



EFOP-3.4.3-16-2016-00014



Maák István, Markó Bálint

Aposzematikus jelzések és mimikri

Jelen tananyag a Szegedi Tudományegyetemen
készült az Európai Unió támogatásával.

Projekt azonosító: EFOP-3.4.3-16-2016-00014

Szegedi Tudományegyetem
Cím: 6720 Szeged, Dugonics tér 13.
www.u-szeged.hu
www.szechenyi2020.hu



MAGYARORSZÁG
KORMÁNYA



Európai Unió
Európai Szociális
Alap



BEFEKTETÉS A JÖVŐBE

Az ökológia, evolúció, viselkedésökológia és konzervációbiológia ugyanazon interdiszciplináris tudományos alapokat ötvözik, azonban annak más-más szemléletét képezik. Ezen tudományterületek mindegyike hipotéziseket fogalmaz meg annak megértésére, hogy hogyan működnek egyes folyamatok/jelenségek, valamint kísérletes vagy terepi adatgyűjtésből származó adatok alapján teszteli a hipotézisekből levezethető predikciókat. Ezen adatelemzések révén el lehet különíteni az alternatív hipotéziseket (olyan lehetséges magyarázatok, amelyek egyidejűleg nem lehetnek valóságok) és ezáltal választ kaphatunk egyes jelenségeket/folyamatokat érintő kérdésekre. Az előadás keretén belül igyekszünk tisztázni az érintett témakörök alapelveit, általános törvényszerűségeit, valamint a különböző tudományterületek kapcsolódási pontjait. Az elméleti eszközök mellett nagy hangsúlyt kapnak majd a kvantitatív elemzés eszközei is (adatelemzés, modellek, grafikonok), melyek egyszerűbb formában, főként a Microsoft Excel program segítségével kerülnek majd bemutatásra. Emellett nagy szerepet kap a papír és a ceruza, valamint az önálló gondolatmenetek megfogalmazása és elemzése is.

Az olvasóleckében található példák a Braude S. és Low B. S. szerk. (2010): An Introduction to Methods and Models in Ecology, Evolution, and Conservation Biology. Princeton University Press kiadványból származnak.

További ajánlott irodalom: Bolker B. M. (2008): Ecological Models and Data in R. Princeton University Press; Futuyma D. J. és Kirkpatrick M. (2017): Evolution, fourth edition. Sinauer; Gall László: A szupraindividuális biológia alapjai: populációk és közösségek ökológiája, Jate Press; Dr. Szentesi Árpád és Török János (2006): Állatökológia, egyetemi jegyzet, Kovásznai Kiadó.

Az olvasólecke átnézése és a feladatok megoldása kb. 1 órát vesz igénybe.

Háttér

„Életjáték” – „a nyertesek” népesítik be a Földet ma; ún. harc a forrásokért

Mimikri – egy élőlény egy másik élőlényhez való hasonlósága, mely egy harmadik élőlény megtevésére fejlődött ki (Lincoln et al. 1998)

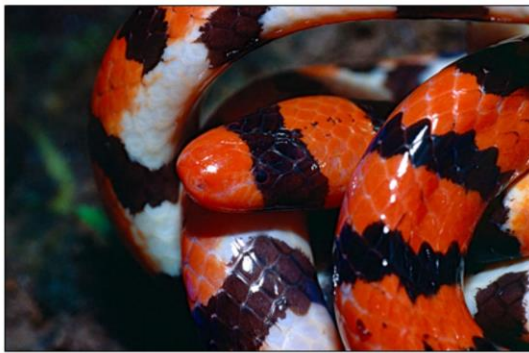
Lehet: színezeti, alak, illat vagy viselkedésszerű (akár ezek keveréke) adaptáció

Bates féle mimikri: egy nem mérgező állat egy mérgező állatot utánoz

Müller féle mimikri: hasonló figyelmeztető jelzés két vagy több mérgező fajnál

Aposzematikus jelzés – figyelmeztető, veszélyt jelző feltűnő színezet, élénk mintázat, erős illat, felhívó hang vagy viselkedés;

Martens féle mimikri: egy nagyon mérgező és kevésbé mérgezőt



Az evolúciós „élet játékban” azok az egyedek a legsikeresebbek, amelyek adott környezeti tényezők között túléltek és a legtöbb utódot hozták létre. Ezek utódjai népesítik be ma is a Földet. A „nyertesek” sikeresen kell hozzáférjenek egyes forrásokhoz (pl. táplálék, víz, fészkelőhely, megfelelő pár), úgy, hogy közben ne váljanak önmaguk is forrássá, pl. egy ragadozó táplálékává. A legizgalmasabb ragadozók elleni védekezést szolgáló jellegek az alcázással (kamuflázs) és mimikrivel kapcsolatosak. Mimikriről beszélünk, amikor egy élőlény hasonlít egy másikra annak érdekében, hogy becsapjon/megtévesszen egy harmadikat

. A mimetikus adaptációk sokféle jelleget foglalhatnak magukba, így színezet, alak, illat, de lehet viselkedés is, vagy éppen az előbbieket valamilyen kombinációja; cél, hogy minél meggyőzőbb legyen. Tipikusan a mimikri révén egy nem mérgező faj utánoz egy mérgezőt, esetleg két mérgező faj hasonló megjelenéssel rendelkezik (konvergens evolúció révén). Az alapvető mimikri típusai a Bates féle és a Müller féle mimikri. A Bates féle mimikri során egy a ragadozó számára ehető faj egy ehetetlen modell faj valamilyen jellegét (pl. színezet, viselkedés) utánozza (mimetizálja). Például egy nevezetes Bates féle mimikri komplexumot képeznek a *Papilio dardanus* lepkefajok, melyek az Afrika egyes területein elterjedt *Amauris niavius* lepkefajt utánozzák. A Müller féle mimikri két vagy több, a ragadozók számára fogyaszthatatlan fajok konvergenciáját jelenti. Például a trópusi Heliconius fajok párhuzamos formálódása. Az ilyen konvergens aposzematikus jelleg szünaposzematikus jellegnek nevezzük. A Müller féle mimikri esetekben általában a modell és a mimetizáló faj eltérő toxicitással rendelkezik, habár a kettőt nagyon nehéz megkülönböztetni. Ilyen esetekben a gyakoribb faj a modell, míg a ritkább a mimetizáló.

A fentiekkel mellett az állatvilágban számos védekezéssel kapcsolatos viselkedési mód ismeretes (pl. halottnak tettetés, fenyegető testtartás, menekülés, adaptív kelés, stb.). Egyes fajok olyan aposzematikus (figyelmeztető) jellegeket használnak, mint a feltűnő színezet, élénk mintázat, erős

illatok, vagy más auditív és vizuális jelek, amelyekkel felhívják magukra a figyelmet. Ezek hatékonyak lehetnek, ha a az őket viselő egyedek **mérgezők**, vagy valamilyen más **negatív viselkedésbeli visszacsatolással** párosulnak. Az aposzematikus jelek kialakulása számos tényezőhöz köthető, beleértve a szexuális szelekciót is. Egyes fajok esetében az aposzematikus jelek specifikusan azért fejlődtek ki, hogy jelezzék a ragadozóknak, hogy mérgezők és/vagy a szöveteik mérget tartalmaznak. Azon aposzematikus jelek, amelyek valóban azt jelzik, hogy egy egyed mérgező, azokat **pro-aposzematikus jeleknek** nevezzük. Például a csörgőkígyók csörgése figyelmezteti a ragadozót, hogy valódi fenyegetést jelent, ugyanis mérgező.

Egy nagyon halálos zsákmány faj aposzematikus jelzését viszont nem tudják megtanulni a ragadozók, ugyanis az első találkozás után elpusztulnak. Ezt a nagyon mérgező zsákmány fajok a **Martens féle mimikriével** védik ki, azaz egy nagyon mérgező zsákmány faj egy kevésbé mérgezőt utánoz. Ha a ragadozó megtanulta elkerülni egy kevésbé mérgező zsákmány aposzematikus jelzését, akkor ezt kihasználhatja a nagyon mérgező zsákmány faj is. Erre példa a nagyon mérgező korallkígyó (*Micrurus tener*), amely a kevésbé mérgező kétfejű csavarodósiklót (*Anilius scytale*) utánozza.

Fotók:

Bal oldali: **Kétfejű csavarodósikló (*Anilius scytale*):** fekete szegély, Bernard DUPONT, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:False_Coral_Snake_\(Anilius_scytale\)_close-up_\(13929278050\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:False_Coral_Snake_(Anilius_scytale)_close-up_(13929278050).jpg)

Jobb oldali: **Müller féle mimikri (*Heliconius* fajok):** fekete szegély, yakovlev.alexey, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:M%C3%BCllerian_mimicry_\(32069052191\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:M%C3%BCllerian_mimicry_(32069052191).jpg)

Hivatkozások:

Lincoln R., Boxshall G. és Clark P. (1998): A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge: Cambridge University Press.

Háttér

Álcázás vagy kamuflázs – háttér/környezet utánzása

<https://www.youtube.com/watch?v=RBdbGPK1ZlQ>

Aggresszív vagy Peckham féle mimikri: a ragadozó a zsákmányt vagy egy arra veszélytelen fajt utánoz (farkas báránybőrben)

- ide sorolható, ha a ragadozó valamilyen jelzést utánoz, ami odacsalogatja az áldozatát, pl. táplálék, párosodás lehetősége



A fentiekkel ellentétben számos zsákmány faj úgy kerül el a ragadozók támadását, hogy **kriptikus** marad, azaz beleolvad a környezetébe, melyet rejtőszínezete teszi lehetővé. Az álcázás vagy kamuflázs során például a rágcslók bundája hasonló színű lesz, mint a talaj, feltéve ha megfelelő genetikai változatosság is megfigyelhető, amelyek közül a legmegfelelőbb szelekció révén elterjed. Ilyen módon, a főként vizuálisan zsákmányt kereső ragadozók (pl. madarak) számára nehezen észrevehetővé válik. A legextrémebb példák a környezet utánzására a botsáskák és vándorló levelek közül kerül ki (Phasmatodea - Botsáskák rendje). Ezen rovarok a környezetükben található leveleket, ágakat utánozzák. A botsáskák a mozgásukat is bevetik az álcázás során, mellyel az ágakat, leveleket lengető szellőt utánozzák. Az álcázás bajnokai megtekinthetők a belinkelt **youtube videó**n.

Nemcsak a potenciális zsákmány (ragadozó ellen) vagy gazda (paraziták vagy parazitoidok ellen) fajok folyamodhatnak mimikrihez, hanem a ragadozó, parazita vagy parazitoid fajok is. Ezen fajok az agresszív vagy Peckham féle mimikri során egy zsákmányt, vagy a zsákmány (ill. gazdára) számára előnyös, vagy veszélytelen fajt utánoznak (farkas báránybőrben). Ide sorolhatók azon orchidea fajok is, amelyek egy nőtény rovar utánoznak, hogy odacsalogassák a hímeket. Ez a mimikri típus két (ha a ragadozó, parazita vagy parazitoid az áldozatát utánozza) vagy három fajt érint. Az utánzott modellt sok esetben nem befolyásolja, hogy őt utánozza egy másik faj, esetenként azonban növekedhet vagy akár csökkenhet is a fitnessük emiatt. Ide sorolhatók az „ül és vár ragadozók” csalogató jelzései is, amely révén élelem vagy párosodás reményében magához csalogatják áldozataikat.

Fotók:

Bal oldali: **Botsáska (Phasmatodea - Botsáskák rendje)**: fekete szegély, Bernard DUPONT, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stick_Insect_\(Phasmatodea\)_\(15091394153\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stick_Insect_(Phasmatodea)_(15091394153).jpg)

Középső: **Púpos horgászhal (Melanocetus johnsonii)**: fekete szegély, Ryan Somma, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Melanocetus_johnsonii1.jpg

Jobb oldali fent: **Aposzematikus jelzés (karimás ikerszelvényes alakú)**: fekete szegély, Marshal Hedin, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eurydesmid_\(Marshal_Hedin\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eurydesmid_(Marshal_Hedin).jpg)

Jobb oldali lent: **Vénusz légyecsapója (Dionaea muscipula)** növényfaj illat anyagai és színezete rovarokat csalogat: fekete szegély, Citron / CC-BY-SA-3.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dionaea_muscipula_Brest.jpg

Háttér

Tanulás és abundancia fontos szerepe: pro- és pszeudo-aposzematikus jelleg
Aposzematikus jellegek – párválasztás, nemek egymásra találása → exaptáció

Kísérlettervezés: ismétlés, random minta, kontrol csoport

Bates féle mimikri két szalamandra fajnál.

Red-spotted newt (*Notophthalmus viridescens*): színes pöttyök – toxikus mirigyszekrétrumok

Vöröshátú szalamandra (*Plethodon cinereus*): tipikusan fekete, de egyes élőhelyeken vörös-narancs sávok az oldalán és a hátán → nincs toxin



A feltűnő, kontrasztos színezet (piros-fekete, piros-zöld, sárga-fekete, stb.) jelzi a tapasztalt ragadozó számára, hogy a préda ehetetlen vagy másképpen veszélyes. Ilyen színezettel igen sok faj (gerincesek és gerinctelenek egyaránt) rendelkezik. Ezen állatok mozgása lassú, nem rejtőzködő. A naiv ragadozók megpróbálják az ilyen jelleggel rendelkező potenciális prédákat elkapni és elfogyasztani, de eközben egy életre szóló tapasztalatot szereznek. Az aposzematikus jellegük mellett, ezen állatok általában vastag kutikulával is rendelkeznek, ahhoz, hogy a ragadozó próbálkozása ne pusztítsa el őket. Azonban ez nem zárja ki azt, hogy ne lenne ezen fajoknak is specializált ragadozójuk. Az aposzematikus jelleg kialakulása felé akkor hat a szelekció, ha az egyedek csoportos viselkedésük és rokonságban állnak egymással (lásd: Alkalmazkodás a környezethez; csereviszonyok az életmenet jellegek esetében (2) olvasóleckét). Számos szexuálisan szaporodó faj esetében az aposzematikus jellegnek az elsődleges funkciója a pártalálás volt, míg a másodlagos funkció később vált előnyössé (exaptáció). Például az aposzematikus jelleg elsődleges funkciója a agresszív rivalizálásban/megfélemlítésben volt (úgy fajon belül, mint fajok között), míg a jelleg másodlagos szerepe később alakult ki.

A mimikri kialakulása nem lehetséges fokozatos alkalmazkodás útján, kis lépésekkel, hanem valószínűbb, hogy ugrásszerű mutációs változásra van szükség, amely a modell közelébe „viszi” az utánzó fajt. Ezek alapján nem meglepő, hogy a mimetikus mintázatot szupergének szabályozzák. Az átmeneti (intermedier) formákat könnyen megkülönböztetik a ragadozók. Ebből a szempontból fontos a mimikrizáló/mimetizáló fajok szimpatikus elterjedése. A Bates féle mimikri szempontjából fontos az utánzó és utánzott faj egymáshoz viszonyított populáció mérete. Ha az utánzó faj túlságosan gyakori, akkor a ragadozó gyakran nyer megerősítést, hogy a faj fogyasztható, mindaddig, míg az ehetetlen fajjal való találkozások gyakoribbá nem válnak. Gyakori az utánzó faj nőstényére korlátozódó mimikri, mely mögött a predációs különbség rejlik; a nőstények szárnyán gyakrabban figyelhetők meg madár-ragadozók által okozott sérülések.

A mimikri kialakulása komplex folyamat. A ragadozónak többször találkoznia kell és meg kell kószolnia számos potenciális prédát mielőtt kialakul az asszociáció a toxinok hatása és a mintázat között. Ennek hatására a pro-aposzematikus jelzéssel rendelkező egyedek predációjának mértéke jóval alul marad az

előző fajjal együtt élő, hasonló ragadozóknak kitett, de pro-aposzematikus jelzéssel nem rendelkező fajok egyedeinél. Ezen jelzések annyira sikeresek lehetnek, hogy számos nem mérgező faj is utánozza őket. Azon fajok aposzematikus jelzését, melyek nem mérgezők, **pszeudo-aposzematikus** jelzésnek nevezzük. Ebben az esetben az utánzó faj a modell faj „reputációjára” hagyatkozik. Ebből kifolyólag a Bates féle mimikri **denzitás-függő**, ugyanis, ha több a „jó ízű”, mimikrivel rendelkező egyed a valóban mérgező modell egyedekhez képest, akkor a ragadozó gyorsan megtanulja, hogy a jelzés megtévesztő. Ez úgy a modell, mint a mimetizáló faj számára előnytelen következményekkel jár: mindkét esetben több egyed pusztul el vagy sérül meg, amíg a ragadozó asszociálja a rossz ízt/mérgezést a jelzéssel.

A következő feladat lényege megfelelő **vizsgálatok tervezése adott hipotézisek tesztelésére**. Vizsgálatok tervezése során fontos a megfelelő ismétlésszám, véletlenszerű mintavétel, valamint a megfelelő kontrol csoportok használata. A megfelelő ismétlésszám növeli az eredményeinkbe vetett bizalmunkat, azaz, meggyőz arról, hogy a megfigyelt hatás nemcsak a véletlen műve. A vizsgálati alanyok/foltok véletlenszerű bevonása/kijelölése a különböző kezelési és kontroll csoportokba segít elkerülni véletlenszerű kapcsolatok/korrelációkat a vizsgált változóinkon belül és/vagy azok között, amelyek nem a kezelésünk hatására vannak jelen. Végezetül, a kontrol csoportokhoz hasonlítjuk a kezelt csoportjainkat, azaz lehetővé teszük annak megállapítását, hogy a kezelésnek van-e hatása.

Fotók:

Bal oldali: ***Notophthalmus viridescens***: fekete szegély, Judy Gallagher,
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eastern_Newt_-_Notophthalmus_viridescens_-_01.jpg

Középső: ***Alapszínű Plethodon cinereus***: fekete szegély, Brian Gratwicke,
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Plethodon_cinereus.jpg

Jobb oldali: **Piros-narancs színű csíkokkal rendelkező *Plethodon cinereus***: fekete szegély, smashtonlee05,
[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Red_backed_salamander_\(Plethodon_cinereus\)_-_Flickr_-_smashtonlee05.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Red_backed_salamander_(Plethodon_cinereus)_-_Flickr_-_smashtonlee05.jpg)

Kísérlet szalamandrakkal

Két faj szimpatrikus előfordulása – Észak-Kelet USA-ban

Kérdés: *P. cinereus* - pszeudoapozematikus jelzés a közös előfordulási zónákban?

Mindkét faj begyűjtése – alumínium tárolók, búvóhelyek az alján

Kontrol: *Desmognathus ochrophaeus* – se toxin, se jelzés, de szimpatrikus az előző kettővel

Kísérleti felállítás: 7 *D.o.*, 5 *N.v.*, 4 *P.c.* sötét és 1 *P.c.* színes (természetes arányok)

- 2 óra a szabadban (ragadozókkal), 7 szimultán ismétlés, 1 későbbi időpontban

Mérés: kezdeti egyedszám, túlélő egyedek száma



A következő feladat célja a Bates féle mimikri vizsgálata két szalamandra fajnál. A *Notophthalmus viridescens* faj a testén piros foltokkal rendelkezik, mely összeegyeztethető a toxikus vegyületeket kiválasztó mirigyek jelenlétével. Egy másik faj, a *Plethodon cinereus* tipikusan sötét színezetű, hiányzik az *N. viridescens* jellemző aposzematikus szín mintázat. Habár az elterjedési területének egyes régióiban a *P. cinereus* esetében megfigyelhetők piros-narancsos színű sávok az egyedek hátán és oldalán. Annak ellenére, hogy aposzematikus jelzéssel rendelkezik, nem választ ki toxinokat. **Feltevődik a kérdés, hogy a színezete mimikri-e?** A két faj szimpatrikusan (átfedő elterjedési területek) fordul elő az Észak-Kelet USA-ban. Egyes kutatók feltételezik, hogy a *P. cinereus* esetében az *N. viridescens*-t utánzó Bates féle mimikri van jelen, és a piros-narancsos színű sávok pszeudo-aposzematikus jellegek. Ennek vizsgálatára a két szín-változatú *P. cinereus*, valamint az *N. viridescens* egyedeket magas falú (meggátolta a szökésüket) alumínium tárolókba helyezték. A tárolók aljára köveket és törmeléket helyeztek, mely lehetővé tette rejtőzködésüket. A fentiek mellett, **egy harmadik szalamandra (*Desmognathus ochrophaeus*)** fajt is kihelyeztek az előbbiekhöz hasonló alumínium tárolókba, mely egy általános kontrollként szolgált, ugyanis nem rendelkezik sem aposzematikus jelzéssel, sem toxinnal, viszont szimpatrikus előfordulású az előbbi két fajjal. A kísérlet során a különböző szalamandra fajok egyedei a természeteshez hasonló arányban voltak kihelyezve: 7 *D. ochrophaeus* (*D.o.*), 5 *N. viridescens* (*N.v.*), 4 sötét *P. cinereus* (*P.c.*) és 1 színes *P. cinereus* (*P.c.*). Az egyedek tárolókhoz való rendelése random módon történt. A tárolók két órán át voltak kihelyezve a természetes előhelyeikre, ahol a természetes körülmények között előforduló repülő ragadozóknak voltak kitéve. A vizsgálat során lejegyezték a kezdeti és a vizsgálat végén jelen lévő egyedszámokat. A kísérletet hétszer ismételték meg egy időben, míg az egész vizsgálatot egy későbbi időpontban azonos helyszínen újra megismételték.

Fotók:

Desmognathus ochrophaeus: fekete szegély, Dave Huth,
[https://commons.m.wikimedia.org/wiki/File:Allegheny_Mountain_dusky_salamander_\(Desmognathus_ochrophaeus\)__\(6243815201\).png](https://commons.m.wikimedia.org/wiki/File:Allegheny_Mountain_dusky_salamander_(Desmognathus_ochrophaeus)__(6243815201).png)

Kérdések

1. Mennyire fontos az ismétlések száma? Hogy értelmezed az eredményeket, ha az ismétlések nagyon különböznek?

Behelyezett/ megmaradt			<i>P. cinereus</i>	
	<i>N. viridescens</i>	<i>D. ochrophaeus</i>	Sötét	Piros
Első v./7 átlag	106/105	145/77	87/41	12/6
Második v./7 átl.	100/99	145/61	76/24	29/17
1. és 2. átlag	103/102	145/69	81,5/32,5	20,5/11,5

2. Hogy értelmezed az eredményeket a kontroll faj figyelembe vételével? Milyen (többlet) információhoz jutunk használatával?
3. Milyen (többlet) információhoz jutunk a sötét *P.c.* használatával? Milyen szerepe van a kísérletben? Ha eltérő viselkedésűek a fajok, hogyan használnád fel a két színezetű forma eltérő viselkedését a predációs ráta magyarázatára?
4. A második vizsgálat miért ugyanazoknak a ragadozóknak tette ki a szalamandrákat?

1. Az ismétlések használata gyakori a különböző vizsgálatok esetében. Jelen vizsgálat során két alkalommal 7 ismétléssel dolgoztak. Feltevődik a kérdés, hogy mennyire fontos az ismétlések száma? Hogy értelmezed az eredményeket, ha az ismétlések nagyon különböznek?

2. A *D. ochrophaeus*, mint általános kontroll került be a vizsgálatba (sem toxin, sem aposzematikus jelzés). Hogy értelmezed az eredményeket ezen kontroll faj figyelembe vételével? Milyen (többlet) információhoz jutunk használatával?

Az ezt a fajt érintő predáció gyakorisága hogyan járul hozzá a többi fajt érintő predációs gyakoriság értelmezéséhez?

3. A sötét, nem aposzematikus *P. cinereus* forma ugyancsak kontrollként szolgált. Milyen (többlet) információhoz jutunk a sötét *P.c.* használatával a *D.o.*-hoz képest? Milyen szerepe van a kísérletben? Ha eltérő viselkedésűek a fajok, hogyan használnád fel a két színezetű forma közötti viselkedésbeli különbséget az eltérő predációs ráta magyarázatára?

4. A második vizsgálat miért ugyanazoknak a ragadozóknak tette ki a szalamandrákat?

A **Táblázat** adatai a Brodie és Brodie 1980 tanulmányból származnak:

Brodie E. D. Jr. és Brodie E. D. Sr. (1980): Differential avoidance of mimetic salamanders by free-ranging birds. Science 208: 181–182.

Kérdések

5. Mennyiben változtatta volna meg a kísérletet, ha egyforma számú egyedeket használnak mindegyik fajból és alakból? Miben különbözik a két felállítás?
6. Melyik két csoportot hasonlítanád össze, hogy megállapítsad, hogy az *N.v.* jelzése proapozematikus-e? Miért? Az eredmények alátámasztják-e a hipotézist, hogy Bates féle mimikri a *P.c.* piros alakja? Miért?
7. Volt-e eltérés a színes *P.c.* túlélésében a két vizsgálat során? Ha volt, miért?
8. Jelez-e az átlagos túlélési különbség az első és a második kísérletsorozat között nyilvánvaló különbséget az *N.v.* és a két *P.c.* alak között? Miért segítene több ismétlés annak eldöntésében, hogy van vagy nincs valós különbség közöttük?
9. Ha nem tudod előre, hogy a piros forma nem toxikus, meg tudnád állapítani az adatok alapján? Ha igen, melyik adatokat használnád?
10. Ha nincs különbség, hogyan terveznél meg egy olyan vizsgálatot, amelyik vizsgálja ezt a kérdést? Ha van különbség, ez a különbség alátámasztja-e a hipotézist?
11. Ha a *P.c.* toxikus volna, milyen típusú mimikrivel rendelkezne? Miért?

5. Mennyiben változtatta volna meg a kísérletet ha egyforma számú egyedeket használnak mindegyik fajból és alakból? Miben különbözik a két felállítás?
6. Melyik két csoportot hasonlítanád össze annak érdekében, hogy megállapítsad hogy az *N.v.* jelzése proapozematikus-e? Miért ezt a két csoportot használnád? Az eredmények alátámasztják-e a hipotézist, hogy Bates féle mimikri a *P.c.* piros alakja? Miért?
7. Volt-e eltérés a színes *P.c.* túlélésében a két vizsgálat során? Ha volt, miért?
8. Jelez-e az átlagos túlélési különbség az első és a második kísérletsorozat között nyilvánvaló különbséget az *N.v.* és a két *P.c.* alak között? Miért segítene több ismétlés annak eldöntésében, hogy van vagy nincs valós különbség közöttük?
9. Ha nem tudod előre, hogy a piros forma nem toxikus, meg tudnád állapítani az adatok alapján? Ha igen, melyik adatokat használnád?
10. Ha nincs különbség, hogyan terveznél meg egy olyan vizsgálatot, amelyik vizsgálja ezt a kérdést? Ha van különbség, ez a különbség alátámasztja-e a hipotézist?
11. Ha a *P.c.* toxikus volna, milyen típusú mimikrivel rendelkezne? Miért?

Pillangók és a mimikri

1862 – Bates: konvergens szárny mintázat szimpatrikusan előforduló nem rokon lepkefajok esetében;

nem mérgező fajok is hasonló színezetűek → magasabb túlélési esély

Egyes Bates féle mimikrivel rendelkező pillangó fajok esetében szexuális dimorfizmus is jelen van, de a mimikri csak a nőstényekre jellemző

Hogy maradhat fent ez a párosítás, ha a mimikri mindkét nemnek előnyös?

Szexuális szelekció:

a, interszexuális szelekció - nőstény választ: 1. nagyobb fitnesszt jelentő jelleg, 2. olyan jelleg ami vonz más nőstényeket

b, intraszexuális szelekció - hím versengés: 1. territórium foglalása és megvédése, 2. magasabb rangú hímek meggátolják az alacsonyabb rangúak szaporodását – szín, mint agresszivitás jelzés

Eltérő predációs nyomás – eltérő aktivitás/viselkedés a két nem esetében

H. W. Bates volt az első aki 1862-ben leírta a konvergens szárny mintázatot szimpatrikusan előforduló, nem rokon lepkefajok esetében. Bates feltételezte, hogy ezen lepkék a ragadozók számára ehetetlenek, melyeket a ragadozók szárnymintázatuk alapján ismernek fel. Ha más ehető faj leutánozza ezen szárnymintázatokat, akkor lecsökken a predációs rátája, ugyanis a ragadozók összetévesztik őket a nem ehető fajokkal. Ez a jelenség, melyet Bates féle mimikrinek nevezünk, az első olyan példa ahol Darwin természetes szelekció révén történő evolúciós elméletét használták. A mai napig ezen lepkefajokra úgy tekintenek, mint a Bates féle mimikri megértését és tanulmányozását szolgáló modell fajok. Habár, egyes lepkefajok esetében a Bates féle mimikrinek egy másik szintű komplexitása is megfigyelhető. A fecskefarkú lepkéken (*Papilionidae* család) belül számos faj esetében megfigyelhetők nemenkénti különbségek (szexuális dimorfizmus). Ilyen hímek és nőstények közötti fizikai különbségek számos egyedi és csoportos jelleget magukba foglalhatnak, de a legtöbb esetben méret- és színbeli különbségeken alapszanak.

Feltételezhető, hogy azon fajok amelyek Bates féle mimikrit használnak a ragadozókkal szembeni védekezésre, azok esetében nem figyelhető meg szexuális dimorfizmus. Feltevődik a kérdés, hogy miért különbözik egy faj két neme akkor, ha ugyanazt a modell fajt mimetizálja? A pillangófélék (*Papilionidae*) között mégis számos olyan szexuálisan dimorf faj van, amely Bates féle mimikrivel rendelkezik, azonban ezen esetekben a mimikri a nőstényekre jellemző. Hogyan maradhat fent az a mimetikus nőstényekből és nem-mimetikus hímekből álló rendszer, ha a mimikri mindkét nem számára szelekciós előnyt jelent?

Az egyik lehetséges magyarázat, hogy a mimetikus színezet a hímek esetében csereviszonyban áll egy másik jelleggel. A természetes szelekció miért részesíti előnyben a nem-mimetikus hímeket? Erre egy lehetséges válasz a **szexuális szelekció**: lehet, hogy a mimikrivel rendelkező hímek túlélési rátája magasabb, azonban az ettől eltérő színezet esetében nagyobb a szaporodási siker. Szexuális szelekció alatt az egyedek eltérő párszerzési sikerét értjük. Két féle szexuális szelekció különíthető el: nőstény preferencia és a hímek közötti kompetíció/versengés. Ha a nőstény preferencia érvényesül (**interszexuális –nemek közötti- szelekció**), akkor a hímek között indirekt módon zajlik a kompetíció, és

a nőtények bizonyos jellege(k)el rendelkező hímekeket választanak partnerül (preferálnak). A nőtények olyan jellegeket részesíthetnek előnyben, amelyek direkt módon jelzik a hímeke fitnessét, és ezáltal a potenciális utódaik fitnessét is (pl. erős, aktív hímeke). Olyan jellegeket is preferálhatnak, amelyek kifejeződése hátrányt jelent a hímekeke, így csak a legerősebb, legenergikusabb, vagy legokosabb hímeke tudnak túlélni úgy, hogy ezen jellegekekekel rendelkeznek (pl. pávakakas farktollazata). Egy másik alternatíva, hogy a nőtények olyan hímeke-jellegekeket preferálnak, amelyek attraktívak más nőtények számára, ugyanis ezen hímeke utódai (melyek öröklék ezen jellegekeket) is vonzóak lesznek a nőtények számára. Tehát elmondható, hogy a nőtények által preferált jellegeke nem korrelálnak a hímeke túlélését elősegítő (másik fitness összetevő) jellegekeke. A preferált jellegekekekel rendelkező hímekeke nagyobb a fekunditása és így több partnert vonzanak.

Ezek alapján az tételezhető fel, hogy a lepke nőtények a nem mimetikus hímekeket preferálják, és hiába nagyobb a mimetikus hímeke túlélési sikere, és hiába kisebb a nem mimetikusak aránya, a szaporodás nagyrészeért ezen hímeke lesznek a felelősek. Ha genetikai háttere van a szárny mintázatnak, akkor idővel a természetes szelekció révén a nem-mimetikus hímeke helyettesítik a mimetikusakat a populáción belül.

Ha a szexuális szelekció másik formája áll fent (hímeke közötti versengés vagy intraszexuális –nemen belüli- szelekció), a hímeke direkt módon versengenek más hímekeke. Ez a legtöbb esetben egy **dominancia rangsorhoz** vezet, mely biztosítja számukra a direkt vagy indirekt (preferált területek elfoglalása révén) hozzáférést a nőtényekhez. A hímeke közötti versengés agresszióhoz vezethet, de legtöbbször csak agresszív jelzések sorában merül ki. A nőtények nem választanak hímet, hanem a legagresszívebb, a rangsorban a legmagasabb helyett elfoglaló hímeke meggátolnak más hímekeket a szaporodásban. Lepkéek esetében a nem-mimetikus színezet vagy az egyedi hímeke megjelenés szükséges az agresszió jelzéséhez. Ha a nem-mimetikus színezet valóban fontos az agresszió jelzésében, akkor a mimetikus hímeke, annak ellenére, hogy sikeresebbek a ragadozók elkerülésében, alulmaradnak a nőtényekért folyó versengésben. Ugyancsak, ha a színezetnek van genetikai háttere, akkor a nem-mimetikus hímeke idővel helyettesíthetik a mimetikus hímekeket.

A harmadik hipotézis az a hímeke és nőtények eltérő predációs rátáján alapszik. A nemekre jellemző eltérő viselkedés (aktivitás) eredményezheti a nemek közötti eltérő predációs rátát. Lepkéek esetében a hímeke predációs rátája jelentősen alulmaradhat a nőtények esetében tapasztaltnál, mely ha igaz, akkor a mimetikus hímeke esetében némi költség és kis szelektív előny volna tapasztalható. Ellenben ha a nőtények esetében magas a relatív predációs ráta, akkor a szelekciós előny a mimetikus nőtények esetében a nagyobb. Ha feltételezzük, hogy a mimetikus színezetnek van genetikai háttere, akkor szelekció a nőtények esetében a mimetikus színezet, míg hímeke esetében a nem-mimetikus színezet irányába történne.

Pillangók és a mimikri

534 fecskefarkú pillangó világszerte; 30 É-Amerikában, déli részen

Színes, nagy testméretű lepkék

Repülés: pár méterrel a felszín fölött, szabálytalan szárnycsapásokkal

Képesek nagy távokat repülni, de mégis kevés vándorol

Nektárfogyasztás közben is csapkodnak, hogy fenntartsák „nagy” tömegüket

1. *Battus philenor* - „rossz ízű modell” más fajoknak

a, *Papilio troilus* - hímek és nőstények is rendelkeznek mimikrirel, nincs dimorfizmus

b., *Papilio polyxenes asterius*, *Papilio joanae* - csak a nőstények rendelkeznek mimikrirel, van szexuális dimorfizmus



Világszerte hozzávetőlegesen **534 fecskefarkú pillangó faj van jelen**. Ebből 30 faj fordul elő Észak-Amerikában (főként Dél-USA). A fecskefarkú lepkék relatíve nagy méretű, színes lepkék; e családba tartoznak a világ legnagyobb fajai. Nevüket a második pár szárnyukról hátranyúló „farokról” (lehet egy kis kiszögelés vagy egy rendkívül hosszú fonálszerű képlet is) kapták. Jellegzetes röpképük van: több méterrel a földfelszín fölött repülnek, ritka (ütemtelen) szárnycsapásokkal. A kifejlett egyedek hosszú távokat képesek megtenni, ennek ellenére csak kevés faj vándorol. Nektár ivása közben, a nagy testméretüknek köszönhetően, kénytelenek csapkodni a szárnyukkal. Napozás közben széttájják a szárnyaikat, hogy ezáltal növeljék a felületüket és így a begyűjtött hőt.

A *Battus philenor* „rossz ízű” modellként szolgál négy másik ehető fecskefarkú pillangó fajnak. A *Papilio troilus* esetében úgy a hímek, mint a nőstények is rendelkeznek Bates féle mimikrirel, **nincs ivari dimorfizmus**. Ezzel szemben a *Papilio polyxenes asterius* és a *Papilio joanae* fajok esetében csak a nőstények rendelkeznek a *Battus philenor*-t utánzó Bates féle mimikrirel, azaz **jelen van az ivari dimorfizmus**.

Fotók:

Bal oldali: *Battus philenor*: fekete szegély, Greg Hume, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Battus_philenor_-_dorsal.jpg

Balról a második: *Papilio troilus*: fekete szegély, Kaldari, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Kaldari_Papilio_troilus.jpg

Balról a harmadik: *Papilio polyxenes asterius*: fekete szegély, Robert Webster / xpda.com / CC-BY-SA-4.0, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Papilio_polyxenes_asterius_P1020614a.jpg

Jobb oldali: *Papilio joanae*: fekete szegély, Charles T. and John R. Bryson, https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Papilio_joanae_male.jpg

Pillangók és a mimikri

2. *Papilio glaucus* – két nőstény forma: világos – nem-, sötét forma – mimetikus; hímek mindig világosak és nem mimetikusak, így csak a sötét forma dimorf.

- világosak (hím és nőstény): elülső szárny: sárgák, három függőleges sávval, mindkét szárny-pár: fekete szegély sárga pöttyökkel

- sötétek (csak nőstény): szárnyak mindkét oldala sötét, a szélén egy sárga (föül) és egy narancs pöttyosorral (alul)

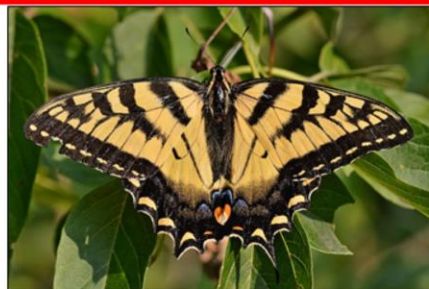
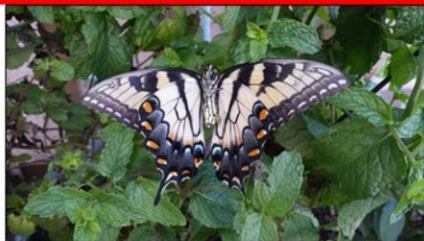
A két forma aránya változik a modell elterjedtségének függvényében: New England és Floridában a modell ritka, így a fekete változat is ritka; Carolinában a modell nagyon gyakori, így szinte csak a fekete változat van jelen

Előfordulás: lombhullató erdők, mocsár-erdők és ártéri erdők; 50 m magasan is repülhet a fák tetején, hímek megadott útvonalakat követnek (folyók, utak, partszakaszok mentén) nőstényeket keresve; fiatal hímek sáros/homokos helyeken verődnek össze ásványi ionokat gyűjtve; násztánc a két nem között késő délután

A *Papilio glaucus* esetében még bonyolultabb a helyzet, ugyanis **a nőstények dimorfikusak**: az egyik sötét és mimetikus, míg a másik világos és nem-mimetikus. A hímek ezzel szemben **sosem rendelkeznek mimikrirel**, azaz világosak. A világos hímek és nőstények sárgák, három függőleges sávval az elülső szárnyon, valamint mindkét szárny-páron megfigyelhető a sárga pöttyökkel tarkított fekete szegély. Ezzel szemben a sötét nőstények szárnya mindkét oldalon sötét, a szélén egy sárga (föül) és egy narancs pöttyosorral (alul). A világos és sötét nőstények aránya földrajzilag változik, az alapján, hogy mennyire gyakori a modell faj (*Battus philenor*). New England-ben és Floridában a modell ritka, így a fekete nőstény alak is ritkán fordul elő. Ezzel szemben Carolinában a modell nagyon gyakori, így szinte csak a fekete nőstény változat van jelen.

A *Papilio glaucus* főként lombhullató erdőkhez kötődik, annak ellenére, hogy a leggyakrabban ártéri és mocsár erdőkben fordul elő. Általában magasan repülnek a fák csúcsai között. A hímek megadott útvonalakon (pl. erdei utak, partszakaszok mentén) „járőröznek” nőstényeket keresve. A fiatal hímek sáros/homokos helyeken verődnek össze ásványi ionokat gyűjtve. A násztáncra késő délután kerül sor és a két nem libbenő tánca alkotja.

Kérdések



Kutatási terv a *P.g.* esetében:

H1. Interszexuális szelekció (nőstény válasszal) dimorfizmust eredményezve

H2. Intraszexuális szelekció (hím versengéssel) dimorfizmust eredményezve

H3. Eltérő predációs ráta a hímek és a nőstények között eredményezi a dimorfizmust

Feltételezzük, hogy a sötét *P.g.* nőstények mimikrivel rendelkeznek.

A vizsgálatba a többi faj is bevonható.

A tervnek tartalmaznia kell: a kísérletek pontos bemutatását, az indoklást (figyelembe véve a dián bemutatott információkat), várható eredményeket és értelmezésüket.

A tervnek realiztikusnak és kivitelezhetőnek kell lennie (pl. pénz és időkorlát).

A feladat egy olyan kutatás tervezése, mely alkalmas az alábbi hipotézisek egyikének a tesztelésére a *Papilio glaucus* (*P.g.*) esetében:

H1. Interszexuális szelekció eredménye (nőstény preferencia) a dimorfizmus.

H2. Intraszexuális szelekció eredménye (hím versengéssel) a dimorfizmus.

H3. Eltérő predációs ráta a hímek és a nőstények között eredményezi a dimorfizmust.

Tételezzük fel, hogy már bebizonyították, hogy a sötét nőstények Bates féle mimikrivel rendelkeznek (*Battus philenor* a modell faj). A többi faj is bevonható a vizsgálatokba, de elég csak az egyik hipotézis esetében megtervezni a vizsgálatot.

A terv során figyelembe kell venni a kísérlet tervezésről olvasottakat (ismétlések, kontroll csoportok, véletlenszerű kijelölés).

A tervnek tartalmaznia kell a kísérletek pontos bemutatása mellett az indoklást (figyelembe véve a dián bemutatott információkat), a várható eredményeket és azok értelmezését is.

A tervnek kivitelezhetőnek és realiztikusnak kell lennie (pl. pénz és időkorlát figyelembe vétele).

Fotók:

Bal oldali: **Világos *Papilio glaucus* nőstény:** fekete szegély, PumpkinSky,
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Female_Eastern_Tiger_Swallowtail_Papilio_glaucus,_ventral_side.jpg

Jobb oldali: **Hím *Papilio glaucus*:** fekete szegély, Ryan Hodnett,
[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eastern_Tiger_Swallowtail_\(Papilio_glaucus\)_\(37577909806\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Eastern_Tiger_Swallowtail_(Papilio_glaucus)_(37577909806).jpg)



EFOP-3.4.3-16-2016-00014



Jelen tananyag a Szegedi Tudományegyetemen
készült az Európai Unió támogatásával. Projekt
azonosító: EFOP-3.4.3-16-2016-00014

Szegedi Tudományegyetem
Cím: 6720 Szeged, Dugonics tér 13.
www.u-szeged.hu
www.szechenyi2020.hu



Európai Unió
Európai Szociális
Alap



BEFEKTETÉS A JÖVŐBE