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.

Alcock, J. (2001) Animal Behavior.

Krebs JR. és Davies NB. 2012 Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach.4th Edition

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

Viselkedésökológia vizsga témakörei 2026

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. Párzási 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., Liker, 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 előbbit)

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 (fitneszét/rátermettségét) 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 másolódó, 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 „replikátorok” társulhatnak és 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.

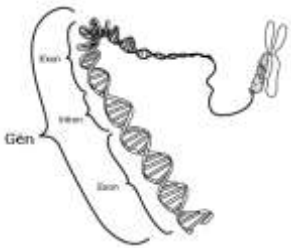
Most óriási kolóniákban nyüzsögnek, gigantikus, zörömbölő robotok biztonságos belsejében, elzárva a külvilágtól, mellyel tekervényesen közvetett utakon érintkeznek, s melyet távvezérléssel manipulálnak.

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”

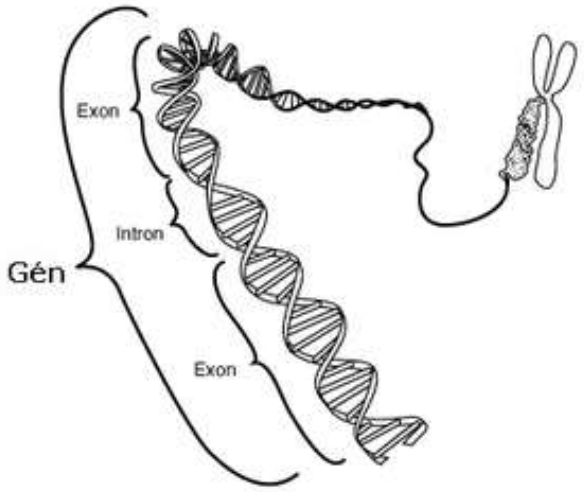
Richard Dawkins, Önző Gén



Gének és viselkedés

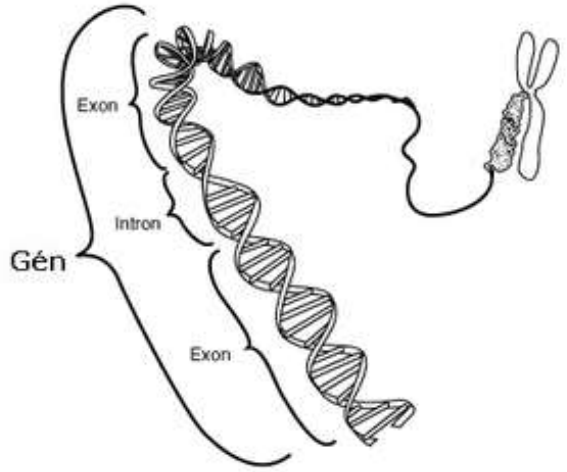
- Az egyedek olyan mulandó képződmények „túlélőgépek”, amelyek az őket felépítő gének és környezet közötti kölcsönhatás eredményei.
  - Az ivaros szaporodás révén (meiózis, rekombináció) az egyed utódainak génállománya eltérőek.
- Az egyedet „felépítő” gének potenciálisan hallhatatlanok lehetnek, mert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

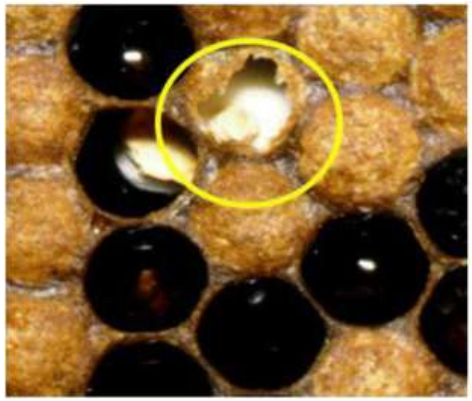


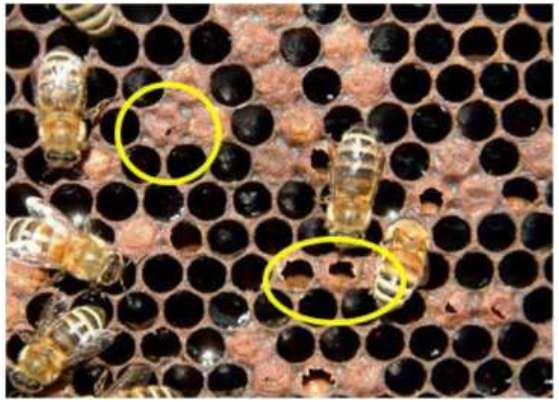
Gének és viselkedés

- 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 a 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)

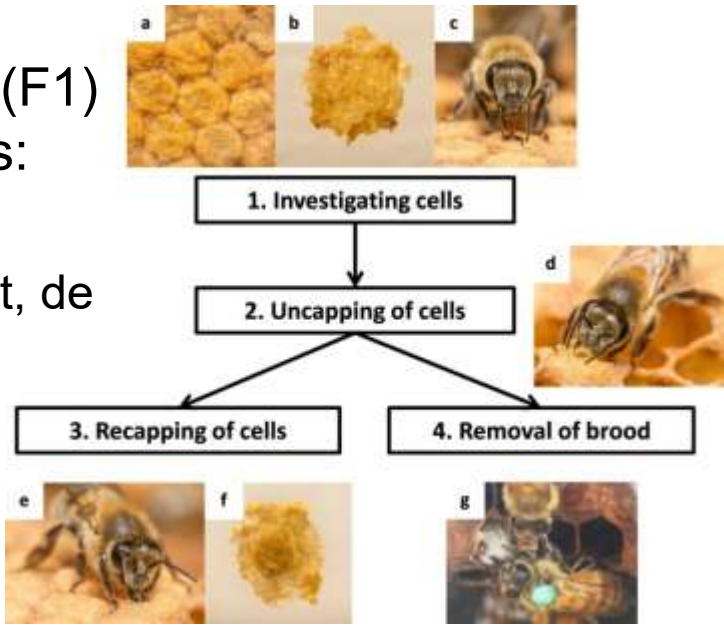




Gének és viselkedés

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 beteglárvát és felnyitja a méhsejtet, de nem veszi ki
  - Nem csinál semmit sem

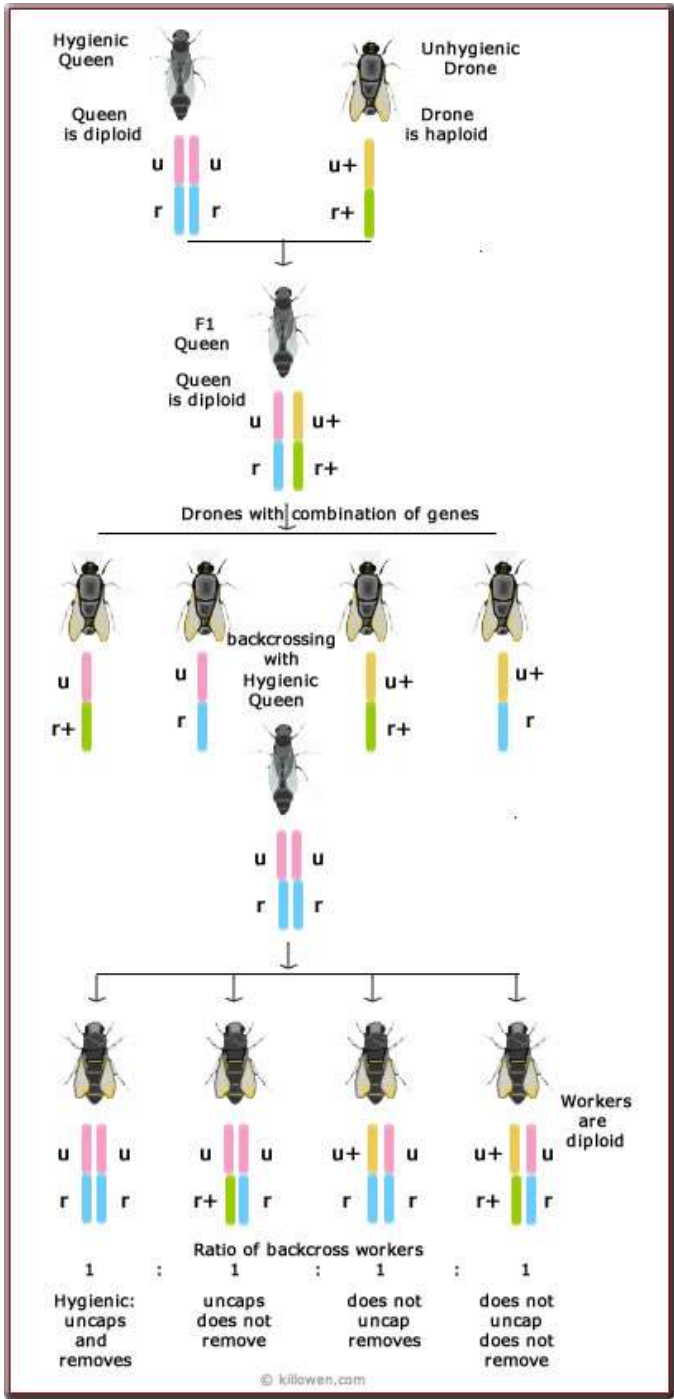


Gének és viselkedés

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 gének együttműködhetnek



Gének és viselkedés

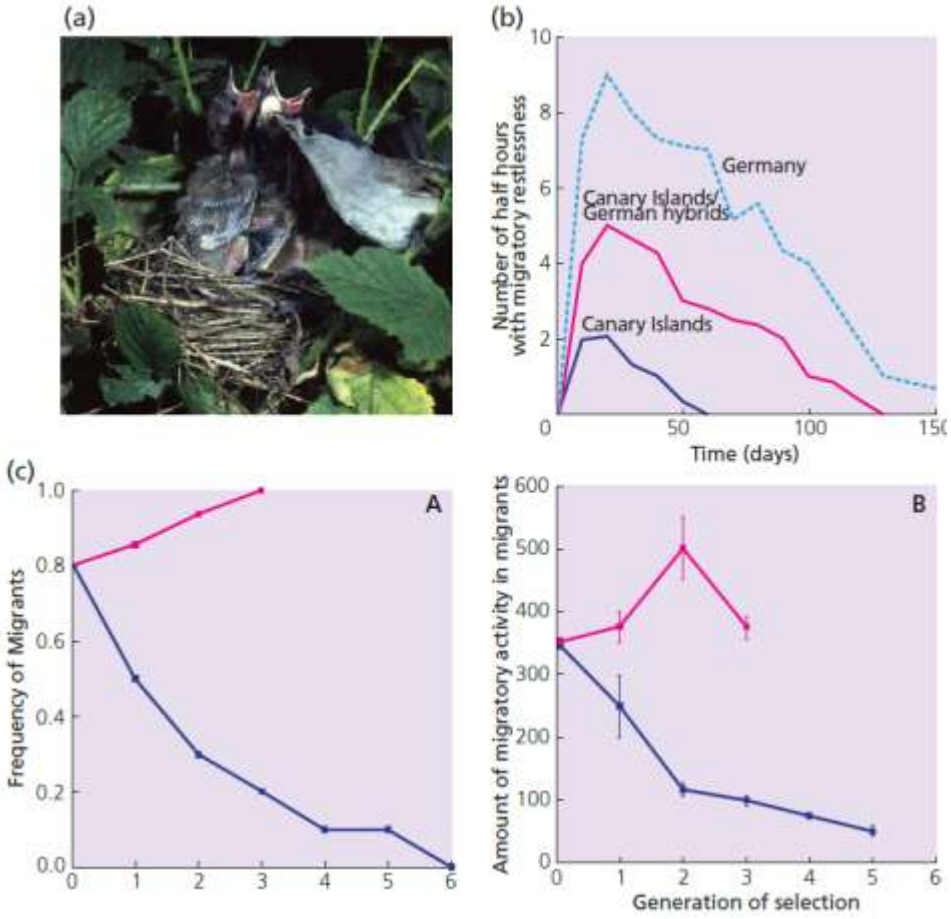
Barátposzáta vonulási magatartása

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.

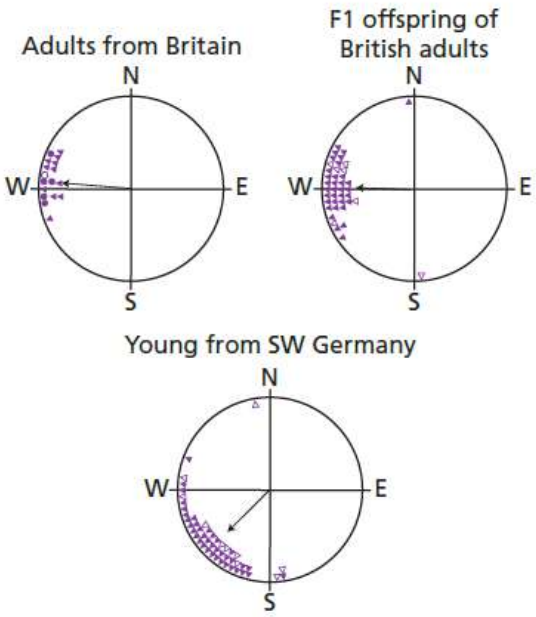
Amikor ezeket a populációkat madárházakban keresztezték, az utódaik közepes mértékű vándorlási nyugtalanságot mutattak, ami genetikai irányítottságra utal.



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 fitnesz (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 fitnesze tehát egyenlő az egyed génjeinek arányával a következő generációk összes génjéhez képest.

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

Ha egy tulajdonság magas fitneszt eredményez->terjed,

ha alacsony fitneszt eredményez- >ritkul, eltűnik



1. ábra Életmenet-jellemzők közti csereviszony ábrázolása.

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

Mit jelent a viselkedés adaptív értéke?

- Bármi ami az egyedet fajtársaihoz képest előnyhöz juttatja

Mi a viselkedés?

- A viselkedés lehet bármely, az *egyedhez* köthető jelleg
  - szarvasbőgés
  - szentjánosbogarak villogása
  - dominancia rang
  - széncinege begysáv mérete
  - immunválasz
  - territórium méret
  - ....

Viselkedésökológia határtudományai

Fiziológia, Élettan

Etológia

Ökológia

Viselkedésökológia

Evolúciós pszichológia

Populációgenetika

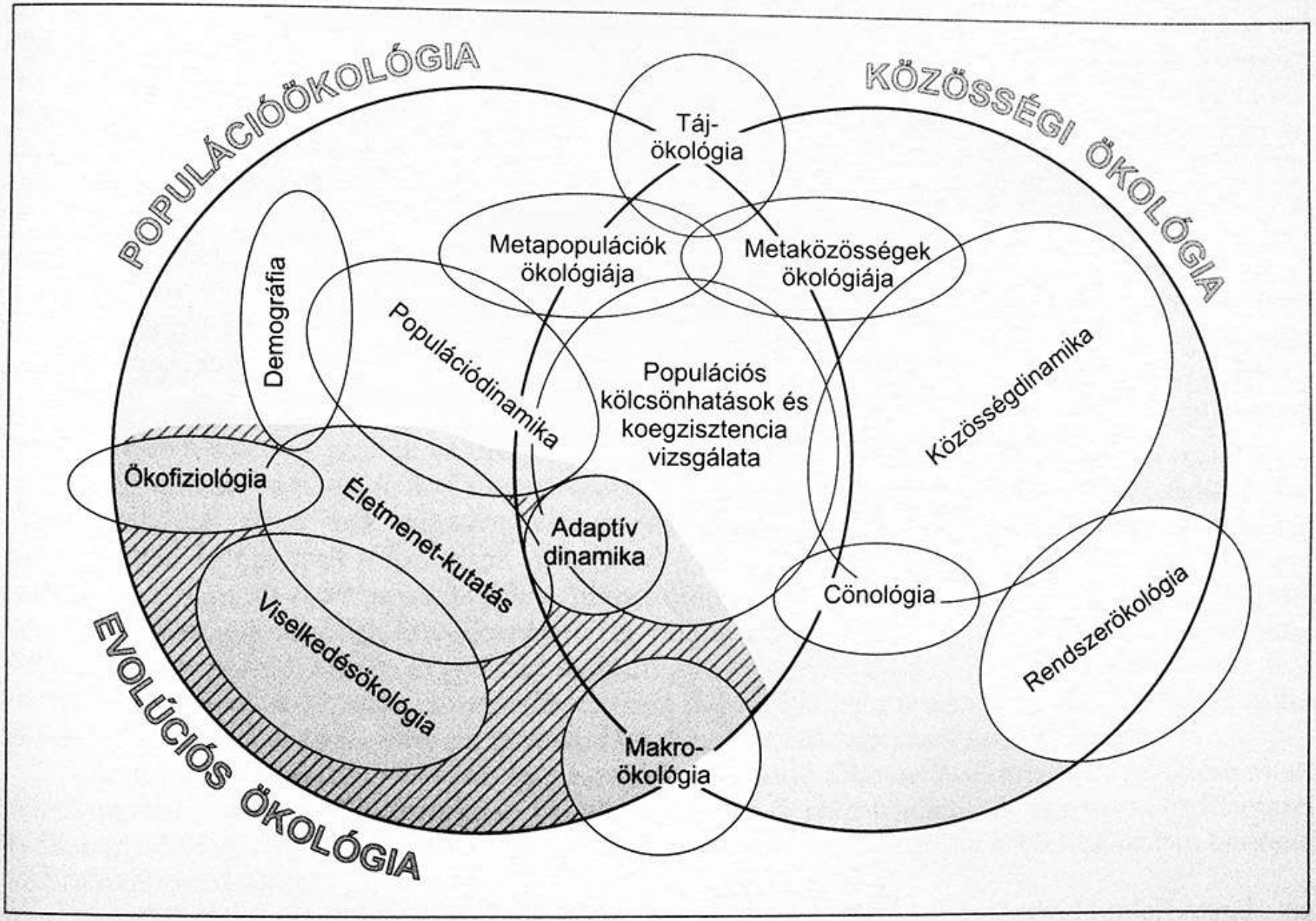
Rendszertan

Biogeográfia

Evolúcióbiológia

Pszichológia

Genetika

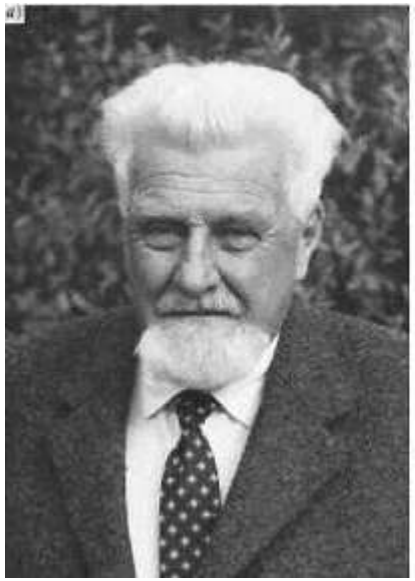


Az ökológiai kutatások főbb területei. Az ábra nem törekszik teljességre.

Pásztor E., Obornyi B. 2007. Ökológia

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

Példa: 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 kalóriadús

  Melyik 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

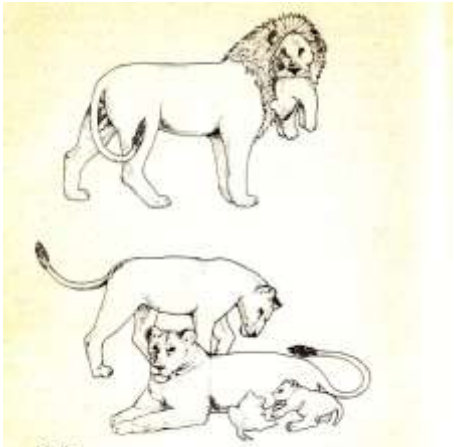
1-6 hím: általában rokonok, 2-3 évig uralnak egy falkát



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 fogamzóképessé, szinkronizáltan tüzelnek

Példa: Serengeti NP (Tanzánia) oroszlánjai



1.1. ábra
Saját hasznot és altruizmust az oroszlánlakóhelyen. *Fent:* ha egy új hím a falka vezérnőstényének lesz, akkor megöli azokat a fiatalokat, amelyek előbbjétől származnak. *Alul:* egy nőstény a sajátja mellett a testvérnőstény kölykét is szoptatja

1.1. táblázat

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

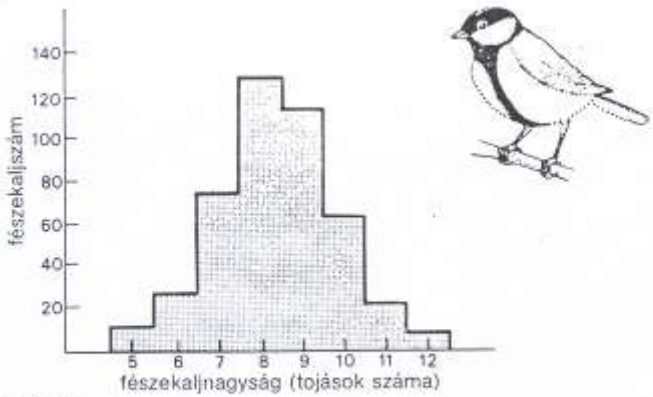
Megfigyelés	Okozati magyarázat	Funkcionális magyarázat
1. A nőstények esetében a szaporodási ciklusok szinkronizálódhatnak	kémiai szignálok (?)	*a)* a fiatalok nagyobb túlélési esélye *b)* a hím utódok nagyobb túlélési esélye, amikor azok elhagyják a falkát
2. Szaporodási időszakban egy nőstény sorozatosan (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 konkurálhatnának

Kialakulhat a viselkedés azért, mert a csoport számára előnyös?

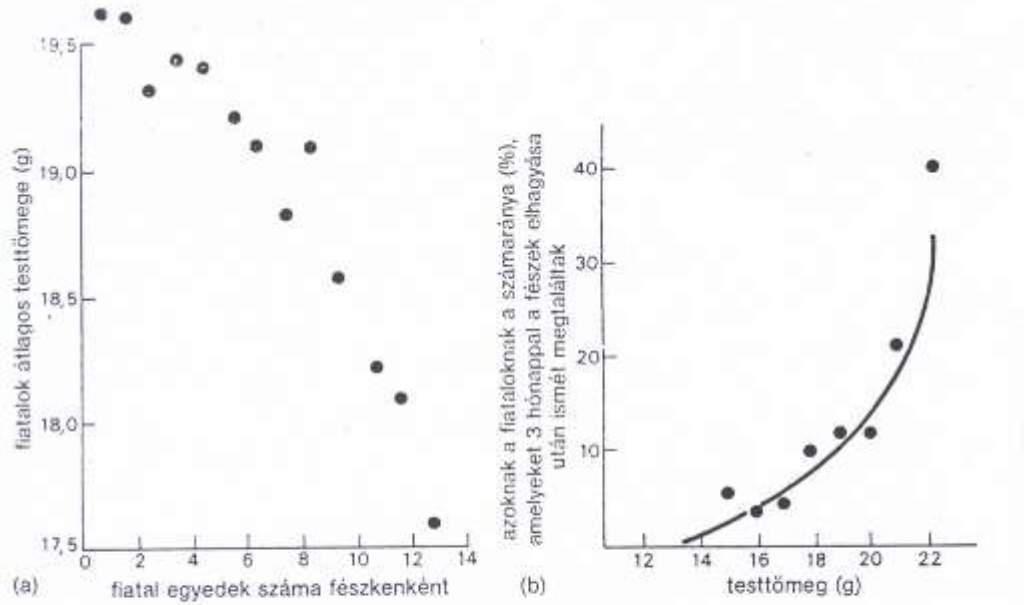
- ne fogyasszák el készleteket
- csökkentik a szaporodási rátát, hogy ne legyen túlszaporodás

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

Miért nem rak minden cinege 12 tojást?

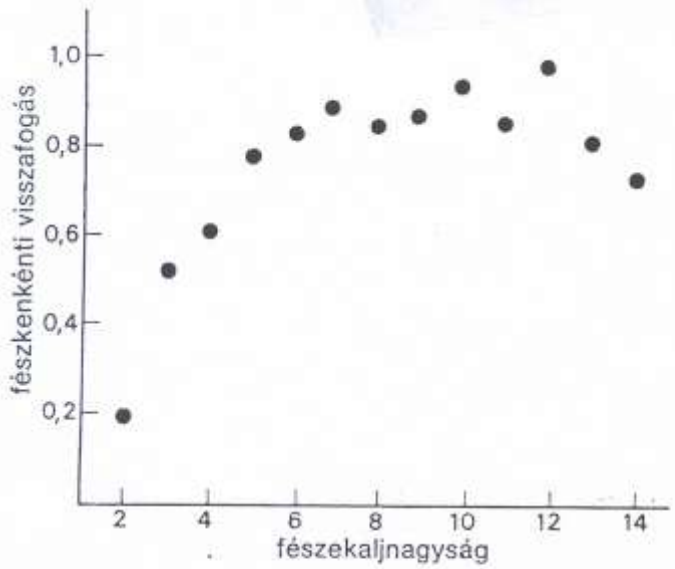


1.2. ábra
Különböző tojásszámú fészekaljak gyakorisági eloszlása egy Oxford környéki erdő széncinegéin végzett vizsgálat adatai alapján. Egy fészekben átlagosan 8—9 tojást találtak (Perrins, 1965)

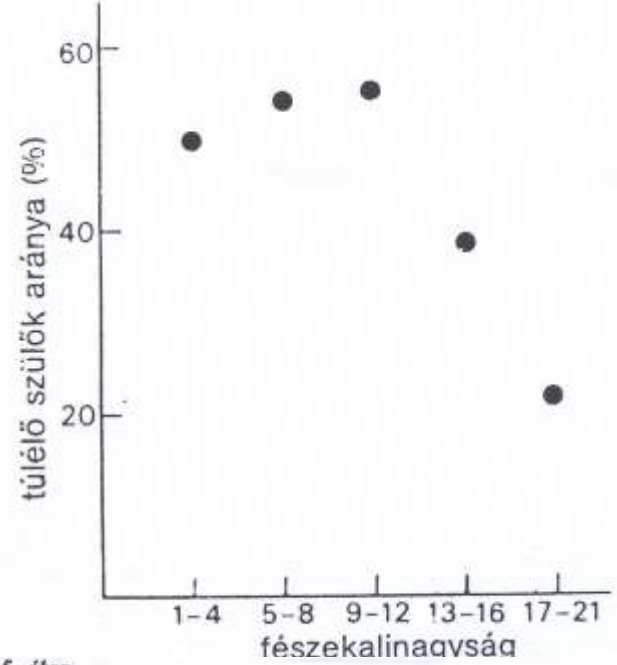


1.3. ábra
a) Nagyobb fészekaljban a fiatal madarak testtömege az önállóvá váláskor kisebb, mert a szülők nem tudják őket optimálisan ellátni táplálékkal; *b)* egy fiatal madár fészek elhagyásakor mért testtömege megszabja a túlélés esélyeit: a nagyobb testtömegű egyed nagyobb valószínűséggel marad életben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

nagyobb fészekaljban a fiókák túlélése rosszabb



1.4. ábra
A fiatal madarak fészkenkénti számának kísérletes megváltoztatásából kitűnt, hogy a széncinegepár számára optimális fészekaljnagyság 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!

Különböző fajok összehasonlítása
Társas szerveződés a főemlősök körében

Vannak magányos rovarevők, 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 orángután magányosan él, a gibbon párokban és kis családi egységekben él, míg a csimpánzok akár 50 fős csoportokban is élhetnek.

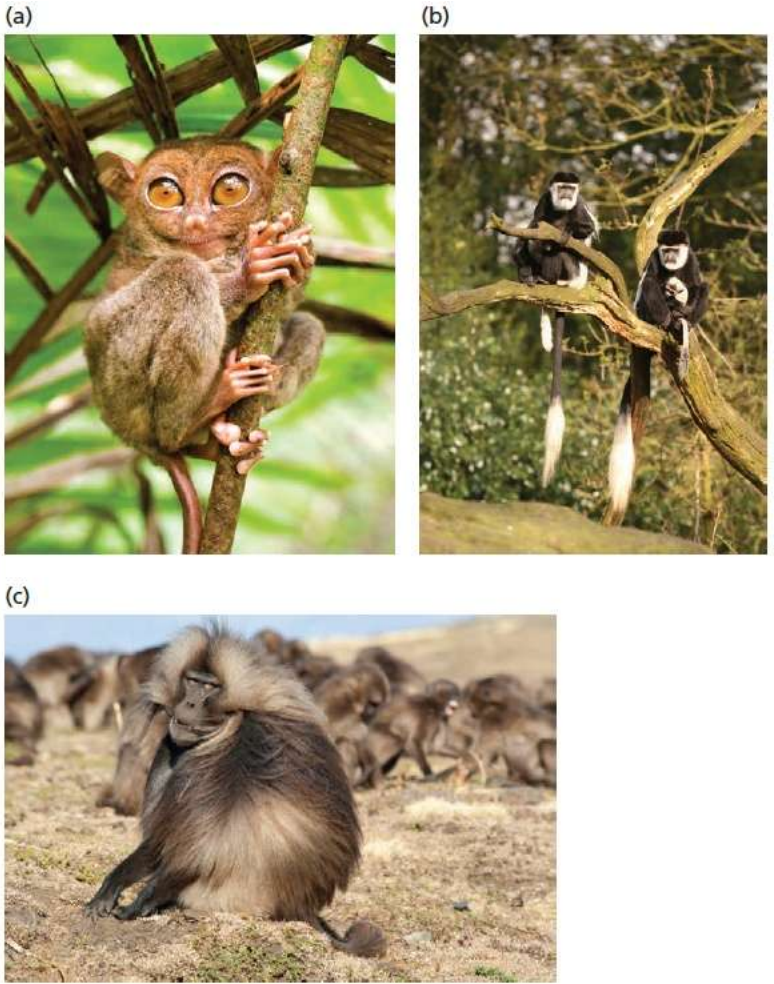


Fig. 2.4 Differences in social organization in primates. (a) A solitary insectivorous tarsier. Photo © iStockphoto.com/ Holger Mette. (b) A small group of black and white colobus monkeys, which eat leaves in the forest. Photo © iStockphoto.com/ Henk Bentlage. (c) A large group of gelada baboons, which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

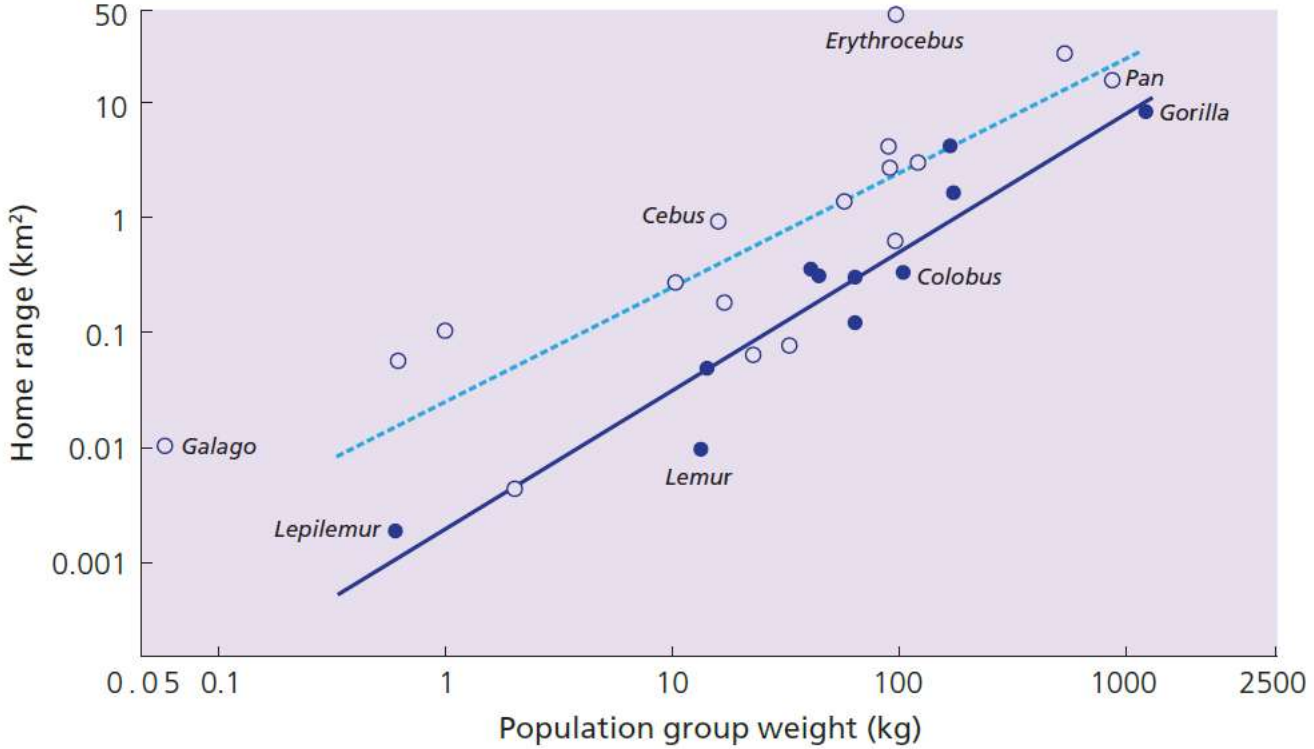


Fig. 2.5 Home range size plotted against the weight of the group that inhabits the home range for different genera of primates. The solid circles are folivores, through which there is a solid regression line. The open circles are specialist feeders (insectivores or frugivores) and the regression line 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

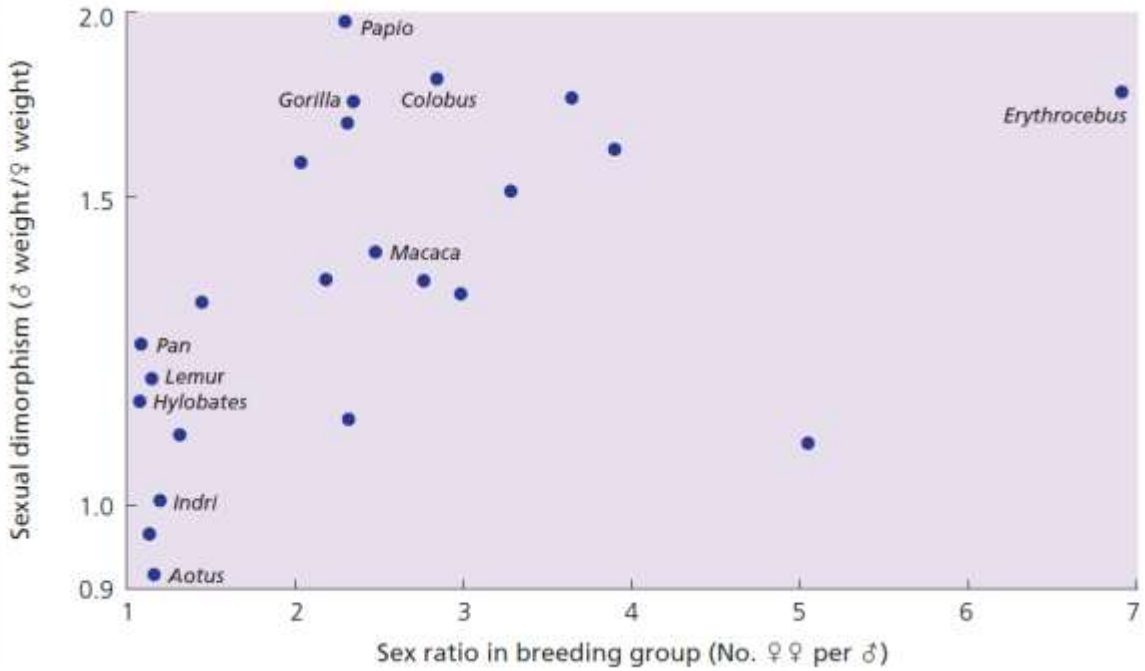


Fig. 2.6 The degree of sexual dimorphism increases with the number of females per male in the breeding group. Each point is a different genus, some of which are indicated by name. From Clutton-Brock and Harvey (1977).



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 a 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

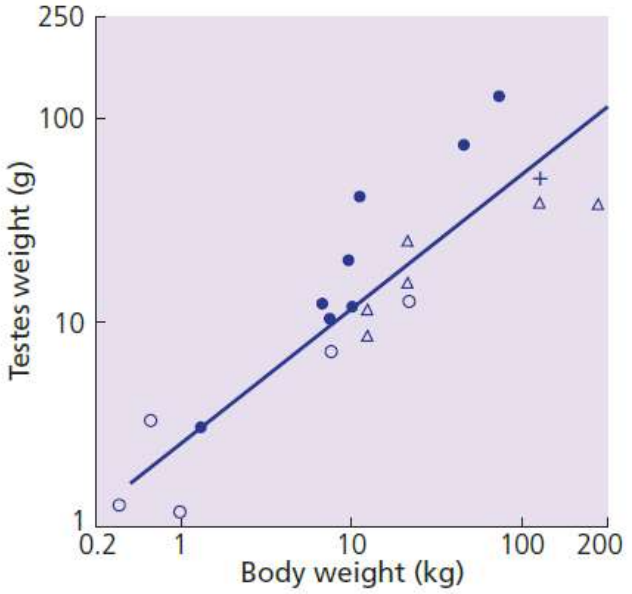


Fig. 2.7 Log combined testes weight (g) versus body weight (kg) for different primate genera. Solid circles are multimale breeding systems. Open circles are monogamous. Open triangles are single-male systems (one male with several females). The cross is our own species, *Homo*, for comparison. From Harcourt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

2. Gazdaságos döntések és az egyed

A költség és nyereség elve



Dankasirály:

<u>Fehér tojáshéj költsége</u>: ragadozót odavonzza

Azonban a fiókák kikelését követően nem viszi el azonnal a szülő madár a tojáshéjat???

<u>Türelem nyeresége</u>: szomszédok nem eszik meg frissen kike

A szomszéd nagyobb kockázatot jelent, mint a ragadozó.

Mit tesz a csigaforgató?



Magányos fészkelő, a nt

→ azonnal eltávolítja





<u>Optimalizációs mode</u>

Nettó nyereség = Bru

A költség és nyeresé 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 nettó = E táplálék – E keresés – E 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 csigaház összetörjön. *b)* A teljes függőleges repülési útszakasz, amit a madárnak a csigaház feltöréséhez meg kell tennie (leejtések száma × 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.

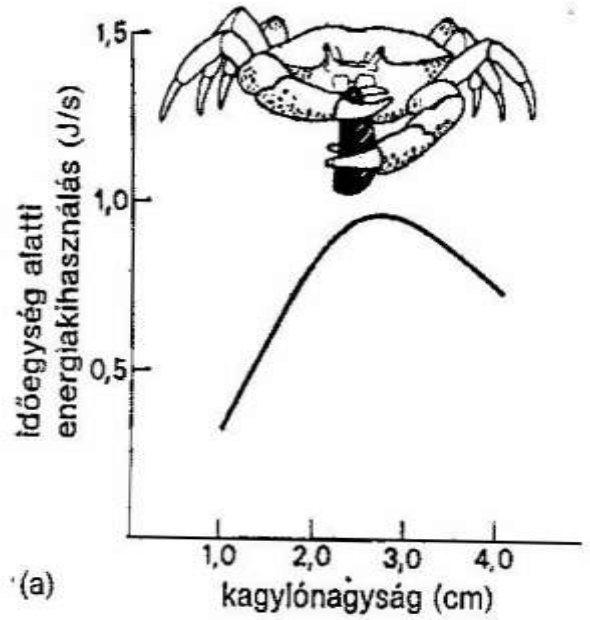
Táplálék energiája mellett a megszerzéséhez szükséges idő is számít

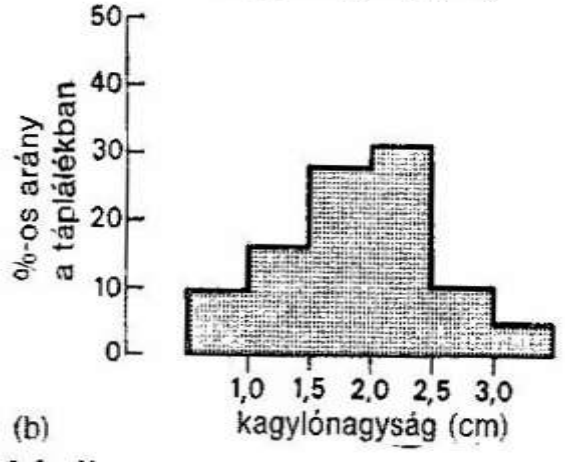
Parti tarisznyarák – kagyló

Nagy vagy kis zsákmány?



→ időegység alatti energianyereség





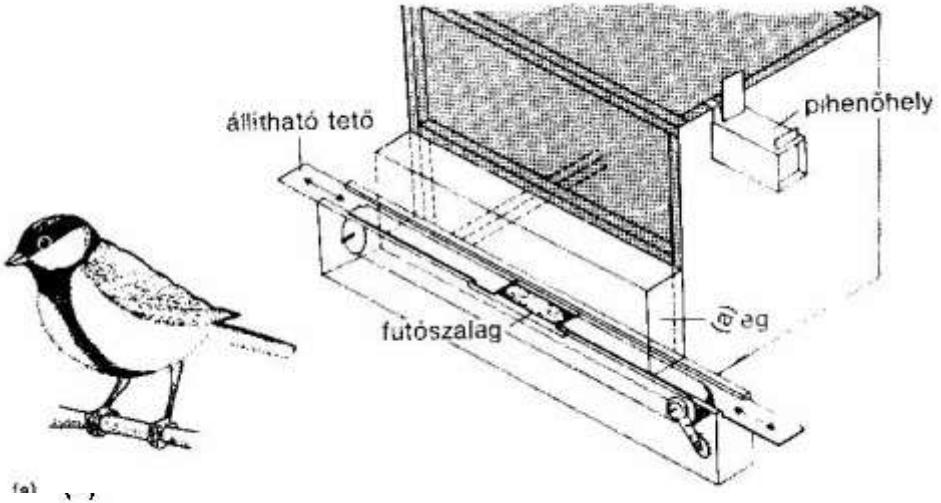
3.2. ábra

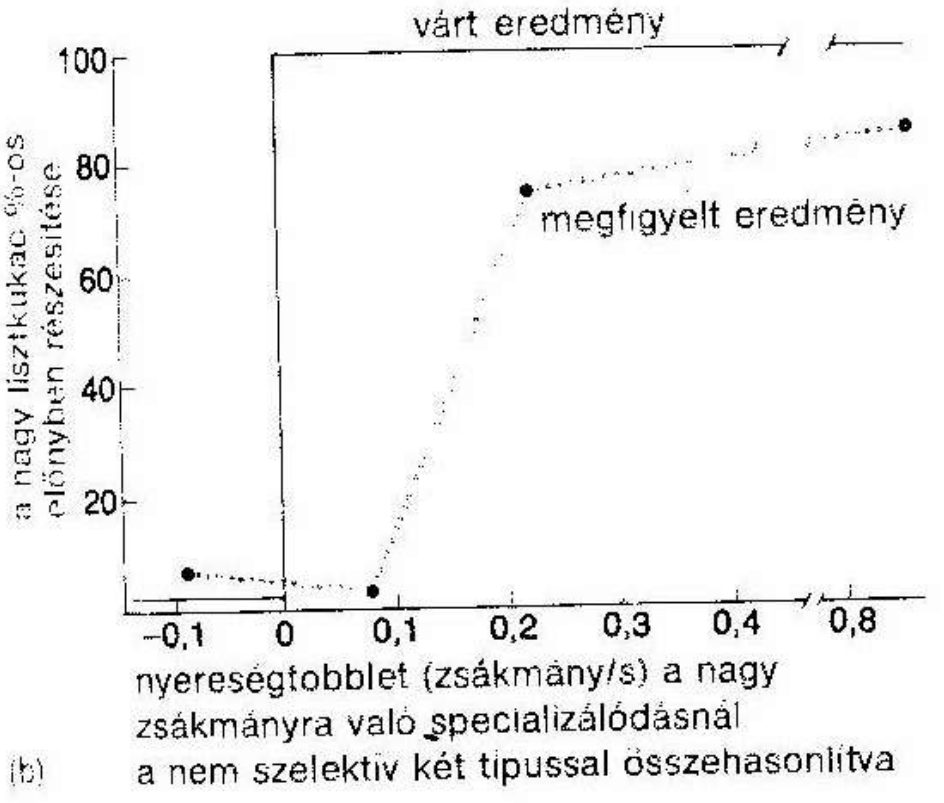
A *Carcinus maenas* (parti tarisznyarák) előnyben részesíti azt a kagylónagyságot, ami időegységre számítva a legtöbb energianyereséget adja. *a)* Az időegységre eső energianyereség görbéje; a rák a különböző nagyságú kagylók felnyitásánál erre törekszik. *b)* A hisztogram az akváriumban tartott rákok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

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-i láthatók a szállítószalag állítható fedőlapjai közötti résen áthaladva és a madár nak e rövid idő alatt kell választania. Amikor egy lárvát felcsíp, akkor a szalagon levő következőket továbbengedi, mert a bekapott zsákmány lenyelésével van elfoglalva. *b)* Egy példa a kapott eredmények közül: a nagyméretű lárvák 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 mtsai, 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. inkább 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)

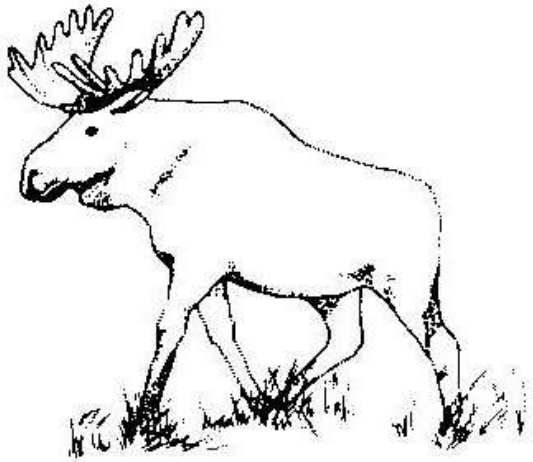
Kényszerfeltételek

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 éheztetésnél (1 óra) a rendszerest választotta

Hosszabb éheztetés (4 óra) esetén a szabálytalant választotta

***kockázat kerülő* és *kockázat vállaló* viselkedési formák**

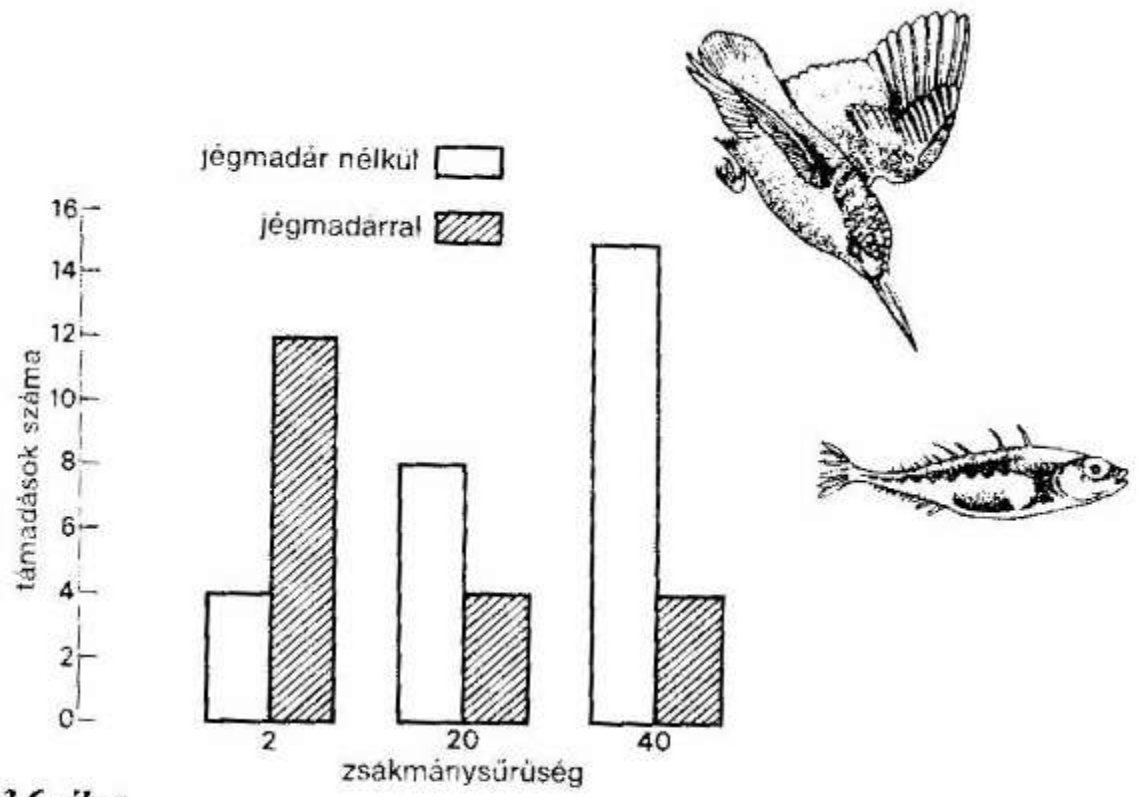


Predációs kockázat

Tüskés pikó – vízibolha

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

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 jégmadárutánzatot 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

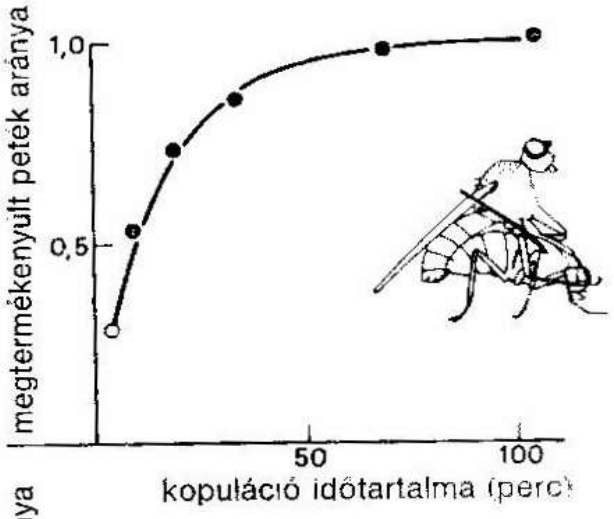
Hogyan dönt télen?

→ 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

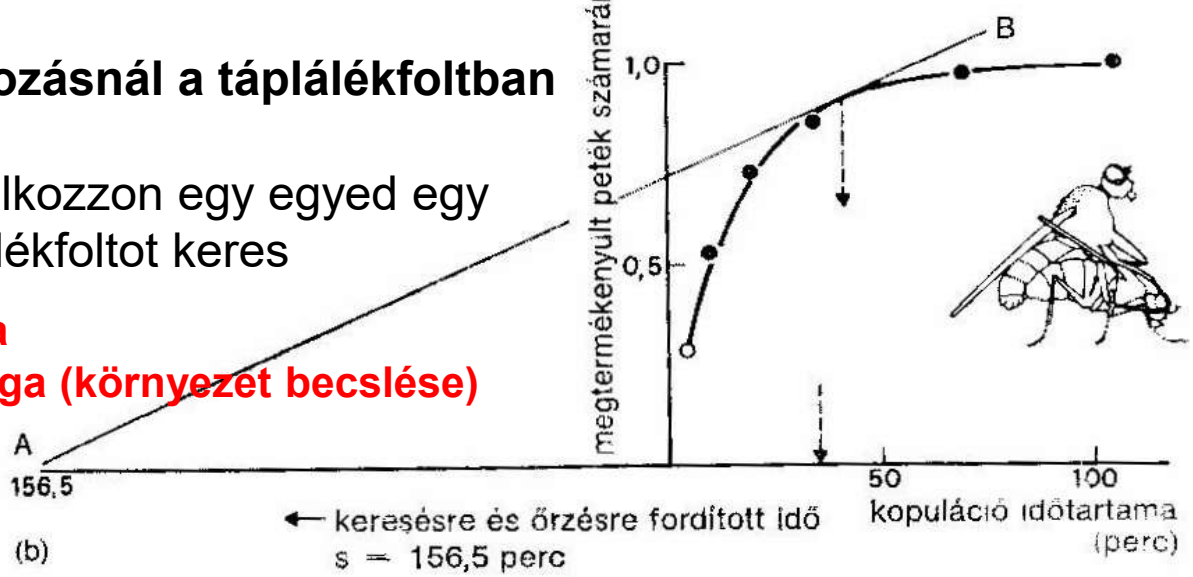
- túl sokáig párosodik: elmulasztja többi nősténnyel párosodás lehetőségét
- túl kevés ideig párosodik: kevés pete termékenyül meg



Hasonló modell: táplálkozásnál a táplálékfoltban maradás

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

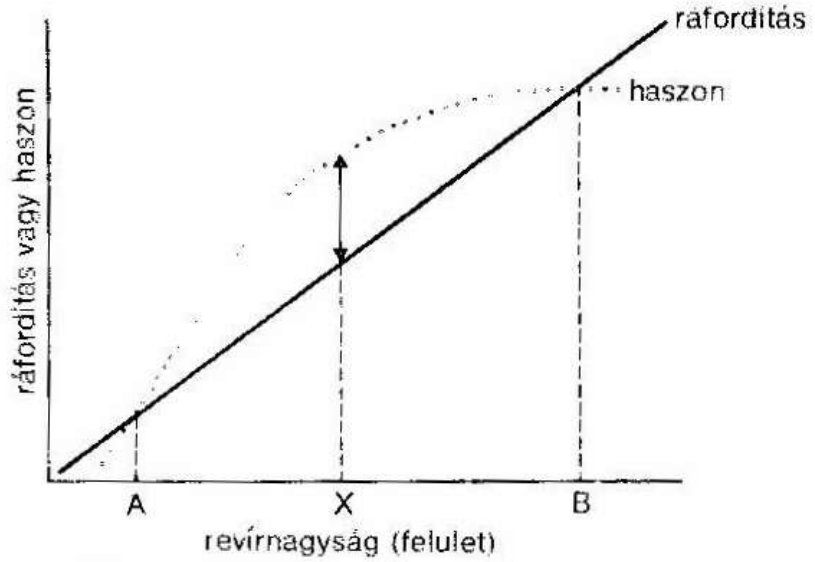
-meglévő folt bizonyossága
-jövőbeli folt bizonytalansága (környezet becslése)



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 — mindenesetre 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 (konkurensek) viselkedése (pl. agresszív, domináns egyedek jelenléte, lásd következő óra)

A stratégiai testtömeg-szabályozás

az apró énekesmadarak példája



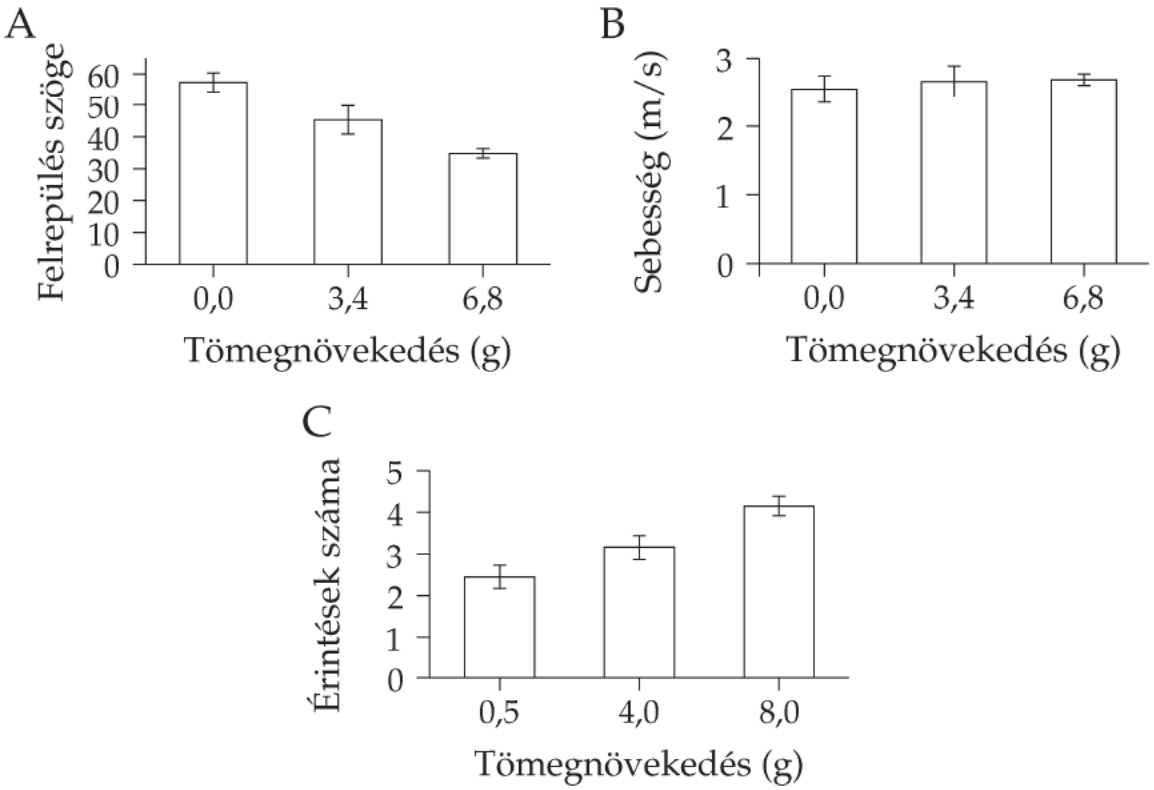
ÁLLAPOTFÜGGÕ DINAMIKUS MODELLEK

- 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 rendelkezzék az egyed?
- Probléma az, hogy a kövérség, vagyis a zsírtartalékok magas szintje, számos költséggel járhat (Witter és Cuthill 1993)

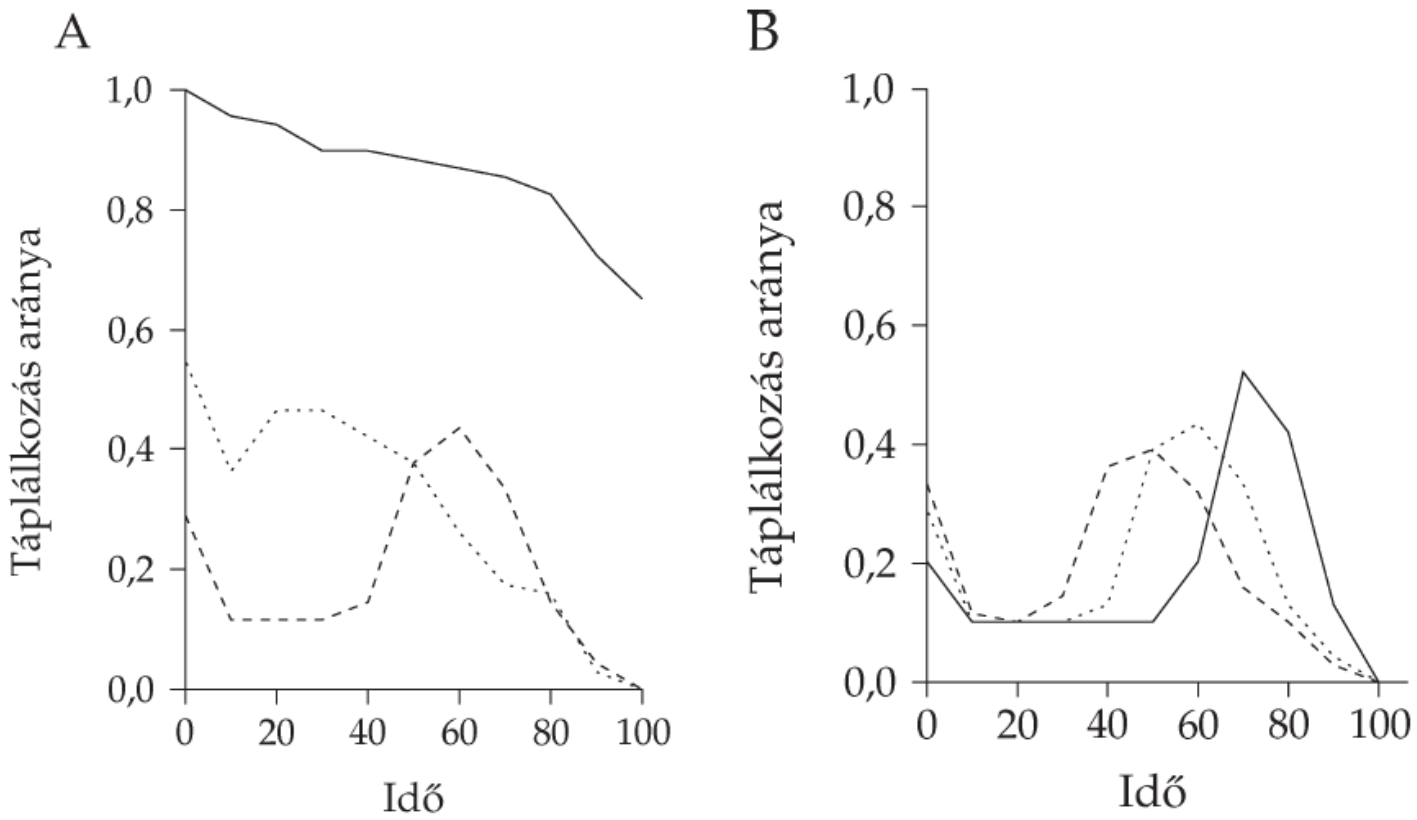


2. 4. ÁBRA > A tömegnövekedés hatása a seregélyek A) felrepülési szögére (fok), B) felrepülési sebességére és C) manőverezési képességére. A felrepülési szöget és sebességet megriasztott seregélyekről készített videofelvételek segítségével mérték, míg a manőverezési képességet egy felfüggesztett rudakból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

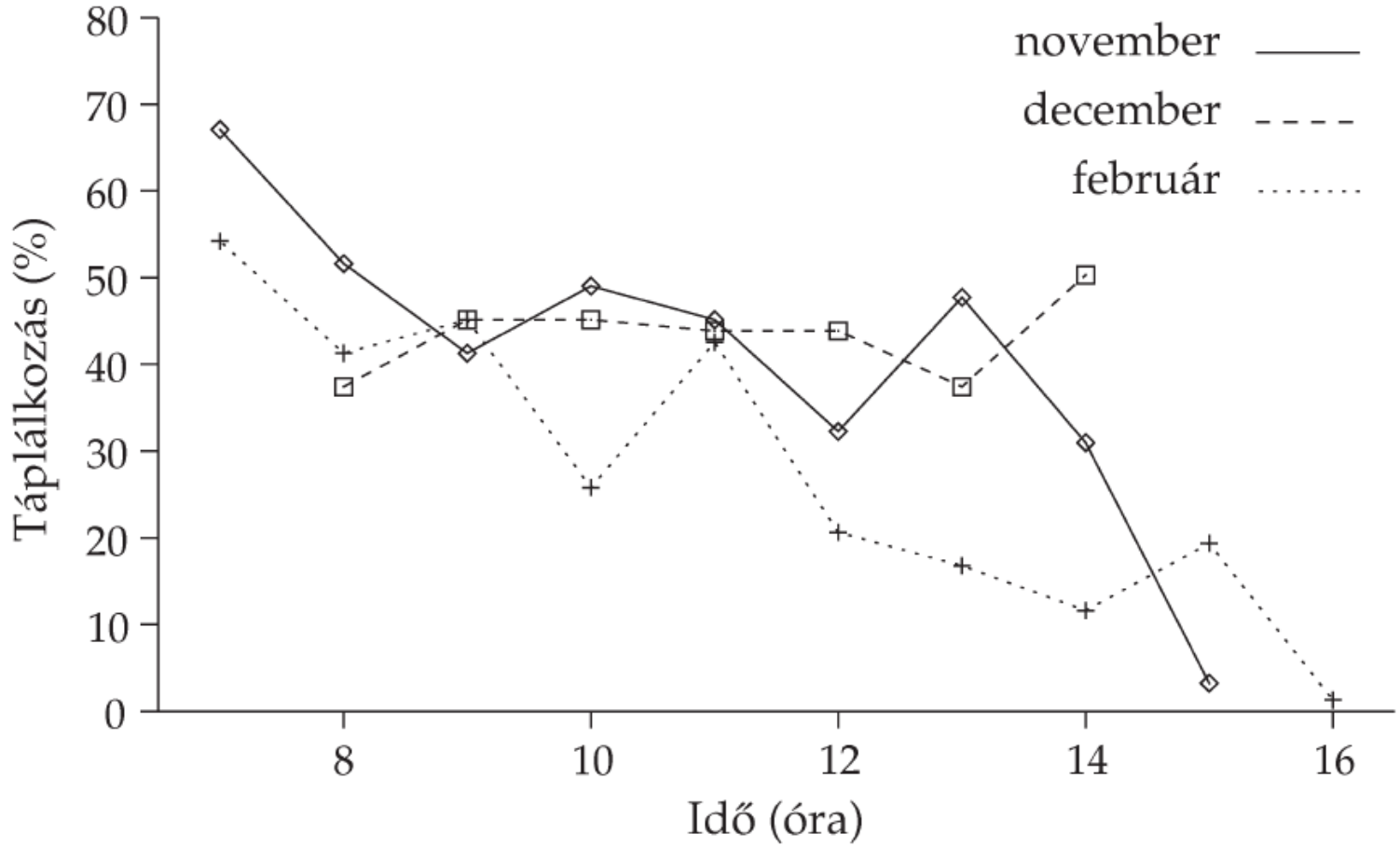
„Kis énekes madár télen” modell

- 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 rendelkezzék 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 táplálékmennyiséget 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

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), éltemód (**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 kevéssé szociálisak (kisebb átlagos csapatméret)

Igazolható a táplálkozási hatékonyság és a ragadozók elleni védekezés szerepének jelentősége

Csoport előnye ragadozókkal szemben

1. Megnövekedett éberség (csapattársak figyelése révén)

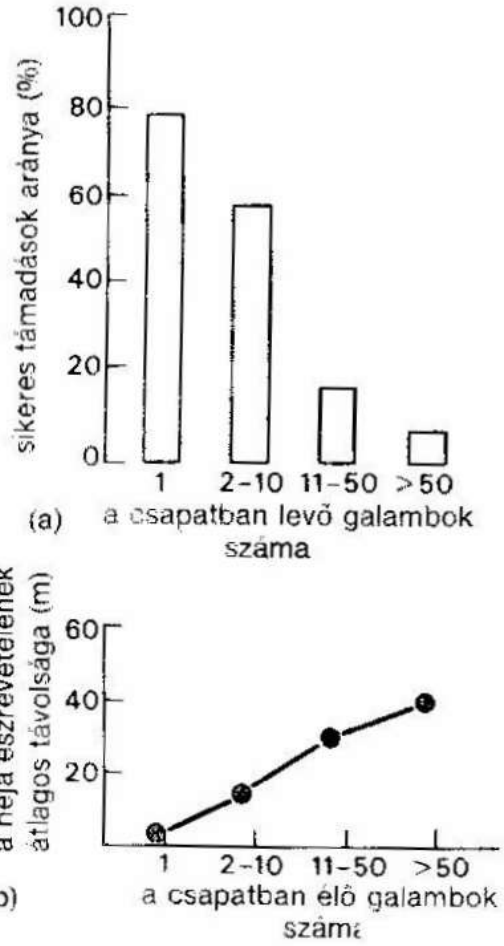
Ragadozók számára áldozat meglepetése döntő fontosságú → csoportot kevesebb támadás éri megnövekedett éberség miatt

Példa: galambok – héja

Kenward 1978

piroslábú cankók – karvaly

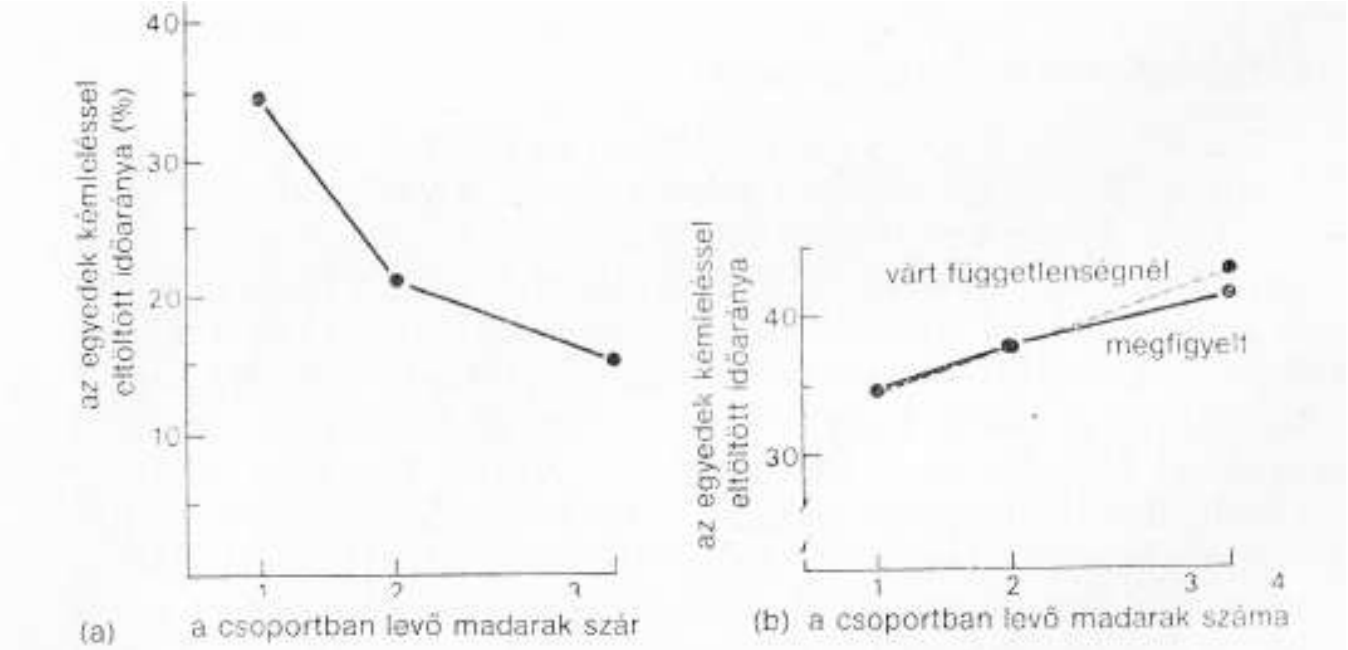
seregélyek – vándorsólyom





Csoport előnye ragadozókkal szemben

1. <u>Megnövekedett éberség</u> (csapattársak figyelése révén)



4.3. ábra

A csoport ébersége. *a)* A strucc — ha csapatban él — idejének kis részét tölti csak ragadozókra való figyeléssel. *b)* Az együttes éberség a csoport nagyságával kissé növekszik (kihúzott vonal), éspedig nagyjából úgy, mint ahogy ezt várnánk akkor, ha minden egyed egyedül, egymástól függetlenül figyelne (szaggatott vonal) (Bertram, 1980)

Csoport előnye ragadozókkal szemben

2. Felhígulási hatás (kockázat megoszlása 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 lárvaidőszak

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, bíbicek 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

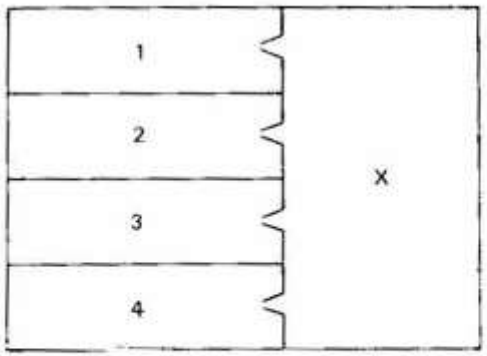
Fészkelő kolóniák, tömeges éjszakázóhelyek kialakulásának lehetséges magyarázata

Információ-centrum elmélet: követik azokat, akik táplálékforrást találtak

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

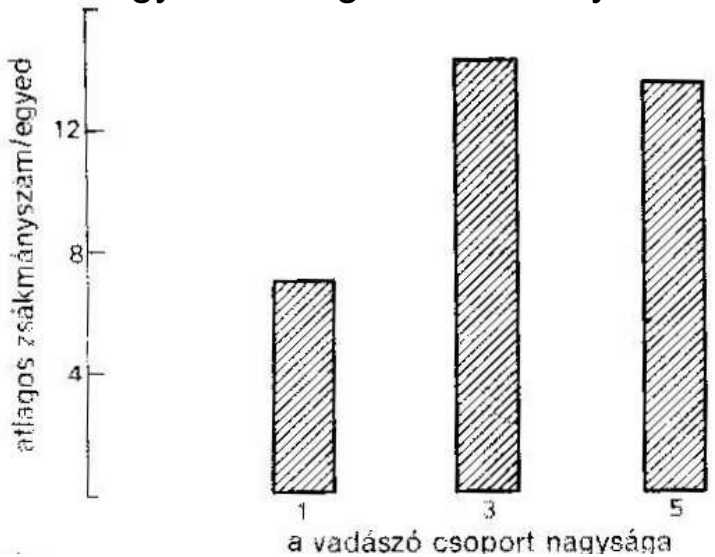
Csoport előnye táplálékkeresésben

2. <u>Vadászat során kooperáció</u>

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



tüskés makréla



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



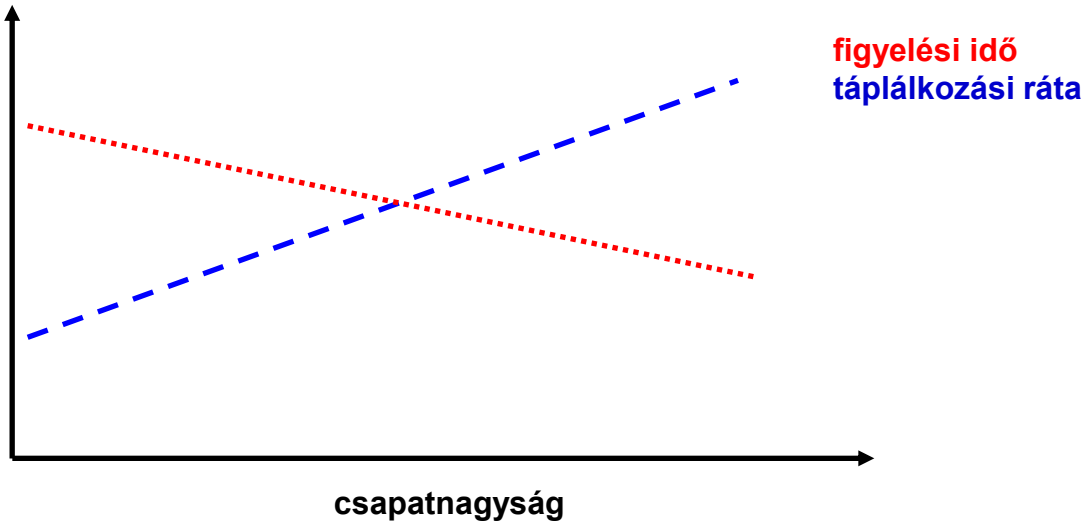
Csoport előnye: általános tendenciák

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





nappal:



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

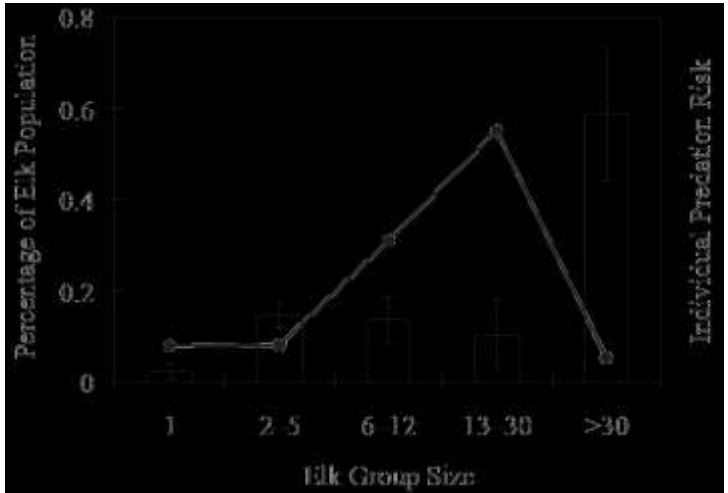
Hebblewhite & Pletscher 2002. *Canadian Journal of Zoology*





- 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

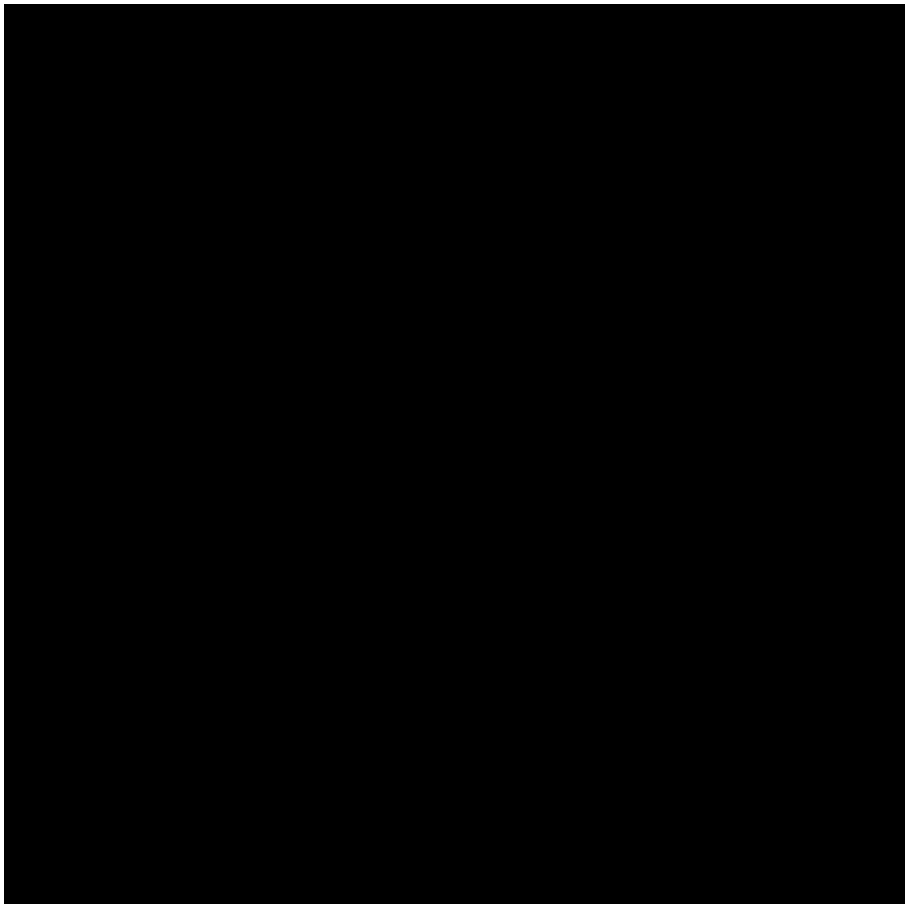
csatlakozáskor, a csapat felbomlásakor, elhagyásakor, szinkronizált mozgásokkor a csapatot mindig mint az egyes egyedek sokaságát kell tekintenünk



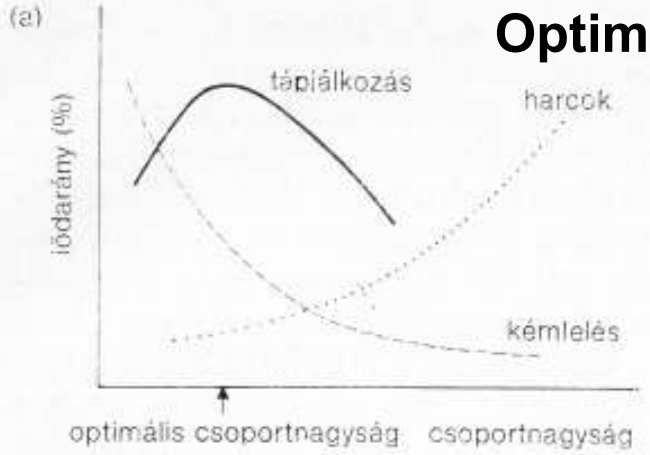


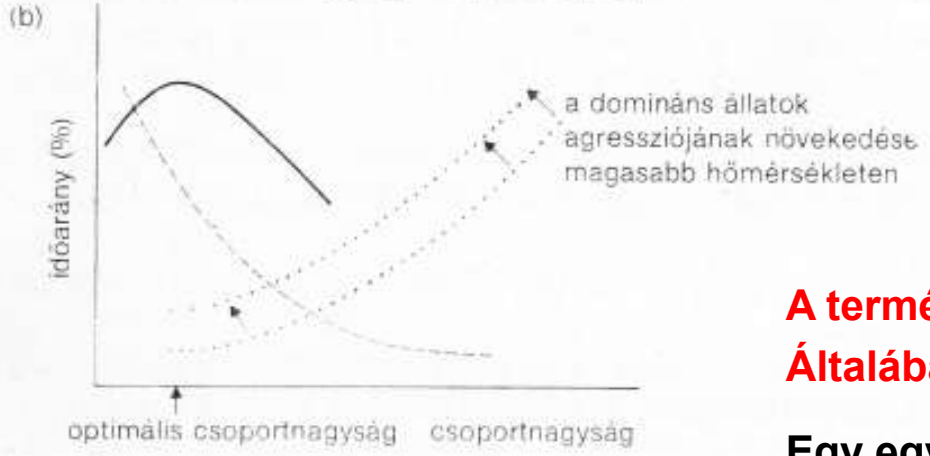
Optimális csapatnagyság kérdése

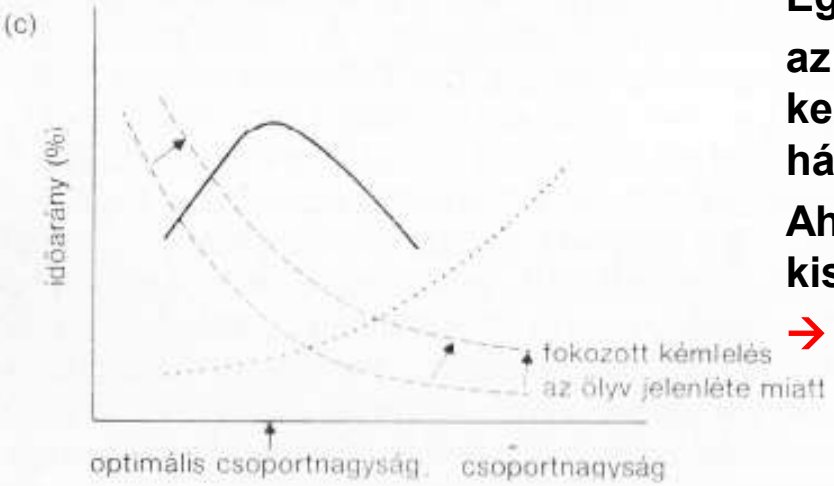
- az előnyök egyike sem nő lineárisan a csapatnagyság növekedésével
- bizonyos csapatnagyság után a hátrányok általában meghaladják az előnyök mértékét



Optimális csapatnagyság kérdése







Időbeosztás alapján optimális csapatnagyság modell (Caraco és mktsai. 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

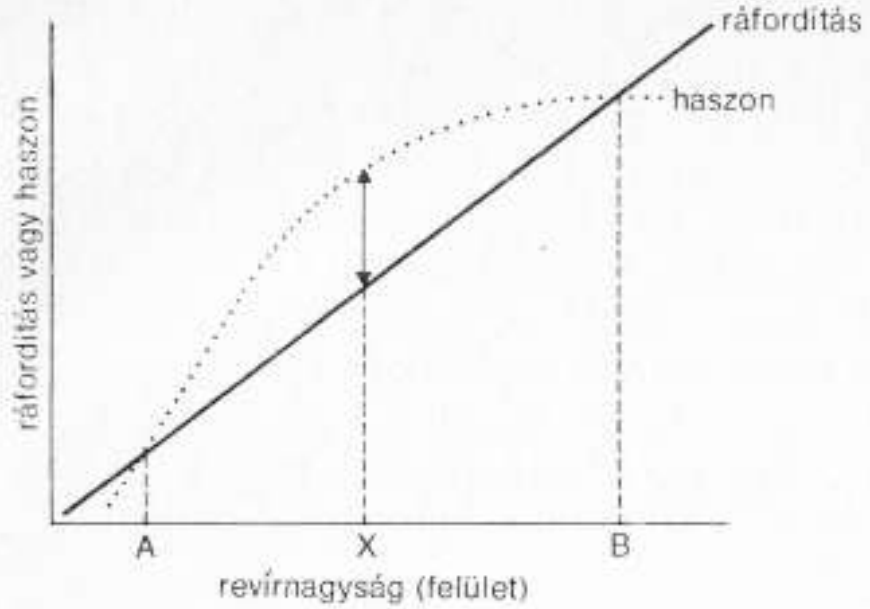
Egy egyed csapathoz való csatlakozásánál:

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 táplálékmennyiség — mindenesetre 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

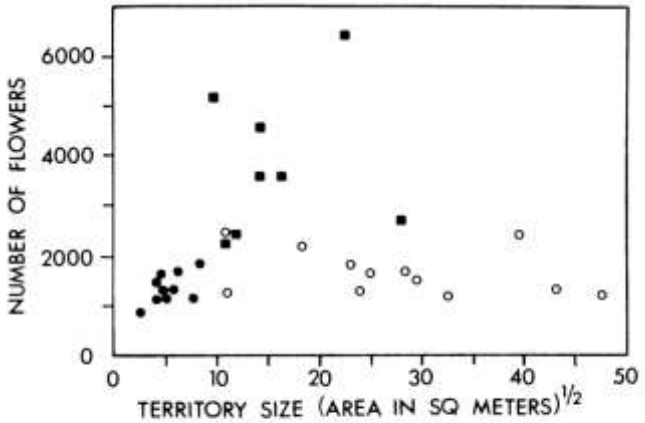


FIG. 4. Variation in the size and flower number of territories of the Golden-winged Sunbird. Open circles = territories studied in March 1972; closed circles = territories studied in April 1972; squares = July 1973 territories.

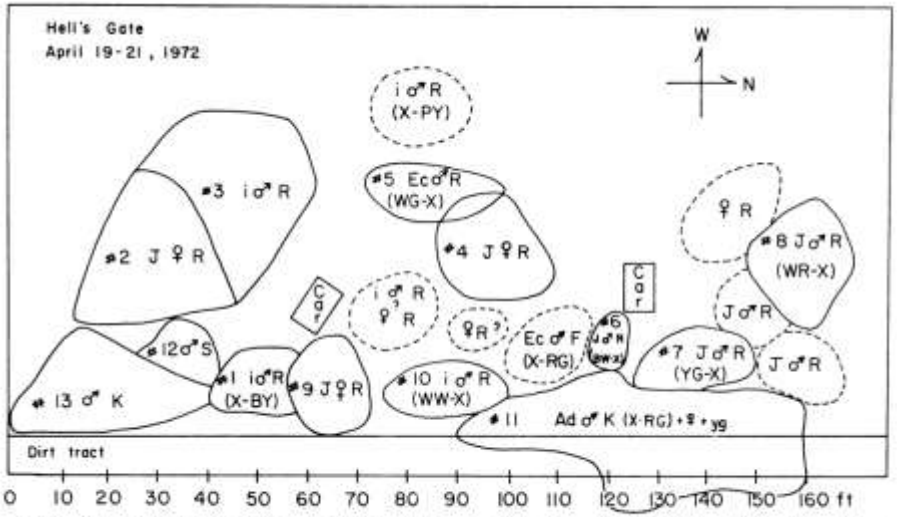


FIG. 3. Map of feeding territories defended by Golden-winged Sunbirds (R), Scarlet-chested Sunbirds (S), and Bronzy Sunbirds (K). Other symbols indicate age (ad. = adult, j = juvenile), sex class, color band combinations, and plumage (ec. = eclipse, a nonbreeding plumage common to many ♂♂).

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, részesedés

? figyelem felkeltés

? kihasználó csapattársak

? betegségek, paraziták

Intuitíve a két elsődlegesen fontos tényező:

- ragadozók elleni védekezés

- táplálkozás hatékonyságának növelése

Csoportos élet II.

Együttműködés

Rokonszelekció

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

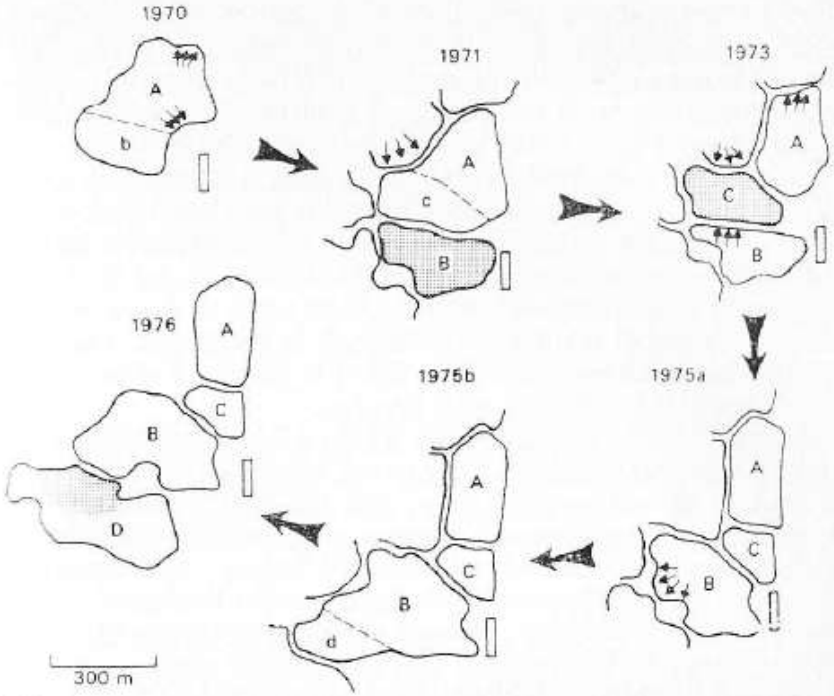


Költő kékszajkópár a segítő egyedekből hasznot húz. Mind a tapasztalt, mind a tapasztalatlan (először költő) egyedek több utódot nevelnek fel a segítő egyedek hozzájárulásával (ivadékgondozó segítségével) (Woolfenden adatait Emlen, 1978 elemezte)

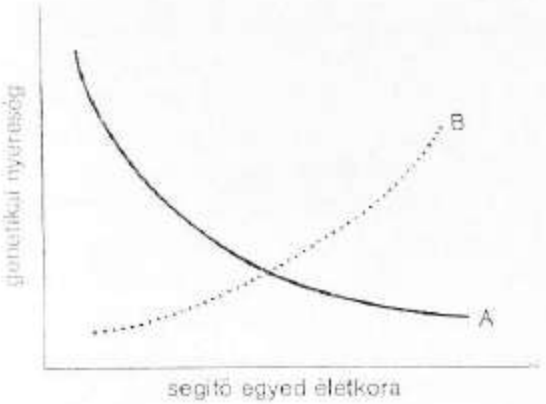
	Felnevelt fiatalok száma		
	segítő egyedek nélkül	segítő egyedekkel	a segítők átlagos száma
Tapasztalatlan pár	1,03	2,06	1,7
Tapasztalt pár	1,62	2,20	1,0

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

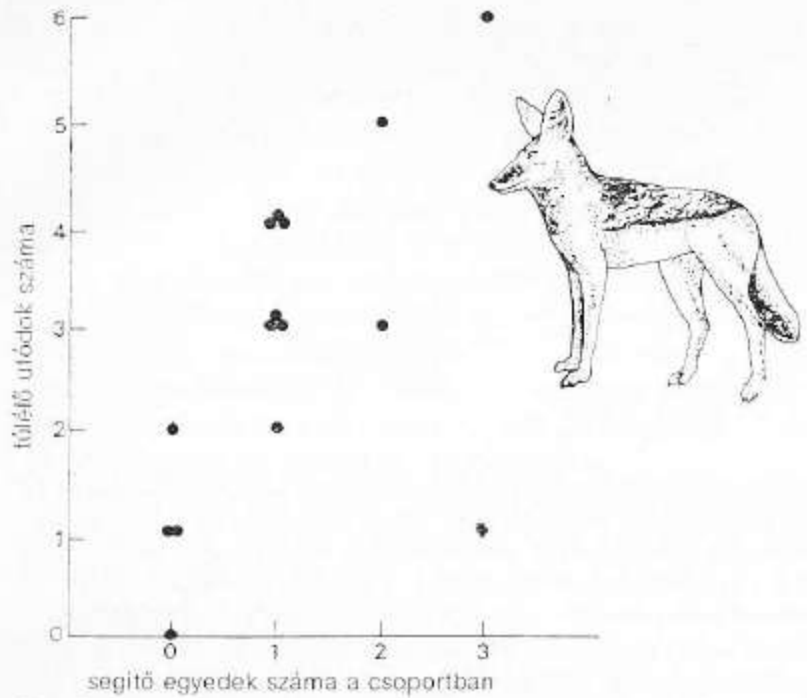
Döntés		Nyereség
1. Szülőknél marad és segítséget nyújt	Azon fiatalok száma, amelyeket a szülőállatok segítő egyedek nélkül neveltek fel	1,62
	Azon fiatalok száma, amelyek segítő egyedek támogatásával nevelkedtek	1,94
	Segítő egyedek közreműködésével keletkezett fiatalállat-többlet	0,32
	Genetikai egyenérték 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 kékszajkó *(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 revírhatár kiterjesztését érzékeltetik (Woolfenden—Fitzpatrick, 1978)



9.2. ábra
A segítségnyújtás grafikus ábrázolása a kékszajkó esetén (de más fajokra is alkalmazható). A szülőegyedek támogatásával a genetikai nyereség a kor előrehaladtával csökken (A vonal), mert valószínűleg a szülőállatok egyike vagy mindegyike ki fog cserélődni, ezért a segítők és a fiatalok közötti rokonsági fok csökken. Saját utódok létrehozása révén a genetikai nyereség a korral 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 tolódik 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 tolódik. 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 (Moehlman, 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)

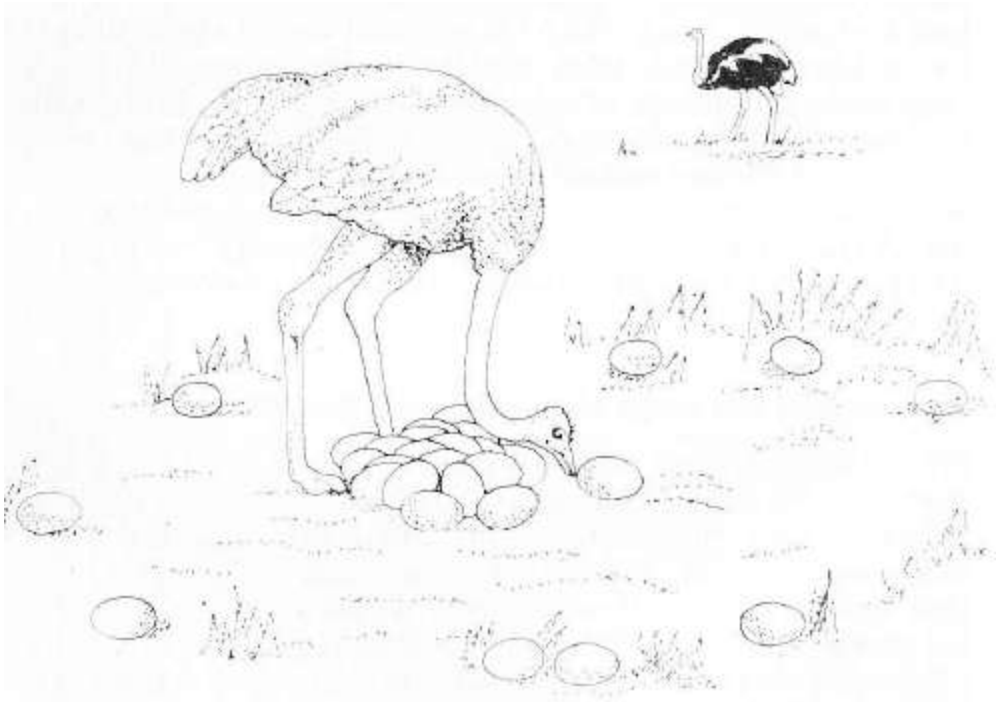




9.3. táblázat

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 fiókát 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 fészekalj túléléséhez (Reyer, 1980)

	0	1	2	Táplálkozási feltételek		Költés sikere				
	segítő a fészkelők mellett (%)			halfogás időtartama (perc)	sikeres zuhanó-repülés (%)	fészekalj 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)**

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

  Isopterák (diploidia) termeszek

  nőívarú egyed – lánytesvérével r=0.5

  Hymenopterák (haplodiploidia) hangyák, méhek, darazsak

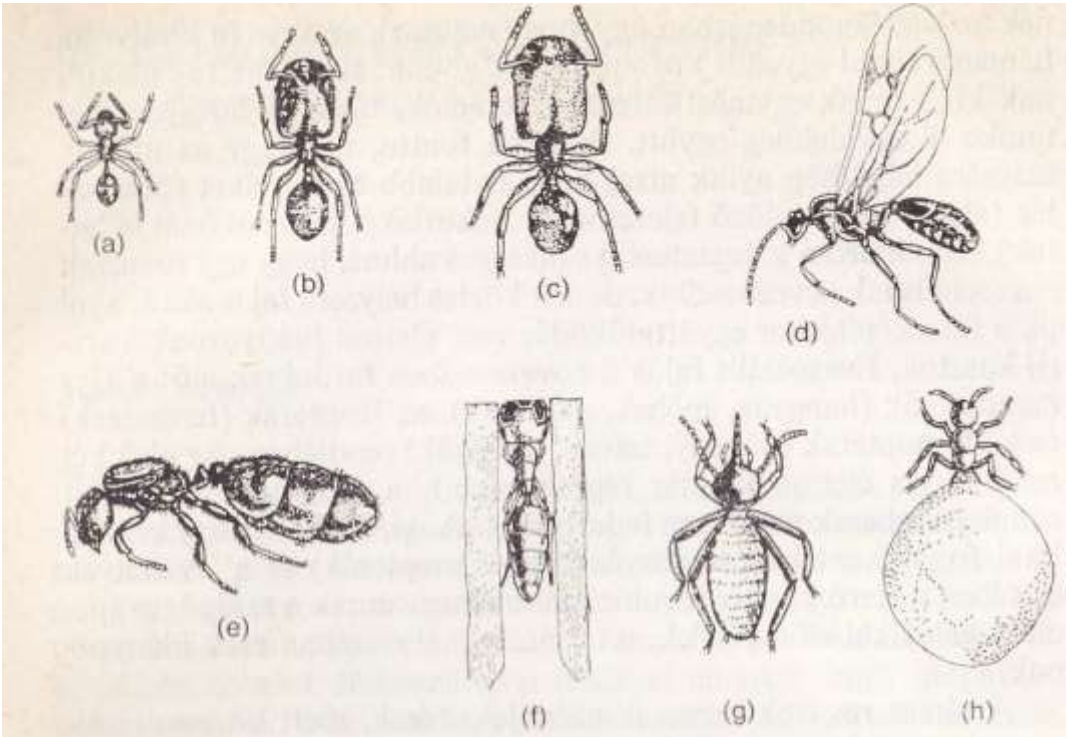
  nőívarú egyed – lánytesvérével r=0.75

  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 hozz létre, amelyek elhagyják a bolyt
- A kolónia a királynő pusztulásával megszűnik

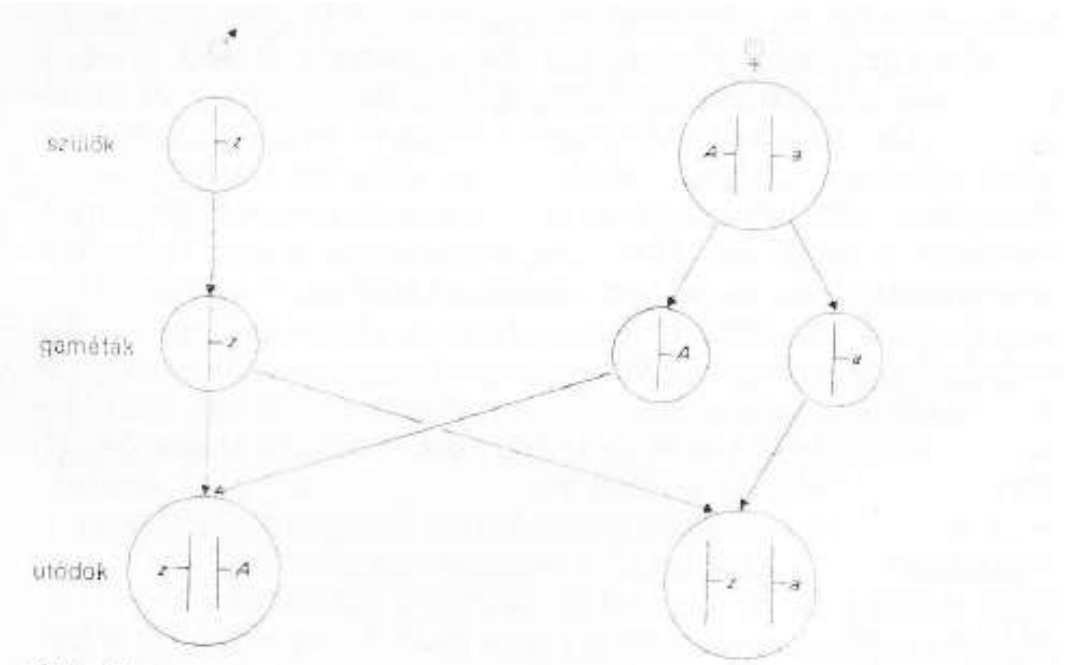


10.1. ábra
Példa a társas (államalkotó) rovarok kasztjaira. A felső sorban látjuk a különböző nőivarú kasztok rajzát és a *Pheidole kingi instabilis* hangya hímjét: *a)* kis dolgozó, *b)* közepes dolgozó, *c)* nagy dolgozó, *d)* hím, *e)* királynő. Az alsó sorban más fajok különbözőképpen specializálódott 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* termeszfajban; vízipisztoly 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 Hymenopteráknál

- Hímek – megtermékenyítetlen petékből fejlődnek és haploidok
- Nőstények, megtermékenyített petékből fejlődnek és diploidok

- A dolgozók genomja 75%-ban megeggyezik – 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	Fiú-testvér	Fiú	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 csalás 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

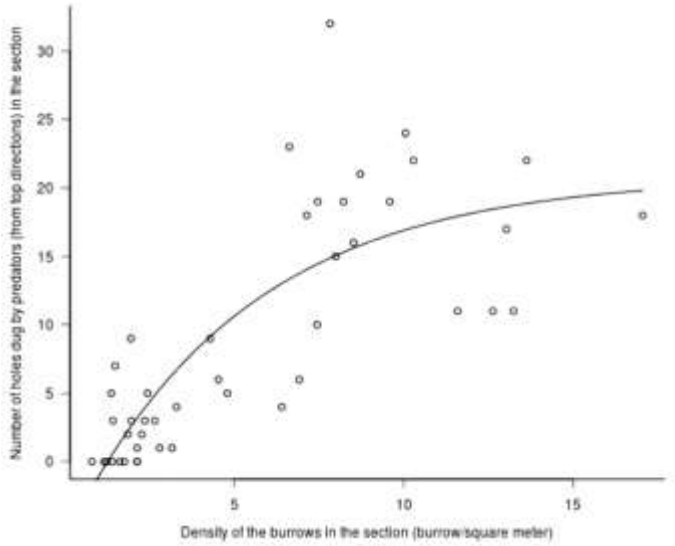
Ragadozók elleni védelem:

- 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
  - Légi ragadozók általi predáció mértéke a vártnál alacsonyabb





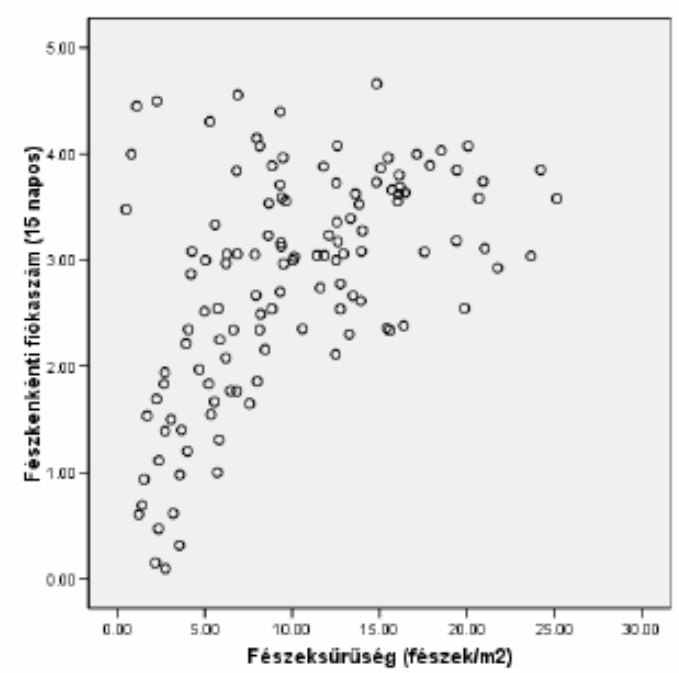




Madarak telepes fészkelése

Táplálkozás hatékonyság

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



10. Ábra. Fészkenkénti átlagos fiókaszám (15 napos korban) az első költés alkalmával a vizsgált teleprészleteken mért fészek sűrűség (fészek/m^2) függvényében. Csak azon teleprészleteket vettük figyelemben, 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)



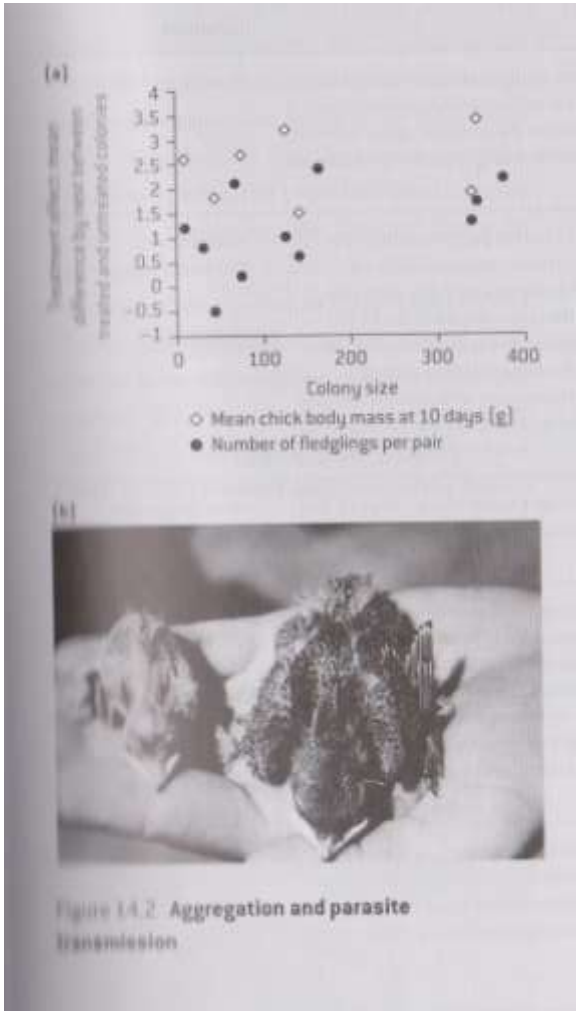


Figure 14.2 Aggregation and parasite transmission

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

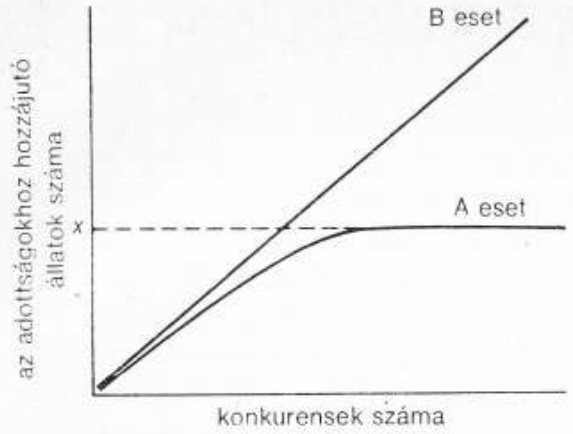
- Eddigiekben tárgyaltak során az egyed nyeresége nem függött a populáció többi tagjának viselkedésétől.
- Mi a helyzet ha az egyed nyeresége *függ* társai viselkedésétől?

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

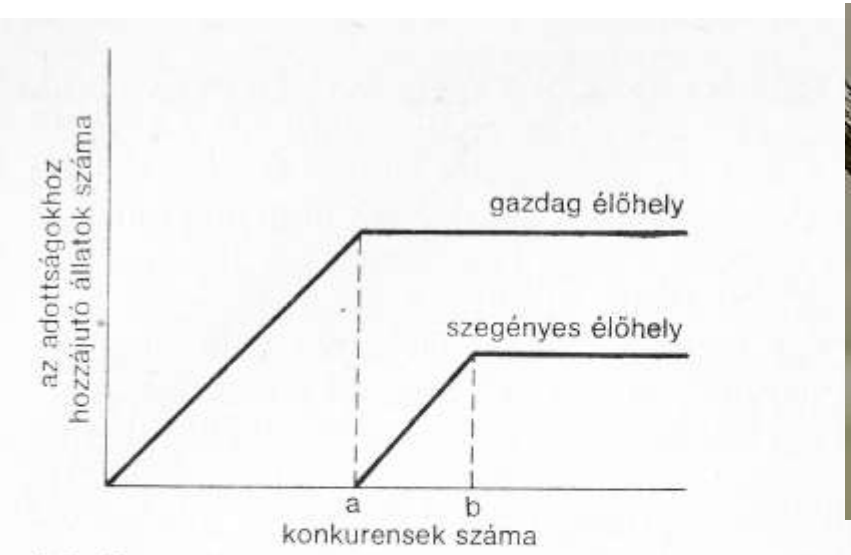
- Forráskompetíció (kiaknázás): versengő egyedeknek nincs tudomásuk egymásról, egyszerű optimalitás modellek;
- Interferencia
  - tülekedés: versengők tudnak egymásról, nincs agresszió, Ideálisan Szabad Eloszlás (játszma);
  - küzdelem: versengők tudnak egymásról, agresszió, Ideálisan Despotikus Eloszlás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



5.1. ábra

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

Ideálisan Despotikus Eloszlás





5.2. ábra

A eset: a despotikus viselkedés. A konkurensek 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)

Széncinege: idős erdő – sarjerdő

sarjerdőben rosszabb költési siker

Az Ideálisan Szabad Eloszlás

6 egyed egy akváriumban

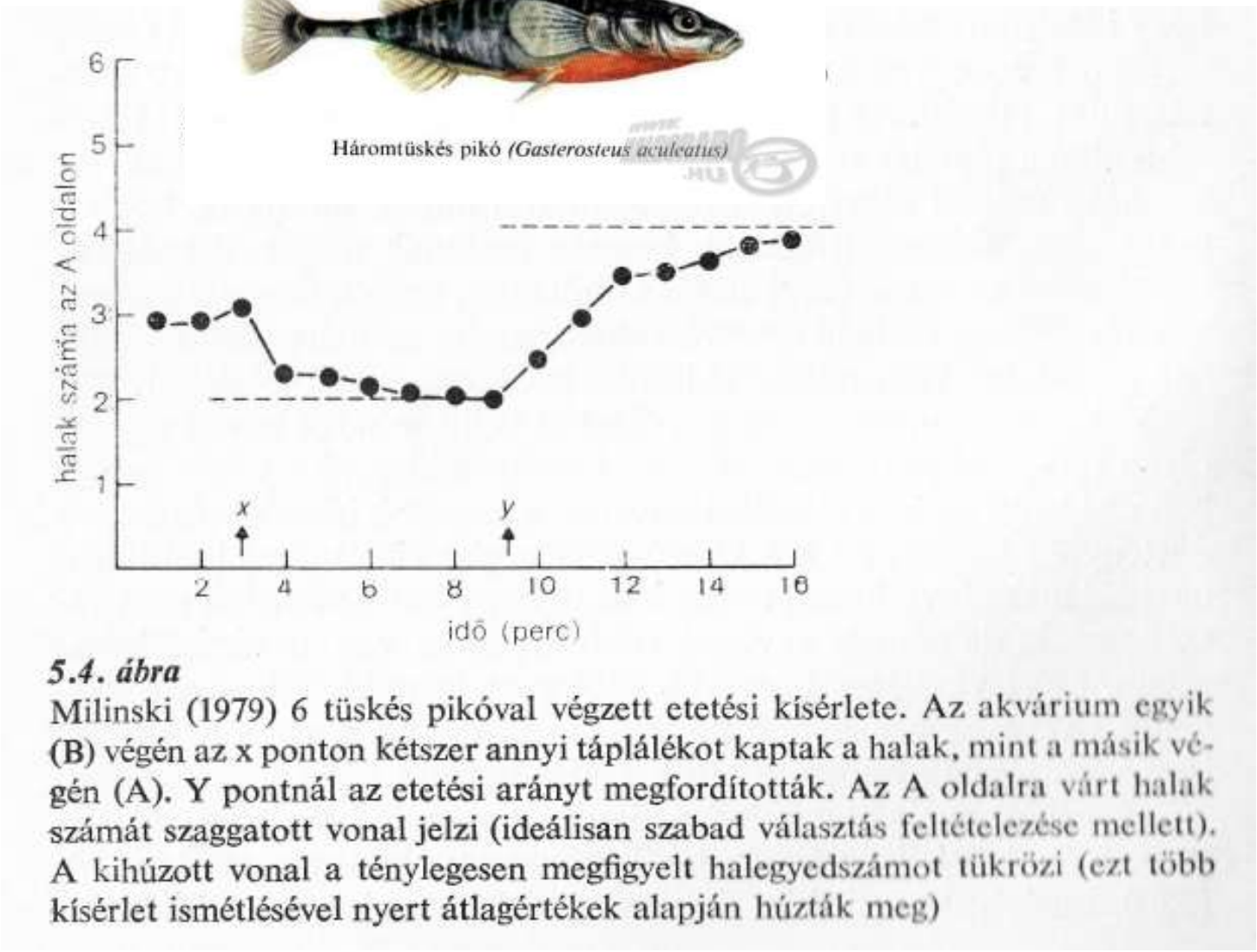
Az akvárium kétoldalán

A vs. B

vízibolha táplálékot adagolnak

Időegység alatt változó mennyiségben

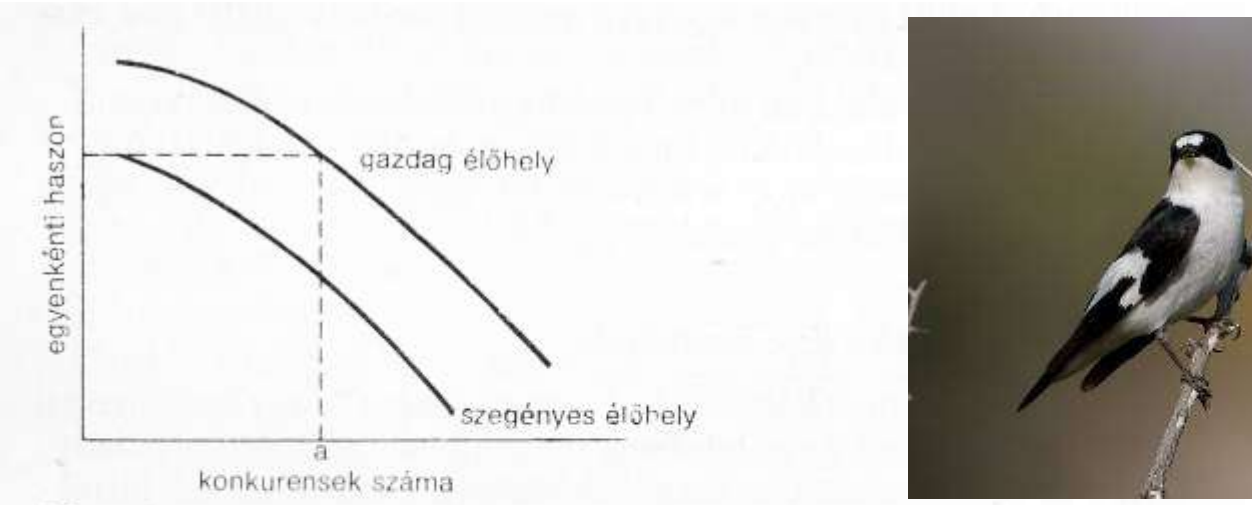
Hogyan oszlanak meg a halak a két oldal között



5.4. ábra

Milinski (1979) 6 tüskés 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)

Az Ideálisan Szabad Eloszlás



5.3. ábra

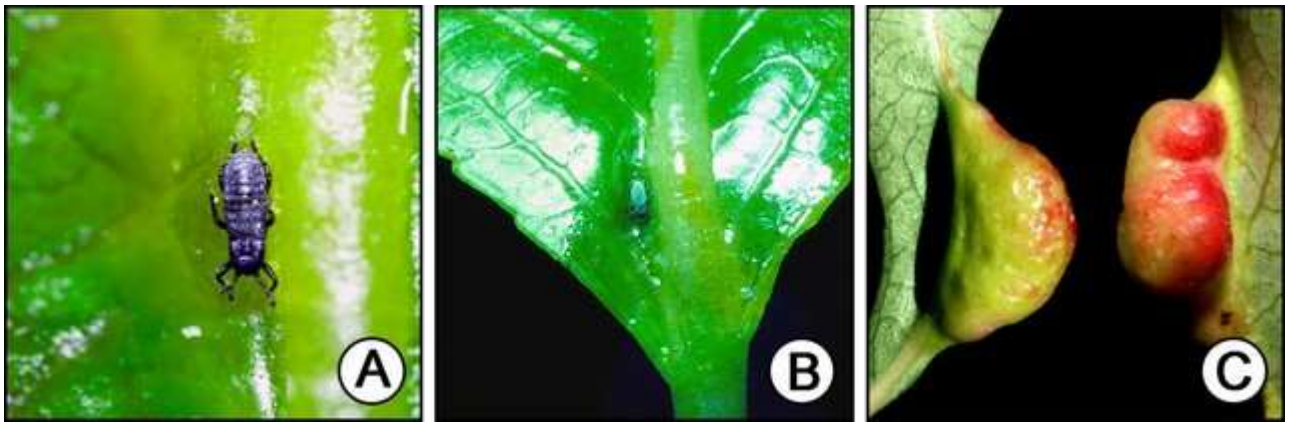
B eset: az ökológiai adottságok (resources) kihasználása. Az adottságokat hasznosító konkurensek száma nem korlátozott, és minden egyed szabadon választja meg, hogy hova menjen. Az elsőként érkezők a jó adottságú élőhelyet foglalják el. Minél több érkezik ide, annál kevesebb lesz az egy individuumra 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 (Frettwell, 1972 nyomán)

Örvös légykapó: völgy – hegy teteje

költési siker megegyezik két területen a madarak betelepülése után

A két játszma összefonódása

Nyárfalevél-gubacstetű



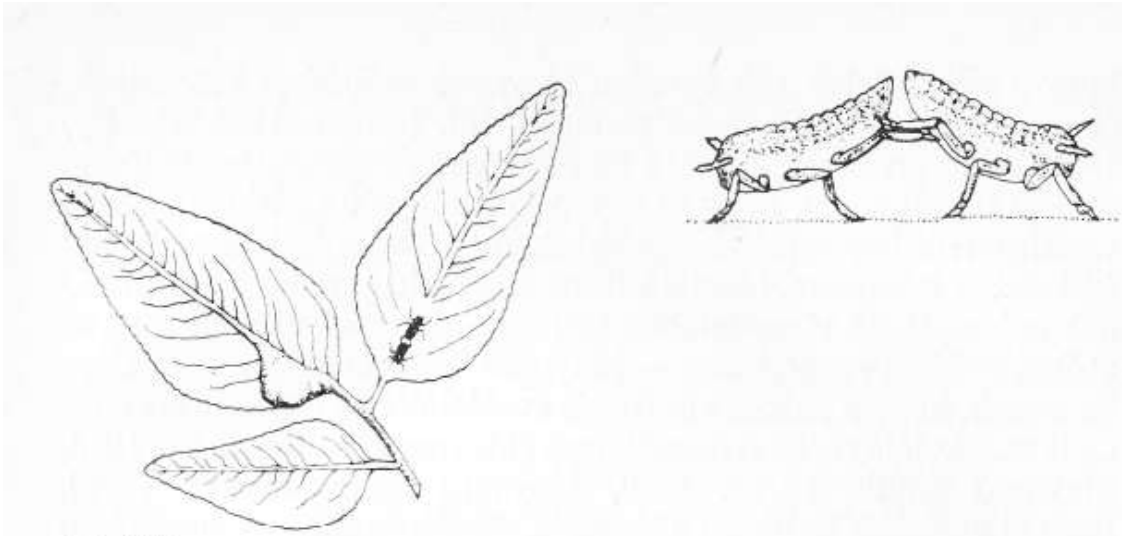
szaporodási siker függ:

- levélméret
- többi törzsanya száma

➔ Ideálisan szabad eloszlás

Levélér mentén szívogatónak 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 tövénél telepszik meg, ahol legkedvezőbb a tápanyagáramlás (Witham, 1979)

A két játszma összefonódása

Nyárfalevél-gubacstetű

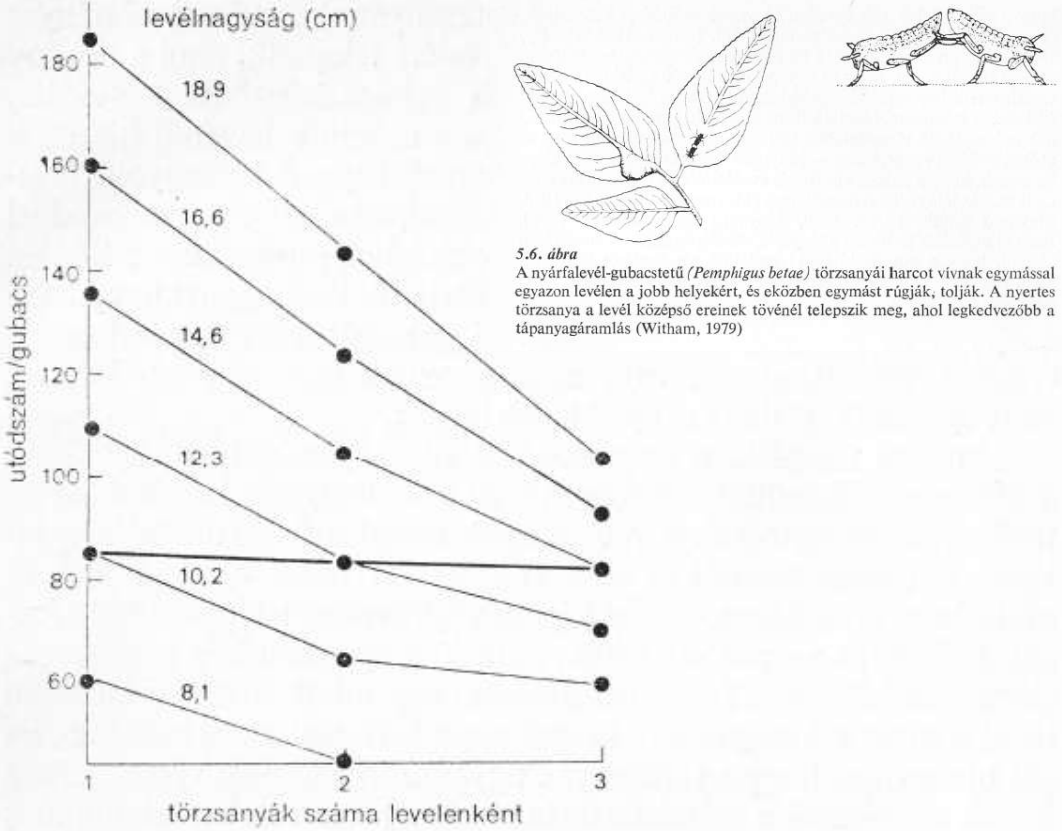
szaporodási siker függ:

- levélméret
- többi törzsanya száma

➔ Ideálisan szabad eloszlás

Levélér mentén szívogatónak nagyobb a sikere: küzdenek a helyért

➔ despotizmus élőhelyen belül



5.5. ábra
A nyárfalevél-gubacstetű *(Pemphigus betae)* rátermettsége (fitnesse) különböző élőhelynagyság (levélfelület) és a konkurensek egyedsűrűsége (levelenkénti törzsanyaszám) 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)

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 tövénél telepszik meg, ahol legkedvezőbb a tápanyagáramlás (Witham, 1979)

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: nyeremény < 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 $+50$ sérülés -100

vesztes 0 vetélkedés -10

b) Mérlegmátrix: a támadó átlagos pontértékelése

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



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 $h_{héja} = 7/12$

$h_{galamb} = 5/12$

vagyis Evolúciósan Stabil Stratégia (ESS) ha:

1. **Az egyedek 7/12-e héját az egyedek 5/12-e galambot játszik (tiszta 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 x 7/12) + 50 (5/12) = 6,25

- galamb: (0 x 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

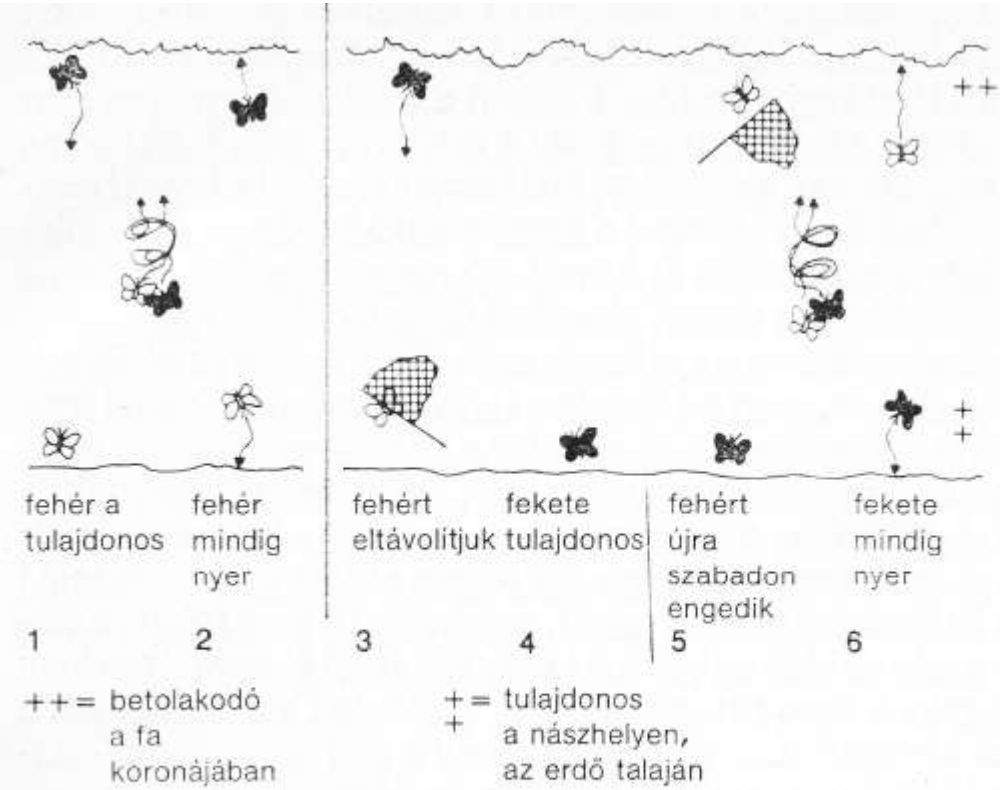
+12.5 pont héja nyereség a Kizsákmányolók között

+7.5 pont galamb nyereség a Kizsákmányolók között



Erdei szemeslepkéknél

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, 1978*a*)

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 startégia 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.

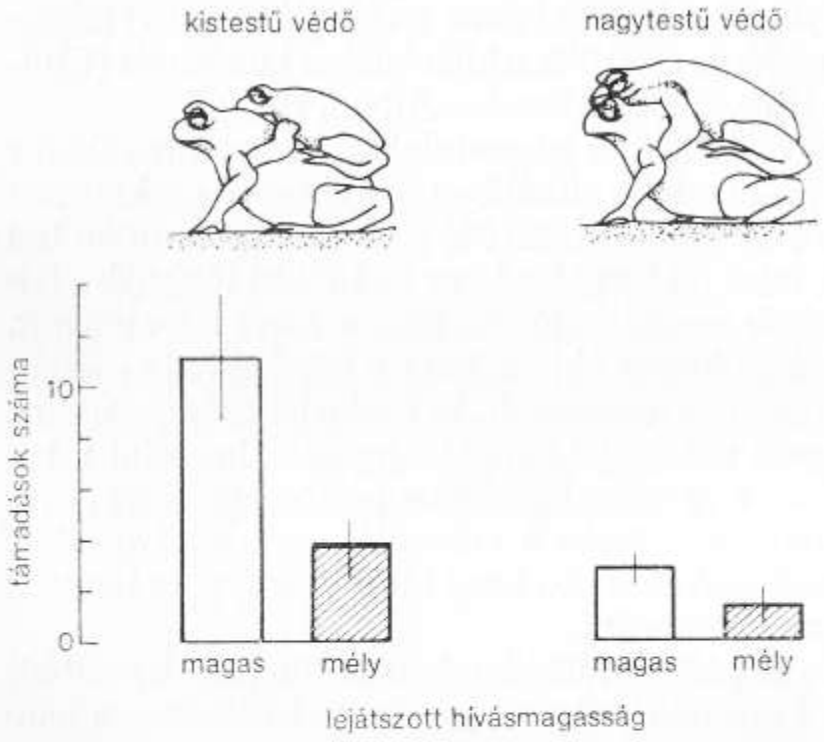
Harc és testi erő

Az ellenfél testi erejének ismerete jelentősen befolyásolja a harc intenzitását

Ha nagyobb vagy -> héja

Ha kisebb -> galamb

Ha hasonló -> kizsákmányoló



5.8. ábra

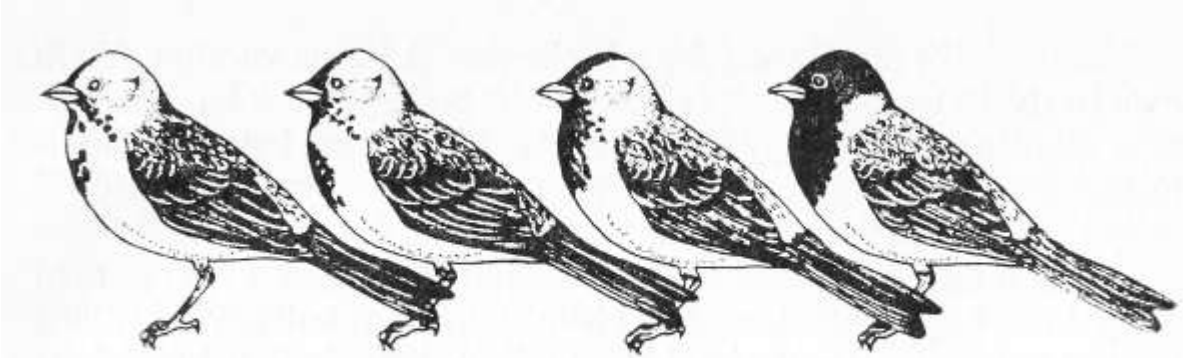
Kísérlet a barna varangy *(Bufo bufo)* harci erejének a felmérésére. A közepes nagyságú hímek megtámadták a nőstényen ülő, gumiszalag segítségével némává tett hímet, akár nagy, akár kicsi volt. Támadás közben a pár közelében egy hangszóró párzást kísérő hangszignált sugárzott. Mindegyik „néma" hímmel 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 lábrúgásainak erőssége ugyanis szintén szerepet játszik (Davies—Halliday, 1978)

Dominanciaharc a csoporton belül



A sötétebb tollazatú egyedek a dominánsabbak

Miért nem sötét minden egyed tollazat?



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

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 tesztoszteron-kezeléssel	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 – <u>NEM KOOPERATÍV JELZÉS</u>**
  pl. horgászhal, keselyűteknős, téves vészjelek
  a jelenségek ritkasága tartja fenn a kommunikációt
- **a vevő számára is hasznos – <u>KOOPERATÍV JELZÉS</u>**
  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 *Cupienius getazi*	hímek hálórezegtetése a nőstény hálóján	Schmitt et al. 1994
rokonfelismerés	aranyhörcsög *Mesocricetus auratus*	szagjelzés mirigyváladékkal	Heth et al. 1998
egyedi azonosítás	kőforgató *Arenaria interpres*	tollazat mintázottságának egyedi változatossága	Whitfield 1988
	Egyed minőségének jelzése		
hímminőség (párválasztásban)	viaszmoly *Achroia grisella*	hímek ultrahangjelzéseinek energiája	Jang és Greenfield 1996
hímminőség (párválasztásban)	füstifecske *Hirundo rustica*	hímek farktollainak hosszúsága	Møller 1994
dominanciarang csapatban	házi veréb *Passer domesticus*	hímek begyfoltjának mérete	Møller 1987
menekülési képesség jelzése ragadozónak	mezei pacsirta *Alauda arvensis*	menekülés alatti ének minősége	Cresswell 1994
menekülési képesség jelzése ragadozónak	Thomson gazella *Gazella thomsoni*	menekülés alatti szökkenés (stotting)	FitzGibbon és Fanshwe 1988
	Egyed motiváltságának jelzése		
agresszió jelzése	elektromoshal *Synodontis sp.*	elektromos kisülések	Baron et al. 1994
menekülési szándék (jelzés a ragadozónak, hogy észrevették)	vízityúk *Gallinula chlorophus*	farokrezegtetés (fehér farktollak villogtatása)	Alvarez 1993a
éhség jelzése	énekesmadarak *Passeridae*	fiókák kéregető hangja	Briskie et al. 1994
	Információ a környezetről		
táplálék helyének és távolságának jelzése	házi méh *Apis mellifera*	dolgozók „rezgőtánca"	von Frish 1967
megtalált táplálék jelzése	gyapjashátú tamarin Saguinus oedipus	kiáltások	Roush és Snowdon 1994
ragadozó jelzése csapattársaknak	házityúk *Gallus gallus*	riasztóhangok repülő és földi ragadozókra	Evans et al. 1993
kopuláció jelzése a csapat hímjeinek	pávián *Papio cynocephalus*	nőstények kopulációs kiáltása	O'Connell és Cowlishaw 1994
territóriumon megjelenő betolakodó jelzése szomszédnak	kardinálispinty Paroaria gularis	feltűnő üldözés, hangadás üldözéskor	Eason és Stamps 1993

Faj azonosító

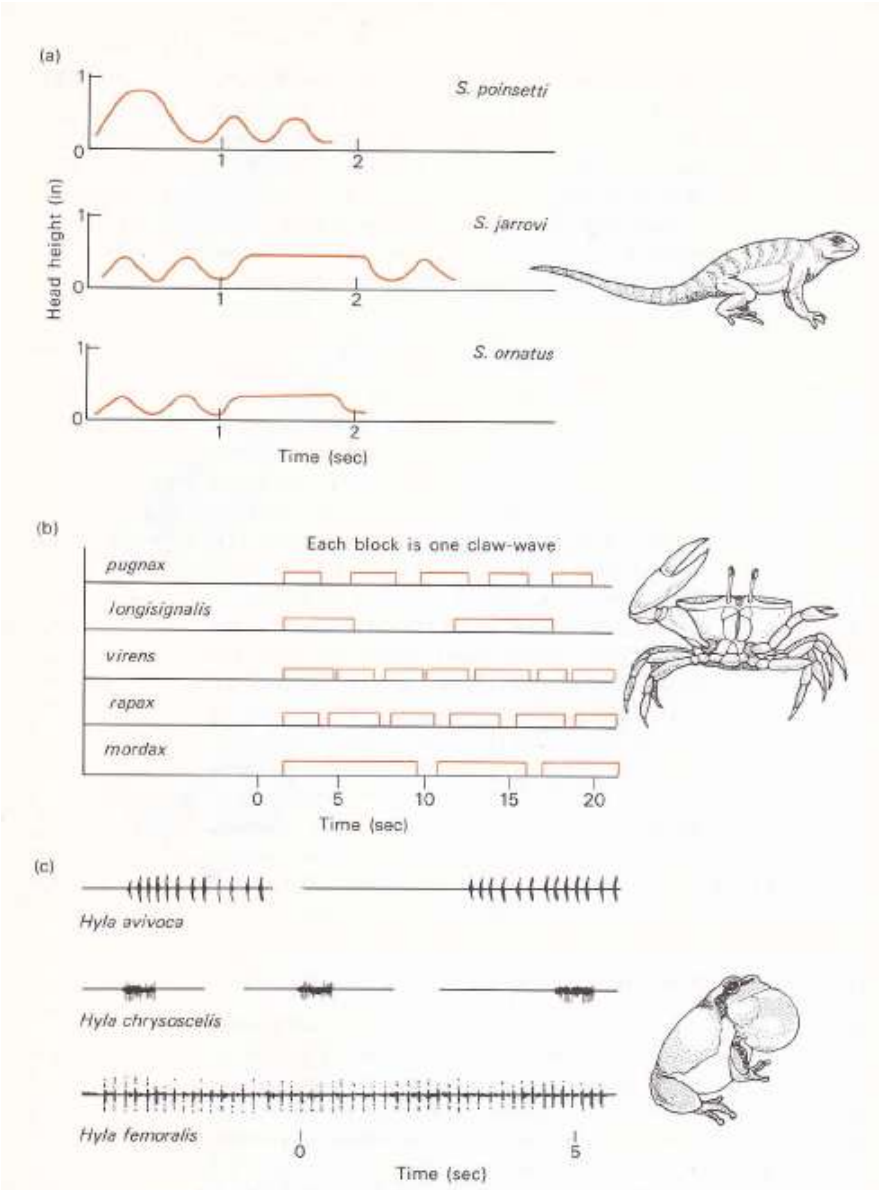


Fig. 14.5. Examples of signals used in species recognition. (a) Lizards of the genus *Scleroporus* have species specific head bobbing patterns used in courtship and threat. The graph shows the head height as a function of time in the bobbing displays of three species. (b) Male fiddler crabs (*Uca*) attract 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

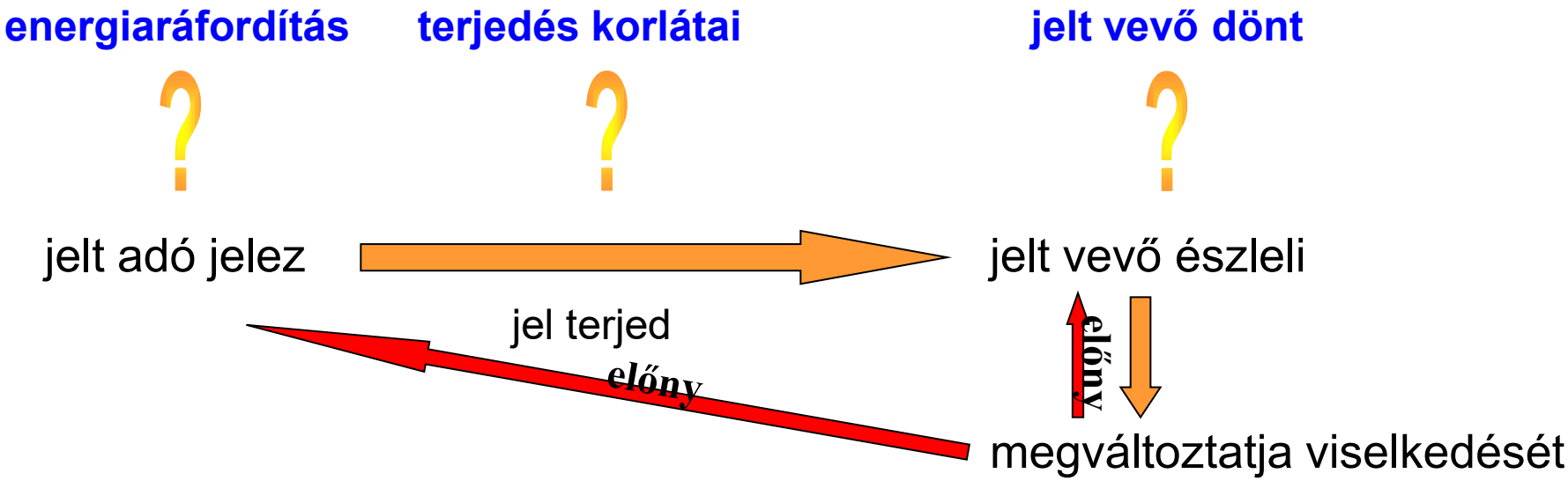
Számos szempont alapján

- **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 sajátságai	**A szignál fajtái**		
	kémiai	akusztikus	vizuális
Hatótávolság	nagy	nagy	közepes
A szignál változásának sebessége	lassan	gyorsan	gyorsan
Energiaráfordítás	csekély	nagy	csekély

terjedés sebessége, jelzés tartóssága

Kommunikáció sémája





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

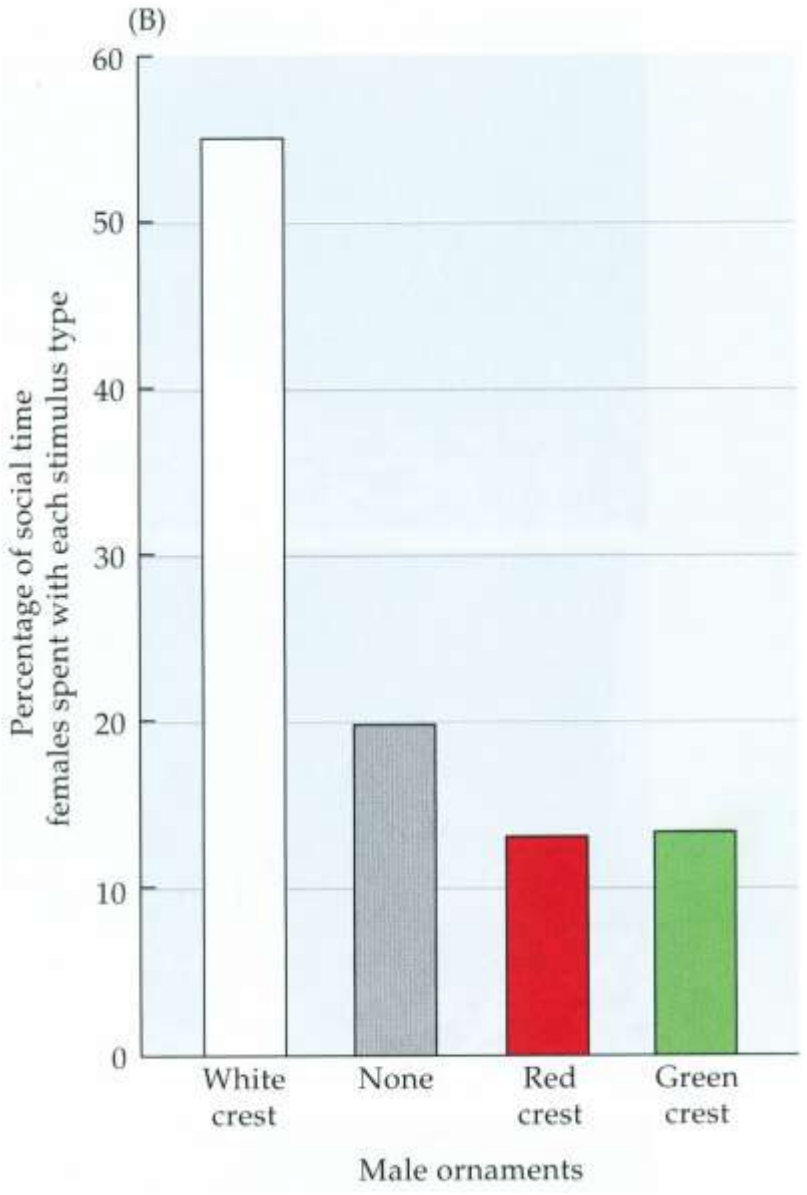
– Fisher-féle megszaladó szelekció (runaway selection) – párválasztási jelzéseknél
genetikai korreláció várható a nőstények preferenciája és a hím jelleg kifejezettsége között példák (guppik, nyelesszemű legyek), ellenpéldák (kardfarkú hal méretpreferenciája)

Hímek esélye -> nőstények gyengéjének felderítése (sensory exploitation)

- zebrapinty



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 tips of stalks varies among males and is a honest indicator of the relative size and male competitive ability in male stalk-eyed flies, *Cyrtodiopsis 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

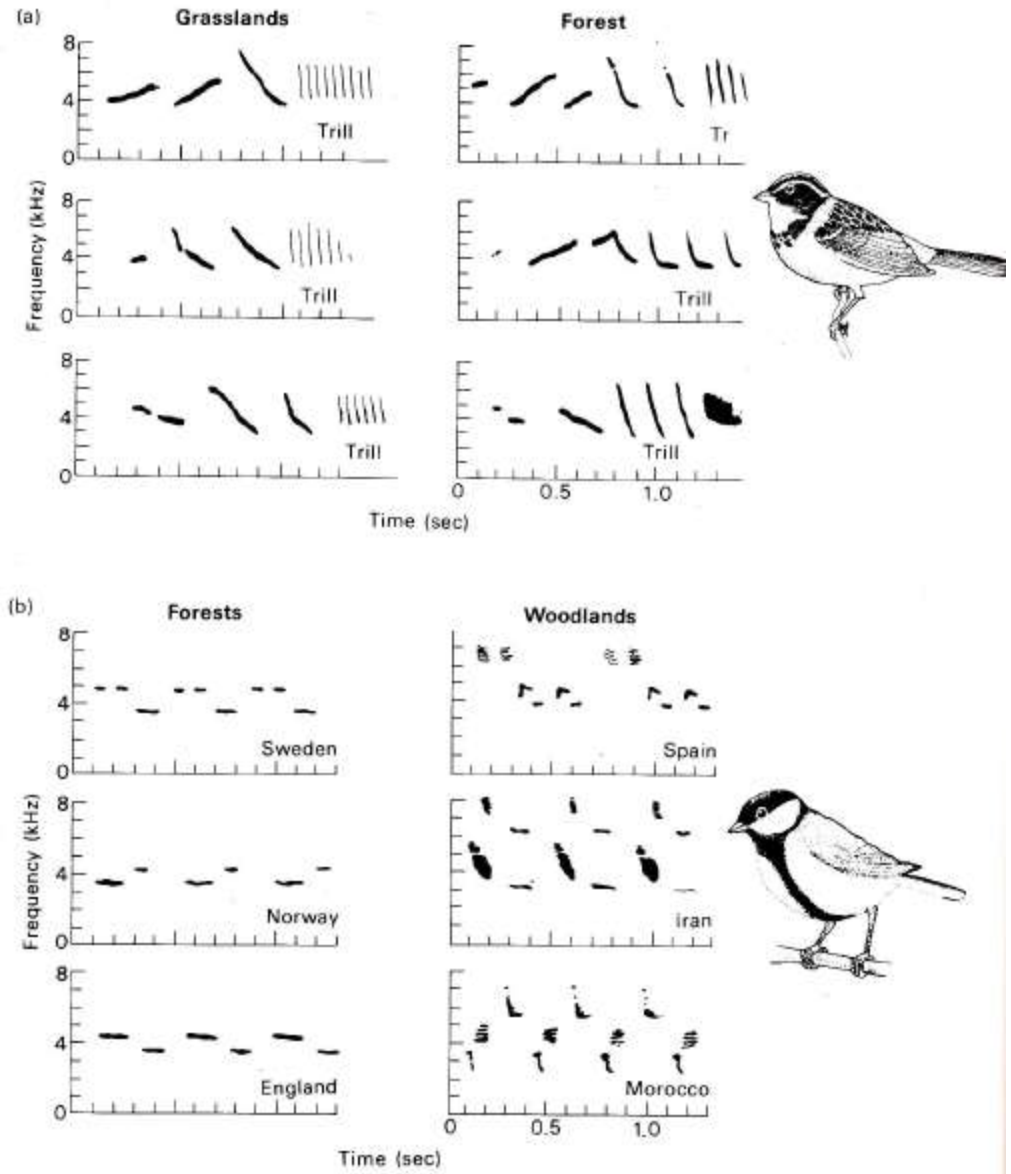
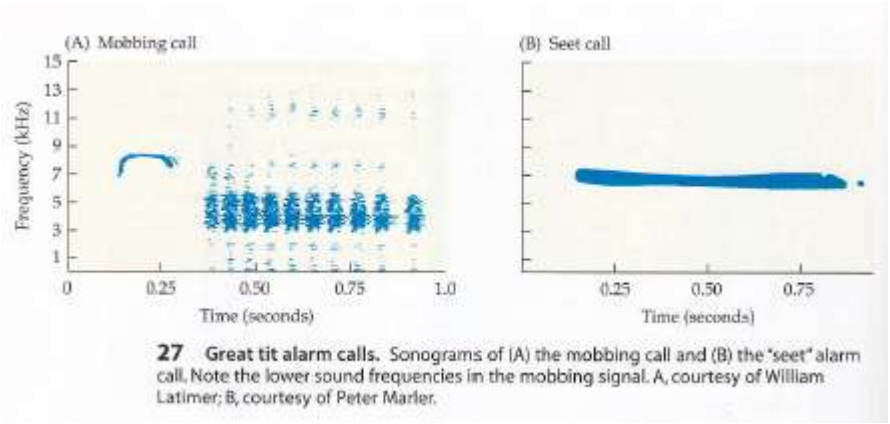


Fig. 14.2. (a) The song of the rufous-collared sparrow (chingolo) has slower trills in forests than in open country. (b) Great tits in dense forests sing songs with a narrower range of frequencies, lower maximum frequency and fewer notes than the songs of open country birds.

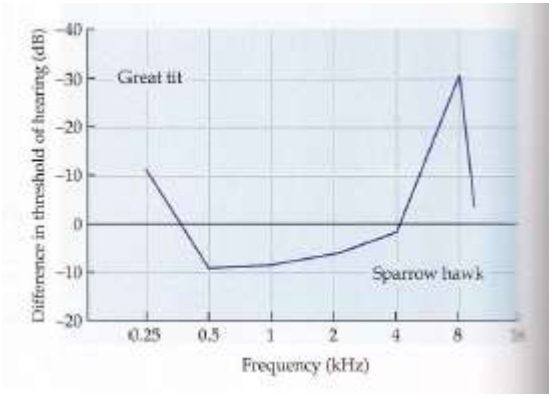
Hang frekvencia és észlelhetőség

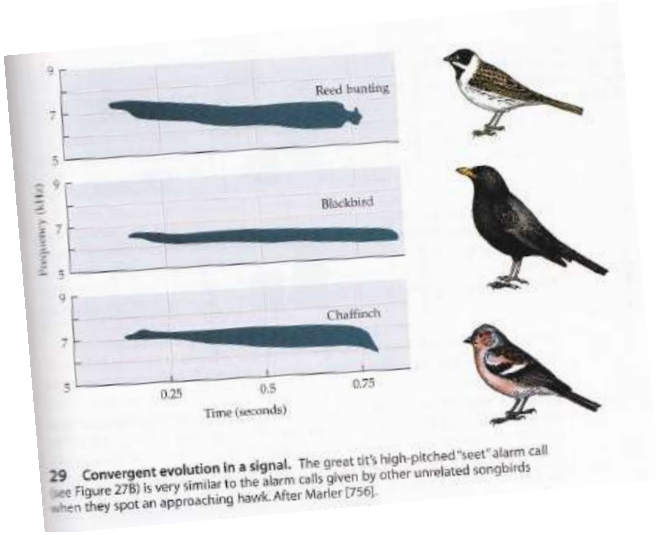
- Ragadozó madárra (pl. karvaly) történő riasztáskor magas frekvenciájú hangot használnak - nehéz lokalizálni a hangadó pozicióját.





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

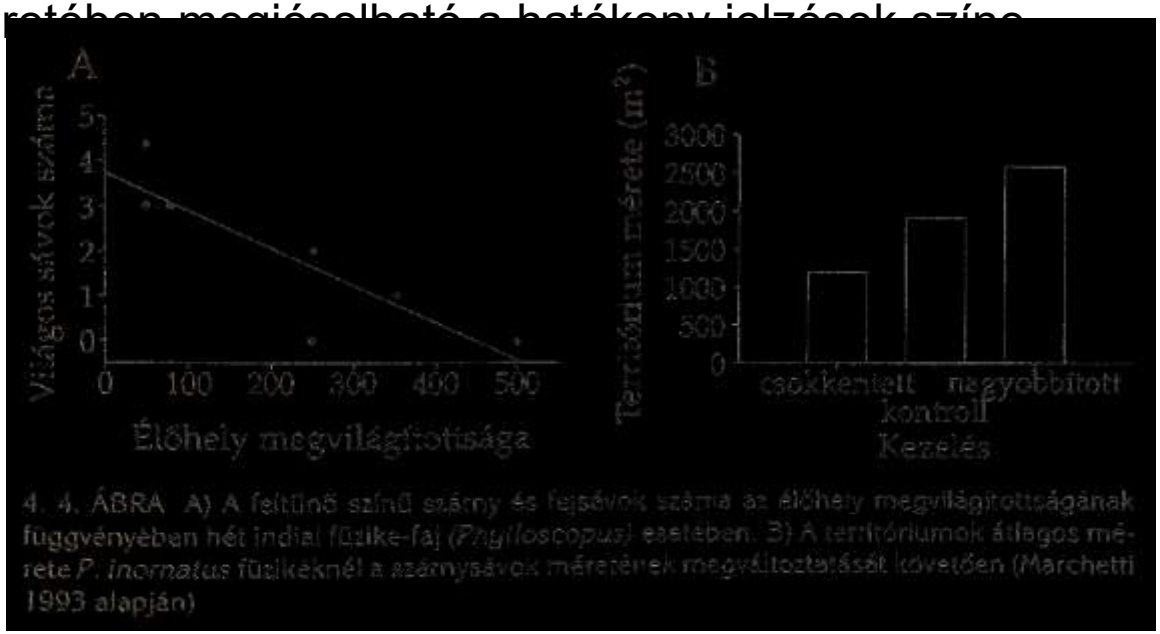
Vizuális jelzések érzékelése

Színek

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

- a fényviszonyok ismeretében megjósolható a hatékony jelzések színe
- fűzikék 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 területumok átlagos mérete *P. inornatus* fűzikéknél a szárnysávok méretének megváltoztatását követően (Marchetti 1993 alapján)

mélytengeri kommunikáció: fényjelzésekkel

Ismétlődő, ritmikus mozgások

Anolis gyíkok fejbólingatása – nyílt, füves élőhelyen élnek, territóriumjelzés

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

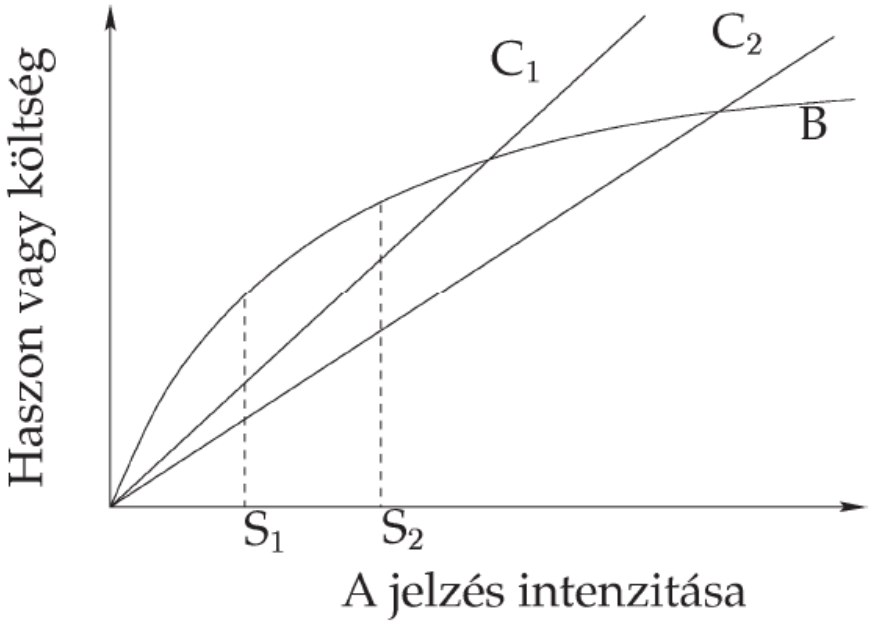
2. Zahavi-féle hátrány-elv (handicap principle):
   – a jelzések költségesek
   – a költségek nagyobbak a rosszabb minőségű egyedeknél

→ **Nem érdemes csalni, mivel a csaló jelzés többe 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 többe 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

<u>Probléma</u>: 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)

Néhány további érdekes példa

Szélső faroktollak szerepe a párválasztásban füstifecskéknél



Anders Pape Møller

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

- **<u>Megfigyelés</u>:**
  - 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 mail sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*
Moller A.P. 1992. Females prefer large and symmetrical ornaments. *Nature*

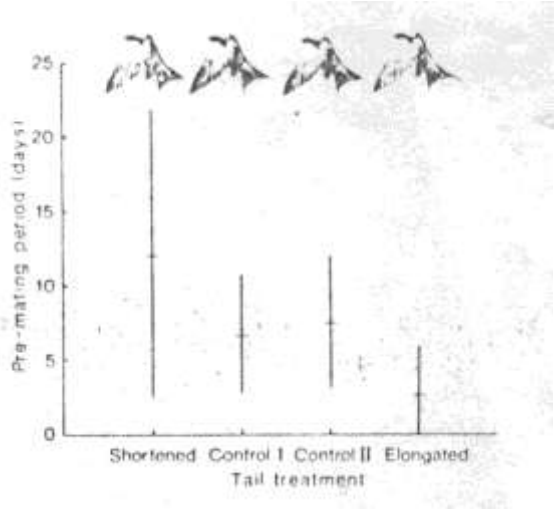
Füsti fecske, monogám faj

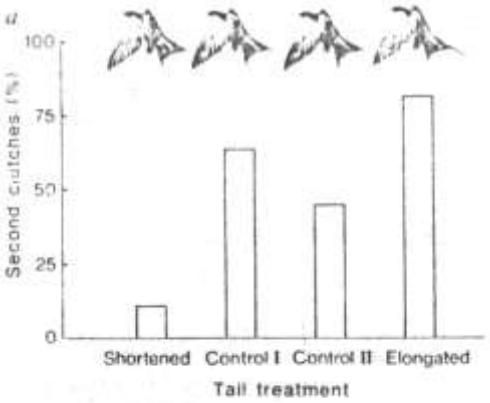
Kísérlet:

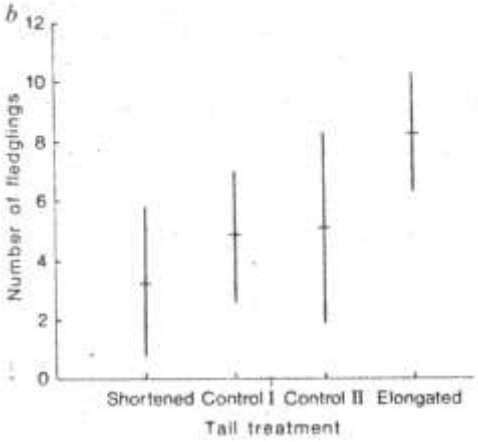
Az Afrikából visszaérkezett hímekből 4 random módon kiválasztott csoport:

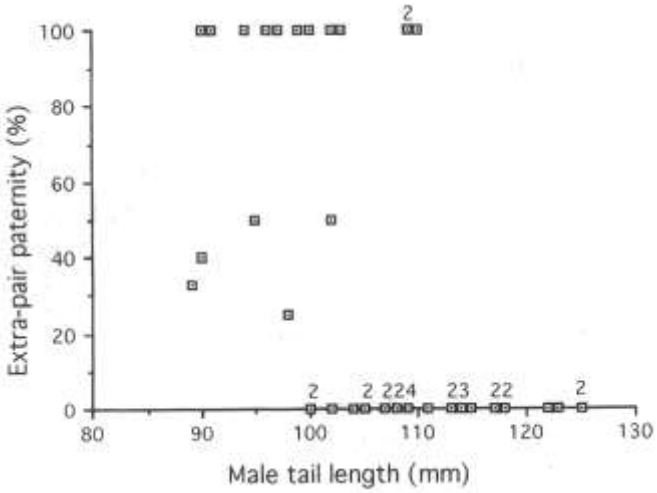
- 1 cm-el rövidebb toll
- Csak elvágva/ragasztva
- Csak megfogva
- 1 cm-el hosszabb toll

Tojók a hosszabb farok tollú hímeket preferálják, akiknek több utóduk van











Néhány további érdekes példa

Szélső faroktollak szerepe a párválasztásban füstifecskéknél

Anders Pape Møller

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

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

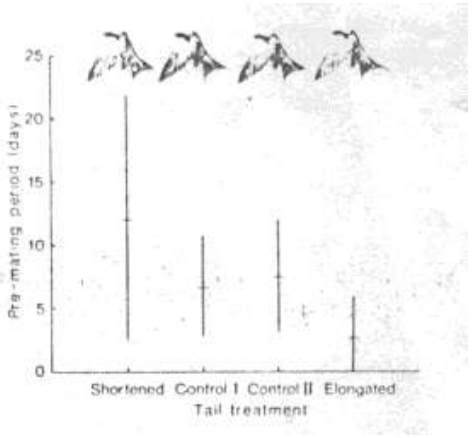
Moller A.P. 1988. Female choice selects for mail sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*
Moller A.P. 1992. Females prefer large and symmetrical ornaments. *Nature*

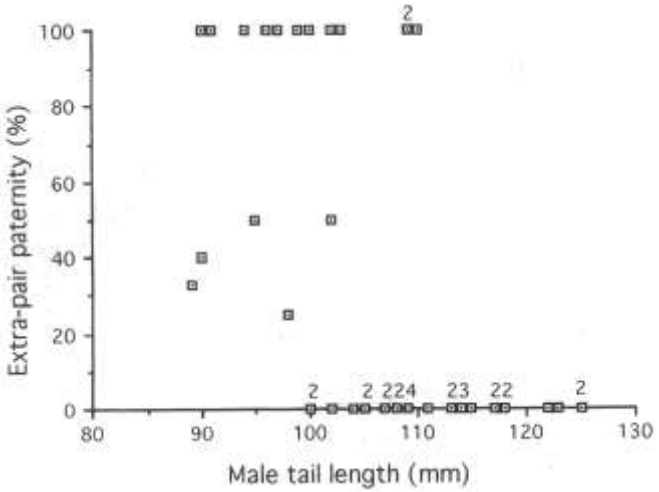
Füsti fecske

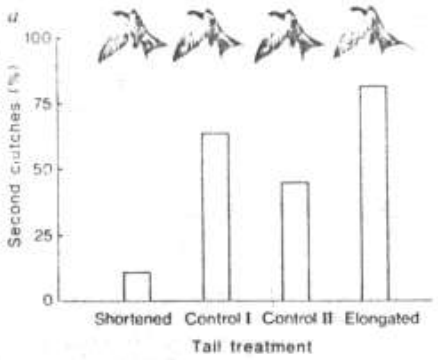
- Tojók a hosszabb farok tollú hímeket preferálják
- Tojók a szimmetrikusabb farok tollú hímeket preferálják

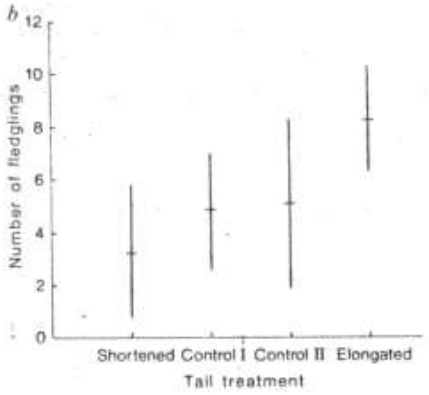
Hölgyválasz

Handicap (hátrány) hipotézis







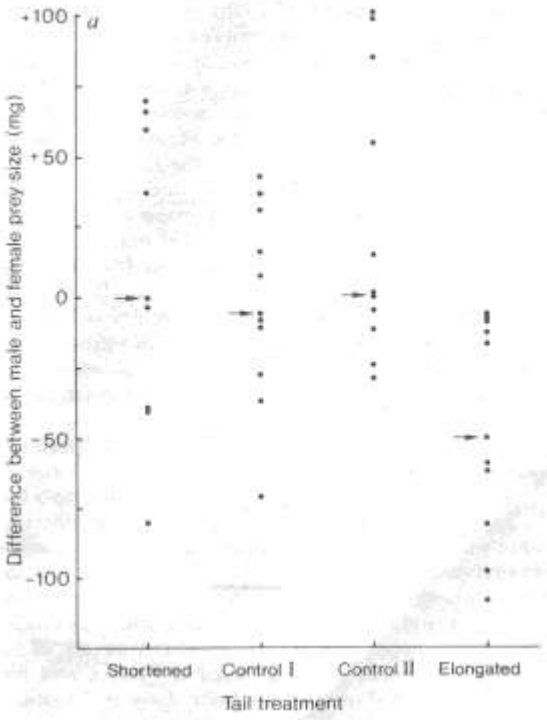


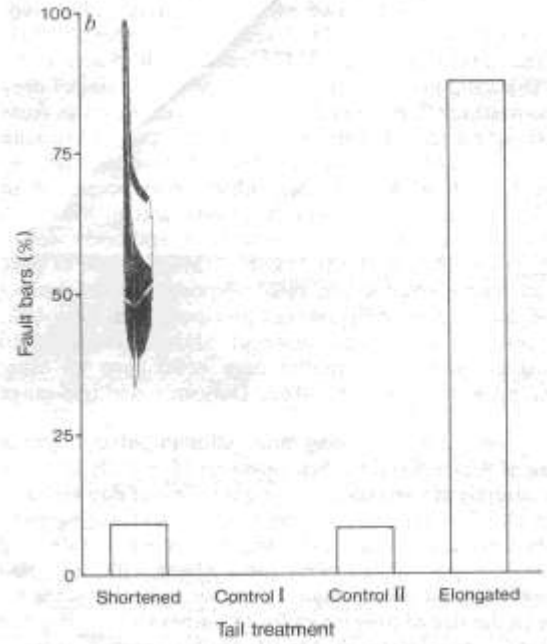


Miért nem hosszú minden hím faroktolla?

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.





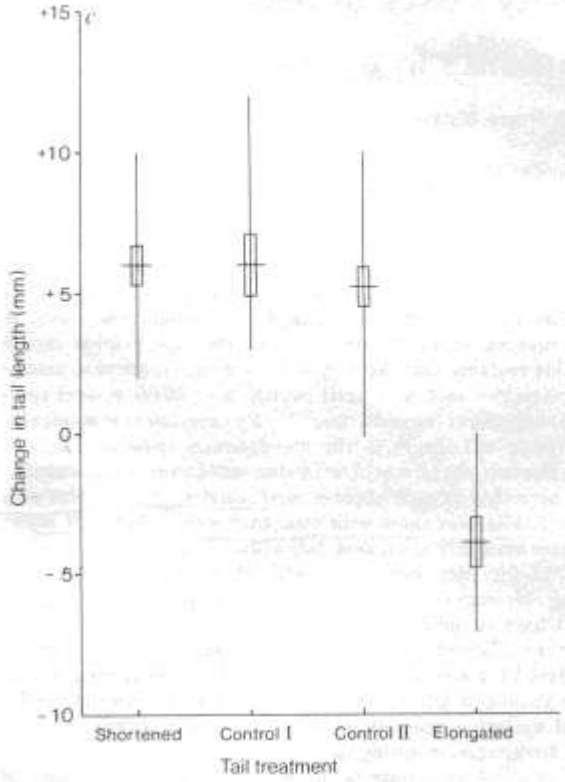
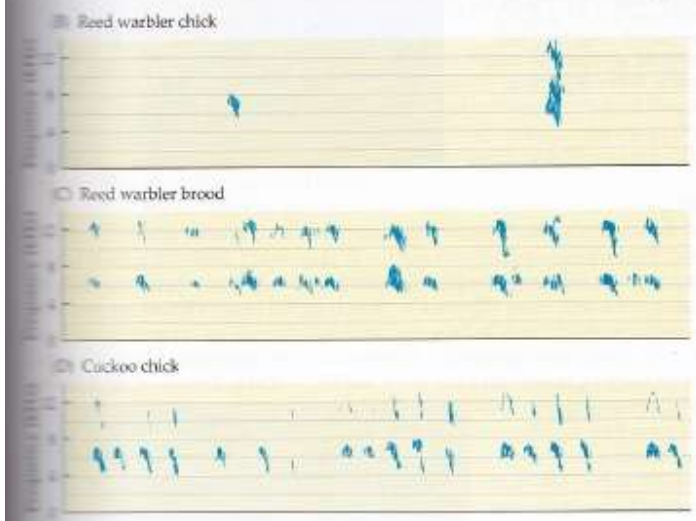


FIG. 1 *a*, Difference in median prey size (mg) taken by males and their mates to offspring aged 8–12 d in their first brood in relation to tail-size manipulation. Arrows indicate medians for each group. The difference in prey size differed among groups ($F = 5.25$, $P < 0.01$). The group with elongated 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. Sample sizes are 11, 9, 12 and 8 for the four groups. 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), ±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**

→ hallgatózás (eavesdropping)

Még több hallgatózás…

- 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 „hallgatózás” 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



- <u>vizuális</u>: zengőlegyek (darázs), királysikló (korallkígyó), álcsüngő (csüngőlepke)
- <u>akusztikus</u>: 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

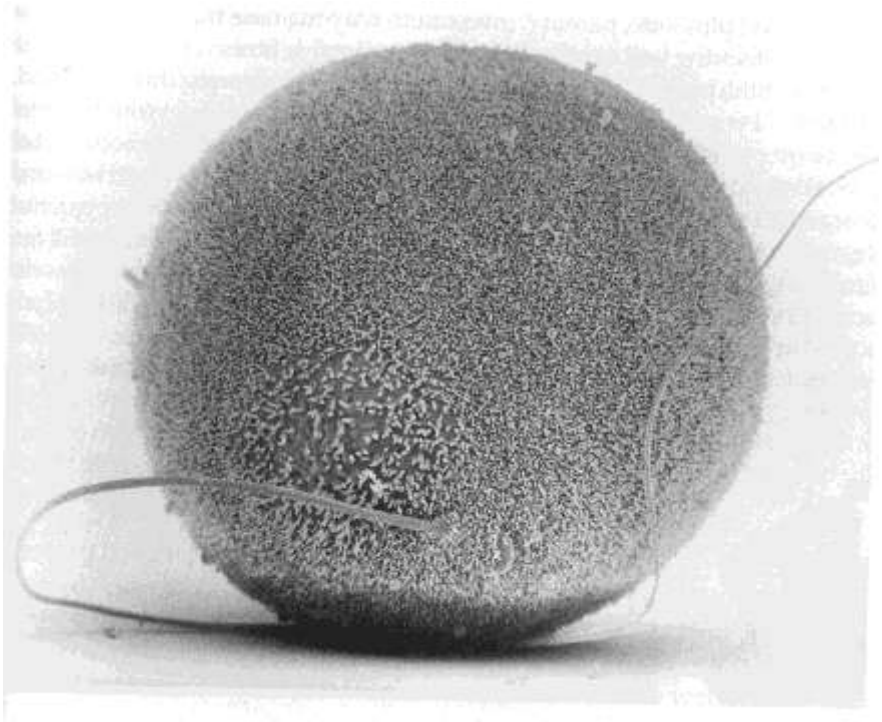
Darwin feltételezte, hogy a természetes szelekción kívül még egy típusú szelekció létezik, amit *szexuális szelekció*nak nevezett el

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

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 ivarosan 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 allélnek az esetleges rossz háttér-fitnessű genetikai környezetből, segíti a rátermett allélek koncentrálódását 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 mktsai 1972)
  - izogámiából eredeztethető

<u>Elmélet</u>:
  - 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 fitneszét a nőstényekhez való hozzáférés korlátozza
- A nőstények fitneszét a források száma, és az utódok minősége

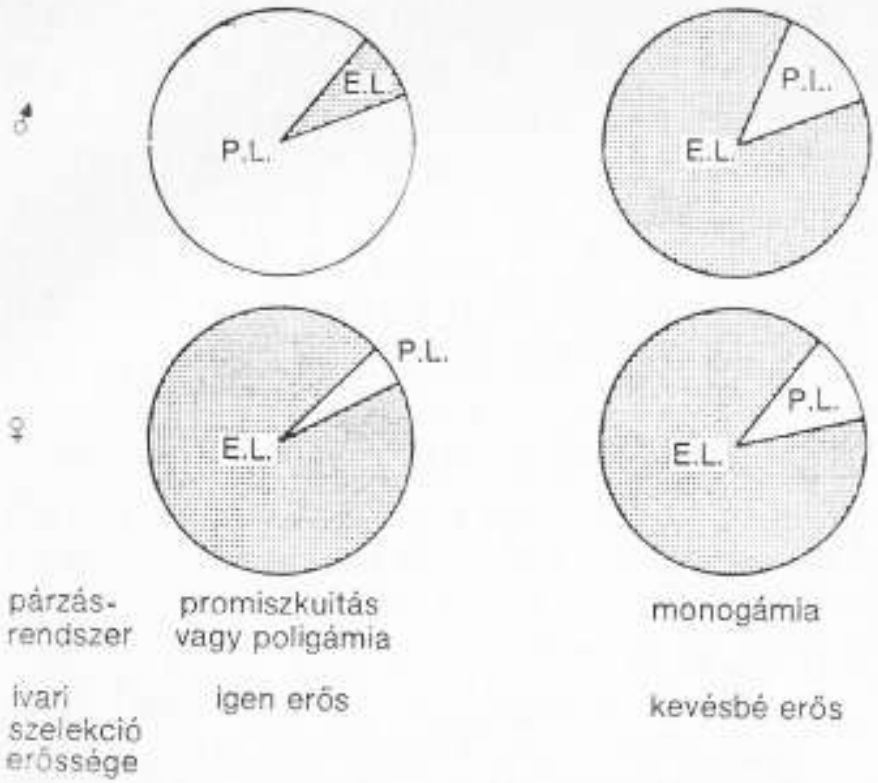
Bateman szabály

a gamétanagyság jól jellemzi a nemek befektetéseit → ráfordítás-haszon modellek
- kicsit befektető nemnek (hím) jobban megéri sok nősténnyel párzani
- 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

	Egy egyed maximális utódszáma egész élettartama alatt	
faj	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 reproduktiv teljesítmény (ezt jelképezi a kör). A reproduktiv teljesítményt szülői teljesítményre (E. L.=fiatalok létrehozása és felnevelése) és párzási teljesítményre (P. L.=násztevékenység és kopuláció) lehet felosztani; ezeket a kör világos, illetve satírozott része érzékelteti. Általában a hímek nagyobb párzási 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 párzási 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 fitneszét a nőstényekhez való hozzáférés korlátozza
- A nőstények fitneszét 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 párzani
- 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

<u>Eltérés várható ha az ivarok költsége és/vagy haszna jelentősen eltér</u>:
Képzeljük el, hogy a hím utód kétszer akkora ráfordítást igényel!
Olcsóbb ivar irányába eltolódik az ivararány

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

A kedvezőbb ivar irányába eltolódik az ivararány

Eltérések az 1:1 ivaaránytól

Párzásért 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 ivaarány

Eltérések az 1:1 ivaaránytól

<u>Szülő kondíciója, rangja</u>

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)

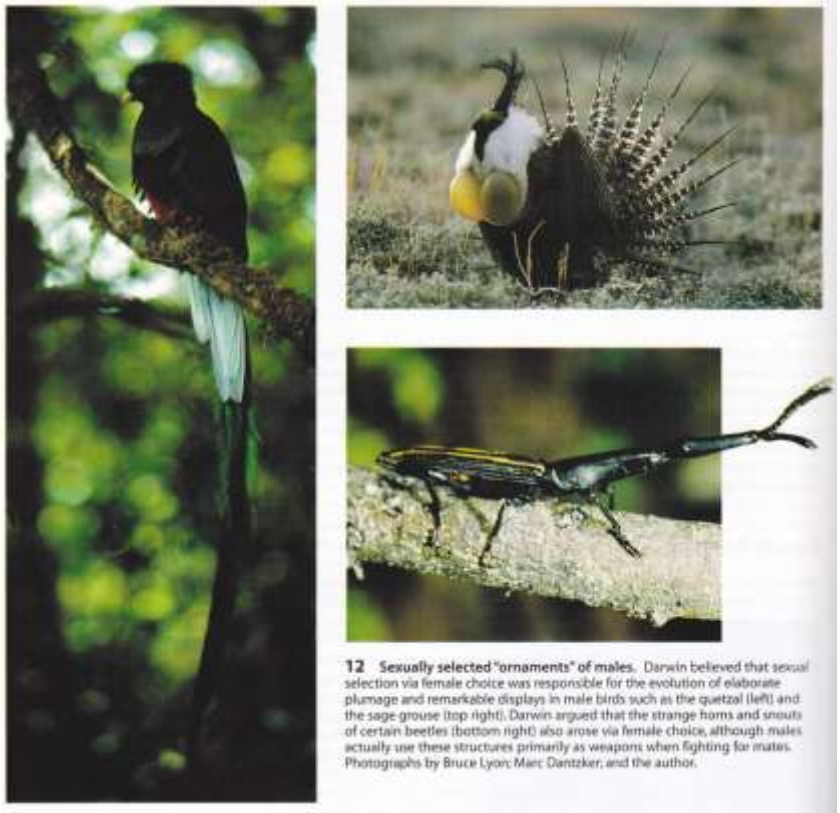
- Indirekt előnyök
  - **Egészséges partner (healthy mate)**---> a nőstény és utódai elkerülhetik a fertőző betegségeket és parazitákat
  - **Jó gének (good genes)**---> az utódok örökölhetik az apa jó életkilátásait (pl. hosszú élettartam)
  - **Elfutó szelekció (runaway selection)** ---> a fiú utódok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

→ jelzések használata

Párválasztási előnyök

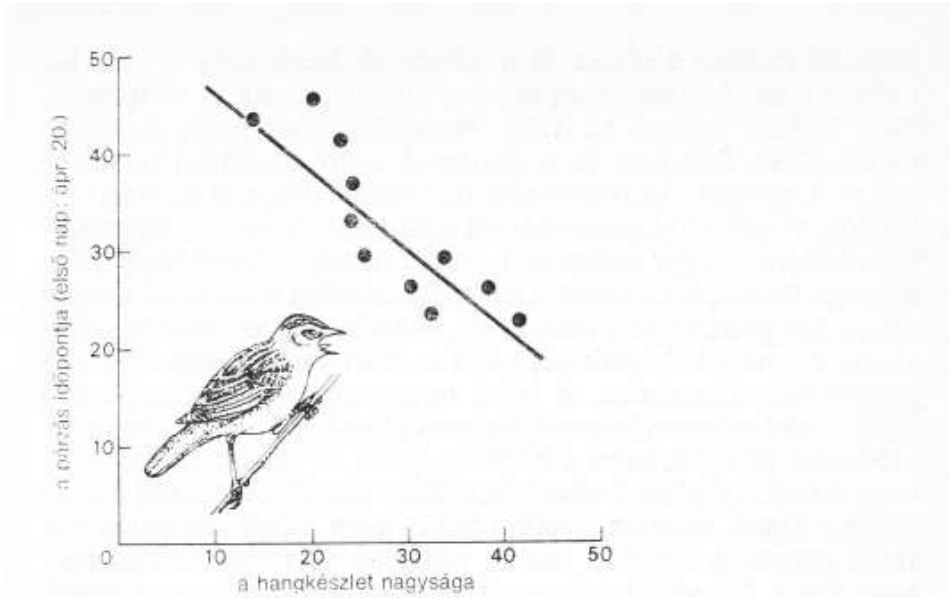
Jelzések

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 Dantzker; 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 (Catchopole, 1980)

Akusztikus „pávafarok” --->

Szexuális szelekció

Szexuális (ivari) szelekció fajtái:

- intraszexuális szelekció (hím-hím versengés)



- interszexuális szelekció (hölgyválasz)

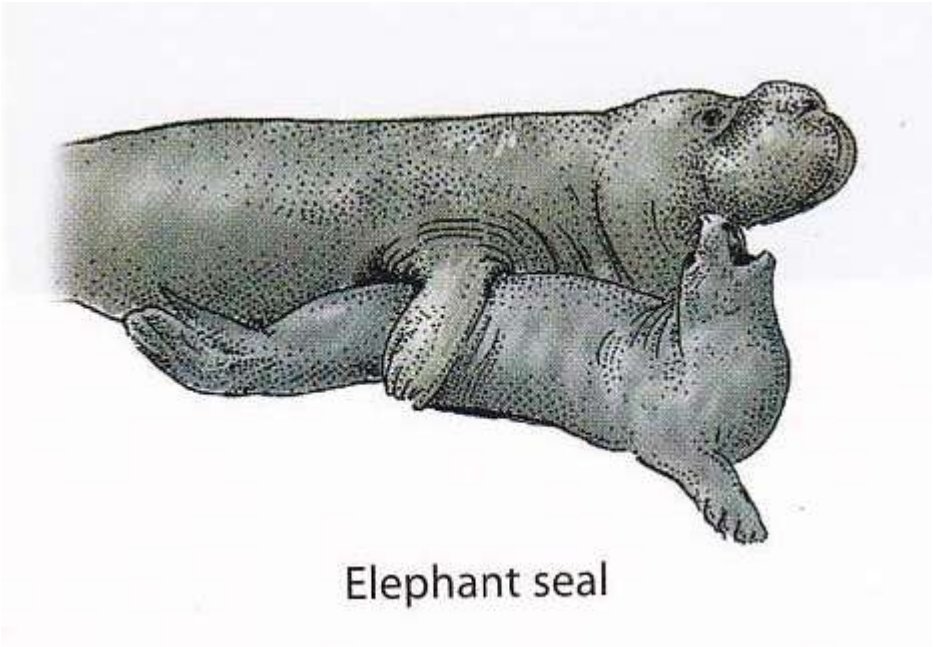


- alternatív stratégiák (spermakompetíció)

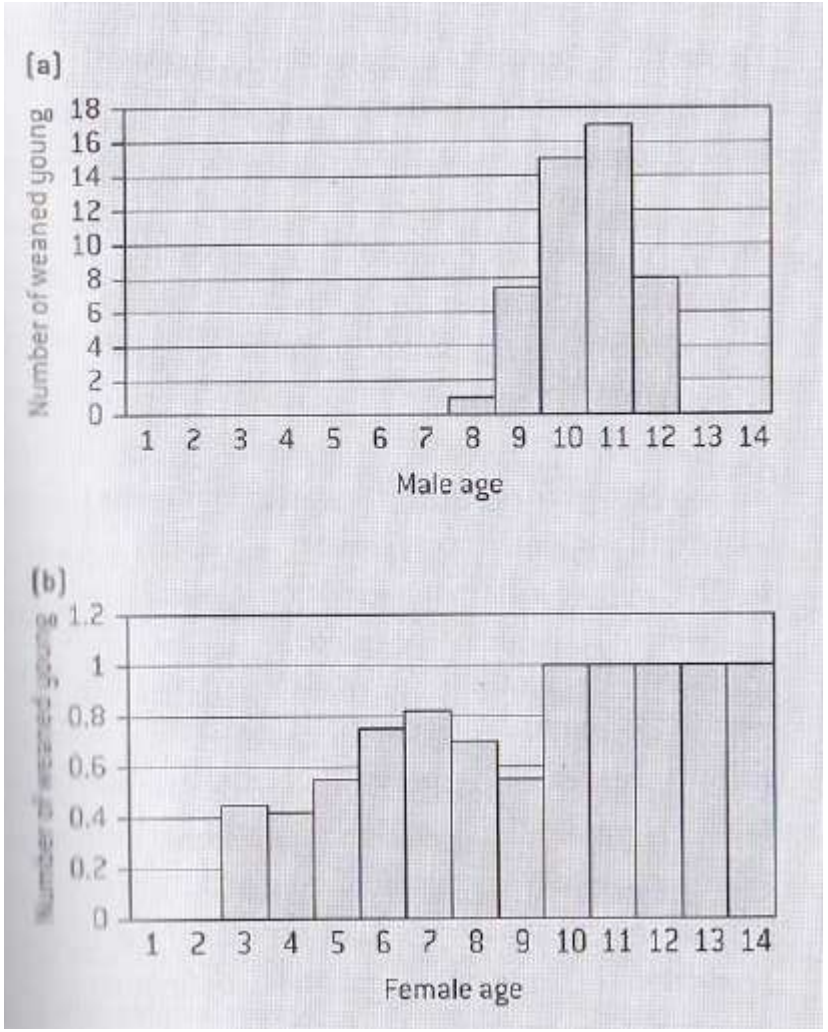
A legnagyobb testű elefántfóka hímeknek van esélye háremet tartani (8 hím termékenyítette meg egy partszakasz összes (348 nőstényét).

Csak a ~ 8 éves vagy idősebb hímeknek van utóda.

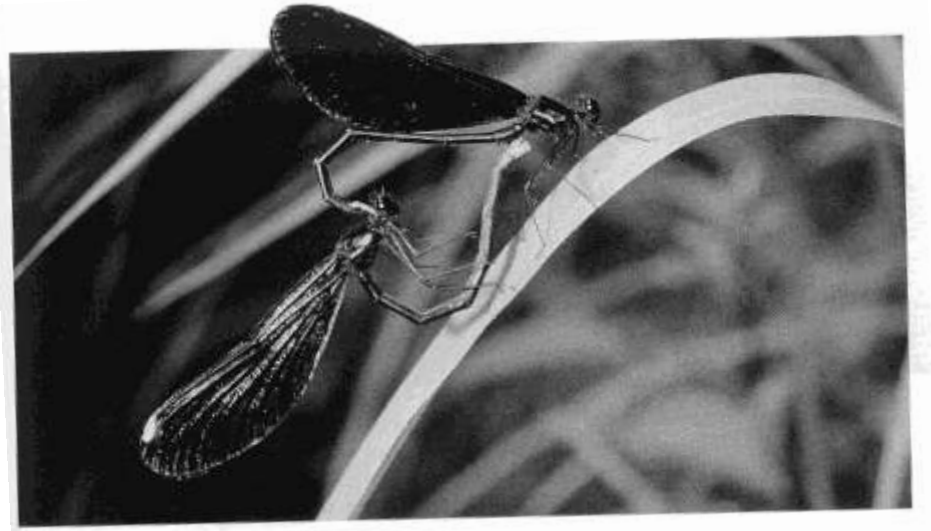
Az elefántfóka utódok száma a hímek (male) és nőstények (female) kora függvényében

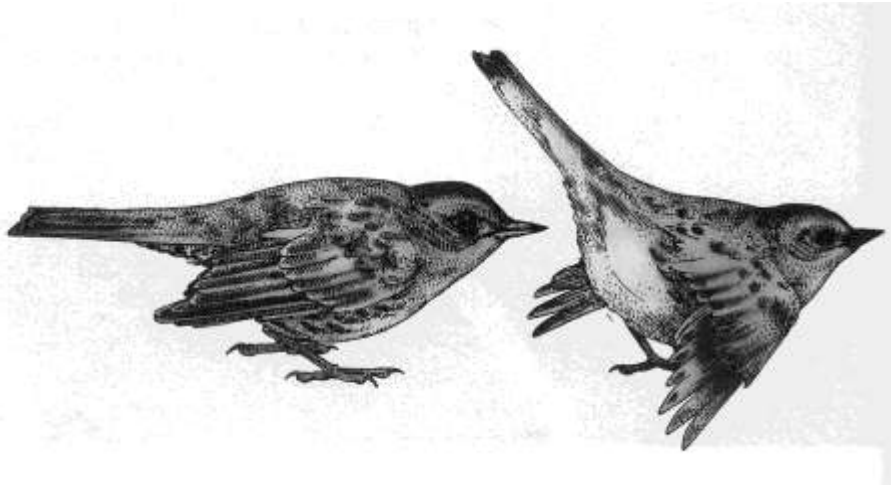


Elephant seal

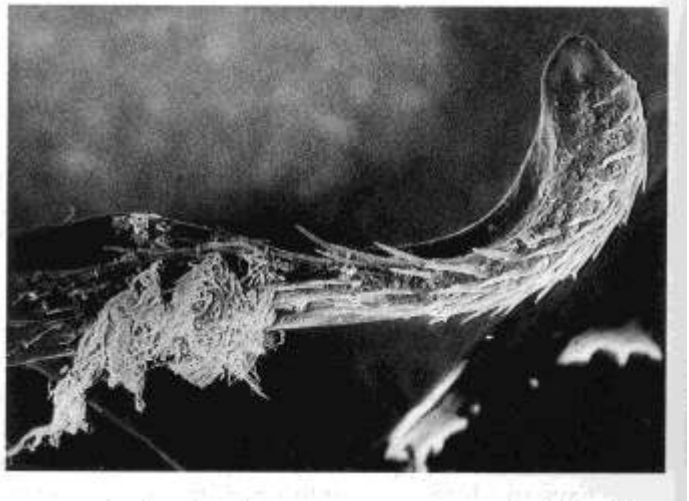


Spermium kompetíció









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. Párzási 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

Párzási rendszerek

- monogámia (rövid vagy hosszú távú, szociális monogámia…)
- poligínia
- poliandria
- Promiszkuitás (poligámia)

Fitnesz maximalizálása

- Hím: sok nősténnyel párosodik, a nőstények gondozzák az utódokat
- Nőstény: 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

- 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

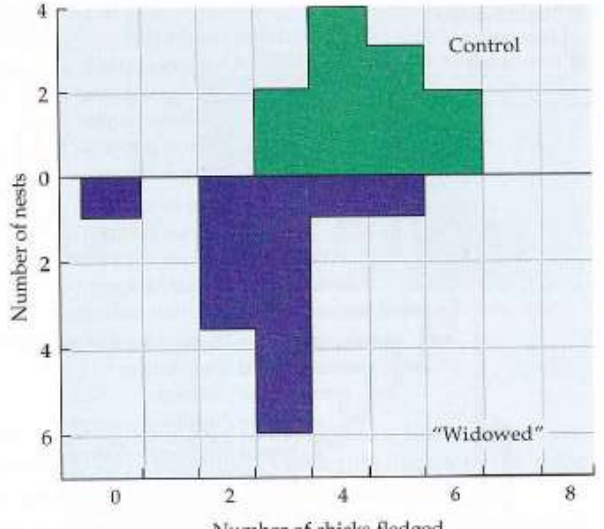
monogámia – biparentális gondozás

- 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 gyümölcsevőnél, 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 prediszpozíció:
  - 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 csontoshal-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



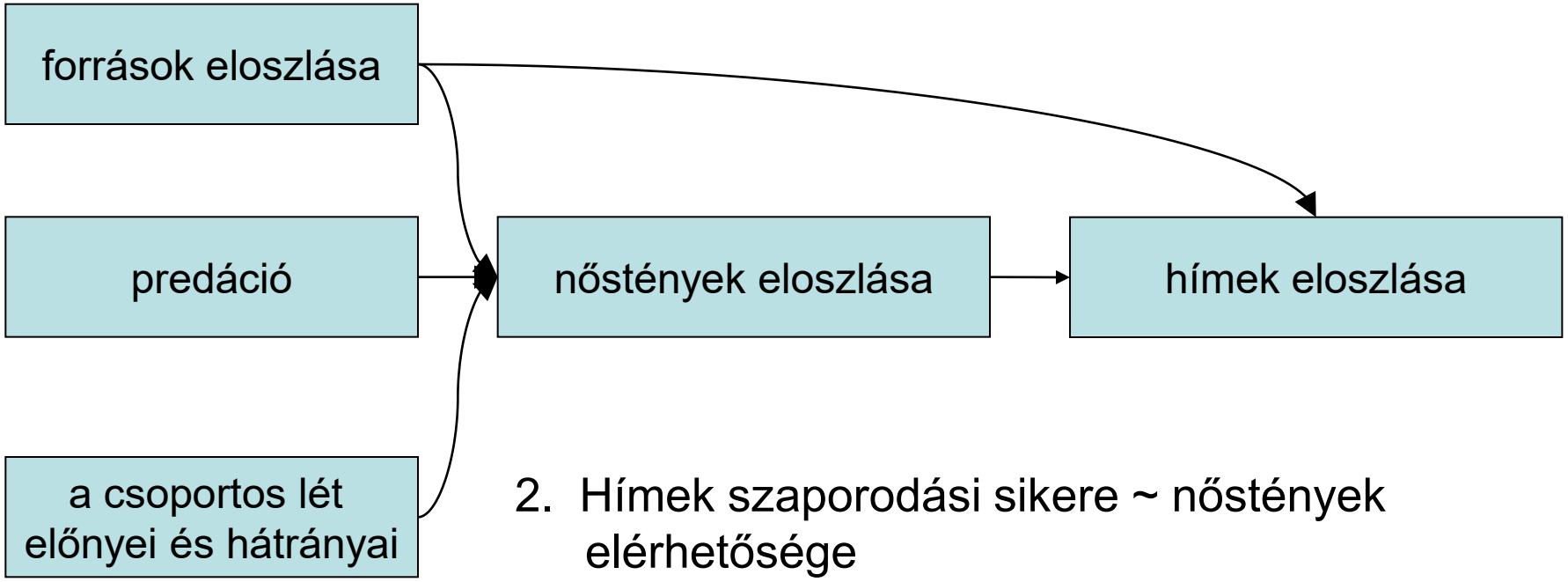
Halak utódgondozási rendszere – Hipotézisek

- 1. hipotézis: Apasági bizonyosság
  - önmagában nem elég: a dezertálással többet is lehet 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 nőstény 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:

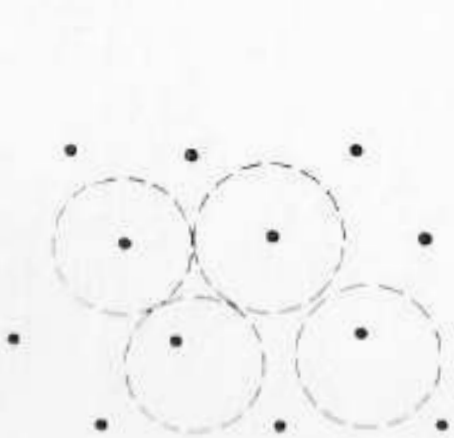
1. Nőstények szaporodási sikere ~ források elérhetősége



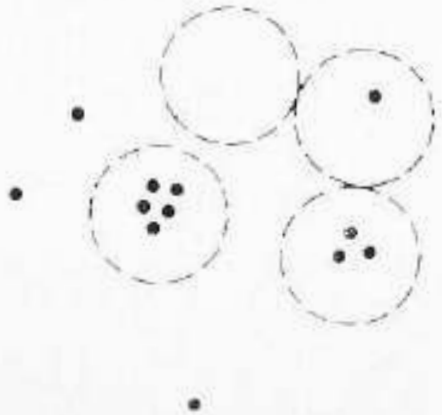
2. Hímek szaporodási sikere ~ nőstények elérhetősége

Utódgondozási rendszerek evolúciója

- Eloszlás szerepe



egyenletes eloszlás;
kevés lehetőség a
poligámiára



egyenetlen eloszlás;
nagy potenciális
lehetőség a poligámiára

7.1. ábra
A környezeti adottságok (táplálék, fészkelőhely) vagy a partnerek térbeli eloszlásának határa néhány egyednek arra a képességére, hogy a készletet vagy a partnert a maga számára kisajátítsa. A pontok egyedeket, a körök revíreket jeleznek. Egyenetlen, feldúsult eloszlás esetén néhány egyednek több lehetősége van a készlet vagy a partnerek aránytalanul nagy részének a birtoklására

Bizonyíték



- szürke oldalú pocok
- nőstény diszperzió ~ táplálék
- hímeknél is
- vajon a hímek eloszlását a nőstények vagy a táplálék eloszlása határozta meg?
- hímeket és nőstényeket egyedileg kis ketrecekbe raktak, és változtatták ezek eloszlását
  - szétszórt nőstények: hímek diszpergálódtak
  - csomós eloszlású nőstények: hímek aggregálódtak
  - hímek eloszlása nincs hatással a nőstények eloszlására

- kauzális kapcsolat a nőstény és hím eloszlás között

Változatosság a párzási és utódgondozási rendszerben

- Nőstények eloszlása ~ védhetőség gazdaságossága
- Egyenletes eloszlás: kis poligínia potenciál
- Csomós eloszlás: nagy poligínia potenciál

Emlős szaporodási rendszerek komparatív elemzése

- Három fő hatás
  - nőstény csapatméret
  - nőstény range (táplálkozó terület) méret
  - szaporodás szezonalitása

Emlős szaporodási rendszerek komparatív elemzése

- Nőstény magányos: range védhető a hím által
- nőstények 60%-ban magányosak
- ha a hím több nőstény területét is tudja védeni, akkor lehet:

poligínia – uniparentális gondozás

impala

hím terrritoriális

nőstények nagy területen kóborolnak

- range védhető a hím által, de kicsi
- de csak egy területet tud védeni a hím

obligát monogámia – biparentális gondozás

sakál **dik-dik antilop**

Emlős szaporodási rendszerek komparatív elemzése

- Nőstény szociális: range védhető a hím által
- a hím egy csapat nőstény területét is tudja védeni:

poligínia – uniparentális gondozás

oroszlán

hím terrritoriális

nőstények rokonok

- Nőstény szociális: range NEM védhető a hím által
- nőstények mozgása kiszámítható

poligínia – uniparentális gondozás

mocsári antilop

hímek aprócska territóriumokat védenek,
és párzanak az áthaladó nőstényekkel

Emlős szaporodási rendszerek komparatív elemzése

- <u>Nőstény szociális: range NEM védhető a hím által</u>
- nőstények mozgása NEM kiszámítható
- hímek nem várnak a nőstényekre, hanem követik őket

poligínia – uniparentális gondozás

elefántfóka

szezonális hárem

a nőstények szaporodása szinkronizált

Emlős szaporodási rendszerek komparatív elemzése

- <u>Nőstény szociális: range NEM védhető a hím által</u>
- nőstények mozgása NEM kiszámítható
- hímek nem várnak a nőstényekre, hanem követik őket

poligínia – uniparentális gondozás

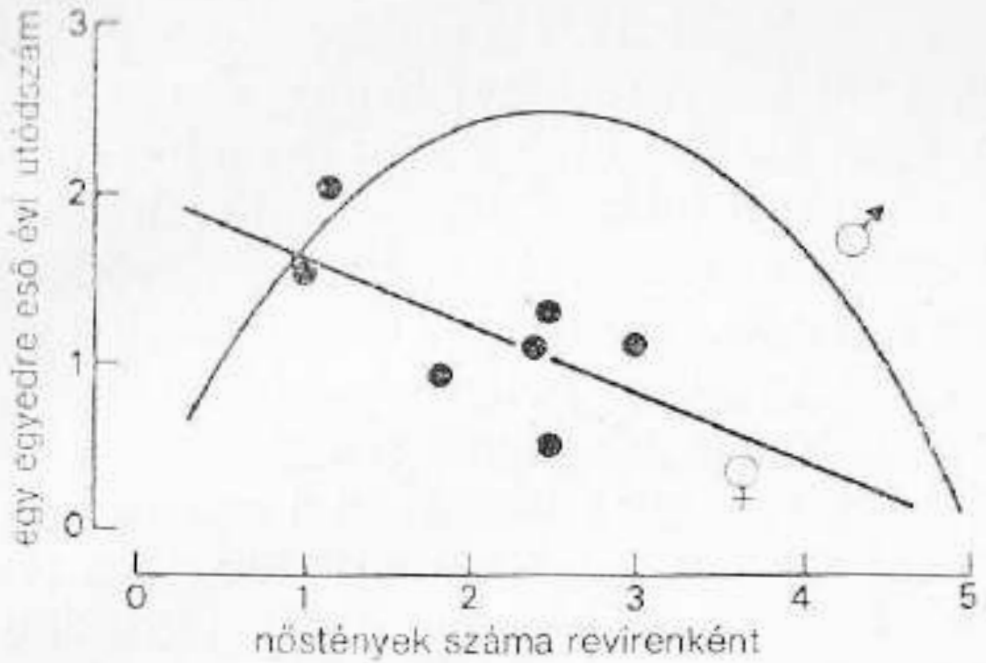
pávián (Papio hamadryas)

permanens hárem

a nőstények szaporodása nem szinkronizált

kafferbivaly

több-hímes hárem



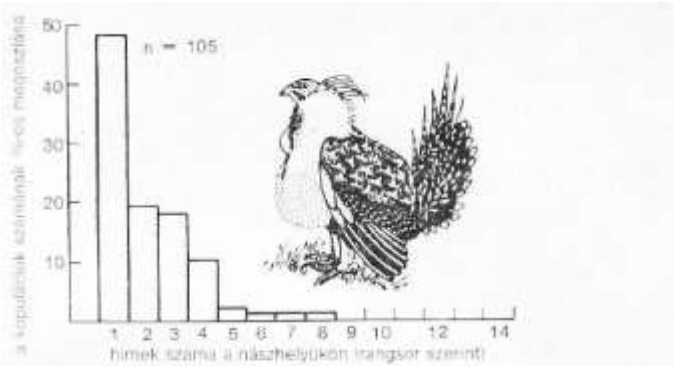
7.2. ábra

A sárgahasú marmota *(Marmota flaviventris)* szaporodási sikere egy-egy hím revírjére eső nőstények számának a függvényében. A nőstény sikere a nőstények számának növekedésével csökken (fekete pontok). A hím sikere (amit úgy számolhatunk ki, hogy a nőstényenkénti sikert megszorozzuk a nőstények számával) 2—3 nőstény esetén a legnagyobb (Downhower—Armitage, 1971)

Lek rendszerek

- Mi a lek?
  - a poligínia egy típusa (csak emlősöknél és madaraknál)
  - a hímek jelképes területet védenek (dürgőhelyek)
  - poligínia másik két típusa: hímek territóriumot vagy háremet védenek
- Hogyan alakulhatott ki ‘lek’ párzási rendszer?
  - nőstények (tojók) válogatóssága
  - predáció csökkentése (csapat előnyei, ill. legjobb hely mindig a középső)
  - ‘hotspots’ hipotézis (hímek olyan helyekre ahol sok nőstény van)
  - ‘hotshots’ hipotézis (alacsony rangú hímek a magas rangúak köré)

Példák:
- túzok
- fajdok (nyírfajd, ürömfajd)
- barátpipra
- kalapácsfejű repülőkutya
- lantszarvú antilop (szasszabi)



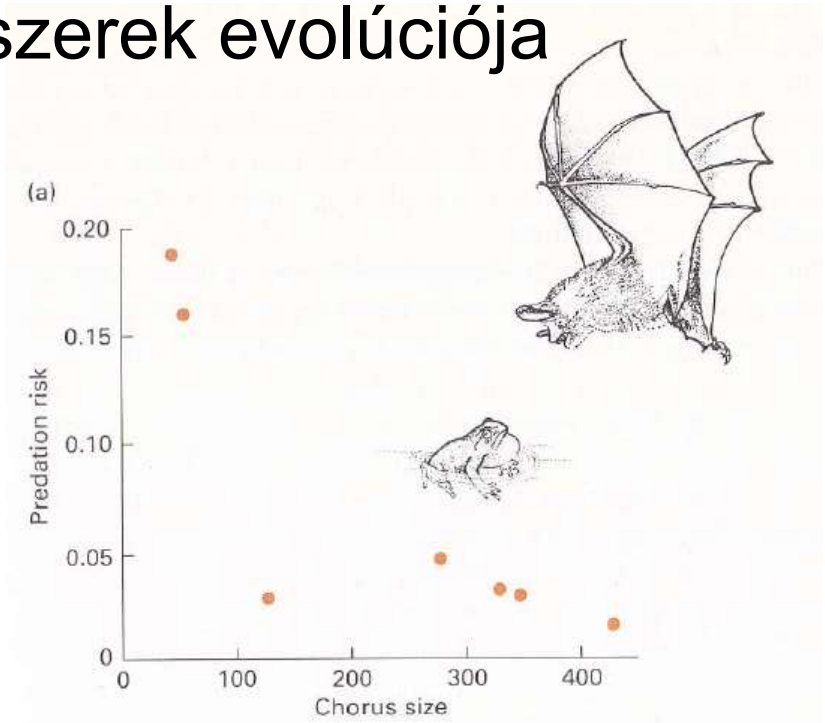
7.4. ábra
Az ürömfajd (*Centrocercus urophasianus*) dürgőhelyein csaknem minden kopulációra kevés kakas jut. A legsikeresebb kakasok azok, amelyeknek a revírje a dürgőhely közepére esik (R. H. Wiley, 1973 nyomán)

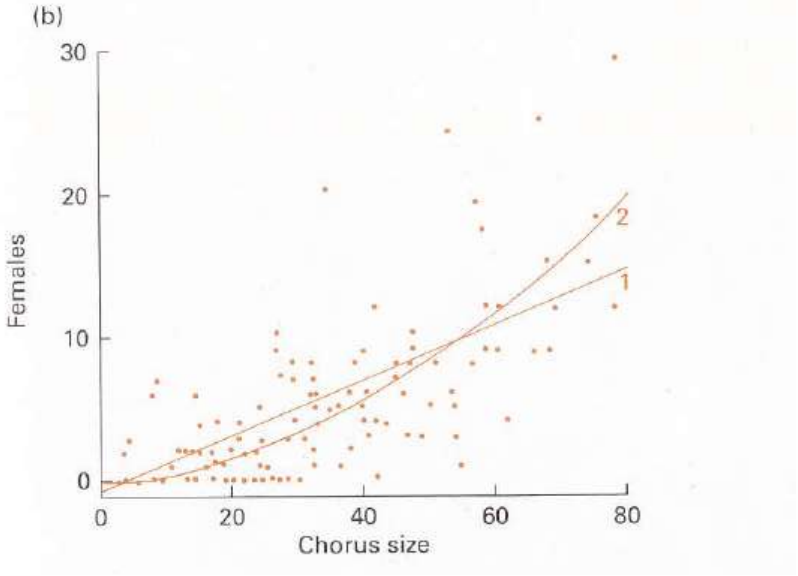
Video: nyírfajd, barátpipra, lantszarvú antilop

Utódgondozási rendszerek evolúciója

Predáció szerepe az eloszlásban

Nagy csoportokban lévő hímek jobban vonzzák a nőstényeket, mert kisebb a predációs veszély





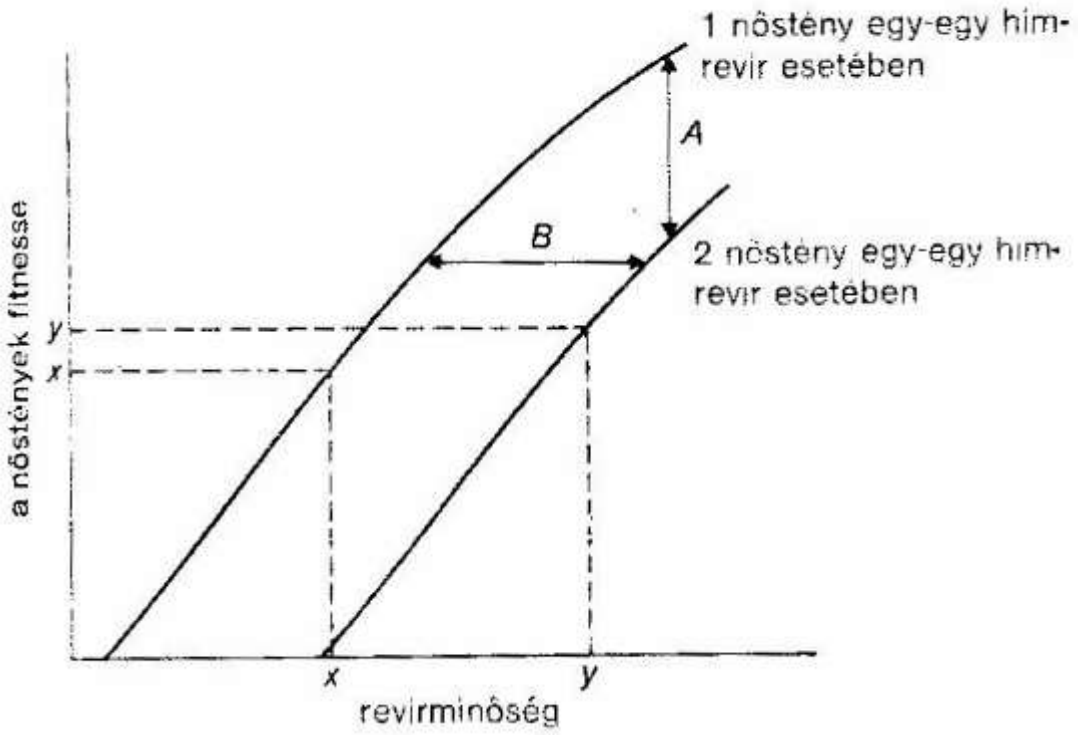
-Poliandria
Pettyes libegő cankó
A tojó 40 nap alatt akár 5 fészekbe 20 tojást raknak, amely fészekaljakat a más-más hím nevel fel

A tojók revírt védelmeznek



A nyílt poligín rendszerekben miért tűrik el a nőstények a párjuk többnejűségét?

- **<u>Poligínia küszöbérték modell</u>**



csak akkor éri meg a poligínia a nőstény számára, ha a hímnek jobb a területe

- monogámia: hím segít, de gyenge territórium
- poligínia: hím nem segít, de jó minőségű territórium

A nyílt poligín rendszerekben miért tűrik el a nőstények a párjuk többnejűségét?

- **<u>Mi a helyzet, amikor a „második” tojónak kevesebb utódja van monogám helyzetben?</u>**

-Szexi fiú (sexy son) hipotézis
Kevesebb utód, de a szexi fiú utódok révén nagyobb siker
-Átverés
A hím lehetősége, amennyiben a második/harmadik tojó nem tudja detektálni a hím korábbi párjait
-Nincs párnélküli hím

	Monogamous female	Polygynous females Primary	secondary
Pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* (Alatalo *et al.* 1981)	5.4	5.4	3.3
Great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus* (Catchpole *et al.* 1985)	3.3	3.2	1.1

A nyílt poligín rendszerekben miért tűrik el a nőstények a párjuk többnejűségét?

- **<u>Átverés</u>**

Hímek a párbaállás/tojásrakás után, a fészküktől több száz méterre próbálnak második tojóval párbaállni, azonban a párbaállás/tojásrakás után csak az első párjuknál vesznek részt az ivadéknevelésben.

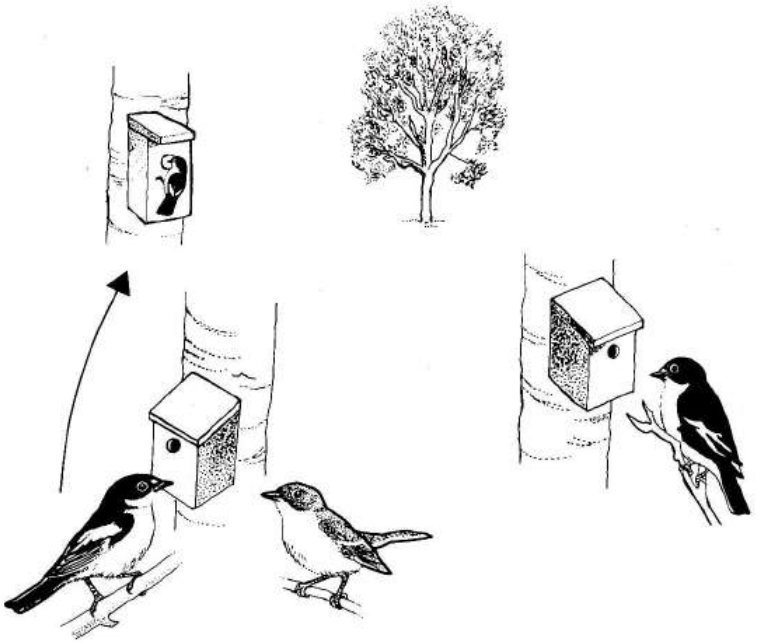
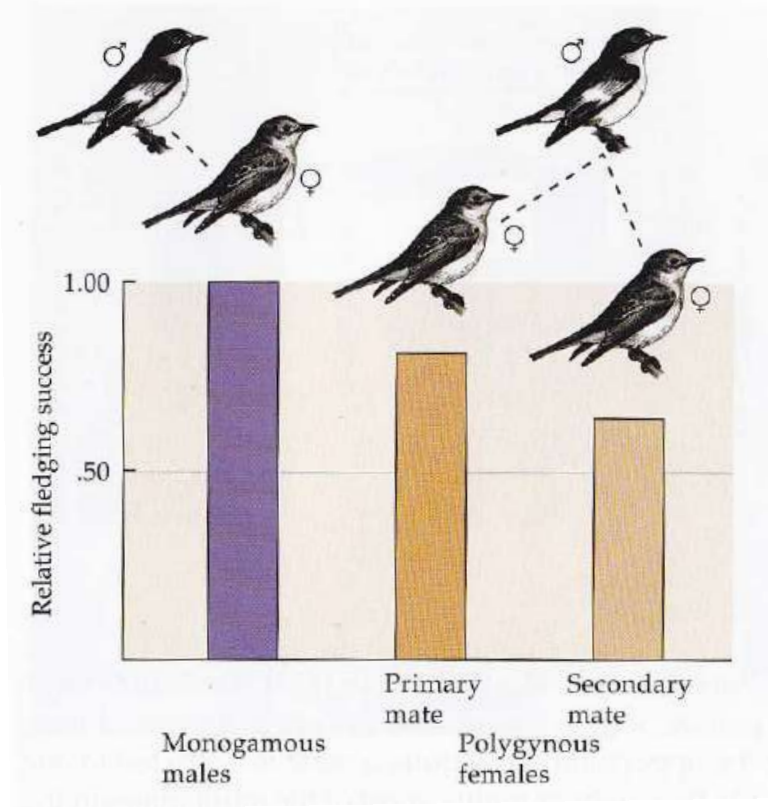


Fig. 9.5. Once a male pied flycatcher has attracted one female, he flies off to another nest site some distance away and tries to attract another. Secondary females suffer because they get little or no help from the male in chick rearing. However females probably are unable to assess whether the male they pair with has another female because of the large distance between a male's two nest sites.

Kormos légykapó
-második tojó párnak kevesebb utóda



Szexuális konfliktus

- Amikor az érdekek merőben eltérnek…
- Tojó: poligínia < monogámia < poliandria
- Hím: poliandria < monogámia <poligínia

- A szürkebegy esete: polyginandria!

Az utódgondozás (és a párzási rendszer) sem fixált fajon belül

egyes fajoknál változatos lehet populációk között vagy populáción belül is!

pl. széki lile, függőcinege, erdei szürkebegy, Szent Péter hala

a szülők döntési helyzetei játékelméleti modellekkel vizsgálhatók

Videó: Madarak élete DVD3

nandu, laposcsőrű víztaposó, erdei szürkebegy, lazúr tündérmadár, bütykös hattyú

Monogámia

- Valódi monogámia

- Szociális monogámia

  DNS ujjlenyomat módszerek elterjedésével kiderült, hogy sok esetben a monogámia csak látszólagos, a felnevelt utódok gyakran más szülők utódai

  – páron kívüli párzás (‘extrapair copulation’, EPC)
  – fajon belüli fészekparazitizmus

  párőrzéssel (‘mate guarding’) és gyakori párosodással biztosítható a saját utódok magas aránya az alomban vagy fészekaljban

Üzenet: a fitnesz nem az, ami elsőre látszik!

Időleges hím eltávolításos kísérletek (ezáltal akadályozzák a párőrzést)

→ visszatérő hím gondozása csökken

Polyginandria



Erdei szürkebegy

A párzási és ivadékgondozás nagyban függ az adott tojó által használt élőhely minőségétől és méretétől- mindkét ivar részt vesz az ivadéknevelésben

- Poliandria, két hím territóriuma átfed egy tojó territóriumával
- Monogámia amikor egy hím és egy tojó territórium fed át csak
- Poligínia, amikor több tojó territóriuma fed át egy hím territóriumával
- Polyginandria, amikor két hím territóriuma átfed több tojó territóriumával

Polyginandria

Erdei szürkebegy

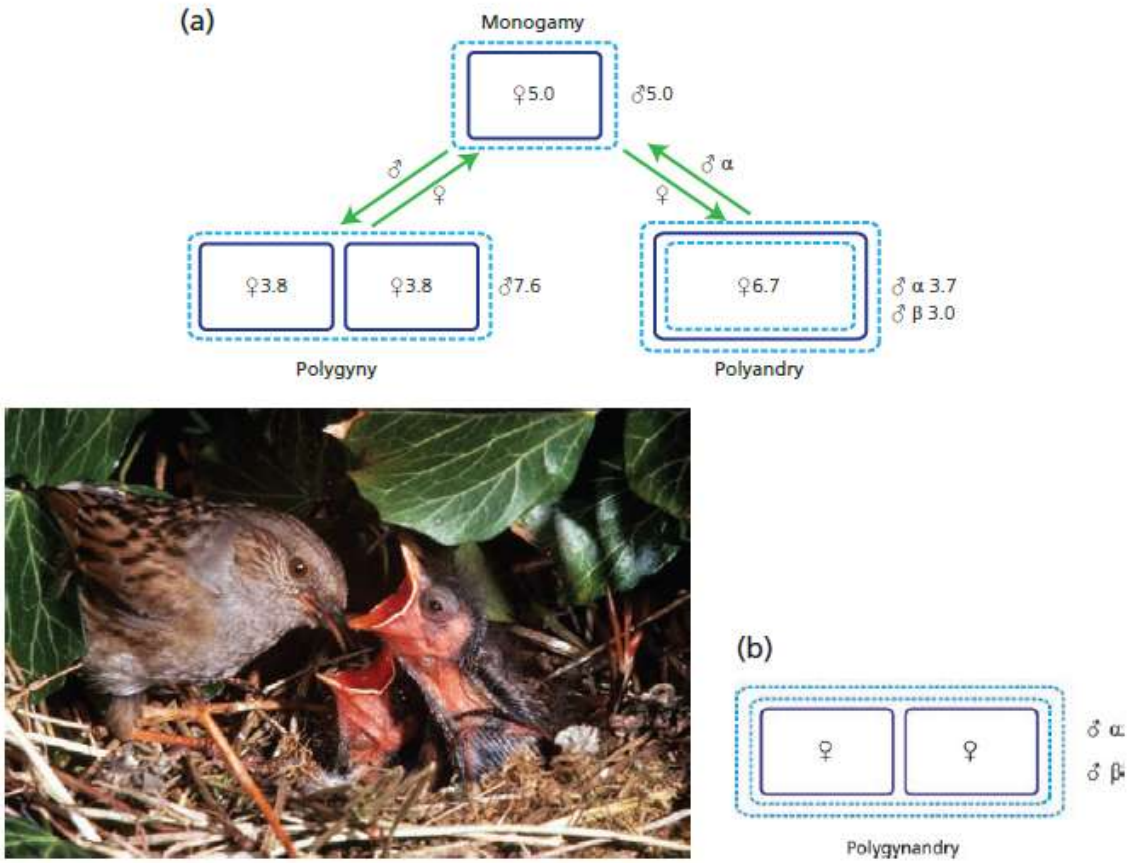


Fig. 9.12 Male dunnock feeding a brood of chicks. Photo © W. B. Carr. (a) Sexual conflict in dunnocks. Female territories (solid lines) are exclusive and may be defended by one or two unrelated males (dashed lines). The numbers refer to the number of young raised per season by males and females in the different mating combinations (maternity and paternity measured by DNA fingerprinting; Burke *et al*. (1989)). Arrows indicate the directions in which dominant (alpha) male and female behaviour encourage changes in the mating system. A male does best with polygyny; the cost of polygyny to females is shared male care. A female does best with polyandry; the cost of polyandry to males is shared paternity. (b) Polygynandry as a stalemate to the conflict: the alpha male is unable to drive the beta male off to claim polygyny, and neither female can evict the other to claim polyandry. From Davies (1989, 1992).

Párzási/párválasztási stratégiák hatása az utódok ivarára és élettartamára

–

A partifecskék különös családi élete viselkedésökológiai és genetikai vizsgálatok alapján



Dr Szép Tibor és Dr Molnár Mónika

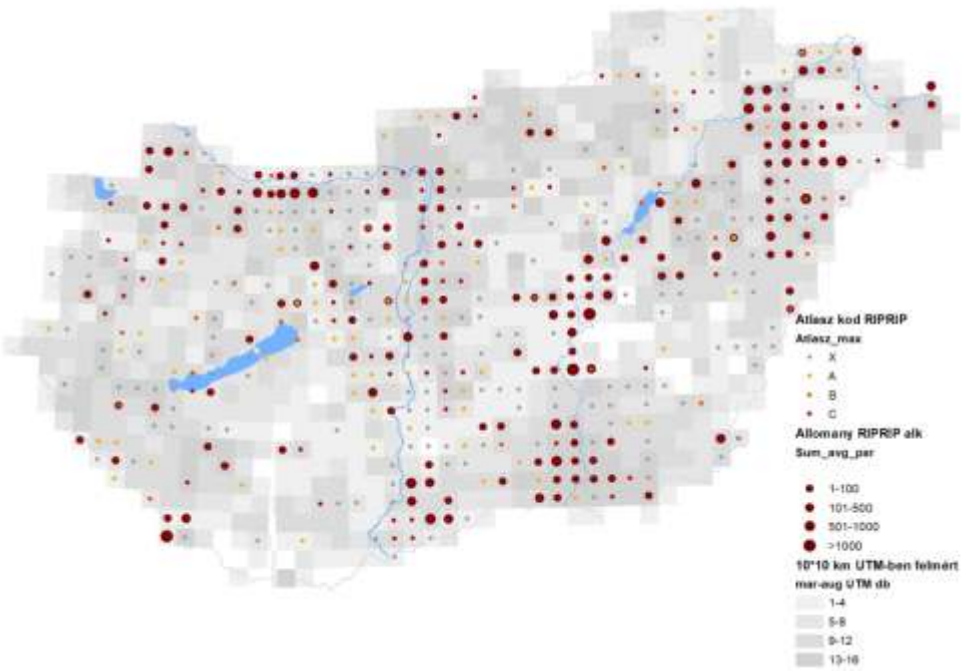
Nyíregyházi Egyetem Környezettudományi Intézet

Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület

Partifecske, ~13g – ritka, hazai állomány 15-50 ezer pár

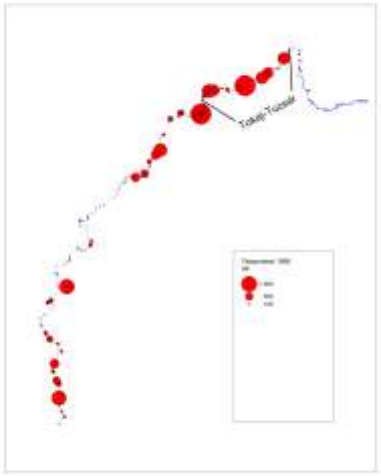




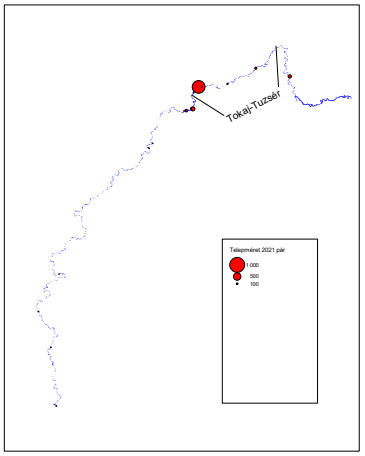


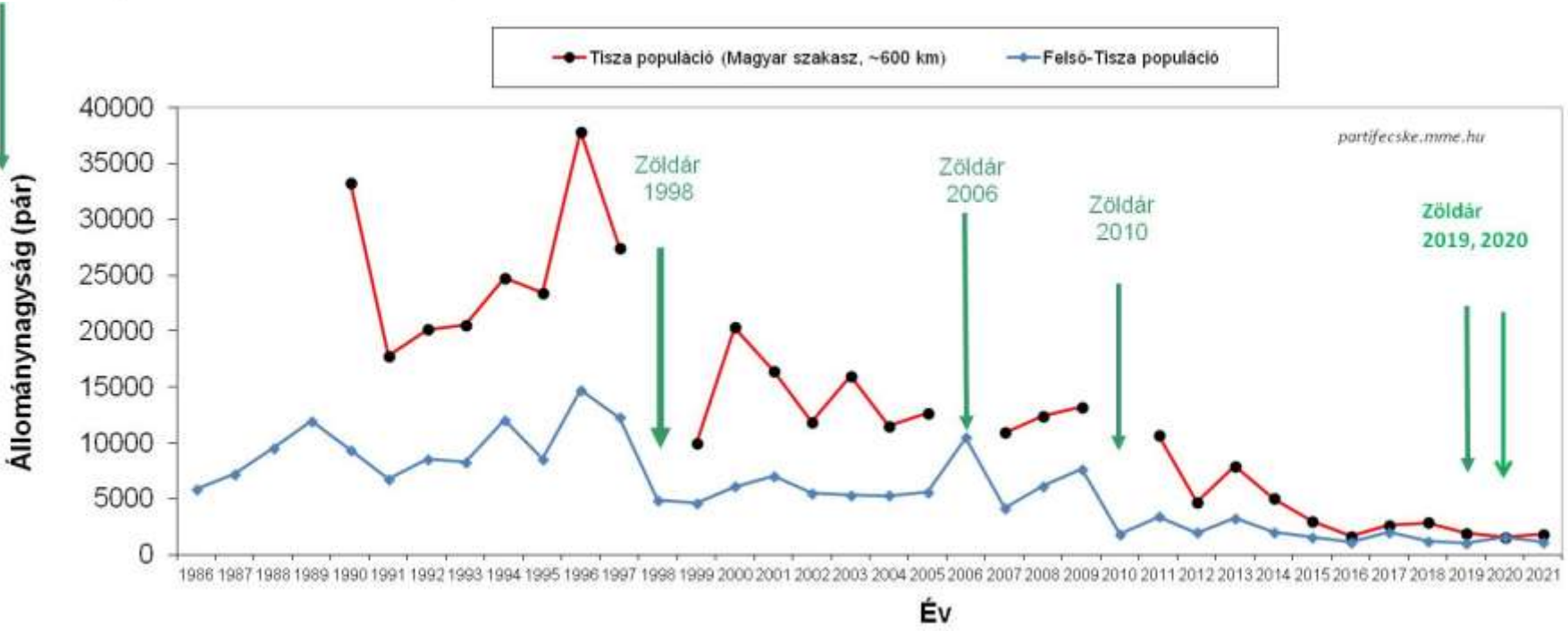
www.mme.hu/magyarországmadarai

Partifecske fészkelő állománya Tisza 600 km-es hazai szakaszán – 2021-ben az 1990-es állománynak csak 6%-a fészkelt!



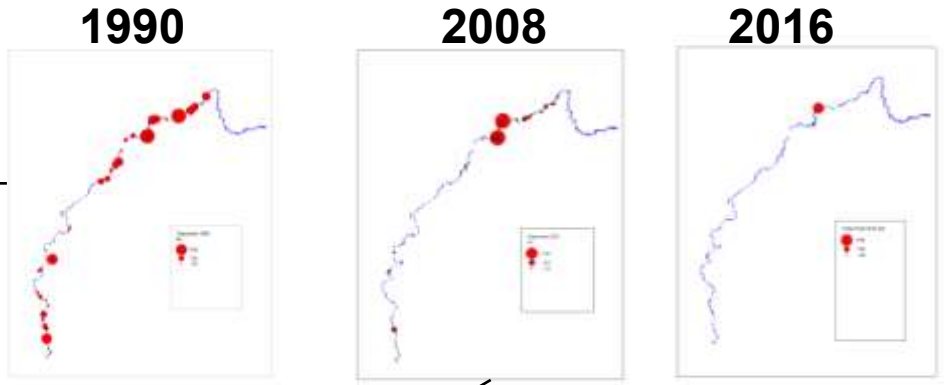




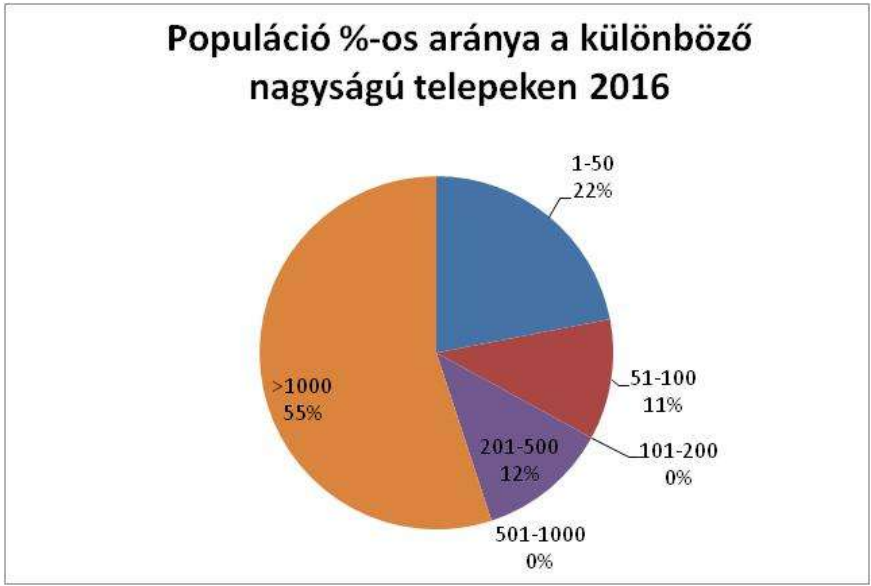


A nagy telepeken fészkelő állományoknál később kezdődött a csökkenés – jelentőség a védelemben











Telepes fészkelés jelentős költségekkel jár

A nagy és sűrű telepeken jelentős lehet a paraziták okozta veszteség

- Partifecske fészkekben számos ízeltlábú faj él köztük számos parazita (Masan és Kristofik 1993)
- Ixodes lividus kullancsfaj – csak a partifecske fé
  gazdaspecifikus vérszívó ektoparazita





Milyen előnyök révén lehet sikeresebb a telepes fészkelés ?



- **Növelheti a predátorok elleni védelmet ???**
  - **Légi ragadozók**
    - **Korábbi észlelés, de alacsony szintű veszély**
  - **Fészekragadozók**
    - **Növekvő veszély**



Fészek ragadozók

- Róka okozta magas veszteségek (2016-ban ~30% a 2400 üregnek kiásva a Tisza legnagyobb telepén, Szabolcs-Zalkod) https://www.youtube.com/watch?v=g-OUsIeQlcY





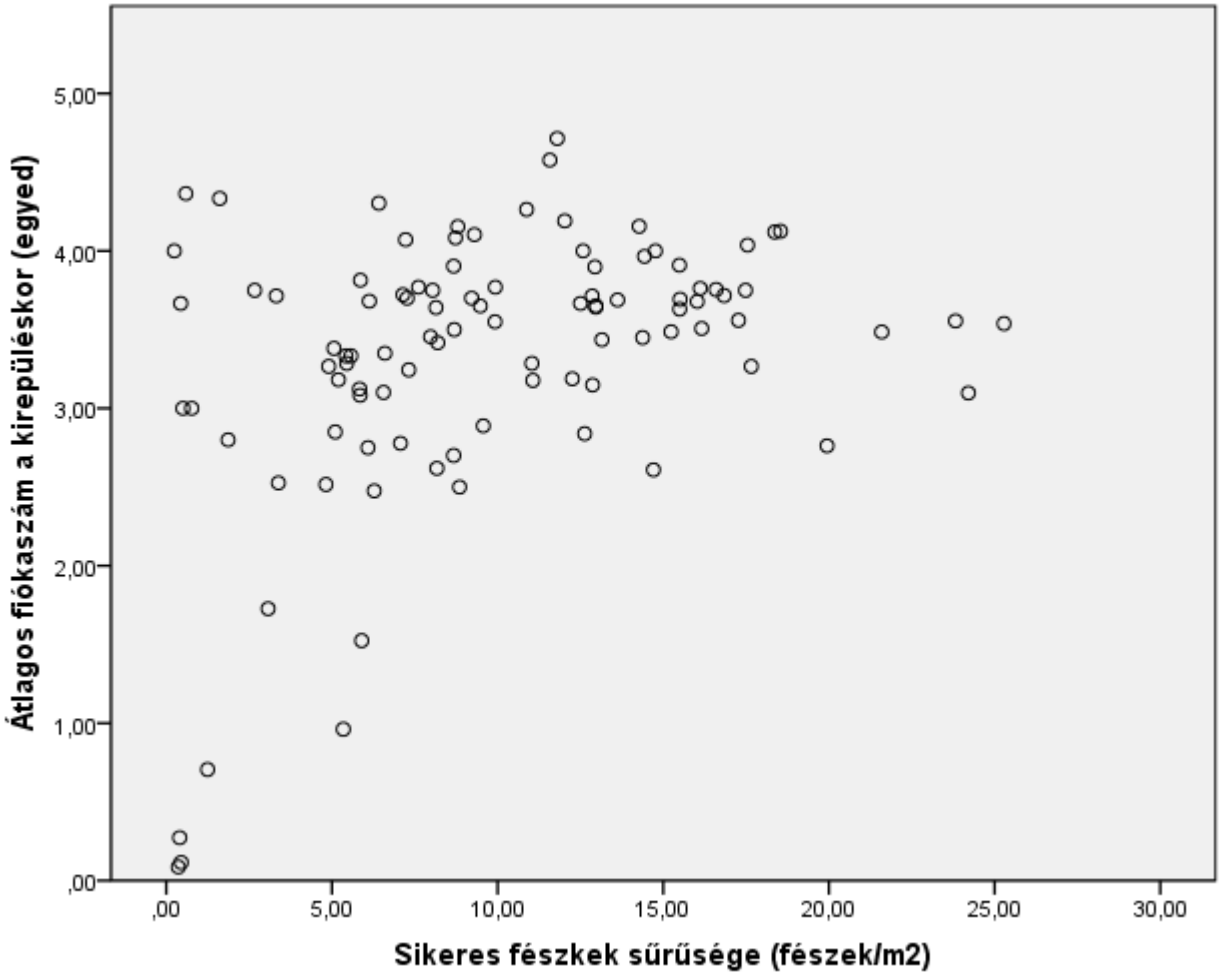
Telepes fészkelés

Növelheti a táplálkozási hatékonyságot, fiókák számát és kondícióját

Információ Centrum Hipotézis – Ha a táplálék nehezen megtalálható de bőséges foltokban van

Passzív/aktív információcsere a táplálék foltokról – nagyobb/sűrűbb telepen hatékonyabb „felderítés/információ szerzés”

Ragadozóktól mentes a teleprészleteken – nagyobb fészeksűrűségnél magasabb fiókaszám



(r=0.382, P<0.001, N=99, Pearson)



Telepes fészkelés

Növelheti a táplálkozási hatékonyságot, fiókák számát és kondícióját

Információ Centrum Hipotézis

Probléma -> Miért vannak nagy számban táplálék foltokat keresők, ha várakozni is érdemes lehet a telepen az információra???

Ha nincs előnyük a keresőknek a várakozókhoz képest akkor a nem várható különbség a telepes és magányos fészkelés között



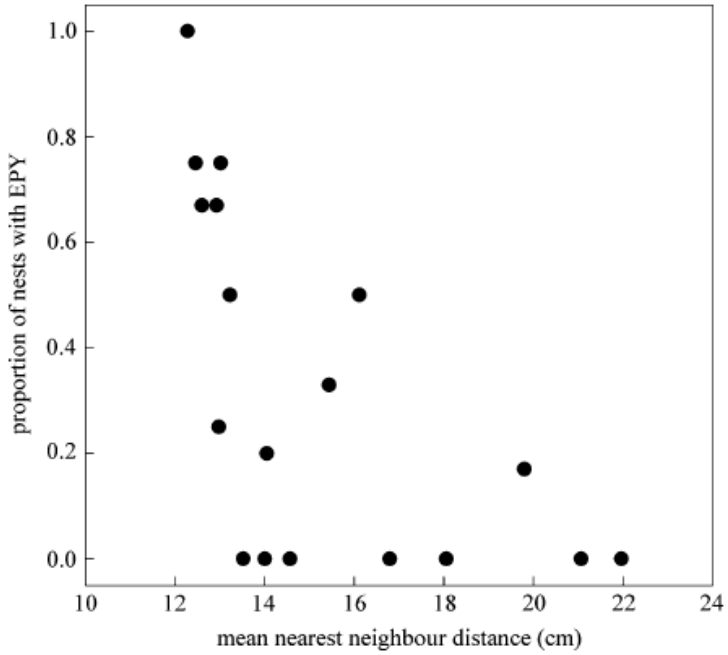
Telepes fészkelés

fajon belüli interakciók növekedése



- **Szociálisan monogám faj, de**
  - **Egyedenként eltérő jelentős előnyök/hátrányok a párzásban/párválasztásban**
  - **Jelentős számú fészek (37%) páron kívüli utóddal (EPY)**
  - **Az EPY szintje magasabb a nagyobb fészek sűrűségnél, nagyobb telepeken**

(Augustin et al. 2007)



A legközelebbi szomszédos fészek távolsága és az EPP utódot tartalmazó fészkek aránya (r = –0.76, N = 18, P < 0.001, Spearman)



A párzás/párválasztási lehetőségek a telepes fészkelésben

Növelheti a párválasztás – párzás során:

- **Alkalmas partner jobb megtalálását - a telepek speciális dürgő helyeknek (hidden lek) tekinthetőek**
- **A sikeres utódgondozáshoz egy pár kell (monogám ivadékgondozás), de lehetőség párzásra a saját párjánál vonzóbb/jobb páron-kívüli hímekkel is –> szociális monogámia**
  - **Jó gének tovább adási/szerzési lehetőségét, páron-kívüli utódok (EPY) révén**

- **A fiókák kondíciójának, várható élettartamának, sikeres szaporodásának növelési lehetősége**

Páron-kívüli párzások a pár hímjének szemszögéből

A hímek a párjuk fertilis időszakában intenzíven őrzik a párjukat apasági biztonságuk érdekében (tandem repülés)



Páron-kívüli párzás a pár tojója szemszögéből

- A páron-kívüli párzásból származó utódok a saját pártól származó utódoknál „jobb” tulajdonságokat örökölhetnek

- A tojók számára „vonzó” hímmel való párzás/párbaállás esetén hím utódok arányának növelése is előnyös lehet, amennyiben a vonzó hím tulajdonságai öröklődnek –> a páron-kívüli párzásból származó hím utódok (szexi fiúk) sikeresen fognak szaporodni



Rizikó -----> a saját pár csökkentheti részvételét az ivadéknevelésben ha apasági biztonsága csökken!

(füsti fecskéknél a hím kevesebbet etet, kevesebbet őrzi a fészket ha csökken az apasági biztonsága -> kirepülő fiókák számának csökkenése, idegen hímek fiókagyilkossága esélyének növekedése)





A párzás/párválasztási lehetőségek a partifecske telepes fészkelésben – vizsgált kérdéseink

- **Milyen mértékű a fiókákat nevelő párok fészkében a más (páron-kívüli) egyedektől származó utódok száma?**
- **A telepen mely egyedek számára lehet előnyös/hátrányos a páron-kívüli utódok lehetősége?**
- **Milyen előnyökkel járhat a páron-kívüli utód?**
- **A fiókákat életkilátására milyen hatással van a nevelő/genetikai „szülők” minősége?**

Helyszín és adatok

Tiszabercel homokbánya 2005, 272 lakott fészek

Szabolcs/Zalkod tiszai telep részlete 2005, 58 lakott fészek

Fészkek endoszkópos vizsgálata

Költő madarak gyűrűzése és fészkük azonosítás

80 fészekből a fiókák kiemelése 15 napos korukban



A genetikai vizsgálatok módszerei

1. Szexálás

2. Rokonságvizsgálat

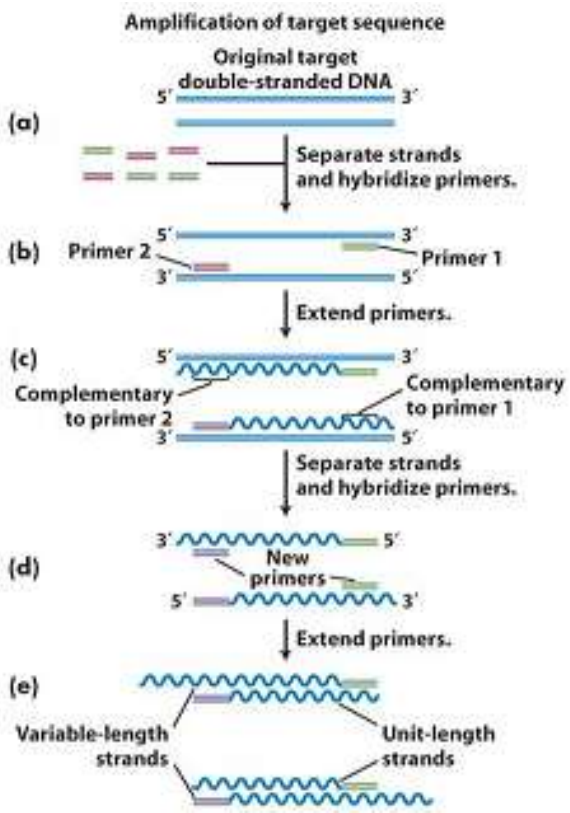
3. Telomerhossz vizsgálata

PCR

A PCR (polimeráz láncreakció) alapelve

A PCR a DNS *in vitro* klónozásának

alapvető módszere, mely során ismert nukleotid sorrendű rövid DNS darabokkal a kívánt DNS szakaszt „kijelöljük”, és egy speciális enzimmel megsokszorozzuk

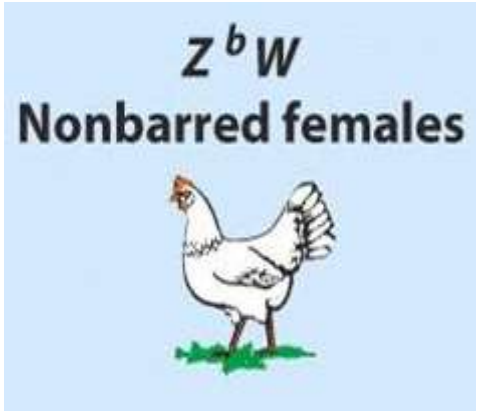




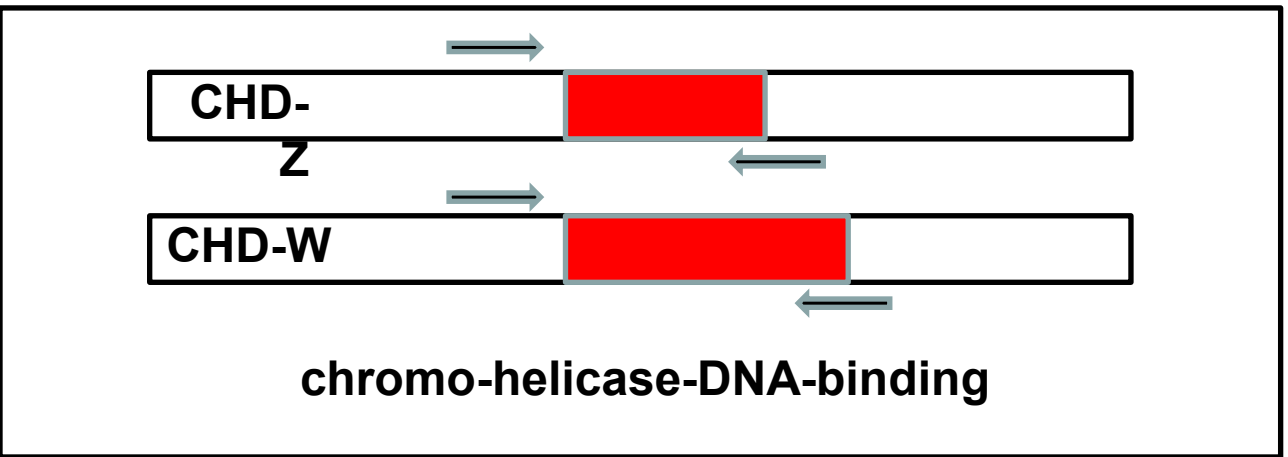
1. Szexálás

DNS-alapú ivar-meghatározás a fiókáknál



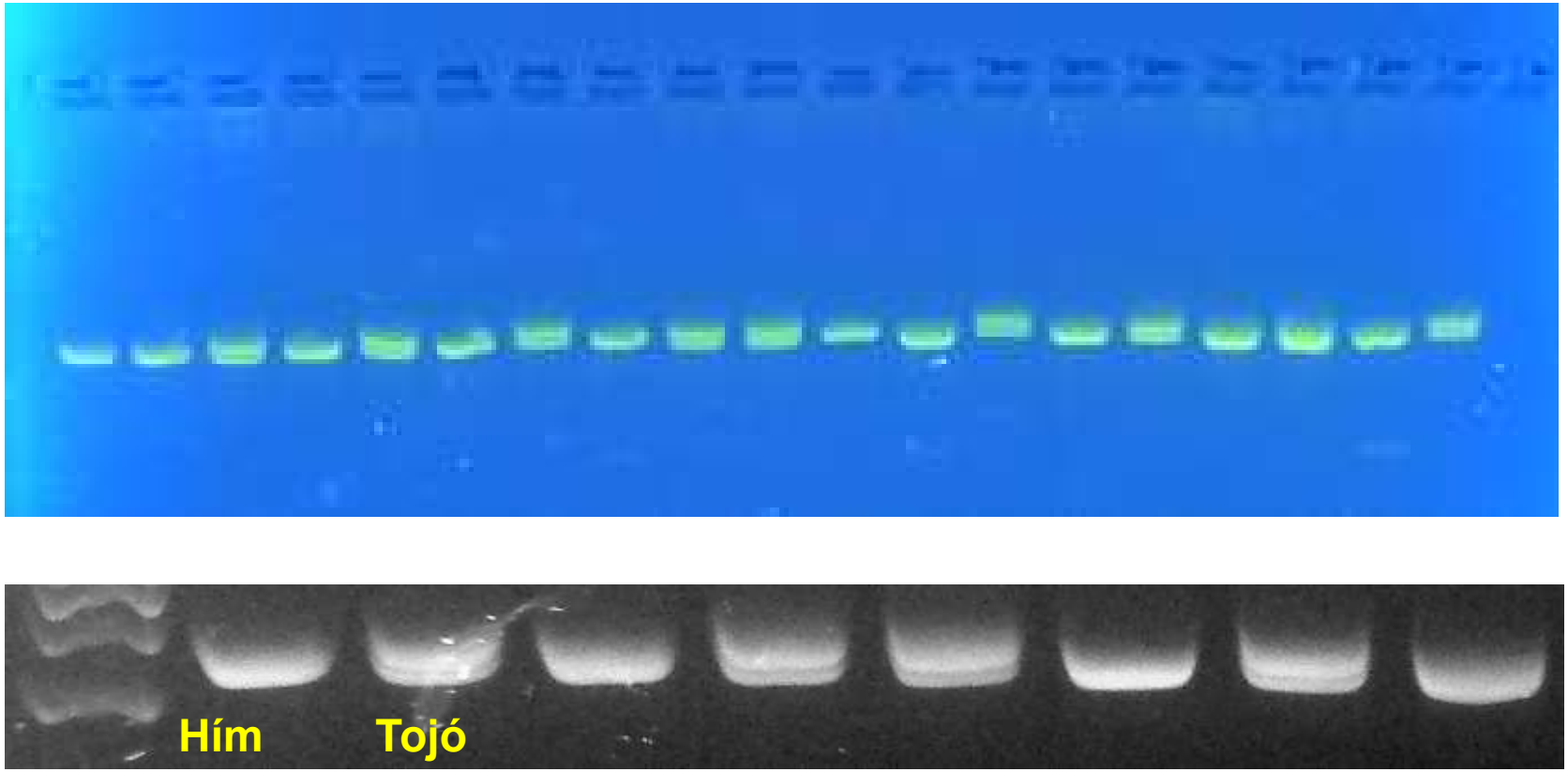


P2: 5′- TCT GCA TCG CTA AAT CCT TT - 3′
P8: 5′- CTC CCA AGG ATG AGR AAY TG -3′



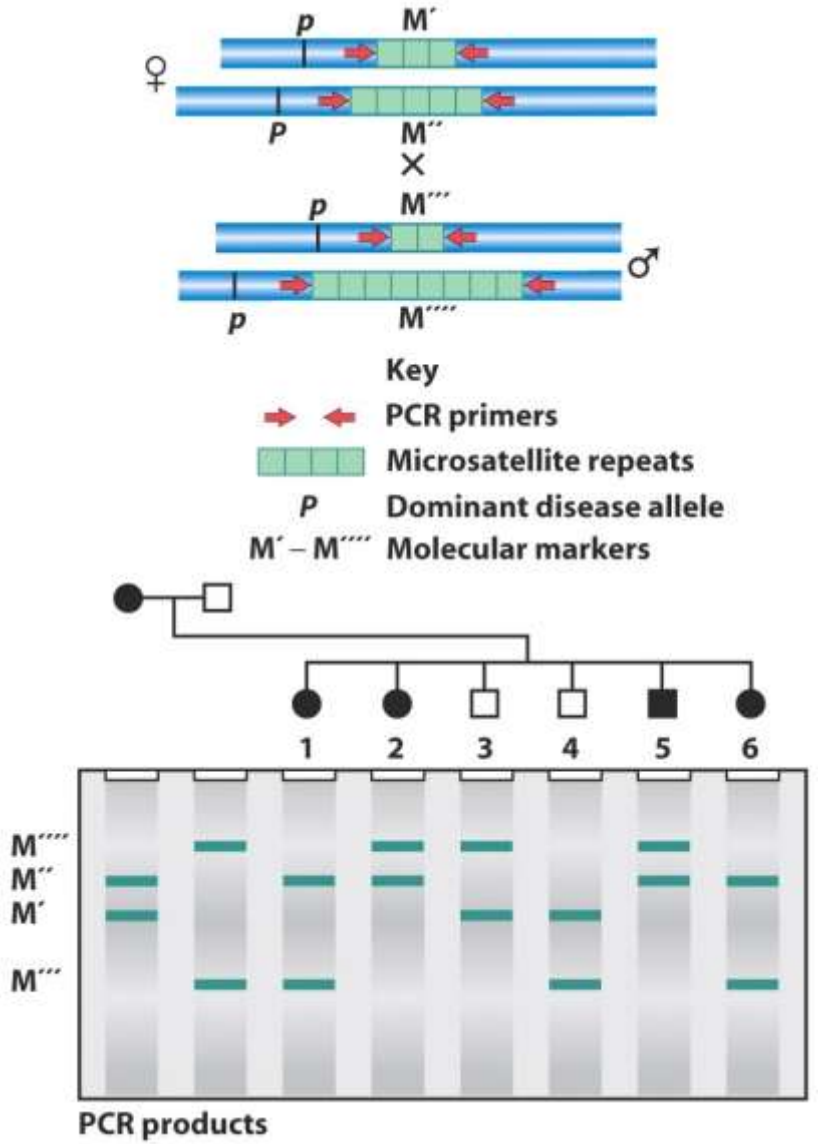
5 min 95°C
30 sec 95°C
45 sec 48°C
45 sec 72°C
} 35x
10 min 72°C

Szexálás eredményét bemutató agaróz gél



2. Rokonságvizsgálat

mikroszatellit lókuszok felhasználásával



Páron kívüli apaság (extra-pair paternity, EPP)

- A fészkek **46%**-ban egy vagy több fiókának más volt a genetikai apja, mint az azokat nevelő hím –> ***EPP fiókák***
  - 17 fészek a 37 fészekből
  - **Az EPP fészkek 41.1%-ban (7 fészek a 17 fészekből) egyetlen fiókának sem az azt nevelő hím volt a genetikai apja**

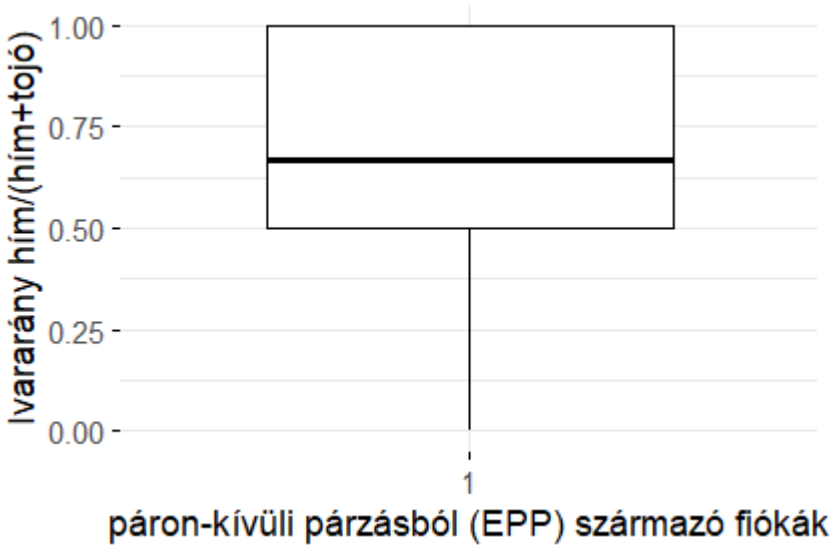
- **A vizsgált összes fióka 30.5%-nak más volt a genetikai apja, mint az azokat nevelő pár hímje**
  - 40 fióka a 131 fiókából

Fészek parazitizmus (brood parasitsm, BP) Kvázi fészek parazitizmus (quasi brood parasitism, QP)

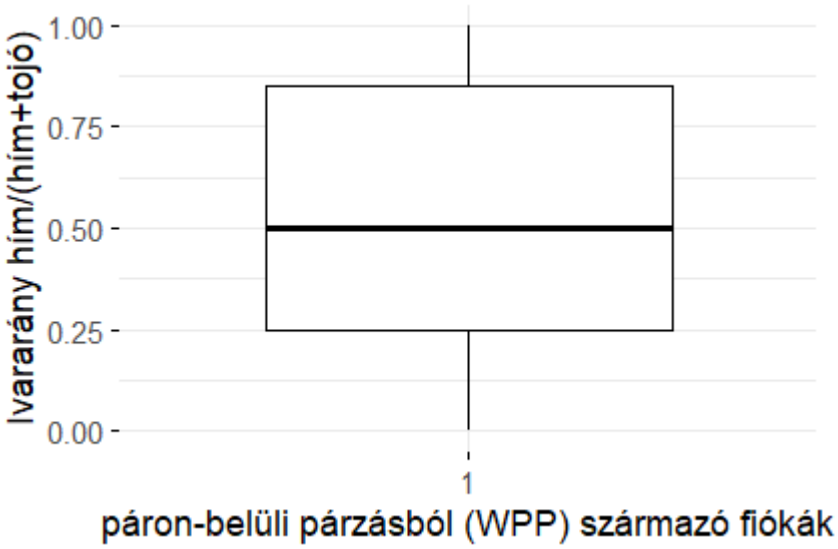
- 3 fészekben (8.3%) egy vagy több fiókának más volt a genetikai anyja mint a nevelő tojó (BP) –> ***idegen tojás***
  - 3 fészek a 36 fészekből (ahol a nevelő pár mindkét tagja ismert)
  - **A fiókák 3.2%-a**
- E három fészekből
  - Egyben csak fészekparazitizmus (BP), 1 db tojást más pár tojó egyede csempészte be
  - **Egyben kvázi fészekparazitizmus (QP), 1 becsempészet tojás a fészekben nevelő hímmel párzott idegen tojótól**
  - **Egyben 1 tojás fészekparazitizmus (BP) és 1 tojás kvázi fészekparazitizmus (QP) során**

Az EPP utódok ivararánya eltér a saját pártól származó (WPP) utódokétól

- A páron-kívüli párzásból (EPP) fiókáknál a hím ivarúak aránya 65% (26 hím / 14 tojó) magasabb mint 50% (SE=0.078, V=105, P=0.028, Wilcoxon signed one-tailed test, sex ratio > 0.5)
- A szociális hímtől származó (WPP) fiókák ivararánya 48% (39 hím /43 tojó) nem tér el az 50%-tól (SE=0.067,

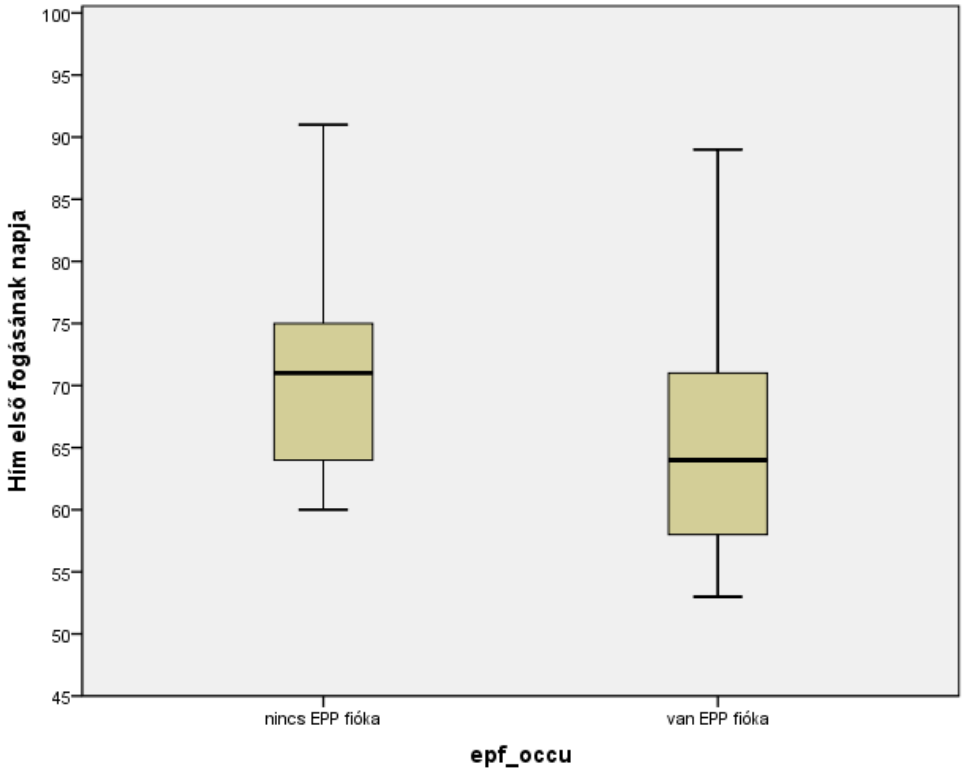


or



A „félrelépő” tojók hím párja különbözik-e „hűséges” tojókétól ?

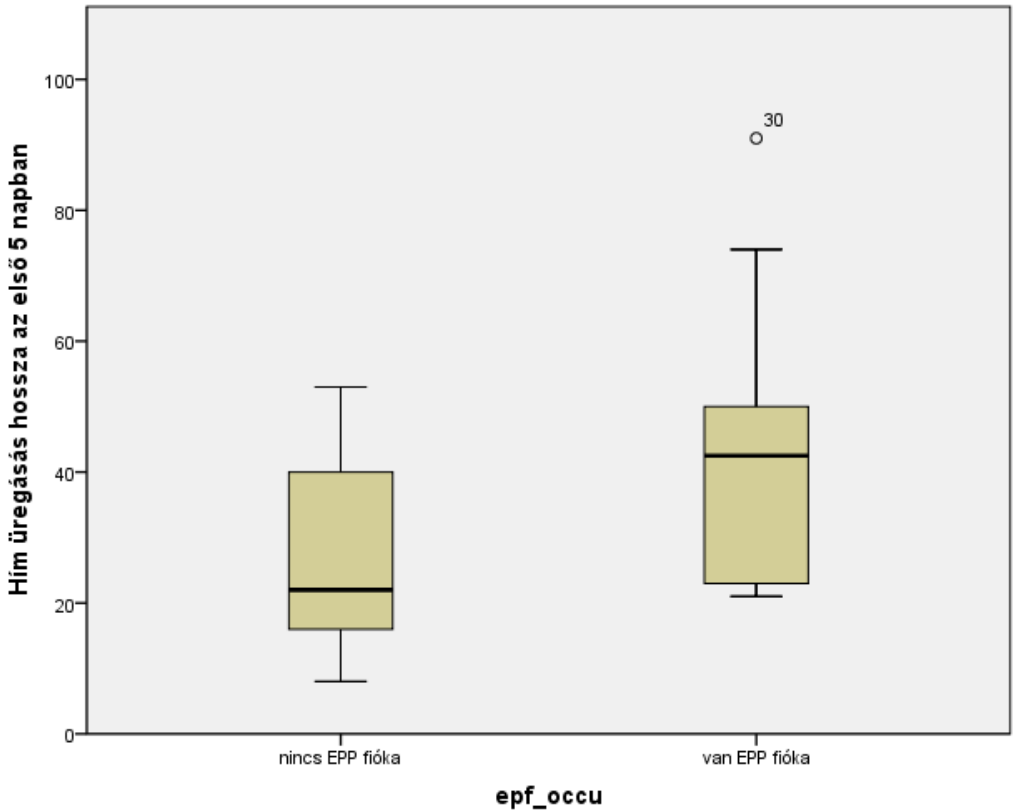
- A „megcsalt” hímek hamarabb érkeztek vissza a telepre Afrikából, mint a „hűséges” tojók párjai (a hímek első befogásának napjai közötti különbség: 5.6 nap, SE=2.128, t=2.632, df= 27.877, P=0.014, Welch test)



A „félrelépő” tojók hím párja különbözik-e „hűséges” tojókétól ?

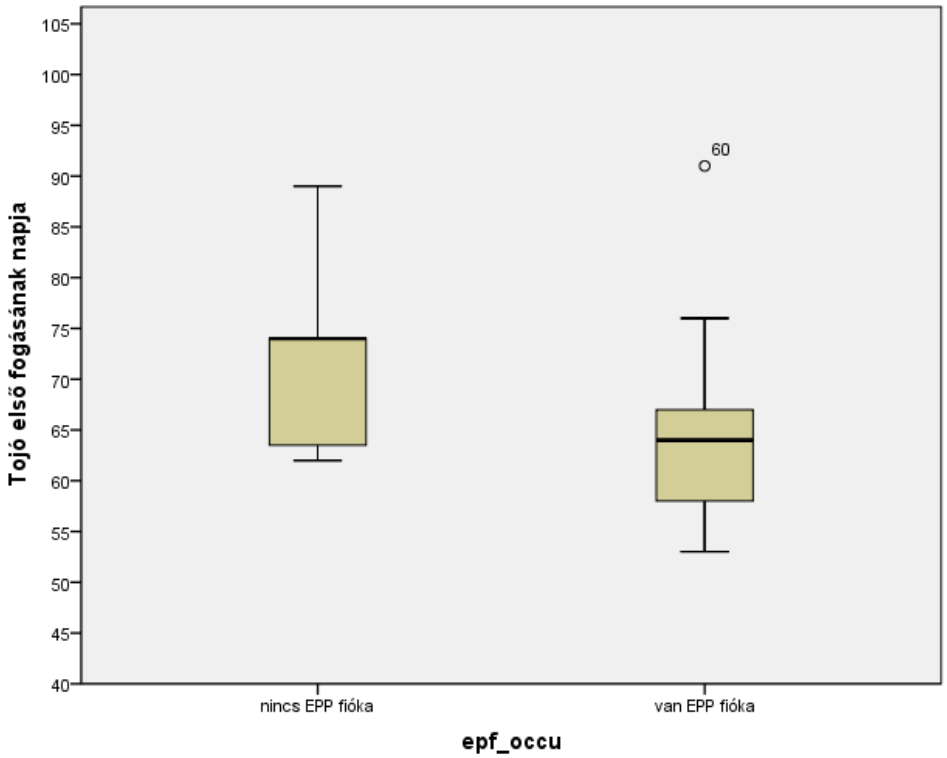
- A „megcsalt” hímek intenzívebben ásták ki a fészkelőüreget, mint a „hűséges” tojók párjai (az első 5 nap során kiásott üreg hosszában lévő különbség: 18.75 cm, SE=8.086, t=2.319, df= 18.799, P=0.032, Welch test)





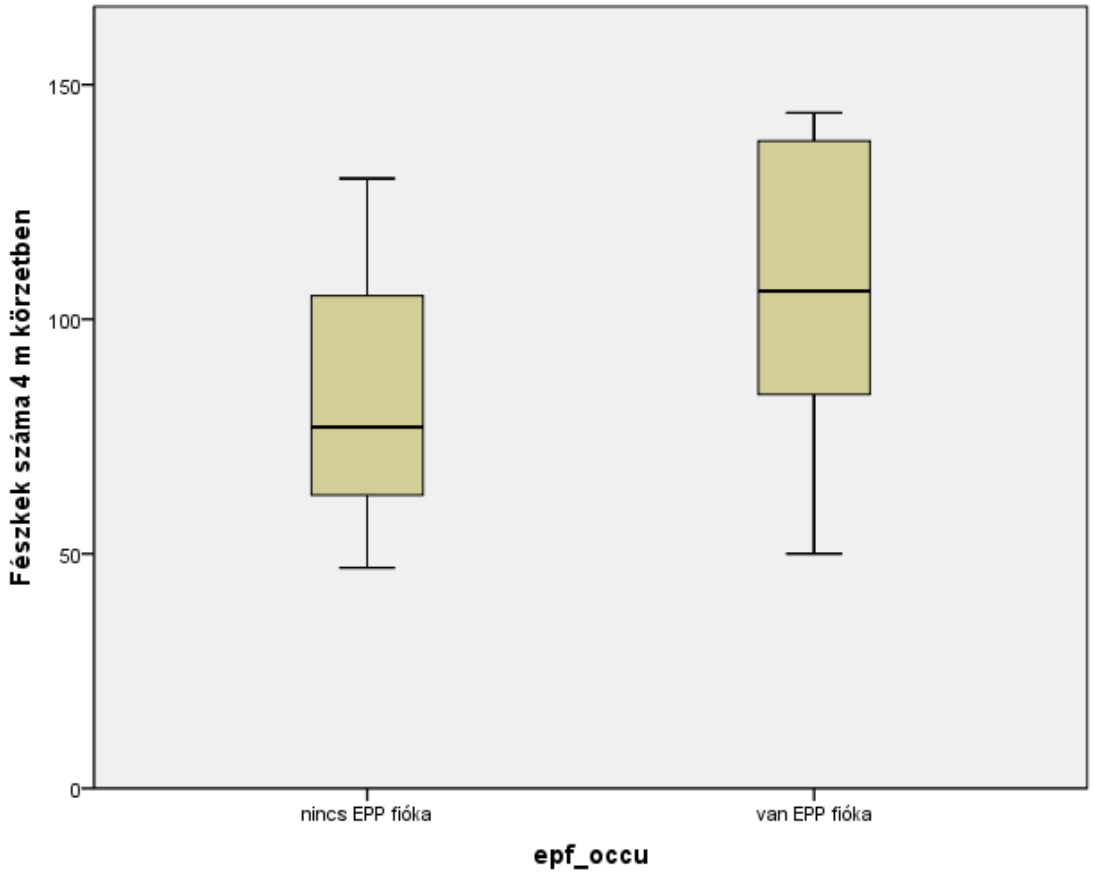
A „félrelépő” tojók fészkelése különbözik-e „hűséges” tojókétól ?

- A „megcsaló” tojók hamarabb érkeztek vissza a telepre Afrikából, mint a „hűséges” tojók (a tojók első befogásának napjai közötti különbség: 7.733 day, SE=2.108, t=3.669, df=27.946, P=0.001, Welch test)



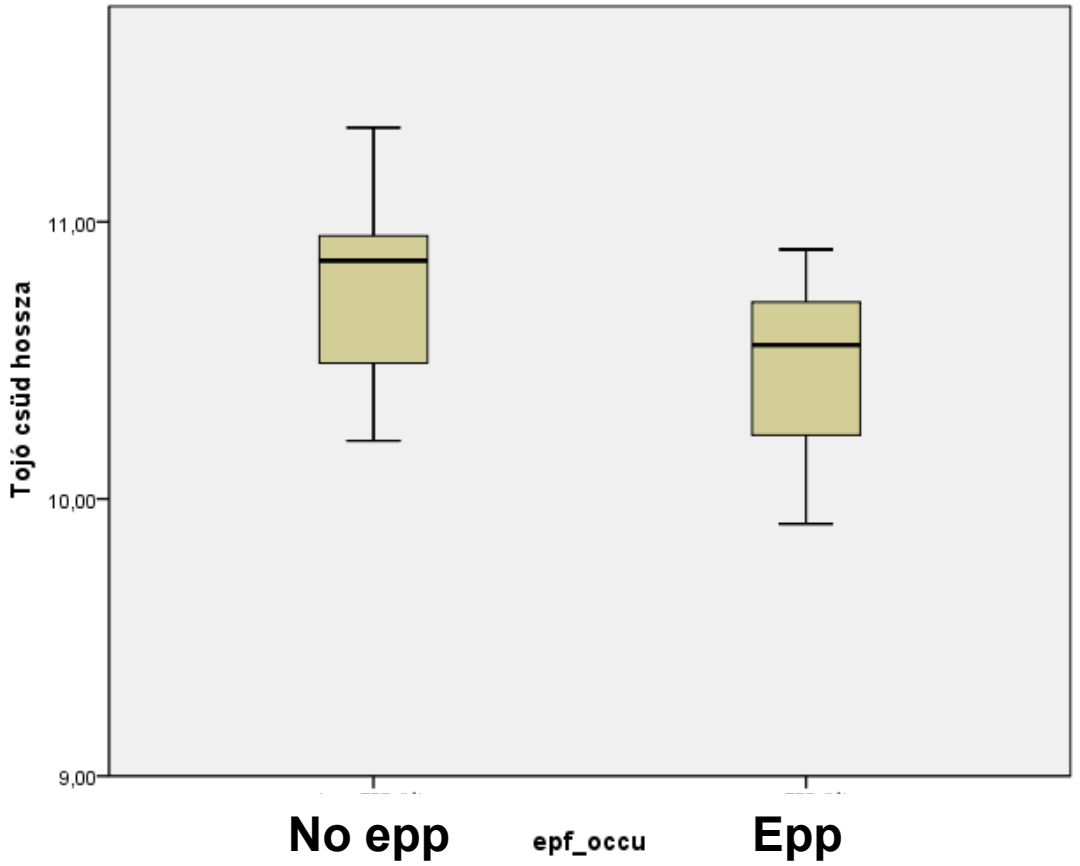
A „félrelépő” tojók fészkelőhelye különbözik-e „hűséges” tojókétól ?

- A telep sűrűbben lakott részén fészkelnek (a fészek 4 m körzetében lévő lakott fészkek számának különbsége: 20.267 fészek, SE=8.529, t=2.376, df=27.35, P=0.025, Welch test)



A „félrelépő” tojók különböznek-e „hűséges” tojókétól ?

- A „megcsaló” tojók kisebbek, rövidebb a csüd (mean difference = 0.346 mm, SE=0.125, t=2.777, df=26.658, P=0.010, Welch test)



A vizsgált fiókák milyen eséllyel élték meg a következő éveket?

- 32 egyedet fogtunk vissza a vizsgált párok fiókái közül
- Nem volt különbség az EPP és WPP fiókák visszafogási értéke között
  - páron-kívüli párzás (EPP) fiókák 25% (10/40)
  - páron-belüli párzás (WPP) fiókák 26.8% (22/82)



Nem változott az ivararány a túlélők között

- A páron-kívüli párzásból (EPP) fiókák esetében a hímek aránya továbbra is magas volt 80% (8 hím, 2 tojó)

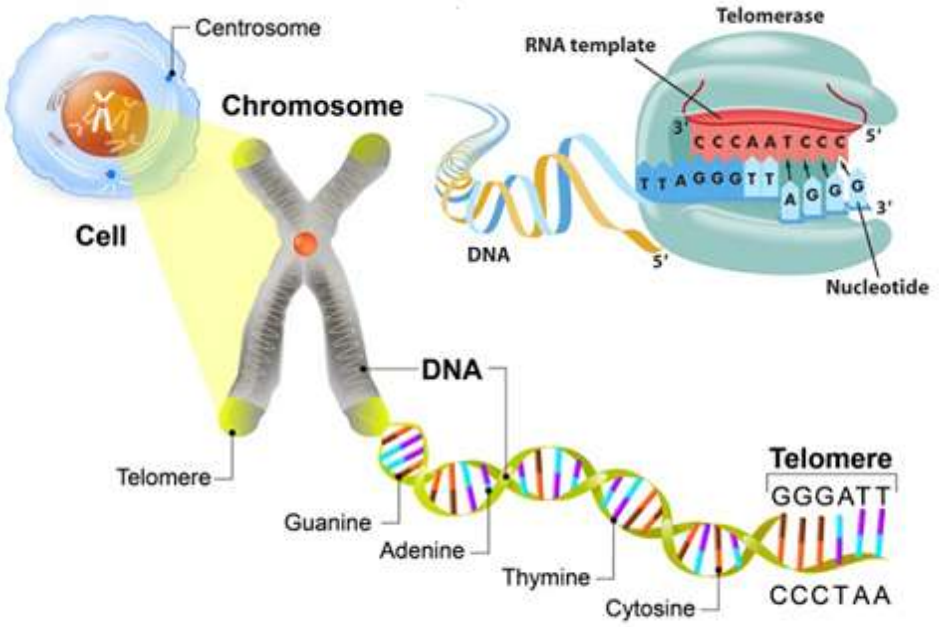
- A páron-belüli párzásból (WPP) származó fiókáknál 50% volt (11 hím, 11 tojó)

Mi a telomer?

A telomerek a kromoszómák speciális felépítésű végei.

A telomert DNS szinten egy rövid szekvencia ismétlődése adja, melyhez többféle fehérje kapcsolódik.

A telomer komplex speciális tagja a telomeráz enzim; ez hozza létre a telomerek ismétlődő szekvenciáját.



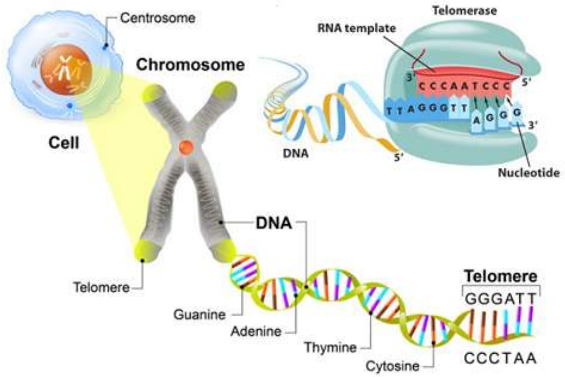
A telomerek hossza a sejt és az egyed „egészségének” mutatója!

Telomerhossz jelentősége az életkilátás vizsgálatában

A telomerhossz az egyed várható élethosszát, életkilátását jelezheti

A gyorsabban „öregedő” egyedeknek gyorsabban csökken a telomer hossza, rövidebb élethossza lehet egy korosztályon belül

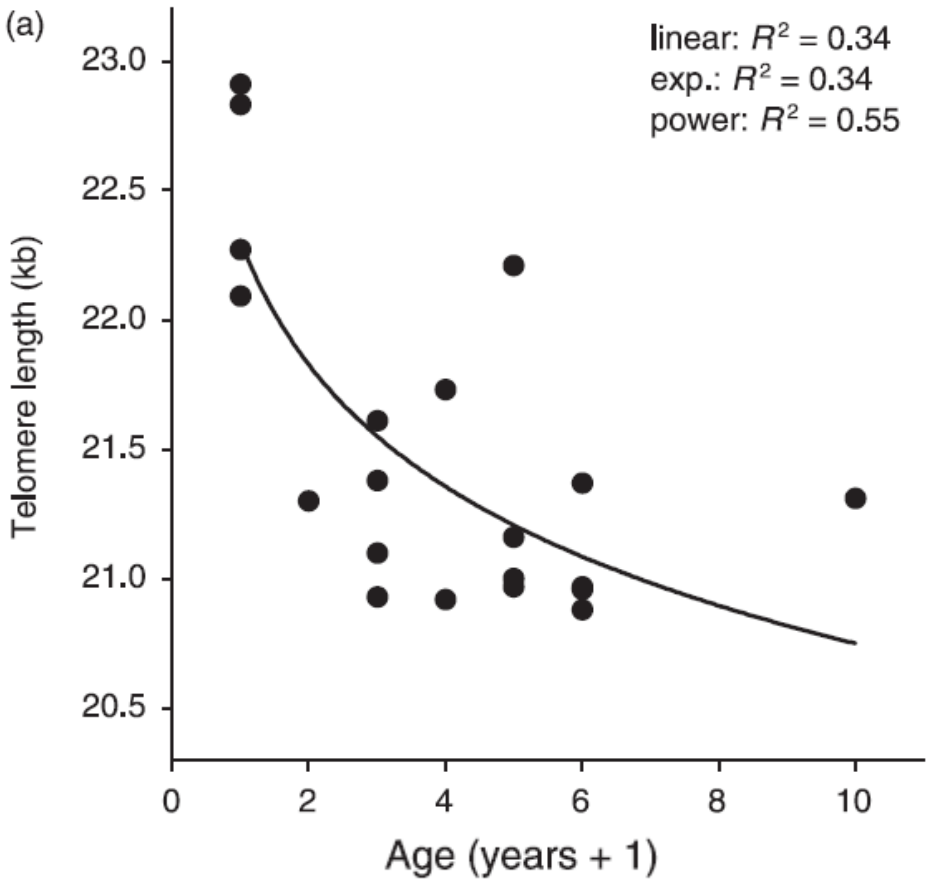
A telomerhossz rövidülésének sebessége az öröklött jellemzők mellett a fiatal kori körülményektől függ



Monaghan P, Eisenberg D T A, Harrington L, Nussey D. 2018. Understanding diversity in telomere dynamics. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences

Partifecske telomer jellemzői

A telomerhossz az egyedek korával csökken, jelentősen az első év után, de nagyban különbözik az azonos korúak között.



Pauliny A, Wagner RH, Augustin J, Szép T, Blomqvist D. 2006. Age-independent telomere length predicts fitness in two bird species. MOL ECOL

Partifecske telomer jellemzői

A relativ telomer hossz (RTL) csökken a korral, jelentős variancia az azonos korúak között , jelentős csökkenés az ötéves és idősebb egyedek esetében.

(qPCR assay to estimate Relative Telomere Length, RTL)

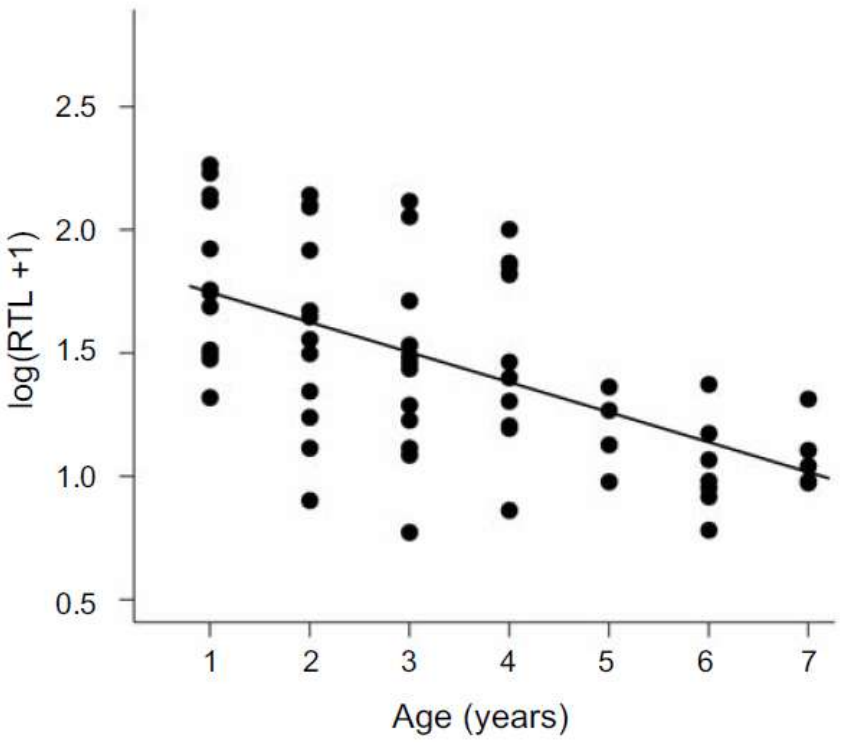


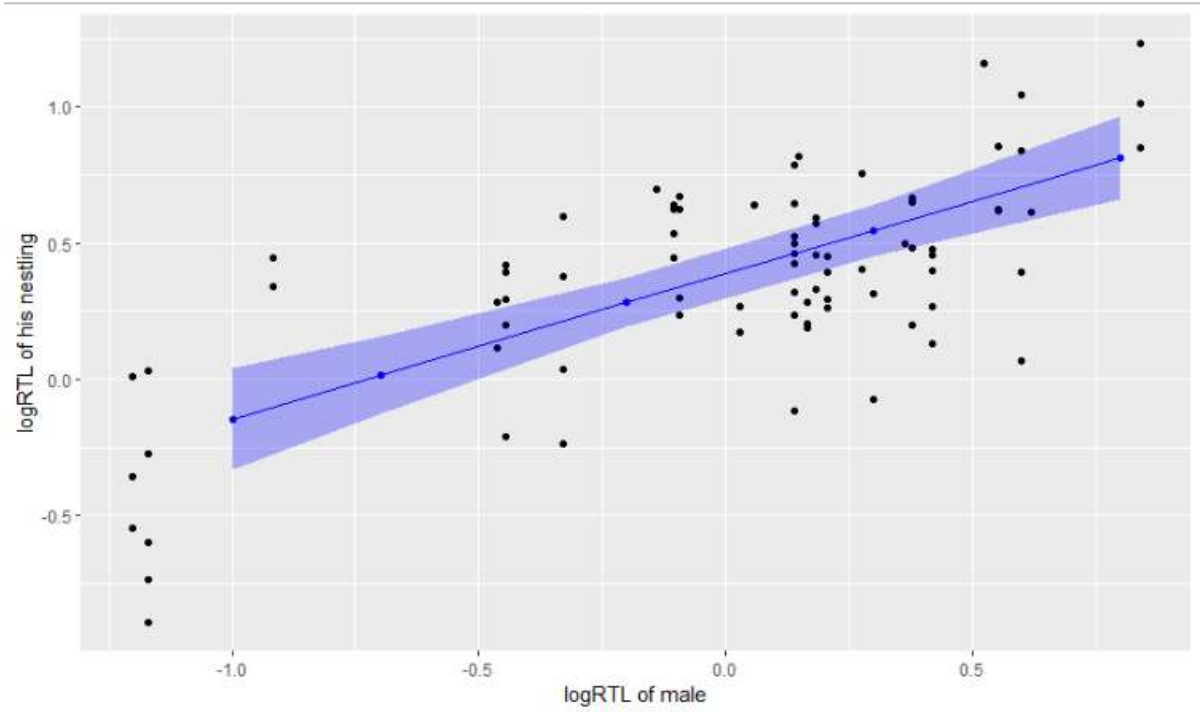
Fig. 1. The association between relative telomere length (RTL, log transformed) and age in Sand Martin individuals captured in 2006 along the Tisza River in eastern Hungary (line indicates best-fit regression).

Smith S, Wagner R. W., Szép T., Hoelzl F. & Molnár M. 2016. A simple and reliable medium-throughput method to measure relative telomere length in Sand Martins Riparia riparia. ACTA ORNITHOLOGICA

A páron belüli párzásból (WPP) származó fiókák életkilátásai a telomer (RTL) alapján

GLM Modell (fészek random változó) változók: etető hímek és tojók RTL, kullancsok száma a fiókán, fiókák száma, fióka pozíciója fészekben (szárnyhossz alapján), fióka kora a vérminta vétele idején (nap) (n= 81 fióka)

Legjobb modell: etető hím RTL-e és a fiókán lévő kullancsok száma befolyásolja (64.3%)



Etető hím RTL (slope=0.532, SE=0.082, F=39.561, df=1,26, P<0.001)

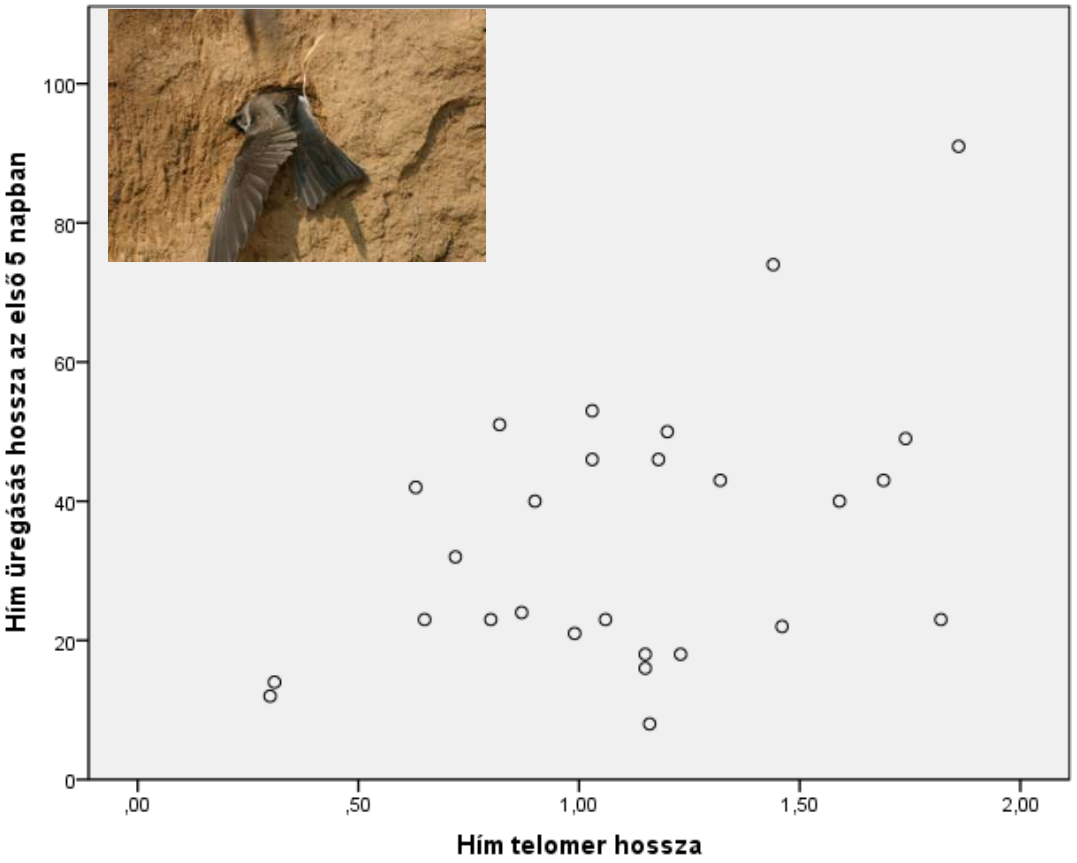
Kullancsok száma a fiókán (slope=-0.032, SE=0.020, F=2.588, df=1,52, P=0.114)

Nevelő hím telomer (RTL) hossza és fészekásási intenzitása

- A fiókát nevelő hímek üregásási intenzitása és telomer hossza között erős pozitív kapcsolat van

(r=0.454, n=27,P=0.017)





Telepek - párzás, párválasztás



- Jelentős számú EPP fióka a telepeken
- Jelentős különbségek lehetnek az utódszámban a hímek között az EPP révén
- Az EPP fiókák ivararánya a hímek felé tolódik
- Különbség a tojók között az EPP vállalásban
  - Az elsőként párbaálló tojóknál nagyobb az EPP

Telepek - párzás, párválasztás



- Az etető, szociális hím telomer hosszának (RTL) van a legnagyobb hatása a fiókák életkilátására
- A fiókák visszafogási esélye a fészekalj méretével és a kullancsok számával van negatív kapcsolatban
  - A két éves vagy idősebb korcsoportú hímeknél magasabb lehet
- A telepeken a tojók számára lehetőség van a fióka nevelésben hatékony szociális hím partnerrel párba állni és mellette más vonzó/jó minőségű hímekkel párzani, amely jelentősen növelheti a szaporodási sikert

8. Életmenet-stratégiák

Életmenet: mi történik az élőlénnyel születésétől a haláláig?

- milyen gyorsan fejlődik?
- mekkora méretet ér el?
- mikor kezd el szaporodni?
- egyszer vagy többször szaporodik?
- milyen hosszú ideig él?

Fő kérdés: élettartam alatti szaporodási siker
'lifetime reproductive success' – LRS

LRS fő komponensei:

- jelenlegi szaporodási siker
- jövőbeli szaporodási siker

a kettő között konfliktus van – az egyik csak a másik kárára növelhető!
kutatások általában a kettő közötti csereviszonnyal foglalkoznak

Szaporodási költségek

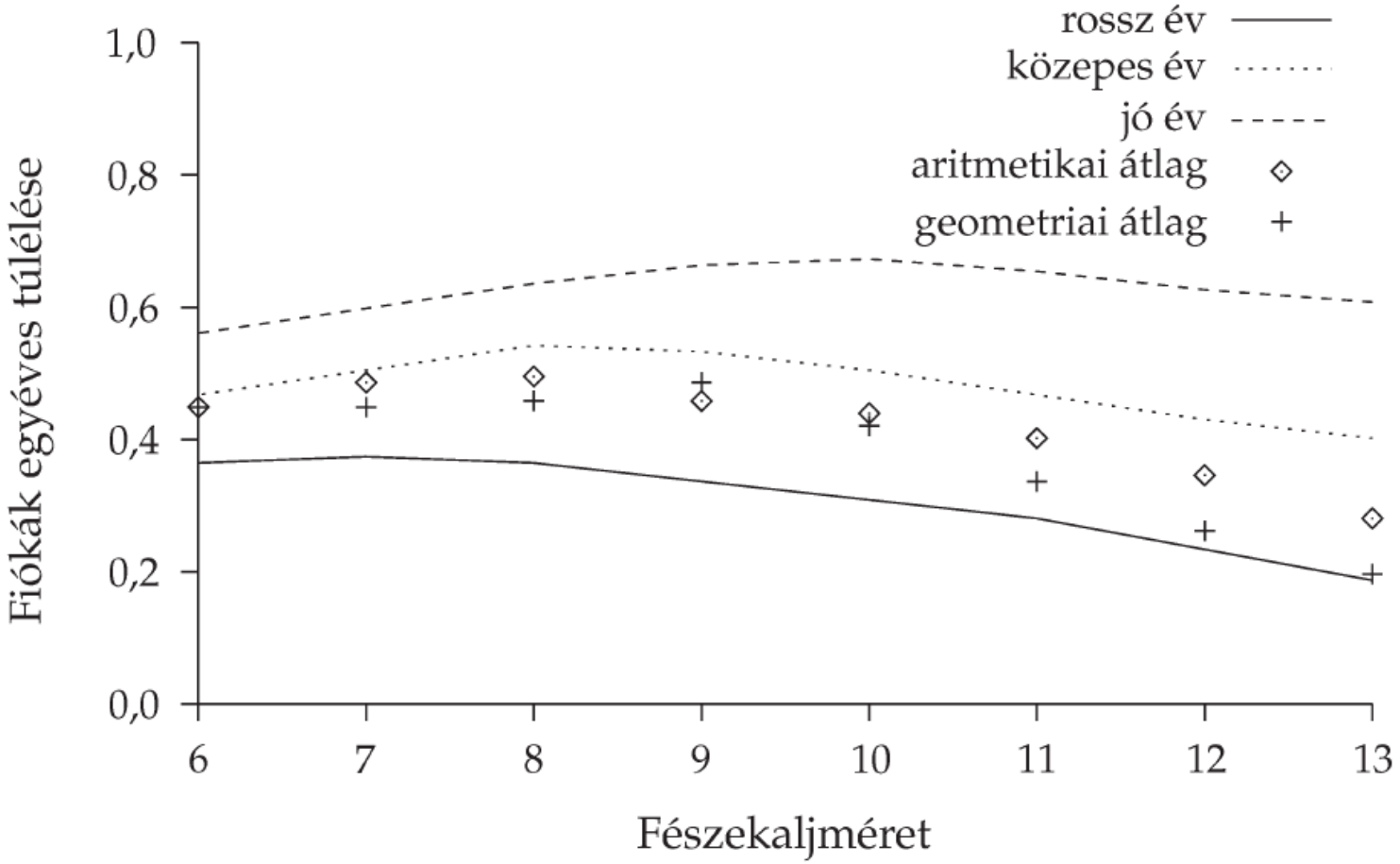
A jelenlegi szaporodási siker növelhető, de ez költségekkel jár!

→ szaporodási költségek

- pete, tojás, utódprodukció növeléséhez energiaráfordítás szükséges (pl. madaraknál tojásrakás során többszörösére emelkedik az alapanyagcsere)
- párválasztás (költséges jelzések vagy a válogatás időigénye) is energiaigényes
- nagyobb peték, tojások, stb. produkciója szintén többlet energiaráfordítás
- az utódok életképességének növelése (utódgondozás) szintén többlet energiaráfordítás (kotlás, fiókavédés, -etetés, stb. energiaigényes folyamatok,
  pl. peteőrzést végző békák testsúlya 20%-kal csökkenhet a peteőrzés alatt)

Rátermettség mérés

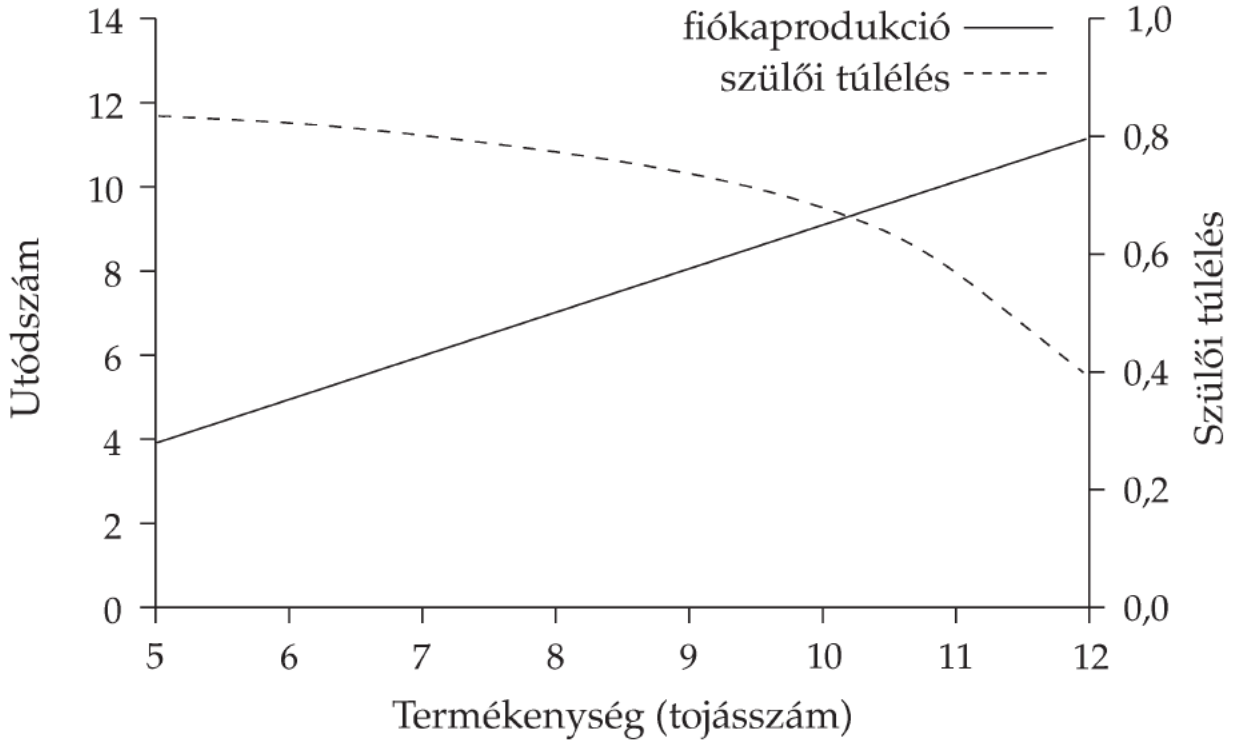
„Rossz év” hatás



6. 1. ÁBRA > Az előre nem jelezhető rossz évek a széncinegék *(Parus major)* optimális fészekaljméretét a kisebb értékek felé nyomják. A geometriai átlagrátermettség reálisabban becsüli az egyes fészekaljtípusok átlagos rátermettségét (Boyce és Perrins 1987 után)

Rátermettség

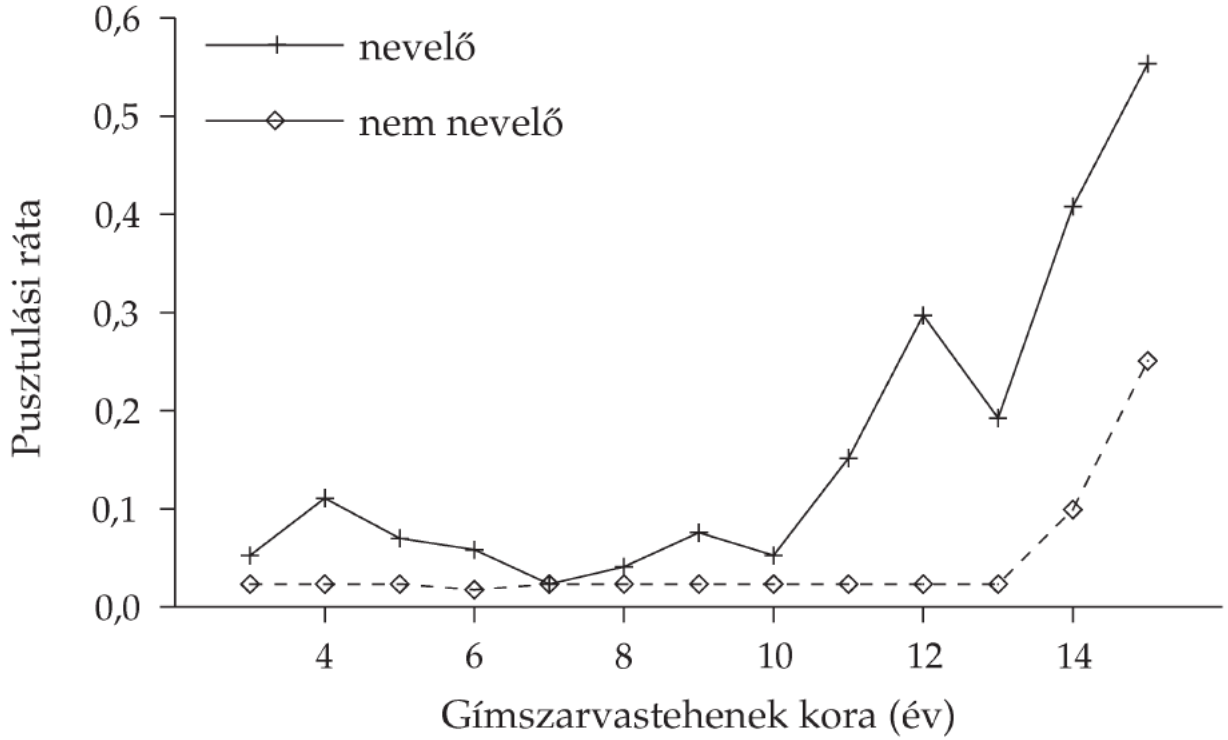
Trade-off (csereviszony) a fekunditás és túlélés között



6. 3. ÁBRA > Trade-off kapcsolat a fekunditás és a túlélés között

Rátermettség

Trade-off a fekunditás és túlélés között



6. 4. ÁBRA > Utódot nevelő (kereszt) és utódot nem nevelő (rombusz) gímszarvas- *(Cervus elaphus-)* tehenek mortalitása életkoruk függvényében (Clutton-Brock 1991 nyomán módosítva)

Fekunditás költségének mérése

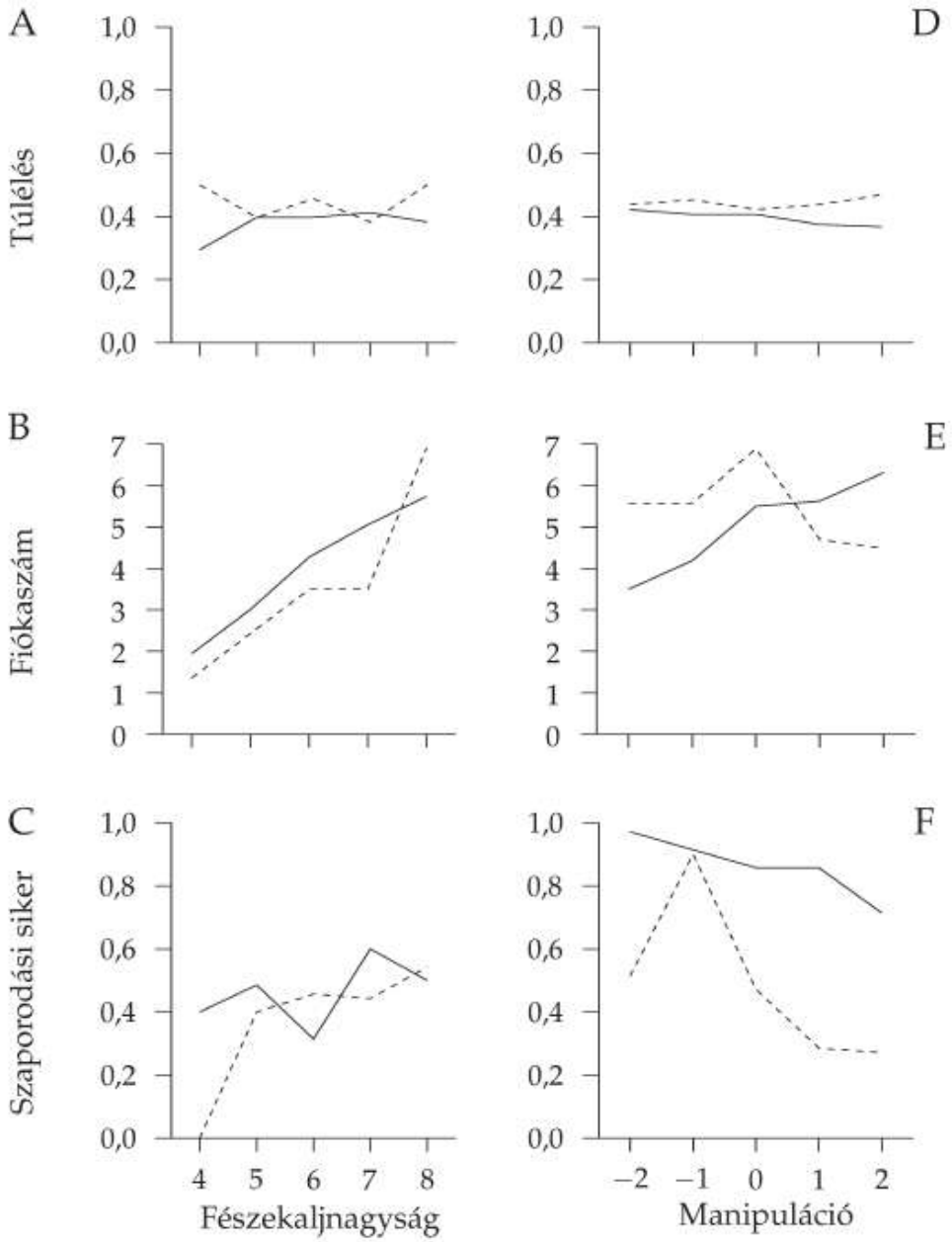
Természetes körülmények közötti korrelációs vizsgálatok stabil populációkban/kedvező környezeti feltételek között nem mérhető

Fészekalj manipulációs kísérletek szükségessége

Örvös légykapó

fiókaszám változtatása (0,1,2)





6. 5. ÁBRA > Intra- és intergenerációs rátermettség-komponensek fekunditásfüggése természetes (a, b, c) és kísérletesen növelt vagy csökkentett (d, e, f) fészekaljak esetében az örvös légykapónál. (a) és (d) a tojók (folytonos vonal) és a hímek (szaggatott vonal) túlélése. (b) és (e) a tojók (folytonos vonal) és az adott évi tojó fiókák (szaggatott vonal) utódainak száma a következő évben. (c) és (f) a kirepült fiókák száma (folytonos vonal) és túlélése (szaggatott vonal)

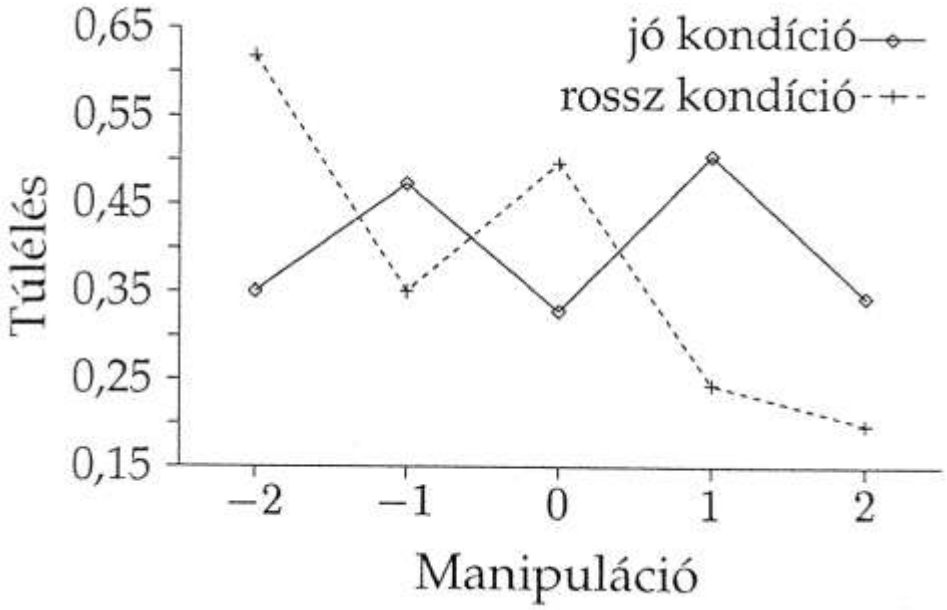
Az életmenet-stratégiák plasztikusak

Fontos! Egyedekre a szaporodási költségek differenciáltak

→ **ezért a költségek gyakran nehezen kimutathatóak**

Egyedi optimalizáció: egyedek saját kondíciójuk, lehetőségeik szerint vállalnak

→ *„big house, big car”*

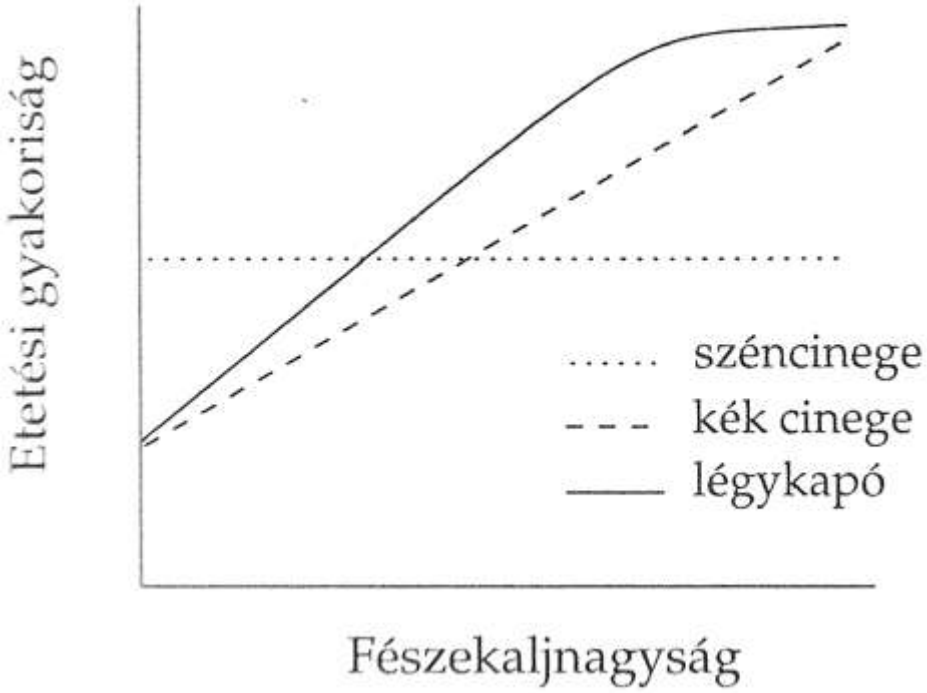


Növelt és csökkent fiókaszámú fészekaljat nevelő örvös légykapó tojók túlélése csak a gyengébb kondíciójú tojóknál csökkent

Az életmenet-stratégiák plasztikusak

Szaporodási költségek kísérletes megnövelésére eltérő válaszok várhatóak

pl. eltérő fajok (de egy faj eltérő egyedei is) másként reagálhatnak



Etetési gyakoriság fészekaljnagyságtól való függése
manipulált méretű fészekaljak vizsgálatából

széncinege → nem reagál

kékcinege → reagál – manipuláció határain belül kb. lineáris válasz)

örvös légykapó → reagál – kb. telítődési görbe

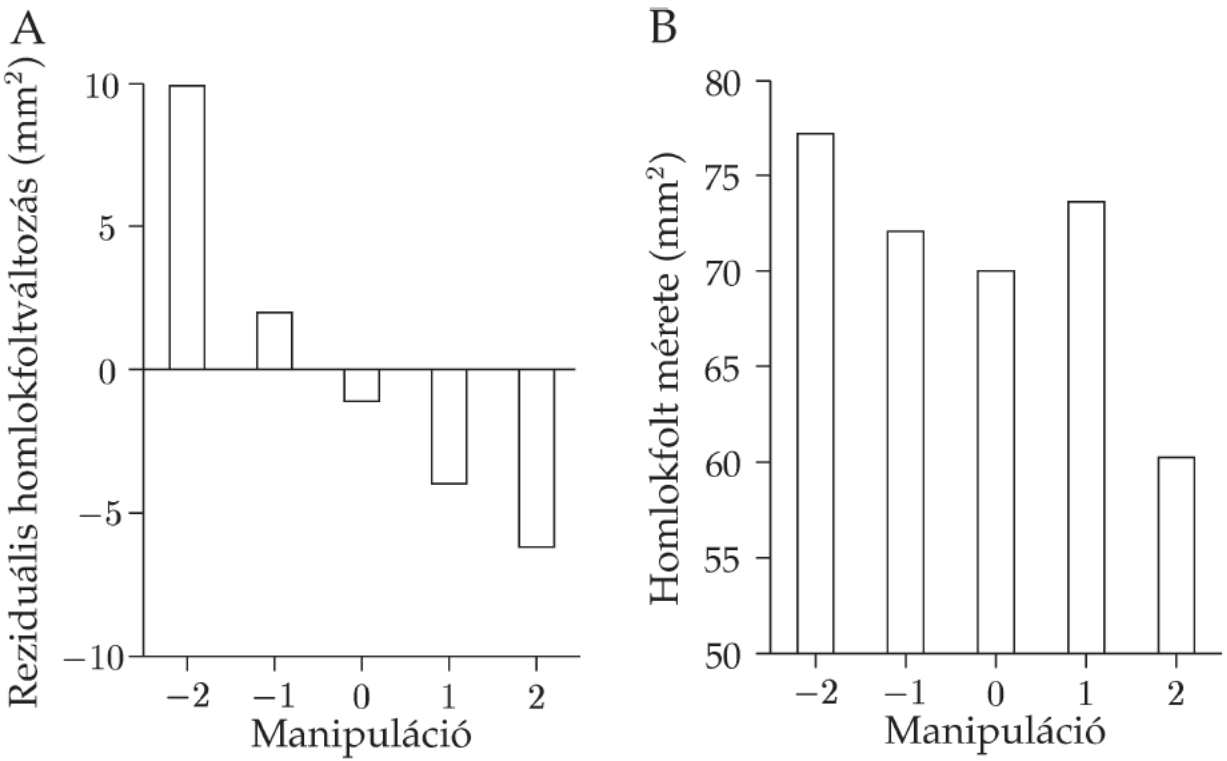
vedlés, vonulás jelentősége az életmenetben!

Fekunditás költségének mérése

Fészekalj manipulációs kísérletek hatás a túlélésre

-Örvös légykapó hímek párbaállása szempontjából fontos homlokfolt méretét befolyásolta, mind az etető hím, mind annak hím utódai esetében





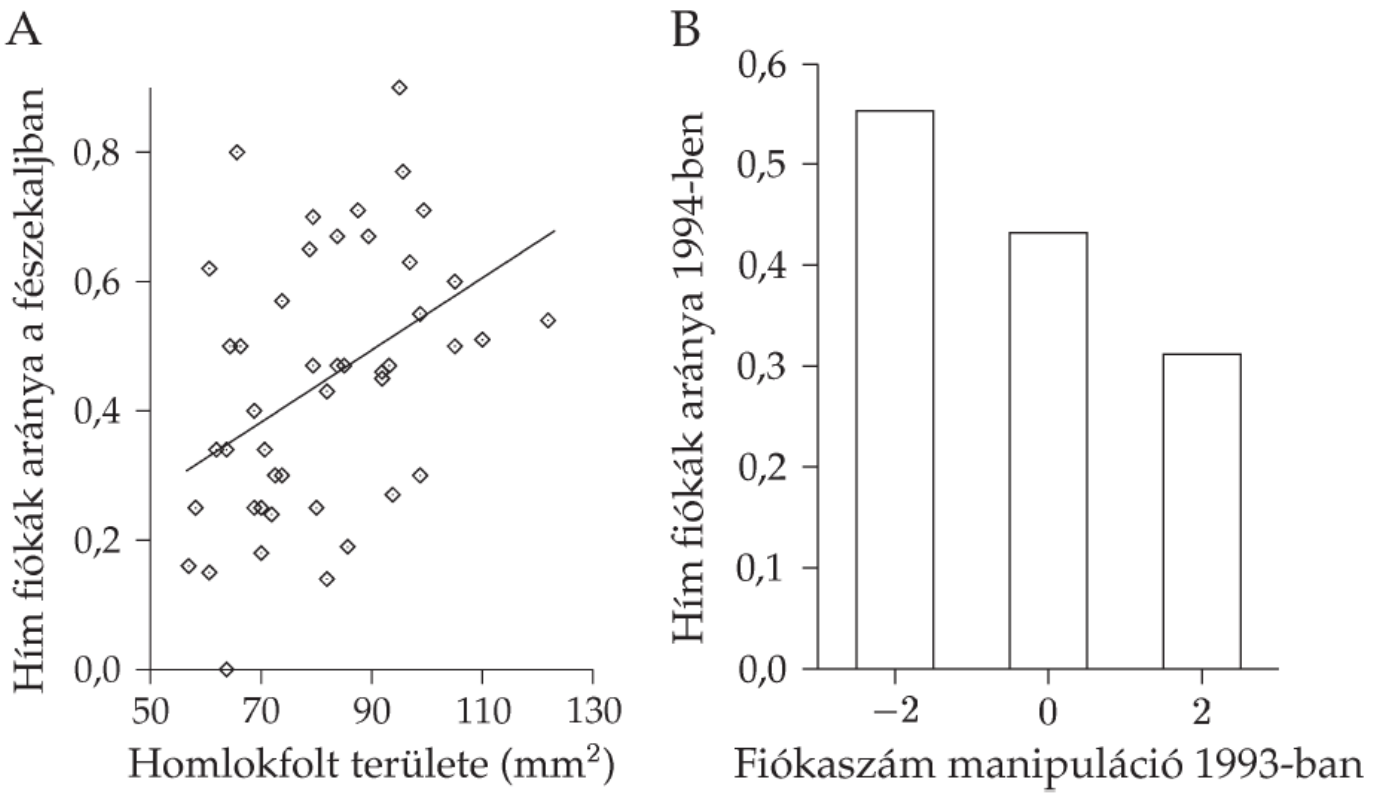
6. 8. ÁBRA > A) A szaporodási költség intragenerációs megjelenése egy másodlagos nemi jellegben az örvös légykapónál. A hímek homlokfoltja (pontosabban a homlokfolt nagyságával korrigált reziduális érték) csökkent a növelt fészekaljaknál. B) A szaporodási költség intergenerációs megjelenése egy másodlagos nemi jellegben az örvös légykapónál. A hím fiókák következő évi homlokfoltja csökkent a szülők fekunditásának kísérletes növelésével.

Fekunditás költségének mérése

Fészekalj manipulációs kísérletek hatás a túlélésre

-Örvös légykapó hím fiókák arányára is befolyással van





6. 9. ÁBRA > A) A nagyobb homlokfoltú örvöslégykapó-hímek fészkében több volt a hím utód. B) Kísérletesen növelt fészekaljú hím örvös légykapók következő évi fészekaljaikban a fiókák ivarará-nya eltolódott a nőstények felé.

Szaporodási költségek

A jelenlegi szaporodási siker növelhető, de ez költségekkel jár!

→ szaporodási költségek

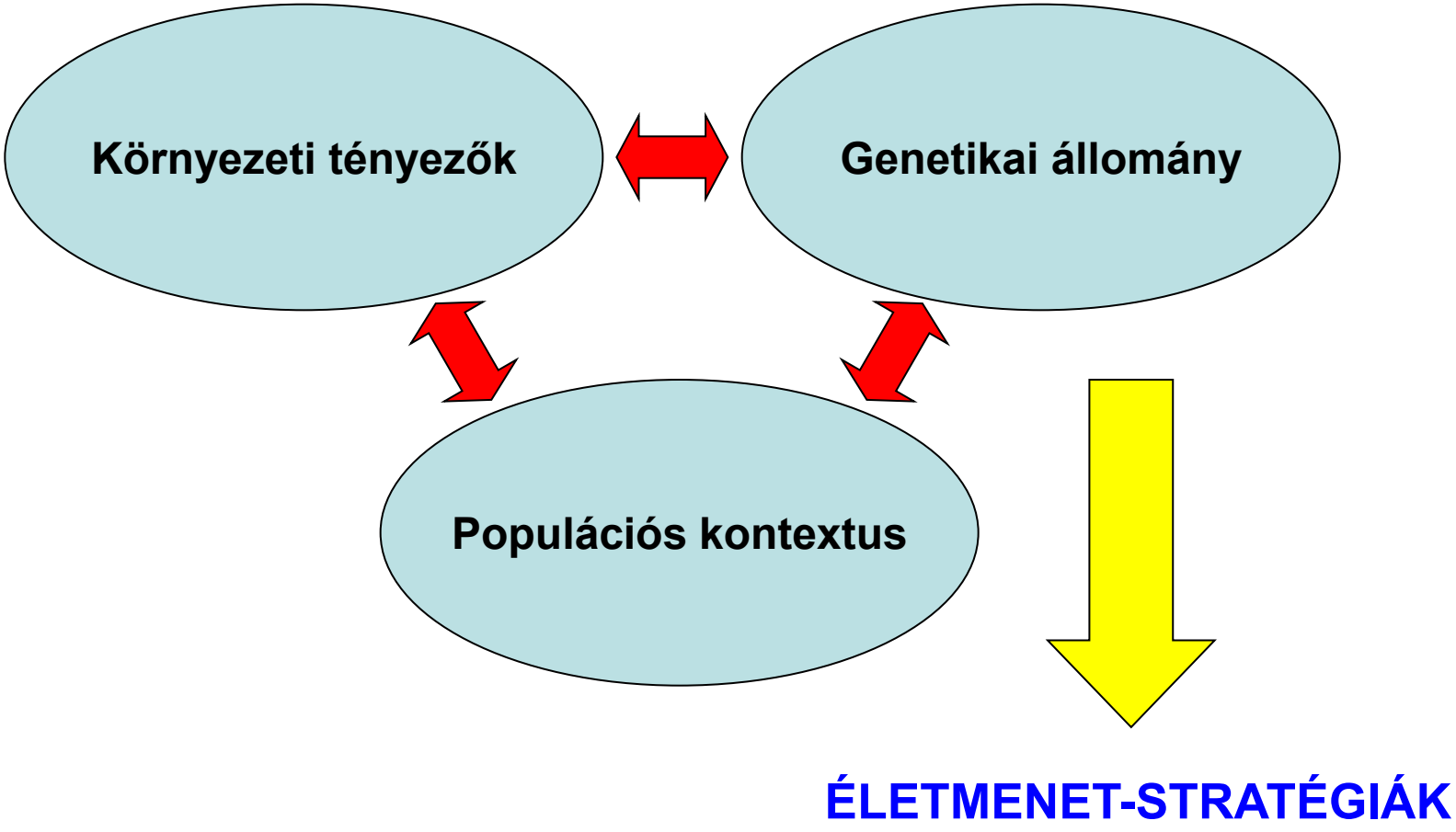
- pete, tojás, utódprodukció növeléséhez energiaráfordítás szükséges (pl. madaraknál tojásrakás során többszörösére emelkedik az alapanyagcsere)
- párválasztás (költséges jelzések vagy a válogatás időigénye) is energiaigényes
- nagyobb peték, tojások, stb. produkciója szintén többlet energiaráfordítás
- az utódok életképességének növelése (utódgondozás) szintén többlet energiaráfordítás (kotlás, fiókavédés, -etetés, stb. energiaigényes folyamatok, pl. peteőrzést végző békák testsúlya 20%-kal csökkenhet a peteőrzés alatt)

Ezek a költségek csökkentik a túlélés és/vagy a jövőbeli szaporodás esélyét

→ csökkentik a jövőbeli szaporodási sikert

- madaraknál ha kísérletesen megnövelték a fészekaljat a szülők túlélési esélyei csökkentek, ill. a párválasztásban előnyös, de egyéb hátrányokkal járó (őszinte) jelzést kisebbet tudtak növeszteni a következő évre (örvös légykapó hímjeinek fehér homlokfoltja csökkent)
- gímszarvasoknál a borjazó tehenek túlélési esélye csökkent, kanadai juh szoptató nőstényei bélparazitával fertőzöttebbek voltak
- az utódgondozás elől dezertáló szülő gyakran még ugyanabban az évben párosodik és új utódokat nemz, ill. nevel
- utódok védelmezése a ragadozók megtámadásával, akár a védelmező szülő elpusztulásához is vezethet

Az életmenet-stratégiák plasztikusak



Életmenet-stratégiák: példák …

- R/K stratégisták: sok kicsi (ill. kis ráfordítású) utód vagy kevés nagy (nagy ráfordítású) utód
- R stratégista nagyon sok tengeri élőlény: pl. repülőhalak

- K stratégista sok emlős: pl. ember, elefánt, bálnák – hosszú élet, kései ivarérés, kevés utód
- feketerigó: 1-6 éves koráig szaporodóképes, évente akár 3 fészekalj átlagosan 4-5 tojással
- királyalbatrosz: 15-50 éves koráig szaporodóképes, kétévente 1 fiókát nevel
- kétéltűeknél fontos kérdés hogy mikor alakuljanak át, meddig növekedjenek lárva állapotban, kiszáradó vizekben hamarabb átalakulnak, állandó vizekben tovább növekednek lárvaként, és a nagyobb ivarérett egyedek több utódot tudnak produkálni
- általában minden átalakulással fejlődő élőlénynél fontos kérdés a fenti csereviszony

Életmenet-stratégiák: példák …

- ha nincs átalakulás, akkor is fontos lehet az ivarérettség kori méret: az ámbráscet hímjei kb. 20 évesen (kb. 12 méter és 18 tonna) érik el az ivarérettséget, de valójában csak akkor tud szaporodni, ha már háremet tud tartani (a háremtartó hímek általában legalább 25 évesek, kb. 14 méter és 27 tonna méretűek)
- madarak vonulása: vonuljanak-e? Sok fajnál előfordul, hogy vannak vonuló és nem vonuló egyedek. A nem elvonulóak nagyon sok energiát spórolhatnak meg (vonulás energiaigénye), kérdés hogy túlélik-e költőhelyükön a telet (nem vonulás költsége). Az az egyed 'döntött' jól, amelyik hamarabb és jobb kondícióban tudja kezdeni a következő költési szezont.
- madarak vonulása: mikor vonuljanak? A fészkelő-területen sokáig maradók, vagy oda hamar érkező meghosszabbíthatják az adott költési szezont, így akár egyel több fészekaljat nevelhetnek fel, vagy több idejük marad fiókáik felnevelésére, vagy saját energiakészletük feltöltésére. Viszont könnyebben elpusztulhatnak ha a vonulás során még túl zord az időjárás!

9. Parazitizmus viselkedésökológiája - Költésparazitizmus

Költésparazitizmus fajtái

- Intraspecifikus (fajon belüli, 'intraspecific brood parasitism', BP)
  - struccoknál a domináns tojók fészkébe több más tojó is rak tojást, ezekkel „körbebástyázza" saját tojásait → fészekpredáció elleni védelem
  - odúlakó récefajoknál egy odúba gyakran több tojó is rak tojásokat, gyakran felváltva kotlanak → BP és kooperatív költés közötti átmenet
  - számos madár és néhány rovarfaj tojóinál elterjedt reproduktív stratégia (pl. seregély, házi veréb, vízityúk, zebrapinty, euszociális rovarok)

- Interspecifikus (fajok közötti)
  - fakultatív fészekparazita (saját fészket is építenek, de időnként más fajok fészkébe is tojnak)
    pl. újvilági kakukkok
  - obligát fészekparazita (nem épít fészket, csak más fajok fészkébe tojik)
    pl. óvilági kakukkok nagy része, amerikai gulyajárók, mézkalauz-madarak

obligát fészekparaziták és gazdafajaik között gyakran szoros koevolúció, illetve versengés (ún. fegyverkezési verseny) alakul ki
ennek során a gazdafaj megpróbál megszabadulni a parazitizmustól, míg a parazitafaj megpróbál ellenállni a gazdafaj védekezési reakcióinak

Madarak élete DVD 3. lemez 1:54:53, 1:26:09

A költésparazitizmus evolúciója

Fajok közötti költésparazitizmus megjelenése az evolúció során

- madaraknál mindössze 6 családban jelent meg (összesen majd 100 faj)
  - pl. récék (gyakori az intraspec. költésparazitizmus, 1 faj obligát interspec. parazita)
  - pl. óvilági kakukkok (80 fajukból 50 faj obligát költésparazita)
  - pl. újvilági kakukkok vagy gyalogkakukkok (néhányuk fakultatív költésparazita)
  - pl. gulyajáró madarak (6 fajukból 5 faj obligát költésparazita)

→ ritka jelenség a madárvilágban

- kialakulásának néhány lehetséges elmélete
  - vizuális stimulus elmélete: tojásokkal teli fészekalj kulcsingerként hathat a tojókra, és tojásrakásra ösztönözheti azokat
  - az utódgondozás visszafejlődésének következtében alakulhatott ki
  - a fajon belüli költésparazitizmusból, mint az utódgondozási befektetéseket csökkentő reproduktív stratégiából kialakult evolúciós stratégia
  - evolúciós stratégia, melynek fő célja a predációs kockázat megosztása

A gazda lehetséges válaszai

- Elfogadás
- Elutasítás
  - Tojáseltemetés
  - Tojáskidobás
  - Tojástörés
  - Fészekelhagyás



8. 3. TÁBLÁZAT > A műkakukktojásokra adott elutasító válaszok frekvenciái kakukkgazda (brit) és kakukkmentes (izlandi izolált) gazdapopulációkban (Davies és Brooke 1989ab nyomán).

Gazdafaj és a műkakukktojás típusa	Fészkek száma (elutasított/összes) parazitált	nem parazitált	szignifikancia
réti pityer *(Anthus pratensis)*			
barázdabillegető-típus	9/25	0/13	P<0,05
cserregő nádiposzáta-típus	4/15	1/3	N. S.
kerti rozsdafarkú-típus	15/18	4/11	P<0,05
barázdabillegető *(Motacilla alba)*			
réti pityer-típus	12/18	0/15	P<0,001
cserregő nádiposzáta-típus	5/7	0/3	P=0,083[1]
kerti rozsdafarkú-típus	10/13	5/10	N. S.

Fegyverkezési verseny

Példa: az eurázsiai kakukk

kakukkgazda adaptációi

- elhagyja fészkét ha új tojás kerül bele
- felismeri és kilöki az eltérő kinézetű tojásokat
- egyre kisebb különbségek alapján is felismeri a kakukktojást
- gazdafaj tojói egymástól egyre eltérőbb tojásokat raknak

kakukk adaptációi

- egy tojást kilök a gazda fészekaljából
- tojásmimikri (gazdafaj tojásaihoz hasonló tojást rakó kakukkok maradnak fenn)
- tökéletesedik a tojásmimikri

← ehhez nagyon nehéz alkalmazkodni

az ilyen jó védekezési választ kifejlesztő gazdapopulációban a kakukkok nem tudnak szaporodni, így a gazdafaj parazitáltsága lecsökken

Ha a gazdapopuláció nem fejleszt ki megfelelő védekezési választ:

parazitáltsága nagyon megnőhet, aminek következtében a gazdapopuláció teljesen ki is pusztulhat, mivel a kakukkfiókát nevelő madarak fészkében nem nő fel egy sem a gazda fiókáiból

CSÖKKENTHETŐ-E A PARAZITATOJÁS FELISMERÉSÉNEK VALÓSZÍNŰSÉGE?



- Gazdafaj fészekaljai közötti különbség növelése
- Gazdafaj fészekalján belül a tojások közötti különbség csökkentése

8. 1. TÁBLÁZAT > A kakukk tojásmimikrije néhány gazdafajnál, földrajzi régiónként.

Madárfaj	Régió	Mimikri
pintyfélék	Nagy-Br., Hollandia, Németo.	semmilyen
fülemüle, rigók	Európa középső, É-i és Ny-i része	semmilyen
citromsármány, nádisármány	Nagy-Br., Hollandia, Németo.	gyenge
füzikék, kerti geze, szürke légykapó, füstifecske, királyka, ökörszem	Európa középső, É-i és Ny-i része	gyenge
pacsirták	Európa egyes részei	közepes
gébicsek	Németország	közepes
vörösbegy	Európa nagy része	jó (Magyarországon gyenge)
fenyőpinty	Skandinávia É-i része, Oroszo.	jó (illetve gyenge)
erdei pinty	Finnország, Oroszország	jó (illetve gyenge)
rozsdafarkúak, kormos légykapó, csukok, hantmadár	Európa nagy részén	kitűnő

CSÖKKENTHETŐ-E A PARAZITIZMUS KOCKÁZATA?

1. Habitatszelekció

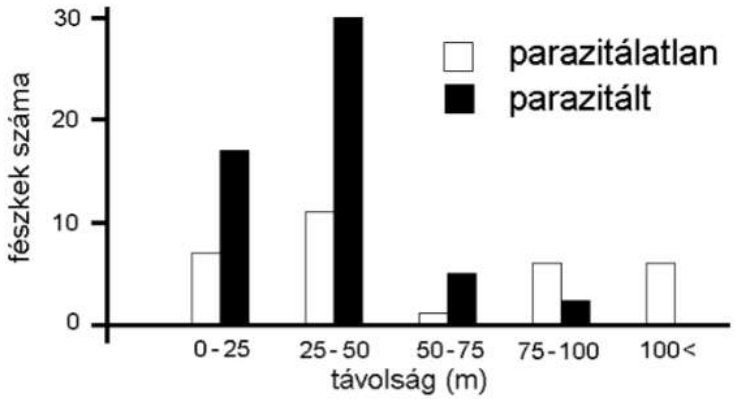
   Az amerikai barnafejű gulyajárónál kimutatták, hogy nyílt élőhelyen, a gazdafajok fészkeinek erdőtől való távolságával csökken a paraziáltsági szint

2. Fészeképítés kakukk-figyelőfától távol

   Azon fészkek, melyek fáktól messzebb estek, ritkábban lettek parazitálva, mint a potenciális kakukk-figyelőhelyek közelébe esők.

3. Aggregált fészkelés.

4. Fészek elrejtése



4. Ábra. Parazitálatlan és parazitált nádirigó fészkek gyakorisága a legközelebb eső potenciális kakukk figyelő pont (fa, oszlop, vagy elektromos vezeték) távolságának függvényében.

Fegyverkezési verseny

Példa: az eurázsiai kakukk

Ki nyerte meg végül a fegyverkezési versenyt: a kakukk vagy a gazdafajok?

a kakukk és ma élő gazdafajai hosszú távon együtt tudnak élni (kakukk ~ 10 millió éves faj)

DE

- populációik folyamatos kölcsönhatásban vannak egymással
- nemegyszer nagyon gyors evolúciós események játszódhatnak le közöttük
- az egyes gazdapopulációk parazitáltsága folyamatosan változhat

a populációk térbeli elkülönülése és az hogy a kakukk, mint faj nem gazdaspecifikus, hanem számos különböző gazdafajra specializálódott metapopulációk (kakukk gentek) összessége, lehetővé teszi, hogy a jelentős és gyors mikroevolúciós változások ellenére e fajok (kakukk és gazdafajai) hosszú távon is együtt élhessenek

Érdekességek:

– több mint 100 madárfaj fészkében találtak eddig kakukktojást
– széncinege odújában is nőtt fel kakukkfióka, kirepülni azonban nem tudott, így elpusztult
– csak Európában kb. 15 kakukk gent (hasonló az emberi rasszokhoz) valószínűsíthető
– Magyarországon legfőbb kakukkgazda a vörösbegy és a nádirigó
– Magyarországon a tövisszúró gébics feltehetően egyik nyertese a kakukkal vívott fegyverkezési versenynek: tojásfelismerő képessége kiváló és kb. 1970-es évek óta nem parazitálja a kakukk, míg azelőtt parazitálta
– a tojásmimikri kialakulásának más elmélete is van: a kakukktojók közötti versengés

8. 5. TÁBLÁZAT > Tövisszúró gébics válaszai a gazda tojásaihoz hasonló (pettyes) és eltérő színezetű (kék) műkakukktojásokkal végzett kísérletes parazitizmusra, 6 napos megfigyelési idővel, a tojásrakási és a kotlási időszakban. (Zárójelben a 3 napos megfigyelési idő eredményei.)
n = 13 minden kezelésnél. (Moskát és Fuisz 1999).

Kezelés	A gazda válaszai		
	Tojáskidobás	Dezertálás	Elfogadás
kék tojás, kotlási időszakban	10 (9)	2 (2)	1 (2)
kék tojás, tojásrakási időszakban	13 (12)	0 (0)	0 (1)
foltos tojás, kotlási időszakban	11 (10)	1 (0)	1 (3)
foltos tojás, tojásrakási időszak	3 (2)	7 (5)	3 (6)



8. 2. TÁBLÁZAT > Főbb kakukkgazdák és parazitáltsági szintek

Gazdafaj	Régió	Fészekszám	Parazitált (%)	Forrás
Kékszarka	Japán	146	57,5	Nakamura 1990
Nádirigó	Magyaro.	374	50	Molnár 1944
		103	63	Moskát és Honza ms.
Nádirigó	Japán	722	18	Nakamura 1990
Vörösbegy	Franciao.	116	17	Blaise 1965
	Magyaro.	2073	32	Varga 1994
Japán gébics	Japán	160	13	Nakamura 1990
Cserregő nádiposzáta	Németo.	177	9	Moksnes ésRøskaftt 1987
	Anglia	4101	7,3	Brooke és Davies 1987
	Cseho.	128	18	Moksnes et al. 1993
Réti pityer	Norvégia	341	7	Moksnes ésRøskaftt 1987
	Anglia	5331	2.7	Glue és Morgan 1984
Erdei szürkebegy	Norvégia	357	2	Moksnes ésRøskaftt 1987
	Anglia	8564	1,5	Brooke és Davies 1987



2. Ábra. Kakukkos nádirigó fészekalj a Kiskunságból. (A kakukktojás a kép bal szélén

14. Táblázat. Görög és magyar nádirigók válaszreakciói kísérletes parazitizmusra, nem-mimikris mű kakukktojás alkalmazása esetén. (Jelenleg csak a magyar nádirigó populációt parazitálja a kakukk.)

Populáció	Válaszreakció		N
	Elfogadás (%)	Ejekció (%)	
Magyarország (parazitált)	29,4	70,6	34
Görögország (nem parazitált)	0	100	14

Miért gazdaspecifikusak a kakukkok?

1. Szelekció a gazda részéről.

   A gazda toleráns a saját tojásaihoz hasonló parazitatojások iránt, azokat viszont, amelyeket idegen tojásként felismert, eltávolítja a fészekből. Ezen folyamat révén kiszelektálódnak az alkalmas tojástípusok és fokozatosan javul a kakukktojások mimikrije.

2. Kakukk tojók közötti kompetíció. A kakukk tojók saját tojásaikat úgy helyezik be az idegen fészekbe, hogy egyet kiemelnek a gazda tojásai közül. Némi bizonyíték van arra, hogy ilyenkor preferálják a gazda tojásaitól eltérő tojásokat (kakukk tojók interspecifikus és intraspecifikus kompetíciója).

Milyen mechanizmusok tartják fenn a kakukkok gazdaspecificitását?

- Gazdafaj-hipotézis

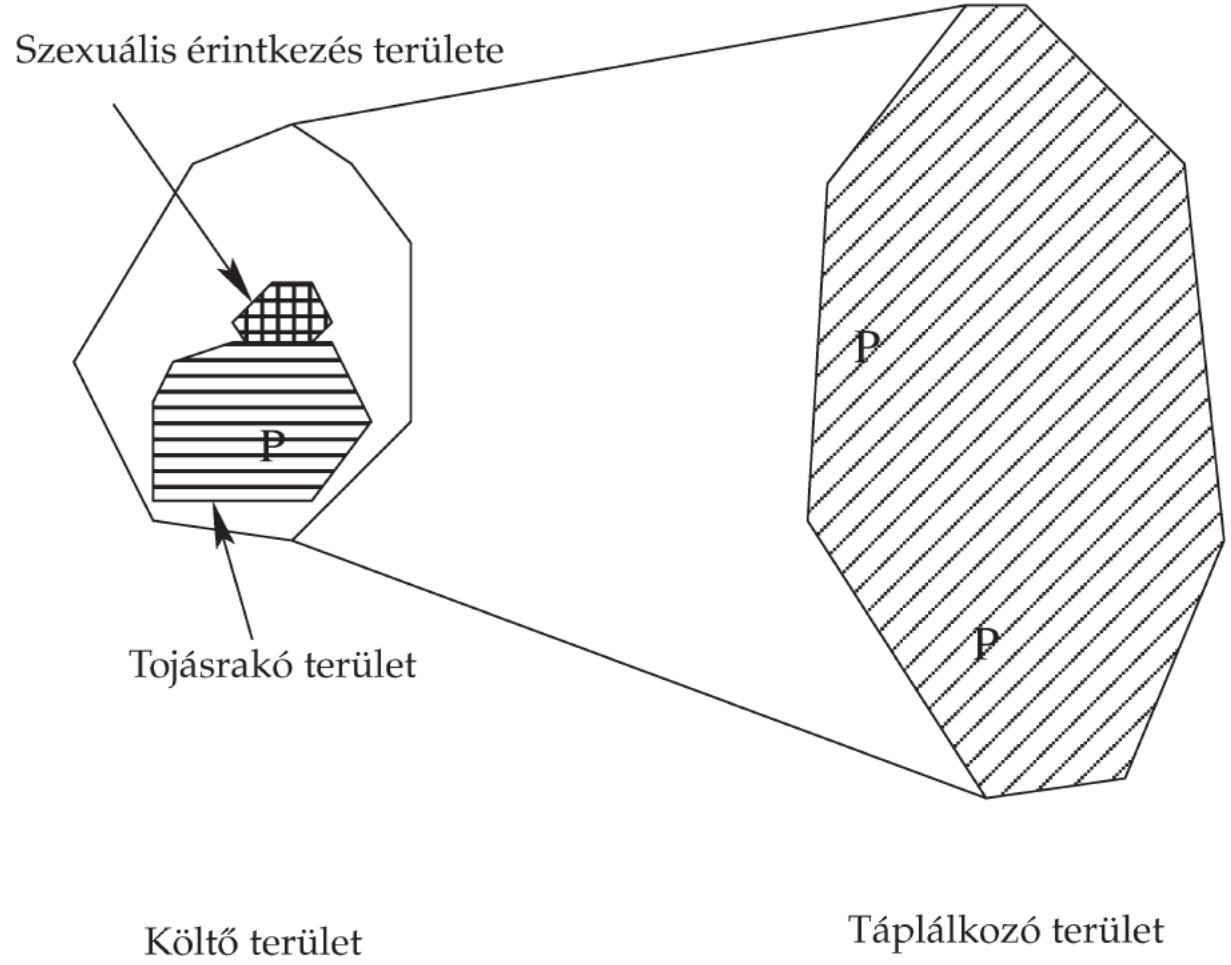
  Kakukkok megjegyzik azt a fajt, amely felnevelte és kirepítette őket, s ivaréretten ugyanilyen gazdát keresnek.

- Habitat preferencia-hipotézis
  - kakukkok elkülönülnek mind az élőhelyek, mind pedig a gazdafajok szerint. Laboratóriumi környezetben felnevelt kakukkok több időt töltöttek később a felnevelési helyen, mint más alternatív helyeken.
- A fészkelőhely-hasonlóság hipotézise
  - a másodlagos gazdáknál talált kakukktojások 77 százaléka az elsődleges gazdafajhoz hasonló helyen fészkelő fajok fészkeiből került elő.

Nem kizárt, hogy a kakukkok gazdaspecificitásában több tényező is közrejátszik, hierarchikus folyamat eredménye.

A kakukk telelőterületéről megközelítőleg abba a földrajzi régióba érkezik meg, ahonnan származik. Ezen a területen az imprinting révén megismert habitatban keres olyan fészket, amiben saját maga is felnőtt. Itt a gazdafaj és a fészekhely ismeretének is szerepe lehet.

Kakukk tojók tojásrakó és táplálkozó területei eltérnek egymástól



8. 1. ÁBRA > Kakukktojók territóriumrendszere Japánban (P = pihenőhely) (Nakamura és Miyazawa 1997 alapján)



„Kakukk-maffia”

Egyes költésparazita fajok a parazitált fészkeket újra és újra végiglátogatják, ha észreveszik, hogy a gazda kidobta a tojásukat összetörik a maradék fészekaljat
pl. pettyes kakukk, barnafejű gulyajáró

Milyen előnyei lehetnek a maffia viselkedésnek?

- az összetört fészekalj helyett a gazdamadár új fészekaljat rak, amibe a kakukk újra berakhatja tojását
- evolúciós időben nézve is megakadályozhatja (illetve meghosszabbíthatja) a felismerő és kidobó viselkedés elterjedését a populációban
- a gazda akkor is kikölti a parazita tojását, ha felismeri azt, ugyanis az elutasító viselkedés ezáltal költségesebbé válik, mint a parazita tojásainak elfogadása (ezekben az esetekben gyakran a parazita nem is fejleszt ki tojásmimikrit)

a költésparazita tehát kényszeríti a gazdamadarat a kakukktojások kiköltésére
ezért nevezik ezt a viselkedést ***„maffia”*** viselkedésnek

Megfigyelték, hogy ha teljes fészekaljat találnak ezek a költésparaziták, gyakran azt is összetörik, hogy ezáltal kényszerítsék potenciális gazdáikat új fészekalj megkezdésére

Ebbe már a parazita is berakhatja tojását (teljes, már kotlott fészekaljba nem rakhatja, mert fiókája akkor később fog kikelni mint a többiek)

A költésparazita tehát gyakorlatilag ***„gazdálkodik”*** az általa ellenőrzött területen, és a gazdafaj egyedeit megpróbálja saját fiókáinak nevelésére rábírni

Néhány költésparazita faji jellegzetességei

- Kakukk (Eurázsia)
  - a kikelő fióka a teljes fészekaljat elpusztítja → **a gazdafaj erős az ellenadaptációja**
  - van tojásmimikri (kakukk gentek számos különböző gazdafajhoz alkalmazkodtak)
  - a gentek gazdaspecifikusak
  - nincs maffiaviselkedés
  - nincs utódgondozás



- Pettyes kakukk (Spanyolország, Törökország, Afrika)
  - fióka nagyon hamar kel ki, gyorsan fejlődik, így a szülők hamar kezdenek etetni, abbamaradhat a kotlás, illetve főleg a legnagyobb fiókát etetik, így saját fiókáik éheznek
    → gazda minimális szaporodási sikere → **a gazdafaj erős az ellenadaptációja**
  - nincs tojásmimikri (kevés fajt parazitál, egy részükhöz hasonló a tojása, másokéhoz nem)
  - egyes helyeken gazdaspecifikus (pl. Spanyolország), máshol nem kifejezetten (pl. Afrika)
  - van „maffia" viselkedés
  - hosszú (kb. 1 hó) utódgondozás van MIUTÁN a fiókák kirepültek (a szülök maguk köré gyűjtik a különböző fészkekből kirepült fiókáikat és együtt nevelik fel a testvéreket) → **fészekpredáció csökkentés evolúciós hipotézist támogatja**



Néhány költésparazita faji jellegzetességei

- Gulyajáró fajok (Amerika)
  - a gazda fészekalját nem károsítja jelentősen (gazda és parazita fiókák együtt nőnek fel)
  - esetenként szimbiózisnak fogható fel: galléros csiröge fiókái javítják a gazda fiókáinak túlélését olyan helyen ahol gyakori a fiókák nyüvessége, mert a csiröge ki tudja szedni mostohatestvérei nyűveit. Ilyenkor a csiröge nem mutat tojásmimikrit, a gazda mégsem dobja ki tojásait. Ha a nyüvesség ritka, a gazda kidobja a felismert idegen tojásokat, a csiröge pedig tojásmimikrit mutat
  - esetenként van tojásmimikri (nem olyan fejltett mint a kakukknál, és nincsenek gentek)
  - egyes fajai gazdaspecifikusak, mások generalisták
  - egyik fajuknál figyeltek meg „maffia” viselkedést (barna gulyajáró)
  - nincs utódgondozás





Parazitizmus viselkedésökológiája

Parazitizmus jellemzői

- Parazitizmus általában: fajok közti kölcsönhatások egyik típusa
  gazda-parazita kapcsolatoknál fontos: a fajokat mindig populációk képviselik!
- a parazita életciklusának jelentős részét (de gyakran több generációt is) egyetlen gazdaegyed(b)en éli
- mivel a gazdaegyedből táplálkozik, szükségszerűen csökkenti annak túlélési, szaporodási esélyeit (***virulencia***), esetleg tünetekkel jellemezhető betegséget is okoz (***patogenitás***)
- a paraziták rendszerint nem ölik meg a gazdát, így a gazda-parazita kapcsolata hosszas, egyedi („intim”) kapcsolat

Parazitizmus fajtái

- Növényi élősködők (pl. levéltetvek, lepkék)
  rendszerint egyetlen növényegyeden fejlődnek, de populációnövekedésüket nem a gazdanövény védekezése, hanem parazitoidjaik és ragadozóik befolyásolják
- Állati élősködők (pl. bélférgek, tetvek) **← szűken értelmezett parazitizmus**
  rendszerint szorosan kötődnek gazdáikhoz, populációnövekedésüket elsősorban a gazda védekezési reakciói befolyásolják
  - ektoparaziták (külső élősködők: kültakarón)
  - endoparaziták (belső élősködők: vérben, emésztőrendszerben, stb.)

Populációs kölcsönhatások áttekintése

Szűken értelmezett parazitizmus

1. az élősködő számára a gazdaegyed jelenti a habitatot, a táplálékforrást és az egyetlen jelentős természetes ellenséget is!
2. az élősködő számára a táplálék-limitáció a gazdaegyeden általában ritka
3. az élősködő (vagy anyagcseretermék) a gazdaegyed számára virulens, patogén vagy toxikus
4. ez utóbbi miatt a gazda általában védekezik az élősködő ellen

→ 1. és 4. pont következménye: szoros koevolúció

Parazitizmushoz hasonló populációs kölcsönhatások (gyengébb koevolúció)

- legelő / vérszívó állatok (rövid időtartamú kapcsolatok számos zsákmányegyeddel)
- parazitoidok (kifejlődésük során a gazdaállat elpusztul)
- mutualista kapcsolatok (időnként vagy esetenként a mutualista és a parazita kapcsolatok nem különülnek el élesen; pl. egyes gyökérszimbionta gombák száraz vagy csapadékos év esetén, ruhatetű télen C-vitamin forrás lehet az eszkimóknál)
- tágan értelmezett parazitizmus (élősködés célpontja nem egy egyed, hanem a gazdafaj valamilyen egyedfölötti egysége; pl. fészekben vagy alomban együtt fejlődő kölykök, euszociális rovarok kolóniái, koralltelep stb.)
- költésparazitizmus (az „élősködő” ivadékgondozási erőfeszítést zsákmányol ki)

Parazitizmus - mutualizmus

- Afrikai nyűvágó madarak (Oxpeckers)

Nemcsak a kullancsokat távolítják el hanem a sebeket sokáig „nyitva” tartják és vérrel táplálkoznak



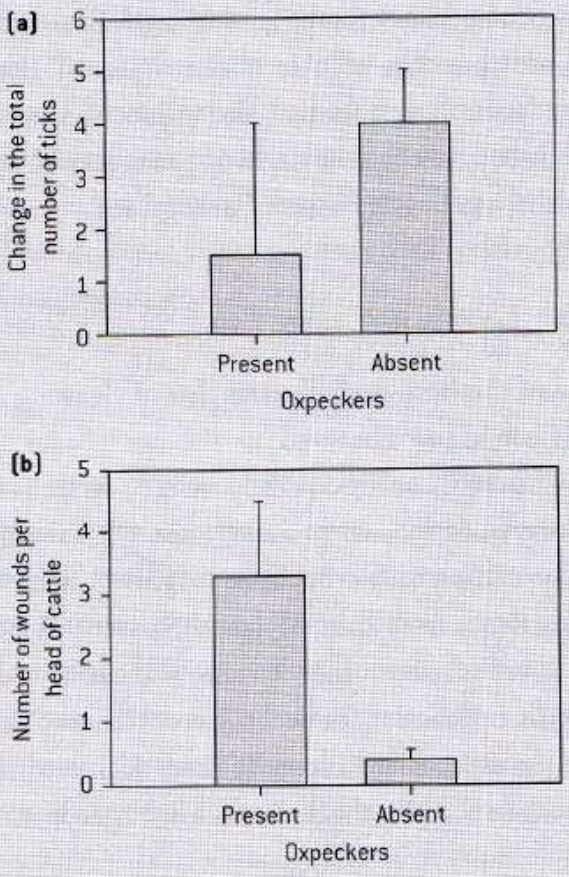


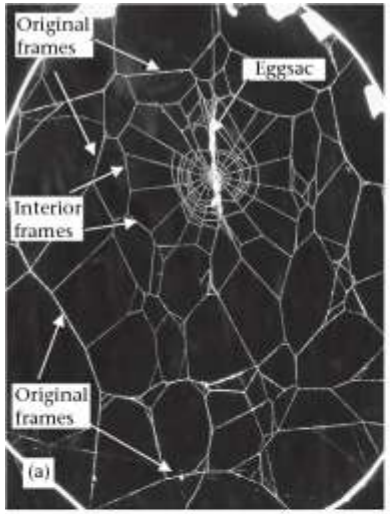
Figure 17.1 **Effects of the presence of oxpeckers on parasite loads and the number of wounds in domestic cattle**

The histograms represent mean values and standard deviations of differences between the end and the beginning of the experiment for: **a.** number of ticks ($P > 0.60$) and **b.** number of wounds per animal. The difference was significant for the number of wounds only ($P = 0.003$). See text for details.

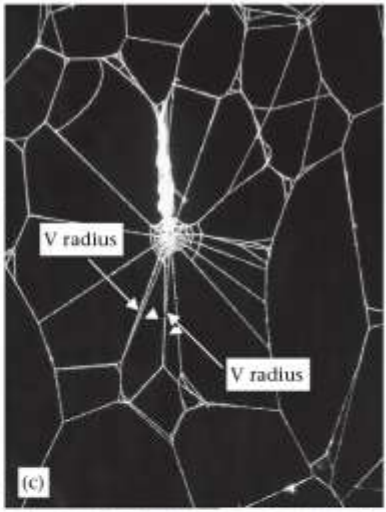
Modified from Weeks (2000).

Parazita faj manipulálja a gazda magatartását

- *Hymenoepimecis* sp parasitoid darázs *Plesiometa* pókban fejlődő lárvája módosítja a pók hálószövését













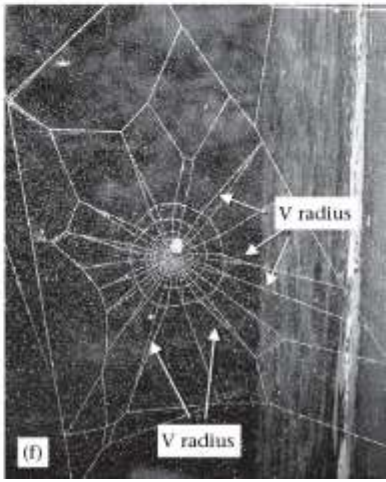


Figure 17.5 **Example of the impact of a parasite on its host's behaviour**

a. Web normally constructed by the spider *Plesiometa argyra*.
b. Outcome of manipulation by the parasitoid wasp *Hymenoepimecis* sp. The modified 'web' being stronger, it allegedly provides protection against hard rain which is fatal to the parasitoid insect.

After Eberhard (2000).

Parazita faj manipulálja a gazda magatartását

- Horizontálisan terjedő paraziták
  - A gazda szaporodási lehetőségének megakadályozása -> hosszabb élettartam -> a parazita hatékonyabb terjedése

Bolharák vs. métely

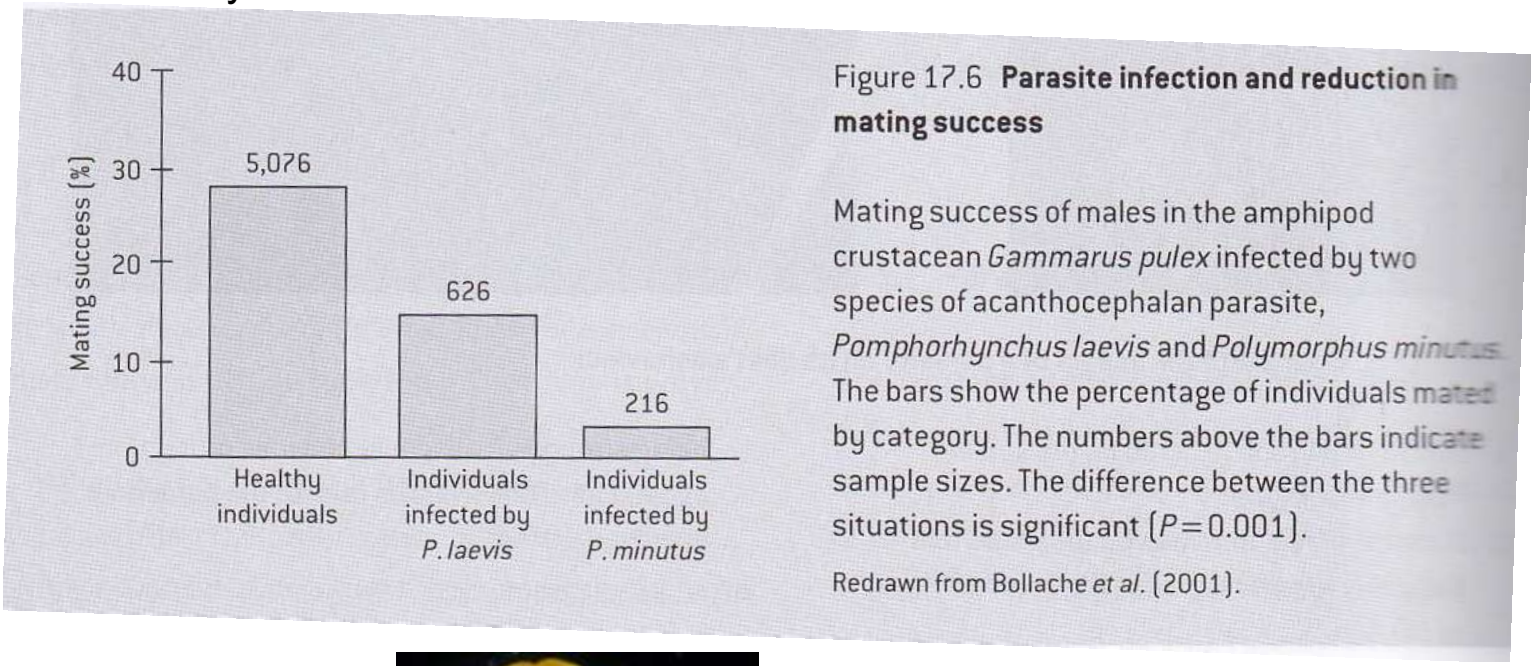


Figure 17.6 **Parasite infection and reduction in mating success**

Mating success of males in the amphipod crustacean *Gammarus pulex* infected by two species of acanthocephalan parasite, *Pomphorhynchus laevis* and *Polymorphus minutus*. The bars show the percentage of individuals mated by category. The numbers above the bars indicate sample sizes. The difference between the three situations is significant ($P = 0.001$).

Redrawn from Bollache *et al.* (2001).





Parazita faj manipulálja a gazda magatartását

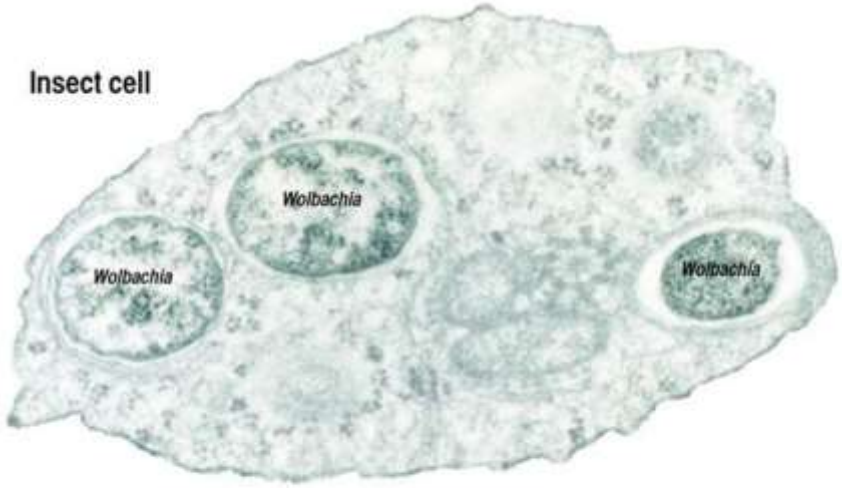


- Vertikálisan terjedő paraziták

  A parazita szülőről-utódra tud terjedni

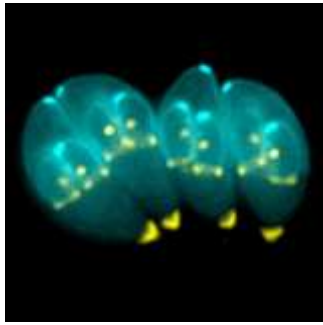
Ászkarákok Wolbachia (baktérium) parazitái

  - A parazita baktérium a hím ászkarákot nősténnyé formálja és a nem fertőzött hímekkel pározva és szaporodva terjed
  - *Acracea* lepkefajok *Wolbachia* baktériumai a lepke nőstény egyedeiben letális hatással vannak a hím ivarú petékre -> a fertőzött lepke állományban a tojók aránya 90%!





Parazita faj manipulálja a gazda magatartását



- Toxoplasma gondii nevű egysejtű, sejten belüli parazita.

  Az élősködő az állandó testhőmérsékletű állatokat (madarak, emlősök) fertőzi, többek között az embert. A protozoon végső gazdája a macska, illetve macskafélék, a közti gazda az ember, egyéb emlősállatok, illetve a madarak.

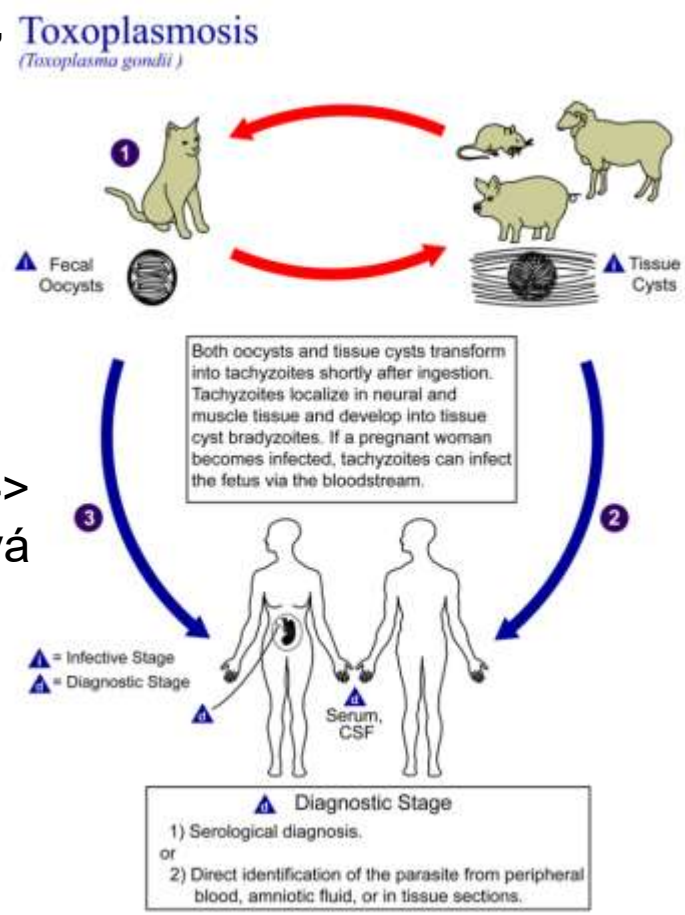
-peték macska ürülékben

-főként rágcsálók az első gazdák

-parazita főként a rágcsáló agyában

-a rágcsáló ragadozó szagfelismerését befolyásolja -> könnyebben válik a ragadozó (macska) táplálékává

-rágcsálók nappal is aktívakká válnak, rejtőzködésük és félelmük csökken



Parazita faj manipulálja a gazda magatartását

- Toxoplasm a gondii
-

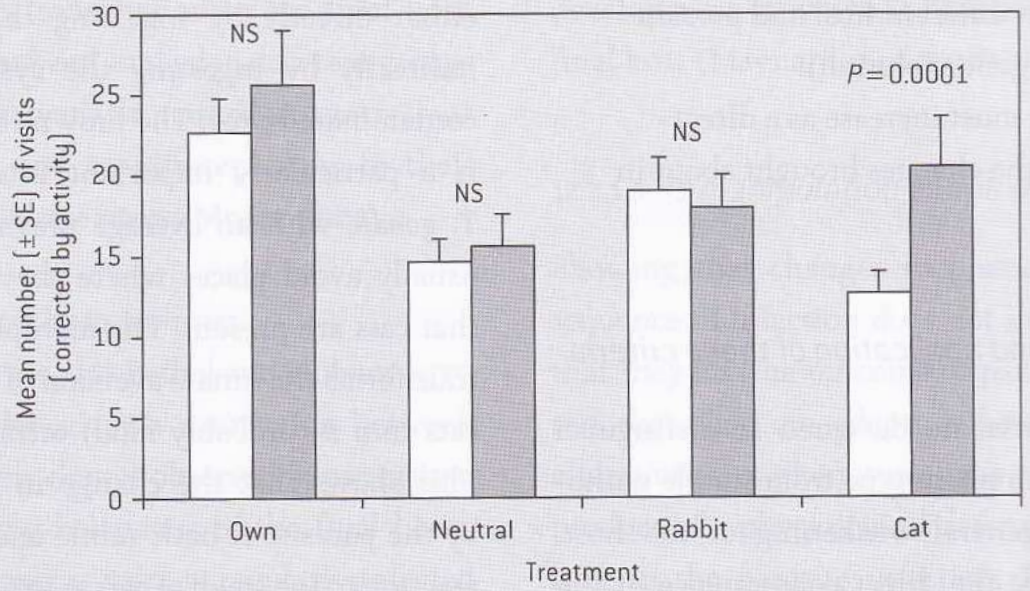


Figure 17.7 **Parasite infection and behaviour towards a predator**

Behaviour of healthy rats (white bars) and rats infected by *T. gondii* (dark bars) towards the smell of cats. Four different odours were presented simultaneously, each at four different corners of a 2 m × 2 m enclosure.

Own: straw marked by the rat's own odour; neutral: fresh straw soaked with water; rabbit: straw marked by rabbit urine; cat: straw marked by cat urine.

The histograms show the number of visits by healthy or infected rats to the four corners marked by one of the four odours. Infected rats differ from healthy rats only in their attraction to the cat odour.

Redrawn from Berdoy *et al.* (2000).

Parazita faj manipulálja a gazda magatartását

Toxoplasma gondii

Az ember személyiségében okozott enyhe, de mérhető változások a férfiakban és a nőkben eltérőek. A fertőzött férfiak hajlamosak túlbecsülni saját szociális rangjukat, kevésbé hajlamosak a szabályok követésére, és kevésbé kerülik a veszélyt, mint a nem-fertőzött férfiak. A fertőzött férfiak egy részénél az intelligencia is csökken.

A fertőzött nők melegszívűbbek, a társadalmi szabályokat lelkiismeretesebben követik és közvetlenebbek, mint a nem-fertőzött nők. E változások a fertőzéstől eltelt időszak hosszával erősödnek, ezért valószínű, hogy nem az eleve meglévő jellembeli különbségek okozták a fertőzésbeli különbségeket, hanem megfordítva a fertőzés okozta a személyiségbeli különbségek kialakulását.

A személyiségbeli változások enyhék, de mérhetőek; így például Prágában a közlekedési balesetben elhunyt áldozatok körében a fertőzöttek aránya szignifikánsan nagyobb, mint a népesség egészében.

1. viszonylag alacsony ellenanyagszint mellett a fiúszülés esélye kisebb (kb. 0,4), mint a nem-fertőzött anyák esetében (kb. 0,55);

2. viszonylag magas ellenanyagszint mellett a fiúszülés esélye magasabb (kb. 0,7), mint a nem-fertőzött anyák esetében.

Az egerekben a régi fertőzések csökkentik a hím utódok arányát, a friss fertőzések viszont növelik a hím utódok arányát.

Paraziták – néhány további példa

Baktériumok: az emberi testben élő sejtek fele endoszimbionta vagy parazita baktérium – ez kb. 1 kg biomassza (nem számítva a szintén endoszimbionta mitokondriumokat)

Protozoák: kb. 10000 fajuk állatokban élősködik, pl. *Plasmodium* és *Toxoplasma* fajok

Laposférgek: pl. mételyek és galandférgek (endoparaziták), a közvetett fejlődésű mételyek általában halak ektoparazitái

Fonálférgek, orsóférgek: általában a bélcsatorna vagy a véredényrendszer élősködői

Buzogányfejűek: lárváik ízeltlábúakban fejlődnek, gyakran manipulálják azok viselkedését, hogy megnöveljék a továbbterjedés esélyét, a kifejlett állatok ízeltlábúakkal táplálkozó gerincesek bélcsatornájában élnek

Poloskák: fajaik többsége szárazföldi növények nedveit szívogatja, de vannak ragadozó és vérszívó csoportjaik is, pl. ágyi poloska.

Tetvek: a rovarok legnagyobb olyan csoportja, amely kizárólag parazita fajokból áll, madarak és emlősök ektoparazitái, szárnyatlanok, így közvetlen testi érintkezéssel terjednek

Bolhák: fajaik nagy része rágcsálók specialistája, a többi faj más emlősökön és madarakon él a pestist okozó baktériumot a patkánybolha közvetíti az emberre, a baktérium ezután éveken át járványként terjedhet emberről emberre

Kétszárnyúak: pl. méhtetvek, gyomor- és bőrbagócsok, kullancslegyek. Egyes csoportjaik nem szorosan vett paraziták:pl. legyek, böglyök, csípőszúnyogok

Csáprágósok: kullancsok, tetűatkák, bársonyatkák, szőrtüszőatkák, édesvízi atkák

Gerincesek: szorosan értelmezett parazitafaj nincs közöttük. Halak vérét szívják az állkapocsnélküliekhez tartozó körszájú-halak, madarak között majdnem 100 költésparazita faj él, emlősök között 3 vérszívó vámpírdenevér faj él.

Gazda-parazita fegyverkezési verseny

A gazdák elkerülési és védekezési stratégiái

- a fertőződés elkerülése: habitat, fészkelőhely, préda, nemi partner megfelelő választása, fészkelésenként (almonként) új fészek építése, magányos költés, az utódok másik alomba áthordása, az alom vagy fészek korai (idő előtti) elhagyása, a fészekbe (alomba) rovarokat taszító, aromás növények beépítése vagy behordása, ugyanilyen kémiailag aktív anyagokkal a kültakaró kenése (fontos pl. a sünnél, mivel nem tud vakarózni) Endoparaziták ellen bizonyos táplálékok (pl. fajtárs ürüléke) elkerülése.
- parazita eltávolítása, megölése: szimbionta partnerek, pl. a költésparazita galléros csiröge fiókák mostohatestvéreikről lecsipegetik a nyüveket, a lármás füleskuvik a fészkébe ízeltlábúakkal táplálkozó élő kígyót hord, közismert halaknál, vízilovaknál a tisztogatóhalak, patásoknál a pásztorgémek, nyűvágó madarak tisztogató szerepe.
  Tollászkodás, vakarózás, porfürdő, hangyázás szerepe.
  Madaraknál és emlősöknél is jelentős „kurkászás”, melynek során az egyedről a saját maga által nem elérhető helyekről fajtársa távolítja el az ektoparazitákat.
  Láz, immunológiai védelem.
- parazita szaporodásának akadályozása
- parazita átadásának irányítása: nem rokon fajtársakra való továbbadás elősegítése, vagy rokonokra való továbbadás akadályozása (ez utóbbi szélsőséges példája az öngyilkosság a borsó-levéltetűnél, itt a parazitoiddal fertőzött egyedek levetik magukat a tápnövényről)

Gazda-parazita fegyverkezési verseny

A paraziták elkerülési, védekezési és manipulációs stratégiái

- a gazda védekezéseinek elkerülése: a paraziták testtáj szerinti szegregációja (pl. a nehezen vakarható helyekre specializálódnak), komplex fejlődési ciklusok változó gazdafaj- és testtáj-specifitással
- védekezés a gazda védekezései ellen: ektoparazitáknál az eltávolítást nehezítő morfológiai adaptációk (pl. testhez, tollhoz, szőrhöz lapuló alakok), a gazda ellenanyagait kicsapó hatóanyagok vérbe juttatása (pl. kullancsok), endoparazitáknál immunológiai mimikri (a parazitát a gazda számára felismerhetetlenné teszi)
- a gazda manipulálása a fertőzés továbbterjedésének segítésére:
  - lándzsásmétely szaporodása: petéi zebracsigában fejlődnek, a csoportosan ürülő lárvákat hangyák eszik meg, itt a lárvák egy része az agydúcba kerül és elpusztul, de ezek manipulálják a hangya viselkedését, a hangya kimászik a fűszálak tetejére és ott rágóival rögzíti magát, így a hangya testében életben maradt lárvák végleges gazdáikba (kérődzők emésztőrendszerébe) jutnak
  - egy másik mételyfaj lárvái a csigából nem ürülnek, a csiga viselkedését úgy manipulálják, hogy az nappal a levelek napsütötte oldalára másszon, közben a lárvák a csiga tapogatójába másznak és ott színes tekergőző kukacot imitálnak, így könnyen a végleges gazdáikba (énekesmadarak) jutnak
  - a *Plasmodium*-fertőzés úgy manipulálja az embert, hogy mintegy felkínálja köztigazdáinak, a szúnyogoknak (pl. lázroham okozta magatehetetlenség, vér viszkozitásának a változása)
  - ha az ivóvíz ürülékkel szennyeződhet, a patogenitás növekedése adaptív lehet, elősegítheti a fertőzés továbbadását, így halálos hasmenés kiváltására szelektálódott pl. a kolerabaktérium

A fegyverkezési verseny jellegzetességei

A paraziták virulenciájára ható szelekciós erők

- gazdaegyeden belül a virulencia növekedésére szelektálódnak ← egymás közötti verseny
- továbbfertőzések során a patogenitás csökkenésére szelektálódnak ← a továbbterjedést az segíti ha gazdájuk aktív marad a szociális és szexuális kapcsolatokban, és hosszú életű

→ a paraziták életmenetét e két szelekciós erő közötti kompromisszum határozza meg

→ ha a virulencia növekedése nem gátolja (esetleg még segíti is) a parazita továbbterjedését, akkor a virulencia drasztikus növekedése várható (előző példák közül: kolera, malária)

A parazita és a gazda adaptációjának mértéke

gazda: nem minden egyede találkozik parazitával, egyedeinek több parazitafaj ellen is védekeznie kell, parazitákkal együtt járó költsége gyakran elhanyagolható (pl. mindössze egy csepp vér) **← általánosabb védekezési reakciók, alacsonyabb szintű adaptáció**

parazita: egyedei egyetlen (vagy kevés) gazdafajjal találkoznak életük során, számukra ez a gazda alkotja a habitatot, táplálékforrást és ellenséget, e kapcsolattól függ életük és továbbszaporodásuk **← gyakori a fajspecifitás, maximális szintű adaptációval**

A paraziták eloszlása a gazdapopuláció egyedein

gazdapopulációban a rezisztencia mértéke általában normál eloszlású (mivel csak korlátozott mértékben alkalmazkodik adott parazitához): legtöbb egyed átlagosan védett, kevés egyed ettől jóval jobban, kevés pedig jóval kevésbé

parazitapopuláció egy jelentős része néhány egyeden összezsúfolva él (gyakran zsákutcába rekedve a továbbfertőzés esélye nélkül), másik jelentős része rengeteg gazdaegyeden szétszóródva él (gyakran ők a populációt fenntartó, továbbfertőző hányad)

„Vörös királynő" elmélet (Szexuális szelekció)

Néhány érdekes humán példa …

Háborúkkal együtt járó nagy járványok

- Háborúban a kórokozó terjedését elősegítheti a patogenitás, pl. ha a hadvezetés egyre több egészséges katonát rendel oda, ahol a katonákat egyre jobban tizedelik a fertőzések
- A fertőzések miatt a zsúfolt frontkórházakban gyakran nagyobb volt a személyzet halandósága, mint a fronton aktívan harcoló katonáké
- I. világháború 4 év alatt 10M áldozatot követelt, míg a lövészárkokból kiinduló spanyolnátha világszert 2 év alatt 20M áldozatot szedett

Kulturális védekezési módok a paraziták ellen

A ruha és a tűz jelentősége

– időjárás viszontagságai és ragadozók elleni védelem?

– a világon a grizzli medve 3, a fehércápa 50, a malária 2-3 millió emberéletet követel évente

– evolúciós múltban is hasonló jelentőségűek lehettek a paraziták a nagyragadozókhoz képest

tűz → táplálékkal bejutó korokozók ellen

ruha → cserélhető kültakaró és véd a maláriát hordozó szúnyogok csípése ellen

ezek által az ember olyan lépéselőnyre tehetett szert, ami magyarázhatja az emberi faj példátlan népességrobbanását

Partifecske – különös magatartás







Telepesen fészkelő madár (13g), minden évben új fészkelő üreget ás ki tavaszi megérkezése után

Miért nem használják újra a korábbi években használt üregeket ?



- Az elsőként érkező madarak számára elegendő ilyen üreg áll rendelkezésre
- Jelentős energia- és időráfordítást takaríthatnak meg

Mi van a régi partifecske fészekben ?

- Partifecske fészkekben számos ízeltlábú faj él köztük számos parazita (Masan és Kristofik 1993)
- Ixodes lividus kullancsfaj – csak a partifecske fészkekben található, gazdaspecifikus vérszívó ektoparazita

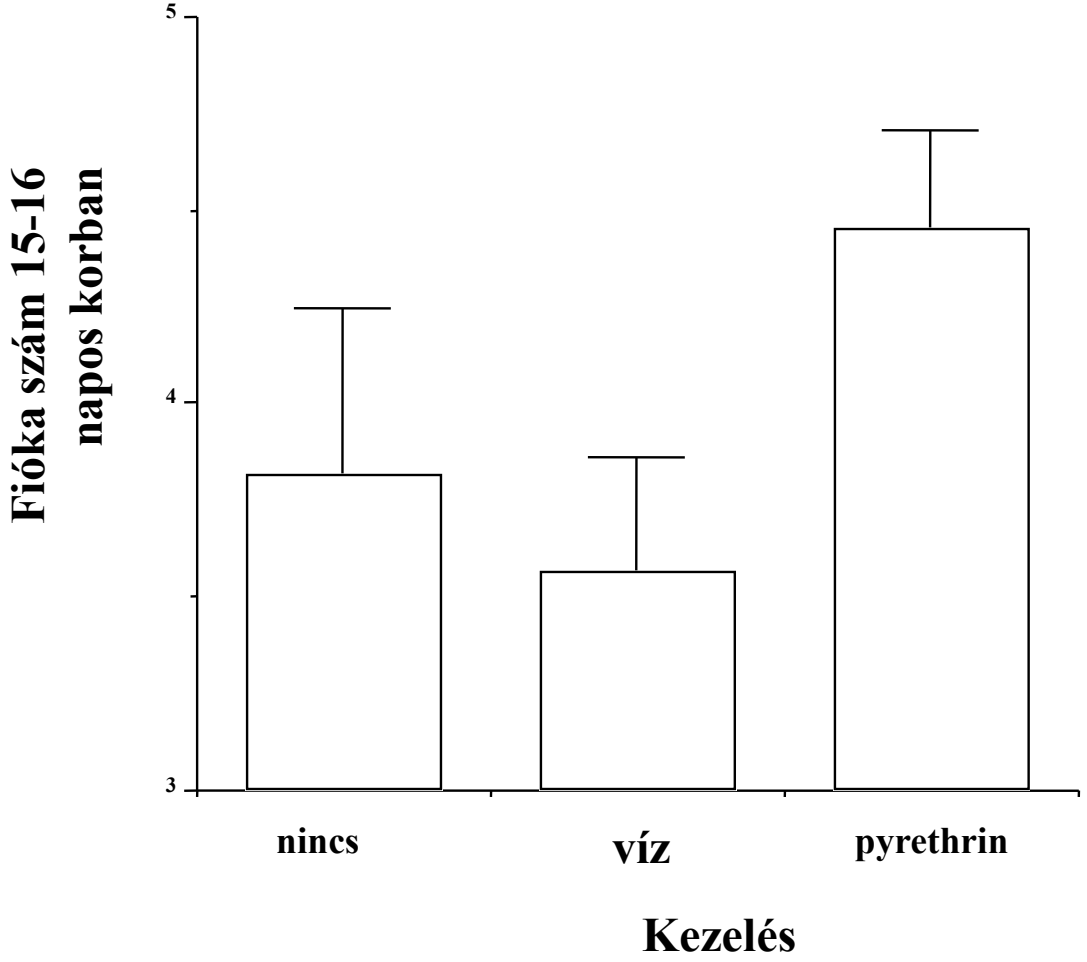


Paraziták

- Betegségeket, költséges immun és viselkedési válaszokat válthatnak ki (Hart 1997)
- Közvetlenül befolyásolhatják az egyedek fejlődését, szaporodási sikerét, túlélését (Lehmann 1993; Møller 1997)
- Telepesen fészkelő madaraknál nagyfokú fertőzöttség (Brown és Brown 1996)

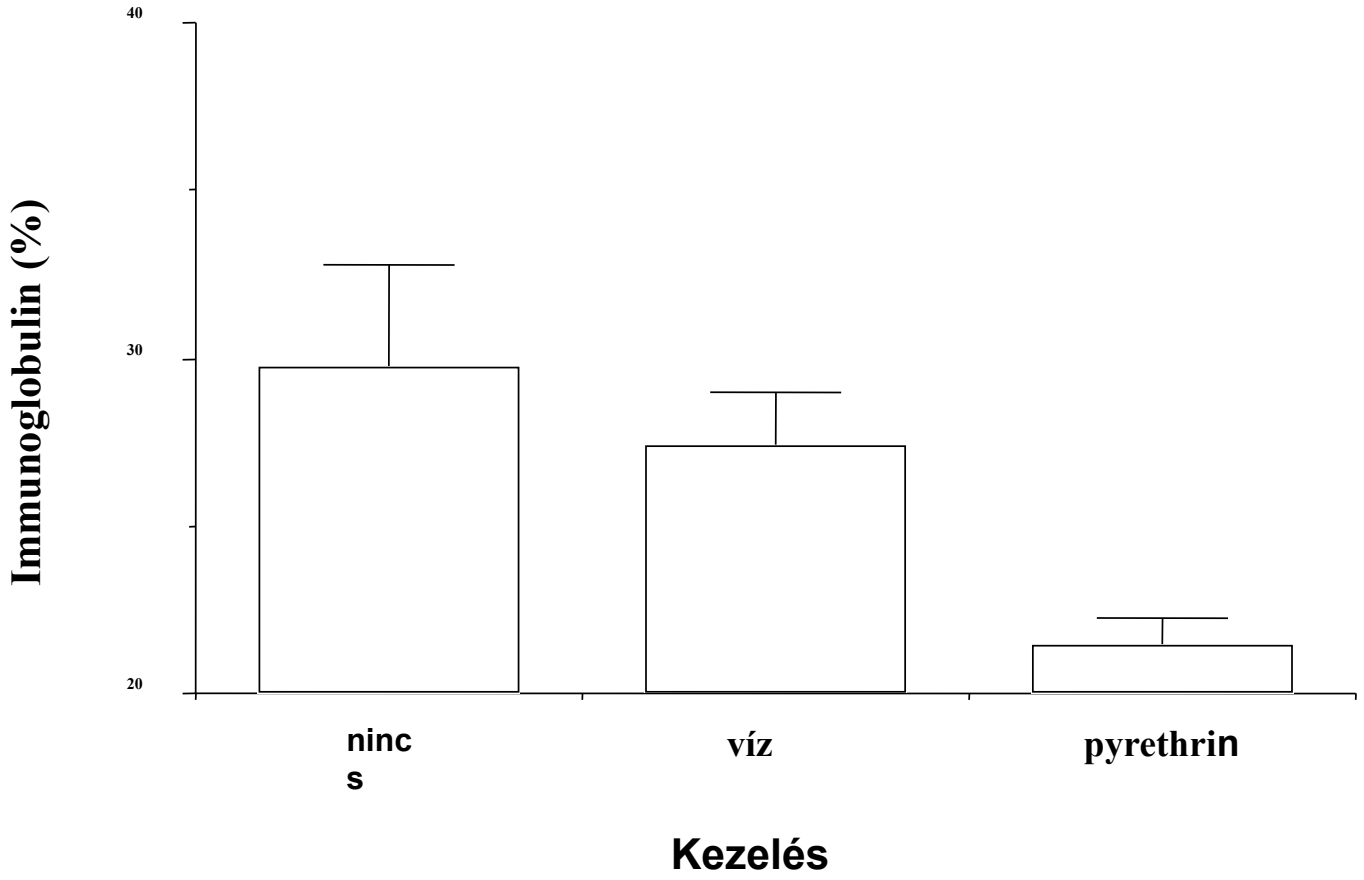


A fészekaljméret nagyobb volt a kísérletesen (pyrethrin) csökkentett kullancs fertőzöttségű fészkekben



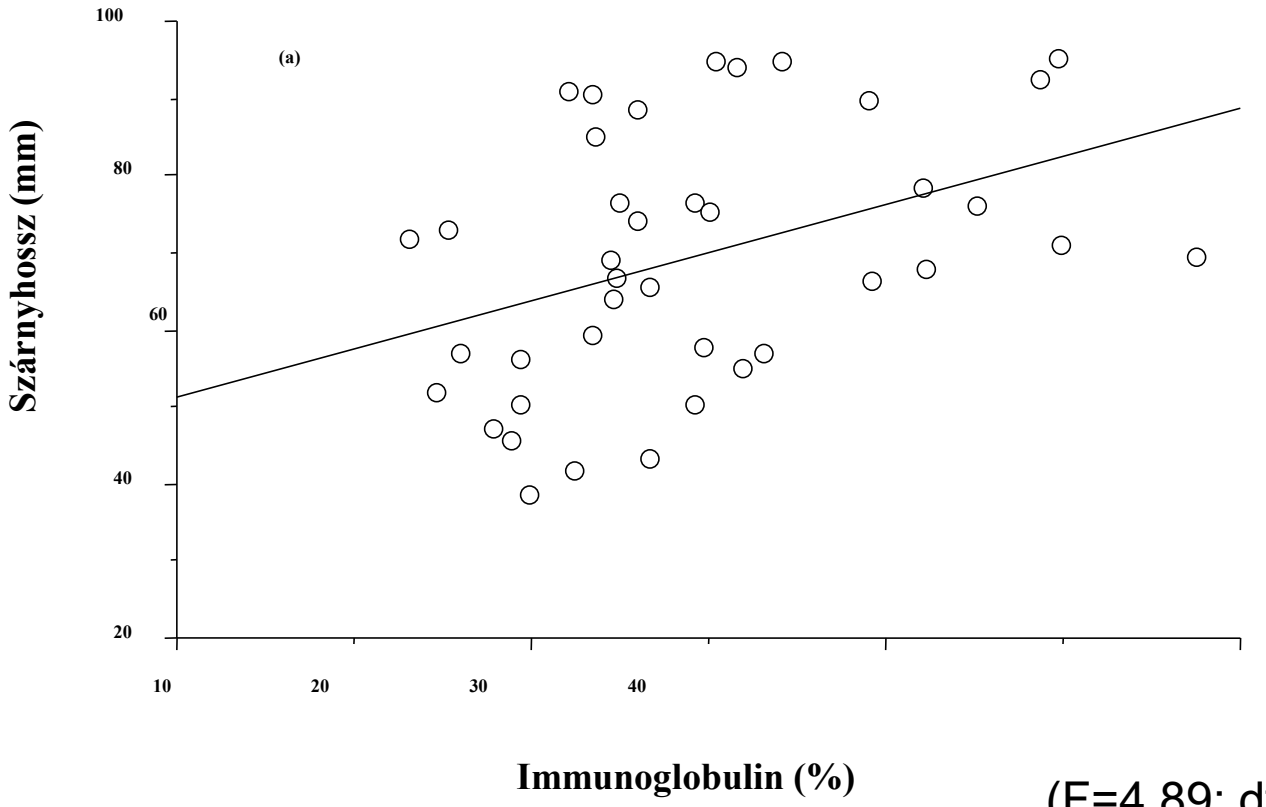
(F=3.38, df=2,37; P=0.045)
Rakamaz 1997

Alacsonyabb kullancsszám esetén kisebb mértékű immunválaszok vannak



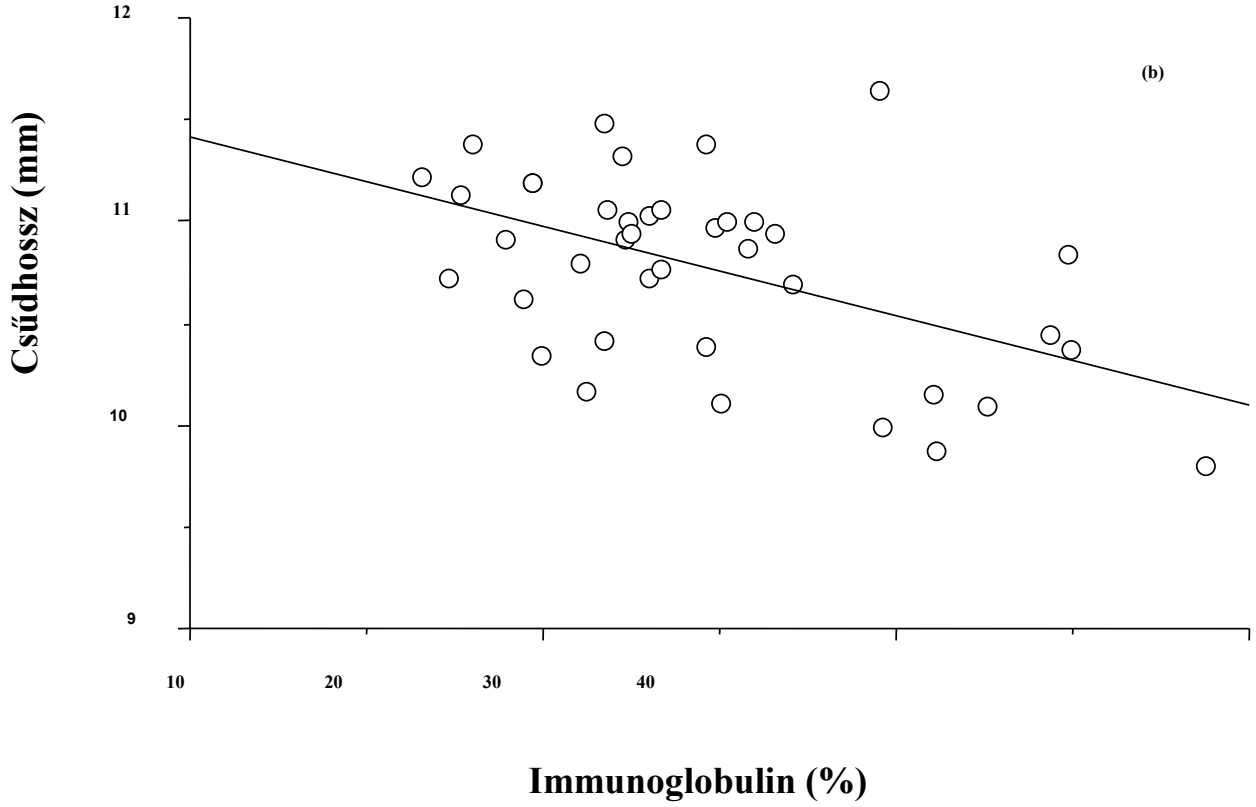
F=5.31; df=2,37; P=0.009
Rakamaz 1997

Az immunglobulinok aránya vérben pozitív korrelációt mutat a tollnövekedés sebességével -> fiókák hamarabb repülhetnek ki a fészekből



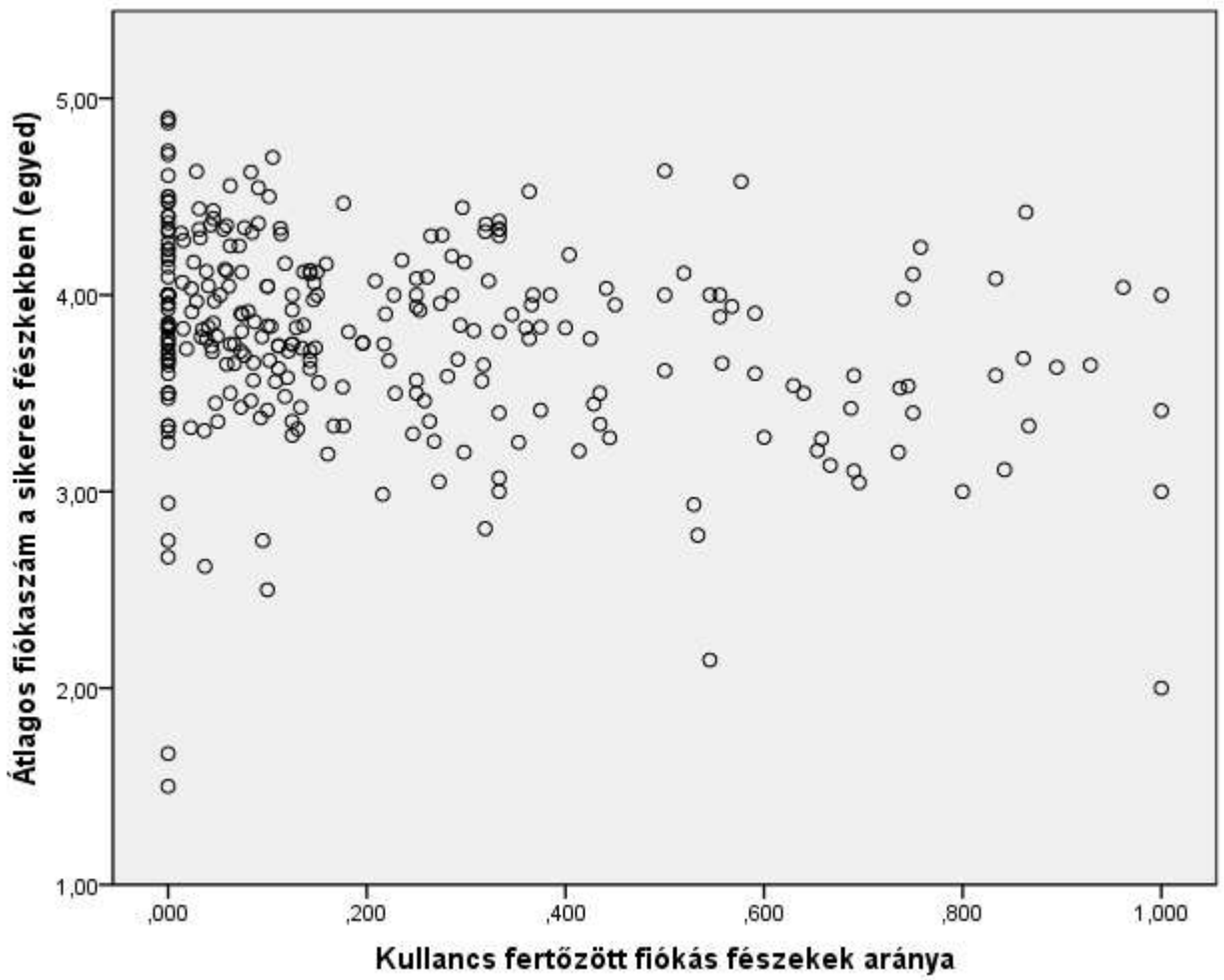
(F=4.89; df=1,37; r2=0.12; P=0.033) Rakamaz 1997

Az immunglobulinok aránya a vérben negatív korrelációt mutat a testmérettel (csüdhossz)



(F=8.63; df=1,37; r2=0.19; P=0.006) Rakamaz 1997

A kirepülés előtti átlagos fiókaszám a teleprészlet sikeres fészkeiben negatív kapcsolatot mutat a kullancs fertőzöttség mértékével





(r=-0.236, P<0.001, N=291, Pearson)

Partifecske válaszok a kullancs okozta kedvezőtlen hatásokra:



1. Kitüntetett szerep a fertőzött partfalak elkerülésének – új üregek ásása friss partfalakon

2. Fiókák kirepülési idejének rövidítése a tollazat gyorsabb fejlődése révén – költség a testméretet tekintve

3. Fióka „feláldozása” a kullancsok hatásának lokalizálására a fészekaljban (tasty chick) közepes fertőzés esetén

Élőhelyi, természetvédelmi vonatkozások



- A rendszeresen megújuló szakadófalak jelentős szerepe a sikeres szaporodás biztosításában

- Hatékonyan védhető, évről-évre megújuló partfalak szükségessége a folyók mentén, homokbányákban

10. Tanulás viselkedésökológiája

Öröklött vagy tanult?

„Nature-nurture” vita

- – egyes jellegek meghatározottsága genetikai
- – vagy az egyedfejlődés során (környezeti hatások, érés, tanulás)

Eleinte dichotómikusnak gondolták (vagy egyik vagy másik)

Mai felfogás: minden tulajdonság a gének és a környezet interakciójának eredménye

Öröklött vagy tanult?

Élőlényeknél vizsgált jellegek variabilitásáért felelős tényezők

- genetikai különbségek → **genotípus**
- környezeti különbségek
- környezet és genotípus interakciójára visszavezethető különbségek

fenti 3 tényező együttesen → **fenotípus**

Örökölhetőség: a teljes fenotípusos varianciának a genetikailag meghatározott (örökölhető) hányada, azaz a genotípusos variancia-hányad

0-hoz közeli érték: a szülői jellegtől független az utód jellege

1-hez közeli érték: csak a szülői jellegtől függ az utód jellege (ember magassága $h^2 \approx 0.8$)

tanulás → viselkedés módosulás (plaszticitás)

Tanulás: állatoknál előforduló, idegrendszeri aktivitáshoz köthető folyamat, amely az egyedfejlődés, illetve az egyéni élet folyamán a környezettel folytatott interakciók (tapasztalat) hatására az egyed viselkedésének adaptív viselkedésmódosulásához vezet

Tanulás – viselkedési jelleg: az egyes tanulási folyamatoknak (pl. táplálék elkerülő viselkedés megtanulhatósága) lehet genetikai, környezeti és genetika-környezet interakciós variabilitása is

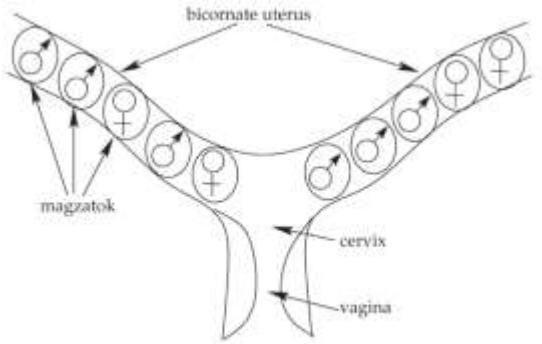
Viselkedésmódosulások

Prenatális – születés előtti

- hormonális (méhen belüli hormonhatásra ivareltolódás szarvasoknál , szupernőstény egerek, méhen belüli tesztoszteron szint, mutató és gyűrűs ujjak aránya és férfias jellegek az embernél)
- tapasztalaton alapuló (tanulás) ? pl. csecsemőknél akusztikai preferenciák

1. 1. TÁBLÁZAT > Intrauterin hormonális hatásokra bekövetkező változások a házi egér reprodukciós viselkedésében. Szomszédság: 2M, az embriónak két hím szomszédja van; 2F, az embriónak két nőstény szomszédja van.

Tulajdonság	Szomszédság	
	2M	2F
Hím hormonszintje a magzatban	magas	alacsony
Nőstények		
Ivarérés	késő	korai
Ivari ciklus	hosszú	rövid
Reprodukciós életszakasz	rövid	hosszú
Összalomszám	alacsony	magas
Ivararány (nőstény/hím)	magas	alacsony
Agresszió	magas	alacsony
Szexuális vonzerő	alacsony	magas
Hímek		
Szexuális aktivitás	alacsony	magas
Szülői gondoskodás	alacsony	magas
Agresszió	magas	alacsony
Kölyökgyilkosság	alacsony	magas



1.1. ÁBRA > A magzatok szomszédsági viszonyai és az intrauterin pozíció a patkány kétszarvú méhében

Viselkedésmódosulások

Prenatális – születés előtti

- hormonális (méhen belüli hormonhatásra ivareltolódás szarvasoknál , szupernőstény egerek, méhen belüli tesztoszteron szint, mutató és gyűrűs ujjak aránya és férfias jellegek az embernél)
- tapasztalaton alapuló (tanulás) ? pl. csecsemőknél akusztikai preferenciák

Postnatális – születés utáni

- Bevéső dés-imprinting Fészekhagyó fiókák követési reakciója (Konrad Lorenz)
- hormonális (fajtársak hormonjai: rágcsálóknál, oroszlánoknál nőstények vetélése új hím érkezésekor a vizelet tesztoszteronjának hatására, földikutyáknál a szaporodó hím és nőstény vizelete a kolónia többi tagját gátolja az ivarérésben → ivaréretlen dolgozó és katona kaszt)
- tapasztalaton alapuló (tanulás)
  → változatos tanulási formák

Tanulási mechanizmusok típusai

Többféle felosztás lehetséges

Érzékeny periódus az egyedfejlődés során

- bevéső dés: fészekhagyó madarak követési reakciója, pl. kiskacsák (Lorenz 1985)
  - érzékeny periódus kitolható, ha az első napokban nincs inger
  - fehérjeszintézis gátlókkal megakadályozható → memória a neuronok fizikai átalakulásával alakul ki
  - elképzelhető, hogy **motiváció** nagyon erős ebben az életszakaszban, lehet hogy folytonos átmenet van más tanulási típusokkal
- táplálkozási averzió (elkerülés) vagy preferencia
  - polifág állatoknál kiemelkedő fontosságú
  - gyakran szintén az egyedfejlődés kezdeti szakaszaiban a legintenzívebb a motiváció
- ember egyedfejlődése: pszichológusok körében jól ismert, hogy az egyedfejlődés különböző szakaszaiban a gyermek eltérő kognitív folyamatokra fogékony (eleinte hangok, ill. szájjal tapintható dolgok, később kézzel tapinthatóak, ezután következnek bonyolultabb kognitív folyamatok, pl. szabályok felismerése és követése, absztrakció, 12-15 éves kortól a nemek és szexualitás, legvégül a komplex társadalmi, politikai viszonyok megismerése – a folyamat részei nem felcserélhetőek)

Tanulási folyamat komplexitása

- próbálkozás majd pozitív vagy negatív megerősítés → belátásos tanulás

Egyéni vagy szociális tanulás

- társaktól való tanulás: szociális hatásra bekövetkező egyedi tanulás
- társaktól való tanulás legegyszerűbb formája a sikeres társak utánzása
  klasszikus példa: angliai cinegék tejesüveg felbontása

Táplálkozással kapcsolatos tanulás

- feltételes elkerülés: amerikai kékszajkó és danaiszlepke
  a danaiszlepke egyes egyedei mérgezőek → ahol ilyen egyedek vannak ott a kékszajkó elkerüli
  azokon a területeken ahol nincsenek mérgező lepkék, ott a kékszajkó eszi (nagy és feltűnő lepke)
  kiderült, hogy azok a lepkék lesznek mérgezőek, amelyek egy tejelő tápnövény-fajon nőnek fel
  → a kékszajkó a feltételes elkerüléssel rugalmasan alkalmazkodik a változó környezethez

- feltételes elkerülés: patkány-kísérletek
  ártalmatlan táplálékkal etetett állatoknál mérgezéses tüneteket idéztek elő (pl. röntgensugárzással)
  → a táplálék ízét és a toxikózist összekapcsolták (még akkor is ha eltelt közben 1 nap)
  több ismert táplálékból az utolsóval kapcsolja össze, új táplálék esetén az újjal
  az elkerülés csak émelygést okozó ingerekkel volt előidézhető, áramütéssel nem

- étrendből hiányzó tápanyagok preferenciája: patkányok és B-vitamin
  régóta ismert, hogy a só diétán tartott patkányok határozott preferenciát mutatnak a sós ételekre
  érdekesebb, hogy a B-vitamin diétán tartott patkányok is tanulnak ← nincs íze, lassan alakul ki hiánya
  Hogyan kapcsolja össze az állat a megfelelő tápanyagot a hiánytünetek gyógyulásával?
  egyszerűen a hiánytüneteket mutató állatok előnyben részesítenek minden új táplálékot
  → adaptív viselkedésmódosulás: ha a régitől megbetegedett, az újtól nagy eséllyel meggyógyul

- társaktól való tanulás: patkány-kísérletek
  határozottan preferálják azt a táplálékot amit fajtársuk előzőleg fogyasztott
  fajtárs lehelete, ürüléke, szőrére tapadt táplálékdarabkák is szerepet játszanak a tanulásban
  → lehetővé teszi (ill. gyorsítja) az új táplálékfajták, táplálékforrások kihasználását
  a fajtárstól szerzett információ képes felülírni a saját tapasztalatokat, a kialakult averzió csökkenthető
  → megakadályozza a csak időszakosan ehetetlen táplálék tartós elkerülését
  kiemelt jelentősége lehet a generációk közötti információ átadásnak is, pl. az anya és az utód között
  a fenti mechanizmusokon túl kimutatták, hogy fontosak a méhen belüli kémiai ingerek is
  → tapasztalatok átadása az utódnak, elsősorban változó környezetben adaptív

Tanulás és a viselkedés plaszticitása

a tanulás révén a viselkedést gyorsan, hatékonyan lehet a változó környezethez hangolni

→ változó környezetben is maximálisan adaptív viselkedés érhető el

minden egyed önállóan, a térbeli és időbeli viszonyoknak megfelelően optimalizálhat

1. 2. TÁBLÁZAT A környezeti variabilitás és a viselkedés plaszticitásának összefüggései

Környezet	Alkalmazkodás szintje	Mechanizmus	Viselkedés
stabil	populációs	evolúció	merev
köztes	csoport	tradíció	lokálisan merev
variábilis	egyedi	tanulás	plasztikus

1. 3. TÁBLÁZAT > A szociális tanulásformák biológiai funkciói

Szociális tanulásforma	Funkció
Fajtárs-/rokon-/szex-/egyedfelismerés	optimális párválasztás
bagolyheccelés	helyi ragadozók felismerése
táplálékválasztás	
mit lehet?	étrend-összeállítás
mit nem lehet?	csalétek-elkerülés
hogyan kell?	zsákmányolási technika elsajátítása
hol található?	információcsere

11. Humán viselkedésökológia

Evolúciós pszichológia & Evolúciós antropológia
tudományterületek

- **az emberi viselkedést evolúciós megközelítéssel próbálják megmagyarázni**

Alapgondolat: a természetes szelekció olyan stratégiákat részesített előnyben, amelyek segítségével az emberek – éppúgy mint az állatok – olyan döntéseket hoznak, amelyekkel szaporodási sikerüket az adott környezetben maximalizálják

emberi agy – rugalmas döntéshozó rendszer

- képes megbecsülni az egyén túléléssel és szaporodással kapcsolatos nyereségeit és ráfordításait
- segítségével hozott viselkedési válaszok az adott ökológiai és szociális környezethez való alkalmazkodás szempontjából optimálisak

→ az emberi faj viselkedése a legflexibilisebb, legplasztikusabb, itt jut legnagyobb szerephez a körülményekhez való alkalmazkodásban az adaptív, rövid távú döntés

Reprodukciós döntések

Humán viselkedési döntések szaporodási sikerre gyakorolt hatásainak vizsgálata
olyan populációkban vizsgálható jól, amelyek nem vagy kevéssé távolodtak el azoktól a kényszerektől (szociális és ökológiai), amelyek az evolúció során a vizsgált adaptív viselkedés kialakulásához vezettek

→ pl. ősi, természetközeli társadalmak

Őseink az emberi evolúció elmúlt 2 millió éves időszakának 99%-ban vadászó-gyűjtögető közösségekben éltek – az emberi viselkedés (mentális programjaink, ill. kognitív és emocionális folyamataink) ebben az ökológiai és szociális környezetben adaptív

Az iparosodott társadalmakban feltehetőleg viselkedésünk nagyon sokszor nem adaptív → az évmilliók alatt kialakult genetikailag kódolt pszichológiai folyamatok továbbra is befolyásolják viselkedésünket, de a mai környezetben nem járnak a szaporodási siker növekedésével

Adott viselkedésről csak kísérletesen dönthető el, hogy van-e a szaporodási sikert érintő vonzata vagy sem – azonban etikai okok miatt ezt nagyon nehéz vizsgálni

Viselkedésünk esetenként azonban ma is befolyásolhatja a szaporodási sikert

– ez lehet adaptív kognitív folyamat eredménye (a mai környezet helyes mérlegelése)

– de lehet, hogy az interperszonális kapcsolatok funkciói és szerkezeti elemei alapvetően változatlanok maradtak a jelenlegi társadalmakban is

Reprodukciós döntések

Busman anyák szülései között eltelt időintervallum

→ adaptív stratégia

Vadászó-gyűjtögető busmanok (Kalahári sivatag – eredeti, zord környezet)
szülések közti intervallum: 48-50 hónap
18-20 éves koruktól 40-45 évesig átlagosan 5 gyermeket szülnek

- a szoptatás intenzív és 3-5 évig tart
- legkisebb gyerekét az anya magával cipeli 15-20 km-es gyűjtögető útjaira
- a 2-14 év közötti gyerekekre fejenként kb. 2 kg táplálékot cipel alkalmanként haza

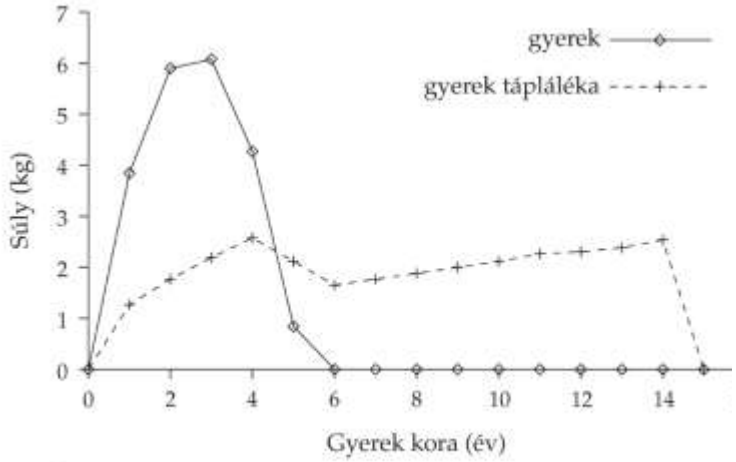
• Így egyszerre csak egy gyermeket kell cipelnie, a 2. kicsi már lábon követi, a 3-4. már segít is

→ sűrűbb gyermekszülés nagyon nagy terhet róna az anyákra

Modellezték a helyzetet, és a modell számos predikcióját alátámasztotta a valóság

- a szülések között optimális időintervallum pontosan 48-50 hónap
- az első gyermek utáni intervallum rövidebb
- az utoljára megszült csecsemő halála esetén az anya rövidesen újra teherbe esik

a születések közötti intervallum természetesen hormonálisan szabályozott (laktációs amenorrhea)



9. 1. ÁBRA > A busman nők által szállított teher egy gyerekre számítva



9. 2. ÁBRA > A busman gyerekek 15 éves korig való túlélésének elméletileg prediktált valószínűsége a megelőző szülés óta eltelt időtartam függvényében (folytonos vonal) és a születések közötti adott hosszúságú intervallumok mért gyakorisága (oszlopok)

Reprodukciós döntések

Busman anyák szülései között eltelt időintervallum

→ adaptív stratégia

Vadászó-gyűjtögető busmanok (Kalahári sivatag – eredeti, zord környezet)
szülések közti intervallum: 48-50 hónap
18-20 éves koruktól 40-45 évesig átlagosan 5 gyermeket szülnek

- a szoptatás intenzív és 3-5 évig tart
- legkisebb gyerekét az anya magával cipeli 15-20 km-es gyűjtögető útjaira
- a 2-14 év közötti gyerekekre fejenként kb. 2 kg táplálékot cipel alkalmanként haza

• Így egyszerre csak egy gyermeket kell cipelnie, a 2. kicsi már lábon követi, a 3-4. már segít is

→ sűrűbb gyermekszülés nagyon nagy terhet róna az anyákra

Modellezték a helyzetet, és a modell számos predikcióját alátámasztotta a valóság

- a szülések között optimális időintervallum pontosan 48-50 hónap
- az első gyermek utáni intervallum rövidebb
- az utoljára megszült csecsemő halála esetén az anya rövidesen újra teherbe esik

a születések közötti intervallum természetesen hormonálisan szabályozott (laktációs amenorrhea)

Letelepült, állattartó busmanok (Kalahári sivatag peremén – módosult környezet)
szülések közti intervallum: 24-30 hónap
16-18 éves koruktól 40-45 évesig esetenként 8-10 gyermeket is szülnek

- jobb és egyenletesebb táplálékellátás miatt hamarabb kezdenek szülni
- az állandóan rendelkezésre álló tehéntej miatt hamarabb befejezik a szoptatást
- a gyűjtögetés nem létfeltétel, a táplálék fejadag hazacipelése nem terheli meg az anyát

vallásuk, törvényeik, gyerekszüléssel kapcsolatos normáik nem változtak – a környezet változott

Reprodukciós döntések



<u>Preindusztriális társadalmak</u>
a szociális hierarchiában betöltött pozíció megbízhatóan jelzi a túlélő gyerekek számát

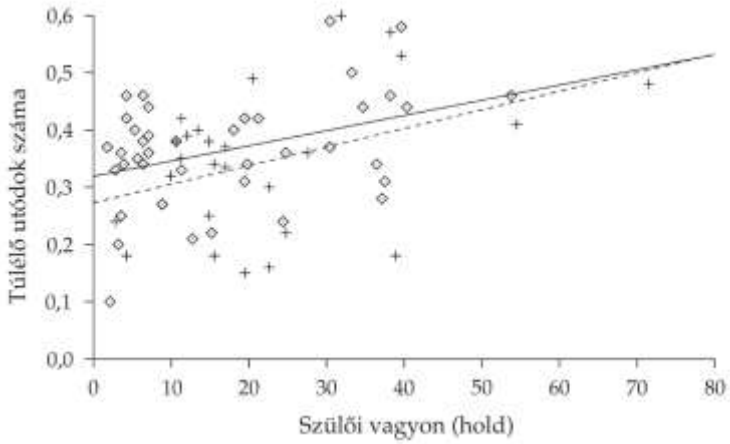
<u>Férfi szaporodási sikere</u>:

Tehetősebb családban

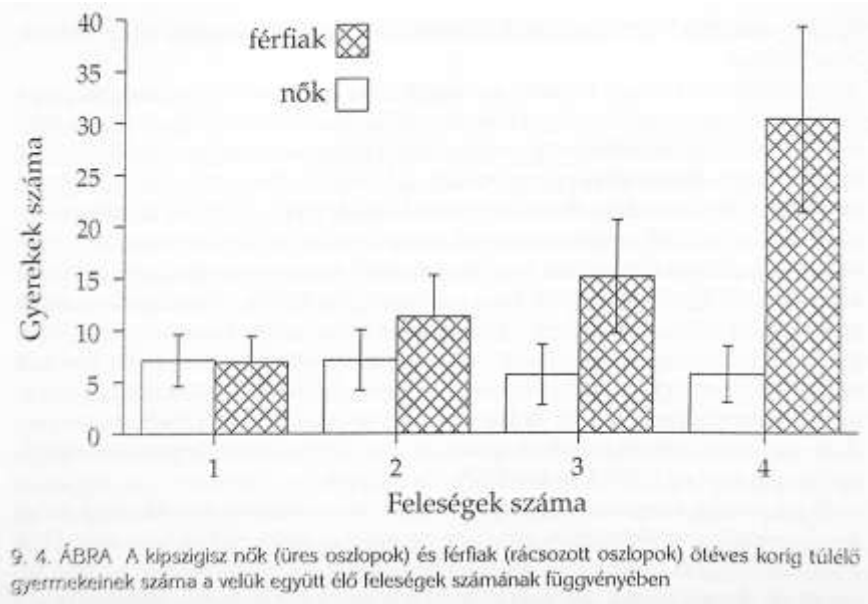
→ jobban táplált, és jobb orvosi ellátásban részesült gyerekek
magasabb túlélés (ezáltal a nő szaporodási sikere is nő a tehetősebb családokban)

→ több feleség vásárolható vagy tartható (ha a többnejűség elfogadott)
több gyerek

pl. kipszigiszek (kenyai pásztornép), ahol a vagyonosabb családok fiai több feleséget vásárolnak, lányaik hamarabb érnek - > több túlélő utód



ez hasonló az állatoknál is gyakori „erőforrás-központú” poligíniához



9. 4. ÁBRA A kipszigisz nők (üres oszlopok) és férfiak (rácsozott oszlopok) ötéves korig túlélő gyermekeinek száma a velük együtt élő feleségek számának függvényében

Reprodukciós döntések

Erős osztálykülönbségeken alapuló agrártársadalmak
asszimetria az egyének szaporodási sikerében végletes méreteket ölthet
pl. középkori szultánok (háremeikben akár több száz feleség)

Guinness rekordok könyvéből származó adatok:

- **férfi: Marokkó szultánja XVII.sz. (Mulay Ismail)**
- **nő: 27 terhességből született gyermekeinek száma**

összehasonlításként: elefántfóka

egy egyed maximális utódszáma egész élettartama alatt		
	hím	**nőstény**
ember	**888**	**69**
elefántfóka	**~ 200**	**~ 15**

Ivari dimorfizmus változása

- A férfiak és nők közötti testméret különbség változik a jellemzően monogám és jellemzően poligín emberi kultúrákban

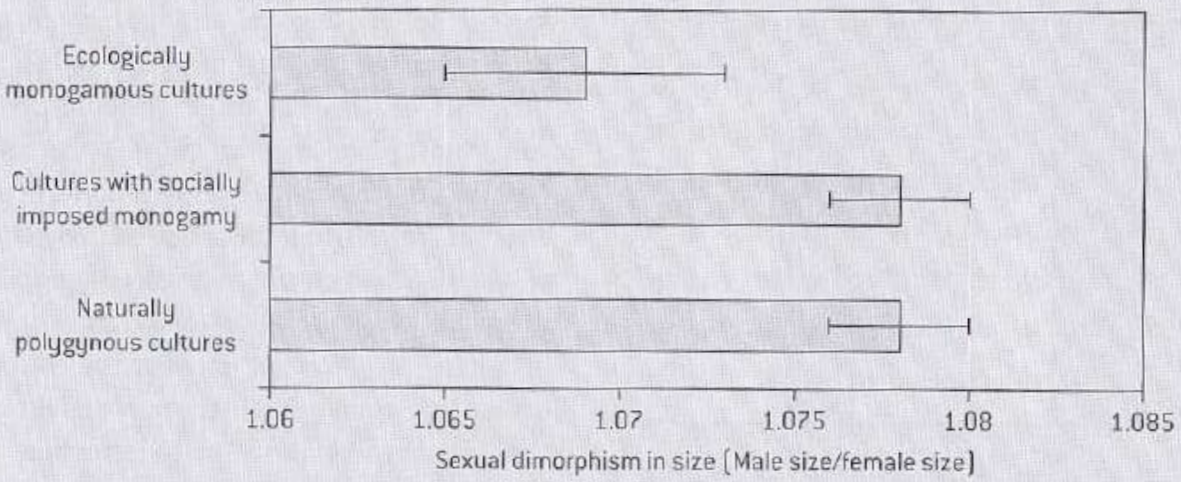


Figure 19.1 **Sexual dimorphism for body size and rate of polygyny in various current cultures**

Bars indicate the dimorphism in male relative to female body size observed on average (±standard error) in 46 polygynous cultures, 31 cultures with socially imposed monogamy, and 16 ecologically monogamous cultures.

After data from Alexander *et al.* (1979).

Emberi szexualitás

- állatok: a szexuális viselkedés legtöbbször csupán az utódok létrehozását szolgálja
- emberek: a szexualitás háromfunkciós, az eredeti szerep kibővült a nemiség feszültségoldó és párkapcsolat-erősítő funkciójával

a párzás párkapcsolat-erősítő funkciója ritkán az állatoknál is megjelenik: pl. bonobók, albatroszok

Az emberi kultúrák 84%-ban tapasztalható poligín helyzetet (láttuk, hogy sokszor csak néhány tehetős tagja az, a többi egyed monogám) és csak 16% monogám

Mégis, nálunk **a monogám kapcsolatnak különös jelentősége van**
Embernél az ivadékgondozás fontossága, ideje és költsége nagyon megnő a többi állathoz képest. Az újszülött fejletlen, nagy, lassan fejlődik, sok és intenzív törődést igényel

→ Az apa gondoskodása nagyon megnöveli az utód túlélési esélyeit

Emiatt előnyös a hatékony monogám kapcsolat. A hűség, a kooperáció fontossá válik, a kötődés szerepe nő. Az ember evolúciója során a szoros párkapcsolatot elősegítő számos mechanizmus fejlődik ki:

- kéjérzés a párzási aktus során, női orgazmus
- párok hormonális kötődése (szerelem – feniletilamin hormon szerepe)
- párok emocionális kötődése
- altruisztikus viselkedések sokfélesége az embernél

Emberi szexualitás

Feltételezik, hogy az ember alapvetően szeriálisan monogám faj – vagy az volt
(egy-egy szaporodási ciklus idejére monogám)

Az ősi társadalmakban a gyerekek valószínűleg kb. négyévente születtek, mivel a terhesség és szoptatás eddig tartott (l. busmanok)

→ a hormonális kötőmechanizmusok ehhez alkalmazkodhattak

- egy-egy négyéves időszak után a párok újabb kapcsolatba léphettek
- vagy még egy gyermeket nemzettek

Ezt a teóriát támasztja alá, hogy a válások legtöbbje négy év után következik be ma is

A párkapcsolatok felbomlásának gyakran emlegetett sarokszámai

– 3 hónap, 2 év, 4 év, 7 év

a fentihez hasonlóan az evolúciós múltban kialakult, egykor adaptív mechanizmusok eredményei, amelyek adott környezetben a szaporodási sikert maximalizálhatják

hasonlóan az ürüléklegyek párzási és párőrzési idejének optimalizálásához

- pl. 2 év – ennyi idő alatt az agy hozzászokik a feniletilamin hormon („szerelemhormon”) hatásához, így ezután az általa kiváltott eufórikus hatás csökken

Reproduktív taktikák

Félrelépés

a haszon ugyanaz, mint bármely állatfajnál

• Férfi: további utódokra tehet szert

• Nő: jobb minőségű pártól tehet szert utódra (közvetett előnyök)

a férfi általában nagyobb haszonra tehet szert → többnejűség általános, ill. elfogadottabb

a nő szaporodási sikere sokkal jobban függ a férfi minőségétől, mint a párok számától

A partner félrelépésének a költsége – a férfi többet veszít, mint a nő (nő mindenképp saját utódját neveli, férfi és az általa nevelt 'páron-kívüli gyerek' genetikai rokonsága ~ 0)

– férfiak gyakrabban hagyják el a hűtlen feleséget, mint fordítva

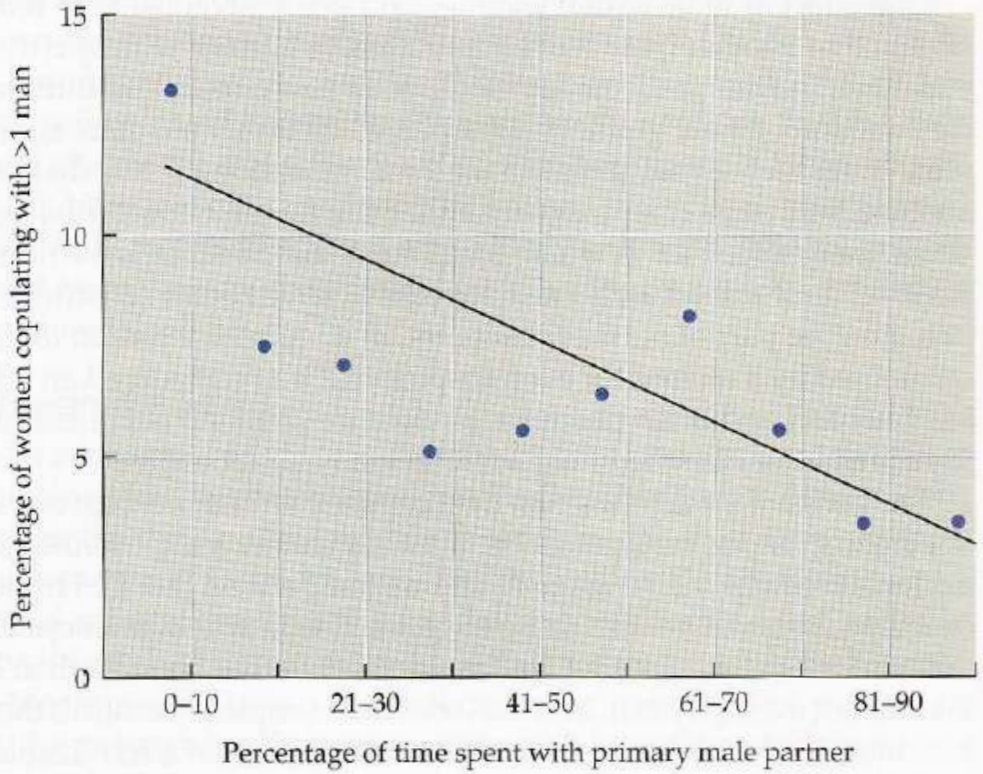
– egyes kultúrákban félrelépő feleség megölése

Párőrzés – egy megjelenési formája a házasság

Féltékenység – adaptív viselkedés, társmegtartási stratégia. Aki féltékeny, figyel a párjára és ezzel elejét veheti egy félrelépésnek, vagy megakadályozhat további eseteket. Ezzel növeli a valószínűségét, hogy saját utódját neveli, vagy hogy a párja nem fog dezertálni (?).

Reproduktív taktikák

Párőrzés



15 Does mate guarding reduce the frequency of extra-pair matings? In this study, the probability that a woman had copulated with more than one man was a function of how much time her primary partner had spent in her company. After Baker and Bellis [60].

Reproduktív taktikák

Hogyan növelhető a fitnesz?

– az elérhető viselkedési stratégiák egy skálán elhelyezhetőek, a két véglet:

utódok számának növelése (mennyiség) ←→ utódok túlélési esélyeinek növelése (minőség)

környezeti változás (ökológiai vagy szociális) → az egyén stratégiája is elmozdul a skálán

férfiak
„családi boldogság” utódok intenzív gondozása  **„férfias férfi”** intraszexuális kompetíció: vagyon, státusz nyertesei: legális és illegális többnejűség

Reproduktív taktikák

Hogyan növelhető a fitnesz?

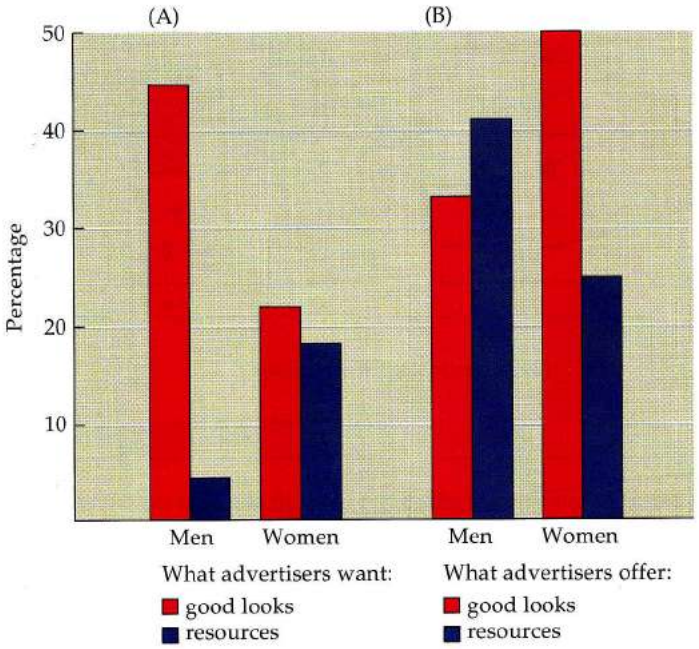
– az elérhető viselkedési stratégiák egy skálán elhelyezhetőek, a két véglet:

utódok számának növelése (mennyiség) ←→ utódok túlélési esélyeinek növelése (minőség)

környezeti változás (ökológiai vagy szociális) → az egyén stratégiája is elmozdul a skálán

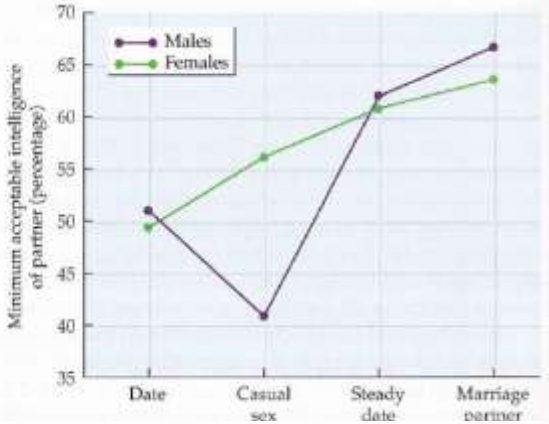
férfiak	nők
„családi boldogság” utódok intenzív gondozása ⇕ **„férfias férfi”** intrasexuális kompetíció: vagyon, státusz nyertesei: legális és illegális többnejűség	**„családi boldogság”** partner megtartása, elkötelezése ⇕ **„kacér nő”** partnerek számának növelése **Mikor éri meg?**
– ökológiai viszonyok, hölgyválasz **– a férfi szocioökonómiai adottságai (pl. szegényebb mormon férfiak, kevés fivérrel rendelkező pigmeusok)**	**– indirekt (genetikai) haszon** **– ha számít a partner dezertációjára (pl. szülők válása következtében nem számít hosszú távú monogámiára)**

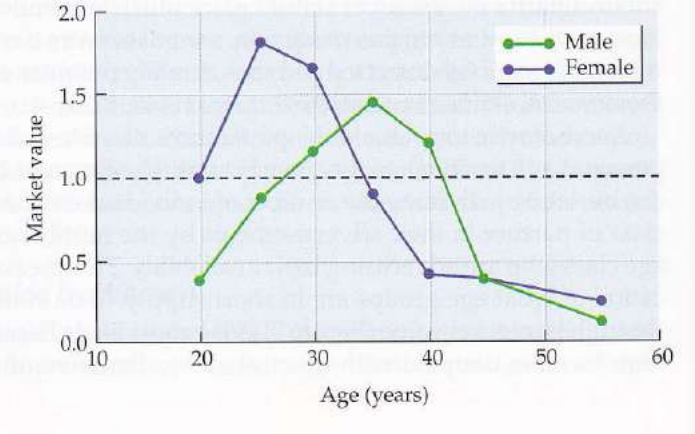
Párválasztási preferenciák



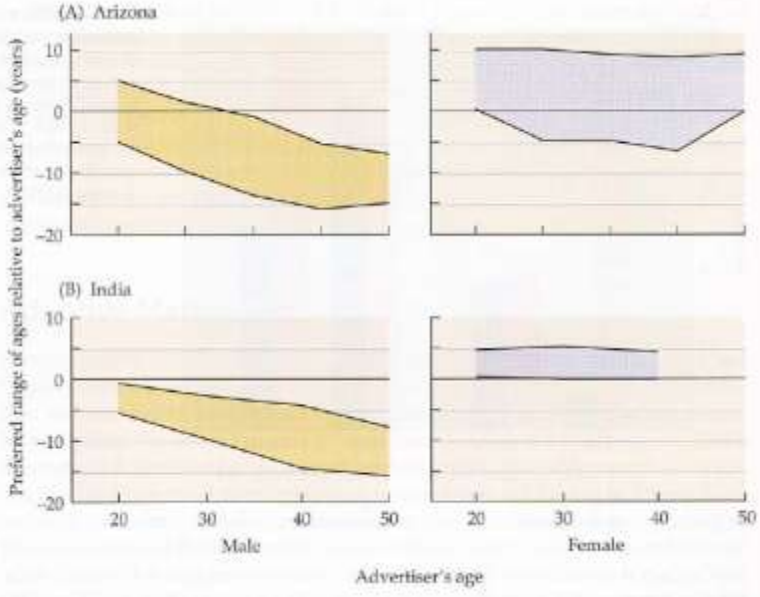
5 Sex differences in preferences and offers made to the opposite sex. (A) Women advertising in the Personals section of newspapers indicate that they are looking for someone with a good income or with good looks. Men overwhelmingly identify good looks as the key criterion. (B) Men are far more likely than women to offer wealth as an inducement to respond to the advertisement, whereas women are far more likely than men to assert that they are good-looking. After Waynforth and Dunbar [1190].

13 Sex differences in mate selectivity. College men differ from college women in the minimum intelligence that they say they would require in a casual sexual partner. However, men and women have similar standards with respect to the minimum intelligence they say they would require in a marriage partner. After Kenrick et al. [614].

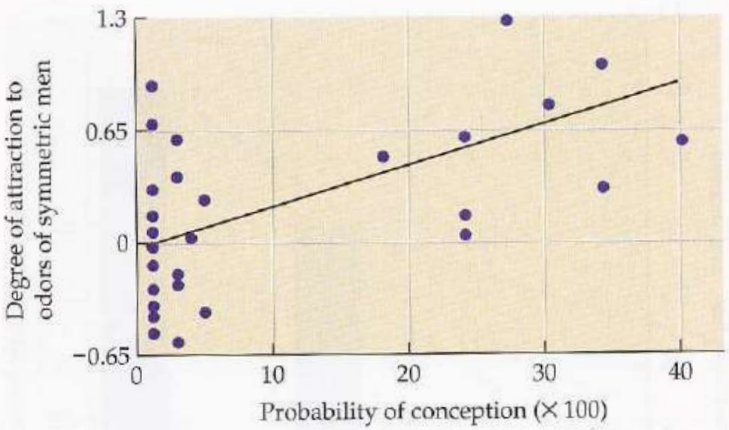




6 Different cultures show similar mate preferences. Men advertise for younger women and women advertise for older men in both (A) the *Arizona Solo* and (B) the *Times* of New Delhi, India. The advertisers indicated their own age and the maximum and minimum ages they would accept in potential partners. After Kenrick and Keefe [613].



Párválasztási preferenciák



8 Female mate preferences change during the menstrual cycle. Women who are not on birth control pills are more likely to find the odors of symmetrical men attractive when the probability of conception is greater than 1 in 5 per copulation (that is, when women are in the ovulatory phase of the cycle). After Gangestad and Thornhill [416].

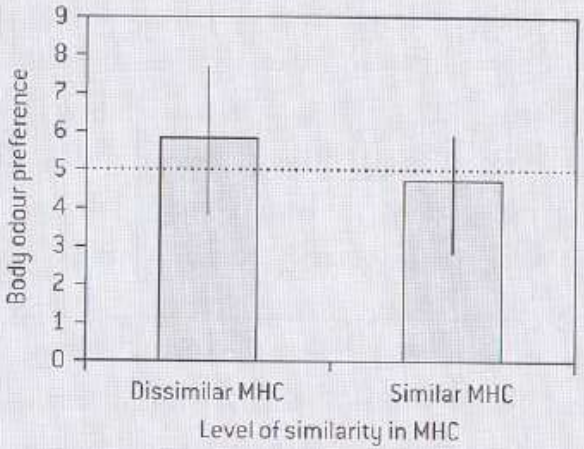


Figure 19.6 **Score of preferences (median and quartiles) of female students for the odour of T-shirts in relation to the MHC genotype of the students having carried them**

The bars represent the average scores (± standard deviation) given by the female students not taking oral contraceptives (number of boys = 38, $P = 0.04$). The horizontal dotted line represents a random score.

Redrawn from Wedekind *et al.* (1995).

férfiak által éjjelente 2 hétig viselt pólók illatának nők általi preferenciája:

- Az adott hölgy megtermékenyülési esélyének függvényében (fent)
- Az adott hölgy MHC komplexétől való különbsége függvényében (oldalt)

Párválasztási preferenciák

.

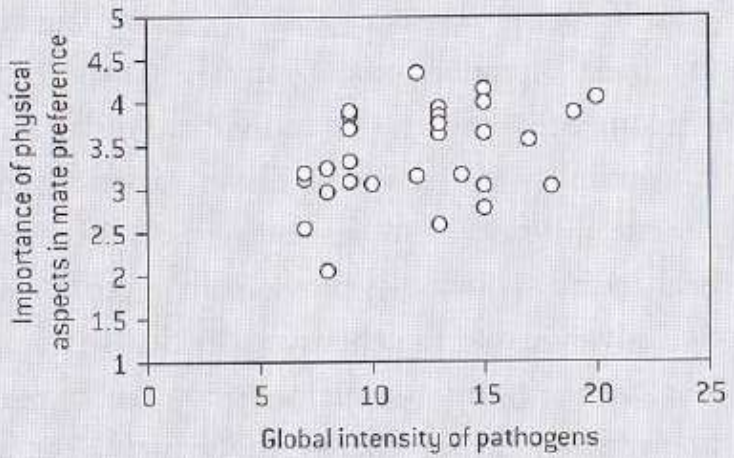


Figure 19.3 **Importance of physical beauty in mate choice in relation to the impact of serious diseases over 29 cultures all over the world**

x-axis: the diseases concerned were leshmaniasis, trypanosomiasis, malaria, schistosomiasis, lymphatic filariasis, Lyme disease and plague. Their presence was either null (coded 1), existing but without indication of a severe occurrence (coded 2), or with a severe occurrence (coded 3). The score of the *x*-axis is the sum of the scores for all diseases.

y-axis: Each subject was asked to allot a degree of importance (from 0 = without interest, to 3 = essential) to 18 indices likely to influence mate choice. The *y*-axis adds up the mean index by culture allotted to the beauty criterion by men and women. The relation is significant ($r = 0.38$, $P < 0.05$): the higher the parasitic risk, the more men and women value physical beauty, an indicator of good health.

After Gangestad and Buss (1993).

A különböző népességekben a parazita fertőzöttség intenzitásával növekszik a férfiak és nők preferenciája a partner „szépsége” iránt

Párválasztási preferenciák

Hölgyválasz (interszexuális szelekció)

Direkt hasznok (jó utódgondozás, bőséges zsákmány vagy később források)

preferált férfi:

- természetközeli kultúrákban

hűséges, jó utódgondozó, jó vadász

- az ősi kultúrák átalakulásával

a forrásokat (föld, állatok) birtokló férfi

9. 1. TÁBLÁZAT Az apa jelenléte gyermekei mellett a gyűjtögető és növénytermesztő kultúrákban

Populáció	Az apa jelenléte*	Életmód, gazdaság	Megfigyelés helye
Gusii	10	letelepült, növénytermesztés	házhely és kert
Mixteca	9	letelepült, növénytermesztés	házhely
Ilocano	14	letelepült, növénytermesztés	házhely
Okinawan	3	letelepült, mezőgazdaság	házhely és közterek
Rajput	3	letelepült, mezőgazdaság	házhely és kert
!Kung	30	vadászó-gyűjtögető	tábor
Aka pigmeus	88	vadászó-gyűjtögető	erdei tábor

*százalékban a megfigyelés ideje alatt

a modern társadalmakban gyakran a pénz és különféle státuszszimbólumok preferenciája
pl. presztízs: -állás, -autó, -ruha

Indirekt hasznok (jó gének)

- nők rangsorolták férfiak "jóképűségét" képek alapján
  a jóképűnek értékelt férfiak spermium-jellemzői jobbnak bizonyultak
- a szimmetria (arc és test) az embernél is több vizsgálatban általános minőségjelzőnek bizonyult, mely jelezheti hordozója jó genetikai tulajdonságait
- nők értékelték férfiak által éjjelente 2 hétig viselt pólók illatát
  a szimmetrikusabb férfiakat látatlanban vonzóbb illatúnak rangsorolták (de csak a peteérés fázisában) – hölgyválasz olfaktorikus csatornái

Párválasztási preferenciák

Férfiak párválasztási mechanizmusai

– a férfi kevesebbet veszít ha nem megfelelően kiválasztott hölggyel (is) van szexuális kapcsolata

– a források rendelkezésre állása, ill. a vagyoni helyzet kevésbé meghatározó

életképes utódokat produkáló anya preferenciája → elsősorban testi jellegek kerülnek előtérbe

- 20-25 éves korosztályok (magas fekunditás)
- 0,7 körüli csípő/derék arány
- nagy és szimmetrikus mellek, telt ajak
- szimmetria

mindezek fertilitást jeleznek, kifejlődésük magas ösztrogénszintet, megfelelő fejlődési stabilitást, jó immunitást feltételez

A férfiak tehát keresik a fertilis, nagy reproduktív potenciálú nőket, akik fiatalok, tehát még sok reproduktív év áll előttük

– a férfi életkorának előrehaladtával egyre nő a korkülönbség a preferált nőhöz képest

– a nőknél az életkor nem olyan fontos, másra irányulnak a fő preferenciák

→ a magasabb életkor a férfi javára ma is megmutatkozik a házasságokban, párkapcsolatokban

Párválasztási preferenciák

vizsgálatsorozat magyar részvétellel (Bereczkei T.)

férfiak számára vonzó arc:

– egyéni arcokból létrehozott átlagarc (szimmetria)

– homlokmagasság, ösztrogén-markerek (pl. telt ajkak)

– hajviselet

a hosszú haj nem csupán a vonzerő mértékét növeli, de pozitívabb az egészség megítélése is





egyedül álló nők hajviseletüket többek között a saját maguk szexuális vonzerejéről kialakított képhez igazítják
→ lehetővé teszi hogy „párértéküket” növeljék, maximálisan elérhető mérték közelében tartsák



masculin



feminin

Az utódok differenciális gondozása

Túlélési érték szerint – pl. általában az elsőszülött teljes élete során több gondoskodást kap

Szaporodási érték szerint – az értékesebb nem több gondoskodást kap

pl. kínaiak nem iskolázzák, ill. a népességszabályozás miatt eltitkolják a lány gyermekeket
magyarországi városi roma családokban a lány kap több gondoskodást (felfelé házasodás)

szocioökonómiai helyzet – döntő fontosságú az értékesebb nem megítélése szempontjából

pl. tehetős családokban fiú preferencia – magas státuszú fiú jó házasságra (ill. sok utódra) számíthat
szegényebb családokban lány preferencia – jobb helyzetű családba (etnikumba) házasodhat

Hozomány
a szülői befektetés speciálisan humán formája

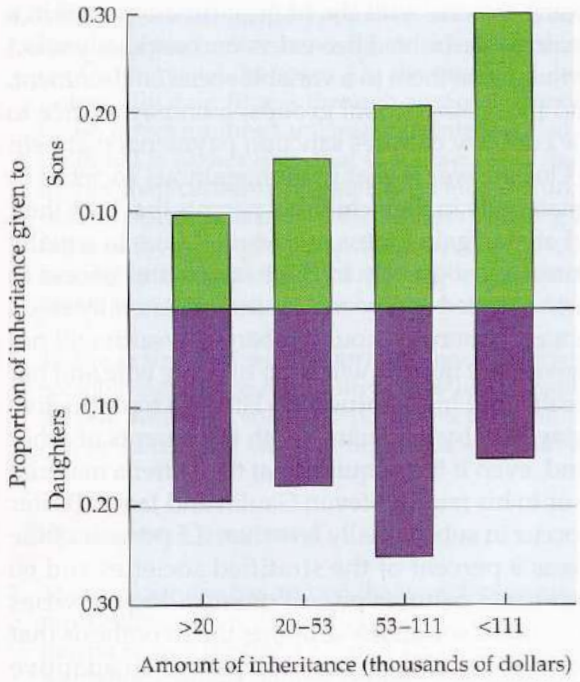




kultúrák 66%-a a fiúval adja a hozományt – ezen etnikumok 90%-ában elfogadott a poligámia!
lánnyal kb. 3% adja a hozományt – ezen etnikumok kb. fele poligám, fele monogám

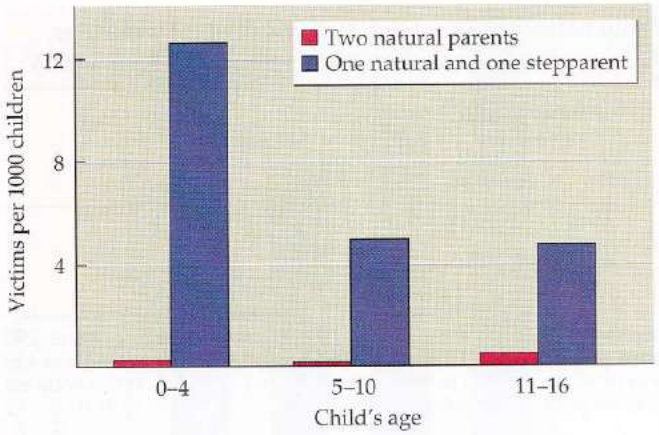
Az utódok differenciális gondozása

Hozomány



24 Inheritance decisions. Wealthy Canadian parents bias their legacies toward their sons, who are more likely than daughters to convert exceptional wealth into exceptional reproductive success. After Smith et al. [1073].

Saját nem saját utód bántalmazása



22 Child abuse and the relatedness of parents and offspring. Child abuse is far more likely to occur in households with a stepparent than in households with two genetic parents. After Daly and Wilson [281].

Az utódok differenciális gondozása

Ivararány változása háborúkat követően

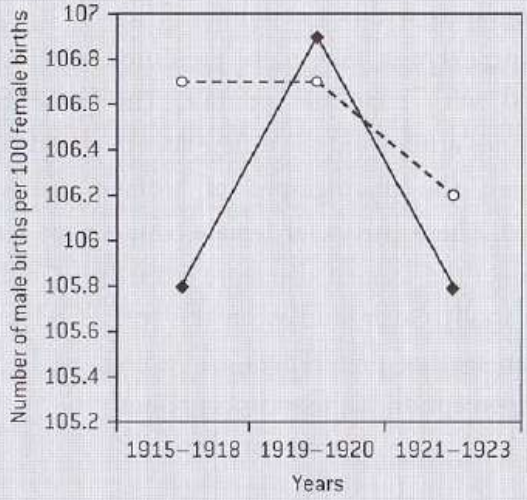


Figure 19.9 **Sex ratio at birth in Europe after World War I**

Number of male births for 100 female births in the countries involved (continuous line and black diamonds) and those not involved (dotted line and empty circles) in World War I in the years that followed the conflict. The data of the countries involved are extracted from the statistics of 12 European countries like France, Belgium, Germany, Italy, United Kingdom, and Bulgaria. Data for the countries not involved include seven other European countries like Switzerland, Finland, Norway, and Denmark.

Redrawn from Trivers (1985).

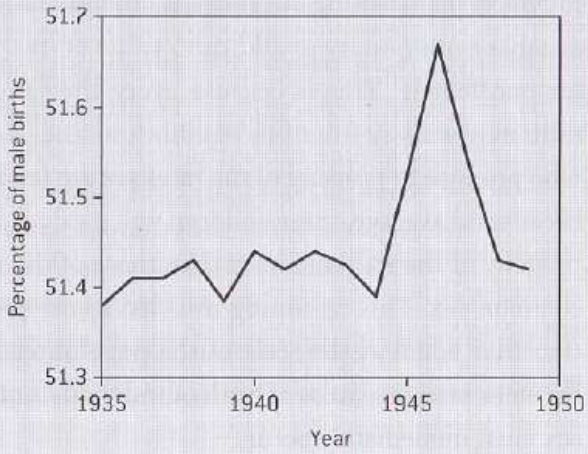


Figure 19.10 **Sex ratio at birth after World War II in five states of the United States of America from 1935 to 1949**

The choice of using data from the United States of America is justified by the fact that only men were involved in the conflict thus suggesting that the consequence back home was a biased sex ratio in favour of women.

After Trivers (1985).

Az utódok differenciális gondozása

Nemek közötti különbség a mortalitásban és a gyerekgyilkosságokban

→ közvetett módon jelzik a differenciális szülői ráfordítást

- középkori és kora újkori Európa, XX. sz. India, Kína demográfiai adatai szerint a földbirtokosok köreiben gyakoribb a lányok korai elhalálozása, míg a szegény néprétegeknél általában a fiúké
- ázsiai agrártársadalmak felsőbb osztályainál dívó rituális gyerekgyilkosságok – csak lányok
- európai arisztokrácia lányaik ~ 20 százalékát zárdába vagy szüzességi fogadalomra kényszerítette

Az utódok ivararánya

→ az értékesebb nem irányába tolódik el

- finnországi preindusztriális populációk anyakönyveinek vizsgálata: eltolt OSR esetén a születések eltolódtak a ritkább ivar felé
- háborúk utáni Európa: sok férfiáldozatot követelő nagy háborúk után több férfi született

ivararány manipuláció mechanizmusai nem pontosan ismertek

néhány lehetséges mechanizmus emlősöknél:

- differenciált vetélés
- fogamzáskori hormonális es élettani hatások
  pl. hüvely kémhatása, ivarsejtek mozgékonysága

Életmenet-stratégiák

Kora gyerekkori tapasztalatok szerepe

- Apa nélkül felnövő gyerekek eltérő kamasz- és felnőttkori viselkedések (nagyobb mértékű engedetlenség és szabályszegés, korábbi szexuális érés, gyakoribb partnerváltások és a párkapcsolatokban való gyengébb érzelmi elkötelezettség)
- Nem csupán az apa hiánya vagy jelenléte, hanem az erőforrások hozzáférhetősége, a párkapcsolatok stabilitása, mások megbízhatósága és viselkedésük jósolhatósága is szerepet játszik
- azok a nők, akik szeretetlen szülői légkörben nevelkedtek, és nagy érzelmi stresszt éltek át gyerekkorukban, hamarabb érnek, szignifikánsan több gyereket szülnek, mint azok, akik kedvező családi környezetből származnak (9. 2. táblázat)

9. 2. táblázat. A túlélő utódok átlagos száma a családi környezet különböző jellemzőinek függvényében

A családi környezet			
minősége	jellemzői		
	szülői szeretet	érzelmi légkör	szülők kapcsolata
1 (nagyon rossz)	2,26	2,5	2,34
2	2,08	1,98	2,11
3	1,92	1,94	2,03
4	1,8	1,89	2,01
5 (nagyon jó)	1,66	1,82	1,83

→ a fentiekben a humán viselkedés kapcsán tárgyalt evolúciósan rögzült mechanizmusok legtöbbször
tudomásunk nélkül – a tudatalatti szinten – működnek

Számos maladaptív (nem adaptív) emberi magatartás - Megtartottuk az ősi környezetben adaptív mentális programokat, de teljesen új környezetben működtetjük azokat.