

BÍRÁLAT

Székely Tamás „*Evolution of breeding systems: conflict and cooperation*” című MTA Doktori értekezéséről

Székely Tamás akadémiai doktori értekezésében a szaporodási rendszerek, fajon belül és fajok között egyaránt megfigyelhető változékonyságát kiváltó evolúciós okokat vizsgálja. A dolgozat a jelölt rendkívül sokoldalú és több szintű vizsgálatot magába foglaló munkásságáról ad összegző áttekintést, melyben három fő fejezetet találunk. Ezek az ivari dimorfizmus, a szülői kooperáció és ivari konfliktus, ill. a felnőttkori ivararány szaporodási rendszerek evolúciójában betöltött szerepét taglalják. A mű átfogó összefoglalást ad a témákkal kapcsolatos elméletekről és azok empirikus vonatkozásairól. A tárgyalás során a szerző nemcsak saját eredményeire támaszkodik, hanem széleskörű kitekintést nyújt az irodalomban fellelhető ismeretekre (értekezésében a legjelentősebb nemzetközi és hazai publikációjára hivatkozik, melyből összesen 283-at találunk). A dolgozat minőségét nagyban növeli, hogy a szaporodási rendszerek evolúciójának vizsgálata során külön-külön elemzi a különböző szerveződési szinten kialakuló mintázatokat. A jelölt sikerrel ötvözi az egyedi és populációs szinten történő terepi megfigyeléses és kísérletes kutatásokat, és a meglévő irodalmi adatokra épülő, több fajra kiterjedő metaanalitikus és komparatív vizsgálatokat. A dolgozat a tudományterület legnívósabb szaklapjaiban publikált közleményeken alapszik, melyek közül több igen gyakran citált munka. Kiemelendő, hogy a disszertációban nem tárgyalt, a jelölt nevéhez kapcsolódó publikációk (több mint 200 közlemény) is jól tükrözik a szerző irányítása alatt zajló kutatási programok magas színvonalát.

A dolgozatban felhasznált és ismertett munkák, ill. a jelölt eddigi tudományos munkássága alapján általánosságban megállapítható, hogy Székely Tamás az evolúcióbíológia, viselkedésetológia területén a nemzetközi és hazai tudományos élet kiemelkedő és elismert kutatója, aki a szaporodási rendszerek evolúciós hátterének vizsgálatában a világ egyik vezető szakembere. Tudományos eredményei nagy jelentőséggel bírnak mind a nemzetközi, mind a magyar tudományos élet számára.

Az értekezés alapján a jelölt alábbi új, jelentős tudományos eredményeit emelem ki:

- 1) Különböző rendszertani csoportokon (partimadarakon, tűzokféléken és a madarakon általában) végzett komparatív vizsgálatban kimutatta, hogy az ivari dimorfizmus evolúciójában fontos szerepet játszik a hímek közötti versengés intenzitása és az udvarlási viselkedés akrobatikus jellege.

- 2) Filogenetikai bizonyítékot szolgáltatott arra vonatkozólag, hogy a hímek és nőstények testmérete között allometrikus kapcsolat van. Madarakon igazolta az ún. Rensch-szabályt, miszerint az ivari dimorfizmus kifejezettebb, amikor a hím a nagyobb tömegű ivar, míg azon fajoknál, ahol a nőstény a nagyobb, az ivarok közti különbség elmosódottabbá válik.
- 3) Függőcinegéken végzett, rátermettségbecslésen alapuló terepi vizsgálatokban kimutatta, hogy a dezertált fészkek nagy gyakoriságát a szülők közti konfliktus eredményezi, mely az ellentétes érdekeltségükből fakad.
- 4) A széki lile kísérletes és megfigyeléses vizsgálatain keresztül bemutatta, hogy mik azok az életmenetből, továbbá az élő és élettelen környezetből fakadó tényezők, melyek befolyásolják a szülők utódgondozása során fellépő konfliktus- és kooperációs helyzeteket, és ezek hogyan hatnak a faj szaporodási rendszerének evolúciójára.
- 5) Három közeli rokon lilefajnál végzett terepi kísérletben igazolta, hogy a költőtárs elvesztése utáni újrapárosodási esélyek ivaronként és fajonként változhatnak, és ezt a változatosságot nagy valószínűséggel a felnőttkori ivarányokból fakadó kényszerek alakítják ki.
- 6) Fontos összefoglaló (*review*) cikkeket írt az ivari konfliktusnak a szaporodási rendszerek evolúciójában betöltött szerepéről. Ezek a munkák nemcsak a téma alapjait és fejlődését mutatják be az eddigi kutatások eredményeinek tükrében, hanem rámutatnak az elméleti modellek hiányosságaira, és útmutatónak szolgálnak a jövőbeni kutatásokhoz.
- 7) Az egyik szülő utódgondozásba történő befektetésének manipulálásával kapott kísérletes eredményeket összegyűjtötte a szakirodalomból, és metaanalitikus megközelítést alkalmazva bebizonyította, hogy a partner lecsökkent utódgondozását az ivarok csak részben és különböző mértékben képesek kompenzálni a madaraknál.
- 8) 18 partimadár összehasonlító filogenetikai vizsgálatával kimutatta, hogy fordított ivari szerepek (pl. hím utódgondozás, nőstények közti intenzív versengés) azon fajoknál alakul ki, ahol a felnőttkori ivarány nagymértékben a hímek felé tolódik el.

- 9) Egy madarakon elvégzett, átfogó komparatív vizsgálatban igazolta, hogy a párok közötti válások és a páron kívüli párzások gyakorisága összefügg a felnőttkori ivararánnal. Ezt a mintázatot azzal magyarázta, hogy azoknál a fajoknál, amelyekre a nőtények túlsúlya jellemző, nagyobb az újbóli párosodás esélye, míg a fordított esetben, a hímek túlsúlyakor az ivarok érdekei a gyakori félrelépések felé tolódnak. Ez az eredmény elsőként illusztrálja az ivararány szociális viselkedésre gyakorolt hatását.
- 10) Egy másik filogenetikai vizsgálatban kimutatta, hogy a madaraknál a felnőttkori ivararány nincs kapcsolatban a születéskor vagy a fiókakorban mérhető ivararánnal. Ugyanakkor, a felnőttkori ivararányt jól prediktálja, számos zavaró tényező kontrollálása mellett, a felnőtt hímek és nőtények mortalitásában jelentkező különbsége. Ezek az eredmények arra mutatnak rá, hogy a hímek és a nőtények arányát egy populációban a felnőttkorban ható ivarspecifikus szelekciós kényszerek szabályozzák.
- 11) Egy összefoglaló munkában kifejti a felnőttkori ivararány szaporodásbiológiai jelentőségét, s rámutat az operatív ivararány kvantifikálásának a felnőttkori ivararánnal párhuzamosan történő vizsgálatának fontosságára.

Kérdések, észrevételek az értekezéssel kapcsolatosan:

- 1) Az általános felépítéssel kapcsolatban sajnálattal figyeltem meg, hogy a dolgozat három fő fejezete nem követ egy egységes szerkezeti sémát. Az ivari dimorfizmussal foglalkozó rész a tudományos publikációkban megszokott, Bevezető–Módszertan–Eredmények–Diskusszió felosztásba beágyazva tárgyalja a jelölt idevonatkozó kutatásait, míg a másik két fejezet *review* jellegű, amelyekben az eredmények csak mint egy-egy példa jelennek meg, más irodalmi példákba beágyazva. Ennek következtében a tézisekben kiemelt fontos eredmények nincsenek kellőképpen kihangsúlyozva az utolsó két fejezetben, és a dolgozat elolvasása során nem derül ki, hogy a szerző mit tart új és fontos elemnek a doktori munkájában. Ezzel a fajta tárgyalásmóddal önmagában nem lenne probléma, hiszen hasznos és hiánypótló összefoglalót nyújt a témában magyar nyelven. Jó lett volna azonban, ha a jelölt ezt a megközelítést az egész dolgozatban egységesíti úgy, hogy közben kiemelten elkülönülnek a saját és a mások által végzett kutatások eredményei.
- 2) Az ivari dimorfizmussal foglalkozó cikkekben használt mérőszám a *log*(hím méret) – *log*(nőtény méret), ami az ivarok tömegének arányával operál. Ez a változó gyakorlatilag a hímekre és a nőtényekre ható szelekciós erők eredőjét

foglalja magában, de nem alkalmas ivarspecifikus tényezők elkülönítésére. Matematikailag megközelítve, egy arányt kifejező tört értéke akkor magas, ha vagy a számláló értéke nagy, és/vagy a nevező értéke kicsi. Tehát egy faj magas ivari dimorfizmusa fakadhat abból, hogy a hím nagyon nagy, vagy abból hogy a tojó nagyon kicsi (ill. e két lehetőség keveréke). Ezeket a scenáriókat teljesen más biológiai mechanizmusok – hímre és tojóra külön-külön ható szelekciós folyamatok – szabályozzák, és az ivarspecifikus hatásokat nem feltétlenül érthetjük meg, ha az ivari dimorfizmusra helyezzük a hangsúlyt. Egy másik probléma az ivari dimorfizmus használatával, hogy figyelmen kívül hagyja az ivarok közti genetikai korrelációt. A testméret genetikai szabályozása többnyire autoszomális jellegű, így ha egy nagy méretű hím valamilyen okból előnyt élvez a párba állás és szaporodás során, akkor az ő tesméletét a nőstény utódok is örökölni fogják. Ennek következtében, hiába működik egy erős szelekció a nagy méretű hímek irányában, a genetikai korrelációk következtében a nőstények is a nagyobb testméret felé fognak eltolódni – ha ez a változás számukra neutrális. Ezért egy látszólag alacsony szintű ivari dimorfizmus mögött is lehet intenzív evolúciós tényező. A dolgozatban bemutatott eredmények alapján a szerző azt a következtetést vonja le, hogy az ivari dimorfizmus evolúciójában fontos szerepet játszik a hímek közötti versengés intenzitása és udvarlási viselkedésük akrobatikus jellege. Értelmezhetőek-e az eredmények a nőstényekre ható szelekciós mechanizmusok eredőjeként?

- 3) A párosodási versengés (*mating competition*) hipotézis tesztelése során a szerző az ivari szelekció intenzitásának leírására a szociális párosodási rendszerek főbb kategóriáit használta. A madaraknál a szociálisan monogám kapcsolatok is rejthetnek magukban intenzív versengési szituációkat, amelyeket a párzási szokások alakítanak ki. Például sok fajnál leírták a páron kívüli kopulációk jelentőségét, melyek a szociális szinttől elkülönülő, genetikai párosodási rendszereket rajzolnak ki. Az ivari dimorfizmussal kapcsolatos vizsgálatokban figyelembe vette-e a szerző az ilyen jellegű, párzási szinten jelentkező mintázatokat, esetleg kontrollált-e valamilyen szinten a fajok páron kívüli kopulációs rátájára?
- 4) Az ivari kooperációval és konfliktussal foglalkozó részekben bemutatott legtöbb elméleti modell azon a feltevésen alapul, hogy egy adott szülő fel tudja mérni az aktuális költési esemény haszon/költség vonzatát, és szülői befektetését ennek megfelelően állítja be. Az ilyen flexibilis stratégiák megléte azt jelenti, hogy a többször költő madarak (vagy más állatsoportok) minden egyes költés során az éppen ható körülményektől függően állítják be az utódgondozásban vállalt szerepüket. Az ilyen plaszticitás kialakulásának azonban lehet bizonyos költsége (pl. kognitív képességek és fiziológiai kontrollmechanizmusok fenntartása szükséges hozzá); ráadásul elképzelhetőek olyan modellek, melyek konzisztens

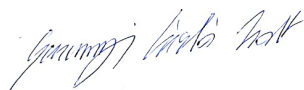
stratégiákat feltételeznek. Pl. az *ún. pace-of-life* szindromák elmélete szerint az egyedek stabil rizikóvállaló, ill. rizikókerülő stratégiákat követhetnek életük során, melyek megnyilvánulnak az életmenetet leíró bélyegekben és a viselkedésben is, továbbá kihatással lehetnek az egyed általános szülői kooperációs készségére. Van-e adat arra vonatkozólag (pl. a függőcinegétől vagy a széki lilétől), hogy a költési események között az egyed dezertálási valószínűsége nagymértékben változik? Ismeretes-e olyan példa az irodalomból, amelyben kimutatták, hogy az egyedek szülői ráfordítása vagy kooperációra való készsége repetábilis a költések között?

- 5) A szülői konfliktusról és kooperációról szóló értekezés kizárólag a hím és a nőstény szülők szerepét tárgyalja. Nem esik szó az utódgondozás harmadik fontos szereplőjéről, magáról az utódról. Hogyan tudják befolyásolni az utódok a szülők közti evolúciós játékot? Pl. ismeretes-e a függőcinegéknél vagy a széki lilénél, hogy a fészkalj minősége (tojások mérete, fiókák kondíciója, ivararánya stb.) befolyásolja az egyes szülők dezertálási valószínűségét?
- 6) Mindhárom rész (dimorfizmus, kooperáció és konfliktus, felnőttkori ivararány) evolúciós időskálán mérve dinamikusan változó jelenségekkel foglalkozik, melyekben legalább két szereplő (nőstény és hím) vesz részt, és az egyik szereplővel történt változások oda- és visszahathatnak a másik szereplőre. Az ilyen evolúciós „versenyfutást” tanulmányozó filogenetikai komparatív vizsgálatok egyik nehézsége, hogy a fajoknál ma megfigyelhető mintázatok nem feltétlenül a „versenyfutás” végeredményét tükrözik, hanem annak különböző állomásait. Ennek következtében pl. egy detektált utódgondozási mintázat jelentheti azt a helyzetet, amikor az egyik ivar rátermettségi optimumának növelése érdekében tett evolúciós lépés eredménye fejeződik ki (kiélezett konfliktus), vagy azt, amikor a két ivar rátermettsége optimuma már beállt az evolúciós idők alatt (relaxált konfliktus). Történtek-e olyan komparatív vizsgálatok, melyekben az ilyen „versenyfutást”-os mechanizmusok kerültek górcső alá (pl. evolúciósan idősebb és fiatalabb leszármazási vonalak összehasonlítása)?
- 7) A felnőttkori ivararányal foglalkozó tanulmányokban a felnőttek populációjában megszámálható hímek és nőstények aránya a kulcsváltozó, és e mérőszám pontossága nagymértékben függ a vizsgált populáció méretétől. Pl. egy nagyobb mintában egy 0,6-os ivararány egy ténylegesen hím túlsúlyos populációt tükröz, míg egy kisebb mintában ugyanez az érték statisztikailag nem különíthető a 0,5 körüli random varianciától, ami a hímek és tojók egyenlő arányát jelenti. A fajspecifikus ivararánybecslések, azaz a komparatív vizsgálatokban használt adatpontok mögött igen változatos mintaelemszámok állnak, így az adatok precíziója nem homogén. Ez a potenciálisan zavaró hatás

nem feltétlenül véletlen zajként jelentkeznek, mert az egyes fajokról rendelkezésre álló minták nagyságát számos biológiai tényező befolyásolja (ami sokszor a fokális változót is befolyásolhatja). Pl. valószínű, hogy a kis denzitással rendelkező, rejtett életmódot folytató vagy valamilyen okból nehezen csapdázható fajoktól általában kisebb mintákat tudunk gyűjteni, így a belőlük számolt ivararányok szisztematikusan kisebb precízióval párosulnak. A másik probléma a mintanagyságok heterogenitásával kapcsolatos, hogy a kis populációk demográfiájában nagyobb mértékben érvényesülhetnek sztochasztikus hatások, így az azokból becsült ivararányoknak más biológiai jelentése lehet, mint a nagyobb és stabil populációkból származó becsléseknek. Az ivararányok komparatív vizsgálatában történt-e bármiféle törekvés a mintanagyságok heterogenitásából származó potenciális zavaró hatás kiküszöbölésére?

- 8) A felnőttkori ivararány evolúcióját célzó vizsgálatokkal kapcsolatban megfogalmazható másik zavaró tényező lehet a fajon belüli variancia. A szerző kitér arra, hogy az ivararány változhat a populációk között térben és időben. Ha ennek következtében a fajon belül kialakuló variancia jelentős, akkor felmerül a kérdés, hogy a komparatív vizsgálatokban használt fajspecifikus becslés – feltételezhetően a különböző populációkból származó arányok súlyozott átlaga – mennyi biológiai relevanciával bír. Ismeretes-e a bélyeg fajon belüli repetabilitása? Ha a fajon belüli variancia jelentős, milyen evolúciós tényezők alakíthatják ki, és milyen komparatív vizsgálatokat javasol ezek vizsgálatára?
- 9) A disszertáció körültekintően szerkesztett, a zavaró helyesírási, elírási, szerkesztési hibák elhanyagolható mértékűek, amelyek közül csupán kettőt említenek meg.
 - a. 15. old. „Methods” első két sora egy korábbi változathoz megmaradt szöveg,
 - b. 38. old. 2. bekezdés 2. sorában hivatkozást találunk egy szövegdobozra (Box 3.1.), de ezt az elemet nem találtam (csak a szövegdoboz feliratozását az oldal alján).

Összegezve a bírálatot, Székely Tamás kiemelkedő tudományos eredményeit megfelelőnek tartom az MTA doktori cím megszerzéséhez, azok jelentősen hozzájárulnak az adott tudományterület fejlődéséhez. Javaslom az értekezés elfogadását és a nyilvános védés kitűzését.



Garamszegi László Zsolt