

## SZIGNALIZÁCIÓ ÉS SZEXUÁLIS SZELEKCIÓ

Török János

egyetemi docens – yeti01@cerberus.elte.hu

Hegyi Gergely

tudományos segédmunkatárs

Michl Gábor

tudományos segédmunkatárs

Garamszegi László Zsolt

tudományos munkatárs

Hettyey Attila

PhD-hallgató

Rosivall Balázs

PhD-hallgató

ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék  
Viselkedésökológiai Csoport

Az 1980-as években formálódott ki egy új biológiai tudományterület: a viselkedésökológia, melynek gyökerei az ökológiában, etológiában és az evolúcióbiológiában keresendők. E tudományterület kutatói, a viselkedésökológusok, arra keresik a választ, hogy milyen viselkedési formák milyen körülmények között növelik az egyedek rátermettségét, evolúciós sikerét. Az ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszékén 1990-ben alakult a Viselkedésökológiai Csoport, mely szervezett keretek között folytatta a tanszéken 1978-ban megkezdett életmenet-evolúciós, táplálkozás-stratégiai és szaporodásbiológiai kutatásokat. Az utóbbi években a csoport kiterjesztette vizsgálódásait az ivari kiválasztódás gerinceseknél előforduló mechanizmusainak, illetve ezek párválasztási és utódnevelési stratégiákkal való kapcsolatainak tanulmányozására is.

### *Ivari kiválasztódás (szexuális szelekció)*

Tynte asszony rajongott az indiai pávákért, melyből számosat tartott parkjában, ezért leírhatatlan volt megrökönyödése, amikor kedvenc pávatyúkjá tollazatot váltva daliás kakassá alakult. El is rohant John Hunterhez,

kora kiváló biológusához, aki előtt ez a kivételes, ám a tyúkféléknél nem túl ritka jelenség nem volt ismeretlen, hiszen éppen az elsődleges és a másodlagos nemi jellegek eltéréséről szóló értekezését fogalmazta a *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* folyóirat részére, mely 1780-ban meg is jelent. Közel száz évvel később írt könyvében Charles Darwin Hunter munkájával vezeti be az ivari kiválasztódással kapcsolatos gondolatait, mely még újabb száz évig aludta „csipkerózsika-álmát”, azután viszont feléledt, sőt divatosná lett. Mi sem mutatja ezt jobban, mint hogy a viselkedésökológiában megjelenő több ezer cikk közül minden negyedik valamilyen módon az ivari kiválasztódáshoz kapcsolódik.

Darwin példák sokaságán keresztül demonstrálta, hogy az ivari kiválasztódás milyen eltéréseket eredményez egy-egy fajon belül az ivarok között, illetve az ivarokon, elsősorban a hímeken belül. Az ivari kiválasztódás eredménye a hím szarvasbogarak óriási rágója (szarva), a gímszarvas agancsa, Reeve fácánjának több mint másfél méteres farkuszálya vagy az énekesmadarak csodálatos éneke. Egyes kutatók szerint a termé-

szetes szelekció iskolapéldájaként emlegetett többméteres zsiráfnyak is e folyamat eredményeként alakulhatott ki az evolúció során. Az utóbbi évtizedek legismertebb viselkedésokológusa Anders P. Möller szerint a szexuális szelekció a klasszikusan elkülönített intra- (általában a hím-hím versengés) és interszexuális (általában a hölgyválasz) versengési mechanizmus mellett a direkt párszerzés, a spermiumversengés, az ivarfüggő abortálás, az utódgyilkosság, valamint az ivarfüggő utódgondozás is eredményezhet kiválogatódást. A szexuális szelekció során túlzottan kifejeződő másodlagos nemi jellegek viselőjük mortalitási kockázatát növelhetik, így a folyamatot általában a természetes szelekció szabályozza. Az ivari szelekció ezért nem választható el a természetes szelekciótól, mivel mindkét folyamatban az egyed rátermettségének (egyszerűbben szaporodási sikerének) növekedése jelzi az evolúciós sikert, bár az utóbbiban inkább a termékenység (fekunditás) és túlélés alapján becsüljük azt, míg az előbbiben az egyszerűség kedvéért inkább a másodlagos nemi jellegekhez kapcsolható párszerzés és pármegtartás, valamint a párosodási siker szolgál a becslés alapjául.

#### *Fehér foltok mint szignálok*

A másodlagos nemi jellegek olyan látható, hallható vagy szagolható bélyegek, viselkedési mintázatok, melyek kifejeződése az ivari kiválasztódás eredményeként jelentősen eltér az ivarok között. Ezek gyakran jelzések (szignálok): információt szolgáltatnak a jelzést adó egyed bizonyos tulajdonságairól a jelfogó (azonos vagy ellentétes ivarú egyed) részére. A kommunikációban a jelzést adó és jelzést vevő érdeke sokszor különbözhet. A jelleg kifejlesztésének vagy fenntartásának, a bizonyítható rátermettségi előny mellett, költségei is vannak.

Az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) kis termetű, rovarevő énekesmadárfaj, mely

Európa középső területein terjedt el. Az 500-600 ezer költőpár Oroszország délnyugati részétől Franciaország keleti részéig húzódó lomb- és tűlevelű erdőkben fészkel. Izolált populációi találhatóak Dél-Finnországban, valamint a svédországi Götland szigeten. Hosszú távú vonuló, Zaire, Uganda és Zambia *Brachystegia* erdőiben telel. Szociálisan monogám, de egyes hímek két tojóval is képesek párba állni. Vizsgálataink szerint a hazai populációkban a poligínia gyakorisága 8-9 százalék. Az örvös légykapó hímek feltűnő, fekete-fehér tollazatú madarak, míg a tojók rejtőzködő szürkésbarna színezetet viselnek. Az utóbbi években a kontrasztos (feketével övezett) fehér foltokról feltételezték, hogy jelzéseként szolgálhatnak a tojók, illetve más hímek számára a szexuális szelekciós folyamatokban. Az eddigi vizsgálatok a homlokfolt és a szárnyfolt esetében mutattak ki jelzés szerepet.

A szexuális jelzésekkel kapcsolatban két alapvető evolúciós nézőpontból tehetünk fel kérdést: a jeladó és a vevő irányából. Így például, egyrészt, mi tartja fenn a gyakran igen kidolgozott és ezért költséges szignált? Másrészt, milyen haszna van a vevőnek abból, hogy figyelembe veszi? A jelzések kidolgozottsága a használatuk útján rájuk nehezedő irányított szelekció miatt maradnak fenn, tehát azért, mert van, aki figyel rájuk. A másik oldalról viszont a jelzéseket a klasszikus nézőpont szerint információértelmezés miatt érdemes figyelembe venni, ez utóbbi pedig létrehozásuk illetve fenntartásuk költségeinek köszönhető.

A madarak párválasztási szignáljai által közvetített információ sokféleképpen kategorizálható. Az egyik célravezető módszer direkt és indirekt előnyöket különböztet meg. Előbbiek már az adott költési esemény során jelentkeznek, utóbbiak csak a jövőben. Direkt előny például a territórium minősége, a parazitáktól való mentesség, a táplálék-szerző képesség. Az indirekt előnyök főleg

genetikai természetűek. A genetikai jutalom lehet csupán az utódok várható attraktivitása, de más is lapulhat mögötte, például ha a jelzés kifejeződését az egyed részben öröklődő állapotához igazítja („jó gén” szignálok).

Ha egy szignál információtartalmára vagyunk kíváncsiak, hasznosnak tűnik két kérdés megválaszolása. Egyrészt öröklődik-e a bélyeg? Ha nem öröklődik, akkor az indirekt előnyök kiesnek a lehetőségek közül. Másrészt van-e a bélyegnek rugalmassága, illetve kondíciófüggése (összefügg-e az egyed jelenlegi vagy múltbeli állapotával)? Ha ezek nincsenek, akkor a direkt előnyök, sőt az indirekt előnyök nagy része is kiesik. A két fenti kérdés megválaszolását tűztük ki mi is elsődleges célul, mikor vizsgálni kezdtük az örvös légykapó hímek két fehér tollazati szignálját: a homlokfoltot és a szárnyfoltot.

A magyarországi populációban mind a homlokfolt, mind a szárnyfolt öröklődése jelentős volt, és egybeesett, illetve meghaladta a faj svédországi populációjában tapasztaltakat. Tehát a genetikai előnyök, beleértve az utódok attraktivitását és más faktorokat, nem zárhatók ki.

A homlokfolt (Hegyi et al., 2002) semmilyen kapcsolatot nem mutatott a különböző módon becsült egyedi kondíció-változókkal. Az egyéves és idősebb fiókákra kapott heritabilitás értékek gyakorlatilag azonosak voltak, tehát nem mutatkozott korai szülői hatás. Egyedeken belül a homlokfolt nem változott a korról. A felnőtt, ivarérett madaraknál negatív kapcsolatot mutatott a túléléssel, a fiataloknál nem volt összefüggés. Tehát a homlokfolt az általunk vizsgált populációban stabil, öröklődő jelzésnek mutatkozott. Ettől eltérően svéd kutatók kimutatták, hogy az előző évi megnövekedett szaporodási befektetés csökkenti a homlokfolt méretét (Gustafsson et al., 1995), illetve, hogy a nagyobb homlokfoltú apától származó idegen fiókák jobban fejlődnek, mint fészektársaik.

Szabadszabó vizsgálatainkból kiderült, hogy a nagyobb homlokfoltú hímek inkább képesek poligin (egy hím két tojóval áll párba) kapcsolat kialakítására, mégpedig úgynevezett monoterritoriális poligíniát hoznak létre. Ilyenkor az elsődleges és a másodlagos tojó odúja közel helyezkedik el egymáshoz (sokszor szomszéd odúban költenek). Ez előnyt jelent a hímnek, mert a pár- vagy fészekörzésnél, illetve a fiókák etetése során kisebb távolságot kell berepülnie. Sikerült azt is kimutatni, hogy a kis homlokfoltú hímek tojói gyakrabban „lépnek félre”, mint a nagyobb homlokfoltú hímekéi (Michl et al., 2002). A természetben nagyon nehéz megfigyelni ezeket a viselkedési mintázatokat, hiszen az elmúlt több mint húsz évben a pillisi légykapó populációban összesen három-négy kopulációs eseményt láttunk. Ráadásul egy kopuláció észlelése nem jelenti azt, hogy sikeres inszemináció történt, hiszen két-három másodperces kopulációknál nehéz (praktikusan lehetetlen) eldönteni történt-e spermaátvitel. Csoportunknak azonban sikerült kísérletesen bizonyítania a tojó választási szerepét a párkapcsolat kívüli, idegen hímrel történő párosodásnál (Michl et al., 2002). Sőt az adatokból az is kitűnik, hogy a félrelépés nem akármikor történik, hanem általában az első tojás lerakásának környékén.

A fehér szárnyfolt (az elsőrendű evezők külső és belső zászlaján található depigmentált részek) az afrikai teljes vedlés, illetve a költő területen történő részleges vedlés során alakul ki. Vizsgálataink szerint az egyéves, szabadult egyedek fehér szárnyfoltja megkétszereződik a következő évre, amikor is a jellemző adult tollazat kialakul a fajnál. A szárnyfolt függött az egyedek előző évi kondíciójától (Török et al., 2002). Az egyéves fiókáknál tapasztalt kiugróan magas öröklődés jelentős, apai szárnyfolttól függő korai környezeti hatásra utal. Az idősebb fiókáknál kapott heritabilitás viszont jóval

kisebb volt, értéke hasonló volt a homlokfoltéhoz. A szárnyfolt igen idős madaraknál (hároméves kor után) erős pozitív összefüggést mutatott a túléléssel, míg fiatalabb korcsoportokban nem volt kapcsolat. Eddig csak kevesen foglalkoztak a szárnyfolt szerepének tisztázásával a him-hím versengésben vagy a hölgyválaszban. Saját eredményeink szerint a spermiumversengésben nem tűnik preferált jelzésnek a szárnyfolt (Michl et al., 2002), azonban a tojók differenciális allokációjában szerephez juthat (lásd később).

A két jelzésre tehát minden szempontból eltérő eredményeket kaptunk. Ezek arra utalnak, hogy a szárnyfolt rugalmas, kondíciót, sőt egyedi minőséget jelző bélyeg: öröklődő és kondíciófüggő, túléléssel pozitív kapcsolatot mutat a kritikus öregkorban. A homlokfolt ezzel ellentétben a flexibilitásnak semmilyen jelét nem adta, sőt a felnőtt madaraknál, ahol a tollruha nagyobb szerepet játszik a him-hím agresszióban, mint a fiataloknál, negatív kapcsolatot mutatott a túléléssel. Ez arra utal, hogy a homlokfolt alapú párválasztás előnye főleg az utódok vonzerejében rejlik.

Ezen eredményeknek több újszerű vonatkozása van. Egyrészt bizonyítottuk, hogy egy adott szignál meghatározottsága a populációk között alapvetően eltér. A homlokfolt szerepe hasonló a svéd és a magyar populációban, ugyanakkor az általa biztosított előnyök mégis különbözhetnek, mivel Svédországban kondíció jelző, míg nálunk nem az. Másrészt azt is kimutattuk, hogy két vagy több párválasztási jelzés egy fajon belül eltérő információt nyújthat, annak ellenére, hogy kifejtése azonos anyagcserealapokon nyugszik. Harmadrészt, a ma általánosan elfogadott vélemény szerint a kondíciófüggést és viabilitást jelző bélyegeket létrehozási költséggel bírnak. A fehér tollfoltok kialakításának viszont feltehetően nincs vagy nagyon kicsi az előállítási költsége, hiszen ezek pigment nélküli foltok. A depigmentált foltok

nek viszont számottevő lehet a fenntartási költsége, mert ezek a tollterületek törékenyebbek, és a rágótetvek is előnyben részesítik őket. De költségként szóba jöhet a nagyobb feltűnőség miatt megnövekedett predációs veszély vagy a bélyeg által kiváltott szociális kontaktusok energetikai háttere is.

### *Differenciált anyai ráfordítások*

A tojómadár szülői ráfordítása számos összetevőből áll. Noha ez fajspecifikusan változhat, énekesmadaraknál általában idetartozik a fészeképítés, a tojásérlelés, a kotlás, a melengetés, valamint a fiókák etetése. Az örvös légykapó április közepén érkezik hazánkba. Az őszi vonulásig rendelkezésre álló idő csak egy költést tesz lehetővé számára, ami nem jelenti azt, hogy a tojók szülői ráfordítása független a körülményektől. Közel egy évtizede ismert, hogy a tojók etetési aktivitása részben maradványfüggő. Az öregedő, legalább öt éves madarak többet hajlandók befektetni utolsó fészekaljukba, mint a fiatalabbak. A szülői befektetést a kedvező ökológiai tényezők is serkentik, egy költési szezonon belül a korai fészekaljak nagyobbak (hét tojás), mint a későiek (öt-hat tojás).

A kilencvenes évek kutatásai azt mutatják, hogy lehetőség van a tojó számára a szülői ráfordítás változtatására a tojások minőségén keresztül is. Hubert Schwabl (1993) kimutatta, hogy a kanári tojók tojásaikba eltérő mennyiségű tesztoszteront rakhatnak, amivel bizonyos mértékig megszabhatják utódaik életkilátásait. Azok a fiókák, amelyek magas tesztoszteron koncentrációjú környezetben fejlődtek, erőteljesebbek voltak társaiknál, élénkebben kérték a táplálékot, és végeredményben nagyobb kirepülési súlyt értek el, mint társaik. Diego Gil és munkatársai (1999) fogságban tartott zebra-pintyeken azt tapasztalták, hogy a tojók tesztoszteron befektetése kondíciófüggő. A piros gyűrűs (e fajban a piros csört a tojók a természetben preferálják párválasztáskor) hímelek párjai

több tesztoszteront raktak a tojássárgájába, mint más hímeké. Mivel az örvös légykapó esetében a tojók párválasztáskor a nagy fehér homlokfoltot viselő hímeket részesítik előnyben, az előbbieket alapján azt várhattuk, hogy a preferált fenotípusú hímek fészekaljaiban a tesztoszteron-tartalom magas lesz. Eredményeink azonban cáfolták a feltételezést, mert a sárgájában talált tesztoszteron egy korjelző másodlagos nemi bélyegtől, a szárnyfolt nagyságtól függött. A kis szárnyfoltú, egyéves hímek tojásainak tesztoszterontartalma szignifikánsan nagyobb volt, mint a nagy szárnyfoltú adultaké.

Általános jelenség a gerincesek körében, hogy az ikrák, peték, tojások sárga színűek, ami karotinoid-tartalmuk következménye, s kiderült, hogy a madártojások karotinoidtartalma erősen függ a táplálékban lévő karotinoidok elérhetőségétől. Azt is kimutatták, hogy ezek a molekulák kiváló szabadgyökfogók, és megakadályozzák a fejlődő embrió biológiailag aktív membránjainak destruálódását az agyban és a májban. A tojássárgájában lévő karotinoidok mennyisége és minősége tehát, hasonlóan a tesztoszteronhoz, befolyásolhatja az embrió további életkilátásait. Korábbi vizsgálatokból már kiderült, hogy a karotinoidfelvétel költséges folyamat, illetve azt is tudjuk, hogy a tojónak a rendelkezésére álló karotinoidmennyiséget meg kell osztania saját élettani folyamatai és az embriók szükségletei között. A fészekalj tojásainak karotinoid-mintázata tehát komplex folyamat eredménye. Számít a tojó táplálékszerző képessége, egészségi állapota, tapasztalata és talán a szociális környezet is. Vizsgálataink az utóbbit megerősítették, mert kiderült, hogy a kis szárnyfoltú hímek fészekaljaiban a tojássárgája szignifikánsan vörösebb színárnyalatú, mint a nagy szárnyfoltúakéban. Eredményeink azt mutatták, hogy akkor fektetnek a tojók többet a tojás minőségét javító, biológiailag aktív molekulák bevitelére, amikor párjuk nem rendelke-

zik költési tapasztalattal, azaz rossz minőségű szülő. Mind a tesztoszteron, mind a karotinoidok többféle mechanizmus által életerős, egészséges fiókák kelését eredményezhetik, amelyek táplálékkérő aktivitása az átlagosnál élénkebb. A tapasztalatlan apákat a normálisnál erősebb kolduló szignálok arra készíthetik, hogy fokozzák szülői erőfeszítéseiket. Úgy tűnik, hogy az örvös légykapóban a tojó a tojások minőségének javításával próbálja kompenzálni párja gyengébb szülői képességét.

### *Egy flexibilis, összetett szignál – a madárének*

A madárének változékonysága és összetettsége már hosszú ideje vonzza a kutatók érdeklődését. A párválasztás során a tojó madarak előnyben részesítik azokat a hímeket, melyek kitarthatóbb és komplexebb éneket produkálnak, mert a jobb minőségű ének jelezheti az adott hím előnyös tulajdonságait (Searcy – Yasukawa, 1996). Számos tanulmány kimutatta, hogy a „szébb” és „jobb” ének jelzi a hímek kondícióját, territóriumuk jóságát vagy akár a későbbi, utódgondozásban vállalt szerepüket. Az ilyen éneket produkáló egyedek preferálásával a tojók tehát számos előnyre tehetnek szert, mert a preferencia az életképes utódok számában jelentkező rátermettségi hasznot eredményez. A tojó egyedek figyelmének felkeltése mellett azonban a madáréneknek fontos szerepe van a hímek közti versengésben, a territóriumok felosztásában is. A territóriális viselkedés során a hímek énekükkel jelezhetik a potenciális betolakodóknak a területre lépés kockázatait.

Az ivari kiválasztódás során azt várjuk, hogy a hímek megbízható másodlagos nemi jellegei, illetve a tojók által a bélyeg iránt mutatott preferencia kapcsolt átöröklődése révén kimerül a bélyeg varianciája, és minden egyed egyformán kifejezett jelleget fog viselni. William D. Hamilton és Marlene Zuk

(1982) javasolt egy mechanizmust: a gazda-parazita kapcsolatrendszer, ami a kimerülő variancia ellen dolgozhat. Ebben az esetben a „jó gének”, amelyek köthetők a másodlagos nemi jellegek kifejeződéséhez is, a hímek parazitákkal szembeni jobb ellenálló képességét kódolhatják. Az akusztikus szignalizáció és a paraziták elleni immunvédelem kapcsolatáról nagyon keveset tudunk. Az őszinte szignálok esetében a tesztoszteronszint (amely szerepet játszik az énekaktivitásban) és az immunfunkciók között negatív kapcsolat van, az egyik folyamat erősödése gyengíti a másikat. Részben ez a költségként jelentkező kényszerű kompromisszum biztosíthatja a jelzés őszinteségét (Folstad – Karter, 1992).

Egyes énekbélyegek, mint az ének aktivitása, az éneklésre fordított idő vagy az ének hosszúsága, illetve erőssége (amplitúdója) az ének tartalmától függetlenek, és energetikai kényszerek szabályozása alatt állnak (Vehrencamp, 2000). Ezek az énekjellemzők a tojóhím és hím-hím kontextusban is használt, általános szignálok, melyeket általában előállítási költségek szabályoznak. Az ének komplexitását kifejező repertoárméret, mely az ének- vagy énekelem-típusok számát jelenti, igen nagy fajok közötti változékonyságot mutat. A fentiekkel szemben ez főleg interszexuális viszonylatban használatos jelleg, melyet belső, fizikai vagy fiziológiai tényezők korlátoznak. A repertoárméret jelezheti a hím korát, kondícióját és túlélőképességét. Mára bizonyítottá vált, hogy a repertoárméret kevésbé predikálja a párba állás sikerességét. Ez azt sugallja, hogy a legtöbb fajnál inkább a valódi tartalom, mintsem a repertoár mérete lenne fontos a szexuális szelekció folyamatában (Gil – Gahr, 2002). A „tartalom” alatt legalább négyféle jelenség különíthető el: a megosztott éneklés, a dialektusok eltérése, speciális énekelemek jelenléte a repertoárban, illetve az ének alapfrekvenciája.

A módszertani nehézségeket leküzdve (Garamszegi et al., 2002) kutatócsoportunk kísérletesen közelítette meg az örvös légykapó ének jelzésfunkcióinak vizsgálatát. Randomizáltan kiválasztott udvarló légykapó hímek énekét regisztráltuk és elemeztük, becsültük tesztoszteronszintjüket (nem-invazív módszerrel, ürülékből határoztuk meg a tesztoszteronszintet) és immunrendszerük hatékonyságát (az énekjellemzők standard antigénre adott válaszána mérésével), a kezelés után újból analizáltuk énekük szerkezetét. Az eredmények azt mutatták, hogy az ének aktivitása (éneklési ráta) jelezheti a jeladó egészségi állapotát, az ének minősége (például strófaszám) pedig immunrendszerének általános védekező képességét. Vizsgálataink szerint a nagyobb homlokfoltú hímek tesztoszteronszintje magasabb volt, de mindegyik hímnél csökkent a tesztoszteron az immunválasz hatására, ami az említett fiziológiai kompromisszumot támasztja alá.

Bizonyítottuk, hogy a jelfogók (hölgyválasznál a tojók, hím-hím versengésnél a hímek) a jelzés minőségétől függően módosítják viselkedésüket. Az intenzívebb énekrátával rendelkező madarak a költőodúért folytatott indukált versengésben sikerebbek voltak, a zavarást követően hamarabb visszafoglalták odújukat. A hölgyválasznál a tojók előnyben részesítették a jobb minőségű éneket produkáló hímeket, így ezek közül kerültek ki a poligin, több tojóval párba álló egyedek.

Az immunkihívásra adott válasz erőssége összefüggött a tesztoszteron meghatározottságú homlokfolt nagyságával is. Úgy tűnik, hogy az örvös légykapónál az akusztikus és vizuális szignálok együttesen játszanak szerepet a minőség jelzésében. Az utóbbi években egyre nagyobb hangsúllyal hirdetik, hogy a realisztikus kommunikációban a komplex, összetett jelzésrendszerek megbízhatóbb információközvetítők, mint az egyszerű szignálok.

*Alternatív párosodási stratégiák vizsgálata kétéltűeken*

A legtöbb állatfajnál a hímek és a nőstények nem véletlenszerűen állnak párba, hanem bizonyos jellegek – például testméret, hangadás vagy színezet – minőségének megfelelően. Miért alakult ki nem véletlenszerű párosodás, mikor az gyakran többletenergia-bebefektetéssel jár, mintha véletlenszerűen állnának párba az egyedek? Ennek egyik oka lehet az, ha az egyik nem kisebb számban van jelen, és így a másik nem egyedei versengeni kényyszerülnek értük. A pusztá párszerzésen felül azonban a potenciális partnerek közötti minőségbeli különbségtétel és a választás érvényesítésének képessége is előnyt jelenthet. Az ilyen előnyök sokféle lehetnek: a versengés vagy a párválasztás útján létrejött párokban a partnerek egymással nagyobb számú vagy rátermettebb utód(ok) produkálására, hatékonyabb utódgondozásra, vagy ugyanakkorára, de kisebb saját befektetés mellett lehetnek képesek, mint ha véletlenszerűen álltak volna párba (Andersson, 1994). A párválasztás emellett még segíti az egy helyen és egy időben szaporodó egyedek faj szerinti elkülönülését is (Pfenning, 2000). Elméletben többféle előnyét feltételezik a nem véletlenszerű párosodásnak, mint ahányat sikerült eddig a természetben kimutatni, de így is nyilvánvaló, hogy a természet ezen a téren is sokszínűbb, mint ahogyan azt mai ismereteink alapján leírjuk.

Csoportunk kétéltűeken vizsgálja a nem véletlenszerű párosodás kialakulásának lehetséges okait és működésének mechanizmusait. A békafajoknál ez általános jelenség, de sok esetben nem tudjuk, hogy az adott mintázatot a nőstények párválasztása vagy a hímek közötti versengés, esetleg mindkét tényező együttesen alakítja-e ki. Az ismert, hogy természetes körülmények között a hímek csak igen kis mértékben vagy egyáltalán nem válogatnak a nőstények között, ha

találkoznak eggyel, azzal azonnal megpróbálnak párba állni. A pár kialakulásával azonban még nem fejeződött be a válogatás kifejezésének lehetősége. Nőstények esetében (békáknál is) ismeretes egy „rejtett hölgyválasz”-nak nevezett mechanizmus, ami lehetővé teszi a nőstények számára, hogy rossz minőségű partner jelenlétében kevesebb petét rakjanak le, és a le nem rakott petéik újra felszívódjanak. Az így „megspórolt” energiát a következő évi peterakásba fektethetik (Reyer et al., 1999). Felvetődik a kérdés: vajon a hímeknél is megtalálható-e egy ehhez hasonló mechanizmus? Amennyiben a hímek egy rosszabb minőségű nősténnyel állnak párba, elképzelésünk szerint kisebb mennyiségű spermát „fektetnek be” a vele való pázásba, és így hamarabb lehetnek képesek egy újabb pázásra.

A nem véletlenszerű párosodásnak az az eredménye, hogy bizonyos egyedek (legtöbbször hímek) több és jobb minőségű utódot tudnak létrehozni, mint mások, de lehetnek olyanok is, amelyek egyáltalán nem jutnak párhoz egy adott szaporodási ciklusban. Azoknak, melyek szubordinánsak a párosodási partnerért folytatott versengésben, vagy nem felelnek meg a nemek közötti párválasztási preferenciáknak, lehetőségük van alternatív párzási stratégiákat folytatni. A békáknál megfigyelt, petecsomókon belüli többszörös apaság vizsgálatára kidolgoztunk egy módszert, amelynek alkalmazásával kideríthetjük, hogy milyen gyakoriságú és következményeiben milyen fontossága van az alternatív párzási stratégiáknak különböző békafajok és békafaj-együttesek esetében. 2000 óta azt is vizsgáljuk, hogy a különböző alternatív párosodási stratégiák alkalmazását külső (környezeti) vagy belső (genetikai) tényezők határozzák-e meg.

*Zárszó*

A viselkedésokológia a szupraindividuális biológiai tudományterület egyik legerőtelje-

sebben fejlődő ága. A növekvő „népszerűség” nemcsak a bevezetőben említett három tudományterület ötvöződésének köszönhető, hanem inkább a hihetetlen módszergazdagságnak, ami szinte minden vizsgálat alapvető jellegzetessége. Akár egyetlen részkerítés kutatása során alkalmazhatnak molekuláris genetikai, immunológiai, élettani, endokrinológiai és térinformatikai módszereket, és akkor még nem szóltunk az adatelemzéseknél használt változatos statisztikai módszerekről. Ezekhez a vizsgálatokhoz az ELTE Viselkedéscsoporthoz tartozó kutatói az

elmúlt évtizedekben folyamatos segítséget kaptak a Pílisi Parkerdő Rt.-től (és jogelődjeitől), az Országos Tudományos Kutatási Alapprogramoktól, az Oktatási Minisztériumtól, a Pro Renovanda Alapítványtól, az Eötvös Loránd Tudományegyetemtől és a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesülettől. Köszönjük mindenkinek a támogatást.

Kulcsszavak: *szignálok, intraszexuális szelekció, interszexuális szelekció, másodlagos nemi jellegek, szignálköltség, szárnyfolt, légykapó*

### IRODALOMJEGYZÉK

- Andersson, Malte (1994): Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton
- Folstad, Ivar – Karter, Andrew John (1992): Parasites, Bright Males, and Immunocompetence Handicap. *American Naturalist*. **139**, 603-622.
- Garamszegi László Zolt – Boulinier, T. – Möller, A. P. – Török J. – Michl G. – Nichols, J. D. (2002): The Estimation of Size and Change in Composition of Avian Song Repertoires. *Animal Behaviour*. **63**, 623-630.
- Gil, Diego – Gahr, Manfred (2002): The Honesty of Bird Song: Multiple Constraints for Multiple Traits. *Trends in Ecology and Evolution*. **17**, 133-140.
- Gil, Diego – Graves, J. – Hazon, N. – Wells, A. (1999): Male Attractiveness and Differential Testosterone Investment in Zebra Finch Eggs. *Science*. **286**, 126-128.
- Gustaffson, Lars – Qvarnström, Anna – Sheldon, Ben C. (1995): Trade Offs Between Life-History Traits and a Secondary Sexual Character in Male Collared Flycatchers. *Nature* **375**, 311-313.
- Hamilton, William D. – Zuk, Marlene (1982): Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites. *Science*. **218**, 384-387.
- Hegyi Gergely – Török János – Tóth László (2002): Qualitative Population Divergence in Proximate Determination of a Sexually Selected Trait in the Collared Flycatcher. *Journal of Evolutionary Biology*. **15**, 710-719.
- Michl Gábor – Török J. – Griffiths, S. – Sheldon, B. C. (2002): Experimental Analysis of Sperm Competition Mechanisms in a Wild Bird Population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. **99**, 5466-5470.
- Pfennig, K. S. (2000): Female Spadefoot Toad Compromise on Mate Quality to Ensure Conspecific Matings. *Behav. Ecol.* **11**, 220-227.
- Reyer, Heinz-Ulrich – Frei, Gerhard – Som, Christian (1999): Cryptic Female Choice: Frogs Reduce Clutch Size When Amplexed by Undesired Males. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. **266**, 2101-2107.
- Schwabl, Hubert (1993): Yolk Is a Source of Maternal Testosterone for Developing Birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. **90**, 11466-11470.
- Searcy, William A. – Yasukawa, Ken (1996): Song and Female Choice. In: Kroodsmá, Donald E. – Miller, Edward H. (eds.) *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, 454-473.
- Török János – Michl G. – Garamszegi L. Zs. – Barna, J. (2003): Repeated Inseminations Required to Ensure Fertility in a Wild Bird Population. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. **270**, 641-647.
- Török János – Hegyi G. – Garamszegi L. Zs. – Tóth L. (2003): Depigmented Wing Patch Size is a Condition-dependent Indicator of Viability in Male Collared Flycatchers. *Behavioral Ecology*. **14**, 382-388.
- Vehrencamp, Sandra L. (2000): Handicap, Index, and Conventional Signal Elements of Bird Song. In: Espmark, Yngve – Amundsen, Trond – Rosenqvist, Gunilla. (eds.) *Animal Signals: Signaling and Signal Design in Animal Communication*. Tapir Academic Press, Trondheim. 277-300.