengébb (~egyforma a hím és nőstény)**
- **Poligám fajoknál erősebb ivari szelekció (kialakul az ivari dimorfizmus)**

7. Párási rendszerek és utódgondozás

Trivers (1972) definíciója szerint a szülői befektetés olyan szülői viselkedés, amely növeli az utód túlélési kilátásait, és csökkenti a szülő más utódokra fordítható befektetéseit.

Utódgondozási rendszerek

- biparentális
- uniparentális
 - hím
 - nőstény

Párási rendszerek

- monogámia (rövid vagy hosszú távú, igazi monogámia...)
- poligínia
- poliandria
- Promiszkuitás (poligámia)

Fitnesz maximalizálása

- Hím: sok nőténnyel párosodik, a nőtények gondozzák az utódokat
- Nőtény: párosodás után otthagyja a hímet, hogy az gondozzon, mialatt ő új petéket termel

→ Konfliktus

- Hogy oldják meg ezt a konfliktust?
 1. Különböző állatcsoportoknál különböző életmenet és fiziológiai kényszerek
 2. Ökológiai faktorok

Video: Madarak élete DVD3, albatrosz, szalagos kolibri, szövőmadarak

Proximális kényszerek az utódgondozásban

- Három rendszertani csoport (gerinces osztály) összehasonlítása
 - MADARAK
 - EMLŐSÖK
 - HALAK

*Az ivadékgondozó viselkedés és a párzásrendszer gyakoribb típusai három gerinces osztályban**

Osztály	Ivadékgondozás	Párzásrendszer
Madarak	mindkét ivar	monogámia
Emlősök	csak a nőstény	poligámia
Halak	csak a hímek	poligámia (promiszkuitás)

Madarak

- szaporodási sikert az utódoknak vitt táplálék mennyisége korlátozza
- ahol tehát az utódgondozás fontos, két szülő akár kétszer annyi utódot fel tud nevelni

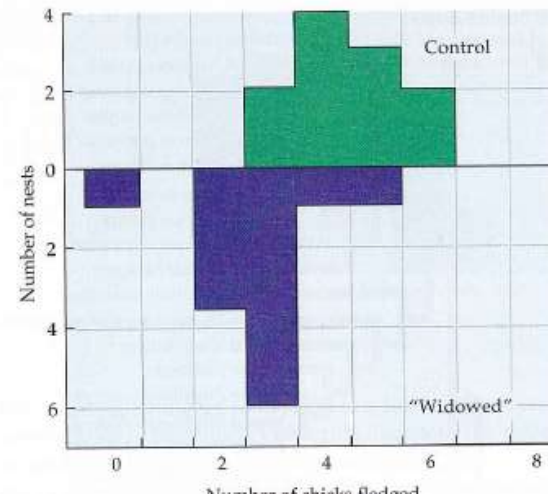
monogámia – biparentális gondozás

- főleg rovarevőknél, ragadozóknál
- párhűség (új vs. régi párok sikere)

8 Paternal assistance is valuable in the monogamous snow bunting. Control females often reared four or more offspring with the help of their male partners, whereas few females that had been experimentally "widowed" by removal of the male partner were able to fledge more than three chicks. After Lyon et al. [736].



Snow bunting



Madarak

- ha az etetési kényszer kisebb

poligínia – egyszülős tojó gondozás

- főleg gyümölcssevőnél, magevőnél [pl. fácán, szövőmadár, paradicsommadár]
- madarak 10%-ára jellemző
- Miért a hím hagyja ott a tojót?
 - első adódó alkalom
 - hím többet nyer
 - Apaság bizonytalansága

Emlősök

poligínia – egyszülős nőstény gondozás

- filogenetikai predispozíció:
 - terhesség
 - szoptatás

Halak

- általában nincs ivadékgondozás
- ahol van, ott uniparentális gondozás (75 %)
- Miért? Általában egyszerű feladat (pl. őrzés, legyezés)
- melyik szülő gondoz?
 - Belső megtermékenyítés: általában nőstény gondozás (86%)
 - Külső megtermékenyítés: általában hím gondozás (70%)
 - Miért??

Azon esontoshal-családok száma, amelyeken belül néhány vagy az összes faj esetében a hím, a nőstény vagy mindkét ivar együttesen ivadékgondozó (Maynard Smith szerint; az adatok Breder—Rosen, 1966 munkájából származnak)

	Hím	Nőstény	Mindkettő
	ivadékgondozó		
Külső megtermékenyítés	28	6	8
Belső megtermékenyülés	2	10	0



2. Paternal care in two fishes. (left) Male cichlid feeds and warms the eggs laid in the nests they build. (right) male is showing water through his nest at the base of the aquatic plant to provide added oxygen for the eggs within. (right) The male (orange) jawfish (orange) has mated's eggs in his mouth. Photographs by left: David Thompson and right: Roger Steene.

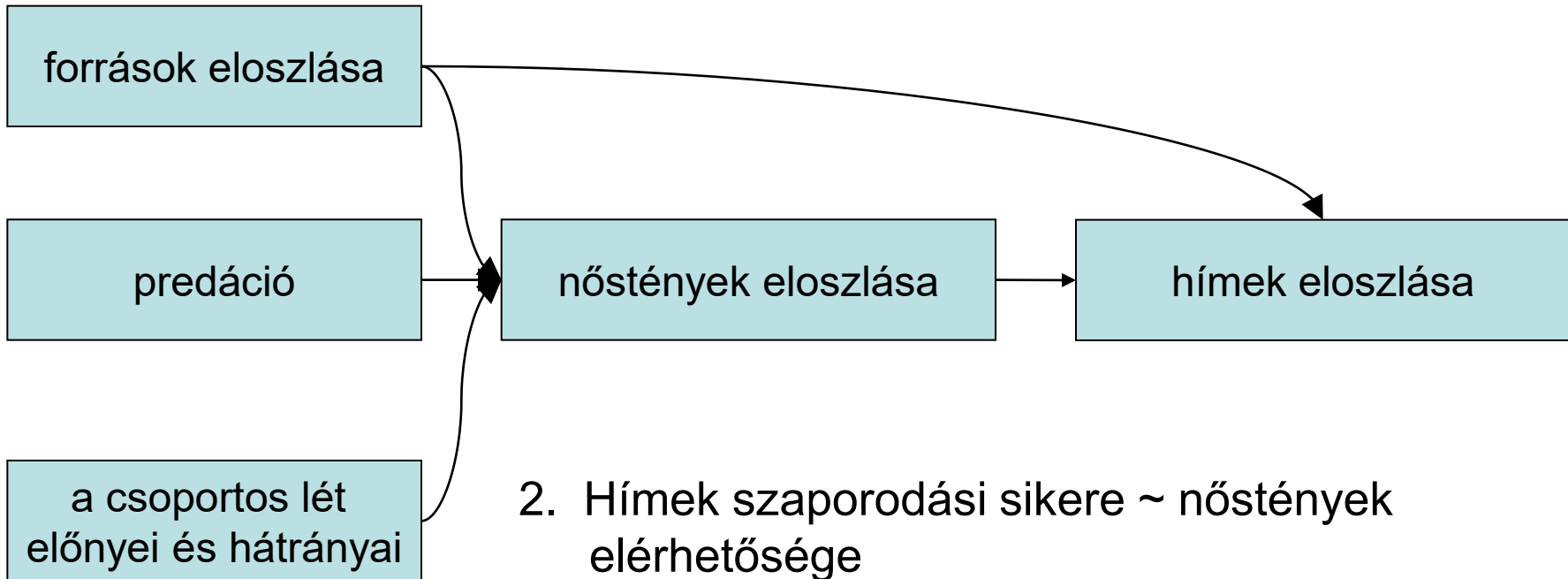
Halak utódgondozási rendszere – Hipotézisek

- 1. hipotézis: Apasági bizonyosság
 - önmagában nem elég: a dezertálással többet is kell nyerni!
- 2. hipotézis: Gaméta kibocsátás sorrendje
 - első adódó alkalom
 - jó ötlet, de sok ellenérv:
 - gyakori az együttes gaméta kibocsátás (mégis 36/46-nál a hím gondoz)
 - hím habfészket épít, és a nőtény előtt bocsátja ki a spermát, mégis ő gondoz
- 3. hipotézis: Asszociáció az embrióval
 - belső megtermékenyítésnél nősténnyel szorosabb asszociáció (gyakori az elevenszülés is)
 - külső megtermékenyítésnél a párzás gyakran a hím territóriumán
 - legerősebb prediktora a tapasztalt mintázatnak

Utódgondozási rendszerek evolúciója

- Kezdetben nincs utódgondozás
- A párzási rendszer kialakulása kétlépcsős folyamat:

1. Nőstények szaporodási sikere ~ források elérhetősége



Utódgondozási rendszerek evolúciója

- Eloszlás szerepe

