



Az utódgondozás költsége és haszna a széki lilénél
Charadrius alexandrinus

Doktori tézisek

Kosztolányi András

Debreceni Egyetem
Debrecen 2003

Bevezetés

Az utódgondozás az egyik legváltozatosabb viselkedés az állatvilágban (Clutton-Brock 1991, Westneat és Sargent 1996). Különböző lehet a formája (pl. szoptatás az emlősöknél vagy kotlás a madaraknál), és a hossza is változhat a néhány naptól a több éven át tartó gondozásig. A gondozó szülők neme és száma is nagy változatosságot mutat. Az emlősöknél általában csak a nőstény gondoz, míg a halaknál gyakori a hímgondozás, a madaraknál pedig a kétszülős gondozás az általános (Krebs és Davies 1993, Reynolds et al. 2002). A gerinctelenek körében ritka az utódgondozás, de több taxonban is előfordul, például a szociális rovaroknál. Az utódgondozó viselkedés nemcsak nagy rendszertani egységek között különbözhet, hanem populációk és egyedek között is (Westneat és Sargent 1996). Az utódgondozás mintázatának e változatossága kölcsönös kapcsolatban van a párási rendszerek nagymérvű változatosságával (Reynolds 1996, Székely et al. 2000).

Az utódgondozás nyilvánvaló haszna az utódok magasabb túlélési sikere. A jelen utódok felnevelésére fordított idő és energia azonban trade-offban lehet a szülő jövőbeni szaporodási kilátásaival (a szaporodás költsége, Williams 1966, Roff 1992). Ez a költség nemcsak a szülő kisebb túlélése vagy csökkent jövőbeni termékenysége lehet, hanem az adott szaporodási időszakban elvesztegetett újrapárosodás lehetősége is. A költségek miatt mindkét szülőnek az érné meg jobban, ha az utódok gondozását a másik szülőre hagyná, és forrásait a saját túlélésébe vagy jövőbeni szaporodásába fektetné. Ezért konfliktus állhat fenn a két szülő között az utódgondozás tekintetében (Trivers 1972, Parker et al. 2002). Feltehetőleg ez a gondozás hosszáról és mértékéről fennálló konfliktus vezetett a szülői gondoskodás taxonok között megfigyelhető nagyfokú változatosságához (Balshine et al. 2002).

Az utódgondozás terén fennálló szexuális konfliktus mértéke függ a gondozás relatív költségétől és hasznától. Kétszülős gondozás és korlátozott konfliktus várható, ha a kétszülős gondozás növeli a túlélő utódok számát, vagy ha az újrapárosodás lehetősége mindkét szülő számára alacsony (Maynard Smith 1977, Lessells 1999). Továbbá a szexuális konfliktus mértéke függ attól is, hogy mennyire közös a pár két tagjának érdeke a jelenlegi és jövőbeni szaporodások során (Lessells 1999). Például a páron kívüli megtermékenyítések csökkentik a hím apaságát, és így csökken a hím és a nőstény közös érdeke a jelenlegi

utódokban, ezért nagyfokú konfliktus várható. A konfliktus mértéke az olyan fajoknál a legkisebb, ahol a hímek és nőstények jövőbeni érdeke azonos (pl. egész életen át tartó monogámia esetén). A konfliktus feloldása sokszor a szülő csökkentett befektetése vagy akár az utódok elhagyása is lehet (Székely et al. 1996, Webb et al. 1999, McNamara et al. 2000).

Ahhoz, hogy megértsük, hogy hogyan oldják fel a hímek és a nőstények a köztük fennálló konfliktust, ismernünk kell a szaporodás különböző aspektusaihoz tartozó forrásallokációs trade-offokat. Az ilyen trade-offok felderítését célzó vizsgálatok nagy részét madarakon végezték. A madarak általában többször szaporodnak az életük során, és a szaporodási viselkedésük négy diszkrét szakaszra osztható: udvarlás és párzás, tojásrakás, kotlás és fiókanevelés. Ezért a madarak jó alanyok ahhoz, hogy a különböző trade-offok hatásait vizsgáljuk mind egy szaporodás egyes szakaszai, mind pedig a különböző szaporodások között (Reid et al. 2002). A legtöbb vizsgálat azonban csak a fiókanevelő időszakra koncentrált, és a szaporodás ezt megelőző szakaszaira úgy tekintettek, hogy azok kicsi szerepet játszanak vagy nem játszanak szerepet a szaporodás költségében (de lásd Monaghan et al. 1998).

A kotlás energetikáját vizsgáló korai modellek szerint a kotlás alacsony energiaigényű szakasz a szaporodás más szakaszaihoz képest. Az újabb vizsgálatok azonban azt mutatják, hogy a szülők olykor a kotlás során is olyan keményen dolgoznak, mint a fiókanevelés alatt (Tatner és Bryant 1993, Williams 1996). Továbbá a kotlás időigényes folyamat, ezért a kotló szülőnek korlátozott ideje marad táplálékkeresésre, és így önfenntartásra. Egyre nyilvánvalóbb, hogy a tojásrakás és a kotlás alatti befektetések negatívan befolyásolhatják a szaporodás későbbi szakaszában vagy szakaszaiban rendelkezésre álló források mennyiségét, azaz jelentősen hozzájárulhatnak a szaporodás költségéhez (Monaghan és Nager 1997, Reid et al. 2002).

A partimadarak (203 faj, *Charadrii*es infraorder a *Laroidae* kivételével, Sibley és Ahlquist 1990) kivételesen diverz utódgondozó és párzási viselkedéssel rendelkeznek (Oring 1982, Székely és Reynolds 1995, Reynolds és Székely 1997). Például kétszülős, csak hím- és csak tojógondozás mind előfordul egy genuson belül. Ez a kivételes változatosság rendkívül alkalmassá teszi ezt a csoportot az utódgondozással együtt járó költségekkel és hasznokkal kapcsolatos hipotézisek megfogalmazására és tesztelésére. Különböző tényezőknek a gondozás formájára és hosszára tett hatása a legjobban olyan fajoknál vizsgálható, amelyeknél különböző utódgondozó viselkedési mintázatok fordulnak elő a fajok

belül, mivel ezek a fajok feltehetőleg megtartották a képességüket, hogy a különböző ökológiai és szociális körülményekre, és ezáltal a kísérleti manipulációkra is válaszoljanak (Clutton-Brock 1991, Székely et al. 1996). Egy ilyen fajt, a széki lilét *Charadrius alexandrinus* tanulmányoztam. Ebben a fajban mind a hím, mind a tojó elhagyhatja (dezertálhatja) a fiókákat röviddel a kelés után, és így egyes családokban kétszülős, míg másokban csak hím- vagy csak tojógondozás fordul elő egy populáción belül (Lessells 1984, Warriner et al. 1986, Székely és Lessells 1993, Amat et al. 1999). A széki lilék továbbá igen alkalmasak terepi kísérletekre (Székely és Cuthill 1999, Amat et al. 2000), ami miatt ez a faj egy kitűnő modellrendszer az utódgondozási döntések vizsgálatához.

Az értekezésem fő célkitűzése az utódgondozás különböző költségeinek és hasznainak vizsgálata a széki lilénél. Ehhez elsőként áttekintem az utódgondozás elméleti és empirikus vizsgálatait, majd a széki lile utódgondozó viselkedésére koncentrálok négy tudományos dolgozat bemutatása során. Ezekben a vizsgálatokban mind a kotlási mind a fiókanevelési viselkedést tanulmányoztam. Elsőként egy automatikus adatrögzítő rendszert felhasználva meghatároztam mindkét nem kotlásának napi mintázatát. Majd a lilék kotlás alatti napi tömegváltozását tanulmányoztam tojók többszöri befogásával. Egy kísérletben azt vizsgáltam, hogy miért kotlik mindkét szülő a széki lile esetében. Végül a fiókanevelő viselkedést vizsgáltam, és arra kerestem a választ, hogy a fiókanevelő élőhely ökológiai feltételei befolyásolhatják-e a szülők és a fiókák viselkedését.

Specifikus célkitűzések

Az utódgondozó viselkedés evolúciója

Az utódgondozó viselkedés főbb kérdéseinek megértéséhez egy áttekintést készítettem az utódgondozásról. Ebben az áttekintésben az utódgondozást az életmenet-evolúció oldaláról közelítettem meg, és olyan aktuális kérdéseket vizsgáltam, mint az utódgondozás egyszülős és játékelméleti modelljei, a kétirányú kapcsolatok az utódgondozás és a párzási rendszerek között, a gondozás különböző hasznai és költségei, az apaság hatása az apai gondozásra és a szülői gondoskodás filogenetikai mintázata.

A széki lile kotlási viselkedése

A kotlás napi mintázata

A széki lile kotlási viselkedését korábban csak a nappali órákban vizsgálták. A kotlási viselkedés mintázatának pontos megállapítására egy automatikus adatrögzítő rendszert (transzponder rendszer) készítettem, hogy adatokat gyűjthessek a fészkekről az egész nap során.

Tömegváltozás a kotlás során

A kotlás költségének becsléséhez kotló tojó széki lilék tömegváltozását mértem a nap különböző időpontjaiban. Mivel a tömeg nagy változatosságot mutat a tojók között, a tojók egy csoportjának többszöri befogásával és lemérésével végeztem a vizsgálatot.

A kétszülős kotlást fenntartó kényszerek

Miért kotlik mindkét szülő a széki lilénél? Egy páreltávolítási és táplálékadási kísérletet végeztem annak vizsgálatára, hogy képes-e egy szülő egyedül megbirkózni a kotlás által támasztott követelményekkel. A predikcióm az volt, hogy a kotlási idő, azaz az idő azon százaléka, amikor a tojásokat kotlották, csökkenni fog a kísérletesen dezertált fészkekben, és hogy az egyedül maradt szülő tömege is csökkenni fog. Annak, hogy egy szülő nem tudja egyedül kotlani a tojásokat, az lehet az egyik fő oka, hogy a szülő számára a táplálkozásra fennmaradó idő csökken és így nem képes újra feltölteni az energiaraktárát (Erckmann 1983, Oring 1986). Ezért azt is vizsgáltam, hogy a páreltávolítás hatása csökkenthető-e többlet táplálék adásával.

A széki lile fiókanevelő viselkedése

A széki lilék kétféle élőhelyen nevelik a fiókáikat Dél-Törökországban: a tóparton és a szikesen. A tópart az egész szaporodási időszak során nedves marad, míg a szikes késő júniusra kiszárad. Befolyásolják-e az ökológiai tényezők változásai a kétféle területen a fiókanevelő viselkedést? Ennek a kérdésnek a megválaszolásához vizsgáltam a lilecsaládok mozgását az élőhelyek között valamint a családok élőhelyváltásának lehetséges okait. Továbbá azt is vizsgáltam, hogy a fiókanevelő élőhely befolyásolhatja-e a szülők és fiókáik viselkedését.

Módszerek

Vizsgálati terület

A terepvizsgálatokat a Tuzla-tónál (36° 43' N, 35° 03' E) végeztem Dél-Törökországban, ahol körülbelül ezer pár széki lile költ a tó körül (Székely és Cuthill 1999, Székely et al. 1999). A vegetáció főként sötétű növényekből, mint *Artrocnemum fruticosum*, *Salicornia europaea* és *Sueda prostrata* állt (Uzun et al. 1995). A vizsgálatokat egy körülbelül 200 hektáros területen végeztem a tó északi oldalán 1996 és 1999 között.

Miért érdekes a széki lilét vizsgálni?

A széki lile egy kisméretű (kb. 40–44 g tömegű), kozmopolita, főként rovarrevő partimadár (Cramp és Simmons 1983). A felnőtt madarak tollazata különböző; a hímeknek fekete begycsikja és fejcsikja van, és a fejtetejük rozsdabarna, míg a tojók felső oldala egyszínű fakóbarna. A széki lilék a tengerpartok mentén homokdűnék között, szikeseken, sóbepárlókon, míg a szárazföldi területeken sós pusztákon költenek (Meininger és Székely 1997). Fészekaljuk általában három tojásból áll. A tojásokat egy kis, a hím által kapart mélyedésbe rakják, és mindkét szülő kotlik a tojásokon, amelyek körülbelül 25 napi kotlás után kelnek ki. A fiókák fészekhagyók, és saját maguk táplálkoznak. A tojások kikelése után az egyik szülő elhagyhatja a családot, azonban a tojók dezertálása sokkal gyakoribb, mint a hímeké. Az elhagyott (dezertált) szülő egyedül vigyázza a fiókákat a kirepülésükig (kb. 28 nap). A fiókákat elhagyó szülő pedig újrapárosodhat és új szaporodásba kezdhet röviddel a dezertálás után (szekvenciális poligámia).

Kotlási viselkedés

A szülők kotlási viselkedését két módon rögzítettem. Egyrészt egy automatikus adatrögzítő rendszert (transzponder rendszer) készítettem. Ezt a rendszert 1997-ben használtam a fészken lévő szülők azonosítására és a kotlási adatok gyűjtésére. A rendszer egy, a szülők farktollaira ragasztott kisméretű (0,4 g) passzív chipből, egy a fészek alá helyezett antennából, egy transzponder leolvasóból és egy kisméretű számítógépből állt. Egy autóakkumulátor biztosította az áramot a rendszer számára. A rendszer minden eleme a föld alá volt rejtve. Továbbá

megfigyeléseket végeztem a szülők kotlási viselkedéséről egy, a fészektől 45-70 m-re lévő leshelyről 1997 és 1999 között. A viselkedést két-három óráig rögzítettem időzített mintavétellel.

Nappali tömegváltozás

A tojók egy csoportját háromszor fogtuk be a fészükön 1999-ben: minden tojót egyszer reggel, egyszer délben és egyszer délután. Az egy tojó három befogása különböző napokon történt, a befogások sorrendjét pedig randomizáltuk, hogy a lehető legkisebbre csökkentsük a carry-over hatást.

Páreltávolítási és táplálékadási kísérlet

Ebben a kísérletben azt teszteltük, hogy képesek-e a szülők egyedül kotlani a fészket. A kísérlet négy napig tartott egy fészekenél. Az első napon befogtuk, meggyűrűztük és lemértük mindkét szülőt. A második napon rögzítettük a szülők kotlási viselkedését. A harmadik napon újra befogtuk és lemértük mindkét szülőt, és a manipulált fészekenél eltávolítottuk vagy a hímeket vagy a tojókat, míg a kontroll fészekenél elengedtük mindkét szülőt. A negyedik napon rögzítettük a szülő ill. szülők kotlási viselkedését. A viselkedésminta után a szülőt ill. a szülőket újra befogtuk és lemértük, majd az eltávolított szülőt szabadon engedték. A harmadik napon egy kis tálkát helyeztünk minden fészék mellé, és a harmadik és negyedik napon a többlet táplálékot kapó csoportba tartozó fészekenél lisztukacot (*Tenebrio molitor* lárvák) helyeztünk a tálkába, míg a többlet táplálékot nem kapó fészekenél csak ellenőriztük az üres tálkákat.

A liléket csak rövid időre távolítottuk el, hogy csökkentsük az egyedül maradt szülő költségeit és a fészék elhagyásának valószínűségét. Az azonos szülő többszöri mérése azonban lehetővé tette, hogy minden madarat önmaga kontrolljaként használjuk és így növeljük a meglévő hatások kimutatásának valószínűségét. A kísérletet 1998-ban és 1999-ben végeztük.

Fiókanevelő viselkedés

1996 és 1999 között egyedileg jelölt szülők és fiókáik mozgását figyeltük, míg a fiókák el nem pusztultak vagy el nem érték a 25 napos kort. Minden családot minden második napon felkerestünk, és rögzítettük a gondozó szülők számát és nemét és a fiókanevelő élőhely típusát. A családok viselkedését egy-két óráig

rögzítettük minden negyedik-hatodik napon. A viselkedésminták során ugyancsak rögzítettük a fiókanevelő élőhely típusát és minden minta végén megmértük a hőmérsékletet. A lilék denzitását 1998-ban a viselkedésminták során becsültük.

Eredmények

Az utódgondozás evolúciója

Az utódgondozást áttekintő dolgozatban (Kosztolányi és Székely 2002a) körvonalaztuk, hogy miért áll fenn konfliktus az utódgondozás terén. Rámutattunk, hogy az utódgondozás és a párzási rendszerek közötti kapcsolat nem egyirányú, mint ahogy azt korábban gondolták, hanem visszacsatolások működnek közöttük. Továbbá bemutattunk egy elméleti keretet, amelyen belül a párzási és utódgondozó viselkedések közötti kétirányú kapcsolatok tanulmányozhatók. Példákon keresztül bemutattuk azokat a fő tényezőket, amelyek módosíthatják a gondozás mértékét. Például megnéztük, hogy az egy szaporodás során létrehozott utódok száma, a rendelkezésre álló táplálékmenyiség vagy az újrapárosodási esélyek hogyan befolyásolhatják a szülők gondozásról hozott döntéseit.

Az utódgondozást általában két elméleti irányból közelítik meg: egyetlen nemet (a hímeket vagy a nőstényeket), illetve a két nem közti játékot vizsgálva. Az egyszülős modellek azt vizsgálják, hogy a különböző ökológiai és viselkedési tényezők hogyan befolyásolhatják az egyed döntését az utódgondozásról, míg a játékelméleti modellek a pár másik tagjának és a populáció többi tagjának a döntéseire koncentrálnak. Részletesen bemutattunk egy egyszülős és egy játékelméleti modellt. A modellek tesztelése számos nehézségbe ütközik, ezért csak néhány modellt teszteltek terepen vagy laboratóriumban. Bemutattuk egy játékelméleti modell kísérletes tesztelését, amelyben a szexuálisan aktív hímek és nőstények arányát (operational sex ratio, OSR) és a kétszülős gondozás egyszülős gondozással szembeni hasznát manipulálták.

Az olyan új molekuláris genetikai módszerek, mint például a DNS ujjlenyomat-analízis alkalmazásával sikerült kimutatni, hogy a nőstények szociális partnere gyakran nem azonos az utódok genetikai szülőjével, mivel egyes utódok páron kívüli megtermékenyítésekből származhatnak (Westneat 2000). A nem rokon utódok gondozása elvesztegetett befektetés a megcsalt hím nézőpontjából,

ezért védekezniük kell ez ellen. Ezt vagy a páron kívüli párosodások megakadályozásával, például a pár őrzésével, vagy a gondozás mértékének az aktuális apaságnak megfelelő szintre állításával lehet elérni. Az apaság és az apai gondozás mértéke közötti összefüggést tanulmányozó vizsgálatok eredményei ellentmondásosak. Ezek az ellentmondások azonban egy új elméleti modellben feloldhatók (Houston és McNamara 2002).

A ma élő fajokban található utódgondozás megértésében sokszor segít, ha rekonstruáljuk a gondozás evolúciós változásait (Székely és Reynolds 1995, Reynolds et al. 2002). Két példa segítségével röviden bemutattuk, hogy hogyan lehet a modern filogenetikai összehasonlító módszerek segítségével a gondozás különböző formái közötti evolúciós átmeneteket rekonstruálni, és hogy hogyan lehet e módszerek segítségével az ökológiai és életmenet-tényezők utódgondozást befolyásoló hatását vizsgálni a közelrokon taxonokban.

Kotlási viselkedés

A széki lile kotlási viselkedését három vizsgálatban tanulmányoztuk (Kosztolányi és Székely 2002b, Szentirmai et al. 2001, Kosztolányi et al. benyújtva). A transzponder rendszer pontosan és megbízhatóan működött a terepi viszonyok között (Kosztolányi és Székely 2002b). A hibás leolvasások száma (azaz amikor a rendszer nem tudta azonosítani a fészken ülő madarat) alacsony volt (a teljes rögzített idő 0,2 %-a). Megfigyeléssel és a transzponder rendszerrel egyszerre gyűjtött adatok közötti korreláció igen magas volt. Ezért a transzponder rendszer alkalmas volt a hím és tojó széki lilék napi kotlási ritmusának megállapításához.

A megfigyelésekkel és a transzponder rendszerrel gyűjtött adatok megmutatták, hogy a tojásokat vagy az egyik vagy a másik szülő a nap 89,4 %-ában (medián) kotlotta, azonban a teljes kotlásnak volt szignifikáns napi ingadozása: a fészket éjszaka, kora reggel és délben kotlották legintenzívebben. A nemek közötti munkamegosztás jellegzetes napi mintázatot mutatott: a tojók főként a nappali kotlásban játszottak szerepet, míg a hímek főként éjszaka ültek a fészken. Összességében a tojók több időt ($11,3 \text{ h} \cdot \text{nap}^{-1}$) töltöttek a fészken a teljes nap során, mint a hímek ($9,4 \text{ h} \cdot \text{nap}^{-1}$).

Mivel a tojók vállalják a nappali kotlás nagy részét, azt feltételeztük, hogy nincs elég idejük táplálkozni és így fenntartani a kondíciójukat. Ezért vizsgáltuk a tojó széki lilék kondícióváltozását (Szentirmai et al. 2001). A kotló tojók tömege változott a nap során: reggeltől délig 3,4 %-kal (medián) csökkent, míg déltől

délutánig 3,7 %-kal. Reggeltől délutánig a teljes tömegcsökkenés a kezdeti tömeg 8,4 %-a volt. A reggeltől délig és a reggeltől délutánig bekövetkezett tömegcsökkenés szignifikáns volt.

A tojók csökkenő tömegének egyik lehetséges értelmezése, hogy a kotlás költséges. Miért nem hagyják el a fészket a tojó széki lilék ahhoz hasonlóan, ahogy ez egy közelrokon fajnál, a havasi lilénél *Eudromias morinellus* történik (Kálás és Byrkjedal 1984)? A kotlás alatti dezertálás előnye kettős lenne: egyrészt a dezertáló szülő megszabadulna a kotlás költségétől, másrészt a dezertálás után rövid időn belül újra párba állhatna és új fészkelésbe kezdhetne. Ezért felmerül az a kérdés, hogy az egyedül maradt szülő képes-e egyedül kotlani és kikeltetni a tojásokat.

Ezt a kérdést egy páreltávolítási és táplálékadási kísérletben vizsgáltuk (Kosztolányi et al. benyújtva). A párjuk eltávolítása után a hímek növelték kotlásukat. Ez a növekedés azonban nem kompenzálta a párjuk hiányát, ezért a fészken töltött idő (48,1 %) alacsonyabb volt a csak hímek által kotlott fészkekben, mint a kétszülős kontroll fészkekben (69,1 %). A tojók kotlási viselkedését nem befolyásolta a párjuk eltávolítása, és így a csak tojók által kotlott fészkeknél a kotlási idő (45,7 %) ugyancsak alacsonyabb volt, mint a kétszülős fészkeknél. Nem találtunk különbséget a kotlási viselkedésben a többlet táplálékot kapott és nem kapott fészkek között: sem a teljes kotlás, sem a hím, sem a tojó kotlási ideje nem különbözött.

A párjuk eltávolítása után a hímek tömege csökkent, és a többlet táplálékot kapott csoportban magasabb volt, mint a táplálékot nem kapott csoportban. A tojók tömegére azonban sem az eltávolítás, sem a táplálékadás nem volt hatással.

Fiókanevelő viselkedés

A szülők a fiókáikkal mozogtak a tópart és a szikes között, és a költési szezon előrehaladtával a családok egyre több időt töltöttek a parton (Kosztolányi et al. in prep.). Ezt a viselkedést valószínűleg a parton lévő nagyobb táplálékdenzitás okozza: a fiókák idejük 15,4 %-ában csipentettek táplálékért a parton, míg a szikesen csak idejük 6,2 %-ában. A szaporodási időszak során a rendelkezésre álló táplálék mennyisége mind a szülők mind a fiókák számára csökkent a szikesen, míg kissé emelkedett a parton. Ahogy a táplálék denzitása csökkent a szikesen, a családok a part felé mozogtak, és így a családok denzitása nőtt a parton.

Az ökológiai tényezőkben és a családok térbeli eloszlásában bekövetkezett változások a viselkedésben is változásokhoz vezettek. A lilék nagyobb denzitása a parton több küzdelmet eredményezett, mivel a szülőknek többet kellett küzdeniük a szomszédos családokkal a táplálkozó területekért. Továbbá, a nagyobb denzitás hosszabb kétszülős gondozáshoz vezetett a parton, mint a szikesen, mivel a tojók tovább maradtak a fiókáikkal, feltehetőleg azért, hogy védjék a fiókákat a szomszédos családoktól.

Konklúziók

Az utódgondozást áttekintő dolgozat főbb pontjai a következők (Kosztolányi és Székely 2002a). Az utódgondozás egy komplex jelleg, ezért egymagában sem megfigyeléses, sem kísérletes, sem modellezéses, sem filogenetikai vizsgálatok segítségével nem érthetjük meg ennek a viselkedésnek az összes aspektusát. Az utódgondozás megértéséhez olyan összetett vizsgálatokra van szükségünk, amelyek ezek közül a perspektívák közül többet is vizsgálnak. Továbbá az utódgondozást egy olyan elméleti keretben kell vizsgálni, amely figyelembe veszi az utódgondozó és a párzási viselkedés közötti kapcsolatokat. Az utódgondozást tanulmányozó vizsgálatok a gondozással együtt járó hasznokra és költségekre fókuszálnak és általánosan feltételezik, hogy a gondozási mintázatokat a jelenlegi szelekciós hatások alakítják ki. A szelekció csak olyan jellegre tud hatni, amely öröklődik, azaz rendelkezik additív genetikai varianciával. Az utódgondozás kvantitatív genetikájáról azonban nagyon keveset tudunk, és csak néhány vizsgálat becsülte az utódgondozó viselkedés heritabilitását (Freeman-Gallant és Rothstein 1999, Kölliker és Richner 2001).

Az értekezésem második részében bemutatott terepi vizsgálatok több új eredményt hoztak. Az automatikus adatrögzítő rendszer használatával elsőként írtuk le a kotlás napi mintázatát a széki lilénél a teljes nap során (Kosztolányi és Székely 2002b). Noha ennek a fajnak a kotlási viselkedését több korábbi vizsgálat is tanulmányozta (pl. Purdue 1976, Nakazawa 1979, Paton 1995), egyik sem próbálta meghatározni az éjszakai kotlási viselkedést. A nemek munkamegosztásáról teljes 24 órás adatsorra van szükségünk, hogy felderítsük a nemek pontos hozzájárulását a kotláshoz. A teljes kotlásban talált napi változást a környező hőmérséklet változásával lehet magyarázni, azaz a kotlás akkor intenzívebb, ha a környező hőmérséklet túl magas vagy túl alacsony (Purdue 1976, Nakazawa 1979). A nemek különböző kotlási mintázatának két

legvalószínűbb magyarázata a következő. Egyrészt az eltérő tollazatból adódóan a nemek feltűnősége, és így a vizuálisan kereső fészekpredátorok esélye a fészek megtalálására, különböző lehet, másrészt a nemek predátorészlelési képessége is különböző lehet a nap különböző időszakában. Annak megállapítására, hogy a kotlással együtt járó hasznok és költségek az egyes nemek számára hogyan és miért változnak a nap folyamán, további kísérletekre van szükség. Ha ismerjük ezeket a hasznokat és költségeket, akkor meg tudjuk állapítani, hogy a nemek hogyan oldják fel a szülői befektetés során fennálló konfliktust a kotlás során, és hogy ezek a költségek és hasznok hogyan alakítják a kotlás mintázatát.

A tömegváltozást tanulmányozó vizsgálatunk fényt derített arra, hogy a tojók számára a kotlás költsége lehet (Szentirmai et al. 2001). A tömegcsökkenést a zsírtartalékok kimerülése és/vagy a párologtatás során elvesztett víz okozhatja. Ezen alternatív magyarázatok vizsgálatához fiziológiai vizsgálatokra van szükség. A zsírtartalékok kimerülése a reggeli órákban lehet jelentős, amikor a környező hőmérséklet alacsony, és ezért magasabb metabolikus rátára van szükség a tojások hőmérsékletének fenntartásához (Williams 1996). Míg a vízpárologtatás a tojások hűtéséhez lehet szükséges magas hőmérséklet esetén (pl. délben). Továbbá a tojások hűtése is vezethet a szülő energiaszükségletének növekedéséhez (Hinsley és Ferns 1994). Ezen elgondolások alapján a tömegcsökkenés a szaporodás költségének (Roff 1992) jelzője lehet, azonban nem zárhatjuk ki a stratégiai tömegváltozást sem (Moreno 1989, Witter és Cuthill 1993, Thomas 2000).

Barta et al. (2002) egy érdekes és elgondolkodtató eredményt mutatott be nemrég. Egy játékelméleti modellben kimutatták, hogy a tojók stratégiai módon megváltoztathatják a tömegüket, hogy ezzel visszatartsák a partnerüket a dezertálástól. Mielőtt a párjuk úgy döntött, hogy gondozni fog, a tojók dezertálhatnak és így kihasználhatják a hímek döntését. Kísérletes vizsgálatokra van szükség ahhoz, hogy kiderítsük, vajon a kotló lilek változtatják-e stratégiai módon a kondíciójukat, hogy ezzel több gondozásra bírják a párjukat.

A páreltávolítási és táplálékadási kísérlet eredményei alapján az egyszülős dezertálás költsége magasabb lehet a kotlás alatt, mint a fiókanevelő időszakban (Kosztolányi et al. benyújtva), mivel a fészken töltött idő csökkent az egyik szülő eltávolítása után. Még akkor is, ha az egyedül maradt szülő képes az embriók normális fejlődéséhez szükséges tartományban tartani a tojások hőmérsékletét és a tojások életképessége sem csökken, az embriók fejlődésének le kell lassulnia az egyszülős fészkeknél. Emiatt a kotlási időszak hosszának növekednie kell, ami

azonban növeli a fészekpredáció kockázatát (Webb 1987). Továbbá az egyedül maradt szülő abba is hagyhatja a kotlást, amivel a tojásokat pusztulásra ítéli.

A többlettáplálék azonban nem befolyásolta a prediktált módon a kotlási viselkedést. Ennek lehetséges magyarázata lehet egyrészt, hogy az adott táplálék nem volt eléggé változatos a lilék számára (Slagsvold és Johansen 1998) vagy másrészt, hogy nem az energetikai szükségletek szabályozzák a kotlási mintázat kialakulását a széki lilénél.

A fiókás családok mozgását tanulmányozva (Kosztolányi et al. in prep.) kimutattuk, hogy a családok mozognak az élőhelyek között, és az élőhelyváltás lehetséges magyarázataként a rendelkezésre álló táplálék mennyiségében lévő különbséget javasoltuk. Ez a konklúzió hasonló ahhoz, mint amit egy észak-amerikai lilefajnál találtak, ahol a fiókás szülők azokat az élőhelyeket részesítik előnyben, ahol sok ízeltlábú található (Elias et al. 2000). A családok mozgásának hatására a lilék denzitása növekedett a parton, ami pedig befolyásolta a lilék viselkedését és a kétszülős gondozás hosszát. Arra azonban még nem tudjuk a választ, hogy miért döntenek egyes családok mégis úgy, hogy a kevésbé profitábilis szikesen maradnak, míg a többi család a tópartra megy.

Összegezve, megmutattuk, hogy a hím és tojó széki lilék kotlási mintázata eltérő. Ez a mintázat hasonlít ahhoz, mint amit más lilefajoknál találtak: a tojók nappal kotlanak, míg a hímek inkább éjszaka (Thibault és McNeil 1995, Warnock és Oring 1996, Blanken és Nol 1998). Azt is kimutattuk, hogy a kotlás költséges lehet. Egy kísérlet eredményei azonban azt mutatták, hogy a dezertálás költsége magas lehet a kotlás során. Továbbá kimutattuk, hogy a szülők a rendelkezésre álló táplálék alapján választanak a fiókanevelő élőhelyek között, és hogy az utódgondozás mintázatát befolyásolhatják az élőhelyek ökológiai és szociális tényezői.

Az eredményeim és Kis János értekezésében (in prep.) található eredmények célja annak megértése, hogy az utódgondozás hasznai és költségei hogyan befolyásolják a gondozás mintázatát. A kutatócsoportunk folyamatban lévő, a széki lilén végzett vizsgálatainak egyik fő kérdése hogy a pártalálási esély befolyásolhatja-e az utódgondozás mintázatát. Az eddigi eredményeink azt mutatják, hogy igen. Kimutattuk, hogy a tojók gyakrabban hagyják el a családot, mint a hímek (Székely 1994). Ez a mintázat konzisztens azzal, hogy a hímek pártalálási esélye kisebb, mint a tojóké (Székely et al. 1999). A tojók felé eltoltt pártalálási esélyt a tojók felé eltoltt keléskori ivararány vagy a nemek különböző túlélése okozhatja. Molekuláris ivarmeghatározás segítségével kimutattuk, hogy a

keléskori ivararány nem különbözik az 1:1 aránytól, azonban a nőtény fiókák túlélése alacsonyabb a kirepülésig (Székely et al. in press). Továbbá a későbbi kelt családok több nőtény fiókát tartalmaznak, és egy korábbi vizsgálatunk kimutatta, hogy a későbbi kelt fiókák túlélése alacsonyabb (Székely és Cuthill 1999). Egy jelölés-visszafogás módszereket alkalmazó vizsgálat eredményei szerint azonban a felnőttkori túlélés nem különbözik a nemek között (Sandercock et al. submitted). Így az alacsonyabb fiókakori túlélés és a későn kelt fiókák magas mortalitása eredményezheti a hímek felé eltolt ivararányt. Ez pedig megmagyarázza, hogy miért találnak gyorsabban párt a tojók, és ezáltal, hogy miért dezertálnak gyakrabban a tojók.

Összefoglalva, a széki lile egy kitűnő modellrendszer az utódgondozás különböző költségeinek és hasznainak tanulmányozására. A vizsgálataim új eredményekhez vezettek mind a kotlási viselkedés, mind pedig a fiókanevelő viselkedés során. Azonban sok további kérdés maradt megválaszolatlanul. Véleményem szerint az utódgondozás legérdekesebb kérdései közé tartozik, hogy hogyan oldják fel a nemek a szexuális konfliktust. Mi a gondozó és családelhagyó döntések folyamata? Az egyik nem dönt először, és a másik csak elszenvetve a döntésnek, vagy a döntések egy hosszú „egyezkedési” folyamat végeredményei? A két szülő gondozásának a mértéke állandó az egyezkedési folyamat után, vagy folyamatos vita van a nemek között a gondozás mértékéről? Ezeknek a kérdéseknek a megválaszolásához mind új játékelméleti modellek kidolgozására, mind pedig a modellek predikcióinak terepi tesztelésére van szükség.

Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Székely Tamásnak a munkám során nyújtott segítségéért és ösztönző kritikáiért. Barta Z., Cuthill, I. C. és Liker A. építő kritikákkal és hasznos ötletekkel láttak el. Kis J., Lendvai Á., Székely T., Szentirmai I. és Demirhan, Y. voltak segítségemre a terepi vizsgálatok során. 1996 és 1999 között a Debreceni Egyetem doktori ösztöndíjasa voltam. A kutatásokat továbbá egy NERC (GR3/10957), két OTKA (T020036 és T031706) és egy FKFP (FKFP-0470/2000) pályázat támogatta. Köszönöm szüleimnek és barátaimnak a támogatást a munkám során.

A publikációk és a referenciák listáját lásd az angol nyelvű téziseknél.