



OPTIMÁLIS SZEZONÁLIS VISELKEDÉS: MODELLEK ÉS PERSPEKTÍVÁK

Életstratégia négy évszakra

A szezonálisan változó környezeti tényezők jól meghatározott éves ciklusokat generálnak az egész Földön, amikhez az élőlények nagyon változatos módon alkalmazkodtak. E diverz életmenetek evolúciós háttere azonban még kevésbé feltárt. Ebben a cikkben felvillantom ezen alkalmazkodás néhány példáját, vázolom a szezonális viselkedés modellezésére használt technikát és bemutatok néhány elméleti esettanulmányt. Reményeim szerint ezek illusztrálják, hogy az optimális szezonális viselkedést leíró modellek mennyire hozzájárultak a szezonális környezethez való biológiai alkalmazkodás jobb megértéséhez. A gerinceseken túl egyes gerinctelen fajok szezonális viselkedésének vizsgálata további új lehetőséget nyithat.

A Föld forgástengelyének a keringési síkhoz viszonyított megdőlése miatt az egész bolygón szabályosan ismétlődő, periodikus változások figyelhetők meg: az évszakok, melyek a sarkköröktől az egyenlítőig változatosan jelennek meg az éghajlatban. Fontos megjegyeznünk, hogy még az olyan nagyon kiegyenlítettnek gondolt habitatok, mint az óceánfenék vagy a mély barlangok sem mentesek a szezonális hatásoktól. Látva, hogy a szezonális hatás mennyire meghatározó a Föld életében, nem meglepő, hogy az élőlények rendkívül változatos módon alkalmazkodtak a periodikusan változó környezeti feltételekhez.

Éves rutinok

A vándorlás az egyik leginkább feltűnő viselkedési adaptáció a szezonálitáshoz. Minden évben madarak milliárdjai kelnek útra, az afrikai szavannákon patások milliói több száz kilométeren keresztül követik az esőzéseket. A tengerekben teknősök tesznek meg rendszeresen több ezer kilométert a költő és táplálkozó területeik között (pl. [6]).

A vándorlás nem az egyetlen lehetőség az élőlények számára, hogy megbirkózzanak a szezonális környezet jelentette kihívásokkal: a fiziológiai állapot megváltoztatása szintén hatékony lehet. Ennek egy tipikus példája a dormancia, amikor az élőlények szinte teljesen felfüggesztik növekedésüket, mozdulatlanokká válnak és jelentősen csökkentik anyagcseréjüket. A kemény fagyok beköszönte előtt sok ízeltlábú és „hidegvérű” gerinces termel fagyálló vegyületeket, amelyek csökkentik a szövetekben és sejtekben megjelenő jégkristályok okozta károsodás mértékét.

A szezonálitáshoz való alkalmazkodás azonban nem csak a kedvezőtlen időszakok hatásainak elkerüléséről szól. Legalább ilyen fontos a kedvező időszakok hatékony kihasználása is. Ez rendszerint a szaporodás és más energiaigényes tevékenységek (pl. madaraknál a vedlés) pontos időzítését jelenti, hogy be lehessen őket illeszteni a sokszor nagyon rövid kedvező periódusokba. A kedvező és kedvezőtlen időszakok váltakozása jelentősen befolyásolja az élőlényeket; az egyik periódusbeli körülmények meghatározhatják a következőben

nyújtott teljesítményt. Salton és munkatársai [19] két pingvineknél (*Eudyptula minor*) kimutatták, hogy a télen súlyosabb egyedek nagyobb sikerrel szaporodtak a következő nyáron, mint a könnyebb egyedek. Ezek a szezonokon átívelő ("carry over") hatások [5] a vándorló élőlények esetében is fontosak lehetnek.

Életmenet-kutatások – fókuszban a szaporodás

A kurrens életmenet-kutatások egyik nagy kihívása az élőlények szezonális környezethez való alkalmazkodásának megértése. A "klasszikus" életmenet-elméletek főleg a szaporodás korfüggő időzítésére koncentráltak, hogy elsőként mikor vagy éppen hányszor szaporodjon élete folyamán egy egyed [17;20]. Az ilyen típusú modellek általában a következő feltevéseken alapulnak: (i) az egyedek csak koruk (néha méretük) tekintetében különböznek egymástól; (ii) a túlélés és termékenység a kor (méret) tetszőleges függvénye; és (iii) az egyedek évente egyszer döntenek szaporodásukról [9]. Ezek a modellek, bár a maguk nemében igen sikeresek voltak, számos érdekes kérdésre nem tudtak választ adni. Többek között azért, mert e modellek csak a szaporodásra koncentráltak, de nem vizsgálták a vedlés, a vándorlás vagy a hibernáció szerepét, annak ellenére, hogy e viselkedések fontos elemei lehetnek az élőlények életmenetének. Számos érdekes fiziológia részlet (mint az energiataralékok vagy az immunrendszer) is kimaradt, mivel e modellek – a kor és méretbeli különbségektől eltekintve – csak egyforma egyedeket voltak képesek kezelni. Az évenkénti döntések feltételezése nyilván megakadályozta a viselkedési döntések finomabb skálán történő – a szezonális megértéséhez elengedhetetlen – elemzését.

A fentiek alapján a szezonális viselkedés megértéséhez más, több lehetőséget kínáló megközelítésre van szükség, ezt nyújtja, a McNamara és Houston-féle *állapotfüggő életmenetek elmélete* [9].

Állapotfüggő életmenetek

Az állapotfüggő életmenet-modellekben az állapot fogalma az egyed és környezete minden olyan jellemzőjét magában foglalja, ami jelentősen befolyásolja az egyed viselkedésének hatásait [8]. Az állapot elemei lehetnek az egyed fiziológiai tulajdonságai, mint az energiataralékok, fertőzöttség vagy hormonok szintje; morfológiája, mint nagyság, alak vagy tollazat minősége; és a viselkedése jellemzői, mint az agresszivitás, tanulási

vagy táplálkozási képességek. A környezet bizonyos tényezői, mint a táplálékosság, territórium minőség, térbeli pozíció vagy külső hőmérséklet szintén lehetnek az állapot részei. Továbbá, az egyed szociális környezete is – például csapatnagyság vagy a pár minősége – hozzájárulhatnak az állapothoz. Az állapotfüggő modellekben az egyedek állapotát az állapotváltozók reprezentálják. E modellek másik meghatározója a stratégia, ami megszabja a viselkedést az állapot függvényében.

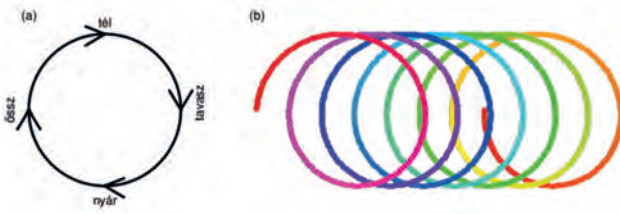
Az állapotváltozók és a stratégia mellett az állapotalapú megközelítés további fontos eleme az úgynevezett *populációs vetítési mátrix* (*population projection matrix*). E mátrix a_{xy} elemei megadják, hogyan viszonyul az x állapotú egyedek száma az egy időegységgel későbbi, y állapotú egyedek számához.

Egy adott vetítési mátrix meghatározza a populáció demográfiáját, ami viszont minden egyes lehetséges állapothoz megadja, hogy a hozzájuk tartozó egyedek száma hogyan változik az idővel (állapoteloszlás). A vetítési mátrix ebből következő fontos tulajdonsága, hogy a mátrix legnagyobb sajátértéke (*eigenvalue*) egyenlő a populáció növekedési rátájával. Mivel a vetítési mátrix a stratégia függvénye, így a stratégia növekedési rátája, másképpen *fitnessze* is kiszámítható.

A populációban a lehetséges stratégiák közül a maximális fitnessű stratégia válik egyeduralmukodóvá, ezt hívjuk optimális stratégiának. Az optimális stratégia meghatározásának egyik lehetséges módja a nyers erő alkalmazása: az összes lehetséges stratégia legenerálása és kiértékelése után kiválasztjuk a legmagasabb fitnessszel rendelkezőt. A gond ezzel a megközelítéssel, hogy a lehetséges stratégiák száma az állapotok

Fekete rigó (Dr. Németh Zoltán felvétele)





1. ábra. (a) Az éves ciklus okozta probléma a visszafelé indukció alkalmazása során. Ha csak ciklusban gondolkodunk, nincs honnan kezdeni a visszafelé indukciót. (b) A megoldás a ciklus kigöngyölítése egymásba kapcsolódó spirálokká.

és viselkedési opciók számának növekedésével exponenciálisan nő. Ha van három lehetséges viselkedésünk (pl. vedlés, költés, csak-létezés) és két állapotváltóznk (pl. energiatartalék és tollminőség), mindkettő 13 lehetséges értékkel, akkor a lehetséges stratégiák száma $3^{169} \sim 10^{80}$, ami több mint a látható univerzum atomjainak száma. Ezért a nyers erő csak nagyon egyszerű problémák esetében alkalmazható, a szezonális viselkedés megértése azonban nem tartozik ezek közé.

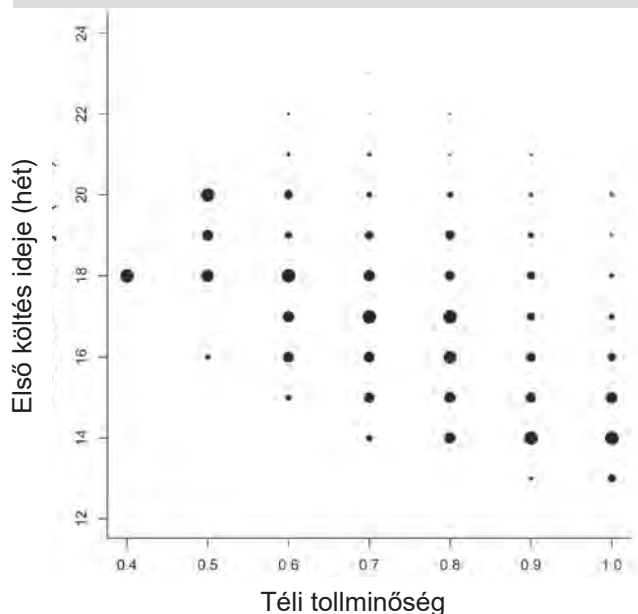
Mérlegelési szempontok a jövőből

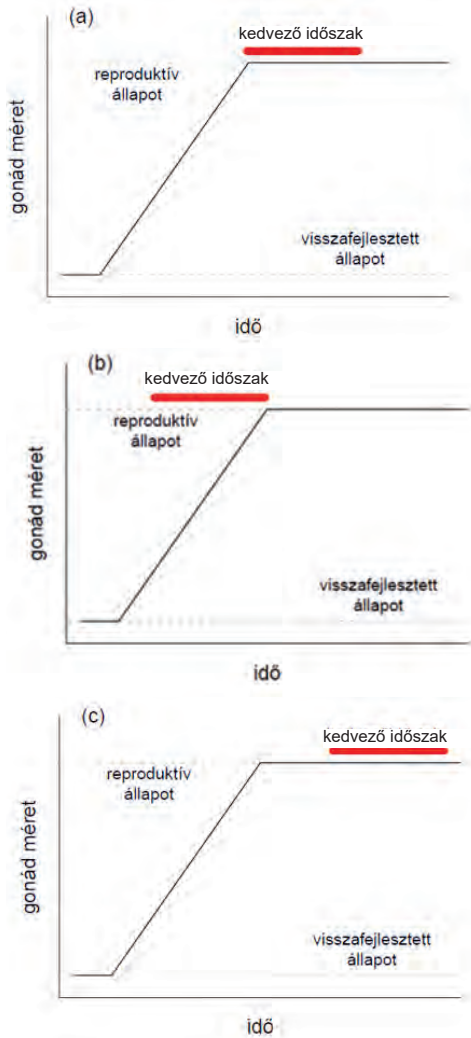
Megtalálni egy szezonális környezetben az optimális viselkedést nem egyszerű feladat. Először is a különböző viselkedési elemek haszna és költsége változhat az év folyamán. A zsírtartalékok magas szinten tartása például előnyös a hideg tél folyamán, de nyáron szükségtelenül korlátozhatja az egyed mozgási képességeit. Másodszor, a jelenbeli viselkedés hat a jövőbeni állapotra, ami viszont befolyásolhatja a jövőbeli viselkedést. Harmadszor, bizonyos viselkedés-elemek nem kompatibilisek egymással, vagyis nem hajthatók végre egyszerre, mint ahogy a madarak nem tudnak egyszerre utódokat nevelni és vándorolni. Ebben az esetben nem elegendő egy optimális időpontot találni az egyik viselkedés végrehajtására, de azt is fontos megvizsgálni, hogy van-e másik alkalmas időpont a másik viselkedésre is. E nehézségek miatt csakis egy rendszerszintű megközelítés alkalmazható az optimális szezonális viselkedés megtalálására [10]. A Houston és McNamara-féle állapotfüggő sztochasztikus dinamikus programozáson alapuló, *optimális éves viselkedési rutinok elmélete* [8] pont egy ilyen holisztikus megközelítést tesz lehetővé.

E megközelítésben az időt rövid szakaszokra osztják és felteszik, hogy az egyed minden időszak kezdetén dönt – az állapota alapján –, hogy az időszak

folyamán milyen viselkedést követ. Ez meghatározza a következő szakasz kezdetén az állapotát. E keretrendszerben az optimális viselkedés megtalálása az úgynevezett *visszafelé indukcióval* történik. Az eljárás egy végső időpontból indul, ahol az egyedek szaporodási sikerét a terminális jutalom adja meg, melynek értéke az egyed állapotától függ. Egy gyakran használt végső időpont a téli viselkedés vizsgálatánál a tavasz kezdete. Ekkor nem alaptalan feltételezni, hogy a több zsírtartalékkal rendelkező egyedek magasabb szaporodási sikerre tesznek szert a beköszöntő szezonban, vagyis a terminális jutalom növekszik a tartalékok szintjével. A végső jutalom ismeretében meghatározható az egygel korábbi időpontban minden egyes viselkedés értéke. Egy adott állapotban az a viselkedés lesz az optimális, amely legnagyobb valószínűséggel eredményezi a minél magasabb terminális jutalommal járó végső állapot elérését. E megfontolások alapján azonban minden egyes végső időpontbelinél egygel korábbi állapothoz rendelhető egy szaporodási érték, amely "terminális" jutalomként funkcionálva lehetővé teszi egy még korábbi időpontra az optimális viselkedés és ezzel együtt egy új "terminális" jutalom kiszámítását. E lépéseket ismételve tetszőleges korábbi időpontokra meghatározhatjuk az optimális viselkedést és a hozzá

2. ábra. A madarak vándorlását, tollzatának vedlését és szaporodását vizsgáló modellben a modellezett egyedek téli tollminősége (0: nagyon rossz, 1: frissen vedlett, kiváló) erős negatív kapcsolatban van a költés kezdésének idejével: minél jobb a tollminőség, annál hamarabb kezdenek költeni az egyedek. A korai költés fontos, mert így több idő jut a fiókák felnövekedésére, megerősödésére ([3] alapján).





3. ábra A kedvező időszak (tavasz) kezdetének bizonytalansága. (a) Ha a tavasz egy fix időpontban kezdődik, akkor az egyedek időben el tudják kezdeni az ivarmirigyeik (gonádjaik) fejlesztését, hogy mire a tavasz beköszönt, teljesen fejlett gonádokkal el tudjanak kezdeni szaporodni. (b) és (c) A tavasz kezdete bizonytalan. (b) A tavasz a vártnál hamarabb kezdődik, az egyedek lekésik a szaporodási időszakot, mivel gonádjaik nem fejlődtek időben vissza. (c) A tavasz a vártnál később kezdődik, az egyedek túl hamar fejlesztik vissza az ivarmirigyeiket, amiért így jelentős költségeket kell fizetniük (pl. nagyobb tömeggel kell repülniük).

tartozó szaporodási értékeket [8]. Ha elég sokáig megyünk vissza az időben, akkor a viselkedés és a hozzá tartozó szaporodási érték konvergál egy úgynevezett határstratégiához (limiting strategy) és szaporodási értékhez, amely már független a terminális jutalomtól. Egyszerű esetekben, amint azt láttuk a téli viselkedés tanulmányozásánál is, a végső időpont és a terminális jutalom egyértelműen meghatározható. Ezután már az optimális viselkedés kiszámítása sem jelent problémát.

Az ennél tágabb optimális szezonális viselkedés meghatározása azonban jóval komplikáltabb, mivel ebben az esetben nincs egy jól meghatározható végső időpont (1. ábra), ahol viszonylag egyszerű feltételek mentén definiálható volna a terminális jutalom [8]. Ennek oka, hogy a jelenlegi szaporodási érték függ a jövőbeni viselkedéstől, de egy ciklikus, szezonális környezetben a jövő a múlt. A tavaszi szaporodási érték és így a tavaszi viselkedés függ a nyári viselkedéstől, ami függ az őszi viselkedéstől, azt viszont a téli viselkedés határozza meg, ami függ a tavaszi viselkedéstől. A kör bezárult, az optimális tavaszi viselkedés meghatározásához ismernünk kellene az optimális tavaszi viselkedést. Ahhoz, hogy a visszafelé indukció technikáját alkalmazhassuk, valahogy be kell törnünk ebbe a körbe, ki kell göngyölytölnünk azt; a ciklikus környezetre nem egyetlen körként tekintünk, hanem egymáshoz kapcsolt spirál menetekként, ahol az egyik éves ciklus kezdete a másik vége [8]. Ez esetben szinte tetszőleges terminális jutalommal kezdhetjük a visszafelé indukciót valahol a távoli jövőben és haladhatunk vissza a jelenbeli viselkedés megoldása felé. Technikailag ez azt jelenti, hogy ha egy évre megoldottuk a viselkedést és így rendelkezünk az év eleji szaporodási értékekkel, akkor ezen értékeket használhatjuk az előző év (az időben visszafelé haladunk!) terminális jutalmaként [8]. Ezt az eljárást elég sokszor megismételve, az éven belüli viselkedés és szaporodási értékek egy határértékhez konvergálnak [8]. Ez a konvergált viselkedés lesz az optimális szezonális viselkedés (optimal annual routine).

Fontos megjegyezni, hogy a konvergált viselkedés nem az egyedek aktuálisan követett viselkedését adja meg, hanem csak a stratégiát. Ahhoz, hogy megkapjuk az aktuális viselkedést, két lehetőségünk van. Egyrészt az ún. *előre indukció* módszerével kiszámíthatjuk az aktuális állapoteloszlást, ami a stratégiával együtt már megadja az aktuális viselkedést. Ezzel a módszerrel jósolhatjuk egy átlagos egyed viselkedését, vagy pontosabban, a populáció átlagos viselkedését. A másik lehetőség, hogy egyedalapú szimulációt építünk, amelyben az egyedek az optimális stratégia által meghatározott szabályok alapján viselkednek. Ez a módszer lehetővé teszi a különböző viselkedés- és állapotelemek egyetlen belüli korrelációinak vizsgálatát is (2. ábra) [8].

Esettanulmányok: alkalmazkodás a szezonálitáshoz

Egy széles körben ismert jelenség, hogy a trópusi, kevésbé szezonális területeken élő madarak kisebb fészekalakokat raknak, mint a jóval szezonálisabb, mérsékelt övi

területeken élő társaik. Annak ellenére, hogy e kapcsolat létezését számos empirikus vizsgálat eredménye is támogatja, evolúciós értelmezése nem egyértelmű. A két leginkább elfogadott, egymást nem feltétlenül kizáró magyarázat az Ashmole-féle hipotézis (a szezonálisabb környezetben a nyári táplálékhiány csökkenti a madarak közötti versengést, ez teszi lehetővé a nagyobb fészekalj felnevelését), és a fészekpredációs hipotézis (a trópusokon magas fészekpredáció hatására alakulnak ki a kisebb fészekaljok). E két érvelés elméleti vizsgálatára dolgozott ki McNamara és néhány munkatársa [11] egy részletes szezonális viselkedési modellt. A modellben az egyedek eldönthetik, hogy mikor, mennyi tojást raknak, majd mennyi ideig gondozzák a kikelt fiókákat, figyelembe véve, hogy ha sok egyed él a területen, akkor egy egyedre kevesebb táplálék jut. A modell eredményei szerint a fészekaljméretnek a környezet szezonális változásához elegendő a táplálék szezonális változtatása, vagyis a modell inkább Ashmole hipotézisével van összhangban.

A tollazat a madarak életének egy fontos tényezője. A tollak azonban állandóan kopnak, így rendszeresen meg kell őket újítani. A megújulás folyamata a vedlés, mely egy hosszú és igen költséges folyamat, hiszen a madarak testtömegük közel 10 százalékát lecserélik ilyenkor. A vedlés beillesztése az éves ciklusba nem egyszerű, hiszen olyan más, szintén idő-, és energiaigényes folyamatokkal "versenyez" az erőforrásokért, mint a szaporodás vagy a vándorlás. Két optimális szezonális viselkedési modellel vizsgáltuk [1;2] a vedlés időzítését befolyásoló tényezőket állandó és vándorló madarak esetében. Eredményeink alapján a táplálék szezonális változhatóságának mértéke az egyik

legfontosabb meghatározója a vedlési stratégiáknak. Állandó madarak esetében erősen szezonális környezetben az egyedek közvetlenül a költés után vedlenek. Vándorló fajoknál a két leggyakoribb vedlési-vándorlási stratégia a nyári és a téli vedlés. Az optimális szezonális viselkedési modell [1] szerint a nyári vedlés akkor kedvező, ha egy nagyon erős nyári táplálékcsúcs van a költő területen, de a telelő területen a táplálék kevésbé szezonális. Téli vedlésre akkor számíthatunk a modell szerint, ha mind a telelő-, mind a költőterületen szezonális a táplálék, de ellenkező fázisban.

Az optimális éves viselkedés vizsgálata nem korlátozódik csak a gerincesekre. Varpe munkatársaival [23] egy tengeri evezőlábú rák esetében modellezte az erősen szezonális környezetben történő szaporodás időzítésének problémáját. Modellállatuk, egy evezőlábú rák, a Déli-Óceán rövid, de termékeny nyara folyamán a nyílt tengeri, felszín közeli vizekben legeli a fitoplankton. A kemény telet a rákok a mélységi vizekbe húzódva vészelelik át, ahol szinte minden élettevékenységüket felfüggesztve diapauzába merülnek. Mivel a nyár rövidsége jelentősen korlátozza a fejlődésre rendelkezésre álló időt, ezért a rögtön a nyár elején lerakott petéknek a legjobbak a kilátásaik a túlélésre. A modell szerint azonban jelentős eltérés lehet a peték számára optimális, illetve a szülők számára optimális peterakási idők között. A szülők ugyanis nem a peték, hanem a saját szaporodási sikerük maximalizálására "törekednek". Számukra tehát jobban megéri később lerakni a petéket, mivel így többet táplálkozva jóval több petét tudnak lerakni. Ez a petemenyiség-növekedés bőven kárpótol a peték kilátásainak a későbbi peterakás okozta csökkenéséért.

Ugyanezt a modellt használva, vizsgálták azt is, hogy mi okozza, hogy egyes rákok még a nyár kezdete előtt, csak az előző szezon során felhalmozott tartalékokat

Hidra (Dr. Tökölly Jácint felvétele)





használva, kezdenek el petét rakni (ők az ún. tőkéből szaporodók), míg mások csak később szaporodnak, amikor már a peterakás költségeit az éppen elfogyasztott táplálék képes fedezni (az ún. bevételből szaporodók). A szerzők azt találták, hogy tőkéből az előző évben a petéből korán kikelt egyedek szaporodnak, mivel nekik hosszú idő állt rendelkezésükre az ehhez szükséges tartalékok felhalmozására. Mivel a korán kikelők korán raknak petét, úgy tűnik, hogy a populáció kettészakadhat a korán, tőkéből, és a későn, bevételből szaporodók csoportjaira. Valószínű, hogy ezen időbeli szétválást egyrészt a környezeti bizonytalanságok (pl. a szezon kezdetét illetően), másrészt a peterakás miatt nem korlátozott hímek állandó szaporodó-készsége megakadályozza.

A környezeti bizonytalanság mértéke jelentősen befolyásolhatja az optimális szezonális viselkedést. Szezonális környezetben egy fontos bizonytalansági tényező a tavasz beköszöntének jósolhatatlansága [22.]. Ez nem gond, ha az egyedek állandóan készen állnak a szaporodásra, ekkor, amint beköszönt a tavasz, rögtön kezdődhet a szaporodás is (3. ábra). A madarak azonban a tél folyamán csökkentik az ivarmirigyek méretét, hogy spóroljanak a repülési költségeiken. Ez a csökkenés elképesztő méretű lehet, pl. a hím seregélyek heréi eredeti méretük 200-ad részére zsugorodnak össze. A lecsökkent méretű ivarmirigyekkel azonban nem lehet az időjárás kedvezőre fordultával azonnal elkezdni szaporodni, mert azokat vissza kell növeszteni funkcionális méretükre. Ez viszont időbe telik. Ha a tavasz mindig egy fix időpontban kezdődik, a visszánövesztés nem gond, a madár egyszerűen hamarabb kezdi növelni az ivarmirigyeket, hogy azok a tavasz kezdetére működőképeseek legyenek. Mit tegyenek azonban, ha a tavasz kezdeté jósolhatatlan? Ebben az esetben az egyedek a tavasz átlagos kezdeténél jóval hamarabb rendelkeznek majd teljesen kifejlett ivarmirigyekkel, mert így akkor sem veszítenek szaporodási lehetőséget, ha a tavasz nagyon hamar kezdődne.

A modellek előnyei, korlátai és jövője

Az előbbi példák talán jól illusztrálják, hogy az optimális szezonális viselkedési modellek milyen változatos szituációkban használhatók. Ez nem meglepő,

hiszen ezen elméleti megközelítés sokféle előnnyel rendelkezik. Először is, ez egy holisztikus megközelítés abban az értelemben, hogy (i) lehetővé teszi a teljes éves ciklus integrációját egyetlen modellben és (ii) egy univerzális fitness mértéket, a szaporodási értéket használ. A szaporodási érték használata lehetővé teszi különböző viselkedések egyidejű vizsgálatát [1], ami, a teljes ciklus integrációval, segíti a szezonon átívelő hatások megértését. Másodszor, az a tény, hogy az optimális szezonális viselkedés modelljei állapot-alapúak, lehetővé teszi számos fiziológiai részlet – mint az energiaháztartás – egyszerű beillesztését a modellekbe. Továbbá a komplex környezeti dinamika is egyszerűen modellezhető [22]. Harmadszor a szezonális viselkedési modellek a predikciók gazdag tárházát szolgáltatják, így lehetséges többek között a különböző viselkedésformák időzítését és az állapotváltozók éves változását jósolni [2]. Ezek az erősen realiztikus modellek lehetővé teszik, hogy részletes virtuális kísérleteket hajtsunk végre, ahol mind az egyedek fiziológiai állapota, mind a környezet manipulálható [8]. E virtuális kísérletekkel lehetőség van a természetvédelmi kezelési tervek hatékonyságának, vagy a globális klímaváltozás hatásainak vizsgálatára [4].

Annak ellenére, hogy az optimális szezonális viselkedés modellek számos előnnyel rendelkeznek, több tényező hátráltatja széleskörű alkalmazásukat. A legfőbb akadály, ami egyben a legfőbb előny is, a modellek komplexitása. Azért, hogy valaki egy elég valóság-hű szezonális modellt fejlesszen, számos állapotváltozót és viselkedési lehetőséget, valamint az ezek közötti összefüggést kell a modellbe építenie. Ehhez egy összetett számítógépes alkalmazást kell létrehozni, ami sajnos meggátolja a legtöbb biológust abban, hogy ilyen modelleket fejlesszen. Egy másik probléma, hogy a modell számos alkotórésze közötti összefüggés specifikálásához sok paraméterre van szükség. Az eredmények értelmezése és az ezeken alapuló predikciók származtatása szintén egy időt rabló feladat, de a virtuális kísérletek futtatása sokat segíthet. Ám az optimális szezonális stratégiák kiszámításához szükséges futási idő exponenciálisan nő az állapot-változók számának emelkedésével. E nehézségek

miatt több alternatív modellezési megközelítés terjed, főleg a populáció- és konzervációbiológiában (ezek összefoglalását lásd Hostetler és társai [7]).

Egy eddig nem érintett, de egyre inkább felmerülő kérdés; hogyan lehet tesztelni a szezonális viselkedési modelleket. Bár néhány ilyen modell (pl.[2]) több terepi vizsgálatot is inspirált (pl. [13;14;15], ezen tanulmányok mind úgynevezett megfigyeléses, és nem kísérletes vizsgálatokon alapultak. A modellek kísérletes manipulációkon alapuló tesztelése még hiányzik. Ez nem véletlen, kísérletes vizsgálatokhoz a manipulált egyedek több szezonon való követése szükséges. Bár a távérzékeléses technikák gyors fejlődése segíthet e téren, jelenleg még nagyon nehéz megoldani nagyszámú egyed hosszú távú követését. Egy érdekes lehetőséget biztosíthat a szezonális viselkedés tesztelésére, hogy mind intenzívebben vizsgálják a gerinctelen állatok viselkedését és életmenetét. Ez egyrészt lehetővé teszi a környezet szezonális viselkedésének kísérletes manipulálását, hiszen e sokszor kis méretű szervezetek könnyen és kis helyen tarthatók laboratóriumi körülmények között [3;18]. Másrészt, a rohamosan fejlődő gerinctelen fiziológia és molekuláris biológia egyre inkább lehetővé teszi, hogy pontosan nyomom kövessük és manipuláljuk a gerinctelenek állapotát. Ezen új és vonzó lehetőségek kihasználására egyre több, a gerinctelenek életmenetére szabott optimális szezonális viselkedési modell fejlesztésére van szükség.

BARTA ZOLTÁN

IRODALOM

- Barta, Z.; McNamara, J. M.; Houston, A. I.; Weber, T. P.; Hedenström, A.; Feró, O. 2008. "Optimal moult strategies in migratory birds." *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363 (1490): 211–29. doi:10.1098/rstb.2007.2136.
- Barta, Z.; Houston, A. I.; McNamara, J. M.; Welham, R. K.; Hedenström, A.; Weber, T. P.; Feró, O. 2006. "Annual routines of non-migratory birds: optimal moult strategies." *Oikos* 112 (3). Wiley Online Library: 580–93. doi:10.1111/j.0030-1299.2006.14240.x/full.
- Betini, G. S.; Griswold, C. K.; Prodan, L.; Norris, D. R. 2014. "Body Size, Carry-over Effects and Survival in a Seasonal Environment: Consequences for Population Dynamics." *J Anim Ecol* 83 (6): 1313–21. doi:10.1111/1365-2656.12225.
- Feró, O.; Stephens, P. A.; Barta, Z.; McNamara, J. M.; Houston, A. I. 2008. "Optimal annual routines: new tools for conservation biology?" *Ecological Applications*: A Publication of the Ecological Society of America 18 (6): 1563–77. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18767629>.
- Harrison, X. A.; Blount, J. D.; Inger, R.; Norris, D. R.; Bearhop, S. 2011. "Carry-over Effects as Drivers of Fitness Differences in Animals." *Journal of Animal Ecology* 80: 4–18. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x.
- Hays, G. C.; Houghton, J. D. R.; Myers, A. E. 2004. "Pan-Atlantic Leatherback Turtle Movements." *Nature* 429: 522. www.redlist.org.
- Hostetler, J. A.; Sillett, T. S.; Marra, P. P. 2015. "Full-Annual-Cycle Population Models for Migratory Birds." *Auk* 132: 433–49. doi:10.1642/AUK-14-211.1.
- Houston, A. I.; McNamara, J. M. 1999. *Models of adaptive behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McNamara, J. M.; Houston, A. I. 1996. "State-dependent life histories." *Nature* 380: 215–20.
- McNamara, J. M.; Houston, A. I. 2008. "Optimal annual routines: behaviour in the context of physiology and ecology." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 363 (1490): 301–19. doi:10.1098/rstb.2007.2141.
- McNamara, J. M.; Barta, Z.; Wikelski, M.; Houston, A. I. 2008. "A theoretical investigation of the effect of latitude on avian life histories." *The American Naturalist* 172 (3): 331–45. doi:10.1086/589886.
- Norris, D. R.; Marra, P. P.; Kyser, T. K.; Sherry, T. W.; Ratcliffe, L. M. 2004. "Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird." *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 271 (1534): 59–64. doi:10.1098/rspb.2003.2569.
- Pap, P. L.; Vágási, Cs. I.; Osváth, G.; Mureşan, C.; Barta, Z. 2010a. "Seasonality in the uropygial gland size and feather mite abundance in house sparrows *Passer domesticus*: natural covariation and an experiment." *Journal of Avian Biology* 41 (6): 653–61. doi:10.1111/j.1600-048X.2010.05146.x.
- Pap, P. L.; Vágási, Cs. I.; Tökölyi J.; Czirják, G. Á.; Barta, Z. 2010b. "Variation in haematological indices and immune function during the annual cycle in the Great Tit *Parus major*." *Ardea* 98 (1): 105–12. doi: 10.5253/078.098.0113
- Pap, P. L., Czirják, G. Á.; Vágási, Cs. I.; Barta, Z.; Hasselquist, D. 2010c. "Sexual dimorphism in immune function changes during the annual cycle in house sparrows." *Die Naturwissenschaften* 97 (10): 891–901. doi:10.1007/s00114-010-0706-7.
- Prince, P. A.; Rodwell, S.; Jones, M.; Rothery, P. 1993. "Moult in Black-Browed and Grey-Headed Albatrosses *Diomedea Melanophora* and *d. Chrysostoma*." *Ibis* 135: 121–31.
- Roff, D. A. 1992. *The evolution of life histories*. New York: Chapman & Hall, Inc.
- Rosa, M. E.; Bradács, F.; Tökölyi, J. 2015. "Response of Green Hydra (*Hydra Viridissima*) to Variability and Directional Changes in Food Availability." *Biologia* 70 (10): 1366–75. doi:10.1515/biolog-2015-0161.
- Salton, M.; Sarau, C.; Dann, P.; Chiaradia, A. 2015. "Carry-over Body Mass Effect from Winter to Breeding in a Resident Seabird, the Little Penguin." *R Soc Open Sci* 2 (1): 140390. doi:10.1098/rso.140390.
- Stearns, S. C.; Hoekstra, R. 2005. *Evolution, an Introduction*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press.
- Stephens, P. A.; Houston, A. I.; Harding, K. C.; Boyd, I. L.; McNamara, J. M. 2014. "Capital and Income Breeding: The Role of Food Supply." *Ecology* 95 (4): 882–96.
- Tökölyi, J., McNamara, J. M.; Houston, A. I.; Barta, Z. 2011. "Timing of avian reproduction in unpredictable environments." *Evolutionary Ecology* 26 (1): 25–42. doi:10.1007/s10682-011-9496-4.
- Varpe, Ø.; Jørgensen, C.; Tarling, G. A.; Fiksen, Ø. 2007. "Early Is Better: Seasonal Egg Fitness and Timing of Reproduction in a Zooplankton Life-History Model." *Oikos* 116: 1331–42. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15893.x.

KÖVETKEZŐ SZÁMUNKBÓL

CSABA GYÖRGY: Nem vagyunk egyformák – Nemi különbségek a gyógyításban és gyógyulásban

KORDOS LÁSZLÓ: Majmom! Bízva bízzál!

LENGYEL SZABOLCS: Élőhely-helyreállítás és természet védelmi kezelés alföldi nyílt tájak védelmében

KOVÁCS LÁSZLÓ: Segner-kerekek és vízimalmok – Szemléltetés, elméleti alapok, alkalmazás

TAKÁCS ÁDÁM: Hogyan építik fel a kvarkok a részecskéket?