

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

Kis Apolló-lepkék (*Parnassius mnemosyne*) szaporodási rendszere

Gór Ádám Kristóf

Témavezetők: Dr. Kis János

Dr. Lang Zsolt



ÁLLATORVOSTUDOMÁNYI EGYETEM

Állatorvostudományi Doktori Iskola

Budapest, 2025

Témavezetők

.....
Dr. Kis János
Zoológiai Tanszék

.....
Dr. Lang Zsolt
Biostatiztika Tanszék

Készült 8 példányban. Ez a(z) ... számú példány.

.....
Gór Ádám Kristóf

1. A doktori értekezés előzményei és célkitűzései

Az ivari konfliktus a hímek és a nőstények között fennálló evolúciós érdekellentét a szaporodási forrásokért és stratégiáikért. Ennek a konfliktusnak az egyik megnyilvánulása a párörzés, egy sok fajban megfigyelhető viselkedés. Ennek során a hímek aktívan próbálják megakadályozni, hogy más hímek hozzáférjenek a nőstényekhez, így biztosítva apaságukat. Ezt a viselkedést a hímek azon célja vezérli, hogy maximalizálják szaporodási sikerüket, és minimalizálják annak kockázatát, hogy a nőstények rivális hímekkel párosodjanak. A párzási dugók olyan képletek vagy anyagok, amelyeket a hímek a nőstények párzónyílásába helyeznek el, hogy akadályozzák a rivális hímek hozzáférését, így csökkentve a spermakompetíció valószínűségét. Ez a stratégia a párzás utáni, időben kiterjesztett párörzés egyik formája, amely biztosítja, hogy a hím örökítőanyaga nagyobb eséllyel termékenyítse meg sikeresen a petéket, és hogy a hímnek ne kelljen fizikailag jelen lennie az őrzés során.

Az őrzésbe való hím befektetés több tényezőtől is függhet. (i) A hímek közötti párválasztási verseny a hímek arányának növekedésével erősödik a populációban, így a

hímekre szelekció hat, hogy többet fektessenek a párórzésbe. Rovaroknál gyakori jelenség az utolsó hím előnye, amikor az utoljára párosodott hím termékenyíti meg a legtöbbet a többszörösen párosodott nőstény petéiből, így a hímek számára a párzás utáni párórzésből származó előnyök tovább nőnek. (ii) Az őrzésre fordítható rendelkezésre álló erőforrások és idő mennyisége függhet az egyedi varianciától, pl. a vetélytársak kondíciójától. (iii) A párzási partner várható szaporodási értéke szintén függhet az egyedi varianciától, pl. a potenciális partnerek állapotának varianciájától. Ez utóbbi azt eredményezheti, hogy a hímek a párzás előtt felméri a nőstény minőségét. Rovaroknál az általános minta az, hogy a nagyobb nőstény testméret jobb minőséggel, azaz magasabb termékenységgel, következésképpen több petét termelő nősténnyel társul. Ezért a hímek számára előnyös lehet, ha többet fektetnek a nagyobb, mint a kisebb nőstények őrzésébe.

Számos rovar, köztük a lepkék hímjei is párórzési képleteket, például párzási dugókat készítenek, hogy meghosszabbítsák az őrzést és megakadályozzák a hím távollétében a nőstények jövőbeli párosodását. A legtöbb lepketaxonban a belső dugók gyakoriak, míg két családban, a tarkalepkéknél (Nymphalidae) és pillangóknál (Papilionidae) egymástól függetlenül alakultak ki a nagy,

strukturált külső párórzési képletek, az úgynevezett szfrágiszok. A szfrágisz kifejezés a görög „pecsét” szóból származik, ami jól leírja ennek a képletnek a funkcióját. A szfrágisz a hímek által kiválasztott viaszos vagy fehérjeszerű anyagból készül, amely a nőstény párzónyílását zárja el és a párzást követően is fennmaradhat. Ezek a képletek nem gátolják a tojásrakást, mivel a legtöbb lepke a kettős ivarnyílású lepkék (Ditrysia) közé tartozik, azaz a párzónyílás és tojócső külön nyílik. Lepkéknél a belső dugóktól egészen a nagy méretű, kiterjedt szfrágiszokig különböző, fajspecifikus formák léteznek, amelyek a testmérethez viszonyított méretben, szerkezetben, összetételben, alakban, színben, valamint a rögzítés és előállítás módjában is eltérhetnek. Számos rovarban, köztük a lepkékben, beleértve a szfrágiszt viselő fajokban, a rejtett nőstény választás azt jelenti, hogy a nőstény a hímvarsejteket a spermatékáknak nevezett speciális szervekben tárolja. A spermatéka a befogadott hímvarsejtek tárolására szolgál, lehetővé téve a nőstények számára az ivarsejtek megtermékenyítéshez való felhasználásának időzítését és választását. Az irodalomból ismert, hogy a szfrágiszt viselő lepkék nőstényei, annak ellenére, hogy szfrágiszokkal vannak lezárva, többször is párosodhatnak, ami lehetővé

teszi számukra, hogy válasszanak a hím spermatófórok, azaz a hímivarsejteket tartalmazó kapszulák között.

Bár a szfrágiszok tanulmányozását, beleértve a lepkék újrapárosodásának megakadályozására vonatkozó érveket is, már több mint egy évszázada folytatják, a fajon belüli méret- és morfológiai varianciára vonatkozó adat kevés. Legjobb tudomásunk szerint mindeddig hiányoznak a kvantitatív vizsgálatok arról, hogy ez a variancia hogyan befolyásolja a párórzési képletek nőstényeken való fennmaradását. Továbbá a korábbi tanulmányok számos faj néhány példányán a fajspecifikus párórzési képletek leírására összpontosítottak. Ezzel szemben mi részletesen megvizsgáltuk egy szfrágiszt viselő lepke alternatív párórzési képleteit és az azokhoz kapcsolódó viselkedéseket, valamint célul tűztük ki ezek angol és magyar nevezéktanának bevezetését. Hat éven át tartó, fogás-visszalátás alapú, megfigyeléses vizsgálatot végeztünk egy természetes kis Apolló-lepke (*Parnassius mnemosyne*) populáción. 492 nőstényt megvizsgálva három különböző típusú képletet azonosítottunk, amelyeket PárzóNyílás-Függelékeknek (PNyF) neveztünk el. Valamennyi PNyF-típust több különböző populációban is megtaláltuk minden vizsgálati évben. A filamentumok, a plombák (együtt kis PNyF) és a pajzsok (azaz a szfrágiszok)

mérete és szerkezeti összetettsége a felsorolás sorrendjében növekszik, ami a hímek eltérő befektetésére és a képletek eltérő hatékonyságára utal. A PNYF méretének és alakjának nagyfokú változatosságára számítottunk, mivel a hímek más-más párörzésbe fektethető tartalékokkal rendelkeznek. A pajzsméretben, -színben és az összes képlet formájában jelentős eltéréseket találtunk. Számos képlet elveszett vagy spontán vagy más hímek által. Ezek közül néhány megfigyelést sikerült videóra vennünk, amelyek során a hímek vagy sikeresen eltávolították a képleteket vagy a próbálkozás után felhagytak azzal. A felvételekkel sikerült szemléltetnünk a külső hímivarszervek különböző részeinek szerepét az eltávolítási folyamatban.

További célunk az volt, hogy feltárjuk a nőstényeken belüli PNYF-cserélődés dinamikáját, és hogy megértsük, hogy a hímek kis PNYF-ekbe vagy pajzsokba történő befektetése hogyan kapcsolódik (i) a nőstényen való PNYF-megmaradáshoz, azaz az apaság biztosításához, (ii) a nőstény minőségéhez, azaz méretéhez, és (iii) a napi felnőttkori ivararányhoz. Azt feltételeztük, hogy a hímek többet fektetnek be a nagyobb, mint a kisebb nőstényekbe, mivel a nagyobb nőstény rovarok általában termékenyebbek. Továbbá azt vártuk, hogy a hímek többet fektetnek a nőstények őrzésébe erősebb hím-hím

versengésnél, azaz hím-eltolt ivararány esetén. Végül azt prediktáltuk, hogy a hímek a repülési időszak elején többet fektetnek a párörzésbe, mint később, mivel fiatalabbak és több tartalékkal rendelkeznek, valamint fiatalabb és nagyobb nőstényekkel párosodnak, amelyek termékenyebbek.

A PNYF-cserélődés kockázatának becsléséhez multistate túlélési modelleket használtunk, a pajzsok és az összes PNYF aránya, valamint a felnőttkori ivararány (ASR) közötti kapcsolat feltárására pedig általánosított lineáris modellel (GLM) végzett idősorelemzést alkalmaztunk. A pajzsok voltak a leggyakoribb párörzési képletek, és tartósabbnak is bizonyultak, mint a kis PNYF-ek. Ezek gyakran egy életen át fennmaradtak a nőstényeken, kizárva a jövőbeli párosodásokat. Ezért a legtöbb pajzsot viselő nőstény elesik a hímivarsejtek közötti válogatástól, így utódaik genetikai variáciája csökkenhet a kis PNYF-et viselő nőstények utódaihoz képest. A kis PNYF-ek gyakoribb és több hímmel való párosodást tesznek lehetővé. A repülési időszak vége felé fokozatosan csökkent a pajzsok aránya az összes PNYF-hez képest. Végül a hímek inkább pajzsot készítettek, amikor szélesebb torú nőstényekkel párosodtak, és amikor a hímek aránya (azaz a hím-hím versengés mértéke) magasabb volt a populációban.

Az eredmények összhangban vannak várakozásainkkal, de mivel adataink megfigyelésesek, nem állapítható meg ok-okozati összefüggés.

2. Új tudományos eredmények

1. Megállapítottuk, hogy a nagy méretű szfrágiszok mellett a hímek rendszeresen készítettek kisebb, alternatív párörzési képleteket is egy lepkefajon belül. Erre ez az első bizonyíték a *Parnassius* nemzetségen belül.
2. Az összes párörzési képlet méretében és alakjában jelentős változatosságot találtunk.
3. Fényképes és videós bizonyítékot mutatunk be a párörzési képletek eltávolításáról.
4. Megállapítottuk, hogy a nőstényeken egymás után több és különböző típusú párörzési képlet is előfordulhat.
5. A nőstényeken a párörzési képletek fennmaradásának ideje nőtt a képletekbe való hím anyagi befektetés növekedésével együtt.
6. A hímek által előállított párörzési képletek mérete és típusa összefüggött a nőstények méretével és a felnőttkori ivararányával (ASR).

3. Az értekezés témájához kapcsolódó publikációk

3.1. Teljes szövegű publikációk szakmailag lektorált, impakt faktoral rendelkező folyóiratokban

1. Gór, Á., Fónagy, A., Pásztor, K., Szigeti, V., Lang, Z., Kis, J. **Facultative male investment in prolonged mate-guarding in a butterfly**. Behaviour, 160(6), 515-557, 2023. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10219>, (IF₂₀₂₂₋₂₃: 1.672)
2. Gór, Á., Lang, Z., Pásztor, K., Szigeti, V., Vajna, F., Kis, J. **Mate-guarding success depends on male investment in a butterfly**. Ecology and Evolution, 13, e10533, 2023. <https://doi.org/10.1002/ece3.10533>, (IF₂₀₂₂₋₂₃: 3.167)

3.2. Teljes szövegű publikáció impakt faktoral nem rendelkező, szakmailag lektorált folyóiratban

1. Gór, Á., Fónagy, A., Pásztor, K., Szigeti, V., Lang, Z., Kis, J. **Változó hím befektetés a nőstény további párosodását akadályozó képletekbe kis apollólepkénél (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS,**

**1758)) [Variable male investment in devices impeding female remating in the Clouded Apollo butterfly (*Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758))]. Állattani Közlemények 108(1-2), 2023.
<http://dx.doi.org/10.20331/AllKoz.2023.108.1-2.3>**

3.3. Előadások nemzetközi és magyarországi konferenciákon

1. Gór, Á. **Erényövek és párzási dugók cserélődési rátája kis Apolló-lepkénél (*Parnassius mnemosyne*).** XXXIV. Országos Tudományos Diákköri Konferencia, Budapest, 2019.
2. Gór, Á., Kis, J. **Erényövek és párzási dugók cserélődési rátája kis Apolló-lepkénél (*Parnassius mnemosyne*).** Akadémiai Beszámoló, Budapest, 2019.
3. Gór, Á., Lang, Z., Vajna, F., Szigeti, V., Kis, J. **Prolonged mate-guarding and male investment dynamics in Clouded Apollo butterflies, *Parnassius mnemosyne* (Papilionidae: Parnassiinae).** Reproductive strategies from genes to societies - Frontiers in animal and plant reproduction research. Debrecen, 2019.

4. Gór, Á., Lang, Z., Vajna, F., Szigeti, V., Kis, J. **Erényövek és párzási dugók cserélődési rátája kis Apolló-lepkénél (*Parnassius mnemosyne*).** Magyar Etológus Konferencia. Mátrafüred, 2019.
5. Pásztor, K., Kőrösi, Á., Gór, Á., Kis, J. **Multilevel variation in body mass and thorax width in a natural butterfly population.** XXII. European Congress of Lepidopterology. Laulasmaa, Estonia, 2022.
6. Pásztor, K., Kőrösi, Á., Gór, Á., Kis, J. **How weather and body size affect survival and detectability in a natural butterfly population.** 8th Student Conference on Conservation Science Europe. Balatonvilágos, 2023.
7. Kis, J., Gór, Á., Lang, Z., Fónagy, A., Pásztor, K., Szigeti, V., Vajna, F. **Guarding success depends on facultative male investment in mate-guarding in Clouded Apollo butterflies.** Magyar Etológus Konferencia. Debrecen, 2023.

3.4. Poszterek nemzetközi és magyarországi konferenciákon

1. Pásztor, K., Kőrösi, Á., Gór, Á., Kis, J. **Change of body mass and thorax width with age in a natural butterfly**

population. 2021 Annual Meeting of the Lepidopterists' Society. Online conference, 2021.

2. Gór, Á., Pásztor, K., Szabó, K., Kis, J. **Does sexual dimorphism in wing colouration relate to sphragis shape in Apollo (*Parnassius*) butterflies?** XXII. European Congress of Lepidopterology. Laulasmaa, Estonia, 2022.
3. Pásztor, K., Kőrösi, Á., Gór, Á., Kis, J. **Change of body mass and thorax width with age in a natural butterfly population.** 7th Student Conference on Conservation Science Europe. Balatonvilágos, 2022.
4. Pásztor, K., Kőrösi, Á., Gór, Á., Kis, J. **How weather and body size affect survival and detectability in a natural butterfly population.** International Conference on the Biology of Butterflies. Prague, Czech Republic, 2023.