

dc_12_10

MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA

MTA doktori értekezés összefoglalója

**Egy összetett szignalizációs
mechanizmus evolúciója:
a madárének lokális, regionális és globális mintázatai**

ÍRTA

Garamszegi László Zsolt, Ph.D.

**Department of Evolutionary Ecology
Estación Biológica de Doñana-CSIC
c/ Americo Vespucio, s/n
41092, Sevilla, Spanyolország**

Budapest, 2010

Dolgozatomban egy olyan viselkedési jelleg, a madárének ökológiáját tárgyalom, amely több szerveződési szinten is – az egyedek, populációk, ill. fajok között – extrém változatosságot mutat. Viselkedésökológiai megközelítéseket és módszereket alkalmazva próbálom meg bemutatni, hogy milyen szelekciós hatások eredményezhetik ennek a jellegnek a természetben megfigyelhető páratlan sokszínűségét. Disszertációmban a madárének szerepét evolúcióbiológiai szempontok szerint értelmezem, és változékonyságának megmagyarázása céljából szexuális szelekcióval kapcsolatos mechanizmusokat vizsgálok. A madárének, vagyis egy klasszikusnak számító másodlagos nemi jelleg mintapéldáján keresztül kívánok rávilágítani az állati kommunikáció kulcselemeire, egy összetett szignalizációs rendszer sajátosságaira, annak az egyedi minőséget jelző szerepének fontosságára.

Különböző szinteken, az egyedektől a populációs szinten keresztül, a fajok közötti kapcsolatokig vizsgálom a szignál információtartalmát és szerepét a szexuális szelekció folyamatában. Két madárfajon (örvös légykapó, *Ficedula albicollis* és füsti fecske, *Hirundo rustica*) végzett intenzív terepvizsgálatokra támaszkodva keresem az ének egyes komponenseinek és az egyedi minőség kapcsolatának az összefüggéseit, és az ének szerepét a hím-hím versengésben és a hölgyválasz mechanizmusában. A fajon belüli összehasonlításokban nagy figyelmet fordítok arra, hogy ezt az összetett rendszert minél több aspektusból megvizsgáljam, így a kommunikációs rendszer egészéről ritkaságszámba menően széles képet kapjak. A széleskörű következtetések levonásához metaanalitikus megközelítéseket is alkalmazok azért, hogy az egyedek szintjén értelmezhető szabályokat más fajoknál lejegyzett eredményekkel is össze tudjam hasonlítani. Populációs szintű vizsgálatokra támaszkodva elemzem szimpatrikusan és allopatrikusan élő két európai légykapófaj lehetséges énekszegregációját, ami a madárének fajfelismerést elősegítő funkciójáról ad információkat. Fajok közötti összehasonlításokat és filogenetikai módszereket alkalmazva evolúciós mintázatokat tárok fel, melyek a fajokon belül leírt mechanizmusokat alapul véve magyarázzák a madárének fajok közötti szinten észlelt nagyfokú diverzitását.

1. Fajon belüli mintázatok: egyedek közti variancia

1.1. Mit jelez a madárének?

1.1.1. Parazitizmus és immunitás

Hamilton és Zuk klasszikusnak számító hipotézise szerint összefüggés van a másodlagos nemi bélyegek kifejezettsége és a parazitáltság között, vagyis a vizuális vagy akusztikus díszek jelezhetik a hímek egészségi állapotát. A paraziták énekkomponensekre gyakorolt negatív hatását egy terepi kísérlettel igazoltuk az örvös légykapónál, melyben a hímek egészségi állapotát egy testidegen anyag beinjektálásával manipuláltuk. Azt tapasztaltuk,

hogy a mesterségesen fertőzött, aktivált immunrendszerű hímek adott idő alatt produkált énekének száma (énekráta vagy éneklési aktivitás) lecsökkent. Viszont az éneket leíró többi változóra látszólag nem hatott a kísérleti beavatkozás. Érdekes módon, a kezelésre az egyes hímek különböző módon reagáltak: az énekráta immunizálás által kiváltott csökkenése függött a hím minőségétől. A nagyobb homlokfolttal (mely az egyedi minőséget jelző, vizuális szignálként funkcionál a fajnál) és hosszabb énekkel rendelkező egyedek éneklési aktivitása nem vagy csak kevésbé változott a kísérlet hatására, mint a kisebb homlokfoltú és rövidebb énekű hímeké. A kísérlet azt mutatta, hogy a parazitizmus, az immunrendszer és a szexuális szignálok közti kapcsolat hátterében többféle mechanizmus állhat. Egyrészt, a parazitáltság befolyásolhatja az aktuális kondíciót, ami direkt környezeti hatásként befolyásolhatja az ének aktivitását. Másrészt viszont, az egyedek eredendően különbözhetnek abban, hogy miképpen reagálnak egy fertőzésre, és ezt az immunológiaiailag meghatározott toleranciaképességet (rezisztenciát) jelzik más szignálok (pl. a homlokfolt mérete vagy az ének hossza).

A füstű fecskénél az egyes énekváltozók és a parazitizmust leíró bélyegek közti kapcsolatrendszer feltérképezéséhez korrelációs módszert alkalmaztunk. Kimutattuk, hogy az ének hossza ennél a fajnál is jelezte az élősködők jelenlétét, ugyanis azok az egyedek, amelyek hosszabb énekeket produkáltak, kevésbé voltak fertőzöttek rágótetvekkel. Emellett egy másik énekváltozó (a terminális szillabus fő amplitúdójához tartozó frekvencia) korrelált egy immunológiai változóval, a vérsüllyedés mértékével. Elképzelhető, hogy az egyedek kora zavarhatja az összefüggések értelmezését, hiszen az ének tulajdonságai és a parazitáltság is változhat az öregedés során. Azt tapasztaltuk például, hogy az idősebb hímek hosszabb énekeket produkálnak, és ugyanakkor kevesebb rágótetű élősködik rajtuk. Ez azt is jelenthetné, hogy a parazitáltság és az ének között gyakorlatilag nincs ok-okozati viszony, hanem látszólagos korrelációjuk csak a kor mellékterméke. Ezt kiküszöbölendő, statisztikailag kontrolláltunk az egyedek korára, azonban a negatív összefüggés az énekhossz és a parazitáltság mértéke között ennek ellenére megmaradt, így bizonyítottuk, hogy az ének a kortól függetlenül jelezheti a parazitáltság mértékét.

Más fajoknál is vizsgálták az élősködők akusztikus kommunikációra gyakorolt hatását, de ezek a vizsgálatok egymástól többé-kevésbé eltérő eredményeket hoztak. Metaanalitikus megközelítést alkalmazva sikerült kimutatnom, hogy a különbségek abból fakadnak, hogy a különböző fajoknak más felépítésű az énekük, és más-más parazita számít szelekciós tényezőnek. Általánosságban viszont elmondható, hogy a kondíciófüggő, fizikai

teljesítménnyel összefüggő bélyegek az aktuális egészségi állapotot, míg a kondíciófüggetlen bélyegek inkább a genetikailag meghatározott rezisztenciát jelzik.

1.1.2. Fiziológiai állapot

A madárének szignálfunkciója összefügghet a produkciójával együtt járó metabolikus költségekkel, melyek élettani stresszként jelentkezhetnek, így az ének tulajdonképpen jelezheti a stressztolerancia mértékét is. Az örvös légykapón végzett fenotípusos vizsgálatok azt mutatták, hogy azoknál az egyedeknél, amelyek hosszabb strófákat énekelnek, általában nagyobb bizonyos hősokkfehérjék (HSP70) vérben mérhető szintje. Ezek a fehérjék a különböző metabolikus stresszhatásokkal szembeni védekezésben vesznek részt.

Eredményeink arra utalnak, hogy csak azok a hímek képesek metabolikusan költséges (azaz fiziológiai stresszel járó) énekek produkciójára, amelyek a stressz tolerálására alkalmas HSP70 szinttel rendelkeznek. Ez az összefüggés arra is magyarázatot adhat, hogy a hosszabb énekekkel rendelkező egyedek miért képesek jobban tolerálni egy potenciális fertőzést (lásd fenti vizsgálatok). Az ének és a hősokkfehérjék kapcsolata tehát a madárének mint kondíciófüggő szignál fiziológiai hátterébe enged bepillantást.

1.1.3. Agyi struktúrák fejlettsége

A viselkedési elemekből álló szignálok (pl. harci fenyegetések, násztánc vagy nászrepülés, éneklés) költsége visszavezethető a viselkedést irányító ideghálózatok fenntartásához szükséges költségekre is. A madárének produkcióját is neurális struktúrák szabályozzák, melyek kiterjedtsége kapcsolatba hozható e struktúrák kapacitásával és a szabályozott viselkedési funkciók komplexitásával. Az elméleti modell szerint nagyobb méretű agyi magvak komplexebb éneket képesek tárolni, így a repertoárméret jelezheti az egyedek neurális kapacitását. Több neurobiológiai tanulmány vizsgálta az ének szabályzásában kulcsszerepet játszó agyi magvak mérete és az ének tulajdonságai közti kapcsolatot, de ezek eredményei nem támogatták egyhangúan a modellt. Ezen tanulmányok metaanalitikus módszereken alapuló kvantitatív revíziója viszont egyértelműen bizonyítja, hogy két fontos énekváltozó (a repertoárméret és az énekhossz) erős korrelációt mutat két agyi struktúra (a nucleus *HVC* és a nucleus robustus archistriatalis) méretével. Statisztikai elemzéseink kimutatták, hogy a korábbi vizsgálatok azért nem találtak minden esetben szignifikáns kapcsolatot a madárének és az agyi magvak mérete között, mert néhány analízis kis mintaelemszámot használt.

Az ének és az agykapacitás között rekonstruált kapcsolatnak fontos evolúciobiológiai következménye van. Amennyiben kiterjedtebb agyi struktúrák szükségesek a nagyobb

repertoármérethez, az ének fejlődése és fenntartása során idegi működéssel kapcsolatos költségek léphetnek fel, hiszen a nagyobb méretű agyi szövetek kialakítása és folyamatos táplálása energiaigényes, ráadásul működésük káros szabad gyökök (pl. peroxidok) felszabadulását is eredményezheti. Ezek a neurális költségek garantálhatják tehát azt, hogy a madárének megbízhatóan jelezze az egyed minőségét, és így őszinte szignálként működjön.

1.1.4. Kor és tapasztalat

Számos elméleti cikk hangsúlyozza, hogy a hímek díszei az életkor megbízható szignáljaiként működnek, mert a díszesebb egyedek így jelezhetik az életkorral összefüggő előnyös tulajdonságaikat (pl. tapasztalat, túlélőképesség). Mivel a madárének az ivari szelekció egyik kulcseleme és a minőséget jelző egyik legfőbb indikátor, feltételezhető, hogy a bélyeg erős korfüggést mutat. Ezt a predikciót mindkét modellfajon teszteltük: korrelációs megközelítést alkalmazva meghatároztuk számos énekkomponens kapcsolatát a hímek korával. A két évesnél idősebb örvös légykapó egyedek repertoármérete szisztematikusan nagyobb volt, mint a fiatalabb madaraké, ráadásul a repertoárméretben a második életév után is növekedés volt megfigyelhető. Az énekrata esetében viszont fordított összefüggést találtunk, ugyanis a fiatalabb madarak aktívabban énekeltek, mint az idősebb társaik. A vizsgált énekkomponensek nem voltak összefüggésbe hozhatók a túléléssel, ezért ezek az akusztikus bélyegek inkább korral változó tulajdonságokat (pl. tapasztalat), mintsem a túlélést elősegítő gének meglétét jelezhetik. Az életkorral növekvő repertoárméret például azzal magyarázható, hogy a fiatal hímeknek még kevesebb idejük volt megtanulni a fajra jellemző komplett éneket.

A füstű fecskénél az egyedek közötti és egyeden belüli mintázatokat elemezve azt találtuk, hogy a kor előrehaladtával nő az énekhossz, a repertoárméret és az ének fő amplitúdóján mérhető frekvencia. Az eredmények azt tükrözik, hogy a vizsgált fajok éneke megbízhatóan jelzi az egyedek korát, azonban nem minden énekkomponens kifejezettebb az idősebb egyedeknél. Továbbá fajonként változó, hogy az ének mely komponensei töltik be a szignálfunkciót.

1.1.5. Anyai hatások

A legutóbbi évtized vizsgálataira utalnak, hogy az egyedek elsődleges és másodlagos nemi jellegeit jelentősen befolyásolhatják az anyai hatások. Anyai hatásokon az utódok rátermettségét befolyásoló, nem genetikai hatásokat értjük, melyek olyan anyai eredetű anyagcseretermékeken keresztül érvényesülnek, amelyek a kihatnak az embriók ontogenezisére. Az anyai hatások különösen fontosak lehetnek madarak esetében, hiszen a

tojók nagy mennyiségben juttatnak különböző biomolekulákat (pl. tápanyagok, hormonok, különböző anyagcseretermékek, vitaminok) a tojásokba, és ezek bizonyítottan szerepet játszanak az utódok fejlődésében. Az anyai hatások befolyásolhatják az idegrendszer érését, így például a madárének irányításáért felelős agyi magvak is érzékenyek lehetnek a tojásban mérhető hormonok (vagy más tápanyagok) koncentrációjára. Az anyai hormonok tehát meghatározhatják az egyedek felnőttkorában produkált akusztikus szignálok minőségét, ezért a madárének az anyai hatások által szabályozott tulajdonságok indikátoraként is funkcionálhat. A hipotézis predikcióit tesztelendő megvizsgáltuk, hogy az örvös légykapó esetében összefügg-e a madárének és a tojásokba juttatott hormonok mennyisége.

Predikcióinkkal ellentétben azt találtuk, hogy a felnőttkorban mérhető ujjarány (a második ujj hossza a negyedik ujj hosszához képest, mely embrionális korban alakul ki a hormonális miliő függvényében, és amivel az anyai hormonok szintje becsülhető) nem korrelált az ének minőségét leíró változókkal. Mindazonáltal az ujjarány összefüggött az egyedek korával és más morfológiai bélyegekkkel is (pl. testtömeg, szárnyhossz). Az eredményekből arra következtettünk, hogy az ujjarány valószínűleg csak gyenge indikátora lehet az anyai hormonoknak, mert az öregedés és az azzal együtt járó morfológiai változások a prenatális hormonszintektől függetlenül befolyásolhatják a lábujjak hosszát. A megfigyelt mintázatok tehát nem alkalmasak arra, hogy a madárének egyedi minőséget jelző szerepével kapcsolatban határozott következtetéseket vonjunk le. Ennek ellenére tapasztalataink fontos gyakorlati jelentőséggel bírnak, mert hatással lehetnek az anyai hatások terepi vizsgálatára, ugyanis az embrionális hormonok direkt mérését célzó vizsgálatok fontosságát hangsúlyozzák.

1.1.6. Személyiség

A legújabb viselkedésokológiai vizsgálatok szerint az egyes egyedek konzisztens viselkedési tendenciákat (aktív vagy inaktív) mutatnak különböző szituációban, és ennek megfelelően az egyedek adott személyiségtípusokba (pl. félénk vagy merész) sorolhatók. Idevonatkozó kutatásainkban a személyiség szexuális szelekcióban betöltött szerepét vizsgáltuk. Konkrétan azt kívántuk feltárni, hogy a párszerzésben használt viselkedési elemek mennyire tükrözik egyedi személyiségjegyeket, mint például a rizikóvállalást vagy az exploratív viselkedést. Kutatásunk célja az volt, hogy örvös légykapók esetében demonstráljuk a madarak éneke és az ilyen személyiségjegyek közti kapcsolatot. Eredményül azt vártuk, hogy a tartózkodó magatartásformák (pl. félénk viselkedés ragadozó vagy rivális fajtárs jelenlétében) olyan énekformákkal párosulnak, amelyek kis rizikóvállalással és az akusztikus környezet kismértékű kihasználásával jellemezhetőek. Egyik alaphipotézisünk az volt, hogy az exploratív beállítottság a repertoár felépítésében is megnyilvánul. A fizikailag aktívabb

egyedeknek ugyanis több esélyük van más egyedekkel akusztikusan is érintkezni, és így a fajtársaktól több énekelemet vehetnek át, ami nagyobb repertoárméretben nyilvánulhat meg. Egy másik hipotézis szerint a rizikóvállalás mutatkozik meg az éneklés során, mert a kevésbé félénk egyedek a ragadozóknak jobban kitett helyeken énekelnek. Eredményeink ezt a második elképzelést igazolták. A repertoárméret nem korrelált szignifikánsan az exploratív viselkedéssel, viszont az éneklés során felvett térbeli pozíció összefüggött a rizikóvállalással (a félénk egyedek magasan, elrejtve a lombkoronában, míg a kockázatvállalók az odúhoz közel, a ragadozóknak jobban kitéve énekeltek). Ha az ének tükrözi a személyiséget, akkor a párt választó egyedek erre az információra alapozhatják szaporodási döntésüket, és olyan személyiséggel rendelkező partnert választhatnak, amely a legnagyobb rátermettséget jelenti utódaik számára.

1.2. A szignál attribútumai közti kapcsolatok

A másodlagos nemi jellegek szexuális szelekcióban betöltött szerepét általában az egyedek különböző tulajdonságainak (kondíció, párosodási siker, túlélés vagy a rátermettséget egyéb aspektusát jelző tulajdonság) és a szignál kifejezettsége között megfigyelhető korrelációkkal vizsgálják (ahogy ezt mi is tettük az előzőekben). Ennek ellenére keveset tudunk arról, hogy például a szignálok kondíciófüggése összefügg-e a szaporodási sikerrel vagy a túléléssel (azaz hogy a kondícióval korreláló bélyegek mennyire korrelálnak a szaporodási sikerrel vagy a túléléssel). E hiány pótlására 28 akusztikus és vizuális szignált analizáltunk a füsti fecskénél, hogy feltárjuk az egyes szignálattribútumok közötti kapcsolatokat. Kimutattuk, hogy azok a szignálok, amelyek adott év során egyeden belül nagy állandóságot mutatnak (magas éven belüli ismételhetőség), az évek között is megtartják az erős, egyedre jellemző varianciát (magas évek közötti ismételhetőség). Mindemellett a szignálok ismételhetősége negatív összefüggést mutatott a szignálok korfüggésével, hiszen azoknak a bélyegeknél, amelyek az öregedéssel változtak, nagyobb volt az évek közötti varianciája. Végezetül azt is kimutattuk, hogy a kondíciófüggés negatívan korrelált a túléléssel. Ez azt jelzi, hogy azok a jellegek érzékenyek az aktuálisan ható környezeti tényezőkre, amelyek csak kevésbé befolyásolják a túlélést. Más attribútumok között nem találtunk összefüggést, ami azt sugallja, hogy a vizsgált faj feltételezhetően egy összetett szignalizációs rendszert használ, amelyben az egyes bélyegek az egyedi minőség más és más aspektusát jelzik.

1.3. Kinek szól a madárének?

1.3.1. Hímek közti kommunikáció

Az ivari bélyegek nagy jelentőséggel bírnak az állatok agressziós viselkedésében, mert a kifejezettebb vagy komplexebb szignálok jelezhetik az egyedek státuszát, illetve egy potenciális konfliktusban való győzelmi esélyüket. Az örvös légykapón végzett immunizációs kísérletekben azt találtuk, hogy az aktívabban éneklő hímek nagyobb valószínűséggel tudták visszafoglalni ugyanazt a revírt a territóriumról való kifogás és elengedés után. Ez indirekt módon utalhat arra, hogy a légykapó hímek éneke fontos lehet a hímek közötti kommunikációban is. Direkt vizsgálatokban viszont, amikor a hímek territoriális konfliktusban mutatott viselkedését vetettük össze énekparamétereikkel, azt találtuk, hogy a vizsgált hímek territoriális viselkedését nem prediktálták a különböző énekváltozók. Ezekből a negatív eredményekből arra következtettünk, hogy az akusztikus bélyegek a modellezett, rövid távú kontextusban közvetlenül nem használatosak. Azonban nem zárhatjuk ki, hogy közvetetten az akusztikus bélyegeknak is szerep jut a hím-hím kommunikációban. Szembetűnő például, hogy az agresszió egyik fő meghatározója a hímek életkora volt, mégpedig oly módon, hogy a fiatalabb hímek agresszívebb viselkedést mutattak. Ez összhangban áll azzal a megfigyeléssel, hogy a fiatalabb hímek általában nagyobb rátával énekelnek. Ez a két párhuzamos eredmény azt mutatja, hogy a fiatal egyedek általánosan véve aktívabban védik territóriumukat. Ebből arra következtettünk, hogy a hímek közötti, hosszú távú kommunikációban az énekráta jelezheti az egyedek életkorát, azaz egy potenciális konfliktusban való győzelmi esélyüket.

1.3.2. Hölgyválasz szociális szinten: párválasztás

A madárének nemcsak a hímek közötti versengésben, de a párválasztásban is fontos szereppel bír. A párválasztás során a tojó madarak előnyben részesítik azokat a hímeket, amelyek kitartóbban énekelnek és komplexebb éneket produkálnak, mert a jobb minőségű ének az adott hím előnyös tulajdonságait jelezheti, így ezekkel az egyedekkel érdemes párba állni és költeni. Az örvös légykapón végzett vizsgálatok szerint a „szebb” és „jobb” (vagyis magasabb énekrátájú, nagyobb repertoárú, hosszabb strófájú, kitettebb pozíciójú) ének jelzi a hímek valamilyen előnyös tulajdonságát, pl. stressztoleranciáját, immunkondícióját, parazitáltságát, korát és tapasztalatát vagy a személyiségét. Az ilyen énekkel rendelkező egyedekkel való párbaállás során a tojók tehát számos előnyre tehetnek szert, mert a preferencia az életképes utódok számában és minőségében jelentkező rátermettségi hasznót eredményezhet. Az ének párválasztásban betöltött szerepére csak közvetett bizonyítékok állnak rendelkezésre. A

párbaállás sebességét használva a párbaállás sikerének indikátoraként azt találtuk, hogy bizonyos években a nagyobb énekráta vagy énekhossz előnyt jelenthet a hímek számára a párszerzésben. Egy másik tanulmányban az éneklés során vertikálisan felvett pozíció mutatott kapcsolatot a párbaállás sebességével. Egy több éves, összevont adatbázist használva viszont a repertoár mérete és a strófák komplexitása korrelált a párszerzés gyorsaságával. Ezen eredmények szerint azok a hímek, amelyek nagy repertoármérettel és komplex felépítésű énekkel bírnak, lassabban állnak párba, mint a kis repertoárú és komplexitású társaik. Következésképpen, a tojók az olyan énekeket preferálhatják, melyek egyszerűbbek és rögzített szillabusszekvenciákból állnak, míg a bonyolultabb és improvizatív előadásokat elkerülik. A korrelációkon alapuló eredmények jórészt támogatják azt a hipotézist az örvös légykapónál, hogy a tojók a különböző énekváltozók preferálásával (pl. énekráta, énekhossz, éneklési pozíció) jobb minőségű hímeket választanak párként, mert ezek egészségesebbek, jobban tolerálják a stresszt vagy a predációs veszélyt. Hasonló összefüggéseket tártunk fel a füstű fecskénél is, ahol a párbaállási időt a parazita-fertőzöttség jó indikátora, az ének hossza jelezte.

1.3.3. Hölgyválasz genetikai szinten: apasági viszonyok

A tojók nemcsak költőpárt, hanem párosodási partnert is választanak, ami nem feltétlenül azonos, mert az utóbbi főleg genetikai előnyökért történik. A genetikai apasági viszonyok rutinszerű vizsgálatával számos, addig monogámnak hitt énekesmadárfajról derült ki, hogy a fészkaljak idegen (nem a szociális) apától származó utódokat tartalmaznak. Ezek a fiókák páron kívüli párosodásokból származnak, melyeket a tojó aktívan kereshet annak érdekében, hogy rátermettséget elősegítő géneket szerezzen utódai számára. A páron kívüli párzások aspektusában is fontos lehet a különböző szignálok figyelembevétele, mert azok előnyös genetikai tulajdonságokat (pl. paraziták elleni rezisztenciagének) is jelezhetnek. Ezt a lehetőséget vizsgáltuk az örvös légykapónál, paternitásvizsgálat segítségével. Azt találtuk, hogy az udvarlási periódusban aktívabban éneklő hímek fészkeiben több volt az idegen fiókák aránya. Ezt azzal magyarázhatjuk, hogy a magasabb énekrátájú és jó kondícióval rendelkező hímek nagyobb intenzitással keresnek páron kívüli párosodási lehetőséget, míg a saját költőpárjukat őrzés nélkül hagyják, akik így más hímekkel könnyebben párosodnak. Mindenesetre az eredmények és az előbbi értelmezés nem támogatja azt az elképzelést, hogy az éneket az örvös légykapó tojók direkt módon használnák a páron kívüli párkeresésük során. Néhány fajnál ugyan kimutattak olyan mintázatot, ami ilyen mechanizmusra engedne következtetni, de ez inkább kivételnek számít. Az idevonatkozó metaanalízisből kiderült,

hogy az ének és a genetikai szinten történő hölgyválasz között összességében csak gyenge kapcsolat tételezhető fel.

2. Fajon belüli mintázatok: populációk közti különbségek

Szimpatrikusan élő közelrokon fajok életmenete gyakran nem független egymástól, mert például a szaporodás alkalmával hibrid utódokat képezhetnek. Az ilyen hibridek rátermettsége viszont általában alacsonyabb, mint az ugyanazon fajhoz tartozó szülőktől származó utódoké. Ezért a szimpatrikusan élő fajoknál megnő a fajfelismerést segítő bélyegek szerepe a párválasztás során, ami beindítja az ivari szignálok divergenciáját és a rokon fajok közötti jellegkülönülést. Az örvös légykapó és a kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) Közép-Európa bizonyos részein és két balti szigeten (Öland és Gotland) szimpatrikus populációkban él. Ismert, hogy ezek a fajok igen közeli rokonok, genetikai különbségüket 3 %-osra, míg a hibridizáció mértékét 2-7 %-osra becsülik a mitokondriális DNS alapján a különböző populációkban. A hibridzóna kialakulása a Pleisztocénre tehető Közép-Európában, míg kb. 150 éves lehet a balti szigeteken. A hibrid egyedek túlélése általában alacsony, így a szimpatrikus populációkban megnő a fajfelismerés fontossága, emellett az együtt élő fajoknál a párválasztásban használt jellegek elkülönülése tapasztalható. A fajok hosszú idejű együttélésének következményeként kifejezett a hímek közötti, tollazatban megmutatkozó jellegpolarizáció a közép-európai zónában, mert a kormos légykapó hímjei fakóbbak, míg az örvös légykapó hímjei feltűnőbben színezettek, mint a nem együtt élő populációkban.

A madárének a territóriumjelzés és a partnervonzás mellett a fajfelismerésben is szerepet játszik. A bélyeg különlegessége, hogy genetikai meghatározottsága mellett jelentős szociális hatás alatt áll, így a gyors tanulás révén kulturális evolúciós folyamatok indulhatnak be, melyek már rövid távon éreztetik hatásaikat. Egy nemzetközi együttműködés keretében azt vizsgáltuk, hogy a két rokon légykapófaj (örvös és kormos légykapó) éneke követi-e az ivari jellegek tipikus elkülönülését, vagy az ének szociális és kulturális érzékenysége miatt másként szegregálódik a szimpatrikus és allopatrikus populációk között, mint a tollazati jellegek. A szimpatrikus és allopatrikus populációk énekének összehasonlítása azt mutatta, hogy az együtt élő populációkban a kormos légykapó éneke az örvös légykapó éneke felé konvergált, de a faji jellegek megmaradtak. Genetikai analízisek kimutatták, hogy az ének konvergálása nem genetikai folyamatok (pl. introgresszió) eredménye, hanem egyszerűen fajok közötti énekmásolásról van szó.

3. Fajok közti mintázatok: a törzsfajlódás eredményezte diverzitás

3.1. Parazitizmus és immunitás

Ha az ének egyik funkciója ez egyedek paraziták elleni védekezőképességének jelzése, akkor evolúciós időskálán azt várjuk, hogy a paraziták által erősen fertőzött fajoknál megnő azon másodlagos nemi jellegek szerepe, amelyek az egészségi állapot indikátorai. Másrészt viszont, az immunkompetencia hátrány hipotézis kiterjesztése szerint, a szignálok kifejezettségének háttérben álló magas tesztoszteronszint elnyomhatja az immunrendszer működését. Ennek következtében az ivari szignálokra ható erőteljes pozitív szelekció negatív hatást fog gyakorolni a paraziták elleni védekezőképességre. E lehetséges evolúciós mechanizmusok tesztelésére filogenetikai komparatív analízist alkalmaztunk, amelyben a fajok énekét leíró bélyegeket és az immunrendszer funkcionális fontosságát jelző változókat hasonlítottuk össze. Ez a megközelítés azon a feltevésen alapult, hogy az immunrendszer azoknál a fajoknál működik hatékonyabban, ahol a paraziták jelentős szelekciós nyomást gyakorolnak. Az interspecifikus szinten talált mintázat azt mutatta, hogy a komplexebb éneket produkáló fajok kifejezettebb T- és B-sejtes immunválaszt mutattak, mint az egyszerűbb énekkel rendelkező fajok. Az eredmények tehát az első hipotézist támogatták, miszerint a nagy parazitanyomás alatt álló fajok esetében megnő az akusztikus szignálok szerepe. A kifejezett szignálok pedig az egészségi állapot megbízható indikátoraként jelzik a tojók számára potenciális párjuk minőségét.

3.2. Fiziológiai állapot

A komplex ének költségei, amelyek a szignál megbízhatóságát garantálják, metabolikus szinten is jelentkezhetnek. E témakör régóta foglalkoztatja a madárének kutatóit, de eddig csak kevés fajnál sikerült kimutatni megnövekedett metabolikus rátát éneklés alatt. A kérdés azonban fajok közötti szinten is vizsgálható, mert az ének metabolikus költségének evolúciós következményei tesztelhető interspecifikus összefüggéseket is eredményeznek. Ezek szerint, ha a komplex ének fiziológiailag megterhelő, akkor a nagy komplexitású éneket produkáló fajok magasabb metabolikus rátával fognak rendelkezni, mint az egyszerűbb énekű fajok. Az idevonatkozó komparatív vizsgálatokban, fajok közötti viszonylatban ilyen kapcsolatot sikerült kimutatnunk. Ugyanakkor azt is kimutattuk, hogy a száraz élőhelyeken élő fajok éneke általában véve kevésbé összetett, mint a nedvesebb élőhelyeken előforduló fajoké. Ez az eredmény is arra utal, hogy a komplex ének költségesebb, hiszen az alacsony primer produkcióval rendelkező száraz élőhelyekhez a fajok alacsony metabolikus rátával alkalmazkodtak, ami feltehetően nem engedi meg a komplex ének kifejlesztését.

3.3. Anyai hatások

Annak ellenére, hogy a tesztoszteronon keresztül érvényesülő anyai hatások természetes szelekció által szabályozott folyamatai viszonylag jól ismertek, keveset tudunk arról, hogy a szexuális szelekció hogyan érvényesül az anyai hormonális hatásokon keresztül. Az anyai eredetű tesztoszteronszint és az utódok másodlagos nemi jellege között kétféle kapcsolat tételezhető fel. 1) Az anyai befektetés erőteljesebb lehet olyan fajoknál, ahol a szexuális versengés kifejezettebb, mert az anyának így megtérül a versenyképes utódokba investálni. Az ilyen fajoknál magasabb tojáson belüli tesztoszteronszint és kifejezettebb ivari szignálok várhatóak. 2) A magas tesztoszteronkoncentráció káros hatással lehet a másodlagos nemi jellegek kifejeződésére, mert a hormon gátolhat olyan élettani folyamatokat, melyek a másodlagos nemi bélyegek érésében játszanak szerepet. Ezért negatív kapcsolat is prediktálható az anyai hatások és a szignálok fejlettsége között interspecifikus szinten. Ezt a két hipotézist teszteltük egy komparatív tanulmányban, amiben azt találtuk, hogy azon fajok hímjei, amelyek nagy tesztoszteronkoncentrációjú tojásból keltek ki, rövidebb és kisebb repertoárméretű énekeket produkáltak felnőttkorukban. Ez arra enged következtetni, hogy a magas embrionális tesztoszteronszint kártékonyan hat a madárének irányításáért felelős agyi magvak érésére. Ezen eredmények tehát a fejlődési kényszereket hangsúlyozó hipotézist támogatják. Egy másik énekváltozó, az éneklés során felvett magassági pozíció viszont pozitívan korrelált a tojásban mérhető tesztoszteronszintekkel. Ez a mintázat látszólag azzal a teóriával harmonizál, amely azt jósolja, hogy az erőteljesebb szexuális szelekció az anyai hatásokra is kihat. A különböző énekváltozókkal kapott eltérő mintázatok jó példát szolgáltatnak arra, hogy az egyes énekkomponensek eltérő evolúciós utat járhatnak be.

3.4. Agyi struktúrák fejlettsége: a madárének és az agykapacitás

A madárének produkcióját szabályozó neurális struktúrák ivari dimorfizmust és fajok közötti különbségeket mutatnak. Az agyi területek kiterjedtsége és a teljes agy mérete kapcsolatba hozható e központi struktúrák kapacitásával és a szabályozott funkciók komplexitásával. Mivel az ivari kiválasztódás számos viselkedési mintázat nemek közötti aszimmetrikus megjelenését hozta létre, feltételezhető, hogy a szexuális szelekció fokozódása agyi dimorfizmus kialakulásához vezetett, és a madárének komplexitása pozitív kapcsolatba hozható a nemek közötti, agyméretben megnyilvánuló különbségekkel. Az idevonatkozó komparatív elemzésben kimutattuk, hogy a komplexebb ének, noha tárolásához nagyobb agyi magvak szükségesek bizonyos területeken, nem feltétlenül teszi szükségessé a nagyobb agyméret fenntartását. A teljes agy mérete tehát nincs szoros kapcsolatban a madáréneket irányító, specifikus neurális struktúrák kapacitásával és az ének komplexitásával. Másrészt

viszont, a fajon belüli és a nemek közti repertoárméretbeli különbségek összefüggésbe hozhatóak az agy ivari dimorfizmusával, mert minél nagyobb az eltérés a hím és tojó repertoármérete között, annál nagyobb volt az agyméretükben a különbség. Ezt a jelenséget az ivari kiválasztódás evolúciós következményének tekinthetjük, amely a viselkedési mintázatok nemek közötti aszimmetrikus megjelenését hozta létre. Így eredményeink igazolták azt az elképzelést, hogy az ivari kiválasztódás fokozódása agyi dimorfizmus kialakulásához vezet.

3.5. Az ének szerepe a genetikai szintű hölgyválaszban

A klasszikus értelmezés szerint a madárének a szexuális szelekció kontextusában evolválódott. Több tanulmány igazolta, hogy a színesebb madárének a tojók preferenciája révén elősegíti a párbaállást. A tojók preferenciája azonban nemcsak a költési, hanem a szexuális partner kiválasztásakor is érvényesülhet. Az egyedi tulajdonságokat tükröző akusztikus bélyegek fontosak lehetnek akkor is, amikor egy tojó a költőpárja mellett genetikai apát keres utódai számára a jobb gének reményében. Azoknál a fajoknál, ahol intenzív spermiumversengést, és annak következtében több, idegen apától származó utódot találunk a fészkeken belül, várható, hogy megnőjön a minőséget jelző énekparaméterek szerepe. Így a hímek közti versengés eredményeként hosszabb és komplexebb lesz az ének az ilyen fajoknál. Ennek ellenére egy filogenetikai vizsgálatban azt találtuk, hogy egyik énekváltozó sem függött össze a fészkeken belüli apasági viszonyokkal. Ez a negatív eredmény azt sejteti, hogy nem valószínű, hogy csupán a genetikai szinten érvényesülő hölgyválaszból fakadnak a fajok között mutatkozó énekbeli különbségek.

3.6. Fajok közötti kölcsönhatások: a költésparaziták szerepe

A madárének elsődlegesen a fajtársaknak szól, de az éneklő hímek a ragadozók, a paraziták és a vektorok figyelmét is felkelthetik. A fészekparaziták például figyelembe vehetik a gazdafajok által produkált másodlagos nemi jegyeket, amikor arról döntenek, hogy mely fajok költését érdemes kihasználni, mert csak a biztosan felismerhető gazdákra érdemes hagyatkozni. Ha ez kiterjeszthető a madárénekre is, akkor felállíthatunk egy olyan munkahipotézist, amely feltételezi, hogy a fészekparaziták nagyobb gyakorisággal raknak tojást olyan fajok fészkébe, ahol a hímek aktívabb és karakterisztikusabb énekkel bírnak. A hipotézis tesztelésére az Észak-Amerikában élő barnafejű gulyajáró (*Molothrus ater*) által parazitált gazdamadarak énekének tulajdonságait hasonlítottuk össze. Azt találtuk, hogy a nagymértékben kiaknázott gazdafajok éneke kevésbé komplex és rövidebb szünetekkel tarkított, mint azoké a fajoké, ahol a gulyajáró általi parazitizmus kisebb gyakoriságban fordul

elő a fészkekben. Ez az alaphipotézis predikciójával egybehangzó eredmény, tehát nem kizárható, hogy a költésparaziták aktívabb és jól memorizálható (egyszerűbb, sztereotipabb) énekeket preferálnak, amikor gazdát választanak. Ha ez így van, akkor az is lehetséges, hogy ez a preferencia kihat a gazdák és parazitáik közti versenyfutásra, és az erős költésparazita-nyomás hatására a gazdafajok evolúciós lépéseket tesznek a parazitáltság elkerülésére, és ennek megfelelően megváltoztatják az éneküket.

3.7. Fajok közötti kölcsönhatások: a ragadozók szerepe

Ha a madarak éneklésük során a ragadozók figyelmét is felkeltik, e túlélést veszélyeztető melléktermék a szignál költségeként is értelmezhető, ami így garantálja a kommunikációs rendszer megbízhatóságát. Eszerint csak az arra rátermett egyedek engedhetik meg maguknak, hogy az éneklés során fellépő predációs veszélynek tegyék ki magukat. Ezt az elméletet vizsgáltuk fajok közötti kontextusban, ahol a predációs nyomást karvalyfészek (*Accipiter nisus*) környékén gyűjtött prédamaradványokból becsültük. A predációs index (a prédafajoknak a karvalyok étrendjében történő előfordulási gyakorisága) nem volt összefüggésbe hozható sem az ének temporális, sem pedig strukturális tulajdonságaival. Másrészt viszont erős korrelációt találtunk az éneklés során felvett vertikális pozícióval, mert azok a fajok, amelyek predátoroknak jobban kitett mikrokörnyezetet választottak az énekléshez, nagyobb gyakorisággal estek a karvaly áldozatául. Ennek értelmében az éneklési pozíció a hím tulajdonságait őszintén tükröző bélyeg lehet, mert csak a jó minőségű egyedek képesek a ragadozók által felmerülő költségeket elviselni.

3.8. Fajok közötti kölcsönhatások: énekelemek átvétele más fajktól

A vokális mimikri (más fajok akusztikus utánzása) egy nagymértékben mellőzött jelenség annak ellenére, hogy szerepet játszhat a fajok éneke között megfigyelhető komplexitásbeli különbségek kialakításában. Ezért a jelenség evolúciójának megértésére filogenetikai analízist végeztünk. Kimutattuk, hogy az ének heterospecifikus imitációja a repertoárok megszerzésének vagy növelésének egy módja lehet, de a tökéletlen énektanulás szintén okozhat látszólag nagyobb mértékű mimikrit. Továbbá az is valószínűsíthető, hogy az akusztikus környezettel való kontaktus mértéke hatással van a repertoárba felvett hangok mennyiségére: a hosszú életű, abundáns és diszperzív fajok, amelyek könnyebben kerülnek változatos akusztikus környezetbe életük során, nagyobb mértékben utánoznak más fajokat. Érdekes módon a heterospecifikus utánzás nem hozható kapcsolatba a szexuális szelekció mértékével, így azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a fajok többségénél a vokális mimikri nem segíti elő a szaporodási sikert a párválasztáson keresztül.

3.9. A tojók akusztikus kommunikációja és evolúciós jelentősége

Bár a madárének tipikusan a hímekre vonatkozó bélyeg, néhány fajnál a tojók is produkálnak éneket, melynek komplexitása sokszor összemérhető a hímek énekével. Egyes elméletek azt hangoztatják, hogy a tojók esetében az ének hasonló szelekciós tényezők által szabályozott, mint a hímeknél, azonban a tojók énekének evolúcióját eddig még nem vizsgálták. E hiány pótlására több mint kétszáz európai madárfaj esetében analizáltuk a tojók vokalizációjának evolúciós történetét. Az evolúciós modellezés alapján kimutatható volt, hogy a nőstények éneklőképessége két családban is ősi tulajdonság, sőt ez a képesség már mélyebb törzsfejlődési szinteken is kialakulhatott. Egy komparatív vizsgálat némi betekintést nyújtott a szexuális szelekció tojók énekét formáló szerepéről: a karotin alapú ivari dimorfizmus kifejezettebb volt azoknál a fajoknál, ahol a tojó is képes énekelni. Ezek az eredmények együttesen azt mutatják, hogy a tojó éneke evolúciós szempontból alábecsült szerepet kap ma a viselkedésökológiában.

4. Az értekezés tárgyköréből készült közlemények

- 1) Garamszegi LZ. 2005. Bird song and parasites. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:167-180.
- 2) Garamszegi LZ. 2006. Comparing effect sizes across variables: generalization without the need for Bonferroni correction. *Behavioral Ecology* 17:682-687.
- 3) Garamszegi LZ, Avilés JM. 2005. Brood parasitism by brown-headed cowbirds and the expression of sexual characters in their hosts. *Oecologia* 143:167-177.
- 4) Garamszegi LZ, Balsby TJS, Bell BD, Borowiec M, Byers BE, Draganoiu T, Eens M, Forstmeier W, Galeotti P, Gil D, Gorissen L, Hansen P, Lampe HM, Leitner S, Lontkowski J, Nagle L, Nemeth E, Pinxten R, Rossi J-M, Saino N, Tanvez A, Titus R, Török J, Van Duyse E, Møller AP. 2005a. Estimating the complexity of bird song by using capture-recapture approaches from community ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:305-317.
- 5) Garamszegi LZ, Biard C, Eens M, Møller AP, Saino N. 2007a. Interspecific variation in egg testosterone levels: implications for the evolution of bird song. *Journal of Evolutionary Biology* 20:950-964.
- 6) Garamszegi LZ, Boulinier T, Møller AP, Török J, Michl G, Nichols JD. 2002. The estimation of size and change in composition of avian song repertoires. *Animal Behaviour* 63:623-630.

- 7) Garamszegi LZ, Calhim S, Dochtermann N, Hegyi G, Hurd PL, Jørgensen C, Kutsukake N, Lajeunesse MJ, Pollard KA, Schielzeth H, Symonds MRE, Nakagawa S. 2009a. Changing philosophies and tools for statistical inferences in behavioral ecology. *Behavioral Ecology* 20:1363-1375.
- 8) Garamszegi LZ, Eens M. 2004. Brain space for a learned task: strong intraspecific evidence for neural correlates of singing behavior in songbirds. *Brain Research Reviews* 44:187-193.
- 9) Garamszegi LZ, Eens M, Erritzøe J, Møller AP. 2005b. Sexually size dimorphic brains and song complexity in passerine birds. *Behavioral Ecology* 16:335-345.
- 10) Garamszegi LZ, Eens M, Pavlova DZ, Avilés JM, Møller AP. 2007b. A comparative study of the function of heterospecific vocal mimicry in European passerines. *Behavioral Ecology* 18:1001-1009.
- 11) Garamszegi LZ, Eens M, Török J. 2008. Birds reveal their personality when singing. *PLoS ONE* 3:e2647.
- 12) Garamszegi LZ, Eens M, Török J. 2009b. Behavioural syndromes and trappability in free-living collared flycatchers, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour* 77:803-812.
- 13) Garamszegi LZ, Hegyi G, Heylen D, Ninni P, de Lope F, Eens M, Møller AP. 2006a. The design of complex sexual traits in male barn swallows: associations between signal attributes. *Journal of Evolutionary Biology* 19:2052-2066.
- 14) Garamszegi LZ, Hegyi G, Szöllösi E, Rosivall B, Török J, Eens M, Møller AP. 2007c. Phenotypic correlates of digit ratio in a wild bird: implications for the study of maternal effects. *Animal Behaviour* 74:641-647.
- 15) Garamszegi LZ, Heylen D, Møller AP, Eens M, de Lope F. 2005c. Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behavioral Ecology* 16:580-591.
- 16) Garamszegi LZ, Merino S, Török J, Eens M, Martínez J. 2006b. Indicators of physiological stress and the elaboration of sexual traits in the collared flycatcher. *Behavioral Ecology* 17:399-404.
- 17) Garamszegi LZ, Møller AP. 2004. Extra-pair paternity and the evolution of bird song. *Behavioral Ecology* 15:508-519.
- 18) Garamszegi LZ, Møller AP, Erritzøe J. 2003. The evolution of immune defense and song complexity in birds. *Evolution* 57:905-912.

- 19) Garamszegi LZ, Møller AP, Török J, Michl G, Péczely P, Richard M. 2004. Immune challenge mediates vocal communication in a passerine bird: an experiment. *Behavioral Ecology* 15:148-157.
- 20) Garamszegi LZ, Moreno J, Møller AP. 2006c. Avian song complexity is associated with high field metabolic rate. *Evolutionary Ecology Research* 8:75-90.
- 21) Garamszegi LZ, Pavlova DZ, Eens M, Møller AP. 2007d. The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology* 18:86-96.
- 22) Garamszegi LZ, Rosivall B, Hegyi G, Szöllősi E, Török J, Eens M. 2006d. Determinants of male territorial behavior in a Hungarian collared flycatcher population: plumage traits of residents and challengers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:663-671.
- 23) Garamszegi LZ, Török J, Hegyi G, Szöllősi E, Rosivall B, Eens M. 2007e. Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology* 113:246–256.
- 24) Haavie J, Borge T, Bures S, Garamszegi LZ, Lampe HM, Moreno J, Qvarnström A, Török J, Sætre G-P. 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry – convergence, divergence and reinforcement. *Journal of Evolutionary Biology* 17:227-237.
- 25) Hegyi G, Szöllősi E, Jenni-Eiermann S, Török J, Eens M, Garamszegi LZ. 2010. Nutritional correlates and mate acquisition role of multiple sexual traits in male collared flycatchers. *Naturwissenschaften* 97:567-576.
- 26) Møller AP, Nielsen JT, Garamszegi LZ. 2006. Song post exposure, song features and predation risk. *Behavioral Ecology* 17:155-163.
- 27) Møller AP, Nielsen JT, Garamszegi LZ. 2008. Risk taking by singing males. *Behavioral Ecology* 19:41-53.
- 28) Morales J, Moreno J, Merino S, Tomás G, Martínez J, Garamszegi LZ. 2004. Associations between immune parameters, parasitism, and stress in breeding pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) females. *Canadian Journal of Zoology* 82:1484-1492.