

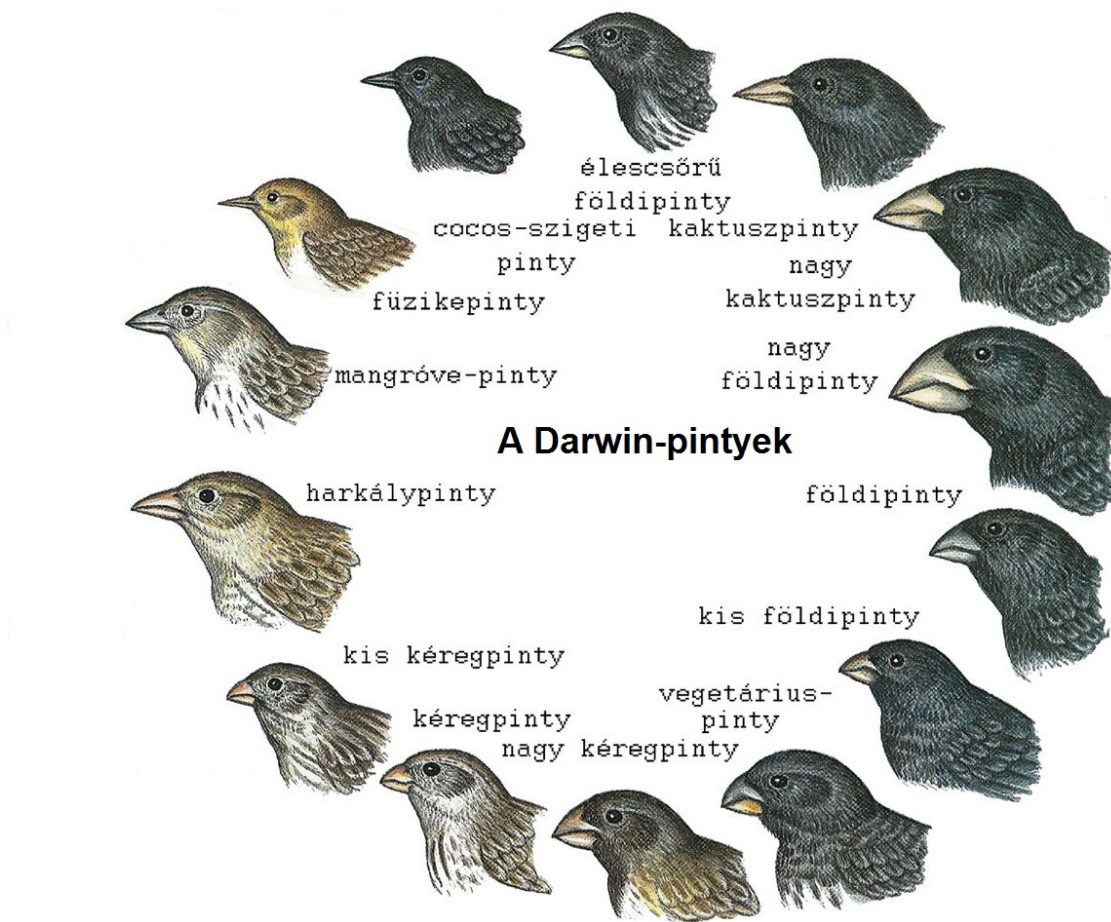
A Darwin-pintyek szaporodásbeli elszigetelődésük kapcsolata az ételforrásaikkal

Váli Tamás

2015, tavaszi félév
Elméleti evolúcióbólógia

Bevezető

A bevezető részben pár szót szeretnék szólni a Darwin-pintyekről. A Darwin-pintyek a Galápagos-szigeteken élő sármányfélék. A fajok közül csupán egy él a többiektől eltérő helyen, a Costa Ricához tartozó Kókusz-szigeten élő kókuszpintyek. Itt összesen 14 fajról beszélünk, melyet 5 nembe sorolnak. Ezen pintyek alig térnek el egymástól mind színükben, mind pedig testfelépítésükben nagyon hasonlóknak mondhatóak. Azonban a testméretük illetve a csőrük alakjában már nagyobb eltérések vannak. Ennél a pontnál kapcsolódunk az étrendjükhöz. Mint azt már maga Darwin is felismerte, ezen madarak egyetlen egy közös őstől származnak, amelynek adaptív evolúciója alakította ki a ma megtalálható 14 fajt, amelyek más és más táplálékot fogyasztanak. A Darwin-pintyek a legnépszerűbb, legemlegettebb példái az adaptív radiációnak.



Itt megragadom az alkalmat, hogy erről is megemlítsék néhány fontosabb dolgot. Az adaptív radiáció az nem más, mint egy biológiai folyamat, melyet szokás még alkalmazkodó szétterjedésnek is nevezni, ez talán kicsit magyarosabb. Ez nem más, mint mikor egyetlen fajból nagyon sok további különböző faj keletkezik, egymással párhuzamosan, az evolúciós léptékekhez viszonyítva rövid idő alatt. Mint azt már tanultuk is, a kedvező körülmények között az élőlények populációi exponenciálisan növekednek. Ahogy a populáció mérete növekszik, szétterjed az eredetileg megtalálható környezetből, hogy további, új élőhelyeket keressen fel. Ekkor az a legvalószínűbb, hogy az új környezetben változni fog többek között a táplálékforrás is. Idővel ez számos olyan populációt eredményez, amelyek mindegyike alkalmazkodott a saját új élőhelyéhez. Ezek a populációk egy idő után annyira el fognak térni egymástól, hogy új fajokká

válnak. David Lack állapította meg, hogy az adaptív radiáció a legtöbb szigetlakó fajra jellemző.

De hogy is kerül összekapcsolásra ez a két, látszólag nagyon távol álló dolog, mint a táplálkozás és a párválasztás? A különböző táplálékok sokszínűségéből kifolyólag a madaraknak alkalmazkodnia kellett, hogy mindenféle ételt el tudjanak fogyasztani. Ehhez az egyik legfontosabb testrészükön, a csőrükön kellett változtatni. Ha megfigyeljük a Darwin-pintyeket, egyből szembeszökő az a tény, hogy a csőrük nagysága és hossza nagyon eltér a fajok között, hiszen egy keményebb mag feltöréséhez igenis nagy szükségük van egy keményebb és nagyobb csőrre, míg a rovarok és bogyók elfogyasztásához a kisebb csőr is teljesen tökéletes. Ez teljesen plauzibilis. Ekkor jutunk arra a felismerésre, nagyon is helyesen, hogy a madarak a csőrüket használják nagyrészt az éneklésre. Ami pedig a párválasztás folyamatában egy óriási befolyásoló tényező. A tojók a hímeket az alapján választják ki, hogy milyenek az énekük tulajdonságai, mint például a hangszínük, hangfrekvenciájuk. Ezt felettébb befolyásolja az, hogy mekkora csőrt kell milyen gyorsan nyitni-zárni. Így láthatjuk, hogy ez a két dolog nagyon is komoly hatást fejt ki egymásra.

Erről részletes kutatások folytak, melyek közül egyet részletesen összefoglalnék. 2009-ben a *Functional Ecology* című folyóiratban jelent meg Anthony Herrel és kutatótársainak átfogó tanulmánya. A kísérlet fő kérdése arra irányult, hogy hogyan befolyásolják a biomechanikai hatások az ökológiai fajkeletkezést, azaz kicsit érthetőbben, hogy mennyire jelentős a párválasztás szempontjából az, hogy milyen funkcionalitása van a pintyek csőrének. Ezt egy erő-sebesség optimalizáláson keresztül próbálták szemléltetni és bizonyítani. Ehhez különböző fajta méréseket, vizsgálatokat végeztek, és videofelvételeket is készítettek a madarokról, melyeket később tüzetesebben analizáltak.

Mit is takar az erő-sebesség optimalizáció? Képzeljük el azt, hogy a csőr nem lehet egyszerre nagyon gyors és nagyon erős is. Ekkor az élőlénynek az a legjobb, ha ezt beállítja a neki legmegfelelőbbben, azaz más szóval optimalizálja e két tulajdonságot szükségletei függvényében. Erről szól az erő-sebesség optimalizáció.

Maga a kísérlet

Többféle hasonló biomechanikai optimalizálás is ismert nem csak az erő-sebesség, hanem ott van még például a sebesség-kitartóképesség optimalizáció is. Herrelék tanulmánya arra fókuszált, hogy milyen biomechanikai optimalizálás van az izomzati-csontozati rendszerben, azaz, ami az erő és a sebesség között van. Az, hogy az élőlény valamely testrésze specializálódik vagy az erőben vagy a sebességben, elvárásokat támaszt, hogy valahol máshol szükségszerűen lecsökkenjen a teljesítmény. Ezt legalább 2 okból kifolyólag mondhatjuk. Először is azok az izmok, amelyeknek nagy az erő kifejtő képességük tipikusan rövid rostosak, míg azon izmok, amelyek képesek a gyors összehúzódásokra, tipikusan hosszú rostosak. Másodszor, bizonyos mechanizmusok vagy az erőnek vagy a sebességnek az átadását maximalizálják, de nem mindkettőt egyaránt.

Énekesmadaroknál különösképpen szignifikánsak ezek az erő-sebesség optimalizációk a hangkeltésben. Sok énekesmadár azzal állítja be a trillázás hangerejét, hogy változtatja a két csőr távolságát. Ez és további hangbeállítások aktívan nyomon követik a frekvenciamodulációt a hangképzésben, ezáltal képesség teszik a madarakat, hogy kiszűrjék a felharmonikus hango-

kat, és, hogy összefüggő valamint tiszta minőségű éneket hozzanak létre. Azon madaraknál, ahol gyors modulációra van szükség, ott az állkapocsmozgásnak hasonlóan gyorsnak kell lennie, hogy fenntarthassa ezt a rezonanciát. Azonban ezek az erő-sebesség optimalizálások lehet, hogy korlátozzák az állkapocsmozgás sebességét különösképpen azon madaraknál, amelyeknél kifejlődött az erős harapás képessége, vagyis amelyeknek fel kell tudnia törni kemény és/vagy nagy magokat. Valóban, azon madaraknál, amelyek arányaiban nagyobb csőrük van, csak limitált hangteljesítménnyel rendelkeznek, ami meg is nyilvánul az alacsony szótagisméltési rátában illetve a szűk frekvencia sáv szélességben. Tehát ezek a folyamatok nagyban megszabják a párválasztás lehetőségét sok madárnál, azaz az erő-sebesség optimalizációk lehet, hogy elősegítik a reprodukciós elkülönülést azon madaraknál, amelyek különböző fajta ételhez alkalmazkodtak.

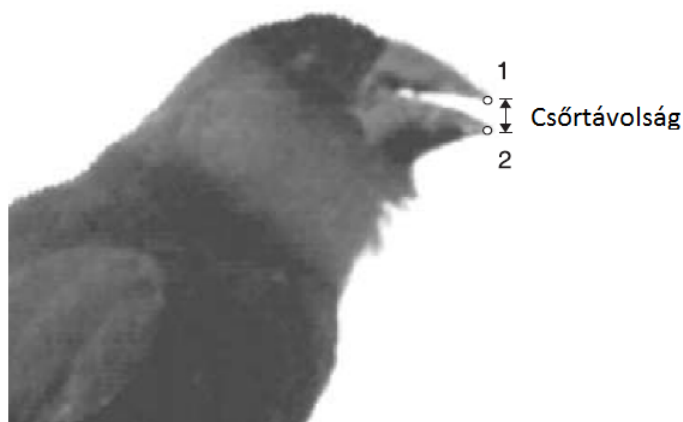
Valószínűleg e forgatókönyv alapján játszódtott a Galápagos-szigeteken élő Darwin-pintyek adaptív kisugárzódása is. Ez kifejezetten így van a földi pintyek kládjánál, amiben a különböző fajok ahhoz alkalmazkodtak, hogy különböző nagyságú és keménységű magokat fogyasszanak. (A klád szó egyfajta csoport, de mélyebb értelmezésre nem lesz szükségünk a továbbiakban.) Ahogy az előbb azt meg is tárgyaltuk, a zenei paraméterek összefüggnek a hangteljesítménnyel a Darwin-pintyeknél, ami viszont negatívan korrelál a testmérethez arányosított csőrmérettel. A magas minőségű és teljesítményű trillázások megkövetelik a gyors és széles állkapocsnitási modulációt, ami kivitelezhetetlen azon nagy csőrrel rendelkező egyedeknél, amelyeknek nagy harapáserősségük van. Az énekek tulajdonságai tehát különböznek azon csoportok között, melyek más és más ételtípusokhoz alkalmazkodtak. Ez lehet, hogy elősegíti, legalábbis egy bizonyos fokig, a párzási elszigetelődést. Más, utóbbi tanulmányok a Geospiza pintyekről kimutatták, hogy a tojók kifejezetten a vokális (trillázási) paraméterek alapján választanak maguknak párt.

Az volt a tesztek célja, hogy vizsgálják az erő-sebesség optimalizációt a Darwin-pintyek állkapocs funkcionalitásában. Ez alatt megmérték a harapáserősséget és az állkapocsmozgást a trillázás közben. Az volt a feltételezés, hogy a maximális harapáserősség negatív korrelációt fog mutatni azzal a sebességgel, amivel a madarak képesek a csőrüket nyitogatni, és ezért azzal a sebességgel és precízséggel is, amivel fent tudják tartani a rezonanciafrekvenciát. Ezt 9 fajjal tesztelték fajok között, valamint tesztelték egy fajon belül is, amelyik különböző testmérethez arányosított csőrméretet mutatott. Ha sikerülne bizonyítékot találniuk a harapáserősség és a gyors csőrnyitogatás között fellépő optimalizációra, akkor abból az következne, hogy van egy biomechanikai összefüggés e madarak fajkialakulásában.

Eszközök és módszerek

A csapat többféle terepen is volt, parton és fennsíkon egyaránt, több egymást követő évben 2003-tól kezdve. 9 pintyfajt sikerült elejteniük fátyolhálóval, melyeket csoportosítottak egyedi színjelöléssel, megmérték a harapáserősségüket, majd mindet el is engedték. Alaktani méréseket is végeztek, megmérték a csőrhosszt, csőrszélességet, csőrmélységet, fejhosszt, fejszélességet, fejmagasságot, lábtőhosszt, szárny fesztávot, és testtömeget. A harapáserősséget egy egyedileg épített erőmérővel mérték úgy, hogy rávették a madarakat, hogy harapják meg az erőmérőt az állkapcsuk tövéénél, ahol a magokat is általában megtörik. Legalább 3-szor megismételték ezt a mérést minden egyednél, de ezen adatok közül csak a legnagyobb lett megtartva későbbi analízishez. A kinyitási szöveget a mérések alatt állandónak tartották. Ezt úgy vitelezték ki, hogy előre beállították a távolságot a harapási tányérok között aszerint, hogy mekkora volt az éppen tanulmányozott madár. Összességében tehát morfológiai és harapáserősség méréseket végeztek

mind a 9 egyednél. A madarakat egyenként lefilmezték terepen egy speciális kamerával, ami 250 képet képes rögzíteni másodpercenként. A pontosság érdekében csak azokat a madarakat filmezték le, amelyek egy szintben voltak a kamerával. Miután minőségi vizsgálatoknak vetették alá a videókat (megfelelő kontraszt arány, oldalnézetből való felvétel, merőlegesség a kamerára, esetleges homályosság kiszűrése a csőrvégeken), megtartottak 3-5 videót madaranként. A csőr alsó és felső hegye lett digitalizálva, és a képsorozatot megfelelően skálázták is. Ezt úgy vitelezték ki, hogy egy ismert méretű tárgyat helyeztek ki, és ezzel együtt filmezték le a madarakat. Abban a néhány esetben, amikor ez kivitelezhetetlen volt, mert a madár például túl magas fán volt, a madár csőrének a hosszát használták, hiszen ez az alaktani mérések óta ismert volt. Miután meghatározták a csőrhegyek távolságait, az állkapocs sebességét az elmozdulási profil differenciálásából számolták. Később csak a legnagyobb pillanatnyi nyitási és zárási sebességet tartották további analizáláshoz. A digitalizálás folyamatát a következő kép szemlélteti:



Statisztikus analízis

Ahhoz, hogy összehasonlíthassák a fajokat ezen a téren, a további adatokat vizsgálták: harapáserősség, szájnyitási és zárási sebességek, csőrhegy távolság, valamint az imént említett hang eltérések. Ezen hang eltérések név szerint a trillázás rátája és a frekvencia sáv szélessége. Az analízis során az derült ki, hogy a kevesebb hang eltérés magasabb hangbeli teljesítményt mutatnak és fordítva.

A fajon belüli analízisek a *G. fortis* nevű fajra fókuszáltak. Ennek az az oka, hogy ez a faj bőséges egyedszámú, és ami még fontosabb, nagy eltéréseket mutat a csőrméretben, harapáserősségben és hang paraméterekben egyaránt, sőt annak az esélye sincs kizárva, hogy korai státusában van a fajkeletkezésnek Santa Cruzon. Ebben az analízisben az állkapocsmozgás sebességét használták, valamint az ismert harapáserősségeket. Azonban a nagyobb adatsor megszerzése érdekében belevettek olyan egyedeket is, amelyek csak lefilmezve voltak, de előzőleg megmérve nem. Itt egészen pontosan 11 db madárról beszélünk. Ezen esetekben megmérték a csőr külső paramétereit a videók képkockáin, és erre alapozva megbecsülték a harapáserősséget. Ez jó ötletnek bizonyult, ugyanis nem lehetett különbséget észrevenni a két adatsor között. Minden megmért változó korrelálhat a testmérettel, és ezen egy ok miatt, egymással is. Ezért tesztelték továbbá azt, hogy vajon a korreláció megmarad-e miután eltávolítják ezt a hatást. A 3 legvalószínűbb testméret indikátort próbálták ki ily módon. A bokahosszt, szárnyfesztávot és a testtömeget. Ezekre mind azonos eredményt kaptak, de a legbiztosabbnak a bokahossz került

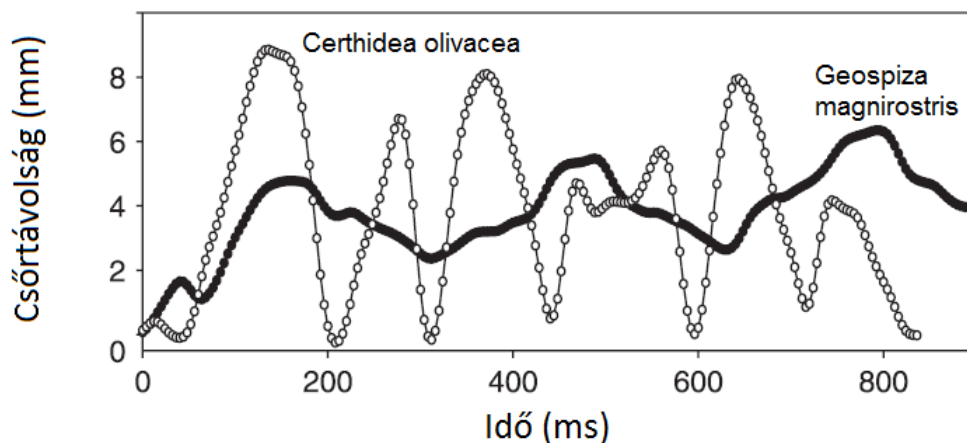
ki, mivel ez volt a legjobban lemérve, és ez volt a legkevésbé érzékeny a lehetséges rövid távú változásokra.

Eredmények

Fajok egymással való összehasonlítása

A tanulmányozott 9 pintyfaj széles variációt mutatott az állkapocsmozgás sebességében. A nagyobb csőrű fajok, a nagy földi pintyekkel bezárólag, lassabban és kevesebbet mozgatják a csőrüket, sőt kisebb úthosszon. A kisebb csőrű fajok, az énekes pintyekkel bezárólag, nagyon sokat és gyorsan mozgatják a csőrüket, valamint hosszabb úthosszon. A maximális állkapocszárási sebesség a csőr végeken mérve (átlagosan az egyedek között) $0.11 \frac{m}{s}$ -tól, ami az előbb mondottak alapján inkább a nagy földi pintyekre jellemző, egészen $0.29 \frac{m}{s}$ -ig, ami pedig inkább az énekes pintyekre jellemző. Két, nagyban eltérő kinematikai profillal rendelkező fajra példát is láthatunk, ha a következő ábrára tekintünk:

Két különböző faj esetén kapott kinematikai profil



Az állkapocszárási sebesség negatívan korrelál a harapáserősséggel, mind a korrigálatlan és mind a törzsfejlődésen alapuló analízisekben egyaránt, sőt még akkor is, amikor már eltávolították a testméter behatását is. Továbbá a kapcsolatot az állkapocszárási sebesség és a harapáserősség között nem lehet egyszerűen azzal magyarázni, hogy nagy különbségek vannak az állkapocs hosszban. A hosszabb állkapcsú madarak hevesebb mozgást mutatnak a csőr végén az adott sebességeket alapul véve. Ezzel azonban ellentétben van az, hogy a leghosszabb állkapoccsal rendelkező fajok a leglassabb abszolút állkapocszárási sebességet mutatják. Az adatok azt is megvilágítják, hogy azok a fajok, amelyek lassú állkapocszárási mozgással rendelkeznek, viszonylag kicsi a csőrmozgatási úthosszuk is.

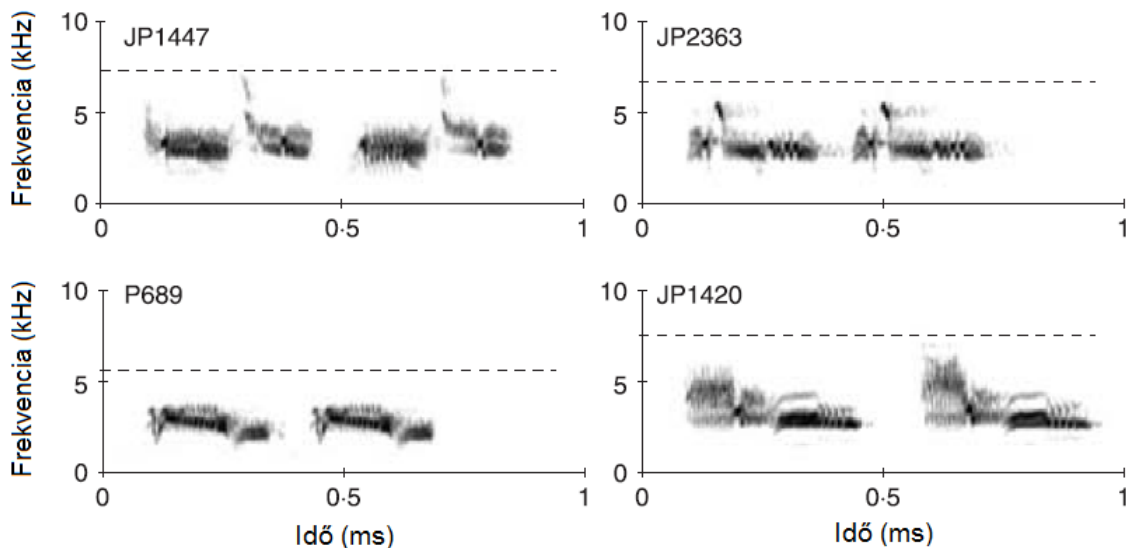
Az állkapocsnyitási sebességek még a harapáserősséggel is korreláltak a fajok között, amikor a törzsfejlődésen alapuló analíziseket használták, és mutattak egy hasonló, de nem szignifikáns negatív trendet, amikor a hagyományos analíziseket használtuk. Azonban lényeges dolog történt, amikor a testméret szerint korrigáltak. Ekkor ugyanis a kapcsolat már nem volt szignifikáns az állkapocsnyitási és a harapáserősség között, ami arra enged következtetni, hogy a korreláció e két jellemző között a testméret hatásai miatt van.

Az adatok még egy további tesztelést is lehetővé tettek. Egy olyan elvárást vizsgáltak, miszerint az állkapocszárás sebesség pozitívan korrelál a hang teljesítménnyel. Azt találták, hogy azon fajok, melyek nagyobb állkapocszárás sebességgel rendelkeznek, hajlamosabbak a kevesebb hang eltérésre.

Fajon belüli analízis

A *Geospiza fortis* fajon belül a maximális sebesség az állkapocs végén az összecukás folyamán $0.06 - 0.36 \frac{m}{s}$ között mozgott. Amikor az alap csoportot használták, akkor az állkapocszárás sebesség negatívan korrelált a harapáserősséggel. Ezen adatsorral dolgozva a *Geospiza fortis* egyedeknél a legkisebb állkapocszárás sebességgel rendelkezőeknek volt a legkisebb csőrmozgási intervallumuk. Miután a másik csoportot is használták, annak érdekében, hogy kontrollálják a testméret hatásait, a folyamat továbbra is szignifikáns maradt a kombinált adatokra, azonban nem volt tovább lényeges a korlátolt adatsorra. Az alábbi grafikonokon látható négy darab frekvencia profil, melyeken bár kisebb eltéréseket észre lehet venni, de ezek nem igazán szignifikánsak, az átlagfrekvencia értéke nagyban egyezik mindegy diagramon:

Néhány frekvencia profil (G.fortis faj)



Diszkusszió

Összességében az adatok megmutatták, hogy tényleg van erő-sebesség optimalizáció a Darwin-pintyek állkapocs funkcióiban mind fajon belül, mind fajok között. Meglepő tény, hogy habár ilyen optimalizálásokat gyakran javasolnak a szakemberek, az erre irányuló tudományok explicit tesztelése mégis feltűnően kevés. Ehhez hasonló tanulmányt mindössze egyet lehetne találni. Amiben megállapodhatunk az az, hogy a bemutatott folyamatok alátámasztják azt a feltevést, hogy azon fajok, melyek nagy harapáserősséggel és lassú csőrmozgással rendelkeznek, valójában több szimmetrikus állkapocs izommal is rendelkeznek, ami arra kényszeríti e madarakat, hogy

kisebb úthosszon való csőrmozgással énekeljenek. Jelen pillanatban is folyamatban lévő tanulmányok még tüzetesebben vizsgálják az állkapocs közelítő izmokat. Az is megfigyelhető, hogy az állkapocsnyitás sebessége alacsonyabb azon madaraknál, melyek nagyobb harapáserősséggel rendelkeznek. Az a tény, hogy a korreláció az állkapocsnyítási sebesség és a harapáserősség között kevésbé erős, sőt a méretkorrigált állkapocsnyítási sebesség már nem korrelál tovább a korrigált harapáserősséggel, arra enged következtetni, hogy ez tisztán a nagyobb állkapocs közelítő izomtömeg következménye, ami nagyobb erő kifejtésre kényszeríti az állkapocsnyító izmokat a csőrrészek távolításában.

Az adaptív kisugárzás tanulmányozásában, az alaktani változékonyság jelenségéből gyakran lehet következtetni olyan evolúciós folyamatokat, melyek vezetnek a kisugárzódáshoz. A Darwin-pintyeknél a kiemelkedő változékonyságot a csőr alakjában találhatjuk meg, ami megmutatja a trópusi adaptációnak az evolúcióban való fontosságát. Az ilyenféle következtetések megerősítettnek tekinthetők, ha megmutatható olyan folyamat, amiben a belső variálódás kitűnik a fajok között, vagyis, ha ki lehet mutatni olyan releváns evolúciós mechanizmusokat, amelyek aktívak ezen a téren klád szinten. Itt gondolhatunk nagyon helyesen a *G. fortis*-ra, ami szokatlanul széles variációkat mutat a csőrméretben, harapáserősségben, vokális teljesítményben és állkapocsmozgás sebességben egyaránt. Már előző tanulmányokban megmutatták, hogy ennél a fajnál a csőrméret negatívan korrelál a hang teljesítménnyel. Itt olyan újdonságot hozott ez a tanulmány, hogy behozták a harapáserősséget is, ami pozitívan korrelál a csőrmérettel, de negatívan az állkapocsmozgás sebességével.

A jelenlegi eredmények alátámasztják azt a feltevést, hogy biomechanikai hozzájárulás történt a Darwin-pintyek ökológiai fajkeletkezésében, amit a cikk összegez és frissít az új eredmények fényében. A fej- és csőrformák tisztán különböznek a fajokon belül és a fajok között is, ami egyfajta válasz a változó ökológiai kondíciókra. Ennek következtében tehát azok az egyedek és fajok, amelyek képesek feltörni keményebb és/vagy nagyobb magokat, nagyobb harapáserősséggel rendelkeznek, valamint nagyobb csőrökkel is, hogy kibírják a feltörés folyamata alatt fellépő nagy mechanikai erőket. Ahogy azt a mostani tanulmány is kimutatta, olyan optimalizáció, mint ami például a harapáserősség és az állkapocsmozgás sebessége között van, képesek befolyásolni azt az énektípust, amit egy madár produkálni képes, és éppen ezért magyarázatot adhatnak a korrelációra az ének paraméterek és a csőr alaktani evolúciója között. Mivel az éneklés központi szerepet játszik a párosodási elszigetelődésben a fajok között, így az itt megerősített erő-sebesség optimalizáció egy mechanikai kapcsolatot létesíthet az adaptív divergenciára a pintyek étkezése és a szaporodási elszigetelődésének evolúciója között. Ezzel ellentétben még mindig nincs kísérleti betekintés abba, hogy vajon az ének paraméterek, amiket megszab a vokális teljesítmény, amit a pintyek használnak a párjuk felismerésében, habár e paraméterek gyakran eltérőek, adhatnak-e egy alapot a faji vagy társi megkülönböztetésben. Egy jelen tanulmány, amiben a hím *G. fortis* egyedek viselkedését vizsgálják fajtársaik énekére, melyek Santa Cruz különböző térségeiből származnak, azt találták, hogy a hím egyedek figyelmet fordítanak igazán parányi különbségekre is a saját fajuk énekének összetételében. Ennek következtében a hímek hang teljesítőképessége tud negatív hatást gyakorolni az ökológiai területekre olyan madaraknál, mint a pintyek, hiszen a csőrük és az állkapocsizomzatuk függ az ételszerzésük módjától.

Ilyesfajta biomechanikai hozzájárulások a fajkeletkezéshez lehet, hogy átvihetők más énekes madár kisugárzására is, mint a *Neospiza*, ami az egyik sármányféléje a Tristan da Cunha sziget-

világnak. A sármányoknál a különböző élelem erőforrásokra való specializálódás valószínűleg elősegíti az evolúciós divergenciát a harapáserősség képességben, ami negatív korrelációban van az állkapocsmozgás sebességével, lehet, hogy képes magyarázatot adni arra, hogy a kisebb egyedeknél miért gyorsabb és hevesebb a hangképzés. Az, hogy a tojók kit részesítenek előnyben, amit demonstráltak is a Darwin-pintyekkel kapcsolatban, lehet, hogy szaporodási elszigetelődéshez, genetikai széttartáshoz és végül fajkeletkezéshez vezetnek. Habár az általam kiértékelt tanulmány egy optimalizálás típusra fókuszált egy bizonyos kládnál, úgy néz ki, hogy nagy valószínűséggel más optimalizációk is befolyásolják a szaporodás evolúcióját, ami kimutatkozik más taxonokban (csoportokban) is. Ezek lehet, hogy hasonlóak a fajkeletkezés folyamata alatt. Tehát röviden azt lehet mondani, hogy az ilyen biomechanikai optimalizációk lehet, hogy nem csak korlátozzák, hanem elősegítik az evolúciós változatosságot.

Hivatkozások

- [1] [Tanulmány](#)
- [2] [Wikipédia - Adaptív radiáció](#)
- [3] [Wikipédia - Darwin pinyek](#)
- [4] Meszéna Géza "Elméleti evolúcióbiológia" kurzusának rendszeres látogatása