

Zárójelentés – OTKA F 68403

Ivari jelzések információtartalma és szerepe territoriális gyíkok szaporodási sikerében

Vezető kutató: Dr. Herczeg Gábor

A projekt háttere

A szexuális szelekció két fő mechanizmusa a nemeken belüli közvetlen (pl. fizikai küzdelem) illetve közvetett (pl. a másik nem egyedei preferenciájának elnyerése) versengés a szaporodási siker növelésének érdekében (pl. Darwin 1871). Mindkét mechanizmusban központi szerepet játszik az adott szaporodási közösség egyedei közötti kommunikáció, és a kommunikációban felhasznált jelzések információtartalma (Andersson 1994). Ahhoz, hogy az adott jelzés őszintének minősüljön, valamilyen módon költségesnek kell lennie a viselője számára (Grafen 1990). A feltűnő színezet egy klasszikus ivari jelzés (Andersson 1994). Alapvetően kétféle színezetet különböztethetünk meg: van pigment-alapú színezet (sárga, vörös, barna) amit a testfelszín sejtjeiben található pigmentek és fizikai (=strukturális) színezet (kék, ultraibolya, irizáló színek) amit fénytörő, –visszaverő és –elnyelő fizikai képletek okoznak (pl. Senar és mtsai. 2003; Grether és mtsai. 2004). Noha kezdetben csak a táplálékból felvehető molekulákon alapuló és/vagy költséges biokémiai úton előállítható pigment-alapú vizuális jelzéseket fogadták el őszintének, újabban bizonyítást kezd nyerni a fizikai színezet potenciális őszinte jelzés mivolta is (Prum 2006). Ennek dacára a fizikai színezetet célzó vizsgálatok száma töredéke a pigment-alapú színezettel foglalkozó munkáknak.

Az kémiai jelzések használata lényegesen kevésbé kutatott, mint a vizuális jelzéseké. A hüllőknél a kémiai és vizuális jelzések szerepe különböző kontextusokban ugyan, de egyformán fontos lehet (López és Martín 2001). Érdekes módon, hiába vonultatnak fel a hüllők egy sor meghökkenítő színezeti, kémiai és komplex viselkedési jelzést a párzási időszakban, a szerepük a szexuális szelekció mechanizmusainak vizsgálatában eltörpül az emlősök, madarak, de akár a halak mellett is (West-Eberhard 1983; Martín és López 2009). Az OTKA Fiatalkutatói Pályázatának segítségével a fizikai színeken alapuló illetve a kémiai jelzések „őszinteségét”, és a szexuális szelekcióban betöltött szerepüket kívántuk göröcső alá venni egy széles elterjedésű hüllőt, a zöld gyíkot (*Lacerta viridis* LAURENTI 1768) választva modellfajként.

Az ivarérett hím zöld gyíkok torka intenzív kék színezetet mutat a szaporodási időszakban (1. ábra). Továbbá, a hímek femorális szekrétuma (2. ábra) kiugróan magas mennyiségben tartalmaz α -tocopherol-t, azaz E vitamint (Kopena és mtsai. 2009). Mivel α -tocopherol-t a gyíkok nem képesek előállítani, kizárólag a táplálékukon keresztül juthatnak hozzá. Az α -tocopherol egy rendkívül fontos antioxidáns, szabadgyök-megkötő képességgel rendelkező molekula fontos immunrendszert erősítő funkcióval, melynek a szekrétumba való kiválasztása feltehetőleg költséges. Noha sok gyíkfajnál jelentéktelen a hölgyválasz szerepe a párzásokat kontroláló



1. ábra. Ivarérett hím (balra) és nőstény (jobbra) zöld gyík (*Lacerta viridis*).

aktívan kereső hímek miatt (Olsson és Madsen 1995; Tokarz 1995), a territoriális fajoknál (amilyenek a zöld gyíkot is tartották, lásd pl. Rykena és mtsai. 1996; Václav és mtsai. 2007) a hölgyválasz megjelenhet, és a szerepe felértékelődhet. A választás történhet közvetlen a hímek minősége (Martín és López 2008) vagy közvetve a hímek territóriumának minősége alapján (Calsbeek és Sinervo 2002).

Összességében tehát a zöld gyík kiválóan alkalmas a fizikai színek és az kémiai jelzések szexuális szelekcióban betöltött szerepének a vizsgálatára. A vizsgálataink a következő három kérdéskör köré szerveződtek: (i) a színezeti és kémiai jelzések és a hímminőség, illetve a hím territoriális viselkedés összefüggései, (ii) színezeti és kémiai jelzések szerepe a hölgyválaszban és hím-hím versengésben, és (iii) anyai befektetések és utódminőség a hölgyválasz függvényében.



2. ábra. Hím zöld gyík (*Lacerta viridis*) femorális szekrétuma.

Eredmények

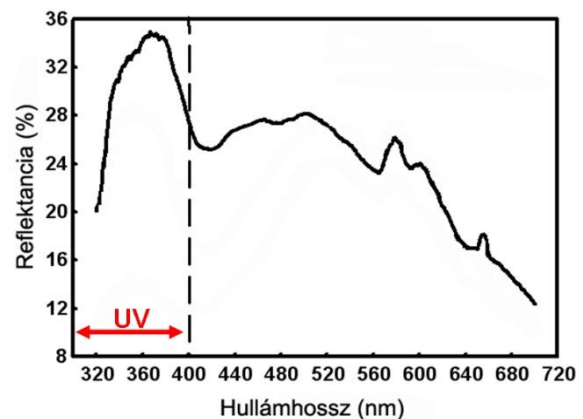
(i) Jelzések, hímminőség, territorialitás

A hím zöld gyíkok torokszínezete és egyedi minősége

(Molnár O, Bajer K, Török J, Herczeg G. Individual quality and nuptial throat colour in male European green lizards (*Lacerta viridis*). kézirat elbírálás alatt)

Mivel a hím gyíkok szaporodási torokszínezetének spektrális vizsgálata alapján az ultraibolya (UV) tartományban jól elkülönülő csúcs van (3. ábra), az UV színt külön karakterként kezeltük (a későbbi vizsgálatokban is). Eredményeink alapján a magasabb relatív UV intenzitású (*UV chroma*) torokszínezettel bíró hímek gyengébb kondícióban (testhosszra korrigált testtömeg) voltak, mint a gyengébb UV színt fejlesztő társaik. A kék színezeti komponens (*blue chroma*) nem függött össze a vizsgált változókkal (testméret, kondíció, relatív fejméret, farokhossz, femorális pórusok száma és aszimmetriája, ektoparazitáltság foka). A nagy testű, relatíve nagy fejű, de kevés ektoparazitát hordozó hímek torkának volt a legmagasabb általános színintenzitása (*brightness*).

Ezek alapján elmondhatjuk, hogy az UV szín fejlesztése és/vagy viselése feltehetőleg költséges. Az általános színintenzitás pedig a kora, valószínűleg a küzdőképességgel (~ relatív fejméret) és az egészségi státusszal függ össze. Összességében a hím zöld gyíkok szaporodási torokfoltja egy összetett, és potenciálisan őszinte jelzés lehet.



3. ábra. A hím zöld gyíkok (*Lacerta viridis*) torkának átlagos reflektancia spektruma a szaporodási időszakban.

A hím zöld gyíkok torokszínezete és territoriális viselkedése

(Molnár O, Bajer K, Török J, Herczeg G. Colour signals and territoriality in male European green lizards (*Lacerta viridis*). kézirat elbírálás alatt)

Mivel egy szaporodási jelzés nem feltétlen a közvetlen egyedi minőséget hivatott a fajtársak tudtára hozni, megvizsgáltuk a hím zöld gyíkok torokfoltjának és egyéb karaktereinek összefüggéseit a szaporodási idő alatti területhasználatukkal két külön területen. Először elkülönítettük a potenciális stratégiákat (1: territoriális; 2: helyhez kötött, de nem territoriális; 3: helyhez nem kötött) és vizsgáltuk ezek összefüggéseit a színezeti és morfológiai karakterekkel. Ezt követően a territoriális egyedeken belül vizsgáltuk a territórium méretének összefüggéseit a különböző egyedi karakterekkel.

A várakozásainkkal ellentétben eltérő stratégiákat találtunk. Az egyik vizsgálati területen a megfigyelt hímek körülbelül fele territoriális, a másik fele pedig helyhez nem kötött mozgási stratégiát mutatott. A territoriális egyedek torokfoltjának alacsonyabb volt az általános színintenzitása, mint a helyhez nem kötött példányokénak. A territoriális hímeken belül a nagyobb territóriumot birtokló hímeknek relatíve nagyobb feje, míg torokfoltjuknak alacsonyabb általános színintenzitása és relatív kék intenzitása volt, mint a kisebb territóriumú hímeknek. A másik vizsgálati területen a hímek helyhez kötött, de nem territoriális viselkedést mutattak, és a mozgáskörzetük mérete nem függött össze a vizsgált változókkal.

Végeredményben azt találtuk, hogy a zöld gyík hímek által követett területhasználati stratégia nem egységes. Ugyanakkor a territorialitás köthető a feltételezett küzdőképességhez, és nagy valószínűséggel költséges, amit a csökkenő torokfolt színintenzitás jelez.

(ii) Jelzések és a hímek sikere

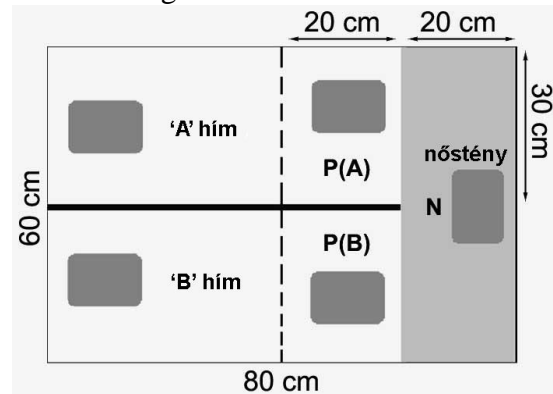
A hím torokszínezet jelentősége a hölgyválaszban

(Bajer K, Molnár O, Török J, Herczeg G 2010 Female European green lizards (*Lacerta viridis*) prefer males with high ultraviolet throat reflectance. Behavioral Ecology and Sociobiology 64:2007-2014)

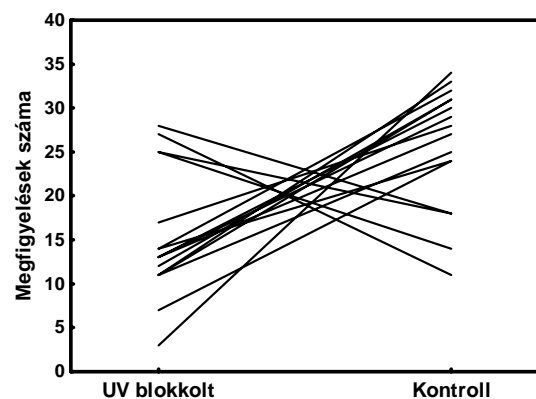
Itt a 4. ábrán bemutatott kísérleti elrendezésben teszteltük az UV színezet (külön bélyeg, 3. ábra) hatását a hölgyválaszra. Morfológiailag (testhossz, testtömeg, fejméret) megegyező hím párokat állítottunk össze, és kínáltunk a receptív, de a kísérlet évében még nem pározott nőstényeknek.

A nőstények egyértelműen preferálták az intenzívebb UV színezetű hímeket (5. ábra).

Evvel a vizsgálattal bizonyítottuk, hogy a fizikai színeknek is lehet fontos szerepe a szexuális szelekcióban, és elsőként bizonyítottunk szín-alapú hölgyválaszt gyíkoknál.



4. ábra. A hölgyválasz teszteléséhez felhasznált elrendezés. Szaggatott vonallal az átlátszó, míg folytonos vonallal az átlátszatlan falakat jelöltük. P(A) = preferencia az A hím irányában, P(B) = preferencia a B hím irányában, N = neutrális zóna. A szürke foltok búvóhelyeket



5. ábra. Nőstény zöld gyíkok preferenciája a magasabb UV intenzitású torokfolttal bíró hímek felé.

A hím femorális szekrétum jelentősége a hölgyválaszban

(Kopena R, Martín J, López P, Herczeg G 2011. Vitamin E supplementation increases the attractiveness of males' scent for female European green lizards. PLoS ONE 6(4): e19410)

Korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a zöld gyíkon (Kopena és mtsai. 2009) kívül a rokon *L. schreiberi* (López és Martín 2006) és *L. monticola* (Martín és López 2010) fajoknál is kiugró mennyiségű α -tocopherol van a femorális szekrétumban (2. ábra).

Ebben a kísérletben azonos méretű hím párokat állítottunk össze, majd a párok egyik random módon kiválasztott tagját α -tocopherol kiegészítést tartalmazó, míg a párok másik tagját α -tocopherol kiegészítés nélküli táplálékkal etettük 21 napig. Ennek a kezelésnek a hatására a α -tocopherol femorális szekrétumbeli mennyisége megnőtt az α -tocopherol kiegészítést kapó hímeknél. A választási kísérletben a konkrét hím párok szaganyagait kínáltuk választásra receptív, de a kísérlet évében még nem pározott nőtényeknek.

A nőtények egyértelműen preferálták az α -tocopherol kiegészítést kapó hímek szaganyagát. Sőt, a preferencia erőssége pozitívan korrelált az adott hímpár szaganyagai között mért α -tocopherol eltérés mértékével. Ez az eredmény bizonyítja a kémiai jelzések, és azon belül is az élettanilag fontos molekulák jelzéseként való „feláldozásának” szerepét a szexuális szelekcióban.

A hím torokszínezet jelentősége a hím-hím küzdelemben

(Bajer K, Molnár O, Török J, Herczeg G 2011. Ultraviolet nuptial colour determines fight success in male European green lizards (*Lacerta viridis*). Biology Letters, elektronikusan már elérhető: doi: 10.1098/rsbl.2011.0520)

Az előző vizsgálatokból kiderült, hogy a hím zöld gyíkok szaporodási torokfoltjának fizikai UV színe fontos a hímek indirekt szaporodási versenyében, mivel befolyásolja a hölgyválaszt. Ebben a kísérletben az UV színezet szerepét vizsgáltuk a direkt hím szaporodási versenyben, azaz a küzdelemben. Azonos méretű hím párok szaporodási torokfoltjának UV komponensét manipuláltuk, majd a párokat összeengedve megfigyeltük a küzdelmek kimenetelét.

Az esetek 90 %-ban a csökkentett UV intenzitású hím volt a vesztes fél. Az eredmények alapján a küzdelmek kimenetelét befolyásolhatja egy színezeti jelzés a hímek valós küzdelmi potenciáljától függetlenül. Sőt, az ellenfél küzdelmi képességének felmérésére használt jelzés egy fizikai szín, tovább bizonyítva a fizikai színek szexuális szelekcióban való fontosságát.

A környezet hatása a hím torokszínezet fejlődésére

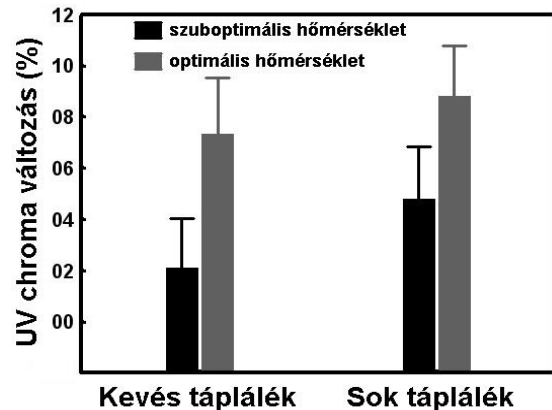
(Bajer K, Molnár O, Török J, Herczeg G. Development of a sexually selected structural colour signal in an ectotherm: physiological performance versus energy intake. PLoS ONE, változtatások függvényében elfogadva)

A fizikai színek fejlesztéséhez nincs szükség kizárólag a táplálékból felvehető molekulákra, mint a pigment-alapú színek jó részénél. A korábbi eredményeink alapján viszont az intenzív UV színezettel bíró hím zöld gyíkok terepi körülmények között gyengébb kondícióban voltak, mint a kevésbé színes társaik. Ez alapján az intenzív UV színezet költségesnek tűnik. A költség persze jelentkezhet a színezet éves fejlesztésénél (pl. energiaigény) illetve a szaporodási időszak alatti viselésénél is (pl. többlet agresszió).

Jelen kísérletben a környezet hatását vizsgáltuk a hím zöld gyíkok szaporodási torokszínezetének fejlődésére, különös tekintettel az UV komponensre. A rendelkezésre álló energiának, illetve az élettani működés hatásfokának szerepére voltunk kíváncsiak. Ez utóbbi, ektoterm állatokról lévén szó, a külső hőmérséklettől függ. Közvetlenül a hibernáció után gyűjtöttünk be frissen előbújt hímeket, majd két kezelésnek vetettük őket alá faktoriális elrendezésben: manipuláltuk a táplálék mennyiségét és az optimális testhőmérséklet fenntarthatóságának napi idejét.

A táplálék mennyiségének csökkentése negatívan befolyásolta az állatok kondícióját, de nem érintette az UV színfejlődést (6. ábra). Ezzel ellentétes módon, az optimális hőmérséklet napi időtartamának csökkentése nem befolyásolta a kondíciót, ám az UV szín fejlődésére negatív hatással bírt (6. ábra).

Ezzel a kísérlettel sikerült elsőként bizonyítanunk, hogy ektoterm állatoknál az optimális testhőmérséklet fenntarthatósága befolyásolhatja a fizikai színen alapuló, szexuális szelekcióban fontos szerepet játszó jelzések kialakulását. Kistestű hüllők hőszabályozásában a viselkedés (aktivitási időszak megválasztása, hőmérséklet-alapú mikroélőhely-választás) a legfontosabb szabályozó mechanizmus (pl. Bauwens és mtsai. 1996). A hím zöld gyíkok UV színintenzitásának egyik fő költsége lehet a viselkedési hőszabályozásba fektetett idő és energia.



6. ábra. A relatív UV intenzitás változása különböző környezetben hím zöld gyíknál (*Lacerta viridis*).

(iii) Anyai befektetés és utódminőség a hölgyválasz függvényében

A projekt harmadik lépcsőjének kísérleteit az ideai szaporodási időszakban végeztük el (az utódok nevelése jelenleg is folyik). Az eredeti tervek szerint ezt a vizsgálatot 2010-ben végeztük volna, az előző évben azonban gondjaink voltak a tojások keltetésével. Ezért egy fél éves hosszabbítást kértünk és kaptunk. A fiatal gyíkok kelése idén sikeresnek tűnik, az adatelemzés ősszel, kéziratok téltől várhatóak.

A szaporodási időszak elején befogtunk ivarérett hímeket és receptív, de még nem pározott nőstényeket. A hímekből azonos méretű párokat állítottunk össze, majd a párok torokszínezetének UV komponensét manipuláltuk. A már ismertetett módon elvégeztük a hölgyválasz-teszteket. A biztosan választó nőstények egyik (random mód választott) felét a preferált, a másik felét pedig a nem preferált hímekkel pároztattuk. A pározási viselkedést videóval rögzítettük. A később letojított tojások számát és méretét lemértük. A kikelő utódok morfológiai változóit, mozgási képességét (*locomotor performance*), növekedési ütemét, nemét és viselkedését rögzítettük / rögzíteni fogjuk.

Publikációk a következő témákból várhatóak:

- a nőstény gyíkok pározási hajlandósága a preferált vs. nem preferált hímek felé
- anyai befektetések a hím preferáltságának függvényében
- anyai ivararány manipuláció a hím preferáltságának függvényében
- utódminőség az apa preferáltságának függvényében

Várható további eredmények

A már meglévő, de még fel nem használt adatokból is számos publikáció várható a következő témákban:

- a környezet hatása a hímek karotin-alapú sárga hasszínezetének fejlődésére
- a vizuális és kémiai jelzések összefüggései
- endoparaziták jelenlétének és a fertőzöttség mértékének hatása a vizuális és kémiai jelzésekre

- a hím zöld gyíkok különböző színezeti komponenseinek (kék torok, sárga has, zöld hát) összefüggései es a különböző testtájak relatív UV intenzitása

Összefoglalás és kitekintés

Összességében a kutatás sikerrel zárult, a célkitűzések zömét teljesítettük. Gyakorlatilag egyetlen tervezett vizsgálat tekinthető megghiúsultnak: a hím szignálok szerepét az apasági viszonyokban nem tudtuk felderíteni, mivel nem sikerült megfelelő számú tojásokat fejlesztő nőstény zöld gyíkot a természetből begyűjtenünk és a tojásaikat kikeltetnünk. A fő eredménynek azt tekintem, hogy sikerült feltárnunk egy modell rendszert ahol (a) a fizikai színek – és azon belül is az ember és számos más faj számára nem érzékelhető UV szín – szexuális szelekcióban való fontossága és (b) az élettanilag létfontosságú molekuláknak a kémiai kommunikációban betöltött szerepe vizsgálható. A zöld gyíkon alapuló szexuális szelekciós vizsgálatok a jelen OTKA által támogatott projekt eredményeire épülve rendkívül szerteágazóan folytathatóak.

Üdvözlendő módon a projekt több doktorandusz hallgatónak (Bajer Katalin, Molnár Orsolya: ELTE, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék [Budapest, Magyarország]; Kopena Renáta, Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales [Madrid, Spanyolország]) is kutatási lehetőséget biztosított. Ez értelemszerűen a publikálási sebesség csökkenéséhez vezetett, de véleményem szerint ez az időszakos hátrány eltöri a projekt doktori képzésben betöltött funkciójának értéke mellett. Mindezek ellenére három vizsgálatunk eredményeit már rangos nemzetközi folyóiratokban (*Behavioral Ecology and Sociobiology*, *PLoS ONE*, *Biology Letters*) publikáltuk, egy kéziratunk változtatások függvényében el van fogadva (*PLoS ONE*), és másik két kéziratunk jelenleg elbírálás alatt áll hasonló folyóiratoknál. A már meglévő adatokból körülbelül hat-nyolc további publikáció várható a következő két évben. Az eredményeinket bemutattuk mind hazai, mind nemzetközi konferenciákon (két előadás, hét poszter), és további konferenciákon való részvételt is tervezzük.

A témában folytatott kutatásaim jövőjének szempontjából rendkívül értékes kapcsolatokat sikerült kiépítenem a kémiai kommunikációnak a szexuális szelekcióban betöltött szerepét vizsgáló és a témában nemzetközileg vezető szerepet betöltő külföldi kutatókkal (Prof. José Martín, Dr. Pilar López; Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spanyolország). A vizsgálatokat két fő irányba tervezem folytatni. Rendkívül érdekes témának tűnik a vizuális és kémiai jelzéseknek és információtartalmuknak térben (populációk között) és időben (évek között) való változatossága. Tervezem továbbá a különböző jelzéseknek és a hím gyíkok viselkedésének (perszonalitásuknak, lásd pl. Réale és mtsai. 2007) kapcsolatait vizsgálni. Szeretném végezetül megköszönni az OTKA támogatását, ami nélkül ez a rendkívül ígéretes projekt biztosan nem valósulhatott volna meg.

Irodalom

Andersson M 1994 Sexual selection. Princeton, Princeton University Press

Bauwens D, Hertz PE, Castilla AM 1996 Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77:1818–1830

Calsbeek R, Sinervo B 2002 Uncoupling direct and indirect components of female choice in the wild. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:14897–14902

Darwin C 1871 The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London

Grafen A 1990 Biological signals as handicaps. *J Theor Biol* 144:517-546

- Grether GF, Kolluru GR, Nersissian K 2004 Individual colour patches as multicomponent signals. *Biol Rev* 79:583–610
- Kopena R, López P, Martín J 2009 Lipophilic compounds from the femoral gland secretions of male Hungarian green lizards, *Lacerta viridis*. *Z Naturforsch C* 64:434–440
- López P, Martín J 2001 Pheromonal recognition of females takes precedence over the chromatic cue in male Iberian wall lizards *Podarcis hispanica*. *Ethology* 107:901–912
- Martín J, López P 2008 Female sensory bias may allow honest chemical signalling by male Iberian rock lizards. *Behav Ecol Sociobiol* 62:1927–1934
- Martín J, López P 2009 Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. *Behav Ecol Sociobiol* 63:1743–1755
- Olsson M, Madsen T 1995 Female choice on male quantitative traits in lizards—why is it so rare? *Behav Ecol Sociobiol* 36:607–613
- Prum RO 2006 Anatomy, Physics, and Evolution of Structural Colors. In: Hill GE, McGraw KJ, eds. *Bird Coloration, Volume 1: Mechanisms and Measurements*. Cambridge, Harvard University Press.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ 2007 Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev* 82:291–318.
- Rykena S, Nettmann HK, Günther R 1996 Smaragdeidechse – *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768). In: Günther R, ed. *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Gustav Fischer Verlag, Jena, pp. 566–580
- Senar JC, Figuerola J, Doménech J 2003 Plumage coloration and nutritional condition in the great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. *Naturwissenschaften* 90:234–237
- Tokarz RR 1995 Mate choice in lizards: a review. *Herp Monogr* 9:17–40
- Václav R, Prokop P, Fekiač V 2007 Expression of breeding coloration in European Green Lizards (*Lacerta viridis*): variation with morphology and tick infestation. *Can J Zool* 85:1199–1206
- West-Eberhard MJ 1983 Sexual selection, social competition, and speciation. *Q Rev Biol* 58:155–183
-