

**Doktori (PhD) értekezés tézisei**

**Szaporodási tulajdonságok ivarfüggő  
plaszticitása a testméret és a szezonális  
függvényében *Hydra oligactis*-nál**

Gergely Réka

Témavezető: Dr. Tökölyi Jácint



DEBRECENI EGYETEM

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2026

## **Bevezetés**

Az életmenet-elmélet célja annak magyarázata, hogy az élőlények miként osztják el korlátozott erőforrásaikat a növekedés, a szaporodás és a túlélés között, valamint hogy ezek az allokációs mintázatok miként változnak az egyedek, a különböző környezetek és az evolúciós kontextusok függvényében (Roff, 1993; Stearns, 1989). Az életmenet evolúció központi eleme a fenotípusos plaszticitás, amelyet olyan tulajdonságok - mint a testméret, a szaporodási befektetés és a túlélési valószínűség - belső fiziológiai állapotra és külső környezeti feltételekre adott válaszként történő változási képességeként definiálnak (Kaliszewicz & Lipińska, 2013; Kirkwood & Rose, 1991; West-Eberhard, 2003). E plaszticitás révén az élőlények életük során módosíthatják életmenet stratégiáikat, például a szomatikus növekedés, az ivaros szaporodás időzítésének és mértékének, illetve a fenntartásra és/vagy túlélésre fordított erőforrás-allokációnak a szabályozásával.

Az ivari különbségek az életmenet variáció egy másik alapvető tengelyét képezik. Az ivarspecifikus szelekciós nyomások széles körű divergenciát eredményeztek a hímek és a nőstények között a morfológia, a viselkedés, az élettartam és a szaporodási stratégiák tekintetében különböző taxonokban (Fairbairn et al., 2007; Maklakov et al., 2008; Tessier & Cáceres, 2004). Ezek a különbségek gyakran ivarspecifikus életmenet pályák

formájában jelennek meg, amelyek eltérő szaporodási szerepekből, a szaporodás differenciális költségeiből és különböző allokációs kompromisszumokból erednek (Kaliszewicz, 2018; Kraus et al., 2013; Stearns, 1989). Következésképpen az életmenet plaszticitás átfogó megértése megköveteli az ivar mint biológiai változó explicit integrálását, mivel a hímek és a nőstények nemcsak tulajdonságértékeikben, hanem a környezeti variációkra adott plasztikus válaszaik mértékében és irányában is különbözhetnek.

## **Célkitűzések**

Az ivarspecifikus életmenet plaszticitás vizsgálatához egy édesvízi csalanózó modellorganizmust, a *Hydra* nemzetségbe tartozó egyik fajt alkalmaztuk (*Hydra oligactis*, magyar nevén Nyeles hidra). A *Hydra* jól megalapozott kísérleti rendszer az evolúciós és ökológiai kutatásokban kis testmérete, egyszerű szöveti szerveződése, váltivarú szaporodása és laboratóriumi tartásának könnyűsége miatt (Bosch & David, 1986; Galliot, 2012; Tomczyk et al., 2015). Fontos továbbá, hogy e nemzetség kifejezett variációt mutat a testméret, a szaporodási mód és a túlélés tekintetében, ami különösen alkalmassá teszi az életmenet beli kompromisszumok és plaszticitás vizsgálatára (Harvell & Grosberg, 1988; Martínez & Bridge, 2012). Korábbi tanulmányok ivarspecifikus különbségeket dokumentáltak a szaporodási stratégiákban és az öregedési mintázatokban

a hidránál, alátámasztva értékét annak elemzésében, hogy az ivar miként alakítja az életmenet variációt még viszonylag egyszerű metazoák esetében is (Schaible et al., 2015; Sebestyén et al., 2018, 2020; Tökölyi et al., 2021). E tulajdonságok összességében a hidrát megfelelő modellrendszerre teszik a fenotípusos plaszticitás és az ivarspecifikus életmenet stratégiák közötti kölcsönhatás feltárásához.

Ennek megfelelően jelen munkában azt vizsgálom, hogy az ivar mint biológiai változó miként befolyásolja az életmenet pályákat, különös tekintettel arra, hogy a testméret hatása miként függ az állatok ivarától. Ebben az összefüggésben azt elemeztem, hogy a testméret variációja miként hat a szaporodási befektetésre mind hím, mind nőtény egyedekben. Ezt követően a környezeti hatásokra fókuszálok a fenotípusos plaszticitás és az ivarváltás vonatkozásában, vizsgálva, hogy a környezeti változások miként formálja az ivari módokat és a plasztikus válaszokat a vizsgált szervezetben.

## **1. vizsgálat**

*Resource availability modulates the effect of body size on reproductive development. (Gergely, R., & Tökölyi, J. 2023)*

### **Célok**

Elsődleges célunk az volt, hogy mind hímekben, mind

nőstényekben megvizsgáljuk, miként befolyásolja a testméret a kulcsfontosságú életmenet tulajdonságokat, beleértve a fejlődési időt (ivarérést), a termékenységet és a túlélést. Konkrétan a testméret energetikai szerepét elemeztük mindkét ivarban. A nagyobb testméret „energiatartalékként” működik-e, amely többlet erőforrásokat biztosít olyan folyamatokhoz, mint a szaporodás? Vagy inkább „energia igényt” jelent, amely metabolikus költségeket ró az egyedre, és csökkentheti a fiziológiai teljesítményt? Továbbá azt is figyelembe akartuk venni, hogy a kisebb testméretű egyedek - amelyek korlátozottabb belső energiatartalékokkal rendelkeznek - képesek-e kompenzálni ezt a korlátot további külső erőforrásokhoz való hozzáférés révén. Értékelni akartuk, a kis testméret szaporodási következményeit táplálékhiányos körülmények között is. Tudni szeretnénk volna, hogy a kisméretű, éhező egyedeknél késleltetett szaporodás, csökkent szaporodási teljesítmény vagy teljes reprodukciós elnyomás figyelhető meg? Végül azt is vizsgálni akartuk, hogy ezek a mintázatok különböznek-e a hímek és a nőstények között.

## **Módszerek**

Annak eldöntésére, hogy melyik energia-/erőforrás-központú hipotézis állja meg a helyét, kísérletileg manipuláltuk a hím és nőstény *H. oligactis* egyedek testméretét, valamint az erőforrás- (táplálék-)

elérhetőséget két héten keresztül, párhuzamosan az ivaros szaporodás indukciójával. Célunk az volt, hogy elkülönítsük az ivarfüggő testméret közvetlen hatásait az erőforrásfeltételeknek tulajdonítható hatásoktól az ivaros fejlődés ideje, a termékenység és a túlélés tekintetében. A testméret ivarfüggő hatásainak feltárásához 3 nőstény és 3 hím törzset alkalmaztunk.

A testméret manipulációjához szövetátültetési eljárást alkalmaztunk, amelynek segítségével megnagyobbított, kontroll és csökkentett méretű egyedeket hoztunk létre a hat törzsből véletlenszerűen kiválasztott állatok felhasználásával.

Annak felmérésére, hogy a táplálék-elérhetőség miként lép kölcsönhatásba a kísérletileg módosított testmérettel, három etetési kezelést állítottunk be a méretmanipulált egyedekkel. Az első csoport két héten keresztül nem kapott táplálékot. A második csoport két héten át heti két alkalommal kapott táplálékot, míg a harmadik csoport ugyanebben az időszakban heti négy alkalommal. A kéthetes etetési kezelést követően valamennyi csoportot a kísérlet végéig heti két alkalommal etettük; a kísérlet a lehűtést követő 22. héten zárult.

A 22 hét során a polipokról hetente négyszer gyűjtöttünk adatokat. Rögzítettük az ivaros szaporodás időzítését, valamint az ivaros képletek számát Euromex StereoBlue binokuláris sztereomikroszkóp segítségével.

Végül rögzítettük az állatok állapotát a kísérlet végén. Az egyedeket regenerálódott/túlélő kategóriába soroltuk, ha egészségesnek tűntek és/vagy bimbózással szaporodtak az ivaros szaporodás befejezését követően, vagy ha az utolsó napig életben maradtak ivaros szaporodás nélkül. Az egyedeket elpusztultnak tekintettük, ha a kísérlet végére szétestek vagy kizárólag nekrotikus szövetből álltak.

## **Eredmények**

### *Az ivaros fejlődés (ivarérés) ideje*

A nőstény törzsekben az első peték megjelenéséhez szükséges idő csökkent a testméret növekedésével, valamint a nagyobb táplálék-elérhetőséggel. A testméret hatása azonban erősen függött az gonád-fejlődés alatti táplálékszinttől: a megnagyobbított egyedek a heti négyszeri etetés mellett kezdték meg legkorábban az ivaros szaporodást, míg a csökkentett méretű egyedeknél kifejezett késedelem volt megfigyelhető, különösen alacsony táplálék-elérhetőség esetén (szignifikáns interakció a testméret és a táplálék-elérhetőség között).

A hím egyedeknél a megnagyobbított, illetve az éheztetett polipok kezdték meg legkorábban az ivaros szaporodást, bár a méretmanipuláció hatása erősebb volt a nagyobb táplálékszinten tartott polipoknál (szignifikáns interakció a testméret és a táplálék között). A törzsspecifikus különbségek ellenére mindhárom

törzsben a csökkentett méretű egyedek nagyobb mértékben hozták előre az ivaros szaporodást, ha egyidejűleg éheztetve voltak.

### *Termékenység*

A nőstényeknél a nagyobbított és jól táplált polipok produkálták a legtöbb gonádot. A testméret és a táplálékkezelések között nem mutattunk ki szignifikáns interakciót; ugyanakkor mindkét tényező egymástól függetlenül erős hatást gyakorolt a petetermelésre. A három törzs különbözött egymástól a fekunditás mértékének tekintetében, de a kísérleti kezelésekre adott válaszaik minőségileg hasonlóak voltak.

A hímeknél szintén a nagyobbított és gyakran etetett egyedek hozták létre a legtöbb gonádot. A nőstényekhez hasonlóan a méret- és táplálékkezelések közötti interakció statisztikailag nem volt szignifikáns. Mindazonáltal a testméret és a táplálék-elérhetőség erős, egymástól független hatást gyakorolt a testisek számára. Bár a három törzs különbözött egymástól a fekunditás mértékének tekintetében, a kezelésekre adott válaszok iránya és mértéke konzisztens volt a törzsek között.

### *Túlélés*

A testméret-manipuláció és a táplálék-elérhetőség között nem mutattunk ki szignifikáns interakciót a túlélési valószínűség tekintetében. Ugyanakkor mindkét kísérleti tényező egymástól függetlenül befolyásolta a túlélést, a

legmagasabb túlélési arány a csökkentett méretű és éheztetett egyedeknél volt megfigyelhető. Az összesített túlélés jelentősen különbözött a hat törzs között, és a hím törzsek magasabb túlélési arányt mutattak a nőstényekhez képest.

## **Diszkusszió**

Az „energiatartalék” hipotézis alapján azt vártuk, hogy a nagyobb testméretű egyedek kevésbé lesznek érzékenyek a csökkent táplálék-elérhetőségre, mivel a nagyobb testméret nagyobb energiatartalékot biztosíthat, amelyet több életmenet funkcióra lehet fordítani még korlátozott körülmények között is (Lindstedt & Boyce, 1985; Roff, 1993; Stearns S.C., 1992). Ezzel szemben az „energia igény” hipotézisnél arra számítottunk, hogy a nagyobb egyedeket erősebben befolyásolja a táplálék-elérhetőség, mivel a nagyobb fenntartási szükségleteik magasabb energia költségeket jelenthetnek, amelyek csak magas, energia forrás mellett fedezhetők (Blanckenhorn, 2000, 2005; Reim et al., 2006). Bár e hipotéziseket fogalmilag elkülönítettük, fontos megjegyezni, hogy a nagy testmérettel járó energia költségek és előnyök egyetlen mögöttes energiaegyensúly-mechanizmus kiegészítő aspektusait is jelenthetik, amelyben az erőforrás-elérhetőség inkább átmeneti inputként jelenik meg. Következésképpen a testméret és az erőforrás-elérhetőség hatásainak szigorú elkülönítése nem feltétlenül valósítható meg teljes mértékben.

Ezen megfontolás mellett eredményeink azt mutatják, hogy az ivaros fejlődés idejét a táplálék-elérhetőség erősebben befolyásolta a kisebb, mint a nagyobb egyedekben, ami összhangban áll a testméret „energiatartalék” hatásával. Figyelemre méltó azonban, hogy a táplálék hatásának iránya különbözött az ivarok között: a táplálékhiány késleltette a szaporodást a nőstényekben, míg felgyorsította azt a hímekben.

Az ivaros szaporodás valószínűleg energetikailag megterhelőbb a nőstények számára, mivel a petetermelés általában költségesebb, mint a spermiumtermelés (Hayward & Gillooly, 2011). Következésképpen a nőstények várhatóan leginkább a kicsinyített-éheztetett kezelésben érintettek, ahol mind a belső (testméret), mind a külső (táplálék-elérhetőség) energiatartalékok korlátozottak. Bár ez a magyarázat számot ad a nőstényeknél megfigyelt erősebb válaszról, nem magyarázza meg, hogy a kisméretű hímek miért reagáltak ellentétes módon az energiaforrás-korlátozásra.

Egy lehetséges magyarázat szerint a hímek - az ivarsejttermelés alacsonyabb energetikai igényei mellett (Hayward & Gillooly, 2011) - a csökkent táplálék-elérhetőséget további környezeti jelként értelmezhetik, amely kiváltja az ivaros szaporodást (Burnett & Reisa, 1973; Tökölyi et al., 2021). E forgatókönyv szerint a tél közeledtét jelző ingerek - például a csökkent táplálék-

elérhetőség és az alacsonyabb hőmérséklet - növekvő intenzitása korábbi szaporodást indukálhat a testmérettől függetlenül. A hímek ezért eltérően reagálhatnak a testméret és a táplálék-elérhetőség kölcsönhatására, mivel a spermiumtermelés késlekedése hátrányt jelenthet más hímekkel szemben, különösen annak fényében, hogy a Hydra petéi nem maradnak hosszú ideig megtermékenyíthetők (Kaliszewicz & Lipińska, 2012; Littlefield et al., 1991; Tökölyi et al., 2021).

Összességében a nagy testméret valószínűleg nettó hosszú távú fiziológiai energiataralékként működik mind a hím, mind a nőstény hidrákban, elősegítve a gyorsabb gonád-fejlődést és a korábbi ivarosszaporodást. Ezzel szemben a rövid távú táplálék-elérhetőség (azaz az azonnali energiaellátás) tovább gyorsítja a szaporodást a nőstényekben, a hosszú távú energiataralékokéhoz hasonló hatást fejtve ki, míg a hímekben ellentétes hatást mutat. A hímeknél a megnövekedett táplálék-elérhetőség előnyösen nem további spermium- (testis-) termelésre, hanem más, hosszabb távú életmenet jellegekre, például növekedésre vagy élettartamra fordíthat, figyelembe véve a spermiumtermelés viszonylag alacsony energia költségeit (Blanckenhorn, 2005; Reim et al., 2006).

Ezzel szemben nem mutattunk ki a testméret táplálékfüggő módosulását a termékenység vagy a túlélés tekintetében.

Az interakció hiányának egyik lehetséges magyarázata a csökkentett testméretű polipoknál megfigyelt szaporodási időzítés-eltolódás. A csökkentett méretű és éheztetett nőstények körülbelül egy héttel később hozták létre első petéiket, mint a többi kísérleti csoport, ami lehetővé tehetné számukra, hogy a szaporodás előtt további erőforrásokat halmozzanak fel a táplálkozás révén, ezáltal növelve termékenységüket és ténylegesen elfedve az interakciós hatást.

A szaporodási időzítés módosulása ugyanakkor nem ad teljes magyarázatot arra, hogy a hímeknél miért nem jelent meg interakció az erőforrás- és testméret manipuláció között. A csökkentett méretű és éheztetett hímek korábban kezdték meg a szaporodást, termékenységük azonban nem csökkent erőteljesebben. Két tényező járulhat hozzá ehhez a váratlan eredményhez. Egyrészt a kisebb, csökkentett méretű hímeknél a szaporodás előrehozása mérsékelt volt, ami nem volt elegendő kimutatható különbségek kialakulásához a termékenységben. Másrészt a hím fekunditás értékelése nem biztos, hogy elegendő felbontással történt, mivel kizárólag a szabad szemmel látható gonádok számát kvantifikáltuk, jóllehet azok mérete és spermiumtermelése között potenciális variációk állhatnak fenn.

A fekunditás elemzésekhez hasonlóan nem mutattunk ki interakciót a testméret és a táplálék-elérhetőség túlélésre gyakorolt hatásában sem. Ennek egyik oka lehet a törzsek közötti túlélési ráta jelentős variációja: egyes törzsekben teljes túlélés, míg másokban közel teljes mortalitás volt megfigyelhető. Az ilyen nagy törzsközi különbségek valószínűleg csökkentették a statisztikai próbák erősségét és elfedték a potenciális kezelési hatásokat. Megfigyeltük továbbá, hogy az éheztetett egyedek túlélése magasabb volt, mint a bőségesen tápláltaké. Ez a mintázat szorosan emlékeztet a “dietary-restriction” hatásaira, amelyeket számos állatcsoportban leírtak (Magwere et al., 2004; Moatt et al., 2016), és hasonlóképpen magyarázható a szaporodás és túlélés közötti allokációk eltolódásával mindkét ivarban (Adler et al., 2016; Kirkwood & Rose, 1991; Sebestyén et al., 2020).

## **2. vizsgálat**

*Seasonal environmental change and sex change in a cnidarian. (Gergely, R., et al. 2025)*

### **Célok**

Ebben a vizsgálatban azt szeretettük volna feltárni, hogy a szezonális környezeti változások milyen szerepet játszanak az ivarmeghatározás plaszticitásának kiváltásában *H. oligactis* esetében, különös tekintettel arra, hogy a hőmérséklet-ingadozások miként járulnak hozzá a szekvenciális hermafroditizmus kialakulásához. Feltételeztük, hogy a természetes élőhelyekre jellemző

szezonális hőmérséklet- és fotoperiódus-változások legalább részben felelősek lehetnek a terepi populációkban megfigyelt megnövekedett ivarváltás gyakoriságért. E hipotézis tesztelésére laboratóriumi körülmények között kísérletesen szimuláltuk a hőmérséklet és a fotoperiódus szezonális ingadozásait, és meghatároztuk az ilyen környezeti rezsimnek kitett klonális vonalak egyedeinek ivarát.

## **Módszerek**

A hidrák ivararányának és az ivarváltás valószínűségének értékeléséhez olyan egyedeket használtunk, amelyek már egyszer átestek egy szaporodási cikluson - átestek az ivaros szaporodáson és túléltek az azt követő posztreproduktív szenescencia fázist. A kísérleteket három hím és három nőstény törzzsel végeztük. Kezdetben valamennyi állatot 18 °C-on, 12:12 órás világos-sötét ciklus mellett tartottuk, a nyári körülmények szimulálása érdekében. Ezt követően véletlenszerűen kiválasztott egyedeket 8 °C-ra hűtött inkubátorba helyeztünk, 8:16 órás világos-sötét ciklus mellett, hogy a téli körülményeket utánozzuk és hidegexpozícióval ivaros szaporodást indukáljunk. Az ivaros szaporodás első köre után a túlélő egyedeket összegyűjtöttük, és új vonalak létrehozására használtuk, amelyek mindegyike egyetlen regenerálódott polipból és annak leszármazottaiból indult. Ezt az eljárást a 8 °C-on fenntartott mind a hat törzs esetében végrehajtottuk,

törzsenként körülbelül 24 új vonalat eredményezve. Ivartalan bimbózás révén minden vonalat egy egyedről hat polipra szaporítottunk fel. Ezt követően az állatokat először 12 °C-ra (8:16 órás világos-sötét ciklus), majd 18 °C-ra helyeztük vissza a nyári körülmények újbóli kialakítása érdekében. A második nyári periódus szimulálására az állatokat három héten át 18 °C-on tartottuk, majd ismét 8 °C-ra helyeztük őket az ivaros szaporodás újbóli indukálása céljából. 8 °C-on az ivartúlra meghatároztuk, amikor a gonádok ismét kifejlődtek. Az egyedeket ivarváltottnak tekintettük, ha eredeti törzsükre nem jellemző gonádot hoztak létre – azaz testiseket nőstény törzsben vagy petéket hím törzsben.

## **Eredmények**

A második szaporodási ciklus során ivarváltást kizárólag az eredetileg nőstény törzsekben figyeltünk meg. E törzsekben a hím fenotípusra áttérő egyedek aránya 36,5% és 60% között mozgott, míg a fennmaradó állatok vagy megtartották a nőstény fenotípust, vagy ivartalanok maradtak. Ezzel szemben az eredetileg hím törzsekben a polipok 71–94,2%-a megtartotta a hím fenotípust, a fennmaradó egyedek pedig ivartalan állapotban maradtak fenn.

## **Diszkusszió**

A második vizsgálat eredményei azt mutatták, hogy a hőmérséklet és a fotoperiódus kísérletes befolyásolásával

szimulált szezonális ingadozások alkalmanként nőstény-hím ivarváltás idézhetnek elő az eredetileg nőstényként jelölt törzsekben, míg több - eredetileg hím - törzs vizsgálata során sem észleltünk hím-nőstény irányú ivarváltást. Ezek a megfigyelések a szekvenciális hermafroditizmus jelenségére emlékeztetnek, bár a besorolás kevésbé egyértelmű olyan moduláris szervezetek esetében, mint a hidra.

A Wasson & Newberry, (1997) által javasolt keretrendszer szerint az ivari rendszerek több szerveződési szinten jellemezhetők: az egyed, a genotípus és a kolónia szintjén. Egyedi szinten a *H. oligactis* váltivarúnak tekinthető, mivel az egyes polipok csak egyféle gonádot fejlesztenek. Genotípus szinten azonban eredményeink azt jelzik, hogy *H. oligactis* ténylegesen hermafrodita, mivel egyetlen genotípus képes mindkét ivar létrehozására. Így, *H. oligactis* megfelel Wasson és Newberry (1997) SG kategóriájának: olyan genetek, amelyek szekvenciálisan hermafroditák, miközben az egyedek váltivarúak.

Az ivarváltás potenciális adaptív értéke ebben a rendszerben továbbra is nyitott kérdés. A hidra klonális szaporodási módja miatt a szigorú váltivarúság fitnessköltségekkel járhat. A kiterjedt klonális szaporodás csökkentheti a klonális diverzitást, ami potenciálisan olyan lokális populációkhoz vezethet,

amelyek a szaporodási fázis során túlnyomórészt egyetlen ivarból állnak, ezáltal korlátozva a fitnesszt.

Ha azonban az ivarváltást elsősorban a lokális ivararányok irányítanák, akkor az ivarváltásoknak hasonló gyakorisággal kellene bekövetkezniük mindkét irányban, amit jelen kísérletben nem figyeltünk meg, mivel az egyedeket külön tartottuk. Egy alternatív magyarázat szerint a hímek és a nőstények eltérően értelmezhetik a szociális vagy környezeti jelzéseket. A hímek számára a versenytársak hiánya kedvező feltételeket jelezhet a szaporodási siker maximalizálására a fokozott spermiumtermelés révén. A nőstények számára viszont a hímek hiánya csökkent megtermékenyítési esélyeket jelezhet, ami módosíthatja a nőstényként maradás relatív előnyét, és nőstény-hím átmenetet válthat ki. E hipotézis a jövőben kísérletileg tesztelhető lenne a populációsűrűség és az ivararány manipulálásával.

## **Összefoglalás – Főbb megállapítások**

- Az táplálék-elérhetőség modulálja a testméret és az ivaréres közötti kapcsolatot, ivarspecifikus különbségekkel ebben a hatásban
- A fekunditás növekszik a testmérettel, valamint a nagyobb táplálék-elérhetőséggel
- A testméret energiatartalékként működhet
- A túlélési ráta magasabb, amikor a fekunditás mértéke alacsonyabb – a csökkentett testméret és

az alacsonyabb táplálék-elérhetőség egyaránt jobb túléléssel jár

- A szezonális környezeti változások és az ismételt életciklusok ivarváltáshoz vezethetnek – a szezonális változások protogüniát indukálhat a Nyeles hidrában
- A *Hydra oligactis* egyedi szinten váltivarú, miközben genetikai szinten szekvenciálisan hermafrodita

## **A tézis alapjául szolgáló tudományos közlemények**

**Gergely, R., & Tökölyi, J.** (2023). Resource availability modulates the effect of body size on reproductive development. *Ecology and Evolution*, 13(1), e9722. <https://doi.org/10.1002/ece3.9722>

**Gergely, R., Bókonyi, V., Barta, Z., & Tökölyi, J.** (2025). Seasonal environmental change and sex change in a cnidarian. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 292(2051), 20242777. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.2777>

## **Köszönetnyilvánítás**

Nagyon hálás vagyok mindenkinek, aki segített tanulmányaim és munkám során a Debreceni Egyetem Hydra Laborjában.

Szeretném külön kifejezni hálámat témavezetőmnek, Dr. Tökölyi Jácintnak, aki már az alapképzésem második évében befogadott a Hydra Laborba mint „a kék szemű, orrpiercinges lány”-t, megtanított a laboratóriumi munkára, elvitt terepmunkákra, és segített megírni az alapszakos, majd a mesterszakos dolgozatomat. Ezt követően az első és második cikkemet, végül pedig az értekezést. Meglátásai és iránymutatása elengedhetetlenek voltak az egyetemi éveim során.

Szeretnék köszönetet mondani minden laborbeli kollégámnak is, különösen Nehéz Erzsébetnek és Miklós Máténak, amiért együttműködő, támogató és jó hangulatú környezetet teremtettek. A Bőbével végzett mindennapi munkáért, valamint a fantasztikus terepmunkákért és a spontán biológiai és életleckékért mindenről és bármiről Mátéval.

Társszerzőimnek köszönöm a szakértelmüket és azt a gondosságot, amelyet minden közös projektünkbe beletettek. Hozzájárulásuk nemcsak a publikációimat erősítette, hanem azt is segítette, hogy jobban megértsem, mit jelent a tudományos közösség részének lenni.

Őszintén hálás vagyok barátaimnak és családomnak a támogatásukért. Nem írok neveket, hiszen mindenki tudja, kinek szólnak ezek a sorok. Köszönöm, hogy meghallgattatok a mélypontjaimon — és a kevésbé mélyeken is. Köszönöm, hogy hittétek, hogy befejezem ezt a munkát akkor is, amikor én magam kételkedtem. Bátorításotok és türelmetek támogatott az első betűtől az utolsó pontig.



Nyilvántartási szám: DEENK/93/2026.PL  
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Gergely Réka  
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola  
MTMT azonosító: 10083596

### A PhD értekezés alapján szolgáló közlemények

#### Időgen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (2)

1. **Gergely, R.**, Bókonyi, V., Barta, Z., Tökölyi, J.: Seasonal environmental change and sex change in a cnidarian.  
*Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 292 (2051), 1-12, 2025. ISSN: 0962-8452.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2024.2777>  
IF: 3.5 (2024)
2. **Gergely, R.**, Tökölyi, J.: Resource availability modulates the effect of body size on reproductive development.  
*Ecol. Evol.* 13 (1), 1-12, 2023. ISSN: 2045-7758.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.9722>  
IF: 2.3





### További közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (1)

3. Tökölyi, J., **Gergely, R.**, Miklós, M.: Seasonal variation in sexual readiness in a facultatively sexual freshwater cnidarian with diapausing eggs.

*Ecosphere*. 12 (8), 1-12, 2021. ISSN: 2150-8925.

DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.3713>

IF: 3.593

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 9,393**

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapján szolgáló közleményekre): 5,8**

A DEENK a Jelölt által a Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2026.03.02.



**Short thesis for the degree of doctor of  
philosophy (PhD)**

**Sex-dependent plasticity of reproductive traits  
in relation to body size and environmental  
seasonality in *Hydra oligactis***

by Réka Gergely

Supervisor: Dr. Jácint Tökölyi



UNIVERSITY OF DEBRECEN  
Juhász-Nagy Pál Doctoral School  
Debrecen, 2026

## **Introduction**

Life-history theory aims to explain how organisms allocate limited resources among growth, reproduction, and survival, and how these allocation patterns vary across individuals, environments, and evolutionary contexts (Roff, 1993; Stearns, 1989). A central element of life-history evolution is phenotypic plasticity, defined as the capacity of traits such as body size, reproductive investment, and survival probability to vary in response to internal physiological state and external environmental conditions (Kaliszewicz & Lipińska, 2013; Kirkwood & Rose, 1991; West-Eberhard, 2003). Through such plasticity, organisms can modify their life-history strategies over the course of their lifespan, for example by adjusting somatic growth, the timing and magnitude of sexual reproduction, or allocation to maintenance and/or survival.

Sex differences constitute another fundamental axis of life-history variation. Sex-specific selection pressures have generated widespread divergence between males and females in morphology, behaviour, lifespan, and reproductive strategies across taxa (Fairbairn et al., 2007; Maklakov et al., 2008; Tessier & Cáceres, 2004). These differences frequently manifest as sex-specific life-history trajectories, arising from contrasting reproductive roles, differential costs of reproduction, and distinct allocation trade-offs (Kaliszewicz, 2018; Kraus et al.,

2013; Stearns, 1989). Consequently, a comprehensive understanding of life-history plasticity requires the explicit integration of sex as a biological variable, as males and females may differ not only in trait values but also in the magnitude and direction of their plastic responses to environmental variation.

## **Objectives**

To investigate sex-specific life-history plasticity, we employed a freshwater cnidarian model organism belonging to the genus *Hydra* (*Hydra oligactis*, commonly known as Brown hydra). *Hydra* represents a well-established experimental system in evolutionary and ecological research owing to its small body size, simple tissue organization, dioecious reproduction, and ease of laboratory maintenance (Bosch & David, 1986; Galliot, 2012; Tomczyk et al., 2015). Importantly, this genus exhibits pronounced variation in body size, reproductive mode, and survival, rendering it particularly suitable for examining life-history trade-offs and plasticity (Harvell & Grosberg, 1988; Martínez & Bridge, 2012). Previous studies have documented sex-specific differences in reproductive strategies and ageing patterns in *Hydra*, underscoring its value for analysing how sex shapes life-history variation even in relatively simple metazoans (Schaible et al., 2015; Sebestyén et al., 2018, 2020; Tökölyi et al., 2021). Collectively, these characteristics establish *Hydra* as an appropriate model system for

disentangling the interaction between phenotypic plasticity and sex-specific life-history strategies.

Hence, here I address how sex, as a biological variable, influences life-history trajectories, specifically examining how effect of body size depends on the animals' sex. In this context, I investigated how variation in body size affects reproductive investments in both male and female individuals. Then I focus on environmental influences on phenotypic plasticity and sex change, examining how environmental variation shapes sexual modes and plastic responses in the studied organism.

## **Study 1**

*Resource availability modulates the effect of body size on reproductive development. (Gergely, R., & Tökölyi, J. 2023)*

### **Aims**

Our primary objective was to investigate, in both males and females, how body size influences key life-history traits, including development time, fecundity, and survival. Specifically, we examined the energetic role of body size in each sex. Does larger body size function as an “*energy reserve*”, supplying additional resources for processes such as reproduction? Alternatively, does it represent an “*energetic demand*”, imposing metabolic costs that may reduce physiological performance? Furthermore, we considered whether individuals of

smaller body size - characterized by more limited intrinsic energy reserves - can compensate for this constraint through access to additional external resources. We also assessed the reproductive consequences of small body size under conditions of food limitation. Do small, starved individuals exhibit delayed reproduction, reduced reproductive output, or complete reproductive suppression? Finally, we evaluated whether these patterns differ between males and females.

## **Methods**

To decipher which energy/resource focused hypothesis stands its ground, we experimentally manipulated body size in male and female *H. oligactis* and its resource (food) availability for two weeks in parallel to inducing sexual reproduction, thus aiming to distinguish direct effects of sex-dependent body size from those attributable to resource conditions on sexual development time, fecundity, and survival. We used 3 female and 3 male strains to decipher sex-dependent body size effects.

For the body size manipulation, we applied a tissue-grafting procedure to generate enlarged, control, and reduced individuals using randomly selected animals from the six strains.

To assess how food availability interacts with the experimentally altered body sizes, we established three feeding treatments using the size-manipulated

individuals. The first group was deprived of food for two weeks. The second group was provided with food twice per week for two weeks, and the third group obtained food four times, weekly for the same period. After the two-week feeding treatment, all groups were subsequently maintained on a twice-weekly feeding schedule as far as the end of the experiment, which concluded 22 weeks after cooling.

Through the 22 weeks we collected data on the polyps four times per week. We recorded the timing of sexual reproduction along with gonad number using an Euromex StereoBlue binocular stereomicroscope.

Finally, the animals' condition at the end of the experiment was recorded. Individuals were classified as regenerated/survived if they appeared healthy and/or if they produced bud after completing sexual reproduction, or if they remained alive without engaging in sexual reproduction until the final day. Individuals were classified as dead if, by the end of the experiment, they had disintegrated or consisted solely of necrotic tissue.

## **Results**

### *Sexual development time*

In female strains, the time required to produce the first gonads decreased with increasing body size as well as with higher resource availability. However, the influence of body size was strongly contingent on food levels

during gonad development: enlarged individuals receiving the 4x feeding regime initiated sexual reproduction earliest, whereas reduced individuals showed pronounced delays, particularly when food availability was also low (significant interaction between body size and food availability).

In male animals, enlarged individuals and those subjected to starvation initiated sexual reproduction the earliest, although the effect of size manipulation was amplified in polyps that received higher food levels (significant interaction between body size and food). Despite the strain-specific differences, reduced animals in all three strains advanced sexual reproduction to a greater extent when they were also starved.

### *Fecundity*

In females, enlarged and well-fed polyps produced the highest numbers of gonads. No significant interaction was detected between body size and food treatments; however, both factors independently exerted strong effects on egg production. The three strains differed in their overall levels of egg production, but their responses to the experimental treatments were qualitatively alike.

In males, enlarged and fed individuals likewise produced the greatest number of gonads. As in females, the interaction between size and food treatments was not statistically significant. Nevertheless, both body size and

food availability had strong independent effects on the number of testes produced. Although the three strains differed in overall testes production, the direction and magnitude of treatment responses were consistent across strains.

### *Survival*

No significant interaction between size manipulation and food availability was detected for survival probability. However, both experimental factors independently influenced survival, with the highest survival rates observed in reduced and starved individuals. Overall survival varied markedly among the six strains and the male strains showed a higher survival rate.

## **Discussion**

Under the “*energy reserve*” hypothesis, we expected larger individuals to be less sensitive to reduced resource availability, as increased body size could provide greater energy reserves that may be allotted to multiple life-history functions even under limiting conditions (Lindstedt & Boyce, 1985; Roff, 1993; Stearns S.C., 1992). In contrast, under the “*energy demand*” hypothesis, we anticipated that larger individuals would be more strongly influenced by variation in resource supply, because their greater maintenance requirements would impose higher energetic costs that could be met under high, but not low, resource conditions (Blanckenhorn, 2000, 2005; Reim et al., 2006). Although

we treated these hypotheses as conceptually distinct, it is important to note that the energetic costs and benefits associated with large body size may represent complementary aspects of a single underlying energy-balance mechanism, within which resource availability contributes more transient inputs. Consequently, a strict separation of body-size and resource-availability effects may not be fully achievable.

With this caveat in mind, our results indicate that sexual development time was more strongly influenced by food availability in smaller than in larger animals, consistent with an “*energy reserve*” effect of body size. Notably, however, the direction of the food effect differed between the sexes: food scarcity delayed reproduction in females but accelerated it in males.

Sexual reproduction is likely more energetically demanding for females, given that egg production is generally more costly than sperm production (Hayward & Gillooly, 2011). Consequently, females are expected to be most strongly affected in the reduced-starved treatment, where both internal (body size) and external (food availability) energy reserves are limited. While this explanation accounts for the stronger response seen in females, it does not explain why small males responded in the opposite manner to resource limitation.

One possible explanation is that, in addition to their lower energetic requirements for gamete production (Hayward & Gillooly, 2011), males may interpret low food availability as an additional environmental cue triggering sexual reproduction (Burnett & Reisa, 1973; Tökölyi et al., 2021). Under this scenario, increasing intensity of cues signalling the onset of winter—such as reduced food availability and lower temperatures—could induce earlier reproduction regardless of body size. Males may therefore respond differently to the interaction between body size and resource availability because delayed sperm production could place them at a competitive disadvantage relative to other males, particularly given that *Hydra* eggs don't remain fertilizable for extended periods (Kaliszewicz & Lipińska, 2012; Littlefield et al., 1991; Tökölyi et al., 2021).

Taken together, large body size likely functions as a net long-term physiological energy reserve in both male and female *Hydra*, facilitating faster gonad development and earlier reproduction. Conversely, short-term food availability (i.e., immediate energy supply) further accelerates reproduction in females, exerting an effect similar to that of long-term energy reserves, but has the opposite effect in males. In males, increased food availability may be preferentially allocated not to additional sperm (testis) production but to other, more long-term life-history characteristics, such as growth or

longevity, given the relatively low energetic costs of sperm production (Blanckenhorn, 2005; Reim et al., 2006).

By contrast, we detected no food-dependent modulation of body size effects on fecundity or survival.

One possible explanation for the absence of an interaction is the shift in reproductive timing observed in polyps with reduced body size. Reduced and starved females produced their first eggs approximately one week later than all other experimental groups, which may have allowed them to accumulate additional resources from feeding prior to reproduction, thereby increasing fecundity and effectively masking any interaction effect.

Adjustment in reproductive timing, nonetheless, does not fully account for the lack of interaction between resource and size treatments in males. Reduced and starved males initiated reproduction earlier, yet their fertility was not more strongly reduced. Two factors may contribute to this unexpected result. First, the advancement of reproduction in smaller, reduced males was modest, which may have been insufficient to generate detectable differences in fertility. Second, our assessment of male fertility may have lacked the resolution required to capture subtle effects, as we quantified only the number of gonads visible to the naked eye, despite potential variation among gonads in size and sperm production.

As in the fecundity analyses, nevertheless, we did not detect an interaction between body size and food availability in their effects on survival. One contributing factor may be the pronounced variation in survival among strains, with some exhibiting complete survival and others experiencing nearly total mortality. Such large inter strain differences likely reduced statistical power and obscured potential treatment effects. We also observed higher survival in starved individuals compared with those receiving high food levels. This pattern closely resembles the effects of dietary-restriction reported across a wide range of animal taxa (Magwere et al., 2004; Moatt et al., 2016) and may likewise be explained by shifts in the trade-off between reproduction and survival in both sexes (Adler et al., 2016; Kirkwood & Rose, 1991; Sebestyén et al., 2020).

## **Study 2**

*Seasonal environmental change and sex change in a cnidarian. (Gergely, R., et al. 2025)*

### **Aims**

In this study we aimed to examine the role of seasonal environmental variation in inducing plasticity in sex determination in *H. oligactis*, specifically by exploring the role of temperature fluctuations in driving sequential hermaphroditism. We hypothesized that seasonal changes in temperature and photoperiod characteristic of natural

habitats may be at least partly responsible for the elevated frequency of sex change observed in field populations. To test this hypothesis, we experimentally simulated seasonal fluctuations in temperature and photoperiod under laboratory conditions and assessed the sex of clonal lineages exposed to these environmental regimes.

## **Methods**

To assess sex ratios and the probability of sex change in hydra following a complete seasonal cycle, we used individuals that had undergone sexual reproduction and survived the subsequent post-reproductive senescence phase. We conducted the experiments using three male strains and three female strains. Initially, all animals were cultured at 18 °C under a 12:12 h light-dark cycle to simulate summer conditions. Subsequently, randomly selected individuals were moved to a cooled incubator set to 8 °C with an 8:16 h light-dark cycle to mimic winter conditions and induce sexual reproduction via cold exposure. After the first round of sexual reproduction, surviving individuals were collected to establish new lines, each initiated from a single regenerated polyp and its descendants. This procedure was carried out for all six strains maintained at 8 °C, yielding approximately 24 new lines per strain. Through asexual budding, each line was expanded from one individual to six polyps. Thereafter, plates were transferred first to 12 °C (8:16 h

light-dark cycle) and subsequently to 18 °C to re-establish summer conditions. To simulate a second summer period, animals were maintained at 18 °C for three weeks, after which they were returned to 8 °C to induce sexual reproduction again. At 8 °C, sex was determined once gonads redeveloped. Individuals were classified as sex-changed if they produced gonads atypical for their original strain - namely, testes in a female strain or ovaries in a male strain.

## **Results**

During the second reproductive cycle, sex change was observed exclusively in strains that were initially female. Among these strains, the proportion of individuals transitioning to a male phenotype ranged from 36.5% to 60%, whereas the remaining animals either retained the female phenotype or remained asexual. In contrast, in strains that were originally male, 71–94.2% of polyps maintained the male phenotype, with the remaining individuals persisting in an asexual state.

## **Discussion**

The second study demonstrates that experimentally simulated seasonal fluctuations in temperature and photoperiod can induce occasional female-to-male (protogyny) transitions in strains designated as female, while no male-to-female sex change was detected across multiple strains. These observations resemble sequential

hermaphroditism, although classification is less straightforward in modular organisms such as hydra.

According to the framework proposed by Wasson & Newberry, (1997), sexual systems can be characterized at multiple organizational levels: the individual, the genotype, and the colony. At the individual level, *H. oligactis* can be considered gonochoristic, as single polyps develop only one type of gonad. At the genotype level, however, our results indicate that *H. oligactis* is effectively hermaphroditic, because a single genotype is capable of producing both sexes. Thus, *H. oligactis* corresponds to the SG category of Wasson and Newberry's (1997) classification: genets that are sequentially hermaphroditic while modules are gonochoristic.

The potential adaptive value of sex change in this system remains an open question. Given hydra's clonal mode of reproduction, strict gonochorism may entail fitness costs. Extensive clonal propagation can reduce clonal diversity, potentially resulting in local populations composed predominantly of a single sex during the reproductive phase, thereby limiting sexual fitness.

If sex change were primarily driven by local sex ratios, however, transitions should occur with similar frequency in both directions, which was not observed here, as individuals were housed separately. An alternative

explanation is that males and females interpret social or environmental cues differently. For males, the absence of competitors might signal favourable conditions for maximizing reproductive success through increased sperm production. For females, by contrast, the absence of males could indicate reduced fertilization prospects, potentially altering the relative payoff of remaining female and triggering female-to-male transition. This hypothesis could be tested in the future experimentally by manipulating population density and sex ratio.

### **Summary – Key findings**

- Resource availability modulates the relationship between body size and sexual development, with sex-specific differences in this effect
- Fecundity is enhanced by increases in body size as well as by greater food availability
- Body size may function as an energy reserve
- Survival is higher when fecundity is lower - reduced body size and lower resource availability are both associated with improved survival
- Seasonal environmental changes and repeated life cycles can lead to sex change - seasonal variation may induce protogyny in Brown Hydra
- Hydra oligactis exhibits gonochorism at the level of the individual while being sequentially hermaphroditic at the genetic level

## **List of publications serving as the basis for the thesis**

**Gergely, R., & Tökölyi, J. (2023).** Resource availability modulates the effect of body size on reproductive development. *Ecology and Evolution*, *13*(1), e9722.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.9722>

**Gergely, R., Bókony, V., Barta, Z., & Tökölyi, J. (2025).** Seasonal environmental change and sex change in a cnidarian. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *292*(2051), 20242777.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2024.2777>

## **Acknowledgements**

I am deeply grateful to everybody who helped me in my years of learning and working in the Hydra Lab at University of Debrecen.

I would like to express my gratitude to my supervisor, Dr. Jácint Tökölyi, who received me in the Hydra Lab in my second year of my BSc as “the blue-eyed girl with nose piercing” and taught me the lab work, took me to field work and helped me to write my BSc, then my MSc thesis. Thereafter my first and second article, and finally this dissertation. Their insight and guidance was essential in my years at the University.

I would also like to thank all my colleagues in the lab, and especially Erzsébet Nehéz and Máté Miklós for creating a collaborative, supportive and fun environment. For the everyday work with Böbe and for the amazing field works and ad hoc biology and life lessons on everything and anything with Máté.

To my co-author's, thank you for your expertise and for the care you brought to each project we worked on together. Your contributions strengthened not only my papers, but also my understanding of what it means to be part of a scientific community.

I am sincerely grateful to my friends and family for their support. I won't write names, as everybody knows who I am writing to. Thank you for listening to me in my low points, and my not so low ones. Thank you for believing in me to finish this work, even when I doubted myself. Your encouragements and patience sustained me from the first letter to the last dot.



Registry number: DEENK/93/2026.PL  
Subject: PhD Publication List

Candidate: Réka Gergely

Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences

MTMT ID: 10083596

### List of publications related to the dissertation

#### Foreign language scientific articles in international journals (2)

1. **Gergely, R.**, Bókonyi, V., Barta, Z., Tökölyi, J.: Seasonal environmental change and sex change in a cnidarian.  
*Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 292 (2051), 1-12, 2025. ISSN: 0962-8452.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2024.2777>  
IF: 3.5 (2024)
2. **Gergely, R.**, Tökölyi, J.: Resource availability modulates the effect of body size on reproductive development.  
*Ecol. Evol.* 13 (1), 1-12, 2023. ISSN: 2045-7758.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.9722>  
IF: 2.3





### List of other publications

Foreign language scientific articles in international journals (1)

3. Tökölyi, J., **Gergely, R.**, Miklós, M.: Seasonal variation in sexual readiness in a facultatively sexual freshwater cnidarian with diapausing eggs.  
*Ecosphere*. 12 (8), 1-12, 2021. ISSN: 2150-8925.  
DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.3713>  
IF: 3.593

**Total IF of journals (all publications): 9,393**

**Total IF of journals (publications related to the dissertation): 5,8**

The Candidate's publication data submitted to the Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

02 March, 2026



## Irodalomjegyzék/References

- Adler, M. I., Telford, M., & Bonduriansky, R. (2016). Phenotypes optimized for early-life reproduction exhibit faster somatic deterioration with age, revealing a latent cost of high condition. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(12), 2436–2446. <https://doi.org/10.1111/jeb.12968>
- Blanckenhorn, W. U. (2000). The Evolution of Body Size: What Keeps Organisms Small? *The Quarterly Review of Biology*, 75(4), 385–407. <https://doi.org/10.1086/393620>
- Blanckenhorn, W. U. (2005). Behavioral Causes and Consequences of Sexual Size Dimorphism. *Ethology*, 111(11), 977–1016. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01147.x>
- Bosch, T. C. G., & David, C. N. (1986). Male and female stem cells and sex reversal in Hydra polyps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 83(24), 9478–9482. <https://doi.org/10.1073/pnas.83.24.9478>
- Burnett, A., & Reisa, J. J. (1973). *Ecology, Biology of Hydra*. Academic Press.
- Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U., & Székely, T. (2007). *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. OUP Oxford.
- Galliot, B. (2012). Hydra, a fruitful model system for 270 years. *International Journal of Developmental Biology*, 56(6–7–8), Article 6–7–8. <https://doi.org/10.1387/ijdb.120086bg>
- Harvell, C. D., & Grosberg, R. K. (1988). The Timing of Sexual Maturity in Clonal Animals. *Ecology*, 69(6), 1855–1864. <https://doi.org/10.2307/1941162>
- Hayward, A., & Gillooly, J. F. (2011). The Cost of Sex: Quantifying Energetic Investment in Gamete Production by Males and Females. *PLoS ONE*, 6(1), e16557. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016557>
- Kaliszewicz, A. (2018). Sex ratio patterns and trade-off between sexual and asexual reproduction in the brown hydra.

- Freshwater Science*, 37(3), 551–561.  
<https://doi.org/10.1086/699363>
- Kaliszewicz, A., & Lipińska, A. (2012). Maturation costs affect maturation timing: Sexual reproduction in a heterogonic hydra. *Hydrobiologia*, 679(1), 19–25.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-011-0840-z>
- Kaliszewicz, A., & Lipińska, A. (2013). Environmental condition related reproductive strategies and sex ratio in hydras. *Acta Zoologica*, 94(2), 177–183. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2011.00536.x>
- Kirkwood, T. B. L., & Rose, M. R. (1991). Evolution of Senescence: Late Survival Sacrificed for Reproduction. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 332(1262.), 15–24.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0028>
- Kraus, C., Pavard, S., & Promislow, D. E. L. (2013). The Size–Life Span Trade-Off Decomposed: Why Large Dogs Die Young. *The American Naturalist*, 181(4), 492–505.  
<https://doi.org/10.1086/669665>
- Lindstedt, S. L., & Boyce, M. S. (1985). Seasonality, Fasting Endurance, and Body Size in Mammals. *The American Naturalist*, 125(6), 873–878. <https://doi.org/10.1086/284385>
- Littlefield, C. L., Finkemeier, C., & Bode, H. R. (1991). Spermatogenesis in Hydra oligactis: II. How temperature controls the reciprocity of sexual and asexual reproduction. *Developmental Biology*, 146(2), 292–300.  
[https://doi.org/10.1016/0012-1606\(91\)90231-Q](https://doi.org/10.1016/0012-1606(91)90231-Q)
- Magwere, T., Chapman, T., & Partridge, L. (2004). Sex Differences in the Effect of Dietary Restriction on Life Span and Mortality Rates in Female and Male Drosophila Melanogaster. *The Journals of Gerontology: Series A*, 59(1), B3–B9. <https://doi.org/10.1093/gerona/59.1.B3>
- Maklakov, A. A., Simpson, S. J., Zajitschek, F., Hall, M. D., Dessmann, J., Clissold, F., Raubenheimer, D., Bonduriansky, R., & Brooks, R. C. (2008). Sex-Specific

- Fitness Effects of Nutrient Intake on Reproduction and Lifespan. *Current Biology*, 18(14), 1062–1066. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.06.059>
- Martínez, D. E., & Bridge, D. (2012). Hydra, the everlasting embryo, confronts aging. *International Journal of Developmental Biology*, 56(6-7-8), Article 6-7-8. <https://doi.org/10.1387/ijdb.113461dm>
- Moatt, J. P., Nakagawa, S., Lagisz, M., & Walling, C. A. (2016). The effect of dietary restriction on reproduction: A meta-analytic perspective. *BMC Evolutionary Biology*, 16(1), 199. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0768-z>
- Reim, C., Teuschl, Y., & Blanckenhorn, W. U. (2006a). Size-dependent effects of larval and adult food availability on reproductive energy allocation in the Yellow Dung Fly. *Functional Ecology*, 20(6), 1012–1021. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01173.x>
- Reim, C., Teuschl, Y., & Blanckenhorn, W. U. (2006b). Size-dependent effects of temperature and food stress on energy reserves and starvation resistance in yellow dung flies. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 1215–1234. <https://doi.org/10.5167/uzh-76182>
- Roff, D. (1993). *Evolution Of Life Histories: Theory and Analysis*. Springer Science & Business Media.
- Schaible, R., Scheuerlein, A., Dańko, M. J., Gampe, J., Martínez, D. E., & Vaupel, J. W. (2015). Constant mortality and fertility over age in *Hydra*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(51), 15701–15706. <https://doi.org/10.1073/pnas.1521002112>
- Sebestyén, F., Barta, Z., & Tökölyi, J. (2018). Reproductive mode, stem cells and regeneration in a freshwater cnidarian with postreproductive senescence. *Functional Ecology*, 32(11), 2497–2508. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13189>
- Sebestyén, F., Miklós, M., Iván, K., & Tökölyi, J. (2020). Age-dependent plasticity in reproductive investment,

- regeneration capacity and survival in a partially clonal animal (*Hydra oligactis*). *Journal of Animal Ecology*, 89(10), 2246–2257. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13287>
- Stearns, S. C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology*, 3(3), 259–268. <https://doi.org/10.2307/2389364>
- Stearns S.C. (1992). The evolution of life histories. *Oxford: Oxford University Press*.
- Tessier, A. J., & Cáceres, C. E. (2004). Differentiation in sex investment by clones and populations of *Daphnia*. *Ecology Letters*, 7(8), 695–703. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00627.x>
- Tökölyi, J., Gergely, R., & Miklós, M. (2021). Seasonal variation in sexual readiness in a facultatively sexual freshwater cnidarian with diapausing eggs. *Ecosphere*, 12(8). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3713>
- Tomczyk, S., Fischer, K., Austad, S., & Galliot, B. (2015). Hydra, a powerful model for aging studies. *Invertebrate Reproduction & Development*, 59(sup1), 11–16. <https://doi.org/10.1080/07924259.2014.927805>
- Wasson, K., & Newberry, A. T. (1997). Modular metazoans: Gonochoric, hermaphroditic, or both at once? *Invertebrate Reproduction & Development*, 31(1–3), 159–175. <https://doi.org/10.1080/07924259.1997.9672574>
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press.