

A FELNŐTTKORI IVARARÁNY SZEREPE A PÁRZÁSI ÉS UTÓDGONDOZÁSI RENDSZEREK EVOLÚCIÓJÁBAN

Székely Tamás

PhD habil., professor

Department of Biology and Biochemistry, University of Bath, Bath, Egyesült Királyság
T.Szekely@bath.ac.uk

Összefoglalás

A párzási és utódgondozási rendszerek evolúciója a szociális viselkedésbiológia egyik legdinamikusabban fejlődő ága. A munkacsoportunk az utóbbi néhány évben a felnőttkori ivararány kapcsolatát vizsgálja a párzási és utódgondozási rendszerekkel. Kimutattuk, hogy az ivararány fajok közti eltérése jól jellemzi a madarak szaporodási rendszereit, mivel a hímtúlsúlyú populációkban a poliandria, míg a nősténytúlsúlyú populációkban a poliginia a gyakori. Azt is kimutattuk, hogy a különböző ivarmeghatározású gerinces csoportokban eltérő a felnőttkori ivararány, ugyanis a heterogametikus ivar van kisebbségben: az XX/XY ivarmeghatározású rendszerekben kevesebb a hím, míg az ZZ/ZW rendszerekben kevesebb a nőstény. Összességében a kutatásunk jelentőségét az adja, hogy a szociális környezet szerepét hangsúlyozza a szaporodási viselkedések evolúciójában.

Bevezetés

A párzási rendszerek (azaz a pártalálás és párkapcsolatok) és az utódgondozási rendszerek (azaz a szülői gondoskodással kapcsolatos

viselkedések) a legváltozatosabb szociális viselkedések közé tartoznak (Székely et al., 2010; Davies et al., 2012; Alcock, 2013). A fajok között (és fajon belül is) változatosak a hímek és nőstények párkapcsolatai, az udvarlás és párszerzés módjai, és az utódok gondozásának időtartama, típusa és módja. Ezek a viselkedések (amelyeket együttesen szaporodási rendszernek neveznek) népszerű kutatósi témák, amit jól mutat, hogy a szakirodalomban több mint húszezer cikket publikáltak ezekben a témákban (például: *sexual selection* 49 762 publikáció, *mate choice* 29 641 publikáció, *mating system* 25 167 publikáció, *parental care* 38 730 publikáció, Web of Science, 2015. november 6). A tématerület dinamikus fejlődését mutatja, hogy a publikációk száma húsz év alatt kb. húszszorosára növekedett – ez a tudomány átlagos fejlődésének többszöröse.

A legújabb vizsgálatok szerint a szaporodási rendszerek lényeges, de kevésbé vizsgált komponense a felnőttkori ivararány, amit rendszerint a populációban előforduló felnőtt hímek relatív gyakoriságával jellemeznek. A felnőttkori ivararány demográfiai folyamatok eredményeként jön létre (Székely et al., 2014b),

a születéskori ivararány, az ivaréres és a fiatalok és a felnőttek ivarspecifikus mortalitásának eredőjeként. Például, ha az újszülöttek között egyforma arányban vannak a hímek és nőstények, míg az utódok növekedése alatt (vagy akár a felnőttkorban) a hímek mortalitása nagyobb, mint a nőstényeké, akkor a felnőttkori ivararány a nőstények felé tolódik el, mivel több felnőtt nőstény lesz a populációban.

A széki lile ivararánya és szaporodási rendszere

A felnőttkori ivararány fontosságára a partimadaras vizsgálataink irányították a figyelmet. A széki lile (*Charadrius alexandrinus*) – egy kistestű partimadár, amely az 1990-es évek végéig rendszeresen költött a nagyobb hazai szikészeken – viselkedését és ökológiáját öt éven át vizsgáltuk a törökországi Çukurova Deltában lévő Tuzla-tónál (Székely, 1998; Kosztolányi et al., 2006). A Tuzla-tó körüli szikészeken mintegy ezer széki lile költött: az egyedek jelentős részét színes gyűrűkkel jelöltük meg, és követtük az egyedileg jelölt lilék párzási- és utódgondozási rendszerét. A megfigyeléseink már 1996-ban, a vizsgálat első évében megmutatták, hogy a tojásokat mindkét szülő kotolja, míg a frissen kelt fiókákat az egyik szülő – rendszerint a nőstény – elhagyja, és röviddel ezt követően új párral szaporodik. Az elhagyott szülő pedig a fiókákkal marad, amíg a fiókák el nem érik a repülőképes kort (Székely et al., 1999). A széki lile utódgondozó viselkedése meglepő, mivel az állatok nagy részével ellentétben, ahol a nőstények gondozzák az utódokat, a széki lilénél éppen a hím szülőnek nagyobb a szerepe az utódgondozásban.

Miért a nőstények – és nem pedig a hímek – hagyják el a családot? Munkahipotézisünk az volt, hogy a populáció ivararánya

a hímek felé tolódott el, és ez megkönnyíti, hogy a családot elhagyó nőstény szülő gyorsan új párt találjon, és azzal újra szaporodjon (Székely – Lessells, 1993). Ezt a hipotézist két vizsgálatban teszteltük.

Egyrészt demográfiai modellezéssel a keléskori ivararány és a mortalitások ismeretében becsültük a tuzlai lilepopulációban a felnőttkori ivararányt. Míg a keléskori ivararány közel volt az 50:50 arányhoz, kelés után a nőstényfiókák gyakrabban pusztultak el, mint a hím fiókák. Ezen felül a keléskori ivararány szezonálisan változott: a fészkelési időszak elején nagyrészt hím fiókák keltek, míg a fészkelési időszak végén több volt a nőstény fióka. Mivel a szaporodási időszakban korán kelt fiókáknak jobb a túlélése, mint az időszak vége felé kelt fiókáké, ezért összességében több hím fióka maradt életben, mint nőstény. Mivel a felnőtt madarak túlélése kismértékben eltér (a hímek túlélése kevesebb, mint a nőstényeké), így összességében több felnőtt hím lile található a populációban (Kosztolányi et al., 2011).

Másrészt, 1996-ban egy kísérletet végeztünk, amikor is a párba állt lilék egy csoportjából a hímet – míg másik csoportjából a nőstényt – távolítottuk el, és ezzel azt teszteltük, hogy egy magányos lile mennyi idő múlva talált új párt magának (Székely et al., 1999). Az eredmények egyértelműen azt mutatták, hogy a nőstények sokkal gyorsabban találtak új párt, mint a hímek. Ez egyben azt is jelenti, hogy a kísérlet és a demográfiai vizsgálatok eredménye egymással konzisztens – ugyanis mindkét megközelítési módszer szerint hímtúlsúlyú a tuzlai lile populáció.

Miért tér el az ivararány az 50:50-tól?

A felnőttkori ivararányok gyakran eltérnek az 50 hím : 50 nőstény aránytól. Például az

emlősökre és a vízimadarakra a nőstények felé eltoltt ivararány a jellemző, míg a madaraknak és a lepkéknek rendszerint hímtúlsúlyú ivararányuk van (Székely et al., 2014b). Habár a populációk ivararánya gyakran térben és időben fluktuál, ennek ellenére úgy tűnik, hogy egy adott fajnál a felnőttkori ivararányok konzisztensek: például a madaraknál a különböző módszerrel nyert ivararánybecslések közötti korreláció szignifikáns ($r_{ICC} = 0,648$, $F = 6,461$, $p < 0,0001$, $n = 55$ faj, [Székely et al., 2014a]).

Az ivararányok fajok közötti eltéréseinek legvalószínűbb okai a keléskori ivararánybeli eltérések és az ivarspecifikus túlélési gyakoriságok. A guppiknál és a madaraknál az ivarspecifikus felnőttkori túlélések korreláltak a felnőttkori ivararányval, míg a születéskori ivararányok nem voltak kapcsolatban a felnőttkorival (Arendt et al., 2014, Székely et al., 2014a). A hímek és nőstények túlélésbeli különbségének rengeteg lehetséges oka van: a nemek különböző viselkedéséből és fiziológiájából adódóan különbözhetnek a predációs ráták, a betegségek és paraziták által okozott mortalitások és környezeti kitértségéből adódó mortalitások, például tél vagy táplálékszegény időszak (Moore – Wilson, 2002; Boukal et al., 2008; Székely et al., 2014b).

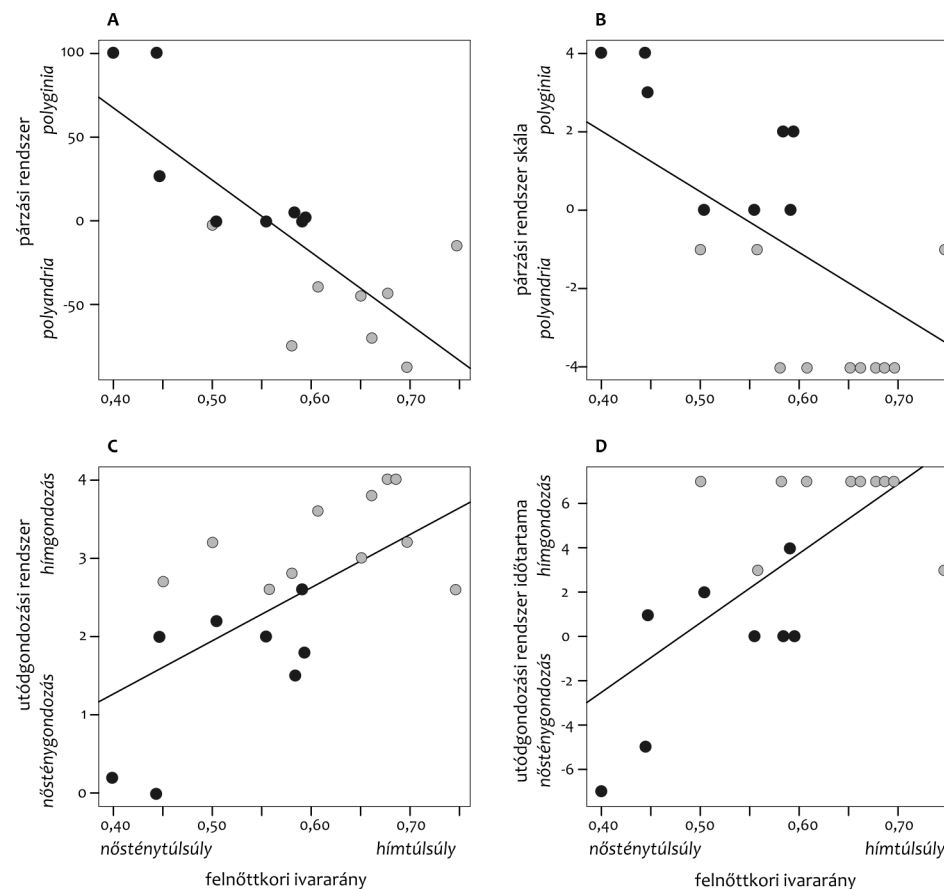
Az ivararány kapcsolata a párzási és utódgondozási rendszerekkel

Azt is kimutattuk, hogy a felnőttkori ivararány szoros kapcsolatban áll a párzási- és utódgondozási rendszerekkel. A partimadarak szaporodási rendszere egyedülállóan változatos, ugyanis nemcsak egynejtűség (monogámia, például csigaforgatók, gulipánok), hanem a poligámia két változata is előfordul: többnejtűség (poliginia, például pajzsos cankó, bíbic) és többférjtűség (poliandria, például víztapo-

sók, havasi lile). A partimadarak összehasonlító filogenetikai vizsgálata azt mutatja, hogy azoknál a fajoknál, ahol a hímek vannak többségben, rendszerint a hímek, míg a nősténytúlsúlyú populációkban rendszerint a nőstények kotolják a tojásokat és gondozzák a fiókákat (*t. ábra*). Ennek valószínűleg az az oka, hogy a ritkább ivar a keresettebb, és ez az ivar van előnyben a párszerzés szempontjából.

A partimadaraknak nem csupán az utódgondozásuk, hanem a párkapcsolataik is jól korrelálnak a felnőttkori ivararányval, ugyanis a hímtúlsúlyú populációkban a poliandria, míg a nősténytúlsúlyos populációkban a poliginia volt jellemző (Liker et al., 2013). Összességében a partimadarak vizsgálatunk volt az első, amelyik a fajok közötti összehasonlítással feltárta az ivararány és a szaporodási rendszerek kapcsolatát. Ez azért is jelentős, mert a szociális környezet szerepét hangsúlyozza a poliandria és a hím gondozás evolúciójában.

A tradicionális viselkedésközpontú megközelítés szerint a szaporodási viselkedések evolúciójában a környezeti tényezőknek van jelentős szerepük, például a táplálékforrásoknak, ragadozóknak és a fészkelőhelyeknek, valamint ezek térbeli és időbeli eloszlásának (Davies et al., 2012; Alcock 2013). Azonban a szociális környezet szerepét sem szabad elhanyagolni. Ugyanis közel hatszáz madárfaj utódgondozási viselkedésének komparatív analizálásával azt találtuk, hogy az ökológiai tényezők – elsősorban a külső hőmérséklet és a csapadék mennyisége – nem befolyásolta a szülők közti együttműködés mértékét (azaz, hogy a két szülő mennyiben osztotta meg a gondozás terhet [Remes et al., 2015]). A felnőttkori ivararány azonban jól prediktálta a szülői együttműködést: azoknál a fajoknál, ahol az ivararány a nőstények (vagy hímek)



t. ábra • A felnőttkori ivararány kapcsolata a párzási és utódgondozási rendszerekkel.

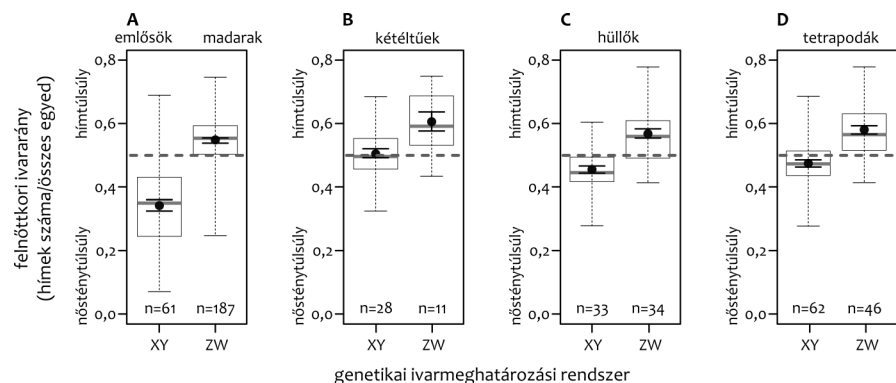
A fekete szimbólumok a konvencionális szaporodási rendszerű fajokat, a szürke szimbólumok a felcserélt szerepű fajokat jelölik (Liker et al., 2013).

felé eltolódott, rendszerint csak az egyik szülő gondozza az utódokat, míg azoknál a fajoknál, ahol az ivararány közel van az 50:50-hez, a szülők közti együttműködés a jellemző.

Ivarmeghatározási módok és a felnőttkori ivararány

A gerincesek háromféle ivarmeghatározással szaporodnak. Az emlősökre, egyes kétélűiekre és hüllőkre az XX/XY rendszer jellemző: ezeknél a hímek XY ivari kromoszómákkal

rendelkezik (azaz heterogaméták) és a nőstények XX kromoszómájúak (homogaméták). A madarakra, egyes kétélűiekre és hüllőkre a ZZ/ZW rendszer jellemző, ahol is a hímek ZZ kromoszómával rendelkeznek (homogaméták), míg a nőstények ZW (heterogaméták). A harmadik rendszer a környezet által meghatározott ivar, ahol az ökológiai vagy szociális környezet hatása alatt áll az, hogy egy adott egyed hím vagy nőstény ivarú lesz-e. A hüllőknél mindhárom rendszer előfordul.



2. ábra • Az XY és a ZW ivarmeghatározási rendszerű gerinces csoportokban a felnőttkori ivararányok eltérőek (Pipoly et al., 2015).

Vajon kapcsolatban áll-e az ivarmeghatározás módja az ivararányokkal? A nemrégiben publikált vizsgálatunk szerint létezik egy érdekes kapcsolat (2. ábra, Pipoly et al., 2015). Ahogy fentebb említettem, a madárpopulációkban rendszerint a hímek, míg az emlősöknel a nőstények a gyakoribbak. Mivel a két csoport egyetlen evolúciós elágazás eredménye, ezért nehéz lenne tesztelni, hogy az ivararányok kapcsolatban vannak-e az ivarmeghatározás módjával. Ha azonban kiterjesztjük a vizsgálatot a kétéltűekre és a hüllőkre, akkor az ivarmeghatározási mód és az ivararányok közötti kapcsolat tesztelhető, mivel a kétféle ivarmeghatározási mód között számos evolúciósan független váltás történt. A felnőttkori ivararányok következetesen különböznek az XX/XY és a ZZ/ZW fajok között, mégpedig oly módon, hogy a heterogametikus ivar alulreprezentált (2. ábra).

A különbség magyarázatára több hipotézisünk van, habár egyelőre nem tudjuk, ezek közül melyik a legvalószínűbb. Az egyik elképzelés szerint például a káros mutációk felhalmozódnak az X (vagy Z) kromoszómán, és mivel a heterogametikus ivarnál csak egy X vagy Z kromoszóma van, ezek a káros mu-

tációk kifejtik hatásukat (Pipoly et al. 2015). Egy másik hipotézis szerint a heterogametikus kromoszómákból származó dóziskülönbség nem kompenzálja a homogametikus kromoszómához képest a gének expresszióját, és ez a dóziskülönbség a heterogám ivar nagyobb mortalitásához vezet.

A fenti eredményünk két szempontból jelentős (3. ábra). Egyrészt segít megérteni a nagyobb gerinces állatcsoport szaporodási viselkedése közti különbségeket. Például az emlősökre a nősténygondozás és poliginia a jellemző, és ez részben annak tulajdonítható, hogy az emlőspopulációkban rendszerint több a nőstény. Másrészt eredményeink azt is mutatják, hogy az ivarmeghatározási rendszerek, szaporodási rendszerek és az ivararányok közötti kapcsolat dinamikus, és közöttük evolúciós visszacsatolások működnek.



3. ábra • Az ivarmeghatározási rendszerek hipotetikus kapcsolata a felnőttkori ivararányokkal és a szociális viselkedéssel. A nyílak eltérő erősségű és irányú kapcsolatra utalnak.

Például a szexuális szelekció, párválasztás, párosodás és utódgondozás a költségein keresztül befolyással lehet a populációk demográfiájára (például mortalitás, ivararérés), míg a demográfiai változók az ivararányokon keresztül befolyásolhatják a szaporodási rendszereket. Ezeknek a visszacsatolásoknak az elméleti és empirikus tesztelése izgalmas feladat lesz, amely alapvetően új perspektívába helyezheti a szaporodási rendszerek evolúcióját.

Következtetések

A kutatásunk – amit Liker Andrással közösen irányítottunk – a felnőttkori ivararányok eddigi legnagyobb skálájú analízise. A fent említett munkákban filogenetikai komparatív módszereket használtunk – amelyek korrelatív eredményeket adnak –, tehát szükség van a fenti hipotézisek kísérletes és matema-

tikai modellezéssel történő vizsgálatára. Ugyancsak szükség van demográfiai vizsgálatokra, hogy milyen életmenet-stádiumban (és miért?) alakulnak ki az ivararány-eltolódások. Végezetül, új kutatások szükségesek, hogy megértsük a szaporodási rendszerek, az ivarmeghatározási módok és a felnőttkori ivararányok kapcsolatát.

Hálásan köszönöm Prof. Varga Zoltánnak, hogy meghívott az MTA evolúciós tudományos ülészakára. A kéziratban ismertetett vizsgálatokban nagyon köszönöm a társszerzők hozzájárulását (lásd: Irodalomjegyzék). A folyamatban lévő kutatásunkat az OTKA K116310 pályázata támogatja.

Kulcsszavak: *ivararány, ivarmeghatározás, párzási rendszer, utódgondozás, evolúció*

IRODALOM

- Alcock, John (2013): *Animal Behavior*. 10th ed. Sunderland: Sinauer Associates
- Arendt, Jeff D. – Reznick, David N. – López-Sepulcre, Andres (2014): Replicated Origin of Female-biased Adult Sex Ratio in Introduced Populations of the Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 68, 2343–2356. DOI: 10.1111/evo.12445
- Boukal, David S. A. – Berec, Luděk – Křivan, Vlastimil (2008): Does Sex-selective Predation Stabilize or Destabilize Predator-Prey Dynamics? *PLOS ONE*. 3, e2687 DOI: 10.1371/journal.pone.0002687 • <http://tinyurl.com/j2y6suh>
- Davies, Nicholas B. – Krebs, John R. – West, Stuart A. (2012): *Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: John Wiley & Sons
- Kosztolányi András – Barta Zoltán – Küpper, Clemens – Székely Tamás (2011): Persistence of an Extreme Male-biased Adult Sex Ratio in a Natural Population of Polyandrous Bird. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 1842–1846. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2011.02305.x • <http://tinyurl.com/gpvnkww>
- Kosztolányi András – Székely Tamás – Cuthill, Innes C. – Yılmaz, K. Tuluhan – Berberoglu, Süha (2006): The Influence of Habitat on Brood-rearing Behaviour in the Kentish Plover. *Journal of Animal Ecol-*

- ogy*. 75, 257–265. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2006.01049.x • <http://tinyurl.com/gtf7k8a>
- Liker András – Freckleton, Robert P. – Székely Tamás (2013): The Evolution of Sex Roles in Birds Is Related to Adult Sex Ratio. *Nature Communications*. 4, Article number 1587. DOI: 10.1038/ncomms2600 • <http://www.nature.com/articles/ncomms2600>
- Moore, Sarah L. – Wilson, Kenneth (2002): Parasites as a Viability Cost of Sexual Selection in Natural Populations of Mammals. *Science*. 297, 2015–2018. DOI: 10.1126/science.1074196
- Pipoly Ivett – Bókony Veronika – Kirkpatrick, Mark – Donald, Paul F. – Székely Tamás – Liker András (2015): The Genetic Sex-determination System Predicts Adult Sex Ratios in Tetrapods. *Nature*. 527, 91–94. DOI: 10.1038/nature15380
- Remeš, Vladimír – Freckleton, R. P. – Tökölyi Jácint – Liker András – Székely Tamás (2015): The Evolution of Parental Cooperation in Birds. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*. 122, 44, 13603–13608. DOI: 10.1073/pnas.1512599112 • <http://www.pnas.org/content/112/44/13603.full>
- Székely Tamás (1998): The Significance of Tuzla Göli, Çukurova Delta for Shorebirds: A Concise Progress Report. *Tierna*. 1, 28–30.
- Székely Tamás – Cuthill, Innes C. – Kis János (1999):

Brood Desertion in Kentish Plover: Sex Differences in Remating Opportunities. *Behavioral Ecology*. 10, 191–197. DOI: 10.1093/beheco/10.2.185 • <http://tinyurl.com/zg8k8wy>

Székely Tamás – Lessells, C. M. (1993): Mate Change by Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ornis Scandinavia*. 24, 317–322. DOI: 10.2307/3676794 • <http://tinyurl.com/zwryckp>

Székely Tamás – Líker András – Freckleton, Robert P. – Fichtel, Claudia – Kappeler, Peter M. (2014a): Sex-biased Survival Predicts Adult Sex Ratio Variation

in Wild Birds. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 281, 1788, 20140342. DOI: 10.1098/rspb.2014.0342 • <http://tinyurl.com/zc73c4f>

Székely Tamás – Moore, Allen J. – Komdeur, Jan (eds.) (2010): *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press

Székely Tamás – Weissing, Franz J. – Komdeur, Jan (2014b): Adult Sex Ratio Variation: Implications for Breeding System Evolution. *Journal of Evolutionary Biology*. 27, 8, 1500–1512. DOI: 10.1111/jeb.12415 • <http://tinyurl.com/hueyxho>



AZ EGYEDI SOKSZÍNŰSÉG HATÁSAI A KOOPERÁCIÓ EVOLÚCIÓJÁRA

Barta Zoltán

az MTA doktora, tszv. egyetemi tanár,

MTA–DE Lendület Viselkedésökológiai Kutatócsoport,

Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék, Debrecen

barta.zoltan@science.unideb.hu

Kooperáció

Végigtekintve az élőlények gazdag csoportjain, feltűnően gyakran találkozunk a társas viselkedés különböző formáival. Ahogy Robert Trivers, az evolúcióból egyik élő klasszikusa fogalmazott: „Everybody has a social life.” (Mindenkinek van valamilyen társas élete.) (Székely et al., 2010) De mi is ez a társas vagy szociális viselkedés? Az evolúcióból, különösen a viselkedésökológiában feltesszük, hogy az egyedek szaporodási sikere, túlélése jelentős mértékben függ viselkedésüktől. Szociális viselkedésről akkor beszélünk, amikor az egyed fitnessze nemcsak a saját, hanem társai viselkedésétől is függ (Székely et al., 2010). Egymással küzdő szarvasbikák esetében az, hogy egy bika nyer, nemcsak attól függ, hogy milyen erős, vagy milyen taktikát használ, hanem attól is, hogy az ellenfele mennyire van jó kondícióban, illetve ő milyen módon küzd. A szociális viselkedés különösen érdekes esete az egyedek közötti együttműködés vagy kooperáció. Kooperáción olyan viselkedést értünk, amikor egy egyed segít egy másik egyednek, úgy növelve annak szaporodási sikerét, hogy közben a saját szaporodási sikere csökken (West et al., 2007).

A kooperatív viselkedés számos példáját ismerjük, és nem csak az állatok világából. A trágyacsomókon élő *Myxobacterales* csoportba tartozó baktériumok a trágya kiszáradásával összecsoportosulnak, egyes sejtek termőtest-szerű képletekké, míg mások az e képleteket tartó szárakká alakulnak (Crespi, 2001). E folyamat révén a termőtestben képződő spórák sokkal hatékonyabban terjedhetnek és kolonizálhatnak új, friss trágyacsomót. A csavar a dologban az, hogy a szárat alkotó sejtek a folyamat során többszörösen nélkül elpusztulnak, így mintegy „feláldozzák” magukat a termőtestképzők érdekében. Hasonló jelenség figyelhető meg az eukarióta nyálkagombáknál is (Kuzdzal-Fick et al., 2007). A tüdőben fertőzést okozó, de amúgy szinte mindenütt megtalálható *Pseudomonas aeruginosa* baktériumoknál egy másfajta kooperációt írtak le (Griffin et al., 2004). E baktériumok életének fontos feltétele a vas felvétele. A vas azonban gyakran csak kötött formában fordul elő a sejtek környezetében. Hogy a kötött vas felvehető legyen, a sejtek egy *siderophore* nevű anyagot termelnek, ami a kötött vasat oldatba viszi, így könnyen felvehetővé teszi. Az így felszabadított vasat azonban olyan sejtek is felvehetik, amelyek nem