

dc_12_10

Doktori értekezés
Magyar Tudományos Akadémia

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

Garamszegi László Zsolt

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

Budapest
2010

„The language of birds is very ancient, and, like other ancient modes of speech, very elliptical: little is said, but much is meant and understood.”

Gilbert White (1720-1793)

TARTALOMJEGYZÉK

1. A kutatás tárgya és elméleti háttere	1
1.1. Szexuális szelekció, másodlagos nemi jellegek és szignálok	1
1.2. A madárének mint minőséget jelző, összetett szignál	6
2. Célkitűzések	10
3. Alkalmazott módszerek	11
3.1. A fajon belüli mintázatok vizsgálata két fajnál	11
Az örvös légykapó (<i>Ficedula albicollis</i>)	11
A füstös fecske (<i>Hirundo rustica</i>)	12
3.2. Az ének spektrográfiai elemzése	13
3.3. A prediktor változók mérése	14
3.4. Statisztikai kiértékelés	15
3.5. A fajon belüli mintázatok kvantitatív összegzése metaanalízissel	16
3.6. Az európai légykapó-populációk összehasonlítása	16
3.7. A fajok közötti mintázatok elemzése komparatív módszerekkel	17
4. Főbb eredmények és jelentőségük	19
4.1. A módszertani háttér tökéletesítése	19
4.2. Fajon belüli mintázatok: az egyedek közti variancia	25
4.2.1 A madárének mint szignál jelentéstartalma	25
Parazitizmus és immunitás	25
Fiziológiai állapot	33
Agyi struktúrák fejlettsége	36
Kor és tapasztalat	38
Anyai hatások	42
Személyiség	44
A szignál attribútumai közti kapcsolatok	47
4.2.2 A madárének szerepe az egyedek közti kommunikációban	49
Hím–hím versengés	50
Hölgyválasz szociális szinten: párválasztás	51
Hölgyválasz genetikai szinten: apasági viszonyok	53
4.3 Fajon belüli mintázatok: populációk közti különbségek	54
4.4 Fajok közötti mintázatok: törzsfajlás eredményezte diverzitás	56
Parazitizmus és immunitás	57
Fiziológiai állapot	59
Anyai hatások	61
Agyi struktúrák fejlettsége: a madárének és az agykapacitás	64
Az ének szerepe a genetikai szintű hölgyválaszban	66
Fajok közötti kölcsönhatások: a költésparaziták szerepe	68
Fajok közötti kölcsönhatások: a ragadozók szerepe	70
Fajok közötti kölcsönhatások: énekelemek átvétele más fajoktól	72
A nőtények akusztikus kommunikációja és evolúciós jelentősége	75
5. Összegzés és kitekintés	78
6. Köszönetnyilvánítás	86
7. Irodalomjegyzék	87
8. Az értekezésben közvetlenül felhasznált saját közlemények listája	105
9. Függelék	107

1. A KUTATÁS TÁRGYA ÉS ELMÉLETI HÁTTERE

Korunk ökológiája a diverzitásról szól. E biológiai sokféleségen általában a különböző élőlényközösségek fajgazdagságát értjük, mely a drasztikus éghajlatváltozások tükrében nagy figyelmet kap. Az ökológiai rendszereket azonban nemcsak a fajok változatosságával jellemezhetjük – a fajokon belül megfigyelhető mintázatok az egyedek közötti fenotípusos különbségekből fakadóan is nagy diverzitásról tanúskodnak. Ezek a különbségek megnyilvánulhatnak morfológiai vagy viselkedési bélyegeken, ill. szaporodási sikerben vagy túlélésben, de akár komplex életmenet-stratégiákat tekintve is. Dolgozatomban egy olyan viselkedési jelleg, nevezetesen a madárének ökológiáját szeretném tárgyalni, mely több szerveződési szinten – az egyedek, populációk, ill. fajok között – is extrém változatosságot mutat. Viselkedésökológiai megközelítéseket és módszereket alkalmazva próbálom meg bemutatni, hogy milyen szelekciós hatások eredményezhetik ennek a jelenségnek a természetben megfigyelhető páratlan sokszínűségét. Disszertációmban a madárének szerepét evolúcióbiológiai szempontok szerint értelmezem, és változékonyságának megmagyarázása céljából szexuális szelekcióval kapcsolatos mechanizmusokat vizsgállok. A madárének, vagyis egy klasszikusnak számító másodlagos nemi jelleg mintapéldáján keresztül kívánok rávilágítani az állati kommunikáció kulcselemeire, egy összetett szignalizációs rendszer sajátosságaira és az egyedi minőséget jelző szerepének fontosságára.

1.1. SZEXUÁLIS SZELEKCIÓ, MÁSODLAGOS NEMI JELLEGEK ÉS SZIGNÁLOK

A szexuális szelekció* az egyedeknek a szaporodás sikerért folytatott küzdelme során jelentkezik, és hatására egy-egy fajon belül az ivarok között sok esetben szembetűnő különbségek alakulnak ki (Darwin 1871; Andersson 1994). Ez annak köszönhető, hogy a nemeken belüli és a nemek közötti konfliktusok során olyan bélyegek alakulnak ki, általában a hímekben, melyek látszólag a túlélést nehezítik. A szaporodás jogaiért folytatott verseny eredménye pl. a hím szarvasbogarak óriási rágója (szarva), a gímszarvas agancsa, a pávakakas hatalmas és díszes faroktollazata, vagy az énekesmadarak csodálatos éneke. Az utóbbi évtizedek legismertebb viselkedésökológusa, Anders P. Møller szerint a klasszikusan elkülönített intra-

* Jelen esetben angolszász irodalomban használatos kifejezés (*sexual selection*) tükörfordítását használom, de a dolgozatban ugyanerre a jelenségre hivatkozok az „ivari kiválasztódás”, „ivari kiválogatódás” vagy az „ivari szelekció” címszó alatt is.

(általában a hím–hím versengés) és interszexuális (általában a hölgyválasz) versengési mechanizmus mellett a direkt párszerzés, a spermiumversengés, az ivarfüggő abortálás, az utódgyilkosság, valamint az ivarfüggő utódgondozás is eredményezhet ivari kiválogatódást (Møller 1998). A szexuális szelekció során túlzottan kifejeződő másodlagos nemi jellegek növelhetik viselőjük mortalitási kockázatát, így a folyamatot általában a természetes szelekció szabályozza. Az ivari szelekció ezért nem választható el a természetes szelekciótól, mivel mindkét folyamatban az egyed rátermettsége (egyszerűbben szaporodási sikerének) növekedése jelzi az evolúciós sikert, bár az utóbbiban inkább a termékenység (fekunditás) és túlélés alapján becsülik azt, míg az előbbiben - az egyszerűség kedvéért - inkább a másodlagos nemi jellegekhez kapcsolható párszerzés és pármegtartás, valamint a párosodási siker szolgál a becslés alapjául.

A hímeken a szaporodási sikerért folytatott versengés során kifejlődő másodlagos nemi bélyegek általában szignálként funkcionálnak, és a nemeken belüli vagy nemek közötti kommunikációt szolgálják. Evolúciós értelemben szignáloknak nevezzük azokat a morfológiai vagy viselkedési elemeket, melyek azáltal növelik a jeladó rétermettséget, hogy a szignál vevőinek viselkedését befolyásolják (Dawkins and Krebs 1978; Maynard-Smith and Harper 1995). A szignálokkal való kommunikáció során információáramlás történik, aminek köszönhetően a jelvevő egyedek információt szereznek a szignált kibocsájtó egyed bizonyos tulajdonságairól, és ennek az információnak a függvényében alakítják ki válaszreakciójukat. Egy szociális kontextuson belül, ahol a jeladó és jelvevő érdeke különbözik a szignálra adandó optimális reakciót illetően, a szignálokat a jeladóra ható költségeknek és kényszereknek kell stabilizálniuk (Grafen 1990; Espmark et al. 2000). Az egyedek között érdekellentét alakul ki, amikor a felek az interakció lehetséges kimeneteleit eltérően rangsorolják. Konfliktushoz vezet a hímek territóriumokért és párosodási lehetőségekért folytatott versenye, a hímek és nőstények érdekellentéte a párválasztás során. Ezekben a kontextusokban, azaz a szexuális szelekció színterein használt szignálokat szexuális szignáloknak nevezzük.

A szexuális szignálok kialakulása, fenntartása és a nemeken belüli, ill. a nemek közötti helyzetekben betöltött szerepe az evolúcióbiológia legintenzívebben kutatott témái közé tartozik (Andersson 1994; Iwasa and Pomiankowski 1994; Kokko 2001; McGraw 2008). A legfőbb kérdések, melyek még ma is megválaszolásra várnak, két fő probléma köré összpontosulnak: a szignálok őszintéségének fenntarthatóságára és a szignál üzenettartalmának figyelembevételéből származó előnyökre. Az ivari szignálok jelezhetik a jeladó egyedek (i) aktuális kondícióját, mely az éppen ható környezeti

tényezőktől függ, (ii) egyedspecifikus tulajdonágait, melyek meghatározzák, hogy hogyan reagálnak ezekre a kondícióra ható környezeti tényezőkre, és (iii) genetikai adottságait, melyek függetlenek a kondíciótól. A jelek figyelembevételével a jellevők általánosságban kétféle előnyre tehetnek szert: direkt és indirekt előnyökre. A direkt előnyök az ivari kontextus színterén (pl. nemek közti harc vagy párválasztás) azonnal megvalósulnak, míg az indirekt előnyök a felek szaporodásából származó utódok genetikai tulajdonságaiban manifesztálódnak (pl. jó gének öröklődése). A szexuális jelzések fenntartásával kapcsolatban tehát két nézőpontból kell a kérdéseket megvizsgálni: a jeladó és a vevő irányából. A jelzéseket a klasszikus nézőpont szerint információtartalmuk miatt érdemes figyelembe venni, ez utóbbi pedig létrehozásuk, illetve fenntartásuk költségeinek köszönhető. A másik oldalról megközelítve, a jelzések kidolgozottsága a használatuk útján rájuk nehezedő irányított szelekció miatt maradnak fenn, tehát azért, mert van, aki figyel rájuk.

Egy őszinte szignalizációs rendszer azt feltételezi, hogy egy szignálnak a jellevők által felbecsülhető kifejezettsége függ a jeladó valamely nem megfigyelhető tulajdonságával. E tulajdonság a rátermettséggel függ össze, a „nem megfigyelhető”-ség pedig arra utal, hogy a jelfogó közvetlenül nem, csak a szignálon keresztül képes a rátermettséget felmérni. A szignál és a rátermettséget meghatározó tulajdonság kapcsoltságának a kialakulása a megbízható kommunikációval foglalkozó kutatások fő kérdése (Vehrencamp 2000; Searcy and Nowicki 2005). A viselkedésökológiai kutatások szerint a szignálok őszinteségét a leggyakrabban azok költsége biztosítja. Ez abból fakad, hogy elméletileg csak a rátermett egyedek képesek elviselni ezeket a költségeket, míg a kevésbé fitt fajtársak rosszabbul tolerálják a túl feltűnő bélyegekkel való hivalkodást, így a csaló egyedek kiszelektálódnak (Zahavi 1975; Zahavi and Zahavi 1997). Egy szignál viselete számos költséggel párosulhat. A bélyegnek lehet előállítási költsége, ha kifejlesztése energetikai ráfordítást igényel. Kimutatták például, hogy az Észak-Amerikában honos házi pintyek (*Carpodacus mexicanus*) vörös begyfoltja a karotinoidok táplálékon keresztül történő felvételének hatékonyságától, azaz a táplálékszerzéstől függ, így a hímek színezete az egyedek kondícióját jelzi (Hill 1990). Egy fontos előállítási költség érvényesülhet az immunkompetencia-hendikep révén, mely során a tesztoszteronszint és az immunfunkciók közti negatív visszacsatolás biztosítja a szignál őszinteségét (Folstad and Karter 1992; Roberts et al. 2004). Az őszinteség itt abban rejlik, hogy a magas hormonszint immunrendszerre gyakorolt költségét csak azok a hímek engedhetik meg maguknak, akiknek eleve jobb az immunrendszere, mint a

többieké, így a szervezetük elviseli a több parazita jelenlétét, míg ugyanezt a rossz egyedek nem bírják. Ez a mechanizmus magyarázhatja, hogy a tesztoszteronnal kezelt sarki hófajd hímek (*Lagopus lagopus*) – bár nagyobb tarajt növesztettek és nagyobb szaporodási sikert értek el, mint placebóval kezelt társaik – ezen jogosulatlan előnyökért egészségi állapotuk leromlásával fizettek, mert több parazita élősködött bennük (Mougeot et al. 2006). Az egyedeknek nemcsak a szignálok előállításával kell számolniuk, de ezek viseléséből is származhat költségük. A füstifecskenél (*Hirundo rustica*) azt találták, hogy a fehér foltok viselése a tollazatban költséges lehet, mert ezek a tollterületek törékenyebbek, és az ektoparaziták is előnyben részesítik őket (Kose and Møller 1999). Viselési költségként szóba jöhet a nagyobb feltűnőség miatt megnövekedett predációs veszély is (Zuk and Kolluru 1998), vagy a hím versenytársak általi gyakori agresszió (Pärt and Qvarnström 1997). Szembetűnő, hogy számos esetben nem sikerült a szóban forgó szignál mögötti költségviszonyokat tisztázni (Szamadó 2010). Egyes elméleti modellek pedig nem a jeladóra ható szignalizációs költségekre mutatnak rá, hanem a potenciális csalással jelentkező költségekre: ha a csalók nagy költséget fizetnek, az őszinte egyedek költsége nulla vagy akár lehet negatív érték (Lachmann et al. 2001).

Más elméletek nem a költségek szerepét hangsúlyozzák az őszinteség hátterében, hanem a kényszereket (Hurd and Enquist 2005). A fizikai vagy fiziológiai kényszerek következtében ún. index típusú szignálok alakulnak ki, melyek a csalás lehetőségét kizárva szolgáltatnak megbízható információt (ellentétben a fent tárgyalt, költségekkel terhelt ún. hendikep szignálokkal). Például az egyedek kora fontos kényszertényezőként funkcionálhat, mert a fejlődési korlátok miatt a hímek képtelenek lehetnek díszüket teljes pompában bemutatni fiatal korukban, míg az idősebb korosztály fejlettebb bélyegekkel bír (Trivers 1972; Manning 1985; Andersson 1994). A másodlagos nemi bélyegek korfüggő variációját kétféleképpen lehet magyarázni: vagy a bélyeg direkt összefüggésben van a hím korával úgy, hogy az egyedi minőség meghatározza mind a jegy fejlettségét, mind a túlélést; vagy a bélyeg az egyedi kondíció olyan komponensével van kapcsolatban, ami a tapasztalatok révén gyarapszik. Egy másik, az ontogenezis során érvényesülő kényszertényező lehet az embrionális korban vagy közvetlenül a születés után ható hormonoknak a másodlagos nemi jellegek fejlődésére gyakorolt fiziológiai hatása (Biard et al. 2009). Az ivari bélyegek érése érzékeny lehet a szexuáliszteroidok jelenlétére és koncentrációjára, így a felnőttkorban bemutatott szignálok kifejezettsége visszautalhat a fejlődés során tapasztalt hormonszintekre.

Az ivari kiválasztódás során azt várjuk, hogy a hímek megbízható másodlagos nemi jellegének és a nőstények e bélyeg iránti preferenciájának kapcsolt átöröklődése révén idővel kimerül a bélyeg varianciája, így minden egyed egyformán kifejezett jelleget fog viselni. Ez az ún. lek paradox, és feloldása sokáig komoly fejtörést okozott a kutatóknak (Rowe and Houle 1996). William D. Hamilton és Marlene Zuk (1982) javasolt egy mechanizmust, a gazda–parazita kapcsolatrendszer, mely a kimerülő variancia ellen dolgozhat. Ebben az esetben a „jó gének”, amelyek köthetők a másodlagos nemi jellegek kifejeződéséhez is, a hímek parazitákkal szembeni jobb ellenállóképességét kódolhatják. Mivel a gazdák és paraziták között állandó versenyfutás van, e koevolúciós ciklusok során más és más gének szolgáltatnak rezisztenciát a különböző paraziták ellen, így más és más szignálértékek preferálása jelent előnyt a tojók számára. Hosszú távon tehát a rendszer és ezáltal a szignálok változékonysága is fennmarad.

Én egy másik alternatívát is javaslok a lek paradox feloldására, amely független a gazda–parazita ciklusoktól, és így sokkal rövidebb időskálán is megmagyarázhatja a bélyegek természetes populációkban fenntartott nagy varianciáját. Ehhez a magyarázathoz a személyiségjegyek változékony környezetben betöltött szerepét hívom segítségül. A legújabb ökológiai és evolúciós vizsgálatok kimutatták, hogy a humán pszichológiából ismert temperamentumok fontosak lehetnek más állatcsoportok viselkedésökológiájának megértésében is, mert a viselkedés egyedre jellemző elemei szerepet játszhatnak a különböző életmenet-stratégiák formálásában (Sih et al. 2004; Réale et al. 2007). A személyiség a különböző ökológia szituációkban (pl. préda–ragadozó viszony, táplálékkeresés, diszperzió, nemeken belüli agresszív interakció) bemutatott viselkedési elemek aktivitásában nyilvánul meg. Ugyanaz az egyed, személyiségéből kifolyólag, a különböző szituációkban hasonlóan fog viselkedni. Mivel ez az egyik szituációban előnyös, a másokban hátrányos, nincs univerzálisan adaptív személyiség. Ráadásul a környezet változik, így az optimális viselkedési típusok időben nem állandók. Ennek következtében a természetben fennmarad az egyedek széles viselkedési spektruma. Ezzel párhuzamosan, a személyiségjegyek és szexuális szignálok között is lehet kapcsolat. Mivel az egyes viselkedési formákat nehéz szociálisan vonzó módon bemutatni, a személyiségjegyek kihatással lehetnek a párkapcsolatok formálódására, mind az embernél, mind az állatoknál. Ennek következtében kezd elterjedni az az elmélet, hogy a másodlagos nemi bélyegek tulajdonképpen ezeket az egyedi személyiségjegyeket indikálják. Ha ez így van, és a környezet folyamatosan

változik, és ebben a változásban mindig más és más tulajdonságok az előnyösek, a nőstényeknek mindig más tulajdonságok preferálása lesz az érdeke. Ennek következtében a szignálok diverzitása fennmarad.

A másodlagos nemi bélyegek akkor működnek valódi szignálként, ha jelentéstartalmukat a jeltevők képesek dekódolni, és viselkedésüket, ill. végső soron életmenet-stratégiájukat az értelmezett információ szerint alakítani (Espmark et al. 2000). Mivel a szexuális szelekciónak klasszikusan két fő színtere van, és az ivari szignálok a hím–hím versengésben és a hölgyválaszban egyaránt funkcionálhatnak, a szignáloknak lehet nem belüli és nemek közötti jelentéstartalma, melyek általában függetlenek egymástól. A hímek közötti kommunikációban a hímek bélyegei jelezhetik pl. az egyedek győzelmi esélyét egy potenciális fizikai összetűzésben (Maynard-Smith and Harper 2003). Fontos megjegyezni, hogy ezek a bélyegek nem azonosak az esetleges harcban használt fegyverzettel, hanem csak arra szolgálnak, hogy az összetűzés előtt, az esélyek latolgatásakor információt szolgáltatassanak a szemben álló felek képességeiről. Ha a szignalizációs rendszer összeomlik, akkor a halálos vagy sérülésekkel járó fizikai összetűzések száma csökkenthető, ami mindenki számára előnyös. Így az ivaron belüli kommunikációban a szignálok dekódolása főleg direkt hasznót eredményez. Ezzel ellentétben, az ivarak közötti kommunikációban a szignál jelentéstartalmának figyelembevételével történő párválasztás egyaránt jelenthet közvetett és közvetlen hasznót a nőstények számára (Kokko et al. 2003). Ha egy másodlagos nemi jelleg indikálja a hím valamely tulajdonságát, a jobb minőségű partnert választó nőstények direkt előnyhöz juthatnak, ha a díszesebb hímeknek jobb minőségű territóriumuk van, hatékonyabb segítséget nyújtanak az utódgondozásban vagy a ragadozók elleni védekezésben, ill. ha kevesebb betegséget vagy élősködőt hordoznak. A partner szelektív választása közvetett előnyöket is jelenthet, ha a preferált tulajdonság genetikailag meghatározott és öröklődő jelleg, tehát a következő generációban is manifesztálódik, és így az utódok szerepe révén érvényesül a megnövekedett fekunditás.

1.2. A MADÁRÉNEK MINT MINŐSÉGET JELZŐ, ÖSSZETETT SZIGNÁL

Az állatvilágban végtelenül gazdag változatosságát találjuk olyan akusztikus viselkedési elemeknek, melyek a fajtársak közötti kommunikációban használatosak. A legszembetűnőbb példákat az énekesmadaraknál figyelhetjük meg, ahol az akusztikus kommunikáció extrém sokszínűséget mutat fajkon belül és fajok között is (Read and Weary 1992; Catchpole and Slater 1995). A madárének összetettsége már hosszú ideje

vonzza a természetbarátok csodálatát, sőt, már hamar a tudományos vizsgálatok tárgyává is vált. Gilbert White, a híres természetbúvár több mint kétszáz éve feltételezte először, hogy a madáréneknek fontos szerepe lehet az ivarok közti kommunikációban. Funkcióját tekintve a madárének kettős szerepet tölt be, mert a nemek közötti és a nemeken belüli viszonyokban is használatos szignál, vagyis fontos a hímek közti versengésben és a párválasztásban is (Searcy and Andersson 1986; Searcy and Nowicki 2000).

Változékonyságának és kettős funkciójának köszönhetően a madárének az ivari szignálokkal foglalkozó tanulmányok fő modelljévé vált, és ma is egy intenzíven tanulmányozott jelenség.

Ismereteink szerint az énekesmadarak többsége csak a szaporodási időszakban énekel, általában a reprodukció céljára elfoglalt territóriumon (bár sok vonuló madár telelőterületeken alkalmazott éneklési szokásáról keveset tudunk). Az ének szólhat a párkereső nőtényeknek vagy a rivális hímeknek is, és a hím vagy az elfoglalt territórium sajátosságait reklámozza. A szexuális szelekcióval és kommunikációval kapcsolatos elméletek szerint a tojó madarak előnyben részesíthetik azokat a hímeket, melyek kitartóbb és/vagy komplexebb éneket produkálnak, mert a jobb minőségű ének jelezheti az adott hím előnyös tulajdonságait (Catchpole 1987). Ezzel egybevágóan számos tanulmány kimutatta, hogy a „díszesebb” ének jelzi a hímek kondícióját, territóriumuk jóságát, vagy akár a későbbi, utódgondozásban vállalt szerepüket, esetleg genetikai tulajdonságaikat, és hogy az ilyen énekkel bíró egyedek preferálásával a tojók valamilyen előnyre tehetnek szert (Searcy and Yasukawa 1996). Másrészt viszont, az ének hímek közti versengésben és a territóriumok felosztásában betöltött szerepére is találni jó néhány irodalmi adatot, melyek igazolják, hogy a hímek énekükkel jelezik a potenciális betolakodóknak a területre lépés kockázatait (Searcy and Nowicki 2000).

A pozitív eredmények ellenére a madárének szexuális szelekcióban betöltött szerepének megértését nehezíti, hogy a legtöbb esetben az éneket a pávatollhoz hasonló bélyegként kezelik, és fejlettségét egy dimenzióban értelmezik (pl. egyszerűbb – színeesebb ének). Gyakran elfelejtik, hogy a legtöbb vizuális szignállal ellentétben az akusztikus szignálok számos, egymástól független fejlődésű és funkciójú strukturális paraméterrel jellemezhetőek, és ezek mind különböző információt kódolhatnak az egyedi tulajdonságról (Gil and Gahr 2002). A madárének tehát nem egy szignál, hanem egy összetett szignalizációs rendszer, amelyben az egyes komponenseket más-más költségek és kényszerek szabályozzák, továbbá, ezeknek a komponenseknek különböző szerepe lehet az ivarokon belüli vagy közötti kommunikációban. Az ének produkciójával

kapcsolatos bélyegek, mint az ének aktivitása, az éneklésre fordított idő, vagy az ének hosszúsága, ill. erőssége (amplitúdója) energetikai költségek szabályozása alatt állnak (Vehrencamp 2000). A kitett helyen történő aktív éneklés pedig felkeltheti a ragadozók figyelmét is, így az éneklés során választott pozíció predációs költségekkel is terhelt. Azon egyedek, melyek nagyobb intenzitással képesek énekelni, jobban elviselik ezeket a produktív vagy predációs költségeket, és egy aktívan éneklő hím éppen ebbéli képességét reklámozza (Møller et al. 2006). Ez a tulajdonság a nőstényekre vonzó, míg a hím versenytársakra elrettentő hatást gyakorol. Az ének produkciójával kapcsolatos bélyegek tehát tojó–hím és hím–hím kontextusban is használt szignálok, melyeket produktív költségek szabályoznak.

Ezzel szemben az ének komplexitását kifejező repertoárméret, mely a vokális előadás során használt ének- vagy énekelemtípusok (szillabusok) számát jelenti, főleg interszexuális viszonylatban használatos összetevő, melyet belső, fizikai vagy fiziológiai tényezők korlátoznak, és ezek mint elkerülhetetlen kényszerek lépnek fel. Ezért az index típusú szignálok közé sorolhatjuk: jelezheti a hím korát, kondícióját és túlélőképességét (Vehrencamp 2000). Korábban azt tartották, hogy ez a bélyeg igen fontos a tojó párválsztása során, de számos negatív példa demonstrálta, hogy a repertoárméret kevésbé prediktálja a párbaállás sikerességét, amikor a territórium minőségét vagy a hím egyéb tulajdonságait is figyelembe vesszük (Searcy and Yasukawa 1996; Byers and Kroodsma 2009). Gyakran előfordul ugyanis, hogy nincs ok–okozati kapcsolat a repertoárméret és a párbaállás között, és a komplex énekű hímek látszólagos sikere csak abból fakad, hogy a tojók pl. a territórium minősége – amivel a repertoárméret is korrelál – alapján választanak párt. A repertoár méretének szerepet tulajdonítottak a spermiumversengés folyamatában is, mert néhány fajnál azt találták, hogy a tojó páron kívüli párosodási hajlama függ a felszarvazó és a felszarvazott hím repertoárjától (pl. Hasselquist et al. 1996). Más eredmények azonban megkérdőjelezik a mechanizmus általános érvényességét (pl. Buchanan and Catchpole 2000). Ezek az ellentétes eredmények azt sugallhatják, hogy a legtöbb fajnál nem a repertoárméret az, ami közvetlenül a szexuális szelekció célpontja lenne.

Napjainkra növekvő mennyiségű bizonyíték szól amellett, hogy inkább mélyebb tartalmi mintázatok, mintsem a repertoár mérete lenne fontos a szexuális szelekció folyamatában (Gil and Gahr 2002). E tartalmi mintázatok alatt többféle jelenség képzelhető el. Megosztott éneklés (*song sharing*) jellemző számos territóriálisan viselkedő fajra, melyeknél a szomszédos hímek a repertoár jelentős hányadában

osztóznak, és a territórium megtartása függ e megosztás mértékétől (Beecher et al. 2000). Más fajoknál a dialektusoknak van fontos szerepe, ahol a tojók szívesebben választanak olyan hímeket, melyek a helyi dialektust éneklük (O'Loughlen and Rothstein 1995; MacDougall-Shackleton et al. 2002). Speciális énekelemek (*sexy syllables*) kifejezett funkcióval rendelkezhetnek egyes esetekben, és ezen elemeknek a pusztán jelenléte a repertoárban garantálhatja a párosodási sikert (Vallet and Kreutzer 1995; Rehsteiner et al. 1998). Ráadásul az ének egy olyan bonyolult struktúra, mely egyedi szinten is elkülöníthető szerveződést mutathat. Így az unikálisan felépített repertoárok az egyedek felismerését is elősegíthetik. Ebből kifolyólag az ének nem szükségszerűen működik egy kvantitatív skálán, mint a legtöbb vizuális bélyeg, és teljesen más szabályok magyarázhatják adaptív funkcióját és fejlődését.

Az eddig tárgyalt bélyegek mellett további funkciók és különböző szignalizációs mechanizmusok írhatók le az éneken belül. Az éneklés időpontja vagy egyéb körülményei, továbbá az alternáló éneklés variánsai mind-mind olyan sajátosságok, melyek szintén a szexuális szelekció hatása alatt állhatnak egyes fajoknál (Gil and Gahr 2002). Mára már nyilvánvaló, hogy a madaréneket nem lehet egyszerű szignálként kezelni, hanem egy olyan összetett szignálról van szó, melynek egyes komponenseit különböző szelekciós faktorok szabályozzák. Ma a madarének kutatásának alapvető feladata e tényezők azonosítása, amiben az egyes szignálok költségeinek feltárása és a kommunikációs kontextus meghatározása sokat segít.

Általánosságban, ha egy faj több, jelzésfunkcióval bíró bélyeggel is rendelkezik, fontos az egyes potenciális szignálok információtartalmának és a használatukkal kapcsolatos döntési helyzeteinek a tisztázása (Møller and Pomiankowski 1993; Candolin 2003). A legtöbb esettanulmány azt mutatja, hogy egy összetett szignalizációs rendszerben az egyes szignáloknak különböző funkciója lehet, és az általuk kódolt üzenetek más kontextusban, vagy más jelzőknek szólhatnak. Fontos szem előtt tartani azonban, hogy egy olyan összetett szignalizációs rendszerben, mint a madarénekekben az egyes komponensek strukturálisan kapcsolatosak (pl. a hosszabb ének vagy a szélesebb frekvenciasáv komplexebb felépítést tesz lehetővé), még akkor is, ha az egyes komponensek részlegesen más és más információt kódolnak. Ezért az egyes komponensek evolúciója nem független egymástól, és a szexuális szelekcióban betöltött szerepüket csak úgy érthetjük meg teljes egészében, ha mint egy közös rendszer részeit vizsgáljuk. A komponensek kapcsoltságából adódóan elképzelhető, hogy néhány bélyeg valós információtartalom nélkül szelektálódik, csak azért, mert nem függetleníthető egy

másik, valódi minőségjelző indikátortól, így azzal karöltve fejlődik a törzsfejlődés során. E jelentés nélküli komponensek szerepe lehet a szignálok észlelésének könnyítése. Másrészt az is feltételezhető, hogy az egyes szignálkomponensek ugyanazt a redundáns üzenetet kódolják kisebb-nagyobb hibával, és együttesen a jelfogók a jeladó általános minőségéről alkotott képének hatékonyabb kialakítását segítik.

2. CÉLKITŰZÉSEK

A dolgozatban bemutatott vizsgálatok célja az volt, hogy egy összetett szignál, a madárének funkcionális kapcsolatrendszerét felderítsük. Különböző szinteken – egyedektől kezdve, a populációs szinten keresztül, a fajok közötti kapcsolatokig – vizsgáltuk a szignál információtartalmát és szerepét a szexuális szelekció folyamatában. Két madárfajon végzett intenzív terepvizsgálatokra támaszkodva kerestük az ének egyes komponenseinek és az egyedi minőség kapcsolatának összefüggéseit és az ének szerepét a hím–hím versengésben valamint a hölgyválasz mechanizmusában. Ezekben a fajok belüli összehasonlításokban nagy figyelmet fordítottunk arra, hogy az összetett rendszer minél több elemét megvizsgáljuk minél több aspektusból, így a kommunikációs rendszer egészéről kapjunk kivételesen széles képet. A széleskörű következtetések levonásához metaanalitikus megközelítéseket is alkalmaztunk, hogy az egyedek szintjén értelmezhető szabályokat a más fajoknál lejegyzett eredményekkel összehasonlítsuk. Populációs szintű vizsgálatainkban két, szimpatrikusan és allopatrikusan élő, európai légykapófaj lehetséges énekszegregációját elemeztük az együttélés időskáláját is figyelembe véve, és a madárének fajfelismerést elősegítő funkcióját tanulmányoztuk. Fajok közötti összehasonlításokat és filogenetikai módszereket alkalmazva tártunk fel evolúciós mintázatokat, melyek a fajokon belül leírt mechanisztikus viszonyokat alapul véve magyarázzák a madárének nagy fokú diverzitását, amit a fajok közötti szinten észlelünk.

3. ALKALMAZOTT MÓDSZEREK

3.1. A FAJON BELÜLI MINTÁZATOK VIZSGÁLATA KÉT FAJNÁL

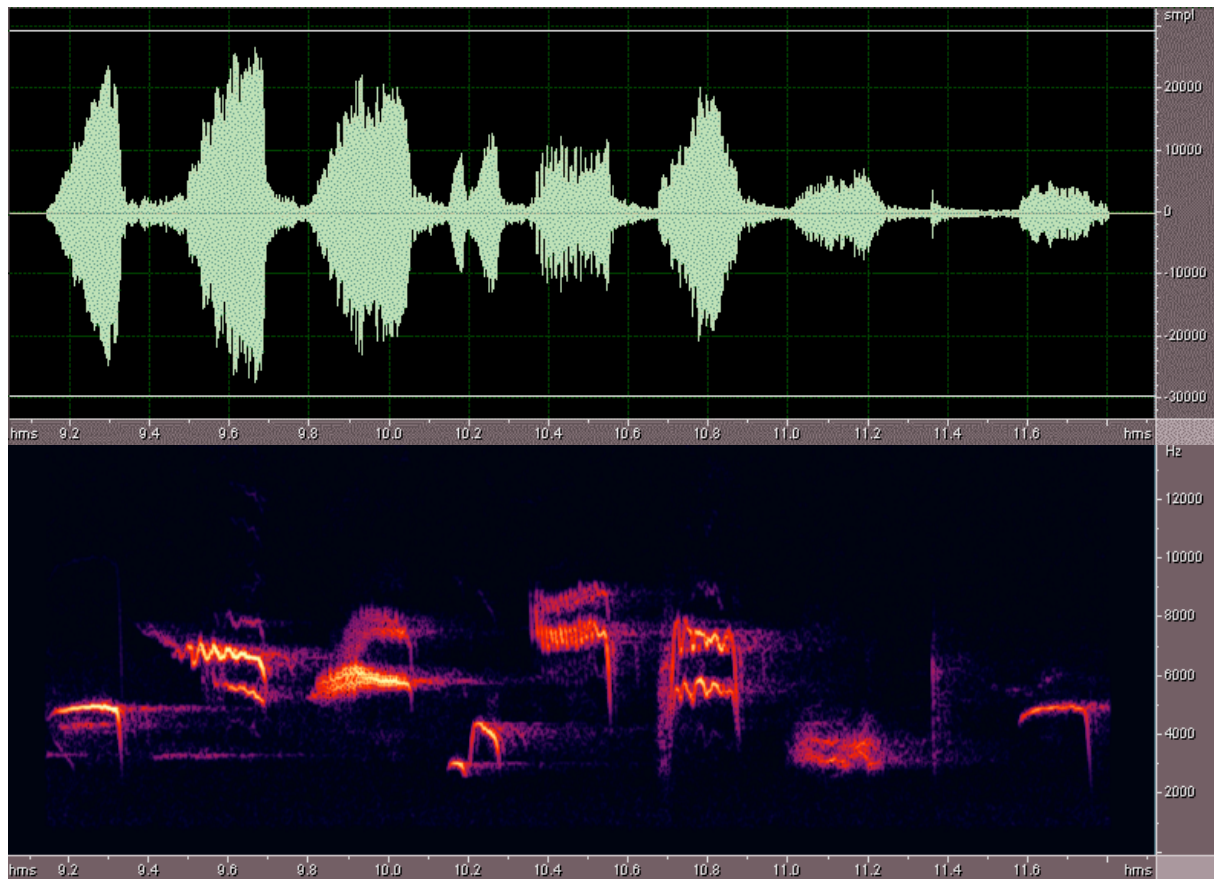
Az egyedek közötti szinten megfigyelhető varianciák elemzésére használt egyik általános megközelítés az egyedek fenotípusos változatainak korrelatív összehasonlítása. Az eljárás során a hímek énekét leíró tulajdonságokról adatokat gyűjtünk, és ezeket összevetjük az egyedi minőséget vagy a szaporodási sikert leíró paraméterekkel. Ha az ének jelzi a hím valamely minőségi tulajdonságát, vagy prediktálja a nemi viszonyok kimenetelét, akkor az összevetett változók között korrelációt kapunk. A kísérletes megközelítés (amikor egy adott tulajdonságot manipulálunk, és vizsgáljuk a beavatkozás hatását egy másik bélyegen) sajnos nehezen alkalmazható az ének kontextusában, mert az egyedi énekeket nem tudjuk közvetlenül manipulálni. Így a vizsgálatok során jórészt korrelációsán leírt eredményekre kell hagyatkoznunk, ami csak nagy körültekintéssel (vagy egyáltalán nem) alkalmazható az ok–okozati viszonyok tisztázására. Kísérletes megközelítést egy esetben tudtunk alkalmazni: a parazitizmus és az ének kapcsolatának vizsgálatakor az egyedek egészségi állapota manipulálható tulajdonságnak bizonyult.

Az ének minőségjelző szerepét és a szaporodási sikert két madárfajnál vizsgáltuk. Mindkét faj másodlagos nemi jellegei feltűnőek, és mind tollazati, mind akusztikus bélyegek használatosak a párbaállás során. A választott fajok ökológiája és énekének felépítése nagyban különbözik, így lehetőség adódik fajspecifikus és általános mintázatok feltárására is.

Az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*)

Az örvös légykapó szociálisan monogám, hosszú távú vonuló, odúköltő énekesmadár. Hazánkban áprilisban érkezik a költőterületekre, és korán, feltehetően július végén, augusztusban elvonul. Egyszer költ, 5-7 tojást rak. Méretdimorfizmus alig, tollazati dikromatikusság viszont kifejezett az ivarok között. A hímek a tavaszi megérkezésük után territóriumot és odút foglalnak, és aktív éneklésbe kezdenek. Az ének valószínűleg a territórium védelmére és a nőstények csalogatására is szolgál, de a korábbi vizsgálatok kevés információt szolgáltatnak e tekintetben (Gelter 1987; Wallin 1987). Az éneklő viselkedés a párbaállás után abbamarad, és a tojó intenzív fészeképítési tevékenysége lép életbe. A faj éneke ún. strófákból (vagy énekekből) áll. Ezek 5-10 másodperces – esetenként jóval hosszabb – szünetek beiktatásával produkált, bonyolultabb akusztikus struktúrák, melyek egyszerűbb, jól elkülöníthető egységekből, ún. szillabusokból épülnek fel. A szillabusok általában 3-5 másodperc hosszan rendeződnek egymás után, és

formálnak strófákat (1. ábra). Az örvös légykapó akusztikus kommunikációját 1999-ben kezdtem tanulmányozni az ELTE Állattrendszertani- és Ökológiai Tanszékének Viselkedésokológiai Csoportja által több évtizede gondozott pilisi odúterületen. Az azóta felvett és feldolgozott hanganyagok képezik a dolgozatban tárgyalt, fajon belüli mintázatokon végzett vizsgálatok nagy részét.



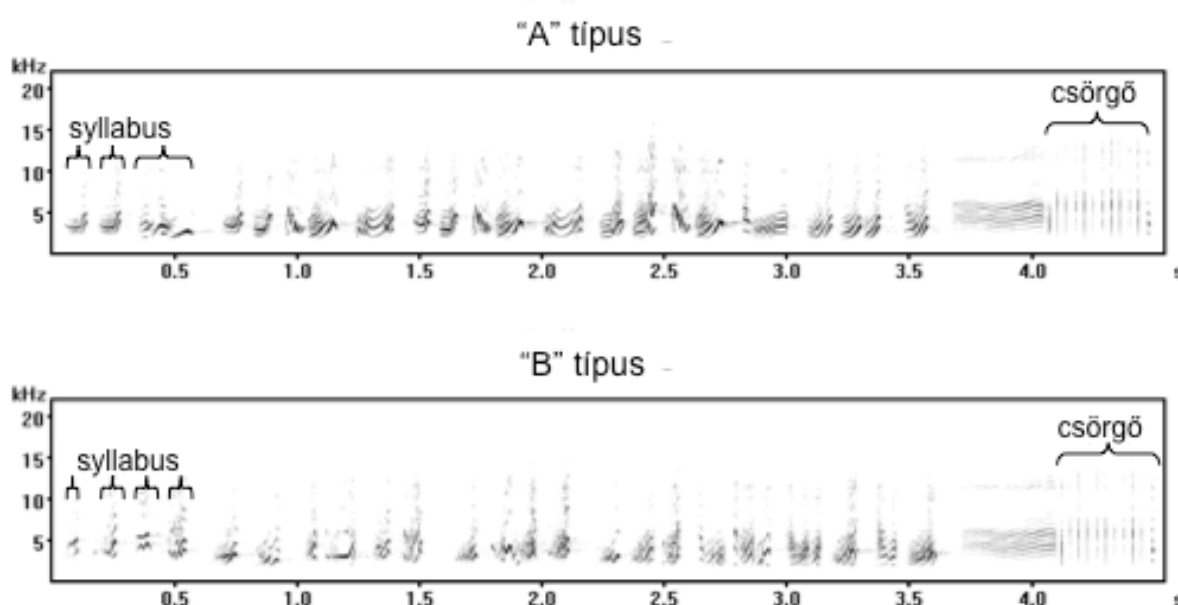
1. ábra, fent: Az örvös légykapó egyetlen énekének oscillogramja, más néven amplitúdó-diagramja, ahol a kitérések a hangnyomásváltozással arányosak. Lent: az örvös légykapó egyetlen énekének szonogramja, mely azt mutatja, hogy egy adott időpillanatban mely frekvencián a legerősebb a hang.

A füsti fecske (*Hirundo rustica*)

A füsti fecske is szociálisan monogám és hosszú távú vonuló, de szaporodási szokása eltér az előző fajétól. Az ivarok színezetbeli különbséget nem mutatnak, a nemek dimorfizmusa a szélső faroktollak hosszára korlátozódik. A hímek e fajnál is korán, szinte azonnal az érkezés után megkezdik éneklő viselkedésüket a foglalt territóriumnál, de azt több hétig is fenntartják, gyakran a tojásrakás periódusáig is kitolják. Így az ének nemcsak a territóriumok felosztásában és a párválasztásban fontos, hanem szerepe lehet a már összeállt párok összehangolásában is (Galeotti et al. 1997). A párok együtt építik

fészket, melybe a tojó 3-6 tojást rak. Egyes területeken gyakori a másod-, sőt harmadköltség is. A füsti fecske éneke menetekbe (*bout*) rendeződik, vagyis a hímek több éneket produkálnak közvetlenül egymás után. Az egyes énekek itt is szillabusokból épülnek fel, de azok spektrográfiai szerkezete jóval összetettebb, mint az örvös légykapóé (pl. szélesebb frekvenciatartomány, bonyolultabb frekvenciamoduláció, több felhang). Jellemző az éneket záró, karakterisztikus terminális szillabus, az ún. csörgő (*rattle*), mely ismétlődő impulzusokból áll, és fontos szerepe van hímek közötti kommunikációban. Ha a csörgő elmarad, akkor az ének befejezetlennek tekinthető. Az énekeket szillabusstartalmuk alapján két, A és B típusba sorolhatjuk (2. ábra). A dolgozathoz felhasznált füsti fecske hangminták egy spanyol populációból származnak. Ezeket 2000-ben és 2001-ben gyűjtöttem Badajozban, egy az Extremadúrai Egyetem Állati Biológia Tanszékével végzett kooperáció keretén belül.

A mellékelt multimédia CD-n található néhány hangfelvétel, melyek a vizsgált fajok énekét akusztikus formában adják vissza.



2. ábra, A füsti fecske „A” és „B” típusú énekének a spektrografikus képe.

3.2. AZ ÉNEK SPEKTROGRÁFIAI ELEMZÉSE

A madárének terepi felvételezése DAT (SONY TCD-D8) magnetofon és egy parabola antennára erősített (és megfelelően fókuszált) 20MHz érzékenységu mikrofon (MD21U) segítségével történt. A felvett énekeket digitalizálás után egy megfelelő szoftver (*AviSoft*) segítségével spektrogrammokká transzformáltuk, melyeken a következő főbb változókat mértük mindkét fajnál: a szillabusok száma a strófákon, ill. az éneken belül, az egyedi

szillabusok száma a strófákon, ill. az énekeken belül (strófán vagy az éneken belüli repertoárméret), egyedi/összes szillabusok aránya a strófákon ill. az éneken belül (komplexitás), a strófa, ill. ének frekvenciakomponensei (tartomány, minimum, maximum kHz-ben), hossza (másodpercben) és tempója (szillabusok száma/énekhossz). A rendelkezésre álló felvételekből becsültük továbbá az énekrátát, amely az egy perc alatt átlagosan produkált strófák vagy énekek száma; és a teljes repertoárméretet, amely az egyed által ismert és énekelt egyedi szillabusok száma. A légykapónál jellemeztük az éneklés során elfoglalt pozíció kitettségét, úgy hogy rögzítettük a rendelkezésre álló vertikális térben preferált éneklési helyzet relatív magasságát (0%: talajszint – 100%: lombkoronatető). A füsti fecske énekének bonyolultabb szerveződése miatt további strukturális változókat definiáltunk e fajnál. E változók részletes leírása a kapcsolódó publikációkban részletesen megtalálható (Garamszegi et al. 2005c; 2006a). A nagy számban definiálható énekváltozók az ének komplex természetét tükrözik, és a választott változókkal ezt az összetettséget kívántuk lefedni.

3.3. A PREDIKTOR VÁLTOZÓK MÉRÉSE

Az egyedi minőség jellemzése is több változóval történt. Az egészségi állapotot a rágótetvek (*Brueelia spp.* lásd: Vas et al. 2008) abundanciájával és hematológiai paraméterekkel (hematokrit és vérsüllyedés) írtuk le a fecskénél. A légykapónál kísérletesen manipuláltuk az immunrendszer állapotát, aminek során véletlenszerűen kiválasztott egyedeket mesterségesen lebetegítettünk egy testidegen anyag segítségével (bárány vörösvértest). A kísérletben használt kontroll csoport fiziológiás sóoldatot kapott (placebó). A stressztoleranciát a *HSP60* és *HSP70* családba tartozó hősokkfehérjék (ezek stresszhelyzetekben védenek más fehérjéket a denaturálódástól) koncentrációjával mértük, (Sørensen et al. 2003). Az egyedek korának (juvenilis-adult vagy pontos életkor) becslésére tollazati bélyegeket és/vagy gyűrűzési adatokat is használtunk. Az anyai hormonok tanulmányozása vad madaraknál egy gyakorlati nehézségbe ütközik, mert a hormonszintek meghatározása során elkerülhetetlen a vizsgálandó tojások feldolgozása és pusztulása, így lehetetlen a kikelő utódokat felnőtt korukban nyomon követni, és énekeket vizsgálni. Ezért a hormonkoncentrációkat indirekt módon becsültük, és irodalmi javaslatok alapján az anyai hormonok szintjét a 4. és 2. lábujj hosszával, ill. azok arányával (ún. *digit ratio*) helyettesítettük, mert e morfológiai jegyek kialakulását is embrionális korban ható hormonok szabályozzák (Manning 2002). Az egyedek személyiségét terepi körülmények között, befogás nélkül teszteltük (Garamszegi et al.

2009b). Három, kísérletes körülményt alakítottunk ki, amelyek segítségével a következő személyiségjegyeket karakterizáltuk az egyedek viselkedése alapján: 1) exploráció (az udvarlási viselkedés aktivitása egy megváltoztatott környezetben), 2) agresszió (a territoriális viselkedés aktivitása egy rivális fajtárs jelenlétében), és 3) rizikóvállalás (menekülő viselkedés kezdeményezése egy potenciális predátor közeledtében). A személyiségjegyek mindhárom szituációban megnyilvánultak, mert ugyanazon egyedek hasonló intenzitású viselkedést mutattak a különböző szociális/ökológiai helyzetekben (azaz az exploratív egyedek agresszívek és rizikóvállalók voltak).

A párbaállási, ill. szaporodási sikert három szinten követtük. 1) A hím–hím versengés kimenetelére utalhat, hogy az odújuknál kifogott hímek milyen potenciállal tudják ugyanezeket az odúkat visszafoglalni későbbi elengedésük után. Feltételezhetjük, hogy a hímek közötti versengésben hatékonyabb egyedek nagyobb valószínűséggel képesek eredeti territóriumukat megtartani. Az ének hím–hím viszonylatban betöltött szerepének vizsgálatára egy direkter vizsgálatot is terveztünk, melyben a territoriális konfliktusokat szimuláltuk úgy, hogy “betolakodó” hímét prezentáltunk a fokális hímek territóriumán, és mértük ezen hímek viselkedésbeli válaszát a kísérletes kihívásra (Garamszegi et al. 2006d). 2) A hímek párbaállásának sikerét jelezheti az érkezésük és fészekkezdésük között eltelt periódus hossza, mert a sikeres hímek hamar, míg a kevésbé preferált hímek csak a telelőterületekről való megérkezés után több nappal később találnak maguknak költőpárt, és kezdik fészkeiket. 3) A genetikai szinten elért szaporodási sikert kvantifikáltuk, oly módon, hogy az ismert énekű hímektől, ill. azok költőpárjától és utódaitól vért vettünk, és ezen minták felhasználásával tisztáztuk a fészken belüli apasági viszonyokat (Garamszegi et al. 2004).

3.4. STATISZTIKAI KIÉRTÉKELÉS

Az adatelemzések széles skáláját alkalmaztuk. Egy- és többváltozós, parametrikus és nem-parametrikus próbastatisztikákat használtunk a null-hipotézisek tesztelésére. A legtöbb kiértékelésnél korrelációt vagy t-tesztet, ill. többváltozós problémáknál (pl. nem kívánt hatások kontrollálása) regressziót vagy ANCOVA-t használtunk. Amikor a változók típusa vagy a modellszelekció módszere szükségessé tette, akkor általánosított lineáris modelleket (GLM, „generalized linear model”) alkalmaztunk. Egyes esetekben dimenzióredukciót alkalmaztunk, amikor az énekváltozókat független tengelyekbe rendeztük, főkomponens-analízissel. A legtöbb statisztikai számítást a JMP (5.0 változat) programcsomaggal végeztük. A dolgozatban a közérthetőség kedvéért csak az

egyszerűbb statisztikai modelleket mutatom be, a részletesebb elemzések és az azokhoz tartozó leírások az egyes cikkekben találhatók.

Az egyik legújabb statisztikai szemlélet szerint, melynek jómagam is híve vagyok (Garamszegi 2006; Nakagawa and Cuthill 2007; Garamszegi et al. 2009a), a biológiai hatások tényleges erősségét jobban visszaadják az *effect size** alapú megközelítések, mint a szignifikanciaértékeket használó hipotézistesztelés. Az *effect size* egy olyan, dimenzió nélküli metrika, mely egy standard skálán fejezi ki egy korreláció (Pearson-féle r) vagy két csoport közti különbség (Cohen-féle d) biológiai jelentőségét. Az *effect size* fontos velejárója a konfidenciaintervallum (95 % CI), mely megadja, hogy a rendelkezésre álló adatokból mennyire pontosan becsülhető az adott biológiai hatás erőssége. A kis adatszámhoz például széles konfidenciaintervallum tartozik, tehát az *effect size* becslése pontatlan. Az ilyenfajta statisztikai interpretáció azért előnyösebb a szignifikanciaszinten alapuló megközelítéssel szemben, mert az előbbi elválasztja a tényleges biológiai hatást a becslés pontosságától, míg az utóbbi összemossa azokat (a P érték egyszerre függ a biológiai hatás erősségétől és a mintaelemszámtól is). Ennek következtében, a recensebb cikkekhez kapcsolódó eredményeket *effect size*-ban adom meg a táblázatokban, és így a biológiai hatások erőssége az egyes bélyegek közt (de akár vizsgálatok közt is) jól összehasonlítható. A korrelációk bemutatásánál r -alapú, míg a csoportok közti összehasonlításoknál d -alapú *effect size*-okat adok meg (Cohen 1988). Néhol az illusztráció kedvéért feltüntettem a szignifikanciaértékeket (P) is.

3.5. A FAJON BELÜLI MINTÁZATOK KVANTITATÍV ÖSSZEGZÉSE METAANALÍZISSEL

A fajon belüli mintázatok kvantitatív összegzésére metaanalitikus megközelítést alkalmaztunk (Borenstein et al. 2009). Az eljárás során irodalmi forrásokból származó eredményekből definiáltuk a vizsgált összefüggés (pl. ének – paternitás vagy ének – agykapacitás) erősségét az egy *effect size*-ok segítségével, minden egyes vizsgált fajnál. Ezeket a standard metrikákat átlagoltuk úgy, hogy az egyes tanulmányok közti mintaelemszám különbségeket számításba vettük súlyozással. A számítások során megvizsgáltuk, hogy az összefüggés átlagos erőssége jelentősen eltér-e a nullától.

3.6. AZ EURÓPAI LÉGYKAPÓ-POPULÁCIÓK ÖSSZEHASONLÍTÁSA

* Az angol szót használom, mert nem ismeretes olyan magyar terminusz mely lefedné e statisztikai fogalmat (a „hatáserősség” fordítástól viszont tartózkodnék)

Hat európai területről származó hangmintából végeztük a kormos légykapó (*F. hypoleuca*) és az örvös légykapó allopatrikus és szimpatikus populációinak akusztikus alapokon történő összehasonlítását (Haavie et al. 2004). A spanyol és a norvég minták reprezentálták a kormos légykapó allopatrikus populációit, míg az örvös légykapó esetében a magyar és az olasz területekről szereztünk adatot. A hibrid zóna a szimpatikus cseh és svéd populációk hanganyagai alapján került jellemzésre. A következő változókat mértük a vizsgált hat populációban: a strófák és szillabusok hossza, a szillabusok száma stróféként, frekvenciakomponensek és tempó (a szillabusok száma a strófan belül/strófahossz). Az énekeket tartalmilag is összehasonlítottuk, ennek alapjául öt szillabuskategória használati gyakorisága szolgált. A mért változókat egyedszinten átlagoltuk, majd ezeket ordinációs módszerekkel elemezve (főkomponens analízis és diszkriminancia analízis) vontunk le populációs különbségekre vonatkozó következtetéseket.

3.7. A FAJOK KÖZÖTTI MINTÁZATOK ELEMZÉSE KOMPARATÍV MÓDSZEREKKEL

Evolúciós mechanizmusok megértésében segíthet a fajok összehasonlítása bizonyos bélyegek szerint, mivel a megfigyelhető karakterállapotok a törzsfajlás egy pillanatfelvételét jelentik. Ilyen komparatív módszerekkel lehetőség nyílik különböző jellegek korrelatív evolúciójával kapcsolatos hipotézisek tesztelésére (Harvey and Pagel 1991).

A fajok közötti összehasonlításokat nehezíti, hogy a különböző fajok nem tekinthetők statisztikailag független adatpontoknak, mivel az egyes fajok egymással közelebbi és távolabbi rokonságban állhatnak (Felsenstein 1985). Ezért a módszer a vizsgált fajok törzsfajlás viszonyait számításba véve határozza meg a különböző bélyegek között fennálló evolúciós viszonyt. A filogenetikai kontrollálásra többféle algoritmus áll rendelkezésre, és a megfelelő eljárás kiválasztása nagymértékben függ a biológiai kérdéstől és a változók tulajdonságaitól.

A madárének karakterizálására alkalmas változók folyamatos skálán vehetnek fel értékeket, így jól elemezhetők a folytonos változók evolúciós vizsgálatára kifejlesztett módszerekkel (Pagel 1999). Ezen módszerek előnye, hogy a bélyegek közötti korrelatív evolúciós kapcsolatok analizálása mellett lehetőség nyílik különböző evolúciós mechanizmusok tesztelésére (Brown-modell vs. direkcionális szelekció; gradualizmus vs. punktualizmus), és ősi karakterállapotok becslésére. Evolúciós vizsgálatainkban a

különböző fajok madárénekének komplexitását és strukturálódását leíró változókat korreláltattuk olyan más változókkal, melyek az alaphipotézisek szerint szerepet játszottak a madárének evolúciójában. Irodalmi adatok alapján nyerhetünk információt a vizsgálatba vont fajok énekéről (mért változók: énekhossz, ének közti szünetek hossza, az éneken belüli repertoárméret, a különböző énektípusok száma, és az éneklés során felvett vertikális pozíció), és a molekuláris módszerekkel felállított törzsfajlódási viszonyokról, melyek a filogenetikai kontrollhoz szükségesek. A komparatív vizsgálatoknál független kontrasztokon (C.A.I.C. és P.D.A.P. programok) és ún. Generalized Least Square modelleken (Continuous és PGLM programok) alapuló filogenetikai módszereket alkalmaztunk a korrelatív evolúció leírására.

A komparatív elemzések során mindig figyelembe kell vennünk egy vagy több potenciálisan zavaró tényezőt, melyek a vizsgált összefüggéseket befolyásolhatják. A fajok közötti szinten gyakran előfordulhat ugyanis, hogy a korreláló bélyegek közt nincs okozati összefüggés, hanem látszólagos kapcsolatukat egy harmadik változó okozza. Például, életmódbeli vagy ökológia hasonlóságok vezethetnek oda hogy két faj éneke egymás felé konvergál, és ezek a hatások olyan szelektív tényezőket foglalhatnak magukban, melyek a vizsgálat tárgyát képező evolúciós kölcsönhatásokat elfedik. Ennek kiküszöbölésére többváltozós evolúciós modelleket is lefuttatunk, aminek során a számításba vett, potenciálisan zavaró tényezőket statisztikailag kontrolláltuk. Ezeknek a modelleknek és a vizsgált változóknak a részletes bemutatását az egyes cikkekben találhatjuk meg, de a dolgozat egyes pontjain is hivatkozom a zavaró tényezők fontosságára.

4. FŐBB EREDMÉNYEK ÉS JELENTŐSÉGÜK

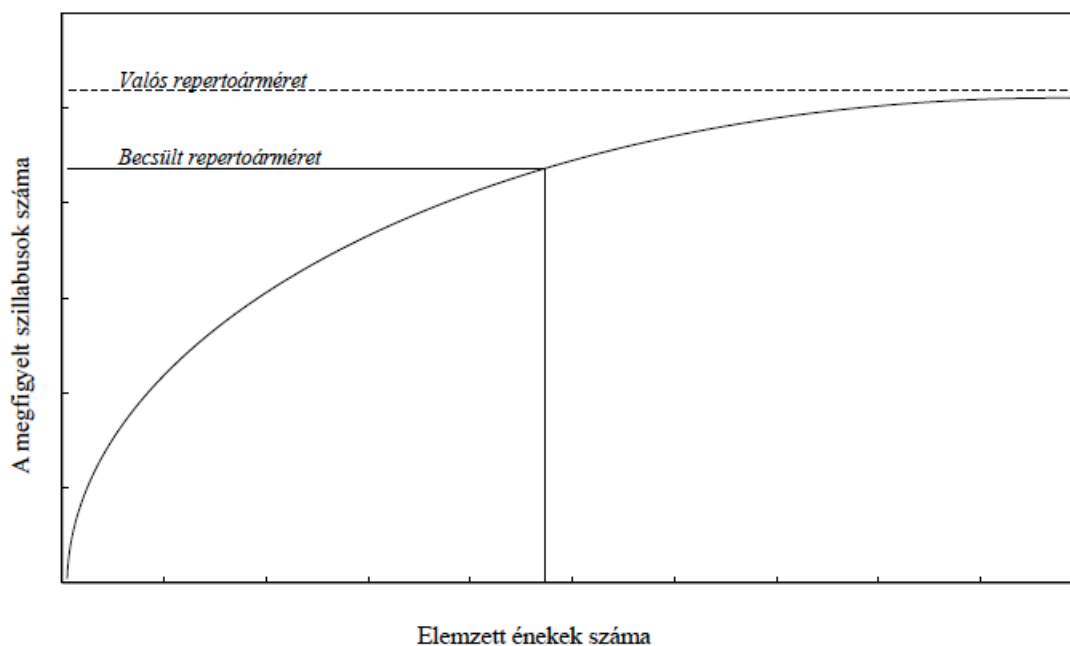
Az eredmények részletes bemutatását és az azokhoz kapcsolódó részletes megvitatásokat a mellékelt publikációk tartalmazzák. A fontosabb eredményeket és a hozzájuk kapcsolódó rövid értelmezéseket (bevezető háttérinformációk, melyek specialitásuk miatt kimaradtak a bevezető részből, és kitekintő megvitatások, melyek szintén specialitásuk miatt nem kaptak helyet az általános megvitatást bemutató részben) az alábbiakban foglalom össze.

4.1. A MÓDSZERTANI HÁTTÉR TÖKÉLETESÍTÉSE

A repertoárméret nagysága sok fajnál csak becsülhető, mert az egyedi szillabusok teljes összeszámolása gyakorlati nehézségekbe ütközik (Catchpole and Slater 1995). A legtöbb faj az egymás után következő énekekben újabb és újabb elemeket mutat be, és az észlelt repertoárméret gyakorlatilag folyamatosan nő a vizsgált énekek számával. Ez a növekvő tendencia tipikusan egy telítési görbét ír le (3. ábra), mely az egyed valós repertoárméretét reprezentáló aszimptotához tart (Wildenthal 1965). A fajok és az egyedek a növekedési görbe meredekségét tekintetve különböznek, így például a virtuóz hímek görbéje lassabban éri el maximumát, és csak megfelelően nagy számú ének elemzésével juthatunk el a valós repertoármérethez. Ez a megközelítés azonban sokszor kivitelezhetetlen, mert a különböző vizsgálati kényszereknek köszönhetően nem tudunk elegendő éneket gyűjteni és elemezni. Az ehelyett elterjedt gyakorlat az, hogy egy kezelhető mintában (pl. 20 ének) számoljuk le a szillabusokat, ami az aszimptotához közeli becslést ad (3. ábra).

A módszer helyes alkalmazásához azonban ismernünk kell a mintanagyság és a leszámolt szillabusok száma közötti funkcionális kapcsolatot. Az éneklés során az egyedi szillabusok előfordulási gyakorisága változó, ami pedig megnehezíti a telítési görbék értelmezését. Vannak szillabusok, melyek gyakran fordulnak elő az énekekben, és vannak olyanok, melyek csak elvétve használatosak. Minden szillabushoz tartozik tehát egy valószínűség-érték, amely egy adott énekekben való előfordulás esélyét adja meg. Ez a valószínűség ráadásul nemcsak a szillabustól függ, hanem változhat hímek között és a felvételek körülményei között is (pl. ugyanaz a szillabus lehet gyakori az egyik egyednél, míg a másikinál ritka; de egy adott szillabushoz tartozó előfordulási gyakoriság eltérő lehet ugyanannál a hímnél a költési szezon különböző szakaszaiban). A repertoárméretet becslő klasszikus módszerek nem veszik figyelembe, hogy a szillabusok előfordulási gyakoriságai változhatnak, holott ezek határozzák meg a telítési görbék meredekségét.

Így a különböző egyedeknél kapott becslések torzított képet adnak a repertoár valós nagyságáról, és az egyedek közötti összehasonlítások félrevezetőek lehetnek. Például, ha egy hím főleg a gyakori szillabusokból építi fel énekét, míg számos más elemet csak ritkán mutat be, egy rövid felvétel alapján csak kis repertoárméretet detektálunk nála. Egy másik hímnél, mely történetesen ugyanannyi szillabust ismer, de azokat sokkal egyenletesebben használja, egy azonos mintavételezés magasabb repertoárméretet adna.



3. ábra. Egy hipotetikus telítési görbe, mely a vizsgált énekek számának függvényében mutatja a leszámolt szillabusok számát

A probléma kezelésére egy olyan módszert vezetünk be, amely úgy becsli a repertoár méretét, hogy közben figyelembe veszi az egyes szillabusok előfordulási gyakoriságát (Garamszegi et al. 2002). A módszer alapjául egy a közösség-ökológiában használatos olyan eljárás szolgált, ahol az élőlényközösségek fajgazdagságának (*species richness*) becslése, ill. a fajgazdagság változásának mérése a miénkkel analóg technikai akadályokba ütközik, mert az egyes fajok detektálási valószínűsége más és más, sőt, azok a mintavételezési egységek között is változhatnak (Burnham and Overton 1979; Nichols and Conroy 1996; Boulinier et al. 1998). A két problémakör hasonlóságát az 1. táblázat mutatja be részletesen. A hasonlóság alapja, hogy mindkét módszer a vizsgálat tárgyát képező egység ismételt mintavételezésén alapul, és a vizsgálati egységeknek az ismételt mintákban megfigyelhető előfordulási mintázatait használjuk az abundancia becslésére.

1. táblázat. A fajgazdagságot és a repertoárméretet becsülő módszerek összehasonlítása

	<i>Species richness estimation</i>	<i>Repertoire size estimation</i>
Vizsgalati egység	fajok	szillabusok
Mintázási egység	transzekt vagy pontfelmérés	ének
Vizsgálat tárgya	előlényközösség	egyedek/fajok
Adatok típusa	prezencia/abszencia	prezencia/abszencia
Az egységek heterogén előfordulását kiváltó biológiai tényezők	ritka/gyakori fajok	ritka/gyakori szillabusok
A megfigyelő hatása	a fajok észlelésében megmutatkozó különbségek	a spektrografikus elemzésben megmutatkozó különbségek
Térbeli hatások	a fajgazdagság és kompozíció térben megmutatkozó heterogenitása	az ének térben megmutatkozó heterogenitása, dialektusok
Temporal changes	kolonizáció, egyes fajok eltűnése és megjelenése	a repertoár és kompozíció idővel változó paraméterei (új szillabusok felvétele, régiek elhagyása)
Alkalmazás	közösségökológia, konzerváció, vadgazdaság	viselkedés-ökológia, etológia

A közösségökológiában használatos fajszámbecslő eljárás jelölés–visszafogás módszeren alapul, és feltételezi, hogy a vizsgálni kívánt egységek populációja zárt (Burnham and Overton 1978). Ez utóbbi kitétel azt jelenti, hogy a mintázás során nem történik új fajok ki- és bevándorlása a vizsgált közösségbe. Az ének mintázása és a repertoár méretének becslése során is tulajdonképpen egy virtuális jelölés–visszafogás módszert követünk, mert az egymás után következő énekek ismételt mintáknak tekinthetők, melyekben a szillabusok előfordulását („visszafogását”) követjük. Amikor az ismételt mintákban a szillabusok előfordulása bináris formában van rögzítve (azaz, az adott énekben az adott szillabus jelen van vagy nincs), jelölés–visszafogáson alapuló abundanciabecslő módszerek alkalmazhatóak a repertoárméret becslésére, ami lehetőséget ad a különböző szillabusok eltérő gyakorisággal történő prezentálásából eredő problémák kiküszöbölésére. Az alkalmazásnál viszont azt kell feltételezni, hogy a mintavételezés során a repertoár zártnak tekinthető, azaz, az ének rögzítése alatt a madár nem tanul új szillabust, és nem felejt el régit. A terepi felvételek rövidege miatt (kb. 20-30 perc) ez a feltételezés megalapozottnak tekinthető.

A szillabusok előfordulása egy prezencia–abszencia mátrixban foglalható össze, melyben a sorok felelnek meg az egyes szillabusoknak, míg az oszlopok az egyes énekeknek, így a cellák adják meg, hogy az adott szillabus jelen van-e az adott énekben, vagy nincs (1 vagy 0). Ha a jelölés–visszafogás eredményei ilyen adatstruktúrában

vannak összefoglalva, számos abundanciabecslő módszer alkalmazható, melyeket eredetileg zárt állati populációkra dolgoztak ki (Otis et al. 1978). Ezek a modellek más és más tényezőket tesznek felelőssé aszerint, hogy mik okozzák a vizsgálati egységek előfordulási gyakoriságainak varianciáját. A repertoárméret becslése során az egyik legfontosabb biológiai szempont, amit figyelembe kell vennünk, hogy vannak gyakori és ritka szillabusok. E szemszögből az ún. „heterogenitás” (M_h) modell a legígéretesebb, mivel kontrollál a szillabusok inherens előfordulási gyakoriságára, ami az egyes szillabusoknál különböző. Az előfordulási gyakoriságok nemcsak szillabusok között, de az egyes mintavételezési egységek, tehát az énekek között is változhatnak. Ezt a fajta változatosságot képes kezelni az „időhatás” (M_t) modell, melynek szintén lehet biológiai jeletősége az énekkel kapcsolatban, például, ha az egyes énekek eltérő hosszúságúak és a szillabusok előfordulási gyakoriságát az egyes énekekben az énekhossz határozza meg. Az is megtörténhet, hogy az észlelt gyakorisági értékek attól függnék, hogy az adott szillabus a megelőző énekekben előfordult-e vagy nem. Ez utóbbi jelenséggel a „viselkedéshatás” (M_b) modell foglalkozik. Ez szintén fontos lehet a repertoárbecslés során, mert az éneket gyakran tarkítják ismétlődések, melyek azt eredményezik, hogy az aktuálisan ismétlődő szillabusok nagyobb valószínűséggel jelennek meg, mint az aktuálisan elhallgatottak. Később, amikor az éneklő madár más szekvenciák ismétlésére vált, más és más szillabusok kerülnek ki-, ill. bekapcsolt állapotba, így az előzőleg észlelt gyakorisági értékek megváltoznak. Ráadásul, egy mintában egyszerre több olyan hatás is érvényesülhet, amely a szillabusok gyakoriságát befolyásolja, ezért az említett modelleknek a kombinált formái is alkalmazhatóak (pl. M_{tb} , M_{th} , M_{bh} , M_{tbh}). Ha a szillabusgyakoriság állandó a vizsgálati és mintavételezési egységek között, akkor a null (M_0) modell feltételei teljesülnek. Mivel számos, potenciálisan alkalmazható jelölés-visszafogás modell áll rendelkezésre a repertoárméret becslésére, szükség van egy objektív eljárásra, amely a megfelelő modell kiválasztását segíti. Otis és társai ajánlanak egy modellszelekciós algoritmust, amely diszkriminancia-analízisen alapul (Otis et al. 1978). Az algoritmus futtatása során azonosíthatjuk, hogy melyik modell illeszkedik leginkább az adott adatsorhoz, és ezt a modellt használhatjuk a továbbiakban a repertoárméret becslésére.

A jelölés–visszafogás alapú módszerek további előnye, hogy alkalmazásukkal a repertoárméret és az énekkompozíció időbeli változásai is nyomon követhetők. Gyakran előfordul, hogy szeretnénk megfigyelni egy adott hím énekének változását egy adott időintervallumban: kíváncsiak lehetünk arra, hogy egy kísérleti beavatkozás okozott-e

valamilyen hatást az ének struktúrájára, vagy szeretnénk összehasonlítani a repertoárt két, egymást követő költési periódusban, ill. különböző életkorokban. Analóg problémákkal megint csak találkozhatunk a közösségökológiában is, vagyis a fajok kolonizációját és elvándorlását leíró metrikák jól alkalmazhatók a különböző mintavételezésből származó repertoárok összehasonlítása során. Megbecsülhetjük például a repertoárméret változását a két mintázás során mért repertoár arányával. Ez a ráta viszont nem ad információt a strukturális változásokról (pl. előfordulhat, hogy az összehasonlítandó két repertoárméret hasonló, de valójában teljesen különböző szillabusok halmazára vonatkozik). A minták behatóbb tanulmányozására kapunk lehetőséget, ha az eltűnési gyakoriság és felbukkanási ráta képleteit vetjük be az összehasonlításra. Az eltűnési gyakoriság leírja, hogy a szillabusok milyen arányban tűntek el a két mintavételezés során, továbbá megadja, hogy mi annak a valószínűsége, hogy egy adott szillabus, amelyet a korábbi mintában észlelünk, nincs jelen a későbbi felvételen. A felbukkanási rátát arra használhatjuk, hogy meghatározzuk, mekkora azoknak a szillabusoknak az aránya, amelyek újként jelennek meg a későbbi mintában, a korábbi felvételhez képest.

A jelölés–visszafogáson alapuló módszert tizennyolc különböző énekesmadárfajtól gyűjtött adattal teszteltük (Garamszegi et al. 2005a). A választott fajok nagymértékben különböztek énekük komplexitásának tekintetében és taxonómiai helyzetüket illetően (2. táblázat). Minden fajnál egy előre meghatározott mintavételi eljárást követtünk (tizenöt éneket elemeztünk egyedenként, mely fajonként tíz-tíz egyedtől származott), és az így nyert szillabusszekvenciákat a jelölés–visszafogáson alapuló becslésnek vetettük alá. A repertoárméret becslése előtt megkerestük a mintához legjobban illeszkedő jelölés–visszafogásos modellt. Érdekes módon, az egyes fajok jelentős mértékben különböztek a kiválasztott modell tekintetében, ami fajspecifikus énekszerveződésre utal. A modellszelekciós algoritmus felismerte ezeket a fajra jellemző struktúrákat, és az éneküket hasonlóan szervező fajokhoz, ugyanazt a modellt találta a legjobbnak. Például azokhoz a fajokhoz, melyek mérsékelt változékonysággal énekelnek (pl. cinkék), a null M_0 modell illeszkedett a legjobban, ami homogén és a mintvételezés során állandó szillabusgyakoriságra utal. Más fajok, melyek éneke nagyobb változékonyságot követ (pl. légykapók, rigók), az M_h modellel és az „időhatást” magukban foglaló modellekkel (M_{tb} , M_t és M_{th}) voltak a legjobban leírhatók.

A szillabusok előfordulási gyakoriságát és az egyedek repertoárméretét a kiválasztott modellre alapozva becsültük. Az énekszerveződés ezen a szinten is

befolyásolta az eredményeket, mert a szillabusok előfordulási gyakorisága és a repertoár mérete is összefüggött az éneklés stílusával. Azok a fajok, amelyek mérsékelt változékonyságú énekkel bírnak, nagyobb gyakorisággal használták ugyanazokat a szillabusokat, mint a nagyobb változékonysággal éneklő fajok. Egy kis repertoárméretű faj valószínűleg homogénebben szervezi az énekét, így a szillabusok hasonlóan magas gyakorisággal fordulnak elő az énekben. Végezetül, minden fajnál összehasonlítottuk a becsült és a detektált repertoárméretet, ami azt mutatta, hogy az olyan fajoknál, ahol a repertoár mérete nagy, az egyszerű leszámolós módszer alulbecsli a valós repertoárméretet. Ezzel szemben a jelölés–visszafogáson alapuló repertoárméret-becslő módszer, érzékelve a szillabusok előfordulási gyakoriságában megmutatkozó különbségeket, képes volt korrigálni a ritka szillabusok alulreprezentáltságára. A kevésbé komplex énekű madárfajoknál a klasszikus becslési és a jelölés–visszafogáson alapuló módszerek hasonló eredményt adtak. Ebből arra következtettünk, hogy mérsékelt repertoárméretnél nem feltétlenül szükséges a szillabusok heterogén előfordulási gyakoriságára korrigálni, így az egyszerűbb leszámolós módszerek is torzításmentesen alkalmazhatóak.

Ezen eredményekre támaszkodva, a további vizsgálatokban az M_h modell alapján becsült repertoárméretet használtuk az örvös légykapónál. A füstű fecske kevésbé összetett énekéhez viszont nem volt indokolt a jelölés–visszafogáson alapuló módszer alkalmazása, ezért a klasszikus leszámolós módszerre hagytuk.

2. táblázat. A vizsgált fajok különböző módszerrel becsült repertoármérete, a szillabusok előfordulási gyakorisága és a jelölés–visszafogáson alapuló becslés során használt – az adatokhoz legjobban illeszkedő – modell

Fajok	Leszámolt repertoárméret (átlag $\pm$ s.e.)	Legjobban illeszkedő modell	Szillabusok előfordulási gyakorisága (átlag $\pm$ s.e.)	Becsült repertoárméret (átlag $\pm$ s.e.)
<i>Acrocephalus palustris</i>	113.6 $\pm$ 6.8	M(t)	0.09 $\pm$ 0.04	241.1 $\pm$ 45.0
<i>Dendroica pennsylvanica</i>	5.5 $\pm$ 0.7	M(0)	1.00 $\pm$ 0.00	5.4 $\pm$ 0.8
<i>Emberiza citrinella</i>	4.4 $\pm$ 0.2	M(0)	0.57 $\pm$ 0.05	4.5 $\pm$ 0.2
<i>Emberiza schoeniclus</i>	6.6 $\pm$ 0.5	M(bh)	0.84 $\pm$ 0.09	6.3 $\pm$ 0.6
<i>Ficedula albicollis</i>	30.4 $\pm$ 2.5	M(h)	0.17 $\pm$ 0.02	42.2 $\pm$ 6.5
<i>Ficedula hypoleuca</i>	25.2 $\pm$ 3.4	M(h)	0.22 $\pm$ 0.05	29.8 $\pm$ 6.5
<i>Fringilla coelebs</i>	19.4 $\pm$ 2.0	M(tbh) és M(h)	0.53 $\pm$ 0.10	17.8 $\pm$ 3.6
<i>Hirundo rustica</i>	19.7 $\pm$ 0.4	M(0)	0.77 $\pm$ 0.04	20.2 $\pm$ 0.6
<i>Junco hyemalis</i>	1.2 $\pm$ 0.1	M(0)	1.00 $\pm$ 0.00	1.2 $\pm$ 0.1
<i>Parus caeruleus</i>	3.4 $\pm$ 0.4	M(0)	0.89 $\pm$ 0.07	3.4 $\pm$ 0.4

Fajok	Leszámolt repertoárméret (átlag $\pm$ s.e.)	Legjobban illeszkedő modell	Szillabusok előfordulási gyakorisága (átlag $\pm$ s.e.)	Becsült repertoárméret (átlag $\pm$ s.e.)
<i>Parus major</i>	3.4 $\pm$ 0.4	M(0)	0.79 $\pm$ 0.09	3.4 $\pm$ 0.4
<i>Phylloscopus fuscatus</i>	12.0 $\pm$ 0.8	M(0)	0.09 $\pm$ 0.02	25.3 $\pm$ 9.3
<i>Phylloscopus trochilus</i>	28.1 $\pm$ 1.3	M(h)	0.24 $\pm$ 0.02	35.1 $\pm$ 2.9
<i>Serinus canaria</i>	63.3 $\pm$ 2.0	M(tb)	0.23 $\pm$ 0.03	70.7 $\pm$ 3.8
<i>Sturnus vulgaris</i>	41.0 $\pm$ 5.7	M(t) és M(th)	0.29 $\pm$ 0.03	43.7 $\pm$ 6.7
<i>Sylvia communis</i>	58.7 $\pm$ 6.8	M(h)	0.11 $\pm$ 0.02	118.5 $\pm$ 21.8
<i>Turdus iliacus</i>	100.6 $\pm$ 28.0	M(h) és M(t)	0.08 $\pm$ 0.04	685.2 $\pm$ 501.8
<i>Turdus merula</i>	57.5 $\pm$ 11.9	M(h) és M(0)	0.07 $\pm$ 0.02	107.8 $\pm$ 26.2

4.2. FAJON BELÜLI MINTÁZATOK: AZ EGYEDEK KÖZTI VARIANCIA

4.2.1 A MADÁRÉNEK MINT SZIGNÁL JELENTÉSTARTALMA

Parazitizmus és immunitás

Hamilton és Zuk (1982) hipotézise szerint összefüggés lehetséges a másodlagos nemi bélyegek kifejezettsége és a parazitáltság között, így a vizuális vagy akusztikus díszek jelezhetik a hímek egészségi állapotát, ami befolyásolja a párbaállás és végső soron a szaporodás sikerét. A madárénekekre alkalmazva ez azt jelentené, hogy a paraziták jelenléte i) fiziológiai kényszereket támaszt az éneklő hímek felé; ii) ezeken a kényszereken keresztül szabályozza az ének jelzésfunkcióját és az egyes énekparamétereket; és iii) befolyásolja a jelzők reakcióit.

A fiziológiai kényszerek érvényesülhetnek a már említett immunkompetencia–hendi kepe révén (Folstad and Karter 1992). A hipotézis szerint a magas tesztoszteronszint – ami a másodlagos nemi bélyegek hormonális szabályzásában játszik fontos szerepet – elnyomja az szervezet paraziták elleni védekezőrendszerét. Így csak a jó minőségű hímek lesznek képesek magas szteroidszint mellett hatékony immunrendszert működtetni, és egészséges állapotukat megőrizve látványos és összetett díszeket produkálni (Folstad and Karter 1992). Számos tanulmány kimutatta, hogy az ének produkciója is megemelkedett tesztoszteronszinttel párosul (Balthazart 1983; DeVoogd 1991; Catchpole and Slater 1995; Schlinger 1997). Több bizonyíték van arra vonatkozólag is, hogy a tesztoszteron negatívan hat a madarak immunrendszerére (pl. Saino and Møller 1995; Peters 2000; Casto et al. 2001), bár néhány fajnál nem sikerült e kapcsolatot kimutatni (Hasselquist et al. 1999; Roberts et al. 2004). Gyakorlatilag sajnos nem ismert olyan tanulmány, amely

egyszerre vizsgálta volna az immunkompetencia–hendikey mindhárom komponensét az énekkel összefüggésben.

Jelzésfunkcióját tekintve a madárénekről elmondható, hogy igen összetett szignál, és különböző komponensei más és más információt kódolhatnak (Vehrencamp 2000; Gil and Gahr 2002). Ennek oka abban rejlik, hogy az egyes összetevőket részben vagy teljesen más kényszerek szabályozzák, így más szignáltípusba sorolhatók, s ez eredményezi azt, hogy az ének számos jelentést hordozhat, egyebek közt a parazitáltság szempontjából is. Például az index típusú paraméterek jelezhetik a rezisztenciagének meglétét, míg a kondíciófüggő bélyegek az aktuális egészségi állapotról adhatnak információt (Buchanan et al. 1999).

Keveset tudunk azonban arról, hogy a parazitizmus hogyan befolyásolja az akusztikus kommunikáció korábban már említett elemeit a madaraknál. Vannak ugyan tanulmányok, amelyek leírták, hogy a fertőzött madarak valamelyik énekparamétere eltér az egészséges egyedekétől (Buchanan et al. 1999; Redpath et al. 2000), de kevés az olyan, kísérletes manipulációt alkalmazó vizsgálat, amely a madárének, a tesztoszteron és a paraziták között fennálló ok-okozati kapcsolatokat próbálja meg részleteiben feltárni (Møller 1991a). Sajnos, emellett a tudományos érdeklődés gyakran csupán a paraziták és az énekparaméterek egy szűk spektrumára irányul, amely kis eséllyel hordoz biológiailag releváns kapcsolatokat (Clayton 1991; Weatherhead et al. 1995): az élőlényekben egyszerre több parazita is elősködik, de a gazdák számára ezeknek csak a kis hányada megterhelő élettanilag. Így egy random módon kiválasztott kórokozónak nem biztos, hogy mérhető hatása van a rátermettségre, és ezért egyáltalán nem garantált, hogy az aktuálisan vizsgált parazita valóban szelekciós tényezőt jelent a szignalizációs mechanizmusokra nézve. A problémát kiküszöbölendő, Møller és munkatársai (1999) azt javasolták, hogy az egyes paraziták abundanciájának mérése helyett az immunrendszer hatékonyságát tükröző fiziológiai paraméterekkel jellemezzük azt az általános védekezőképességet, amely a szelekciós szempontból jelentősebb paraziták felé irányul. Napjainkban azonban továbbra is ritkaságszámba mennek azok a vizsgálatok, melyek – ezt a koncepciót alkalmazva – valamely immunológiai változó és az ének egy tulajdonságának összefüggését elemzik (Saino et al. 1997; Duffy and Ball 2002).

A fentebb felvázolt problémák mellett az egyedek kora is fontos zavaró tényező lehet, amit azonban sok tanulmány figyelmen kívül hagy (Thomas et al. 1995). Csakhogy a parazitanyomás szisztematikusan változhat a fiatal és idősebb állatok között. A paraziták által indukált elhalálozás sokkal kifejezettebb lehet fiatal, mint idős korban,

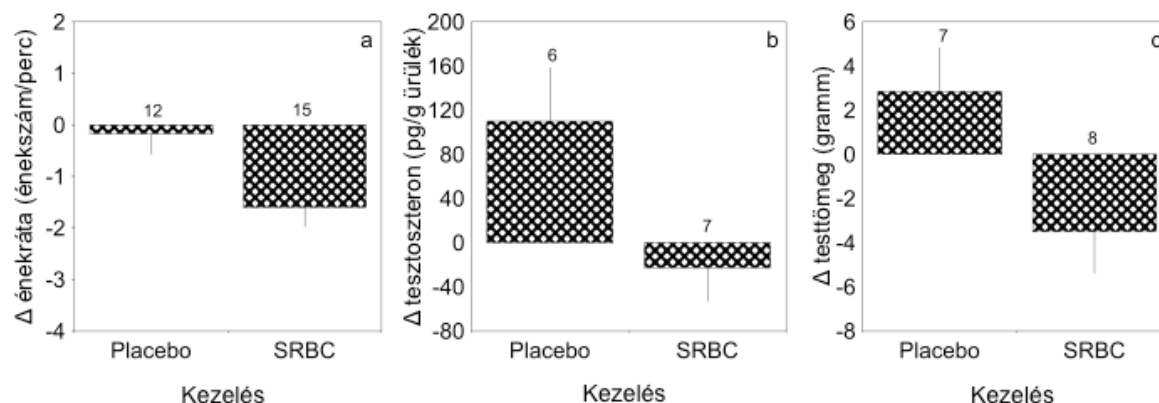
mert például egyes elősködők preferenciálisan a fiatal korosztályt támadják. De az immunrendszer hatékonysága is változhat az öregedés során, ami szintén eredményezheti a paraziták korfüggő eloszlását. Számos példát találhatunk arra, hogy a parazitanyomás eltér a különböző korosztályok között, és a fiatalabb egyedek erősebb hatásnak vannak kitéve, mint az idősebb társaik (Borgia and Collis 1989; Poulin 1992; Buchholz 1995; Müller-Graf et al. 1997; Proudman et al. 1997; Armstrong et al. 1999; Hecking-Veltman et al. 2001; Rehbein et al. 2002). Emellett az is ismert tény, hogy a másodlagos nemi bélyegek kifejezettebbek lehetnek a kor előrehaladtával (Trivers 1972; Manning 1985; Andersson 1994), amennyiben azok jelzik az egyedek túlélőképességét vagy a tapasztalatát (lásd az ének korfüggéséről szóló fejezetet alább). A két korfüggő hatás kombinációja eredményezheti, hogy a parazitizmus és a másodlagos nemi jellegek között egy látszólag fennálló, de oksági kapcsolatot nélkülöző reláció alakul ki. Vagyis, ha az immunrendszer aktivitása vagy a parazitanyomás az életkorral változik, és a szignálok kifejezettsége is eltér a különböző életkorokban, akkor könnyen előfordulhat, hogy az idősebb egyedek szisztematikusan parazitamentessé válnak, de ettől függetlenül fejlett díszekkel is rendelkeznek, míg a fiatalok nagyobb parazitanyomástól szenvednek, és kevésbé díszes bélyegekkel bírnak. Mint említettem, ez azt eredményezheti, hogy a díszességet és parazitizmust leíró változók között egy félrevezető korrelációt találunk. E lehetséges problémát úgy lehet elkerülni, ha a korrelációs vizsgálatokban a korra statisztikailag kontrollálunk, így a zavaró korhatást kiküszöbölhetjük. Ha az életkor hatását analitikus módszerekkel kiküszöböljük, de továbbra is összefüggést találunk a parazitizmus és a szignálok kifejezettsége között, akkor nagyobb biztonsággal vonhatunk le következtetéseket az okozati viszonyok tekintetében.

Célravezetőbb eljárás, ha kísérleti manipulációt alkalmazunk, melynek során az egyedek a koruk és más tényezők tekintetében is random módon kerülnek be a különböző vizsgálati csoportokba. E megközelítések jelenleg ritkaságszámba mennek.

Az immunitás és az ének kapcsolata az örvös légykapónál

A paraziták az immunrendszeren és hormontermelésen keresztül érvényre jutó, énekre gyakorolt hatását egy terepi kísérlettel igazoltuk az örvös légykapónál (Garamszegi et al. 2004). A vizsgálat során testidegen anyaggal manipulált hímeiken követtük a kezelés madáréneken jelentkező hatását, a kontrollcsoporthoz viszonyítva. A testidegen anyag az immunológiában is használatos birka vörösvértest (*sheep red blood cell*: SRBC) volt, amely köztudottan stimulálja a B típusú antitestek képződését, és így

valós fertőzéshez hasonló körülményeket eredményez (Hay and Hudson 1989). Korábban már kimutatták, hogy az SRBC befolyásolja a metabolikus aktivitást, a fehérvérsejtek koncentrációját és arányát, a plazma fehérjetartalmát, s emellett lázat is okozhat (Klasing and Austic 1984; Fair et al. 1999; Ots et al. 2001). Vizsgálatunk kimutatta, hogy az SRBC következtében lecsökkent a légykapó hímek testtömege ($F_{1,13} = 5.435$, $p = 0.036$, 4. ábra), ami szintén arra utal, hogy az immunológiai kezelés egy legyengült kondíciót eredményez. Sikerült továbbá az immunkompetencia–hendikep hipotézist támogató adatot is szolgáltatnunk, ugyanis a kezelés hatására a fekális mintákban mért tesztoszteronszint lecsökkent ($F_{1,11} = 5.719$, $p = 0.036$, 4. ábra), ami az immun- és endokrinrendszer negatív kapcsolatáról árulkodik (megjegyzendő, hogy a két rendszer közti csereviszony nem feltétlenül bizonyítja is a hendikep mechanizmust, ami csak egy a lehetséges magyarázatok közül).



4. ábra. Az immunkezelés hatása az örvös légykapó énekére, hormonszinjére és kondíciójára (SRBC: bárány vörösvértesttel injektált – kísérletes – csoport, Placebo: fiziológiai sóoldattal injektált – kontroll – csoport). Az ábrán a csoportátlagok, s.e.-k és mintaszámok vannak feltüntetve.

Az énekekkel kapcsolatban azt tapasztaltuk, hogy a testidegen anyag által mesterségesen aktivált immunrendszerű (fertőzött) hímek énekrátája lecsökkent ($F_{1,25} = 6.764$, $p = 0.015$, 2. ábra). Viszont az éneket leíró többi változóra látszólag nem hatott a kísérleti beavatkozás ($F_{1,25} < 0.284$, $p > 0.599$). Érdekes módon, a kísérleti csoportban az egyes hímek különböző módon reagáltak a kezelésre, mivel az énekráta immunizálás által kiváltott csökkenése függött a hím minőségétől: a nagyobb homlokfolttal és hosszabb énekekkel bíró egyedek énekrátája nem, vagy csak kevésbé változott a kísérlet hatására, mint a kisebb homlokfoltú és rövidebb énekű hímeké (homlokfolt: $F_{1,13} = 6.982$, $p = 0.020$; énekhossz: $F_{1,12} = 5.158$, $p = 0.042$). A légykapók homlokfoltja fontos vizuális bélyeg, szintén jelezheti az egyedek minőségét (Gustafsson et al. 1995). A svéd

populációban leírták, hogy a nagyobb homlokfoltú hímek hatékonyabb antitesttermelést mutattak egy indukált Newcastle betegség során, mint a kis folttal rendelkező fajtársaik (Andersson 2001). Mindez azt mutatja, hogy – általános minőségjelző szerepe mellett – a folt mérete specifikus információkat adhat a paraziták elleni védekezőképességről is, a svéd és a pilisi populációban egyaránt, annak ellenére, hogy minőségjelző szerepük több tekintetben is eltér a két populáció között. Az énekhosszról később bebizonyosodott, hogy a fiziológia stressz tolerálásával hozható összefüggésbe, mert a hosszabb énekkel bíró hímek több hőssokkfehérjével rendelkeznek, ami segíti a stresszhatások metabolikus kivédését (Garamszegi et al. 2006b).

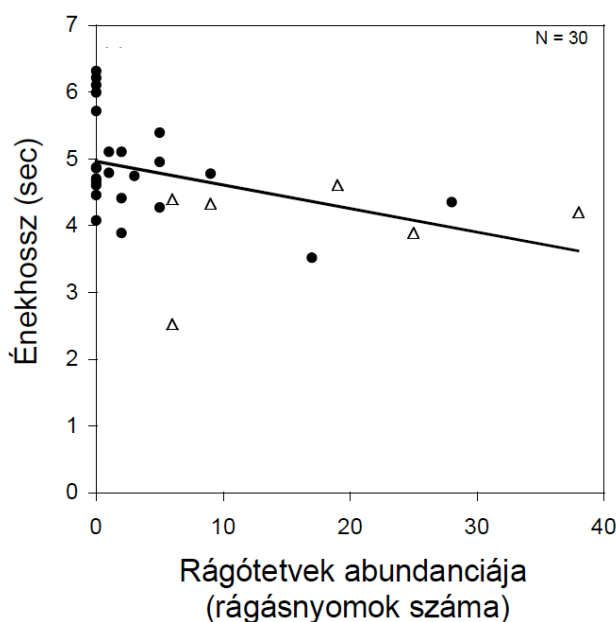
Kísérletünk tehát azt mutatja, hogy a kapcsolat a parazitizmus, az immunrendszer és a szexuális szignálok között többféle mechanizmust takarhat. Egyrészt az immunrendszer aktiválása (amit okozhat például parazitafertőzés) befolyásolhatja a pillanatnyi kondíciót, ami mint direkt környezeti hatás érvényesül, és ezt az állapotot jelzi az énekráta, mint kondíciófüggő szignál. Másrészt viszont az egyedek eredetileg különbözhetnek abban, hogy hogyan reagálnak egy potenciális fertőzésre, és ezt a genetikailag meghatározott toleranciaképességet (rezisztenciát) jelzik más szignálok (pl. a homlokfolt mérete vagy az ének hossza). Ez azt bizonyítaná, hogy az ének – összetettsége révén – képes egyszerre többféle aspektusból is információt szolgáltatni az egészségi állapotról.

A tesztoszteron – és az immunkompetencia-hendikep – szerepe e folyamatokban kétséges marad. Annak ellenére, hogy az immunkezelés kihatott a hormonszintre, az énekráta és a tesztoszteron koncentrációja között nem találtunk szignifikáns kapcsolatot ($F_{1,17} = 0.001$, $p = 0.972$), ami viszont ellentmond a modell predikciójának, ha azt feltételezzük, hogy az énekráta ösztönességét hormonális kényszerek garantálják. Elképzelhető tehát, hogy a szteroidkoncentráció nem feltétlenül szabályozza direkt módon az énekrátát, és más stimuláló faktorok sokkal fontosabbak az ének aktivitásának serkentésében. Érdekes módon, a homlokfolt mérete és az ének hossza viszont markáns korrelációt mutatott a fekálisan mért hormonszintekkel (homlokfolt: $F_{1,11} = 57.214$, $p < 0.001$; énekhossz: $F_{1,11} = 9.373$, $p = 0.011$). Ezek szerint a genetikailag rezisztens hímek magasabb szteroidszinteket képesek fenntartani, ami pedig a díszesebb másodlagos nemi bélyegek – melyeket az egyedek egészséges állapotban produkálnak – háttérében húzódhat. Ez a jelenség viszont nem magyarázza meg az immunkompetencia-hendikep tükrében, hogy a kísérlet hatására miért csökkent le a hormonszint, ugyanakkor a homlokfolt és az énekhossz nem változott.

A parazitizmus és az ének kapcsolata a kor függvényében, a füsti fecskénél

A füsti fecskén korrelációs módszert alkalmazva térképeztük fel az egyes énekváltozók és a parazitizmust leíró bélyegek közti kapcsolatrendszert, miközben az egyedek korát is figyelembe vettük (Garamszegi et al. 2005c). Kimutattuk, hogy az ének hossza ennél a fajnál is kapcsolatba hozható az élőködők jelenlétével, mert azok az egyedek, amelyek hosszabb énekeket produkáltak, kevésbé voltak fertőzöttek rágótetvekkel ($R = -0.571$, $N = 30$, $p = 0.001$, 5. ábra). Mindamellet egy másik énekváltozó, a terminális “csörgő” szillabus (2. ábra) fő amplitúdójához tartozó frekvencia korrelált egy mért immunológiai változóval, a vérsüllyedés mértékével ($r = 0.635$, $N = 29$, $p < 0.001$). Az egyedek kora szintén összefüggött a rágótetvek jelenlétével, mert a fiatal egyedek nagyobb valószínűséggel hordozták a tollazatukon a rágás jeleit ($Z = 3.603$, $N = 122$, $p < 0.001$, 5. ábra). Pontosán nem ismert az e jelenség hátterében húzódó mechanizmus, de elképzelhető, hogy az egyedek az öregedés során a rágótetvekkel szemben bevethető hatékonyabb immunitásra tesznek szert (Møller and Rózsa 2005). Ugyanakkor az énekhossz is szisztematikusan variált a korosztályok között ($t = 2.896$, $N = 28$, $p = 0.007$), ami annak köszönhető, hogy az egyedek az életkoruk előrehaladtával fokozatosan növelik az énekük hosszát.

A fenti eredmények tükrében felmerülhet, hogy az énekhossz és a rágótetű parazitizmusa között észlelt kapcsolat indirekt, és valójában csak a bélyegek párhuzamos korfüggése okozza. Ezt kiküszöbölendő, statisztikai módszert alkalmaztunk az egyedek korának kontrollálására, s az eredmények továbbra is azt mutatták, hogy az énekhossz és a parazitáltság mértéke közt kapcsolat van akkor is, ha az egyedek életkorát fixen tarjuk ($R = -0.685$, $N = 30$, $p < 0.001$, 5. ábra). A terminális “csörgő” szillabus fő amplitúdójához tartozó frekvencia és a vérsüllyedés nem függött össze a korról, így a fenti statisztikai eljárás az életkor standardizálására nem szükségszerű. Összességében elmondhatjuk, hogy a fecskénél az ének a kortól függetlenül korrelál a parazitáltság mértékével, de további kísérletes megközelítések hiányában nem tudjuk biztosan eldönteni, hogy a vizsgált bélyegek közti kapcsolat egy valós oksági viszonyt takar, vagy egy más ismeretlen tényező eredményezi a látszólagos viszonyt.



5. ábra. A füstifecske énekének hossza és a rágótetvek abundanciájának kapcsolata az egyedek életkorának figyelembevételével. Fekete pontok jelzik az adult egyedeket, míg a fehér háromszögek a fiatal, juvenilis hímeket.

Az ének mint parazitáltságot jelző szignál, más fajoknál

Más fajoknál is vizsgálták az elősködők akusztikus kommunikációra gyakorolt hatását, de ezek a vizsgálatok egymástól többé-kevésbé eltérő eredményeket hoztak (3. táblázat). Így jelenleg nehéz általánosításokat tenni az ének parazitáltságot jelző funkcióját illetően. Metaanalitikus megközelítést alkalmazva sikerült kimutatnom, hogy ezek a különbségek abból fakadnak, hogy a különböző fajok máshogy szervezik éneküket, és más-más parazita számít szelekciós tényezőnek (Garamszegi 2005). Az eredmények változékonyságát segít megérteni, ha a vizsgált énekváltozókat szignáltípusokba soroljuk (3. táblázat). A legerősebb összefüggéseket akkor kapjuk, ha a kondíciófüggő, fizikai teljesítménnyel összefüggő, az ének aktivitását leíró változókra koncentrálnak. Ezek a bélyegek hendikep szignálnak tekinthetők, és valamilyen költség terheli az előállításukat vagy a fenntartásukat (pl. energetikai költség, immunkompetencia, predációs költség), így csak a jó kondícióban lévő, egészséges egyedek képesek aktívan énekelni. Egy másik csoportot képeznek a különböző kényszerek által szabályozott szignálok, melyek előállítását nem feltétlenül terhelik költségek. Ide tartozik az ének komplexitása, melyet általában a repertoármérettel mérnek, és néhány kutató úgy gondolja, hogy a genetikailag meghatározott rezisztenciát jelezheti (Buchanan et al. 1999). Egy-két modellfajnál szignifikáns kapcsolatot találtak a repertoárméret és egy, a parazitáltságot leíró változó

között, de ez a kapcsolat nem univerzális érvényű, mert más fajoknál nem volt ilyen összefüggés. Az összesített *effect size* ugyan a várt irányba mutatott, de nem érte el a szignifikanciaszintet.

A jövőbeli vizsgálatoknak érdemes lenne azt figyelembe venni, hogy nemcsak az egyedek parazitafaunája összetett, hanem maga az éneken alapuló szignalizációs rendszer is. Mint említettük, az ének számos komponensből áll, és ezek potenciálisan más és más információt hordozhatnak. Ezzel kapcsolatban érdekes lenne megvizsgálni Wedekind hipotézisét, melyet eredetileg a szagokra dolgozott ki (Wedekind 1994). Wedekind szerint a szagok, melyek előállításuk nem költséges, összetettségüknek köszönhetően információt adhatnak a különböző gének által szabályzott rezisztenciáról. Például a szagmintában előfordulhatnak a főhisztokompatibilitási génkomplex (*Major Histocompatibility Complex, MHC*) szublimálódó termékei (Penn 2002). Az ének is alkalmas lenne hasonló jelzésfunkciót ellátni, mivel ez is egy igen összetett szignál (pl. minden egyes szillabusznak meg lehet a maga információtartalma), és összetevőinek előállítását nem feltétlenül terhelik költségek. Az ének szabályozásáért felelős agyi magvakban felszabaduló neuropeptidok jelenthetnék például a funkcionális kapcsolatot az ének és a immunogenetika között, mert bizonyos szubsztanciák (nevezetesen a *substance P*) gyulladásos faktorként is működnek, melyek serkentik az MHC expresszióját (McCluskey and Lampson 2001; Annunziata et al. 2002).

3. táblázat. Az ének és a parazitimus kapcsolatát vizsgáló tanulmányok metaanalitikus összehasonlítása.

Faj	Énekváltozó	N	Effect size	Referencia
Az ének aktivitását leíró változók				
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	aktivitás	15	0.328	Buchanan et al. (1999)
<i>Ficedula albicollis</i>	énekráta	27	0.463	Garamszegi et al. (2004)
<i>Hirundo rustica</i>	énekráta	61	0.560	Møller (1991a)
	énekráta	41	0.081	Saino et al. (1997)
	aktivitás	30	0.082	Garamszegi et al. (2005c)
<i>Strix aluco</i>	hívásráta	20	0.030	Redpath et al. (2000)
<i>Sturnus vulgaris</i>	énekráta	15	0.514	Duffy and Ball (2002)
<i>Taeniopygia guttata</i>	énekráta	31	-0.125	Birkhead et al. (1998)
Kombinált hatás		240	0.255 (s.e. = 0.117) P = 0.026	
Az ének komplexitását leíró változók				
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	repertoárméret	15	0.578	Buchanan et al. (1999)
<i>Agelaius phoeniceus</i>	repertoárméret	22	-0.322	Weatherhead et al. (1993)
<i>Ficedula albicollis</i>	repertoárméret	27	-0.133	Garamszegi et al. (2004)
<i>Hirundo rustica</i>	komplexitás	31	0.043	Saino et al. (1997)

Faj	Énekváltozó	N	Effect size	Referencia
	repertoárméret	30	0.360	Garamszegi et al. (2005c)
<i>Sturnus vulgaris</i>	repertoárméret	15	0.375	Duffy and Ball (2002)
Kombinált hatás		140	0.141 (s.e. = 0.149) P = 0.339	
Az ének hosszát leíró változók				
<i>Ficedula albicollis</i>	strófhossz	27	-0.145	Garamszegi et al. (2004)
<i>Hirundo rustica</i>	énekhossz	30	0.267	Garamszegi et al. (2005c)
<i>Strix aluco</i>	híváshossz	22	-0.220	Redpath et al. (2000)
	híváshossz	8	0.870	Appleby and Redpath (1997)
<i>Sturnus vulgaris</i>	az éneklési menetek hossza	15	0.375	Duffy and Ball (2002)
Kombinált hatás		102	0.225 (s.e. = 0.218) P = 0.573	

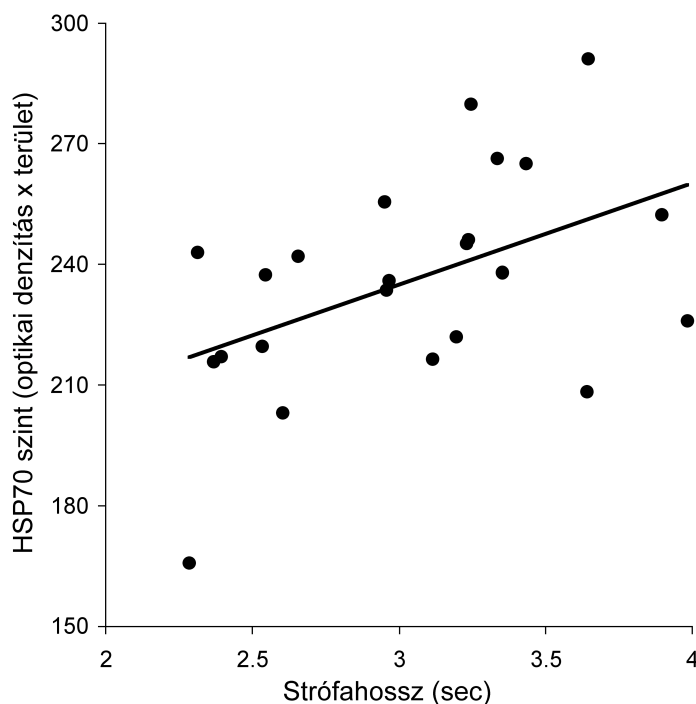
Fiziológiai állapot

Az állatok sokféle viselkedési és fiziológiai mechanizmus révén alkalmazkodnak az őket körülvevő környezet hosszú és rövid távú, előre nem látható változásaihoz (Parsons 1991). Az ilyen környezeti változásokra adott fiziológiai reakciókat nevezzük stresszválasznak, amely magában foglalja a források reallokációját, a nem vitális funkciók felől az alapvető, öfenntartó folyamatok irányába (Charmandari et al. 2005). Ökológiai szempontból a stresszhatások és az azokra adott lehetséges válaszok egyedi korlátai evolúciós kényszereket állítanak bizonyos viselkedési elemek és az életmenet-stratégia elé (Merino et al. 1998; Råberg et al. 1998; Birkhead et al. 1999; von Schantz et al. 1999; Moreno et al. 2002; Ilmonen et al. 2003; Sanz et al. 2004). Számos viselkedés, például azok, melyek az udvarláskor vagy az utódgondozás során használatosak, jelentős költséggel terhelhetik az egyedeket, melynek tolerálásához magas metabolikus ráta fenntartására van szükség, amire nem minden egyed képes (Masman et al. 1989; Moreno 1989; Vehrencamp et al. 1989; Moreno et al. 1991; Eberhardt 1994; Grafe 1996; 2001; de lásd Ward et al. 2004); így ökológiailag releváns stresszként jelentkeznek (Råberg et al. 1998). Főleg azok a nemi jellegek érzékenyek a fiziológiai stresszre, melyek előállításukhoz vagy fenntartásukhoz energetikai forrásokat igényelnek, és így őszinte szignálként jelzik, hogy az egyedek hogyan képesek tolerálni a stresszhelyzetben fellépő reallokációs terhet. Ebből következik, hogy a stresszre adható válaszokban az egyedek különböznek, és ez a variancia a kondíciófüggő bélyegek evolúciójának szolgálhat alapjául (Buchanan 2000).

A madárének (legalábbis egyes komponenseinek) szignálfunkciója összefügghet a produkciójával együtt járó metabolikus költségekkel (Vehrencamp 2000), így az ének is jelezheti a stressztolerancia mértékét. Ezt a lehetőséget elemeztük az örvös légykapón egy olyan célzott terepi vizsgálatban, ahol az ének kvantifikálásával párhuzamosan meghatároztuk a vérben mérhető hősokkfehérjék (*heat shock proteins, HSP*) szintjét (Garamszegi et al. 2006b). Ezek a fehérjék a különböző metabolikus stresszhatások tolerálásában vesznek részt, így fontos fiziológia szerepet játszanak a környezeti változásokhoz való adaptációban (Morimoto 1991). A hősokkfehérjék olyan termékek, melyek molekuláris gardedámként (*chaperone*) működnek: más fehérjéket óvnak a stressz által kiváltott denaturálódástól. A *HSP*-k beazonosított, ökológiailag mérvadó modulátorai között szerepelnek a különböző környezeti stresszek, mint például az abnormális hőmérséklet, toxinok, UV sugárzás, paraziták és a megnövekedett fizikai aktivitás; de a genetikai stresszek, mint pl. az öregedés, a beltenyésztés vagy a káros mutációk is kihatással lehetnek a fehérjék szintjére (Feder and Hofmann 1999; Sørensen et al. 2003). Ezért az ökológiai vizsgálatokban általánosan elterjedt, hogy a *HSP* szintek mérésével közelítik az egyedek által elszenvedett fiziológiai stressz hatását (Merino et al. 1998; 2002; Moreno et al. 2002; Martínez-Padilla et al. 2004; Morales et al. 2004; Sanz et al. 2004; Tomás et al. 2005).

A mi fenotípusos vizsgálataink a madárének – mint kondíciófüggő szignál – fiziológiai háttérbe engedtek bepillantást. A bélyeg energetikai költsége amúgy már régóta foglalkoztatja a madárének kutatóit, de eddig csak kevés fajnál sikerült kimutatni intenzív metabolikus rátát éneklés alatt (Eberhardt 1994; Oberweger and Goller 2001; Ward et al. 2004). Mi a stresszfehérjékre fókuszálva azt találtuk, hogy azoknál az egyedeknél, melyek hosszabb strófákat énekelnek, általában nagyobb a vérben mérhető hősokkfehérjék egy csoportjának, nevezetesen a *HSP70*-nek a szintje ($r = 0.473$, $N = 23$, $p = 0.023$, 6. ábra). Ennek a jelenségnek interpretálására a hendikep szignálok teóriáját tudjuk segítségül hívni. Ebben az értelmezésben csak azok a hímek képesek metabolikusan költséges (azaz fiziológiai stresszel járó), hosszú strófájú énekek produkciójára, melyek ezekhez a fiziológiai körülmények tolerálására alkalmas *HSP70* szinttel rendelkeznek. A hendikepen alapuló értelmezés tükrében jól magyarázható az a kísérletesen kapott korábbi eredmény (lásd a fenti vizsgálatokat az „Az immunitás és az ének kapcsolata az örvös légykapónál” c. részben), melyben azt találtuk, hogy a hosszabb strófával bíró egyedek kevésbé csökkentették le az énekrátájukat egy mesterséges immunizálás hatására, mint a rövidebb strófákban éneklő társaik. Jelen

vizsgálatban azt találtuk, hogy azoknak a hímeknek, amelyek hosszabb strófákkal rendelkeznek, magasabb a *HSP70* szintje, így tehát ezek az egyedek fiziológiai adottságuknak köszönhetően jobban képesek tolerálni egy potenciális parazita-fertőzés által kiváltott stresszhatást. Valószínűsíthető, hogy a megnövekedett *HSP70* szint egy sor fiziológiai mechanizmust takar, amivel az egyedek a metabolikusan megterhelő, akusztikus szignálok energetikai költségeit elviselik.



6. ábra. Az örvös légykapó énekének (strófájának) hossza és a vérben mérhető *HSP70* hősokkfehérjék szintje közti összefüggés 23 hím adata alapján

Megjegyzendő, hogy más énekváltozó nem volt szoros kapcsolatban a hősokkfehérjék szintjével ($-0.055 < r < 0.211$, $N = 23$, $p > 0.333$). Ebből arra lehetne következtetni, hogy a többi akusztikus bélyeg produkálása nem feltétlenül jelent fiziológiai kihívást az éneklő hímek számára. Ez viszont ellentmondana azoknak a vizsgálatoknak, melyekben ezen bélyegek (pl. énekráta) kondíciófüggésére találtunk utalást (Garamszegi et al. 2004). Felmerülhet tehát egy olyan alternatíva, miszerint egyszerre több mechanizmus alakítja a stressz és az ének közti összefüggést, és ezek hatása kioltja egymást. Például, ha a mért *HSP* szintek az azonnali stresszt jelzik (és nem a stressz tolerálásának inherens képességét), akkor azt várnánk, hogy a stresszes helyzetben lévő egyedekben intenzívebbé válik a hősokkfehérjék expressziója, miközben

az egyéb stresszel járó, költséges énekelemek produkcióját visszaszorítják. Így a költséges bélyegek és *HSP* szintek között negatív összefüggést kapnánk. Viszont ha az azonnali stresszhatás és a stressztolerancia mechanizmusai egyaránt kifejeződnek a hősokkfehérjék szintjének szabályzásakor, egy korrelációs vizsgálatban nem tudjuk e szinergikusan ható jelenségeket elválasztani. Mindenesetre a mi tanulmányunk kiindulópontja lehet további vizsgálatoknak, mert koncepcionálisan új alapokra helyezi a kondíciófüggő nemi jellegek őszinteségét szabályzó fiziológiai mechanizmusokat.

Agyi struktúrák fejlettsége

A viselkedéseken alapuló szignálok 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 (Nottebohm et al. 1981; Brenowitz et al. 1997). Anatómiai és génexpressziós vizsgálatok kimutatták, hogy ezekben az agyi területekben nagyobb mennyiségű idegsejt és markáns szinaptikus burjánzás szükséges a hangképzés motoros irányításához és a vokális ingerek érzékeléséhez, feldolgozásához (Wild 1997; Farries 2001). Például a leszálló motoros ág részeként ismert HVC mag (*nucleus higher vocal center*) és az RA mag (*nucleus robustus archistriatalis*) felelős a tanult énekek produkciójáért. A HVC ráadásul szerepet játszhat az éneklő aktivitás modulálásában és a hangok érzékelésében. Mindkét struktúra sok más, éneket szabályzó központtal kapcsolatot tartva, fontos pozíciót foglal el az agy „énekpálya”-ként (*song system*) ismert, hierarchikusan felépített neurális szerveződésében (Yu and Margoliash 1996).

A madárének őszinteségét neurális költségekkel magyarázó elmélet szerint a nagyobb méretű agyi magvak a komplexebb ének információtartalmát neurális szinten képesek kezelni, így a repertoárméret jelezheti az egyedeknek e neurális kapacitását (Gil and Gahr 2002). Csak a jó minőségű egyedek rendelkeznek kiterjedt méretű magvakkal, így nem minden hím képes nagy repertoárú, komplex éneket produkálni. Az érintett agyi struktúrákban ugyanis az idegi működéssel kapcsolatos költségek léphetnek életbe az ének fejlődése és fenntartása során, mert nagyobb méretű agyi szövetek fenntartása energiaigényes, és működésük káros szabad gyökök (pl. peroxidok) felszabadulását eredményezi. Az agyi magvak mérete részben genetikailag öröklött tulajdonság (Airey et al. 2000a), de ugyanakkor érzékeny lehet az ontogenezis során fellépő környezeti hatásokra (Leitner 2007).

Több neurobiológiai tanulmány vizsgálta az ének szabályozásában kulcsszerepet játszó agyi magvak mérete és az ének tulajdonságai közti lehetséges összefüggéseket, de ezek a vizsgálatok nem hoztak olyan eredményeket, amelyek egyhangúlag támogatták volna a neurális költségek teoretikus modelljét. Néhány cikkben szoros kapcsolatot mutattak ki a két bélyeg között, de ezeket az eredményeket sokszor nem tudták megismételni, gyakran még ugyanannál a fajnál sem (pl. MacDougall-Shackleton et al. 1998; Ward et al. 1998; Airey and DeVoogd 2000). E diverz mintázatok tükrében nehéz az éneklő viselkedés és az agykapacitás funkcionális kapcsolatára vonatkozólag erős következtetéseket levonni.

Az általánosítás megkönnyítésére mi metaanalitikus módszereket alkalmaztunk, amelynek során a kapcsolódó tanulmányok eredményeit összegeztük egy kvantitatív skálán (Garamszegi and Eens 2004). Statisztikai revíziónk egyértelműen bizonyította, hogy két fontos énekváltozó (repertoárméret és énekhossz) erős korrelációt mutat a két agyi struktúra (HVC és RA) méretével, ha a rendelkezésre álló eredményeket súlyozva átlagoljuk (4. táblázat). Elemzéseink azt is 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. Kiszámítottuk, hogy egy korrelációs vizsgálatban az összefüggés feltárására legalább húsz egyed mintavételezésére van szükség, de ezt a küszöbértéket csak néhány cikkben haladták meg. Végezetül bebizonyítottuk, hogy a korreláció mértéke függ attól, hogy milyen énekváltozót és milyen agyi struktúrát vizsgálunk. Ez az érzékenység arra engedett következtetni, hogy az egyes összefüggések mögött más-más biológiai mechanizmus húzódhat, melyeket jelen ismereteink és adataink alapján nem áll módunkban részleteiben elkülöníteni. Mindenesetre metaanalitikus eredményeink rekonstruálták az ének és az agykapacitás között húzódó általános kapcsolatot. Így tehát sikerült egy alapvetően neurobiológiai jelenséghez egy fontos evolúcióbíológiai mechanizmust kapcsolnunk, mely a neurális költségeket állítja a madárének őszinteségét meghatározó tényezők központjába.

4. táblázat. Az ének és az agykapacitás kapcsolatát vizsgáló tanulmányok metaanalitikus elemzésének főbb eredményei

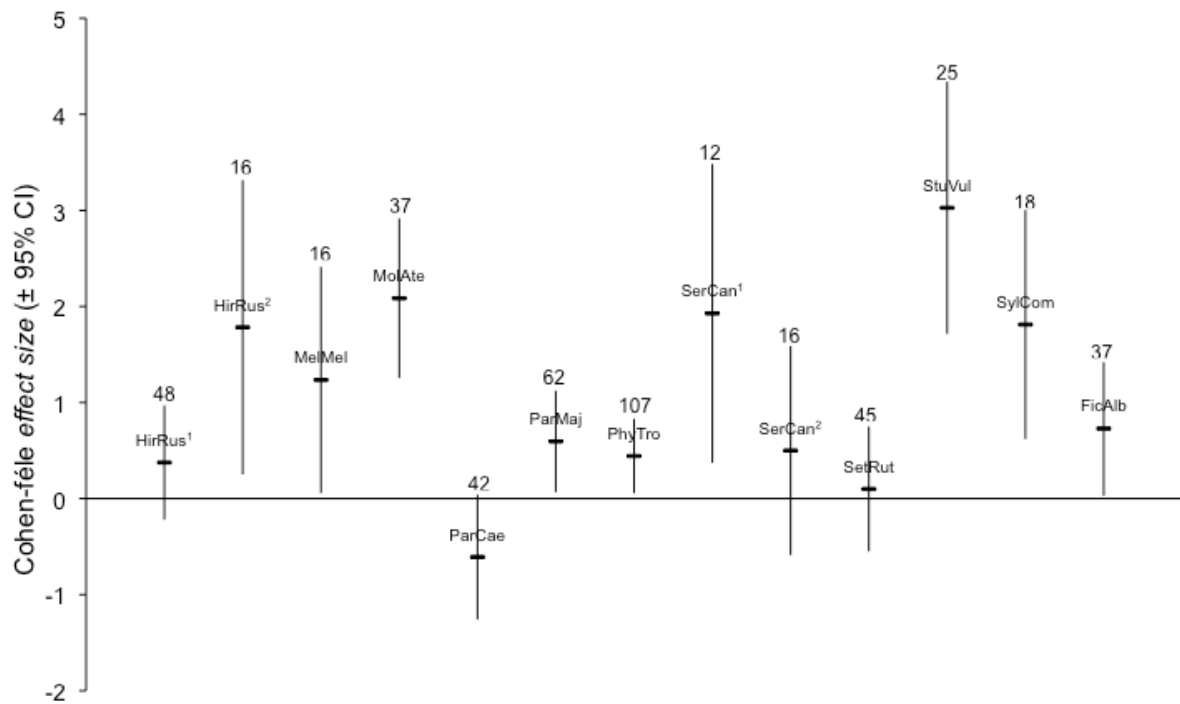
Vizsgált összefüggés	Átlagolt <i>effect size</i> ($\pm$ s.e.)	Kapcsolódó cikkek száma	Vizsgált egyedek száma (mintaelemszám)	<i>P</i>
HVC – repertoárméret	0.328 ($\pm$ 0.088)	14	172	< 0.001
HVC – énekhossz	0.472 ($\pm$ 0.164)	3	46	0.002
RA – repertoárméret	0.253 ($\pm$ 0.102)	10	126	0.011
RA – énekhossz	0.261 ($\pm$ 0.164)	3	46	0.104

Kor és tapasztalat

A korfüggés egy tipikus kényszer, ami a másodlagos nemi bélyegek őszinteségét szabályozhatja, direkt költségek megléte nélkül (Espmark et al. 2000). Számos elméleti cikk hangsúlyozza, hogy a hímek díszei az életkor megbízható szignáljaként működnek, mert a díszesebb egyedek így jelezhetik az életkorral összefüggő előnyös tulajdonságaikat, mint amilyen például a tapasztalat vagy a túlélőképesség (Trivers 1972; Manning 1985; Andersson 1994). Ha egy bélyeg kifejezettsége függ az életkortól, akkor a nőstényeknek megéri az idősebb hímeket előnyben részesíteni a párválasztás során, mert így közvetlen vagy közvetett előnyökre tehetnek szert. A direkt előny megnyilvánulhat például az idősebb hím jobb minőségű territóriumában, az utódgondozási segítségben, illetve a kisebb parazitáltságában (Yasukawa 1981; Alatalo et al. 1986; Saino et al. 2003). Másrészt közvetett, genetikai előnyt jelenthet, ha a korosabb hímmel való költés során a nőstények utódaik számára a túlélést elősegítő géneket tudnak biztosítani (Trivers 1972).

Mivel a madárének az ivari szelekció egyik kulcseleme, és az egyik legfőbb minőségjelző indikátor, feltételezhető, hogy a bélyeg erős korfüggést mutat (Catchpole and Slater 1995). A korfüggés kétféleképpen alakulhat ki: az ének az egyedi élet során változik (például tanulás révén), vagy az egyedek túlélése összefügg az ének egyes paramétereivel, mert bizonyos énekű hímek nagyobb mértékben pusztulnak el két költési periódus között. Számos madárfajnál a repertoárméret különbözik az egyes korosztályok között (7. ábra), mert az idősebb hímek többnyire komplexebb énekkel rendelkeznek. Az énektanulás általánosan elterjedt az énekesmadaraknál. Az idősebb korban észlelhető repertoárméret lehet az egész élettartam alatti folyamatos tanulás eredménye, de az is lehet, hogy csupán egy adott életszakaszban megtanult szillabusok szolgáltatják a repertoárt (Kroodsma 1982). Az is előfordulhat, hogy már az ontogenezis korai

szakaszában megtörténik a teljes repertoár elsajátítása, de a fiatalok ennek csak egy részét használják az első költési ciklusban, így a repertoár egy része átmenetileg rejtve marad (Geberzahn et al. 2002). Mindenesetre a kor és az ének komplexitása közti kapcsolat inkább az egyeden belüli változásoknak, és nem fenotípusfüggő túlélésnek tudható be. Ezek a változások jól követhetők ún. longitudinális vizsgálatokkal, amikor ugyanazon egyedek énekét követjük az egyes életkorokon keresztül.



7. ábra. Az egy éves és annál idősebb hímek repertoárméretben megnyilvánuló különbségei különböző fajoknál. Az irodalomban publikált eredmények Cohen-féle *effect size*-ban vannak megadva a számszerű összehasonlíthatóság kedvéért. Pozitív irányú *effect size*-ok a várt korfüggést tükrözik, vagyis az öregebb hímeknek nagyobb a repertoármérete, mint a fiataloknak. *HirRus*¹: füsti fecske (olasz populáció), *Hirundo rustica* (Galeotti et al. 2001); *HirRus*²: füsti fecske (spanyol populáció), *Hirundo rustica* (Garamszegi et al. 2005c); *MelMel*: énekes verébsármány, *Melospiza melodia* (Hiebert et al. 1989); *MolAte*: barnafejű gulyajáró, *Molothrus ater* (O'Loughlen and Rothstein 2002); *ParCae*: kék cinege, *Parus (Cyanistes) caeruleus* (Bijnens 1988); *ParMaj*: széncinege, *Parus major* (Lambrechts and Dhondt 1986); *PhyTro*: fitiszfűzike, *Phylloscopus trochilus* (Gil et al. 2001); *SerCan*¹: kanári (domesztikált), *Serinus canaria* (Nottebohm and Nottebohm 1978); *SerCan*²: kanári (domesztikált), *Serinus canaria* (Leitner and Catchpole 2004); *SetRut*: legyezőfarkú lombposzáta, *Setophaga ruticilla* (Lemon et al. 1994); *StuVul*: seregély, *Sturnus vulgaris* (Eens et al. 1992); *SylCom*: mezei poszáta, *Sylvia communis* (Balsby 2000); és *FicAlb*: örvös légykapó, *Ficedula albicollis* (Garamszegi et al. 2007e). Az *effect size*-ok fölötti szám a kapcsolódó mintaelemszámot (vizsgált egyedek számát) adja meg.

Keveset tudunk viszont a madárének és a túlélés között fennálló kapcsolatról, annak ellenére, hogy elméleti síkon a másodlagos nemi jellegek és a viabilitás közti csereviszonynak kéne beállítania a díszesség mértékét (Brooks and Kemp 2001; Kokko et al. 2002). Mind a túlélést, mind a hímek bélyegeinek kifejezettségét a klasszikus értelmezésben a hímek egyedi minősége szabja meg. Egyedül a széncinegénél (*Parus major*) vizsgálták a túlélés és az ének viszonyát, ahol azt találták, hogy az ének hosszúsága prediktálhatja a viabilitást (Lambrechts and Dhondt 1986).

Saját vizsgálatainkban mindkét modellfajon teszteltük az ének korfüggését, és korrelációs megközelítést alkalmazva határoztuk meg számos énekkomponens szerepét a tapasztalat, ill. túlélőképesség szignalizációjában (Garamszegi et al. 2005c; 2007e). Az örvös légykapónál a repertoár mérete szisztematikusan alacsonyabb volt a fiatal madaraknál, ráadásul a második életév után is növekedés volt megfigyelhető (5. táblázat). Az énekráta fordítottan volt arányos a hímek korával, mert a fiatalabb madarak magasabb aktivitással énekeltek, mint az idősebb társaik. Más énekkomponensek nem álltak szoros összefüggésben az egyedek korával. A túléléssel mutatott általánosan gyenge korrelációk azt mutatják (5. táblázat), hogy a vizsgált akusztikus bélyegek inkább korral változó tulajdonságokat jelezhetnek (pl. tapasztalat), mintsem hogy a túlélést elősegítő gének meglétét indikálják. Az életkorral növekvő repertoárméret azzal magyarázható például, hogy a fiatal hímeknek kevesebb idejük volt fajra jellemző komplett ének megtanulására, mint a már idősebb társaiknak, amit értelmezhetünk egy éveken át ható időkényszerként. Az énekrátával kapcsolatos eredmények ellentétesek azzal a predikcióval, mely szerint az idősebb hímek éneke a kifejezettebb. Ennek magyarázatára kétféle mechanizmust tudunk elképzelni. Az első szerint a fiatalok magas énekrátával próbálnák kompenzálni kisebb repertoárméretüket, így az aktívabb énekléssel látszólag komplexebb énekű hímeknek tűnnének a párt kereső tojók szemében (helyesebben „fülében”) (Catchpole et al. 1984; Balsby 2000). A második szerint a fiatalok magasabb énekrátája a territórium védelmére fordított befektetésüket tükrözné, amit aktívabban védenek, mint idősebb fajtársaik (Garamszegi et al. 2006d).

5. táblázat. Az egyes énekváltozók korfüggése és túléléssel való kapcsolata az örvös légykapónál. A kapcsolatok Cohen-féle *effect size*-ban vannak megadva.

	Cohen-féle <i>effect size</i> (95% CI)	
	Kor ($N = 37$)	Túlélés ($N = 37$)
Repertoárméret	0.73 (0.03/1.42)	-0.14 (-0.80/0.53)
Énekráta	-0.88 (-1.59/-0.18)	0.11 (-0.56/0.78)
Tempó	0.56 (-0.12/1.25)	0.31 (-0.36/0.98)
Strófahossz	0.28 (-0.40/0.95)	0.28 (-0.39/0.95)
Komplexitás	-0.58 (-1.26/0.11)	-0.41 (-1.08/0.26)

A füsti fecskénél az egyedek közötti mintázatok elemézve azt találtuk, hogy a kor előrehaladtával nő az énekhossz, a repertoárméret és az ének fő amplitúdóján mérhető frekvencia (6. táblázat). Ezzel párhuzamosan, e változók nem mutattak hasonlóan erős korrelációt a túléléssel. E fajnál ráadásul különböző évekből is készültek hangfelvételek ugyanazon hímeiktől, így longitudinális analízisek is elvégezhetőek voltak. Ez utóbbiak szerint a három akusztikus bélyeg korfüggését azzal magyarázhatjuk, hogy az egyedek valószínűleg szisztematikusan változtatják az éneküket koruk előrehaladtával (páros t-teszt, énekhossz: $t_4 = 2.001$, $P = 0.093$; az ének fő amplitúdóján mérhető frekvencia: $t_4 = -4.008$, $P = 0.016$; a repertoárméret longitudinális analízisére nincs elég adat a spanyol populációból, de Galeotti et al. 2001 az olasz populációban kimutatta a repertoárméret évek közötti változását egyeden belül).

Összegezve, az eredmények azt tükrözik, hogy az ének a kor őszi szignáljaként funkcionálhat mindkét fajnál, de úgy néz ki, hogy az akusztikus szignálkomplex nem hozható szoros összefüggésbe a túléléssel. Így az ének tanult, vagy az évek során egyéb okok miatt változó paraméterei jelezhetik a hím tapasztalatát a párválasztó tojók felé. Szembetűnő, hogy nem minden komponens egybehangzóan kifejezettebb az idősebb egyedekben, továbbá, hogy a fajok között is különbség mutatkozik az érintett akusztikus elemek tekintetében. A repertoárméret viszont több fajnál is szerepel mint korfüggő énekváltozó, így e bélyeg univerzális szerepet játszhat a szignalizációban, mely szerep a tanulás révén elsajátított, fokozatosan bővülő szillabuskészletnek köszönhetően érvényesülhet leginkább.

6. táblázat. Az egyes énekváltozók korfüggése és túléléssel való kapcsolata a füsti fecskénél. A kapcsolatok Cohen-féle *effect size*-ban vannak megadva.

	Cohen-féle <i>effect size</i> (95% CI)	
	Kor (<i>N</i> = 16-30)	Túlélés (<i>N</i> = 16-30)
Éneklési menetek (<i>bout</i>) hossza	-0.30 (-1.22/0.56)	0.09 (-0.79/0.98)
Énekhossz	1.09 (0.29/2.05)	0.13 (-0.64/0.91)
Az ének fő amplitúdóján mérhető frekvencia	-1.27 (-2.27/-0.44)	-0.44 (-1.26/0.32)
Aktivitás	0.14 (-0.62/0.93)	0.86 (0.08/1.76)
Repertoárméret	1.49 (0.29/3.14)	-0.46 (-1.70/0.65)
A terminális „csörgő” hossza	-0.33 (-1.13/0.43)	0.18 (-0.58/0.97)
A terminális „csörgő” fő amplitúdóján mérhető frekvencia	-0.26 (-1.05/0.50)	0.18 (-0.59/0.96)

Anyai hatások

Egy másik, az egyedfejlődéshez kapcsolható kényszer az embrionális korban érvényesülő anyai hatásokon keresztül jelentkezhet. A legutóbbi évtized vizsgálataira utalnak, hogy az egyedek elsődleges és másodlagos nemi jellegeit nagymértékben befolyásolhatják az anyai hatások (*maternal effects*) (Blount et al. 2000; Surai 2002; Gil 2003; Groothuis et al. 2005). Ezek a mechanizmusok különösen fontosak lehetnek a madaraknál, mert az anyamadar nagy mennyiségű anyagot (pl. hormonok, különböző anyagcseretermékek, vitaminok) „csomagol” a tojásba, amelyek szerepet játszhatnak az utódok fejlődésében (Schwabl 1993). Ezeknek az anyai hatásoknak továbbá hosszú távú következményei is lehetnek, mert befolyásolhatják a már felnőtt egyedek túlélését, szaporodási sikerét és nem utolsósorban a hímek díszjeinek fejlettségét (Sockman and Schwabl 2000; Navara et al. 2005; Rubolini et al. 2006a; 2006b). Nem elhanyagolandó, hogy az androgén típusú vegyületek kihathatnak az idegrendszer (és más szövetek) fejlődésére is (Dufty et al. 2002; Groothuis et al. 2005), így az egyes viselkedések és kognitív funkciók szabályzásáért felelős agyi területek korai ontogenetikus szakaszai az anyai eredetű tesztoszteron kontrollja alatt állhatnak (Janowsky et al. 1994; Moffat and Hampson 1996; Moffat et al. 2002). A fejlődő neurális szövetek stimulálása megnyilvánulhat az idegsejtek képződésében, túlélésében, dentritifikációjában és a receptorok és szinapszisok megnövekedett koncentrációjában (Wang and Devries 1995; Hutchison et al. 1997; Cooke and Woolley 2005). Az androgén által indukált cerebrális fejlődés mechanizmusát kiterjeszthetjük a madárénekek irányításáért felelős agyi magvak éréseire is, ami ahhoz a hipotézishez vezet, hogy közvetetten a felnőttkorban produkált ének is a tojásban lévő anyai eredetű hormonok hatása alatt áll. Ez a jelenség evolúcióbiológiai

szempontból nézve azt jelentené, hogy a madárének az anyai hatások által szabályozott tulajdonságok szignáljaként is funkcionálhat.

E hipotézist tesztelendő, egy olyan vizsgálatba kezdtünk az örvös légykapón, melyben a madárének és tojáshormonok kapcsolatát tártuk fel (Garamszegi et al. 2007c). Az anyai hormonok tanulmányozása vadon élő madaraknál gyakorlati nehézségbe ütközik, mert a hormonszintek meghatározása során elkerülhetetlen a vizsgálandó tojások feldolgozása és pusztulása, így lehetetlen a kikelő utódokat felnőttkorukban nyomon követni és éneküket felvenni. Így a maternális eredetű hormonok és a kifejlett madárének közvetlen megfeleltetése ugyanazon egyedi mintákon keresztül lehetetlen. Ezért kénytelenek voltunk a hormonkoncentrációkat indirekt módon becsülni. Néhány tanulmány azt javasolja, hogy terepi vizsgálatokban az anyai hormonok szintjét a 2. és a 4. lábujj hosszával, ill. azok arányával (ún. *digit ratio*) lehet helyettesíteni, mert e bélyegek kialakulását is embrionális korban ható hormonok szabályozzák (Manning 2002; Burley and Foster 2004). Ezt a megközelítést alkalmazva arra voltunk kíváncsiak, hogy a felnőttkorban mérhető ujjarány hogyan korrelál az ének minőségét leíró paraméterekkel.

Predikcióinkkal ellentétben azt találtuk, hogy a felnőttkorban mérhető ujjarány és az ujjpercek hossza nem korrelált az ének minőségét leíró változókkal (7. táblázat). Mindazonáltal az ujjarány függött az egyedek korától ($r = -0.302$, $N = 70$, $P = 0.011$) és néhány más morfológiai bélyegtől (pl. szárnyhossz, $r = -0.345$, $N = 70$, $P = 0.002$). Az énekkel kapcsolatos negatív eredmény két következtetéshez vezethet: vagy a tojáshormonok ujjarányon alapuló becslésének módszere kérdőjelezhető meg, vagy ténylegesen nincs funkcionális kapcsolat az embrionális androgénszintek és a kifejlett ének között a vizsgált fajnál. Az ujjarány használhatóságát az anyai hatások kontextusában már más tanulmányok is kétségbe vonták (Forstmeier 2005; Romano et al. 2005). Elképzelhető ugyan, hogy van valamiféle összefüggés az ujjpercek hossza és az anyai eredetű hormonok koncentrációja között, de ez a kapcsolat nem feleltethető meg egy „egy az egyhez” típusú kapcsolatnak, mert az ujjak fejlődését sok más tényező (pl. nem anyai eredetű hormonok, fejlődési gének, öregedés és különböző morfológiai hatások) is befolyásolhatja (Manning 2002). Ez a lehetőség azt vonja maga után, hogy az ujjarány csak gyenge indikátora lehet az anyai hatásoknak, és könnyen előfordulhat, hogy az anyai hormonok valós kapcsolatrendszerének feltárására nem elég érzékeny az ujjpercek hosszán alapuló, közvetett módszer. Így a mi terepi vizsgálatunk kapcsán sem tudjuk teljes biztonsággal kizárni, hogy van-e az anyai hatásnak valamennyi szerepe az ének kifejeződésében; ha van, ez egyelőre rejtve maradt. A továbblépést a kísérletes beavatkozás jelentheti, mely során

injektálással változtatjuk a tojásokban a hormonszinteket, és a manipulált utódokban vizsgáljuk az ének fejlődését. Annak ellenére, hogy a megfigyelt mintázatok sajnos nem alkalmasak arra, hogy a madárének egyedi minőséget jelző szerepével kapcsolatban jelenleg erős következtetést vonjunk le, tapasztalataink fontos gyakorlati jelentőséggel bírnak, mert kihatással lehetnek az anyai hatások terepi vizsgálatára.

7. táblázat. Az örvös légykapó énekváltozóinak korrelációja a 2. és 4. lábujj (2D, ill. 4D) hosszával, és azok arányával (2D:4D). Ez utóbbi mérőszám a tojásban mérhető androgén típusú hormonok koncentrációjának feleltethető meg. A kapcsolatok *effect size*-ban vannak megadva (Pearson-féle korrelációs koeficiens).

	<i>Effect size (95% CI)</i>		
	2D (<i>N</i> = 66)	4D (<i>N</i> = 66)	2D:4D (<i>N</i> = 66)
Repertoárméret	0.02 (-0.22/0.26)	-0.13 (-0.36/0.11)	0.18 (-0.06/0.41)
Énekráta	0.06 (-0.18/0.30)	-0.05 (-0.29/0.20)	0.12 (-0.12/0.36)
Tempó	-0.02 (-0.26/0.22)	-0.06 (-0.30/0.19)	0.04 (-0.21/0.28)
Strófahossz	0.10 (-0.15/0.33)	0.06 (-0.18/0.30)	0.03 (-0.22/0.27)
Komplexitás	0.08 (-0.17/0.31)	0.06 (-0.19/0.30)	0.03 (-0.17/0.27)

Személyiség

Az egyedek személyiségéből is fakadhatnak olyan kényszerek, amelyek a madárének kifejezettségét befolyásolhatják. Az aktív éneklés nemcsak a nőtények érdeklődését kelti fel, hanem a ragadozókét is (Bradbury and Vehrencamp 1998). A látványos és hangos éneklő viselkedés tehát egy predációs rizikót von maga után, ezért az éneklő hímeknek fel kell mérniük, hogy ebből a rizikóból mennyit vállalnak magukra, ami persze egyedenként változó. Az aktuális énekaktivitás tükrözi, hogy az egyedek hogyan egyensúlyoznak a reprodukciós befektetés és a ragadozóelkerülés között (Parker and Tillin 2006; Møller et al. 2008). Azok a hímek, melyek jól látható helyen hosszú énekeket produkálnak magas rátával, nagyobb valószínűséggel vonzzák a ragadozókat. Csak azok a jó minőségű egyedek képesek ezt a rizikót vállalni, melyek képesek a predációs nyomásból fakadó költségeket tolerálni (pl. jobb menekülőképesség révén).

A személyiség az éneklés során megnyilvánulhat az exploráción keresztül is. A madárének egy plasztikus bélyeg, és tartalmát jelentős részben a tanulás során, az akusztikus környezetből felvett vokális elemek (szillabusok) alakítják (Dowsett-Lemaire 1979; Garamszegi et al. 2007b). A személyiség viszont meghatározza az új élőhelyek kiaknázását és a diszperziót, mert az exploratív egyedek távolabbra is eljutnak, és így több különböző élőhellyel is kapcsolatba kerülhetnek (Dingemanse et al. 2003). Ez

utóbbi nemcsak ökológiai kapcsolatokat jelent, hanem szociális kapcsolatokat is magában foglal, aminek köszönhetően az exploratív hímeket diverzebb akusztikus stimulus fogja érni, így nagyobb eséllyel építenek be új elemeket a repertoárjukba. Így tehát az egyedi ének összetétele tükrözi az explorációs viselkedést, amit pedig végső soron a személyiség szabályoz.

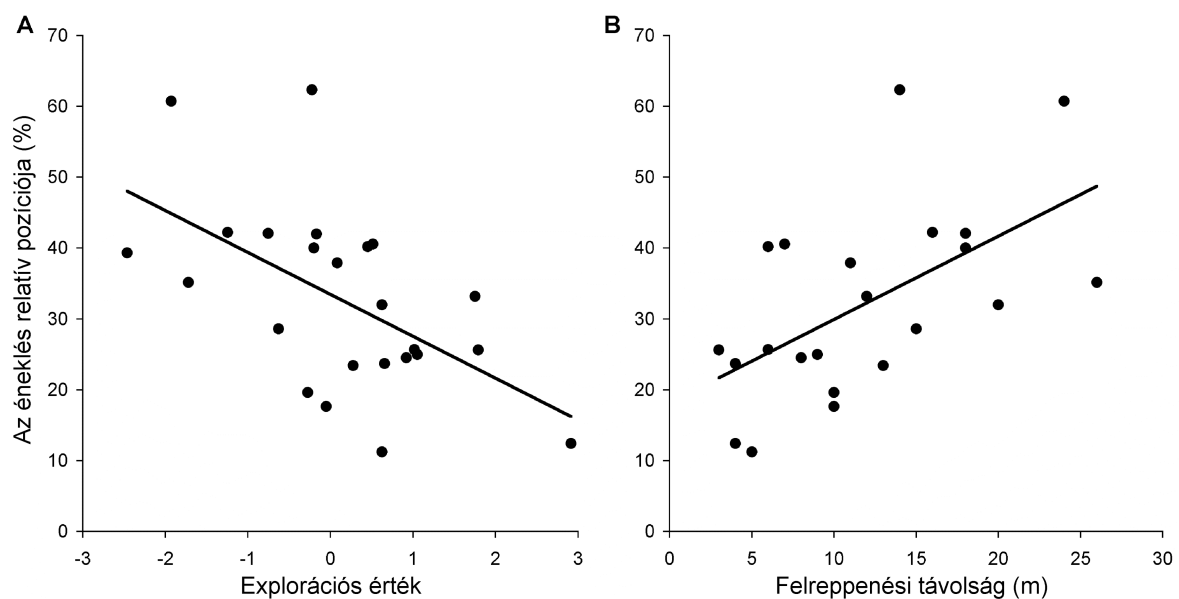
A személyiség fontos lehet a párválasztási döntések kialakításában, mert a költőtárs rizikóvállalása és explorációs tevékenysége általánosan meghatározhatja a szaporodás sikerét (Gurven et al. 2000; Hawkes and Bird 2002; Griskevicius et al. 2007). Például extrém személyiségjegyek (túl agresszív vagy túl félénk viselkedés) mögött magas mutációs ráta húzódhat, ami kihat a kognitív képességekre, így az ilyen hímekkel történő utódnemzés csak a genetikailag hátrányos tulajdonságok öröklődését segítené elő. De a kevésbé extrém változatok spektrumán belül is érdemes lehet a személyiségjegyeket figyelembe venni párkereséskor (Miller 2007). Egy exploratív költőtárs hatékonyan aknázhathatja ki a környezeti forrásokat, így az utódgondozás során gazdag táplálékkészletet szolgálhat fel. Ugyanakkor egy rizikóvállaló partner is jelenthet előnyöket, mert egy ilyen hím egy ragadozó megjelenésekor magára vonhatja a figyelmet, ami a fészekalj védelmét szolgálja.

A személyiségjegyeknek tehát fontos szerepe lehet a szexuális szelekció folyamatában. Ennek alapján azt az általános predikciót lehet megfogalmazni, miszerint a partnerek vonzására használt viselkedési elemeknek tükrözniük kell az egyedi személyiségjegyeket. A mi kutatásunk konkrét célja az volt, hogy a madarak éneke és a perszonalitás elemei (pl. rizikóvállalás, exploratív viselkedés) közti kapcsolatot demonstráljuk az örvös légykapónál (Garamszegi et al. 2008), ami pionír törekvésnek tekinthető az irodalomban. Eredményül azt vártuk, hogy azok a személyiségjegyek, amelyek tartózkodó magatartásokban nyilvánulnak meg a különböző helyzetekben (pl. félénk viselkedés ragadozó jelenlétében vagy egy új környezetben) olyan énekformákkal párosulnak, melyek kis rizikóvállalással és az akusztikus környezet kis mértékű kihasználásával jellemezhetőek.

Legfőbb eredményül azt kaptuk, hogy a madarak vertikális pozíciója az éneklés során függött a rizikóvállalástól és az explorációtól (8. ábra). A rizikóvállalásos tesztben félénken viselkedő egyedek (azaz azok, akik már egy tőlük viszonylag nagy távolságban mozgó potenciális ragadozó jelenlétében is megszakították aktuális tevékenységüket) általában a lombkorona magasabb, eldugottabb pontjain énekeltek (korreláció a rizikóvállalás és a vertikális pozíció között: $r = 0.582$, $N = 22$, $P = 0.004$).

Ugyanezek az egyedek voltak azok, akik az explorációs tesztben is tartózkodó viselkedést mutattak (korreláció az exploráció és a vertikális pozíció között: $r = -0.563$, $N = 24$, $P = 0.004$). Sajnos, nincs számszerű adatunk a predációs nyomás vertikális eloszlásáról, de saját terepi megfigyeléseinkre hagyatkozva feltételezhetjük, hogy a sűrű lombzatban éneklő egyedeket nehezebb észrevenni, mint a mellmagasságban kihelyezett mesterséges költőodúk környékén éneklőket, ahol a vegetáció jóval kevesebb rejtékhelyet biztosít. Ha ezt a valószínűsíthető feltételezést elfogadjuk, eredményünk azt a hipotézist támasztja alá, mely szerint a rizikóvállalás megmutatkozik az éneklés során úgy, hogy a rizikót kerülő egyedek magasan, elrejtve a lombkoronában, míg a rizikóvállalók az odúhoz közel, predátoroknak jobban kitéve énekelnek.

A repertoárméret viszont nem mutatott hasonlóan szignifikáns kapcsolatot a mért személyiségjegyekkel (exploráció: $r = -0.177$, $N = 23$, $P = 0.420$; rizikóvállalás: $r = 0.266$, $N = 22$, $P = 0.231$). Ez a mintázat tehát nem támogatta azt az alaphipotézisünket, mely feltételezi, hogy az exploratív beállítottság megnyilvánul a repertoár felépítésében. Mindent összevetve, az éneklő viselkedésben találtunk olyan elemet (a vertikálisan felvett pozíciót), mely jelezheti az éneklő hím személyiségét. Ezért a párválasztó egyedek erre az információra alapozhatják szaporodási döntésüket, és olyan személyiséggel rendelkező partnereket képesek választani, amelyek a legnagyobb rátermettséget jelentik az utódjaik számára.



8. ábra. A személyiség és az éneklés során felvett vertikális pozíció az örvös légykapónál. A személyiség meghatározásánál az (A) explorációt és a (B) rizikóvállalást kvantifikáltuk. Az explorációs értéket úgy számoltuk, hogy egy új környezeti elem jelenlétében mutatott udvarló viselkedés intenzitását

viszonyítottuk a természetes körülmények közt mért udvaró viselkedés aktivitásához (a félének egyedek kevésbé aktívan udvarolnak egy idegen tárgy jelenlétében, így alacsony értéket kapnak). A rizikóvállalást a felröppenési távolsággal becsültük, ami megadja azt a minimális távolságot, amely ahhoz kell, hogy egy potenciális ragadozó közeledtével az egyed felfüggeszse aktuális tevékenységét (a rizikóvállaló egyedek közel engedik magukhoz a predátort, mielőtt felröppennek, így kis távolsággal jellemezhetők). Az éneklés pozíciója megadja, hogy az adott egyedek a rendelkezésre álló vertikális térben – ahol 0% a talaj szintje és 100% a lombkorona legmagasabb szintje – átlagosan hol énekelnek.

A szignál attribútumai közti kapcsolatok

A másodlagos nemi jellegek szexuális szelekcióban betöltött szerepét általában az egyedek között megfigyelhető fenotípusos korrelációkkal vizsgálják (ahogy ezt mi is tettük az előző fejezetekben), melyekben a szignál kifejezettsége a kondícióval, parazitaterheléssel, korrall, túléléssel, vagy egyéb más, minőséget jelző tulajdonsággal kapcsolható össze (Gontard-Danek and Møller 1999; Jennions et al. 2001; Cotton et al. 2004). Ezek a fenotípusos korrelációk minden szignálként kezelt bélyeghez hozzárendelhetők, és ezek így a szignál attribútumainak tekinthetők, melyek együttesen hordozzák a bélyeg információtartalmát. Ugyanakor, a kor- vagy kondíciófüggés mellett, attribútumként kezelhető a szaporodási érték, mely megadja, hogy a bélyeg hogyan prediktálja a párbaállás sikerét (Kokko 2003).

Egy másik – gyakran elhanyagolt – attribútum lehet a szignál repetabilitása, mely megadja, hogy az adott bélyeg mennyire konzisztens egyeden belül (Falconer and Mackay 1996). Ha ugyanis egy egyed nagy változékonysággal mutat be egy adott bélyeget (pl. hol magas, hol alacsony szignálértékeket vesz fel), akkor a bélyeg megbízhatatlan információkat fog hordozni az egyedi tulajdonságokról. A szexuális szelekció alapfeltétele tehát, hogy az őszinte, egyedi minőséget jelző szignáloknak repetábilisnak kell lenniük, azaz, egyeden belül csak szűk határértékeken belül variálhatnak (Boake 1989; Wagner and Sullivan 1995). Csak így van értelme az egyedeket az énekhossz vagy az énekráta, vagy akár a színezet alapján elkülöníteni és összehasonlítani.

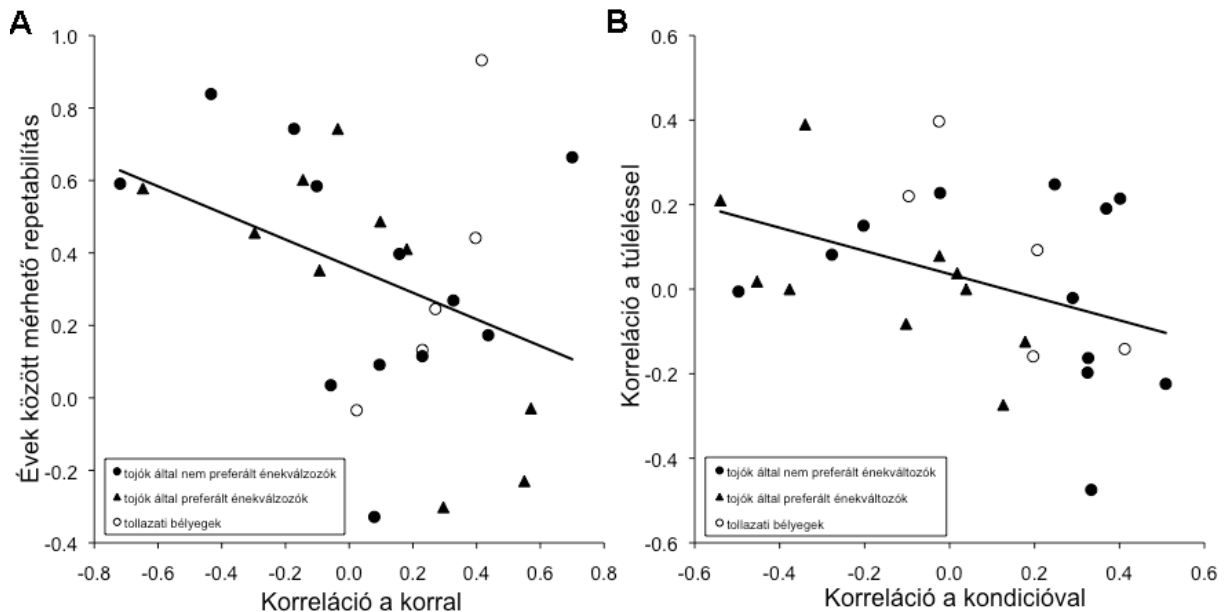
Láthattuk, hogy a fenotípusos korrelációk és a repetabilitás számolása révén egy-egy bélyeghez több attribútum rendelhető. Érdekes módon, ezeket az attribútumokat többnyire egymástól függetlenül tárgyalják az egyes tanulmányokban, az adott vizsgálat témakörének megfelelően. Holott evolúcióbiológiailag ezek a szignálhoz kapcsolható jellegek nem függetlenek egymástól, hiszen végső soron az információtartalom és a megbízhatóság határozza meg a szaporodási értéket. Például a nőstények csak azokat a

szignálokat veszik figyelembe, melyekre nagy egyeden belüli konzisztencia jellemző (kapcsolat a szaporodási érték és a repetabilitás között), vagy jó indikátora az egyedi tulajdonságoknak (kapcsolat a szaporodási érték és a kondíció- vagy a korfüggés között). Továbbá, az egyes információtartalmak közt is lehet kapcsolat, ha a fenotípusos korrelációk nem függetlenek egymástól (például a korfüggés összefügg a kondíciófüggéssel). Ez könnyen megvalósulhat az összetett szignálokra vonatkozó egyik hipotézis szerint (Møller and Pomiankowski 1993; Candolin 2003), mely azt feltételezi, hogy minden egyes szignál tükröz valamit a hím minőségéről, így információt hordoz annak számos aspektusáról. Összességében, a szignál attribútumai közt fennálló összefüggések kulcselemei a szexuális szelekció modelljének, de mégis keveset tudunk róluk, mert nehéz őket együttesen vizsgálni. Ez a nehézség abból fakad, hogy az attribútumok közti kapcsolatok feltárására nagyszámú szignál analizálására van szükség, ami legtöbbször gyakorlatilag kivitelezhetetlen.

E hiány pótlására, huszonnyolc akusztikus és vizuális szignált analizáltunk a füstifecskenél, és kerestük az egyes szignálattribútumok közötti kapcsolatokat (Garamszegi et al. 2006a). Kimutattuk, hogy a szignálok, amelyeket az egyedek nagy állandósággal produkálnak egy éven belül, azok az évek között is megtartják azt az erős, egyedre jellemző varianciát, amely az éveken belül és az évek között számolt repetabilitások közti korrelációban mutatkozott meg ($r = 0.504$, $N = 27$, $P = 0.007$). Ez azt jelentheti, hogy az egyeden belüli változékonyság megmarad a különböző időskálákon, így a megbízhatatlan és a megbízható szignálok elkülönítése megmarad az éven belüli és évek közötti kontextusban is. Ugyanakkor nem vethetjük el azt a lehetőséget sem, hogy a repetabilitások kapcsolatát ugyanazon bélyegek hasonló mérési hibája okozza.

A szignálok repetabilitása negatív összefüggést mutatott a korfüggéssel, mert azoknak a bélyegeknek, amelyek az öregedéssel változnak, nő az évek közötti varianciája ($r = -0.370$, $N = 28$, $P = 0.053$; 9. ábra). Végezetül azt is kimutattuk, hogy a kondíciófüggés negatív kölcsönhatásban van a túléléssel ($r = -0.446$, $N = 28$, $P = 0.017$; 9. ábra), jelezvén, hogy azok a jellegek érzékenyek az aktuálisan ható környezeti tényezőkre, amelyek kis mértékben befolyásolják a túlélést. Ezek szerint a túlélőképesség egy fitneszkomponens, amelyet az egyedi minőség determinál (Hunt et al. 2004). Ha egy bélyeg kondíciófüggő, és produkciója elvon forrásokat olyan más szomatikus funkcióktól, melyek az önfenntartáshoz kellenek, csak a jó minőségű egyedek lesznek képesek ezeket a bélyegeket teljes pompában bemutatni, mivel ők tudják ezt megtenni a túlélés jelentékenyebb lecsökkenése nélkül. Más attribútumok között nem találtunk

szignifikáns összefüggést ($-0.224 < r < 0.187$, $N = 28$, $P > 0.252$), ami azt sugallja, hogy a vizsgált faj feltételezhetően egy összetett szignalizációs rendszerrel operál, melyben az egyes bélyegek az egyedi minőség más és más aspektusát jelzik (Møller and Pomiankowski 1993; Candolin 2003).



9. ábra. Az egyes szignálok attribútumai között fennálló kapcsolatok a füstű fecskénél. A) A korfüggés és az éven belüli repetabilitás kapcsolata; B) a kondíciófüggés és a viabilitásra vonatkozó információtartalom kapcsolata. Az adatpontok az egyes szignáloknak felelnek meg, és típus szerint vannak jelölve. A tojók általi preferenciát a párbaállással mutatott korreláció erőssége alapján állapítottuk meg.

4.2.2 A MADÁRÉNEK SZEREPE AZ EGYEDEK KÖZTI KOMMUNIKÁCIÓBAN

Az eddig tárgyalt részekben azzal foglalkoztam, hogy az ének egyes változói, mint egy összetett szignalizációs rendszer komponensei, milyen információkat árulhatnak el a hím egy-egy tulajdonságáról. Különböző fajokat megvizsgálva bemutattam, hogy az ének potenciálisan jelezheti az egyedek egészségi állapotát, ill. a paraziták elleni védekezőképességét, kondícióját – vagy általánosabban a fiziológiai állapotát –, korát és neurális kapacitását; de vannak olyan komponensei is, melyek tükrözhetik a hímek személyiségét is. Egy evolúciósan stabilizált kommunikációs rendszer feltételezi, hogy a jellevők a szignál jelentéstartalmának megfelelően alakítják a reakciójukat. Mivel a madárének szerepet játszhat mind a párválasztásban, mind a hímek közötti versengésben, az ének és az általa kódolt információ mindkét nem felé irányulhat. Ezért a

szignálfunkciók mélyebb megértéséhez az alábbiakban megvizsgálom, hogy a különböző jelentést hordozó változók hogyan hatnak a jellevők szaporodási döntéseire, mind a tőjók, mind a hímek szemszögéből.

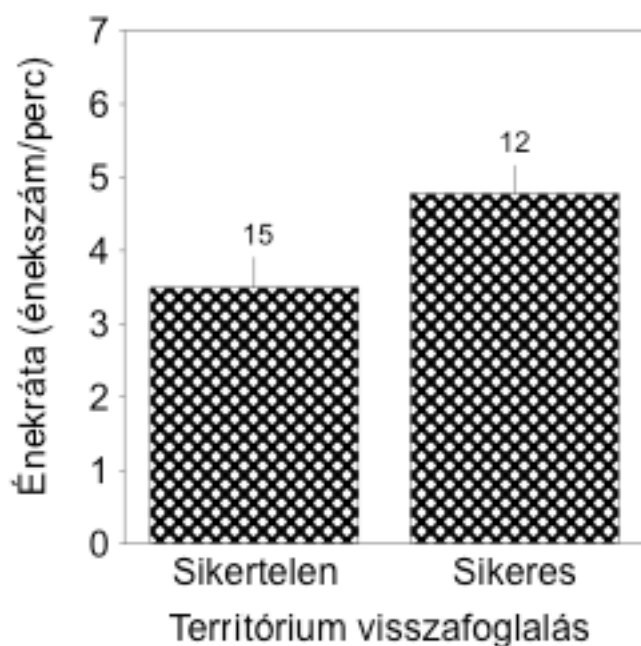
Hím–hím versengés

Az ivari bélyegeknél fontos szerepük van az állatok agressziós viselkedésében, mert a kifejezettebb vagy komplexebb szignálok jelezhetik az egyedek státuszát, ill. egy potenciális konfliktusban való győzelmi esélyüket (Maynard-Smith and Harper 2003). Így például a parazitáltságról, kondícióról vagy tapasztalatról szóló információ releváns lehet ebben a kontextusban is. Előnyös lehet a szignálok alapján egy parazitáktól legyengült, általánosan rossz kondícióban lévő vagy tapasztalatlan hímre hívni, mert annak valószínűleg kisebbek a győzelmi esélyei. Ezért azt várhatjuk, hogy az e tulajdonságokat indikáló bélyegek kihatnak a hímek közötti versengésre is, és a hímeknek megéri a versenytársak énekére hagyatkozni a territóriumokért, vagy a nőstényekért folytatott kompetíció során.

Ennek a hipotézisnek a vizsgálatára kétféle megközelítést dolgoztam ki, amelyben a hím–hím versenyben realizált sikert mértem az örvös légykapónál. Az egyik eljárásban azt figyeltem, hogy a hímek a territóriumukról való kifogás és elengedés után (a hangfelvételek elkészítése során minden egyedet megfogunk) milyen valószínűséggel tudták visszafoglalni ugyanazt a revírt. Azt feltételezve, hogy minden elengedett hím a már ismert territórium visszaszerzésére törekszik az azzal járó előnyök miatt (Pärt 1994), a visszafoglalási képesség megadja, hogy a hímek hogyan szerepelnek a territóriumokért folytatott küzdelemben. A másik módszer lényege egy stimulált territoriális konfliktus volt, melynek során kvantifikáltam a rezidens (territóriumot birtokló) hímek agresszív viselkedését.

A territóriumok visszafoglalási valószínűségeit elemezve azt találtam, hogy a nagyobb énekrátájú hímek sikeresebbek voltak a költőhelyekért folytatott versenyben ($F_{1,25} = 4.924$, $P = 0.035$; 10. ábra). Ez indirekt módon utalhat arra, hogy a légykapó hímek éneke esetleg fontos lehet a hímek közötti kommunikációban; de nem zárható ki az sem, hogy a magasabb énekrata és a magasabb visszafoglalási siker is a jobb egészségi állapot egy-egy következménye, ám a két jelenség közt valójában nincs szignalizáción alapuló kapcsolat (Garamszegi et al. 2004). Amikor egy stimulált territoriális konfliktusban mutatott viselkedést vetettem össze az énekkel, azt tapasztaltam, hogy a vizsgált hímek territoriális viselkedését nem prediktálták a korábban

róluk készített hangfelvételek feldolgozásából származó énekváltozók ($-0.172 < r < 0.160$, $N = 28$, $P > 0.421$). Ezekből a negatív eredményekből arra lehetne következtetni, hogy az akusztikus bélyegek közvetlenül nem használatosak a modellezett, rövid távú kontextusban. Ennek ellenére nem zárhatjuk ki, hogy közvetetten az akusztikus bélyegeknak is szerep jut a hím–hím kommunikációban. Szembetűnő például, hogy a hímek életkora volt az agresszió egyik fő meghatározója, oly módon, hogy a fiatalabb hímek agresszívabb viselkedést mutattak (Garamszegi et al. 2006d). Ez párhuzamos azzal a megfigyeléssel, hogy a fiatalabb hímek általában nagyobb rátával énekelnek (Garamszegi et al. 2007e). Ez arra utalhat, hogy a hímek közötti hosszú távú kommunikációban az énekrata jelezheti az egyedek életkorát, azaz egy potenciális konfliktusban való győzelmi esélyüket.



10. ábra. A territórium-visszafoglalási képesség és az énekrata (strófák száma/perc) közti kapcsolat.

Hölgyválasz szociális szinten: párválasztás

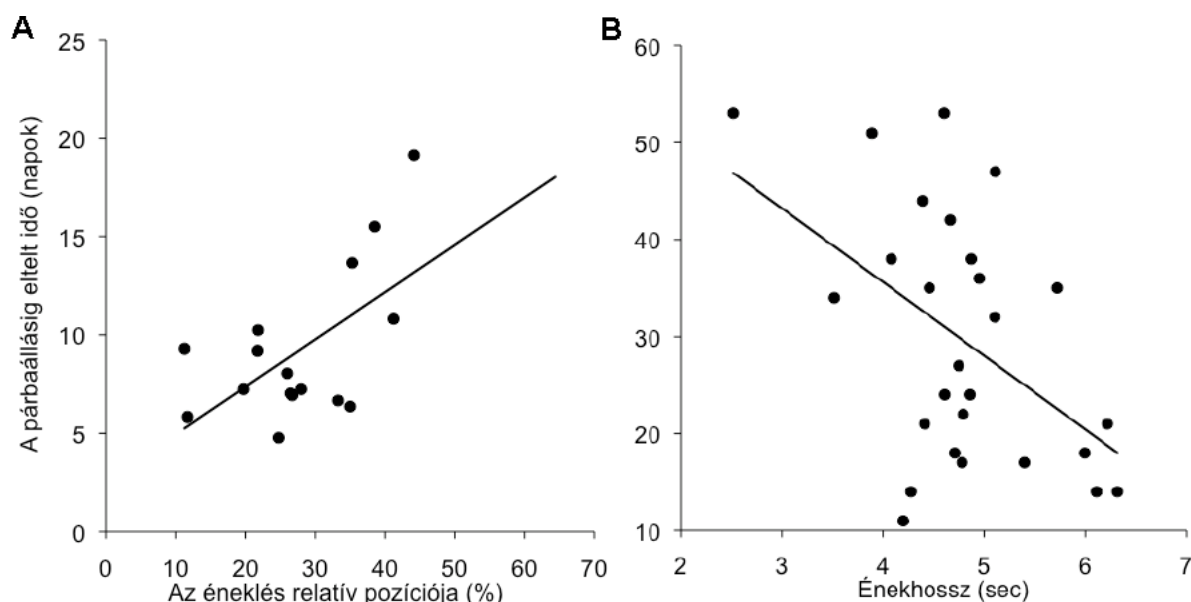
A madárének nemcsak a hímek közötti versengésben, de a párválasztásban is fontos szereppel bír. A párválasztás során a tojó madarak előnyben részesítik azokat a hímeket, melyek kitartóbb és komplexebb éneket produkálnak, mert a jobb minőségű ének jelezheti az adott hím olyan előnyös tulajdonságait, amelyek miatt érdemes vele párba állni és közösen költeni (Catchpole 1987; Searcy and Yasukawa 1996). Ezek az előnyök több síkon is kifejezésre juthatnak (Møller et al. 1999). Egy jó kondícióban lévő, fitt

vagy tapasztalt partner aktívabb segítséget tud nyújtani az utódok gondozása során, vagy jobb minőségű territóriummal rendelkezik, amelyen több táplálék, kevesebb parazita vagy ragadozó van. Jó minőségű hímmel történő párosodás genetikai előnyt is jelenthet, mert a túlélést elősegítő gének öröklését biztosítja az utódok számára. Az örvös légykapón és a füstű fecskén végzett vizsgálatok szerint az ének bizonyos paraméterei jelzik a hímek valamilyen előnyös tulajdonságát. Az ilyen paraméterekkel jellemezhető énekkel bíró egyedek preferálásával a tojók tehát számos előnyre tehetnek szert, mert a preferencia az életképes utódok számában jelentkező rátermettségi hasznot eredményez.

Egy vizsgálatban az éneknek a tojók párválasztására gyakorolt hatását egy visszajátszásos kísérletben tanulmányoztam. Terepen felállított aviáriumban, hangszórón lejátszott különböző énekek segítségével próbáltam meghatározni, hogy milyen éneket preferálnak a tojók. A kísérletekben a fenti vizsgálatok során gyűjtött hanganyagokat használtam. A szabadföldi aviárium megépítése során az irodalomban található leírásokat követtem, melyeket egy közeli rokon faj, a kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) párválasztási mintázatának tanulmányozására dolgoztak ki (Sætre et al. 1994; Lampe and Sætre 1995; Sætre et al. 1997a). Sajnos, e vizsgálatok az örvös légykapó esetében nem vezettek értékelhető eredményre, mert a röpdébe helyezett tesztmadarak csak a visszajátszott énekektől független stresszviselkedést mutattak, míg párválasztásra utaló viselkedési jegyeket nem.

Az ének párválasztásban betöltött szerepére sajnos tehát csak közvetett bizonyítékok állnak rendelkezésünkre. Ezeket az indirekt bizonyítékokat a párbaállási sebességre alapozva szereztem. A hímek párbaállásának sikerét jelezheti az érkezésük és fészekkezdésük között eltelt periódus hossza, mert a sikeres hímek hamar, míg a kevésbé preferált hímek csak a telelőterületekről való megérkezés után több nappal később találnak maguknak költőpárt, és kezdik fészküket. A párbaállás sebességét használva a párbaállás sikerének indikátoraként azt találtam (Garamszegi et al. 2004), hogy bizonyos években a nagyobb énekráta vagy énekhossz előnyt jelenthet a párbaállásnál (1999: $r = -0.840$, $N = 8$, $P = 0.009$; 2000: $r = 0.447$, $N = 9$, $P = 0.228$). Egy másik tanulmányban (Garamszegi et al. 2008) az éneklés során vertikálisan felvett pozíció mutatott kapcsolatot a párbaállás sebességével, úgy, hogy a lombkoronában elrejtve éneklő hímek látszólag nehezebben találtak maguknak párt ($r = 0.564$, $N = 16$, $P = 0.022$; 11. ábra). Egy többéves, összevont adatbázist használva viszont a repertoárméret és a komplexitás korrelált a párbaállás sebességével (Hegyi et al. 2010b). Ezen eredmények szerint azok a hímek, amelyek nagy repertoármérettel és komplexebb felépítésű énekkel rendelkeznek,

lassabban állnak párba, mint a kisebb repertoárral és komplexitással rendelkező társaik (repertoárméret: $r = 0.333$, $N = 53$, $P = 0.011$; komplexitás: $r = 0.341$, $N = 53$, $P = 0.009$). Következésképpen, a tojók az egyszerűbb énekeket preferálják, ami esetleg a rögzített énekmotívumok fontosságára utalhat. A korrelációkon alapuló eredmények tehát jórészt támogatják azt a hipotézist az örvös légykapónál, hogy a tojók a különböző énekváltozók preferálásával (pl. énekráta, énekhossz, énekpozíció) jobb minőségű hímeket választanak párként, mert ezek egészségesebbek, jobban tolerálják a stresszt vagy a predációs rizikót. Hasonló eredményeket tártam fel a füstí fecskén is (Garamszegi et al. 2006a), ahol a párbaállást az énekhossz prediktálta ($r = -0.491$, $N = 26$, $P = 0.011$; 11. ábra), amelyről korábban kiderült, hogy a rágótetvek csökkent jelenlétének indikátora (Garamszegi et al. 2005c).



11. ábra. A párbaállás sebességét meghatározó énekváltozók az A) örvös légykapónál és a B) füstí fecskénél.

Hölgyválasz genetikai szinten: apasági viszonyok

A nőtények nemcsak költőpárt választanak, hanem párosodási partnert is, s a kettő nem feltétlenül azonos, mert az utóbbi főleg genetikai előnyökért történik. A genetikai apasági viszonyok rutinszerű vizsgálatával számos, addig monogámnak hitt énekesmadárfajról kiderült, hogy a fészekaljnak idegen (nem a szociális) apától származó utódokat is tartalmazhat. Ezek a fiókák páron kívüli párosodásokból származnak, melyeket a tojó aktívan szolicitálhat annak érdekében, hogy a rátermettséget elősegítő géneket szerezzon utódai számára. Ebben a folyamatban is fontos lehet a különböző szignálok

figyelembevétele, mert azok pozitív genetikai tulajdonságot (pl. paraziták elleni rezisztenciagének) is jelezhetnek. Ezt a lehetőséget vizsgáltam az örvös légykapónál paternitásvizsgálat segítségével, amely azt mutatta, hogy az udvarlási periódusban nagyobb rátával éneklő hímek fészkeiben nagyobb volt az idegen fiókák aránya ($F_{1,14} = 14.401$, $P = 0.002$). Ezt azzal lehetett magyarázni, hogy a magas énekrátájú és jó kondíciójú hímek nagyobb intenzitással keresnek páron kívüli párosodási lehetőséget, míg a saját költőpárjukat őrzés nélkül hagyják, akik így más hímekkel párosodnak. Mindenesetre, az eredmények és az előbbi értelmezés nem támogatják azt az elképzelést, hogy az örvös légykapónál az ének közvetlenül használatos lenne a tojók kopulációs párkeresése során, vagyis, hogy a nőstények az előnyösebb tulajdonságokkal bíró egyedeket preferálnák a párosodás során. Néhány fajnál ugyan kimutattak olyan mintázatot, amelyből akár egy ilyen mechanizmusra is következtethetnénk, de ez inkább kivételnek számít, míg összességében az ének és a genetikai szinten történő hölgyválasz között gyenge kapcsolat feltételezhető, mint ahogy ez az idevonatkozó metaanalízisből kiderült (Garamszegi and Møller 2004).

4.3 FAJON BELÜLI MINTÁZATOK: POPULÁCIÓK KÖZTI KÜLÖNBSÉGEK

Szimpatrikusan élő, közelrokon fajok életmenete gyakran kerül szorosabb kapcsolatba például a szaporodás alkalmával, feltéve, ha a különböző populáció egyedei életképes utódokat tudnak létrehozni (Dobzhansky 1940; Grant and Grant 1992). Gyakori viszont, hogy az ilyen utódok kevésbé rátermettek, így a természetes szelekció során olyan szaporodási szabályok jutnak érvényre, melyek a káros hatású hibridizáció elkerülését biztosítják. Ennek eredményeként, az eltérő fajú egyedek hibridjei rátermettségének függvényében olyan szignálok kerülnek előtérbe a párválasztás során, melyek a rokon fajok közötti jellegelkülönüléséhez vezetnek, és amelyek a populációk egyedei közötti szaporodási kapcsolatot gyengítik (Sætre et al. 1997a).

A madárének – a territóriumbirtoklás jelzése és a partnervonzás mellett – a fajfelismerésben is szerepet játszik (Catchpole and Slater 1995). Különlegessége e bélyegnek, hogy a genetikai meghatározottsága mellett jelentős szociális hatás alatt áll, így a gyors tanulás révén a kulturális evolúció folyamatai indulhatnak be, melyek már rövid távon (ami térben és időben is értendő) éreztetik hatásaikat. A kulturális hatások jelentőségét felismerve, a kutatók már viszonylag hamar rámutattak, hogy a madárének elősegítheti a közelrokon fajok reprodukív elszigetelődését, mert a gyorsan szegregálódott dialektusok megnehezítik az ismételt szaporodást a fajok között (Marler

and Tamura 1962; Baker and Mewaldt 1978). Ugyanakkor, a nagyfokú flexibilitásnak köszönhetően az is előfordulhat, hogy az érintkező populációk hímjei hamar átvesznek énekelemeket egymástól, és azokat a saját énekükbe építik, ami így az akusztikus jellegek konvergenciájához, végső soron a hibridizációhoz vezethet (Helb et al. 1985; Alatalo et al. 1990; Grant and Grant 1997a). Jelenleg a szakértők vitatkoznak azon, hogy a két ellentétes hatás közül melyik érvényesül inkább, és hogy a kulturálisan öröklhető jellegek valójában elősegítik vagy gyengítik-e a fajképződést (Raikow 1986; Baptista and Trail 1992; Salomon and Hemim 1992; Grant and Grant 1997b; Irwin and Price 1999; Irwin et al. 2001; Slabbekoorn and Smith 2002).

Az örvös légykapó és a kormos légykapó Közép-Európa egy részén és két balti szigeten (Öland és Gotland) szimpatrikus populációkban él. Ismert, hogy ezek a fajok igen közeli rokonok, genetikai különbségüket 3 %-ra becsülik a mitokondriális DNS alapján (Sætre et al. 2001a). A hibridizáció mértékét 2-7 %-ra teszik a különböző populációkban (Alatalo et al. 1982; Sætre et al. 1999; Veen et al. 2001). A hibridzóna kialakulása a pleisztocénra tehető Közép-Európában, míg kb. 150 éves lehet a balti szigeteken (von Haartman 1949; Sætre et al. 2001b). A hibrid egyedek túlélése általában alacsony (Alatalo et al. 1982; Sætre et al. 1997b; Sætre et al. 1999; Sætre et al. 2003), így a szimpatrikus populációkban megnő a fajfelismerés fontossága, és a párválasztásban használt jellegek elkülönülése tapasztalható. A hímek közötti tollazati bélyegekben megfigyelhető jellegpolarizáció kifejezett a közép-európai zónában, ami a hosszú idejű megerősítés következményeként alakulhatott ki (Sætre et al. 1999).

A tollazattal ellentétben, ilyen jellegű összehasonlítás nem volt ismeretes az énekre vonatkozólag. Ezért egy nemzetközi együttműködés keretében megvizsgáltuk, hogy a két rokon légykapófaj éneke követi-e az ivari jellegek tollazatban megmutatkozó elkülönülését, illetve azt, hogy szociális és kulturális érzékenysége miatt az ének másként szegregálódik-e a szimpatrikus és az allopatrikus populációk között, mint a morfológiai karakterek (Haavie et al. 2004). A két légykapófaj éneke jelentősen különbözik egymástól, s e különbségek a szimpatrikusan és az allopatrikusan élő populációkban egyaránt kifejezettek: az örvös légykapó éneke hosszabb strófákkal, lassabb tempóval és magasabb frekvenciatartománnyal jellemezhető. A szimpatrikus populációkban a kormos légykapó éneke az örvös légykapó éneke felé konvergált, vagyis, egyes egyedek az örvös légykapóra emlékeztető éneket produkáltak (ún. kevert ének, 8. táblázat). Ennek ellenére a faji különbségek megmaradtak, mert az örvös légykapó éneke ugyanakkor kifejezettebb elkülönülést mutatott a szimpatrikus zónában, az allopatrikus örvös populációkhoz

képest (8. táblázat). Genetikai analízisek kimutatták, hogy az ének konvergálása nem introgresszió eredménye, hanem egyszerűen fajok közötti énekmásolásról van szó. Az eredmények tehát azt bizonyítják, hogy az együttélés során néhány kormos légykapó tévesen eltanulhat a másik fajra jellemző énekelemeket, de ez a hibás másolás nem vezet teljes konvergenciára, mert az örvös légykapó éneke ugyanakkor ezzel ellentétes divergenciát mutat. Ezzel bebizonyítottuk, hogy az akusztikus jellegek máshogy reagálnak a populációk érintkezésére, mint a tollazati bélyegek, így a különböző szignálok szerepe a fajfelismerésben és a hibridizáció elkerülésében más lehet.

8. táblázat. A szimpatrikusan és allopatrikusan előforduló európai légykapók énekének összehasonlítása. A kormos légykapó kevert éneke az örvös légykapó énekének sajátságait hordozza.

Populációk: Énekváltozó	Kormos légykapó				Örvös légykapó			
	tiszta	kevert ének			Allop.	Szimp.		
	átlag	átlag	$F_{1,26}$	P	átlag	átlag	$F_{1,65}$	P
Strófahossz	2.12	2.03	0.41	0.527	2.90	2.98	0.28	0.601
Szillabusok száma/ének	10.86	7.99	12.13	0.002	10.02	9.55	0.62	0.433
Minimum frekvencia	3749	4339	38.70	<0.001	4212	4913	132.97	<0.001
Maximum frekvencia	5364	5789	10.52	0.003	5804	6162	35.51	<0.001
Frekvenciatartomány	1616	1450	2.31	0.141	1592	1250	24.67	<0.001
Szillabushossz	0.12	0.16	31.13	<0.001	0.16	0.19	21.60	<0.001
Tempó	5.12	3.96	40.76	<0.001	3.48	3.21	15.65	<0.001

4.4 FAJOK KÖZÖTTI MINTÁZATOK: TÖRZSFEJLŐDÉS EREDMÉNYEZTE DIVERZITÁS

Az eddig tárgyalt részekben fajon belüli mintázatokot tárgyaltam, aminek az alapja az egyedek között megfigyelhető variancia volt. Ez a variancia szolgál a természetes és az ivari szelekció alapjául, hisz a rátermett egyedek ebből a halmazból válogatódnak ki és szaporodnak tovább. Ennek megfelelően, a valamilyen szempontból jó minőségű hímek színesebb vagy aktívabb éneket produkálnak, ezért nagyobb valószínűséggel találnak maguknak párt, és nagyobb valószínűséggel örökítik előnyös tulajdonságaikat meghatározó génjeiket a következő nemzedékre. Ezeknek a fajon belül ható mechanizmusoknak azonban olyan következményei lehetnek, melyek hatása a fajok közötti szinten lesz értelmezhető. Az egyes fajok más és más ökológiai fülkét foglalnak el, és ennek következményeképp az egyes fenotípusos tulajdonságokra, így a madárénekekre is, különböző szelekciós tényezők hatnak, melyek együttesen formálják ezeket a bélyegeket a hosszú evolúciós időskálán. Nincs két olyan faj, amelynek éneke

ugyanolyan lenne, sőt, a madárének mutatja a legszembetűnőbb fajok közötti diverzitást. Mi áll ennek a diverzitásnak a hátterében? A továbbiakban erre a kérdésre keresem a választ, oly módon, hogy a fajok belüli szinten azonosított szelekciós tényezők hatását követem a fajok törzsfajlódása során, mely végső soron a fajok közötti varianciát produkálja. A fajok között megfigyelhető mintázatok elemzése filogenetikai módszereken alapul, melyek alkalmasak arra, hogy a fajok rokonsági kapcsolatait statisztikailag kezelje, és a vizsgált tulajdonságok evolúcióját a fajok törzsfáján kövesse.

Parazitizmus és immunitás

Ha az ének egyik funkciója az egyedek paraziták elleni védekezőképességének jelzése, akkor az evolúciós időskálán azt várjuk, hogy a paraziták által erősen fertőzött fajoknál megnő azon másodlagos nemi jellegek szerepe, melyek az egészségi állapot indikátorai. Más szóval, ha egy faj számos, káros hatású élősködőnek van kitéve, megnő a nőstények igénye arra, hogy ellenálló hímekkel álljanak párba. Az ilyen fajoknál a párválasztó nem sokkal válogatósabb lesz, és a kondícióval kapcsolatos szignalizáció fontossabbá válik. Ezért – Hamilton és Zuk hipotézisét kiterjesztve – a fajok közötti szintre azt várhatjuk, hogy a parazitizmus és a másodlagos nemi jellegek kifejezettsége között pozitív kapcsolat lesz (Hamilton and Zuk 1982). Ezt az interspecifikus mintázatot igazolták a szerzők azzal a leleményes munkával, melyben kimutatták, hogy azok az észak-amerikai madárfajok jellemezhetőek komplexebb énekkel, melyek nagyobb rátával fertőződnek a malária kórokozóival. Ezt követően egyéb filogenetikai vizsgálatok is születtek, melyek vagy megcáfolták, vagy megerősítették az alaphipotézis fajok közötti szintre vonatkozó predikcióját (Read and Weary 1990; Møller et al. 2000).

Az egymásnak ellentmondó eredmények értelmezését megnehezíti, hogy egy interspecifikus korreláció mögött sokféle oksági kapcsolat húzódhat, amelyek közül a Hamilton és Zuk által javasolt mechanizmus csak egy lehetőség. Ezért az ilyen korrelációk tanulmányozásánál figyelembe kell venni egyéb alternatívákat, melyek hasonló mintázatokat alakíthatnak ki. Például, az immunkompetencia-hendikep is befolyásolhatja az interspecifikus kapcsolatot a parazitizmus és az ivari szignálok között (Folstad and Karter 1992). Ha a kifejezett szignálok hátterében húzódó intenzív hormontermelés általánosan elnyomja az immunrendszer működését, akkor azt várhatjuk, hogy az erős parazitanyomás alatt álló fajok nem szelektálódnak a színesebb énekre, mert az ezzel együtt járó szteroidhatás visszaszorítaná a paraziták elleni védekezőképességet. Ez a mechanizmus, Hamilton és Zuk hipotézisével ellentétben, a vizsgált bélyegek közt

egy negatív, fajok közötti szinten megfigyelhető relációt feltételez, így megtörténhet, hogy a szinergikusan ható evolúciós mechanizmusok kioltják egymást. Másrészt az is előfordulhat, hogy nem a parazitanyomás határozza meg a szignalizáció fontosságát, hanem fordítva: az ivari szelekció intenzitása hat vissza az élősködők jelenlétére és szaporodására, ami szintén korrelációt eredményez a parazitizmus és a szignálok kifejezettsége között. Ez akkor történhet meg, ha valamilyen okból kifolyólag a felfokozott ivari szelekció hivalkodó díszeket válogat ki, miközben élénk szociális interakciókat tart fenn (pl. hímek közötti verekedés, az egyedek kopulációja), aminek során megnő a paraziták horizontális transzferének a valószínűsége, ez pedig tovább növeli az élősködők káros hatását a megnövekedett betegítőképességen (virulencián) keresztül (Bull et al. 1991; Frank 1996). Végezetül, azt sem lehet kizárni, hogy a korreláló jegyek között valójában nincs is oksági kapcsolat, vagyis, látszólagos kapcsolatukat egy ismeretlen tényező okozza, mely mind a parazitáltsággal, mind az ivari szignálokkal egymástól függetlenül áll kapcsolatban (a „harmadik változó” problémája).

E lehetséges evolúciós mechanizmusok tesztelésére egy olyan filogenetikai komparatív analízist alkalmaztunk, melyben összehasonlítottuk a fajok énekét leíró bélyegeket az immunrendszer funkcionális fontosságát karakterizáló változókkal (Garamszegi et al. 2003). Ez a megközelítés azon a feltevésen alapult, hogy az immunrendszer azon fajoknál működik hatékonyabban, ahol a paraziták jelentős szelekciós nyomást gyakorolnak (Møller et al. 1999). Az immunrendszer hatékonyságának karakterizálására a T- és B-sejtes immunválasz kifejezettségét mértük, melyek fajra jellemző bélyegek. A T-sejtes immunválaszt egy erre kifejlesztett teszt, az ún. fitohemagglutinin teszt segítségével mértük (Goto et al. 1978; McCorkle et al. 1980; Smits et al. 1999), míg a B-sejtes immunválasz fontosságát a *bursa Fabricious* méretével becsültük (Glick 1983; Toivanen and Toivanen 1987), azt feltételezve, hogy a pozitívabb teszteredmény, ill. a nagyobb méretű *bursa* hatékonyabb immunválaszt takar. E mérőszámokat összevetve az éneket leíró paraméterekkel azt kaptuk, hogy a komplexebb éneket produkáló fajoknál kifejezettebb a T- és B-sejtes immunválasz is, mint az egyszerűbb énekkel bíró fajoknál (filogenetikailag kontrollált eredmények, T-sejtes immunválasz: $F_{1,36} = 4.633$, $P = 0.019$; B-sejtes immunválasz: $F_{2,30} = 8.435$, $P = 0.005$). Elemzéseink során figyelembe vettünk néhány zavaró tényezőt, melyek „harmadik változóként” esetleg kialakíthatják e látszólagos korrelációkat, mindenféle ok-okozati viszony nélkül: megvizsgáltuk a csoportos költés, a vándorló viselkedés és a testtömeg

hatását, melyek kihathatnak az énekekre és az immunitásra is. Előző eredményeink ezen változók kontrollálása után is megmaradtak (9. táblázat).

9. táblázat. A fajok T- és B-sejtes immunválaszát meghatározó tényezők egy a fajok énekét figyelembe vevő filogenetikai modellezés szerint. A táblázat olyan többváltozós regressziók eredményeit mutatja, melyben a fajok rokonsági viszonyai kontrollálva vannak (független kontrasztokon alapuló módszer).

Független változó	A regresszió meredeksége (SE)	<i>t</i>	<i>P</i>
<u>T-sejtes immunválasz</u>			
Model: $r^2 = 0.252$, $F_{4,34} = 2.884$, $P = 0.037$			
Repertoárméret	0.341 (0.144)	2.370	0.024
Kolonialitás	0.001 (0.001)	1.142	0.261
Migráció	-0.001 (0.002)	-0.938	0.354
Testtömeg	0.481 (0.236)	2.038	0.049
<u>B-sejtes immunválasz</u>			
Model: $r^2 = 0.667$, $F_{4,28} = 5.616$, $P = 0.002$			
Repertoárméret	0.456 (0.154)	2.959	0.006
Kolonialitás	0.001 (0.002)	0.613	0.545
Migráció	-0.001 (0.001)	-0.339	0.737
Testtömeg	0.716 (0.215)	3.322	0.002

Az eredmények tükrében a parazitizmus és az ivari szignálok közt lévő kapcsolat interspecifikus mintázatára adható magyarázatok tárháza szűkíthető. Kizárható például az immunkompetencia-hendikep kiterjesztése, mert az negatív összefüggéseket prediktál, míg a jelen vizsgálat pozitív kapcsolatokat mutatott. Elvethető továbbá, hogy a látszólagos kapcsolatokat egy zavaró tényező okozza, mert a korrelációk megmaradtak akkor is, ha több lehetséges mechanizmus hatását statisztikailag kiküszöböltük. A tapasztalatok ellenben támogatták Hamilton és Zuk hipotézisét, miszerint a parazitáknak kitett fajoknál megnő az akusztikus szignálok szerepe, melyek a tojókat segítik a parazitáknak ellenálló párok keresésében. Az eredmények ugyanígy egybevágnek az ellentétes kauzális mechanizmus predikcióival, mely azt feltételezi, hogy a felfokozott ivari szelekció hat vissza a parazitanyomásra.

Fiziológiai állapot

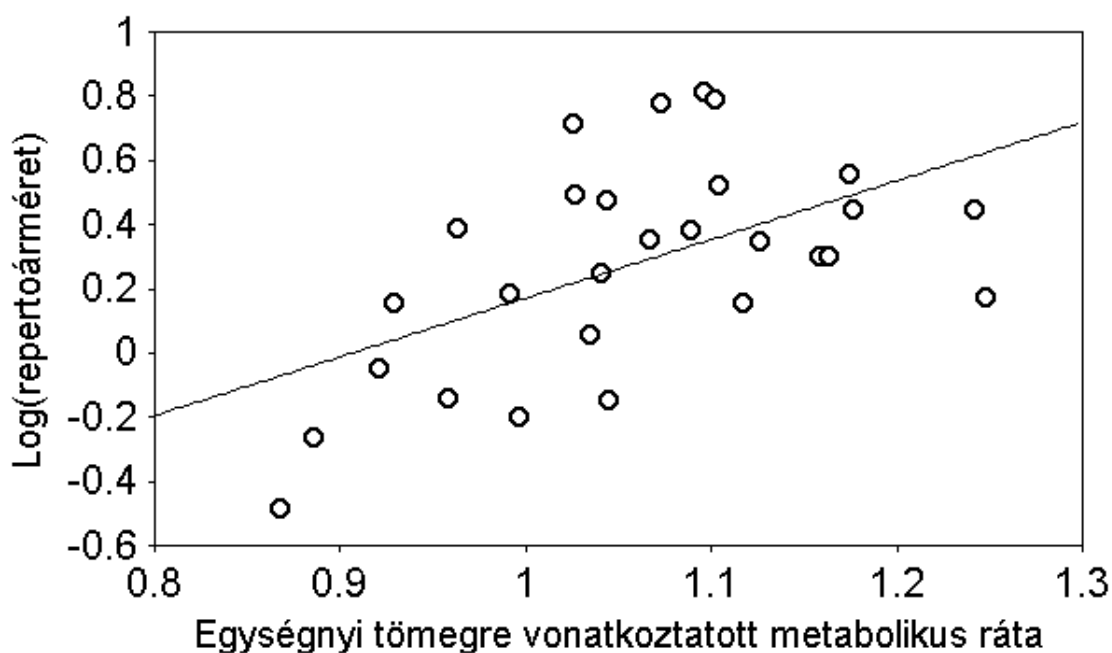
A komplex ének költségei, melyek a szignál őszinteségét garantálják, metabolikus szinten is jelentkezhetnek (Vehrencamp 2000). Az egyedek közötti összehasonlítások során már láthattuk, hogy ezek a költségek megnyilvánulhatnak a stressztolerancia

mértékében is, mert csak a rátermett egyedek képesek az energetikailag megterhelő énekek során fellépő metabolikus költségeket úgy kompenzálni, hogy közben nem veszélyeztetik saját túlélésüket. A kérdés azonban vizsgálható fajok közötti szinten is, mert az ének metabolikus költségének evolúciós következményei tipikus mintázatot eredményezhetnek. Ezek szerint, ha a komplex ének fiziológiailag megterhelő, a nagy komplexitású éneket produkáló fajoknak magasabb metabolikus rátával kell rendelkezniük, mint az egyszerűbb énekű fajoknak.

A terepen mért metabolikus ráta (*field metabolic rate*, FMR) megadja mindazt az energetikai megterhelést, amit egy állatnak el kell viselnie a mindennapi élettevékenysége során, természetes körülmények között (Nagy et al. 1999). Az FMR magában foglalja az energiaháztartás összes komponensét, az önfenntartási funkcióktól kezdve a termolreguláción át mindenféle fizikai aktivitásig. A metabolikus ráta izotóppal jelölt víz használatával (Speakman 1997) standard módon mérhető különböző taxonómiai csoportokban, és így fajok közötti összehasonlításokra ad lehetőséget. Ezek az összehasonlítások kimutatták például, hogy a nagyobb testtömegű fajok magasabb rátát tartanak fent, mint a kisebb fajok (Nagy 1987), ill. hogy a különböző környezeti tényezők (pl. az élőhely vízellátottsága) számottevően befolyásolhatják a fajok energiaháztartását (Tieleman and Williams 2000).

Ha a madárének energetikailag megterhelő tevékenység, és ez a teher olyan mértékű, hogy a komplex énekű fajoknak fiziológiailag adaptálódniuk kell a megnövekedett metabolikus szükségletekhez, akkor ennek mérhető hatása kell legyen a metabolikus rátára. Ennek a hipotézisnek a tesztelésére olyan komparatív vizsgálatokba kezdünk, melyekben különböző énekesmadárfajokról gyűjtöttünk FMR adatokat, és ezeket vetettük össze az ének komplexitásával (Garamszegi et al. 2006c). Ebben az elemzésben sikerült kimutatnunk, hogy a fajok metabolizmusa és repertoármérete között evolúciós kapcsolat van (filogenetikailag kontrollált korreláció: $r = 0.416$, $N = 27$, $P = 0.021$; 12. ábra). Ez az eredmény akkor is megmaradt, amikor néhány zavaró tényezőt (pl. vándorlás jelensége) statisztikailag elimináltunk (a részleteket lásd: Garamszegi et al. 2006c). Ugyanakkor, ha a sivatagban élő fajokat kizártuk az analízisből, az FMR és az ének komplexitása közötti interspecifikus összefüggés gyengült (filogenetikailag kontrollált korreláció: $r = 0.188$, $N = 24$, $P = 0.343$). Továbbá azt is kimutattuk, hogy a száraz élőhelyen élő fajok éneke általában véve kevésbé összetett, mint a nedvesebb élőhelyeken előforduló fajoké ($t_{11} = 2.408$, $P = 0.034$). Ez utóbbi eredmények azt sugallják, hogy elsődlegesen az élőhely sajátosságai határozzák meg az energiaháztartást,

vagyis, a száraz élőhelyekhez, ahol a primer produkció alacsony, a fajok alacsony metabolikus rátával alkalmazkodnak. (Tieleman and Williams 2000). Ez a fiziológiai adaptáció látszólag más élettevékenységekben is megnyilvánul, mert ugyanezen fajok kevesbé komplex éneket produkálnak udvarláskor. Ezek szerint nincs közvetlen kapcsolat az FMR és repertoárméret között, látszólagos korrelációjuk az élőhely adottságaiból következik. Ennek ellenére az eredmények egybevágnak a komplex ének költségével, mert az energetikai spórolás a száraz élőhelyeken csak akkor valósulhat meg, ha a fajok a metabolikusan megterhelő tevékenységeket szorítják vissza. Ha a madáréneknek nem lennének energetikai következményei, nem lenne előnyös a sivatagi élőhelyeken kevesbé komplex éneket produkálni, mert az hátrányt jelentene a párbaállásnál. Az ének fiziológiai költségei megnyilvánulhatnak neurális (Gil and Gahr 2002) vagy muszkuláris (Suthers et al. 1999) szinten, mert a komplex ének tárolása és produkciója nagyobb mennyiségű, energiaigényes ideg- és izomszövet fenntartását teszi szükségessé.



12. ábra. A metabolikus ráta és az ének komplexitása között interspecifikus szinten megnyilvánuló kapcsolat.

Anyai hatások

Annak ellenére, hogy a tesztoszteronon keresztül érvényesülő anyai hatások természetes szelekció által szabályozott folyamatai viszonylag jól ismertek a fajok belül leírt

mintázatok révén (Gil 2003; Groothuis et al. 2005), keveset tudunk arról, hogy mi határozza meg a tojásban mért metabolitkoncentrációk fajok közötti varianciáját. Kivételnek számít Gorman és Williams (2005), ill. Gil és társainak (2007) munkája, melyben kimutatták, hogy a tojáshormonok koncentrációja összefügg a korai egyedfejlődés sajátásaival és a kolóniában történő költés jelenségével. E tanulmányok azonban nem tértek ki azokra az evolúciós kényszerekre, melyek az ivari szelekcióból fakadnak, és a fajok szignalizációját befolyásolhatják, az embriófejlődésen keresztül ható mechanizmusok révén.

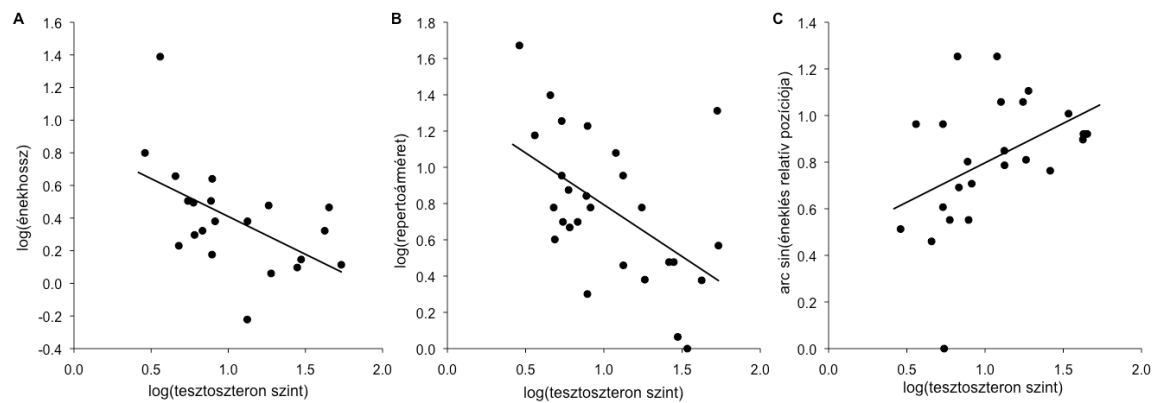
E hiányosság azért szembetűnő, mert az anyai eredetű tesztoszteron és az utódok másodlagos nemi jellege közötti interspecifikus kapcsolat két evolúciós hipotézis szerint is prediktálható (Garamszegi et al. 2007a). Egyrészt logikus lenne azt feltételezni, hogy az anyai befektetés előrehaladott az olyan fajoknál, ahol a szexuális versengés felfokozott (és így a szignalizáció fejlettebb bélyegekkel operál), mert ezeknél a tojásban lévő magasabb hormonszint kifinomultabb preferenciális allokációt tesz lehetővé a tojók számára. Például, ha egy nőstény egy attraktív hímmel áll párba, több hormont pakolhat a tojásba, ami pozitívan hathat a jó minőségű apától származó utódok fejlődésére és túlélési esélyeire (Gil et al. 1999; 2004; Strasser and Schwabl 2004; Uller et al. 2005). Másrészt az is elképzelhető, hogy a magas hormonkoncentráció kihatással lehet a másodlagos nemi jellegek kifejeződésére, így az anyai hatások és a szignalizáció között direkt kapcsolat van. Néhány tanulmány kimutatta, hogy a prenatális korban megnövelt tesztoszteronszint befolyásolja a másodlagos nemi jellegekérését (Mazur and Booth 1998; Strasser and Schwabl 2004), de az anya közvetlen, biomolekulákkal történő manipulatív szerepe e folyamatokban messze nem egyértelmű (Rubolini et al. 2006b).

Zavaró tényező például, hogy a tesztoszteron nem minden esetben hat serkentőleg a hím díszeknek fejlődésére, különösen igaz ez az akusztikus bélyegekre. A énekes verébsármánynál (*Melospiza melodia*) például azt találták, hogy a fiatalon hormonkezelt egyedek felnőttként abnormális éneket produkáltak (Whaling et al. 1995). Hasonló jelenséget figyeltek meg más fajoknál is, mint például a téli sármánypintynél (*Junco hyemalis*) vagy a zebrapintynél (*Taeniopygia guttata*) (Korsia and Bottjer 1991; Titus et al. 1997; Williams et al. 2003). Ha ez a szupresszív kapcsolat általános érvényű, akkor egy fajok közötti összehasonlításban negatív kapcsolat prediktálható az anyai hatások és a szignálok fejlettsége között.

A fenti két hipotézist komparatív tanulmánnyal teszteltük, melynek során az irodalomból származó tojástesztoszteron-adatokat vetettük össze az éneket leíró

vátozókkal (Garamszegi et al. 2007a). Az evolúciós modellek egy csoportja azt mutatta, hogy azon fajok hímjei, melyek nagy hormonkoncentrációjú tojásból kelnek ki, kisebb repertoárméretű és rövidebb énekeket produkálnak felnőttkorukban (filogenetikailag kontrollált korrelációk, énekhossz: $r = -0.482$, $N = 21$, $P = 0.018$; repertoárméret: $r = -0.425$, $N = 27$, $P = 0.020$; 13. ábra). Ez arra enged következtetni, hogy a magas embrionális hormonszint negatívan hat az ének ezen paramétereinek kialakulására az egyedfejlődés során, például úgy, hogy kártékonyan befolyásolja a madárének irányításáért felelős agyi magvak érését. Ezek az eredmények tehát a fejlődési kényszereket hangsúlyozó hipotéziseket támogatják, melyek a magas hormonszint szupresszív mellékhatását helyezik előtérbe.

Egy másik énekváltozó, az éneklés során felvett magassági pozíció viszont pozitívan korrelált a tojásban mérhető tesztoszteronszintekkel (filogenetikailag kontrollált korreláció: $r = 0.469$, $N = 25$, $P = 0.013$; 13. ábra). Ez a mintázat azzal a teóriával harmonizál, mely azt jósolja, hogy az előrehaladott szexuális szelekció az anyai hatásokra is párhuzamosan hat, mert az intenzívebb szaporodási versengés az anyai hatások megnövekedett allokációs szerepével párosul; vagy mert a magasabb embrionális hormonszint nagyobb rizikóvállalásra és ennek köszönhetően kitettebb pozícióban való éneklésre sarkall felnőttkorban. A különböző énekváltozókkal kapott eltérő mintázatok jó példát szolgáltatnak arra, hogy az egyes énekkomponensek eltérő evolúciós utat járhatnak be: az énekhossz és a repertoárméret evolúciója a tesztoszteron által vezérelt szupresszív kényszerek alatt áll, míg az éneklés során felvett pozíciót a hormon pozitív irányban befolyásolja. Megjegyzendő, hogy a fenti eredmények akkor is robusztusak maradnak, ha több potenciálisan zavaró tényezőt statisztikailag konstans érteken tartunk (a többváltozós modelleket és egyéb részleteket lásd: Garamszegi et al. 2007a).



13. ábra. A tojásban mért tesztoszteron koncentrációja (pg/mg) és három énekváltozó evolúciós kapcsolata, ahogy azt a fajok közötti korrelációk mutatják (A: énekhossz (sec), B: repertoárméret, C: az éneklés során felvett relatív vertikális pozíció (0%: a rendelkezésre álló tér legalacsonyabb pontja, 100%: a rendelkezésre álló tér legmagasabb pontja))

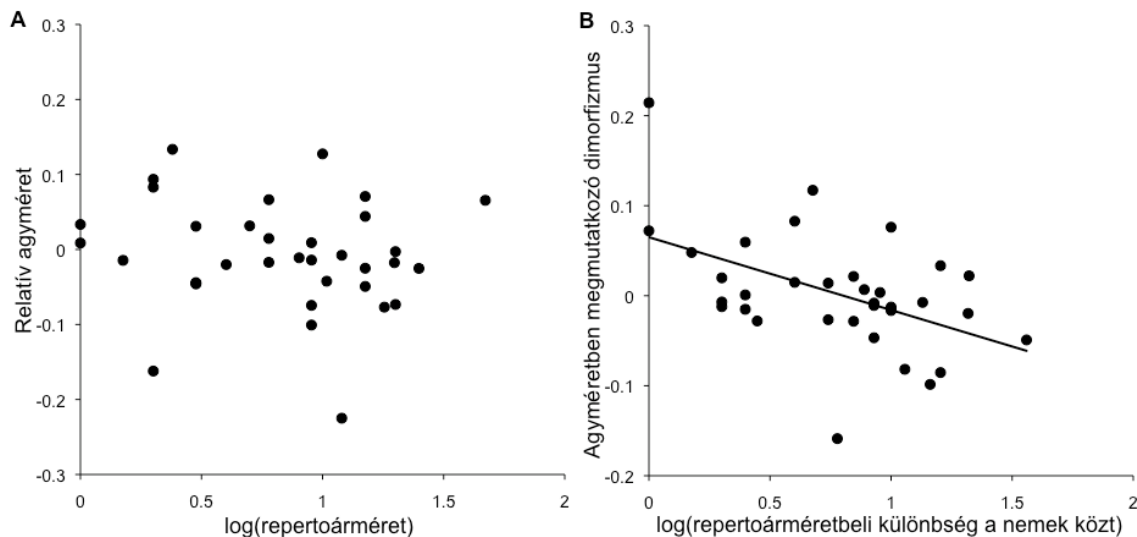
Agyi struktúrák fejlettsége: a madárének és az agykapacitás

Beláttuk, hogy a komplex énekek jelentős neurális költségekkel járnak, mert a nagy repertoárméret tárolásához és kognitív feldolgozásához nagyobb méretű struktúrákra van szükség az agy bizonyos területein (Gil and Gahr 2002; Garamszegi and Eens 2004). Ezek után fölmerült a kérdés, hogy ezek a költségek hogyan szabályozzák az ének evolúcióját. Mivel a rendelkezésre álló források végesek, és a rendelkezésre álló neurális hely limitált, nem tud minden faj nagyméretű agyi magvakat kifejleszteni, ami az ének csökkent komplexitásához vezet. Ezzel egybehangzóan Székely és munkatársai kimutatták, hogy a madáréneket szabályzó egyik legfontosabb agyi központnak, a HVC-nek a mérete pozitív kapcsolatot mutat a faj repertoárméretével (DeVoogd et al. 1993; Székely et al. 1996). Mások azt is leírták, hogy az énekhez kapcsolható agyszövetek ivari dimorfizmust mutatnak (MacDougall-Shackleton and Ball 1999).

A neurális költségek hatása, ill. a rendelkezésre álló neurális tér és a repertoárméret közti kapcsolat az agy teljes méretére is kiterjeszthető. A nagyobb agyi magvak és az azokhoz tartozó bonyolultabb idegi hálózatok fenntartásához általánosan nagyobb agyméret szükséges (Nottebohm et al. 1981; MacDougall-Shackleton et al. 1998; Airey et al. 2000b). Továbbá ne feledjük, hogy a felfokozott ivari szelekció a párválasztás során jelentős kognitív kihívást jelent mindkét nem számára, mert a komplex ének használata bonyolultabb információk feldolgozását vonja maga után az egyedek összehasonlításakor, vagy a territóriumok keresése során (Jacobs 1996)! Ezért egy olyan hipotézist tudunk megfogalmazni, amely azt feltételezi, hogy a nőstények által

favorizált komplex ének produkcióját lehetővé tevő neurális adaptáció a teljes agyat érinti, és a nagy repertoárméret nagy agymérettel párosul. Mivel az ivari kiválasztódás számos viselkedési mintázat nemek közötti aszimmetrikus megjelenését hozta létre, feltételezhető az is, hogy a szexuális szelekció fokozódása agyi dimorfizmus kialakulásához vezetett. Alapul véve a madárének szexuális szelekcióban betöltött fontos szerepét, azt a predikciót állíthatjuk fel, mely szerint a madárének komplexitása pozitív kapcsolatban van az agyméretben megnyilvánuló ivari dimorfizmussal.

Az idevonatkozó komparatív elemzésben azt vizsgáltuk, hogy a komplexebb ének használata a párválasztás során kihat-e a teljes agyméret evolúciójára, ill. hogy a szaporodási versengés során kialakult nemi szerepek és az azokhoz kapcsolódó viselkedési elemek okoznak-e ivari dimorfizmust az agyméret tekintetében (Garamszegi et al. 2005b). Noha a korábbi elemzések azt mutatták, hogy az ének tárolásához nagyobb agyi magvak szükségesek bizonyos területeken, a mi filogenetikai megközelítésünk azt mutatta, hogy ezek a neurális kényszerek nem feltétlenül teszik szükségessé nagyobb agyméret fenntartását, mert a nagyobb repertoárméret nem párosult nagyobb agymérettel (filogenetikailag kontrollált korreláció: $r = 0.080$, $N = 29$, $P = 0.664$; 14. ábra). Az agy mérete tehát nincs szoros kapcsolatban a madáréneket irányító, specifikus neurális struktúrák kapacitásával, sem az ének komplexitásával. Másrészt viszont, a fajon belüli és a nemek közti repertoárméretbeli különbségek összefüggésbe hozhatóak az agy ivari dimorfizmusával (filogenetikailag kontrollált korreláció: $r = -0.367$, $N = 29$, $P = 0.040$; 14. ábra). E mintázat azt mutatja, hogy azoknál a fajoknál, ahol a hímek énekének a tojók énekéhez viszonyított komplexitása nagy (pl. a tojó egyáltalán nem produkál éneket), ott az agyméretben megmutatkozó különbségek is jelentősek. A hímek énekének színessége egy adott fajnál magában foglalhat sok más, szaporodással kapcsolatos, nem specifikus viselkedési formát, melyek mindegyike szelektív tényezőként hat az agy nemen belüli evolúciójára. Annál a néhány fajnál, ahol a tojók is rendelkeznek énekkel, e nemen belül is érvényre jutnak e szelektív hatások, agyuk mérete a hímeké felé konvergál, végül a neurális szövetek ivari dimorfizmusa visszaszorul. Az agy és az ének ivari dimorfizmusa közötti kapcsolatot tehát tekinthetjük az ivari kiválasztódás evolúciós következményének, ami a viselkedési mintázatok nemek közötti aszimmetrikus megjelenését hozta létre. Így eredményeink igazolták azt az elképzelést, hogy az ivari kiválasztódás fokozódása agyi dimorfizmus kialakulásához vezet.



14. ábra. Az ének komplexitása és az A, teljes agyméret és B, az agyméret ivari dimorfizmusa közötti kapcsolat fajsinten. A relatív agyméret a testhez viszonyított agyméretet jelenti.

Az ének szerepe a genetikai szintű hölgyválaszban

A klasszikus értelmezés szerint a madárének a szexuális szelekció kontextusában evolválódott. A fajon belüli mintázatokat tárgyalva – mind az irodalmomra, mind a saját adatokra hivatkozva – láttuk, hogy a színesebb madárének elősegíti a párbaállást a tojók preferenciája révén, mert az ilyen bélyegek a hímek valamely szempontból előnyös tulajdonságát indikálják. A szexuális szelekció és az ének közötti kapcsolat a fajok közti összehasonlításokban is többnyire egyértelmű (Kroodsma 1977; Payne 1983; Read and Weary 1990). Egyrészt sokkal kifejezettebb énekeket találunk az ún. poligín fajoknál, ahol a hímek jelentős része több nőténnyel is párbaáll, és a hímek közti versengés kiélezett, mint az olyan monogám fajoknál, ahol a szaporodási siker homogén módon oszlik meg az egyedek között. A másik bizonyíték a hosszútávú vándorlásban és az ének komplexitásában rejlik: a vándorló fajok hímjei között kiélezettebb lehet a territóriumokért folytatott verseny, amikor a költőterületekre érnek, mint a rezidens fajok hímjei között, akik egész évben a költőterületek közelében vannak.

A tojók preferenciája azonban nemcsak a költési partner kiválasztásában, azaz a szociális szinten érvényesülhet, hanem a szexuális partner genetikai előnyökért történő kiválasztásakor is (Birkhead and Møller 1992). A madarak reprodukív fiziológiájának sajátosságai (nevezetesen a spermiumraktározás képessége) lehetővé teszik az intenzív spermiumversengést, melynek során a nőtény genitáliájában két vagy több hímtől származó spermiumok vetélkednek a petesejt megtermékenyítéséért. A páron kívüli párosodások, ill. az intenzív spermiumversengés gyakori eredménye, hogy egy tojó a

fészken belül egy vagy több, idegen apától származó utódot is nevel. A szociális apa választása mellett tehát a nőstények genetikai apát is választanak, és e két szerep nem feltétlenül ugyanazt a hímeket takarja, továbbá nem feltétlenül ugyanazok a választási szempontok érvényesülnek e kettő esetében. A szociális apa legfőbb szerepe az utódok sikeres felnevelésében van, így ennek hatékonysága az egyik fő kritérium a költőtárs választásakor. A genetikai apa szerepe viszont az örökítőanyag átadására szorítkozik, ezért a tojó preferenciája a jó és/vagy kompatibilis gének felé irányul. A párválasztás e két aspektusában nem biztos, hogy ugyanazok a szignálok használatosak.

Az öröklődő tulajdonságokat tükröző bélyegek fontos irányadók lehetnek akkor, amikor egy tojó a költőpárja mellett genetikai apát is keres utódai számára, a jobb gének érdekében. Például azoknál a fajoknál, ahol magas a páron kívüli apától származó utódok aránya, sokkal kifejezettebb a tollazatban megmutatkozó ivari dikromatizmus, mint a genetikailag szinte monogám fajoknál (Møller and Birkhead 1994; Bennett and Owens 2002). Ez arra utal, hogy az intenzív spermiumversengés aktív szignalizációval párosul, ami segíti a tojók kopulációs döntéseit. A madarak hímjei többnyire a tojók fertilis periódusában énekelnek, így logikus lenne azt feltételezni, hogy a madárének is használatos a genetikai szinten történő párválasztásban (Møller 1991b). Ezek szerint azoknál a fajoknál, ahol intenzív spermiumversengést és annak következtében több, idegen apától származó utódot találunk a fészkeken belül, elvárható, hogy megnő a minőséget jelző énekparaméterek szerepe is.

A spermiumversengés és az ének tulajdonságai közti interspecifikus, filogenetikai vizsgálatban (Garamszegi and Møller 2004) azt találtuk, hogy egyik énekváltozó sem volt összefüggésbe hozható a fészkeken belüli apasági viszonyokkal (*10. táblázat*). Ezt a predikciókkal ellentétes, negatív eredményt több mechanizmus is magyarázhatja. *Ad 1*, az énekre ható direkcionális szelekció a díszes akusztikus szignálok kialakítása mellett kiürítette a genetikai variációt, amely a hímek túlélése és vonzereje mögött áll, ezért a tojók genetikai előnyökért történő preferenciája is háttérbe kerül. Ez a magyarázat valószínűtlen, mert ugyanazok a szignálok a szociális szinten bizonyítottan használatosak (Kroodsma 1977; Payne 1983; Read and Weary 1990), tehát van mögöttük jelentéstartalom. *Ad 2*, a tojók kopulációs döntései jórészt függetlenek a hím minőséget jelző bélyegeitől, mert a páron kívüli apaságot eredményező párosodások elsősorban a hím genetikai tulajdonságaitól független előnyökért történnek (Birkhead and Møller 1992). Ezt a magyarázatot is nehéz elfogadni, mivel a dikromatizmus és spermiumversengés között erős kapcsolat van (Møller and Birkhead 1994; Bennett and

Owens 2002), ami arra utal, hogy a szignálok igenis használatosak a kopulációs döntésekben. *Ad 3*, a tojók egy küszöbértéket használhatnak a válsztásuk során, és gyakorlatilag minden olyan hím párosodási szándékát elfogadják, amelyik meghaladja ezt a küszöbértéket. A párválasztás során a nőtények nem a legjobb minőségű hím választására, hanem a leghátrányosabb tulajdonságokkal bíró (pl. káros mutációkat hordozó) egyedek elkerülésére törekednének. Ez a lehetőség is elvethető, mert az előnyös tulajdonságokra irányuló preferencia szociális szinten működik (Kroodsma 1977; Payne 1983; Read and Weary 1990). *Ad 4*, az intenzív spermiumversengéssel jellemezhető fajok hímei az aktív éneklés helyett más stratégiákat (pl. gyakori kopulációk, a pár őrzése) alkalmazhatnak apaságuk biztosítására. E lehetőség elfogadásánál is óvatosnak kell lennünk, mert az általánosan elfogadott nézet szerint a spermiumversengést a nőtények irányítják, így végső soron az apasági viszonyokat a tojók kopulációs döntései alakítják ki (Birkhead and Møller 1992). *Ad 5*, más szabályok vonatkoznak a szociális és a genetikai szinten érvényesülő hölgyválaszra, aminek eredményeképp a tojók nem használnak akusztikus bélyegeket kopulációs döntéseikben. Ez már megalapozottabb magyarázatnak tűnik, mert a fentiekben láttuk, hogy a párválasztás más és más előnyökért történik e két szinten. Számításba kell vennünk azt is, hogy a két döntéshozatali helyzetben különböző kényszerek érvényesek. Ilyen például, ha a kopuláció elfogadására vagy elutasítására vonatkozó gyors döntéshez nem feltétlenül áll elég idő rendelkezésre a hím teljes énekének a végighallgatására, a párőrző hím jelenléte miatt. Az ehhez hasonló helyzetekben a vizuális szignálok nagyobb fontossággal bírhatnak.

10. táblázat. A fajok énekét leíró változók és a páron kívüli párosodás gyakorisága között fennálló filogenetikai kapcsolatok

	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>P</i>
Énekhossz	-0.024	57	0.858
Énekek közti szünetek hossza	0.101	38	0.533
Az ének folyamatossága	-0.014	38	0.929
Énekráta	0.078	38	0.631
Verzatilitás	-0.219	64	0.077
Repertoárméret (szillabusok száma)	-0.226	55	0.090
Repertoárméret (énektípusok száma)	-0.067	58	0.611

Fajok közötti kölcsönhatások: a költésparaziták szerepe

A másodlagos nemi bélyegek evolúcióját a természetes és az ivari szelekció egyaránt befolyásolja, úgy, hogy a fajok egyedei a legmagasabb szaporodási sikert érik el az

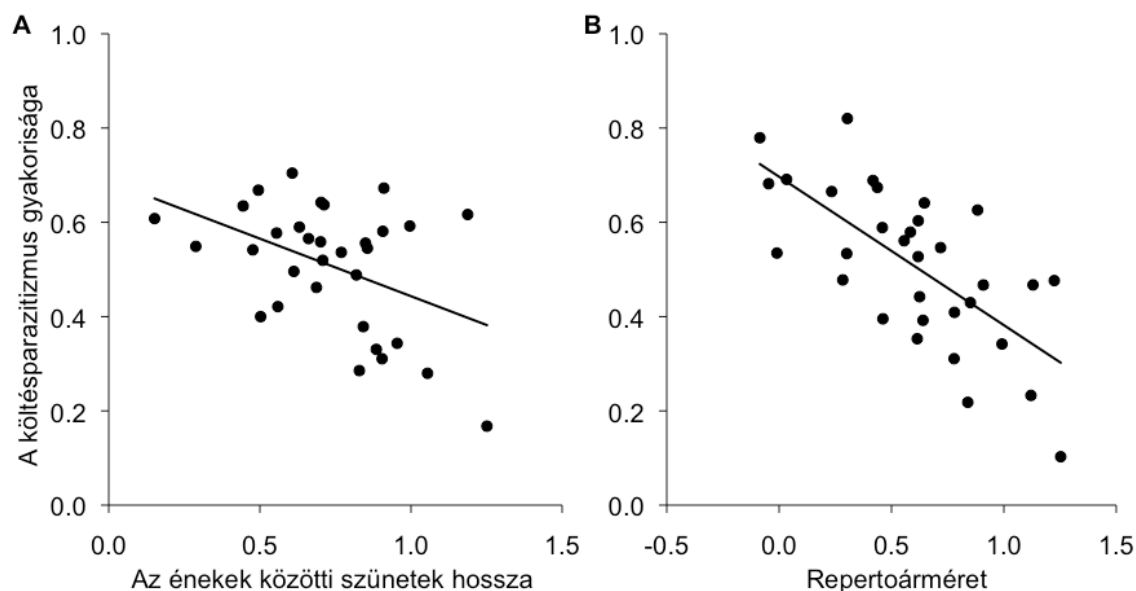
adott környezeti feltételek között (Andersson 1994). Néha azonban a két szelekciós erő egymás ellen dolgozik, és az ilyen esetekben a bélyegek kifejezettsége egy optimalizáció eredménye, mely során az egyedek a hatékonyság (vonzerő) és a befektetés (fenntartási költségek) között mérlegelnek (Wiley 1983, 1992; Endler 1992, 1993). A madárének elsődlegesen a fajtársaknak szól, de az éneklő hímek a ragadozók, a paraziták és a vektorok figyelmét is felkelthetik, melyek mind-mind a természetes szelekció által vezérelt költségként manifesztálódnak. A költsésparaziták például figyelembe vehetik a gazdafajok által produkált másodlagos nemi jegyeket, amikor arról döntenek, hogy mely fajok költségét érdemes kihasználni (e.g. Soler et al. 1999). Ha ez kiterjeszthető a madárénekekre is, akkor a költsésparazitizmusból fakadó szelekciós nyomás dolgozhat a szexuális szelekció által favorizált énekek ellen, mert a túlzó mértékben kifejlődött énekekkel rendelkező fajok gyakrabban válnak a paraziták áldozatává.

A költsésparazitizmus és a szignalizáció kapcsolatának feltárására az Észak-Amerikában élő barnafejű gulyajáró (*Molothrus ater*) által parazitált gazdamadarak énekének tulajdonságait hasonlítottuk össze (Garamszegi and Avilés 2005). Választásunk azért erre a költsésparazitára esett, mert korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a gulyajárók képesek a különböző gazdafajok énekének elkülönítésére (Hauber et al. 2002), sőt, a gazdafajok választása akusztikus ingerek alapján történik (Uyehara and Narins 1995; Banks and Martin 2001). Ha ez egy általános érvényű jelenség, akkor felállíthatunk egy olyan munkahipotézist, amely feltételezi, hogy a fészekparaziták nagyobb gyakorisággal raknak tojást olyan fajok fészkébe, ahol a hímek aktívabb és karakterisztikusabb énekekkel bírnak.

Eredményeink azt mutatták, hogy a nagyobb mértékben kiaknázott gazdafajok éneke kevésbé komplex és rövidebb szünetekkel tarkított, mint azoké a fajoké, ahol a gulyajáró általi parazitizmus kisebb gyakoriságban fordul elő a fészekben (a gazdafajok rokonságát és számos potenciálisan zavaró tényezőt számításba vevő, többváltozós modell, repertoárméret: $F_{1,30} = 13.10$, $P = 0.002$, az énekek közti szünetek hossza: $F_{1,30} = 7.93$, $P = 0.008$; 15. ábra). Ez az alaphipotézis predikciójával egybehangzó eredmény, tehát az adatok támogatják elképzelésünket, miszerint a fészekparaziták aktívabb és jól memorizálható (egyszerűbb, sztereotípa) énekeket preferálnak, amikor gazdát választanak, így az ilyen énekű gazdafajokat nagyobb gyakorisággal parazitálják. A „Parazitizmus és immunitás” c. részben hangsúlyoztam, hogy a parazitanyomás és a nemi bélyegek közt detektált pozitív interspecifikus kapcsolat kétféle mechanizmust takarhat: egyrészt jelezheti a parazitizmus által felfokozott szexuális szelekciót (Hamilton

és Zuk hipotézise szerint), másrészt indikálhatja az intenzív szaporodási versengés parazitizmusra történő visszahatását a transzmissziós gyakoriság növelésén keresztül. A gulyajárókkal kapcsolatos eredmények fenti értelmezése e második mechanizmussal harmonizál, melyre eddig amúgy kevés bizonyíték létezik.

Mivel egy korreláció különböző ok-okozati viszonyokat rejthet magában, az sem zárható ki, hogy az eredmények azt az evolúciós állapotot tükrözik, melyben a parazitanyomás határozza meg a gazdafajok énekét. Ezek szerint, a gulyajárók ének alapú gazdapreferenciája kihathat a gazdák és a paraziták közti versenyfutásra, és a gazdafajok evolúciós lépéseket tehetnek a gyakori parazitizmus elkerülésére, aminek során megváltoztatják az éneküket. Ha ez így van, akkor eredményeink példát szolgáltatnak arra, hogy a természetes és szexuális szelekció hogyan tud egymás ellen hatni.



15. ábra. Az Észak-Amerikában élő barnafejű gulyajáró (*Molothrus ater*) által parazitált gazdamadarak éneke (A, az énekek közti szünetek hossza; B, repertoárméret) és a költésparazitizmus gyakorisága között fennálló kapcsolat. A tengelyek reziduálisok, melyek egy többváltozós modellből erednek, amiben számos zavaró tényezőt kontrolláltunk statisztikailag (lásd: Garamszegi and Avilés 2005).

Fajok közötti kölcsönhatások: a ragadozók szerepe

A szaporodási sikerért és túlélésért folytatott harc egymással ellentétes szabályai megnyilvánulhatnak a párbaállásért történő figyelemfelkeltés és az ezáltal generált predációs veszély között is. A nőtények vonzására kifejlesztett szignálok a ragadozók figyelmét is felkelthetik, így ennek melléktermékeként a hivalkodó nemi bélyegek a

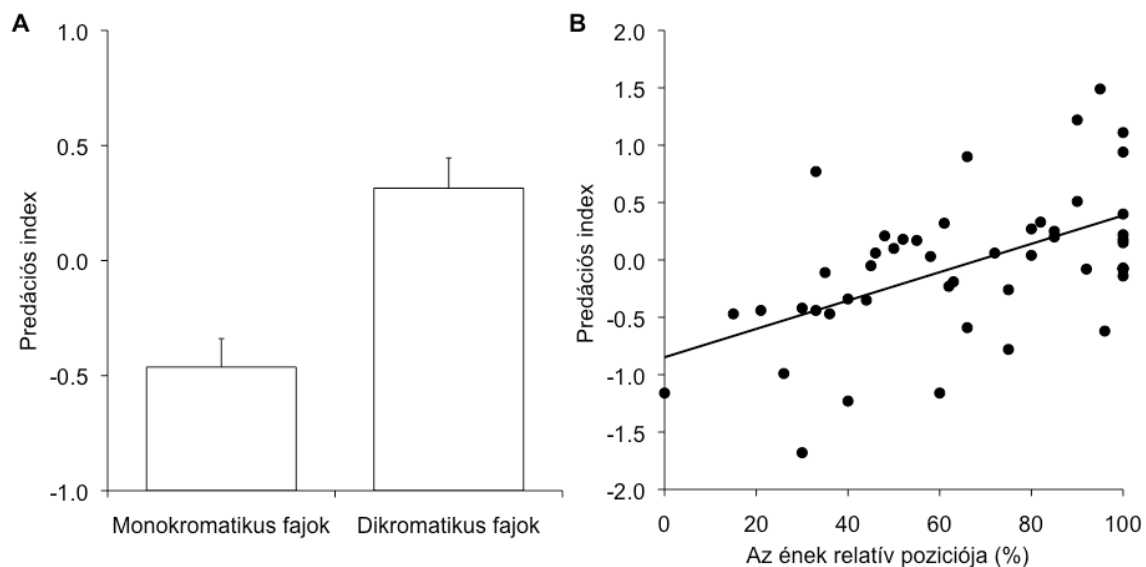
túlélést veszélyeztető helyzetbe sodorják az egyedeket (Zuk and Kolluru 1998). A predációra gyakorolt hatás a szignál költségeként is értelmezhető, ami így végül garantálja a rendszer őszinteségét (Zahavi 1975; Grafen 1990). Ezek szerint csak az arra rátermettebb egyedek engedhetik meg maguknak, hogy a szignalizáció során fellépő predációs nyomást tolerálják, ezért a díszesebb hím választásával a nőstények ki tudják szűrni az ilyen, tehát jobb minőségű hímekeket. Egy ilyen rendszerben szoros evolúciós kölcsönhatást kell feltételeznünk a jeladó, a jelvevő és a ragadozó között. Ragadozómentes előhelyeken nem alakulhatnak ki ehhez hasonló, ragadozók által szabályzott mechanizmusok.

Jelenleg a madárének predációs költségeiről keveset tudunk (Mougeot and Bretagnolle 2000; Hale 2004), ellentétben a tollazati bélyegek kapcsán megismert veszélyekről (Götmark 1993; Martin and Badyaev 1996). Ez a hiányosság azért érdekes, mert a madárének számos feltűnő elemmel bír (pl. énekráta, vertikális pozíció), ami kihathat a ragadozók prédaválasztására egy hosszú távon ható szignalizáción keresztül. Ezért munkatársaimmal filogenetikai analízisben azt vizsgáltuk, hogy az aktívabban és kitettebb pozícióban éneklő fajok nagyobb valószínűséggel válnak-e ragadozás áldozatává (Møller et al. 2006).

A kistestű ragadozómadarak által okozott predáció az egyik legfontosabb tényező, mely az énekesmadarak mortalitását okozza (Newton 1986). Vizsgálataink során mi a predációs nyomást karvalyfészkek (*Accipiter nisus*) környékén gyűjtött prédamaradványokból becsültük (Møller et al. 2006). A predációs index kifejezhető a prédafajoknak a karvalyok étrendjében történő előfordulási gyakoriságával, amit a faj természetben megfigyelhető abundanciájához viszonyítunk (azaz, a nagy predációs nyomás az abundanciából fakadó gyakoriságnál nagyobb valószínűségű előfordulást jelent a karvaly étrendjében). A predációs nyomást tehát először fajsztinten állapítottuk meg, a fajspecifikus énekváltozókat később, irodalmi, ill. saját adatok alapján rendeltük hozzá.

E fajok közötti összehasonlítások azt mutatták, hogy a predációs index nem volt összefüggésbe hozható sem az ének temporális, sem pedig strukturális tulajdonságaival (filogenetikailag kontrollált modellek, énekhossz: $F_{1,34} = 0.021$, $P = 0.885$; énekek közti szünetek hossza: $F_{1,14} = 0.153$, $P = 0.713$; repertoárméret: $F_{1,23} = 0.472$, $P = 0.504$). Másrészt viszont erős korrelációt találtunk az éneklés során felvett vertikális pozícióval, mert azok a fajok, melyek predátoroknak jobban kitett mikrokörnyezetet választanak az énekléshez, nagyobb gyakorisággal esnek karvaly áldozatául (filogenetikailag kontrollált

modell: $F_{1,40} = 7.849$, $P = 0.008$; 16. ábra). Ez a mintázat akkor is megmarad, ha számos zavaró tényezőt statisztikailag kiküszöbölünk. Például, a prédává válást elméletileg befolyásolhatja a testméret, a repülési képesség, az élőhely, a rejtőzködő költés, vagy a tollazat színezete (16. ábra); de úgy tűnik, hogy e változók hatása az ének és a predációs index közti kapcsolatra nem számottevő (részleteket lásd: Møller et al. 2006). Az eredmények tükrében azt a konklúziót vonhatjuk le, hogy az ének pozíciója meghatározza a prédává válás valószínűségét, így a bélyeg lehet a hímek tulajdonságait őszintén reflektáló szignál. Ez utóbbi következtetés egybevág azokkal az irodalmi adatokkal, melyek azt mutatták, hogy az énekléshez választott pozíció energetikai költségekkel is terhelt, ami a választott mikrohabitat termoregulációra gyakorolt hatásán át érvényesül (Ward and Slater 2004).



16. ábra. Az európai madárfajokon mért, karvaly (*Accipiter nisus*) által okozott predációs nyomás kapcsolata A, a prédafajok színezetével és B, az éneklés vertikálisan elfoglalt relatív pozíciójával (0%: a rendelkezésre álló tér legacsonyabb pontja, 100%: a rendelkezésre álló tér legmagasabb pontja).

Fajok közötti kölcsönhatások: énekelemek átvétele más fajoktól

A vokális mimikri* (más fajok akusztikus utánzása) egy nagymértékben mellőzött jelenség, annak ellenére, hogy szerepet játszhat a fajok éneke között megfigyelhető

* Annak ellenére, hogy a jelenség leírására az angolszász irodalom a „mimikri” szót használja, amit dolgozatomban én is követek, felhívom a figyelmet, hogy a madaraknál leírt vokális utánzás nem meríti ki a batesi vagy mülleri mimikri fogalmát. Az énekek másolásával nem feltétlenül származik evolúciósan mérhető rátermettségi előnye az utánzónak, továbbá az utánzott modell részére sem szükségszerűen jelent terhet a kommunikációs elemek átvétele. A klasszikus értelemben vett mimikri ezekkel a hasznokkal és költségekkel operál, melyek megléte a vokális „mimikrirel” kapcsolatban messze nem bizonyított.

komplexitásbeli különbségek kialakításában (Marshall 1950; Baylis 1982). Az énekesmadarak látványosan különböznek egymástól abból a szempontból, hogy mennyire képesek más fajoktól származó vokális elemeket átvenni, és énekükbe beépíteni (Hindmarsh 1984). Mivel a vokális mimikri bizonyos ökológiai és szociális helyzetekhez kapcsolható, feltételezhető, hogy a jelenség interspecifikus varianciáját a természetes és a szexuális szelekció különböző evolúciós kényszerei alakítják ki (Dobkin 1979; Baylis 1982).

Ezeket a kényszereket az alábbi mechanizmusok hozhatják létre (Garamszegi et al. 2007b). Elsősorban a más fajoktól átvett énekelemek révén, a hímek növelhetik saját repertoárméretüket, így szaporodási előnyhoz jutnak a hölgyválasz színterén. Ennek következtében kapcsolatot várhatunk a vokális mimikri és szexuális szelekció énekre gyakorolt hatása közt. Másodsorban, az egyedek, ill. a fajok különbözhetnek abban a tekintetben, hogy milyen mértékben képesek a másolásra, és csak a megfelelő tanulási képességgel bíró hímek tudnak sok fajidegen hanganyagot elsajátítani. Ezért összefüggés lehet a kognitív kapacitások és a hangutánzás mértéke között. Harmadsorban, a másolás kialakulhat egy passzív folyamat eredményeképp (aktív tanulás nélkül), és a vokális mimikri mértéke attól függ, hogy az egyedek az életük során mennyire vannak kitéve különböző vokális ingereknek, más fajokkal történő akusztikus kölcsönhatásokon keresztül. A vokális környezettel való kapcsolat mértékét számos ökológiai és életmódbeli tényező határozhatja meg. Közvetett szerepet játszhat például az elterjedési terület nagysága, a populáció mérete, a kiaknázott élőhelyek száma, az élettartam, a repertoár kortól függő flexibilitása. Negyedsorban, ha a tojók részben a vokális mimikrire alapozzák preferenciájukat, akkor a felfokozott szaporodási versengés intenzívebb másolást vonhat maga után. Ennek megfelelően, a poligíniával vagy felfokozott spermiumversengéssel jellemezhető fajoknál megnő a párválasztás szerepe, és az igényes tojók nagyobb mértékű vokális mimikrire sarkallják a hímeket. Ötödsorban, idegen fajok utánzása előnyös lehet a fajok közötti kommunikáció bizonyos kontextusaiban. Például, az utánzás használatos lehet a fajok territóriumokért egymás közt folytatott versengésében, a költésparaziták és a ragadozók elkerülésében, a fajok közötti reprodukív izoláció kialakításában.

A vokális mimikri evolúciójának megértésére egy filogenetikai analízist terveztünk, melyben a fent vázolt öt, a jelenség fajok között megfigyelhető varianciájának kialakításában potenciálisan szerepet játszó, szelektív tényező lehetséges hatását vizsgáltuk (Garamszegi et al. 2007b). A mimikri mértékét kézikönyvekből

származó részletes fajleírások alapján kvantifikáltuk. Ezekre az irodalmi adatokra támaszkodva kimutattuk, hogy az ének heterospecifikus imitációja a repertoárok megszerzésének vagy növelésének egy módja lehet, de a tökéletlen énektanulás szintén okozhat látszólag nagyobb mértékű mimikrit (11. táblázat). Továbbá az is valószínűsíthető, hogy a különböző akusztikus környezetekkel kialakított kontaktus mértéke hatással van a repertoárba felvett hangok mennyiségére: a hosszú életű, abundáns és diszperzív fajok, melyek könnyebben kerülnek újabb és újabb 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.

11. táblázat. A vokális mimikri mértékét befolyásoló tényezők vizsgálata fajok közötti korrelációkkal.

Prediktor változók	<i>r</i>	95% CI	<i>N</i>	<i>P</i>
<i>Az ének komplexitása és temporális paraméterei</i>				
Énekhossz	0.288	0.032/0.508	58	0.029
Ének közti szünetek hossza	-0.404	-0.653/-0.076	34	0.020
Repertoárméret (énektípusok száma)	0.198	-0.076/0.445	53	0.160
Repertoárméret (szillabusok száma)	0.254	0.005/0.474	62	0.048
<i>Tanulási képesség (agykapacitás)</i>				
Relatív agyméret	0.204	0.010/0.383	102	0.042
<i>A vokális környezettel való kapcsolatot meghatározó tényezők</i>				
Elterjedési terület	-0.092	-0.227/0.046	203	0.518
A populáció mérete	0.194	0.058/0.323	203	0.006
Vándorlási távolság	0.097	-0.030/0.221	241	0.137
Élettartam	0.057	-0.157/0.266	86	0.604
Diszperzió	0.249	-0.052/0.508	44	0.108
Kiaknázott költőterületek száma	-0.026	-0.152/0.101	241	0.686
Az ének korfüggő flexibilitása	0.196	-0.158/0.505	33	0.282

Prediktor változók	<i>r</i>	95% CI	<i>N</i>	<i>P</i>
<i>Szexuális szelekció mértéke</i>				
A poligínia gyakorisága	-0.032	-0.158/0.095	240	0.619
A páron kívüli párosodások gyakorisága	0.006	-0.276/0.287	49	0.966
Ivari dikromatizmus	-0.097	-0.221/0.030	241	0.134
<i>Fajok közötti kölcsönhatások</i>				
Predációs nyomás	0.234	-0.017/0.457	62	0.069
Költésparazitizmus	0.077	-0.138/0.285	85	0.484
Hibridizáció	0.066	-0.061/0.191	241	0.308

A nőtények akusztikus kommunikációja és evolúciós jelentősége

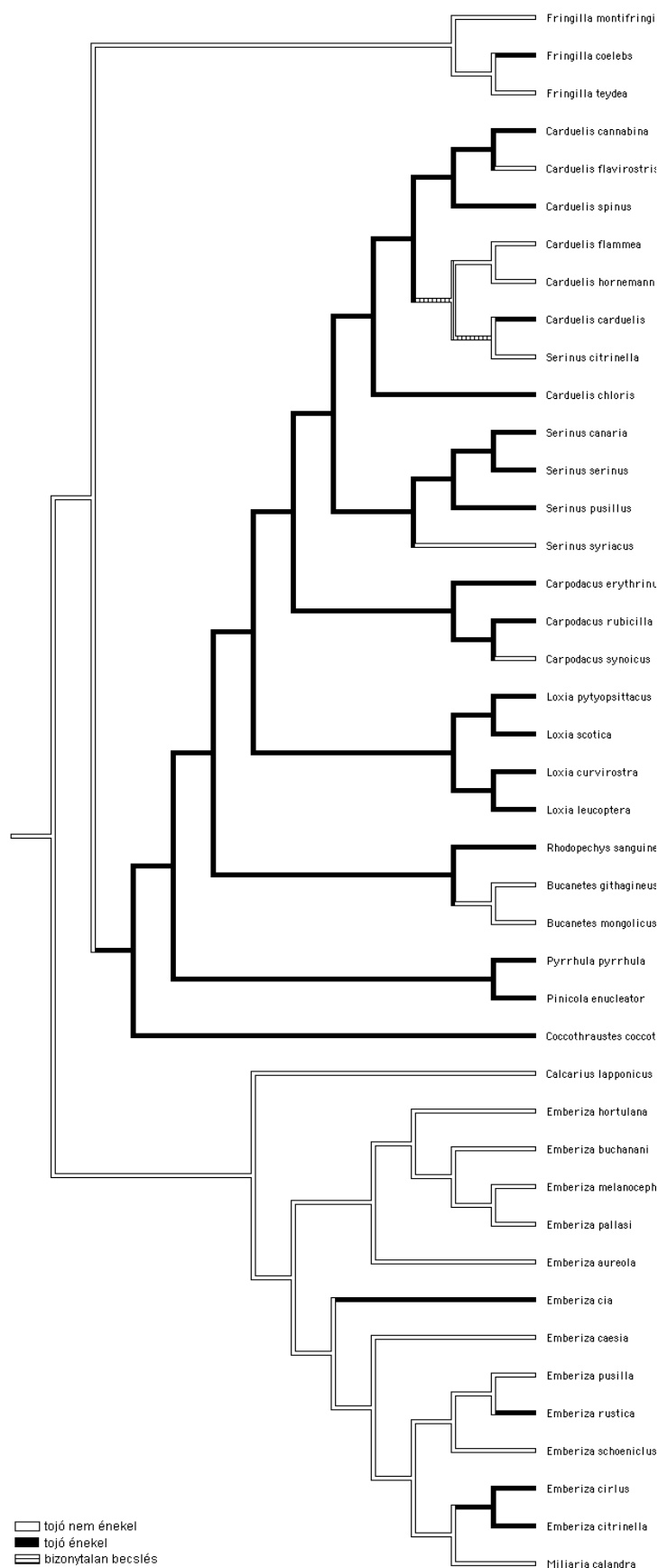
A madárének tipikusan a hímekre vonatkozó jelenség, az eddig tárgyalt részekben ezért kizárólag erre a nemre vonatkoztak a vizsgálatok. Néhány fajnál azonban a nőtények is produkálnak éneket, mely általában sokkal visszafogottabb, mint a hímeké (Hoelzel 1986; Kasumovic et al. 2003; Rogers 2005). Egyes fajoknál viszont a repertoárméret átfedhet a nemek között, sőt némely esetben a tojók énekének komplexitása nagyobb is lehet (Gahr and GarciaSegura 1996; Pavlova et al. 2005; Brunton and Li 2006). Egyes elméletek azt hangoztatják, hogy a tojók éneke hasonló szelekciós nyomások által szabályozott, mint a hímek esetében (Langmore 1998; Hall 2004). Ennek megfelelően szerepe lehet az ivaron belüli kommunikációban, amikor a vetélytársaknak a territóriumról vagy a pár közeléből történő elűzése a cél (Brown and Lemon 1979; Cooney and Cockburn 1995; Seddon and Tobias 2006). Emellett a tojók használhatnak akusztikus elemeket a páron belüli interakciók során, annak érdekében, hogy a költési tevékenységet összehangolják a nemek között (Ritchison 1983; Gilbert and Carroll 1999; de Silva et al. 2004). Továbbá leírtak olyan esetet is, amikor a tojó énekének párkereső, vagy a kopulációra való felszólító funkciója volt (Langmore et al. 1996; Levin 1996; Morton 1996; Eens and Pinxten 1998). Ezek a bizonyítékok arra utalnak, hogy a nőtények éneke, annak ellenére, hogy ritka jelenség, nem tekinthető egy fiziológiai és evolúciós mellékterméknek, amely a hímekre gyakorolt szelekciós hatások eredménye. A jelenséget tehát a nőtényekre ható direkt szelekciós nyomásoknak a tükrében tudjuk megérteni.

Sajnos, filogenetikai analízisek jelenleg nem kivitelezhetők, legalábbis a hímek vizsgálatának mélységének szintjén, mert nem áll rendelkezésre megfelelő mennyiségű kvantitatív adat a tojó énekéről, amelyek hatékony, fajok közötti összehasonlításokat tennének lehetővé. Így például nem tudjuk megvizsgálni, hogy a különböző szelekciós

nyomások hogyan hatnak a tojók énekének komplexitására, evolúciós szinten.

Kézikönyvi leírásokban viszont általában találunk említést a nőstények énekének meglétéről (énekel-e vagy sem), mely információ a fajok törzsfjlődésével összevetve ad némi támpontot a bélyegre ható evolúciós kényszereket illetően.

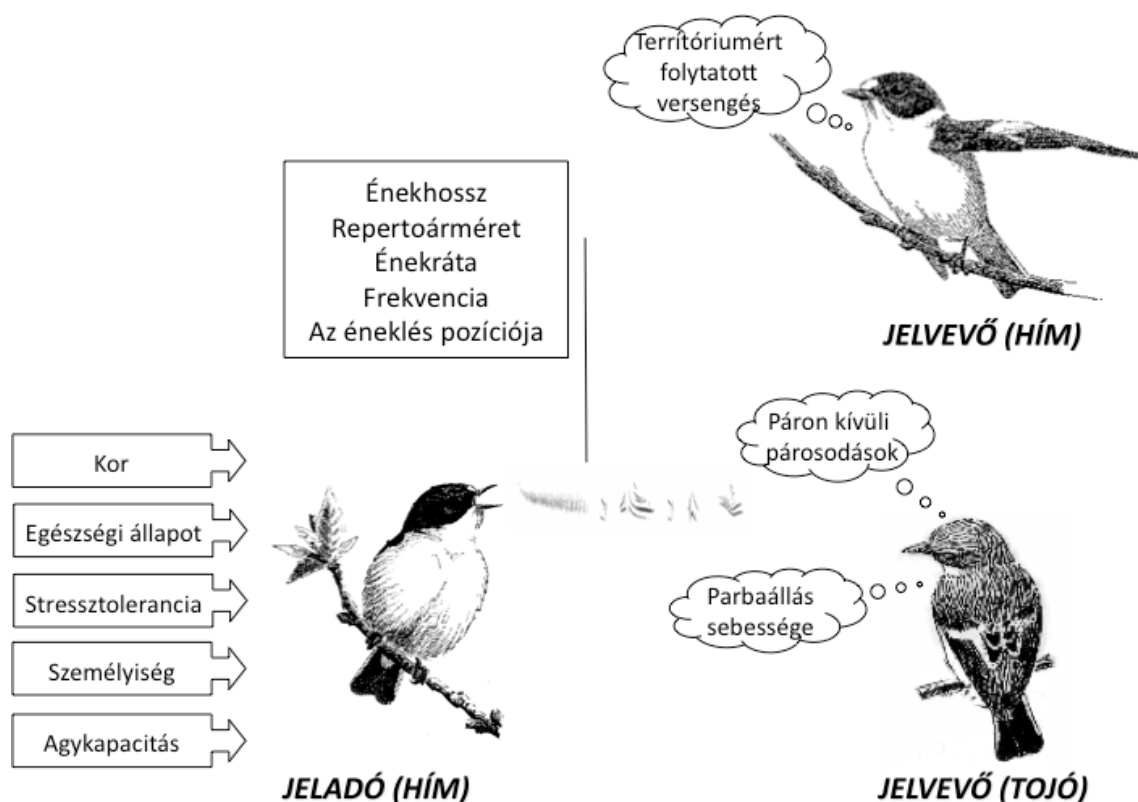
Kutatócsoportunk elvégezte ezt a feladatot. Megvizsgáltunk több mint kétszáz európai madárfajt, a tojók vokalizációjának és filogenetikai történetének szemszögéből (Garamszegi et al. 2007d). A modellezés előtt azt is megnéztük, hogy a nőstény énekéről rendelkezésre álló információ mennyisége függ-e a fajok kutatottságától. Azt tapasztaltuk, hogy azok a fajok, melyeknél a kézikönyvekben nem találtunk semmiféle említést a tojók énekéről, általában véve kisebb mértékben kutatottak, mint azok a fajok, melyekről részletesebb leírás van ($\chi^2 = 16.98$, $N = 233$, $P > 0.001$). Ez azt mutatja, hogy a tojók énekéről szóló ismeretanyagunk torzított, és főleg a jól vizsgált modellfajokra szorítkozik. Ezt a torzítást figyelembe véve, evolúciós modellezéssel sikerült kimutatnunk, hogy a nőstények éneklőképesége két családban is ősi tulajdonság (lásd a példát a pintyfélék *Fringillidae* családjára a 17. ábrán), sőt, ez a képesség már mélyebb törzsfjlődési szinteken is kialakulhatott. Ez evolúciós szempontból azt jelenti, hogy az énekesek őseinek tojóinál már megfigyelhető volt az éneklés, de különböző szelekciós hatások révén néhány faj tojóit elvesztették e képességüket a törzsfjlődés során. Egy további vizsgálat némi betekintést nyújtott arról, hogy a szexuális szelekció hogyan tudja a tojó énekét ilyen irányban alakítani. Nevezetesen azt kaptuk, hogy a karotinoid alapú ivari dimorfizmus kifejezettebb volt azoknál a fajoknál, ahol a tojó is képes énekelni, ami azt mutatja, hogy azoknál a fajoknál hagytak fel a tojók az énekléssel, ahol a kondícióról szóló szignalizáció visszaszorul a hímeknél. Tehát a tojó vokalizációja ott marad meg, ahol a hímek közti variancia nagy az egyedi minőség tekintetében. Általánosabban véve, az eredmények együttesen azt mutatják, hogy a tojó éneke evolúciós szempontból alábecsült szerepet kap ma a viselkedésökológiában. A jövőbeni kutatásoktól azt várhatjuk, hogy ha a kevésbé vizsgált fajokról is több adat gyűlik majd össze, a madárének evolúciós történetéről újabb fejezetek kerülhetnek napvilágra, ahol a „gyengébbik nem” is nagyobb szerepet kap.



17. ábra. A tojók énekének eloszlása az európai pintyfélék, a *Fringillidae* törzsfáján

5. ÖSSZEGZÉS ÉS KITEKINTÉS

A madárének fajon belüli varianciáját elemezve két énekesfajnál azt találtuk, hogy az ének egyes paramétereinek kifejezettségét a jeladóra ható, különböző költségek és kényszerek szabályozzák. Az ének így potenciálisan többféle üzenetet kódolhat, és jelezheti az egyedek rátermettségével kapcsolatos számos tulajdonságát (18. ábra). Az egyes szignálkomponensek jeladásban betöltött szerepe eltérhet, mivel minden énekváltozó részben más információt hordoz az egyed minőségéről. Ez nem zárja ki azt, hogy egy adott minőségi jelleget több paraméter is tükrözzön (pl. a füstí fecskénél láttuk, hogy a korról korrelál az énekhossz, a repertoárméret és az ének leghangosabb pontján mért frekvencia is), ill. azt sem, hogy egy adott paraméter többféle információt hordozzon (pl. gondoljunk az énekhossz szerepére az örvös légykapónál, ami kapcsolatba hozható a paraziták elleni védekezőképességgel és a stressztoleranciával is). Az ének mint szignál komplex jellege tehát a szignálkomponensek között megosztott információtartalomban és az egyes komponensek többértelműségében mutatkozik meg.



18. ábra. Az ének temporális, strukturális és pozícionális paramétereit befolyásoló tényezők, melyek a hímekre mint jeladókra ható, különböző kényszereken és költségeken keresztül jutnak érvényre és határozzák meg az ének jelentéstartalmát és szaporodásban betöltött funkcióját.

Több teória is létezik, melyek az ilyen komplex szignálok kialakulását és fennmaradását magyarázhatják (Møller and Pomiankowski 1993; Candolin 2003). A többszörös üzenet (*multiple message*) hipotézis szerint minden komponens az egyed minőségének egy-egy különálló aspektusát tükrözi, azaz, a jelentéstartalmak között nincs vagy csak kevés átfedés van. Ezzel ellentétben, a redundáns vagy tartaléküzenet hipotézis szerint minden szignál az egyed minőségének csak a részleges jelzője, mert minden jelzés működése bizonyos hibával terhelt. Eszerint a nőstények azért vesznek figyelembe több másodlagos nemi jelleget, mert ezek együttese alapján jobban képesek megbecsülni a hímek általános kondícióját vagy túlélőképességét, mint egyetlen jelzés alapján. Az is elképzelhető azonban, hogy néhány jelzés megbízhatatlan, azaz nem függ a hím minőségétől, vagy csak küszöbjelzésként funkcionál a nőstények számára (Holland and Rice 1998). Több bélyeg abban az esetben hordozhat azonos információt, ha azonos a fiziológiai szabályozásuk, közös a genetikai háttérük vagy hasonló kényszerek alatt állnak (Rowe and Houle 1996). Az ilyenformán funkcionálisan kapcsolódó jellegek evolúciója sosem független egymástól, mert az egyik szignálkomponensre ható szelekció hatással lesz a másik komponens információtartalmára is. Az utóbbi években a komplex jelzésrendszerek koncepcióinak tesztelése többnyire néhány morfológiai bélyegre szorítkozott (Andersson et al. 2002; Møller and Petrie 2002; Badyaev and Young 2004; Silva et al. 2008). Ennek ellenére az akusztikus bélyegeknél összetett szignalizációs rendszerek elemeiként történő vizsgálata még ma is ritkaságszámba megy, ráadásul ezek a tanulmányok az ének paramétereit a tollazati szignálokkal együtt, és nem mint önálló szignálkomplexet tárgyalják (Møller et al. 1998; van Dongen and Mulder 2009). A jelen dolgozatban felvázolt összefüggések éppen ebben az irányban szolgáltatnak újdonságot. Az örvös légykapó és a füsti fecske vizsgált énekváltozóinak együttes elemzése során tapasztalt megosztott információtartalom és többértelműség a „többszörös üzenet” hipotézist és a „redundáns üzenet” hipotézist egyaránt támogatja.

A részleteket illetően viszont a vizsgált fajok között eltérés mutatkozott a szignalizáció egyes szabályait illetően. A fajok énekének szerveződése gyökeresen eltérhet egymástól (lásd 1. és 2. ábra), így nem véletlen, hogy az egyes énekváltozók más szerepet töltenek be. Látszólag léteznek univerzális érvényű korrelációk az énekváltozók és az egyedi tulajdonságok között, melyek minden, vagy a legtöbb fajnál hasonlóan megfigyelhetők (pl. repertoárméret és az agyi magvak nagysága vagy a kor közti kapcsolat), de ezek általában inkább kivételnek tekinthetők. Az énekhossz, a repertoárméret vagy az énekrátát szabályzó költségek és kényszerek jelentősen eltérnek a

légykapónál és a fecskénél, így az egyes bélyegek más információtartalmat kapnak a két fajnál. Sőt, megjelenhetnek fajspecifikus elemek – például a csörgő a fecskénél, vagy a vészjelek beépítése az énekbe a légykapónál –, melyek csak az adott fajnál kapnak biológiai értelmet. Láthattuk azt is, hogy a fajok közötti különbségek nemcsak a fecske–légykapó szintű összehasonlításokban jutnak érvényre, de a közelrokon fajok éneke is sok faj-, sőt populációspezifikus bélyeget (és funkciót) hordoz, melyeknek főleg a reprodukív izoláció fenntartásában van szerepük. Összességében elmondhatjuk, hogy minden faj más ökológiai és szaporodási kényszerekhez alkalmazkodik, így más szelekciós tényezők befolyásolják az ének szerveződését, és az egyes komponensek különböző jelentéstartalommal és funkcióval töltődnek fel. Nyitott kérdés marad azonban, hogy az ének spektrográfiai paramétereinek fajok közötti különbségei az eltérő ökológiai szerepek következtében alakulnak ki, vagy a már eleve meglévő alaki különbségek jelölik ki az énekre ható szelekció irányát, aminek során az egyes paraméterek más és más tartalmat kapnak.

A dolgozatban nemcsak a jeladóra ható szelekciós nyomásokat vettem figyelembe, hanem megvizsgáltam azt is, hogy az ének által hordozott információtartalom hogyan befolyásolja a jelvevők döntéseit a különböző szaporodási szituációkban (18. ábra). Az ének figyelembevételével és az általa hordozott üzenet dekódolásával a jelvevők számos közvetlen és közvetett előnyre tehetnek szert. A párválasztás direkt és indirekt szelekciós magyarázatai nem zárják ki egymást, de míg a direkt szelekció általi preferenciaevolúció viszonylag egyértelmű, az indirekt szelekció mechanizmusai máig vitatottak (Hettyey et al. 2010). A hímek közötti kommunikációt tekintve, a területiális hímek felmérhetik egy potenciális küzdelem lehetséges kimeneteleit és egy terület elfoglalásának esélyeit. E mérlegelésben szerepet játszhat az olyan énekparamétereknek a figyelembevétele, melyek a vetélytárs fizikai állapotát jelzik. Ilyen volt például az énekráta. Nem érdemes egy költőterületért harcba menni, ha azt egy jó kondícióban lévő, aktívan éneklő hím védi, mert a túlélést veszélyeztető sérülések szerezhetők, ráadásul a terület megszerzésének lehetősége kicsi. A nőtények szempontjából előnyt jelenthet egy jó minőségű hímmel való párbaállás, mert az ilyen hímeknek jó minőségű területük van, kevesebb parazitát hordoznak, hatékonyabbak a táplálékszerzésben és a ragadozók elkerülésében – e tényezők mindegyike kihathat a túlélő utódok számában mérhető szaporodási sikerre. Ezeket az előnyös tulajdonságokat indikálhatja az énekhossz, az ének pozíciója, a repertoárméret és az énekráta is, melyek hatással voltak a párbaállás sebességére. E közvetlen előnyök

mellett, a párválasztásnál szempont lehet a rátermettséget meghatározó gének öröklődésének lehetősége, és a szignalizáció szerepet kaphat a kopulációs döntések kialakításában. Az ének apasági viszonyok kialakításában betöltött szerepére a saját és mások vizsgálataiban kevés bizonyítékot találtunk. Végezetül, a populációk közti összehasonlításokból arra következtettünk, hogy az akusztikus kommunikáció szerepet játszhat a fajfelismerésben is, és a fajspecifikus struktúrák figyelembevételével a tojók elkerülhetik a hibridköltés költségeit.

Fontos megjegyezni, hogy az ének ivari kiválasztódásban betöltött szerepére vonatkozólag csak közvetett bizonyítékokat tudtunk szerezni. Sajnos, az aviáriumi visszajátszásos kísérletek körül adódó technikai problémáknak köszönhetően nem tudtuk részleteiben és direkt módon megvizsgálni, hogy a különböző énekparaméterek hogyan befolyásolják a tojók párválasztási döntéseit és a hímek agressziós viselkedését. Ezért a jellevők reakcióira a párbaállási sebességgel, ill. az odúvisszafoglalási valószínűséggel mutatott korrelációkból következtettünk. Ezek a korrelációk azt mutatták például, hogy a hosszabb énekű vagy kitett pozícióban éneklő hímek gyorsabban kezdenek fészket, mint a rövidebb énekű vagy rejtett pozícióban éneklő társaik. Ez a megfigyelési tapasztalat azt sugallhatja, hogy a gyorsabb párbaállítás a tojó aktív preferenciájának az eredménye, de nem szabad elfelejtenünk, hogy a jelenségre sok más magyarázat is létezhet (pl. a jobb énekű hímek jobb minőségű territóriumot tartanak, s a tojók ez utóbbit választják, nem pedig az éneket)! Ugyanezt az óvatos következtetést kell alkalmaznunk az odúvisszafoglalással kapcsolatban kapott eredményekre vonatkozólag is.

A különböző fajoknál megfigyelt mintázatok és levonható következtetések szerint az ének szerveződése, jelentéstartalma és a kommunikációban betöltött funkciója erősen variál a fajok között. Valószínűsíthető, hogy e fajszerű fenotípusos változatosság azokkal az eltérő szelekciós nyomásokkal hozható összefüggésbe, melyekkel a fajoknak a törzsfelfutásuk során szembe kell nézniük. A fajon belül feltárt lehetséges mechanizmusokra alapozva vizsgáltuk filogenetikai komparatív módszerekkel, hogy a madárénekre ható szelekciós tényezők hogyan befolyásolhatják e szignálkomplex szerveződését az evolúciós időskálán. A fajok közötti mintázatok elemelve kimutattuk, hogy a madárének diverzitását kialakító tényezők közül fontos lehet a parazitizmus, a metabolikus ráta és az anyai hatások szerepe, míg a neurális költségekből fakadó evolúciós kényszerek csak specifikus agyi magvakra korlátozódnak. Emellett a fajok közötti kommunikáció is kihatással lehet az ének evolúciójára, mert például a költésparaziták és a ragadozók is reagálhatnak bizonyos vokális elemekre, ami

koevolúciós verseny következtében visszahathat a gazda-, ill. prédafajok akusztikus szignáljainak használatára. Az ének összetételét befolyásolhatják más, ökológiailag egymásra többé-kevésbé „semleges” hatást gyakorló fajoktól átvett akusztikus struktúrák, melyek mimetikus elemként beépülnek a repertoárba, és esetleg funkciót kaphatnak. Végezetül rámutattunk, hogy a madárének diverzitása nemcsak a hímek éneklő viselkedéséből fakad, hanem azt is figyelembe kell vennünk a jelenség megértéséhez, hogy a nőstények is kommunikálhatnak akusztikus csatornákon keresztül. Ezek a folyamatok is számos szelekciós tényező befolyása alatt állnak, és a tojókra ható evolúciós mechanizmusok is érvényesülnek a fajok közötti különbségek kialakításában.

A madárének lokális, regionális és globális mintázatait górcső alá véve, a különböző szinteken ható szelekciós nyomások elkülönítésével, egy összetett szignalizációs mechanizmus evolúciójába kaptunk bepillantást. A részletes vizsgálatok ellenére azonban számos kérdés megválaszolatlan maradt, melyek a további kutatások irányát megszabják. Az egyedek közötti szinten megfigyelhető változékonyság kialakításában szerepet játszó mechanizmusok megértéséhez fontos lenne például megismernünk az ének öröklődésével és tanulásával kapcsolatos folyamatokat. Ha az ének a hímek valamilyen genetikailag meghatározott, túlélést befolyásoló tulajdonságát indikálja (pl. paraziták elleni védekezőképesség, káros mutációk mennyisége, heterozigócia, partnerrel való genetikai kompatibilitás), akkor ez azt feltételezi, hogy mind a jelzett tulajdonság, mind az ének apáról fiúra száll genetikai átöröklés révén (sőt, a két jelleg között genetikai korreláció van). Láthattuk, hogy az ének egyes paraméterei – mint az énekhossz a légycapónál – viszonylag stabilak egyeden belül, és jelzik, hogy hogyan reagál egy adott hím a környezet változásaira (pl. egy parazitafertőzésre). Más bélyegek – mint a repertoárméret – változnak az élet során, és valószínűsíthető, hogy e változások különböző tanulási folyamatok eredményei (Kroodsma 1982). Az ének tehát a tekintetben is összetett, hogy az egyes komponensek fenotípusos varianciája mögött különböző környezeti, additív genetikai, sőt anyai hatások húzódnak (Forstmeier et al. 2009). Az ének preferenciájából származó előnyök mélyebb megértéséhez fontos lenne e hatásokat elkülöníteni.

Fentebb kiemeltém azt a hiányosságot, miszerint az ének párválasztásban betöltött szerepére jelenleg csak közvetett bizonyítékok állnak rendelkezésre, tehát e téren is számos nyitott kérdéssel találkozunk. A visszajátszásos kísérletek körülményeinek tökéletesítésével e kérdések megválaszolásához is közelebb juthatunk. Ha terepi körülmények között sikerülne a tojókat szimulált döntési helyzetekbe

kényszeríteni, akkor a visszajátszott énekek egyes paramétereinek kísérletes manipulálásával feltérképezhető lenne, hogy pontosan mely énekváltozó irányítja a tojópár választó viselkedését. Még általánosabb megközelítésben, fontos lenne az éneket a jellevő szempontjából elemezni, és olyan változókat definiálni, amelyek a tojók mintavételezését – és nem a megfigyelést végző emberét – tükrözik. A tárgyalt vizsgálatokban végig olyan változókat használtunk, amelyek az ének terepen készített, véges felvételeiből és e felvételek spektrográfiai elemzéséből származtak. Ez a mintavételezés és elemzés tradicionálisan a mi gyakorlati szempontjaink szerint alakult ki, anélkül, hogy a tojók perspektíváját megvizsgálva ismernénk a mért változók biológiai jelentőségét. Nagy előrelépést jelentene, ha az egyedek rádiótelemetriás követésével megismernénk a tojók mintavételezési szokásait (egy adott hím meglátogatásának és meghallgatott énekeinek száma és hossza), és e szokások szerint állítanánk be a mi vizsgálati egységeinket is. Továbbá az is koncepcionális újítást jelentene, ha a definiált változók biológiai szerepét visszajátszásos kísérletekre alapozva interpretálnánk, és az akusztikus kommunikációra vonatkozó vizsgálatokat csak a tényleges funkcióval bíró – és nem a spektrográfiailag könnyen elemezhető – változókra korlátoznánk.

Kiemelendő, hogy a repertoárméret egy tipikusan a feldolgozási kényszerek miatt definiált változó, mert a rendelkezésre álló, véges mintában leszámolt énekelemek vagy szillabusok száma viszonylag könnyen lejegyezhető változó. E megközelítés viszont a repertoárméretet egy fekete dobozként kezeli, mert a tartalmi különbségeket teljes mértékben figyelmen kívül hagyja (pl. megtörténhet, hogy két hím repertoármérete látszólag hasonló, de funkcionálisan mégis nagy különbség van az énekek között, mert a felhasznált szillabusok jelentősen eltérnek). Az örvös légykapón végzett legújabb vizsgálataink szerint, a nagyobb repertoárméret lecsökkent párbaállási sikerrel párosul, ami arra utal, hogy nem valószínű, hogy e bélyeg a tojók direkt preferenciájának tárgya lenne (Hegyi et al. 2010a). Elvégeztük az énekek tartalmi összehasonlítását is, amivel sikerült kimutatnunk, hogy egyes szillabusok megléte vagy hiánya szabja meg a párbaállás sikerét (Garamszegi L., Zsebők S., Török J. 2010. bírálatra elküldött kézirat).

A madárének hosszú távú evolúciójának mélyebb megismeréséhez javaslok a komparatív filogenetikai összehasonlítások kiterjesztését a személyiség és a fajképződés szelekciós szerepének vizsgálatával. A fajon belüli változékonyságot elemezve láthattuk, hogy az ének jelezheti az egyedek rizikóállását. Egy ilyen szignalizációnak az adaptív értéke attól függ, hogy az adott fajra milyen predációs nyomás nehezedik. Egy

ragadozóktól mentes élőhelyen a tojóknak irreleváns az az információ, hogy a hímek mekkora rizikót vállalnak egy potenciális veszély esetén, így a személyiséget indikáló szignálokra kis preferenciából eredő szelekciós nyomás hat. Ezt az elképzelést kivetítve több fajra azt a hipotézist tudjuk megfogalmazni, hogy a predációs nyomás, a rizikóvállalás és a madárének között pozitív interspecifikus kapcsolat van. Az eddig elvégzett komparatív elemzések kimutatták, hogy a rizikóvállalás fajra jellemző bélyeg, és kapcsolatban áll a fajra nehezedő predációs nyomással (Blumstein 2006; Møller 2008; Møller et al. 2008). Érdekes lenne tehát ezeket az összefüggésekhez hozzáadni a madárénekkel mutatott interspecifikus korrelációkat.

Láthattuk, hogy a madáréneknek szerepe lehet a fajfelismerésben, ami azoknál a fajoknál fontos, ahol a káros hatású hibridköltések esélye viszonylag nagy. Sőt, a hibridizáció kihatással lehet a másodlagos nemi bélyegek fiziológiaiérésére (Wiley et al. 2005), de az ivari bevésoedésen (*sexual imprinting*) keresztül a szignálok tanult komponenseit is befolyásolhatja (Grant and Grant 1997a). Ezek a mechanizmusok együttesen formálhatják a fajra jellemző, felnőttkorban produkált ének tulajdonságait a hibridizáció mértékének a függvényében. A direktcionálisan ható szexuális szelekció mozgatórugója lehet a fajképződésnek, mert a párválasztás kritériumainak szigorodása reprodukív izolációba sodorhatja a populációt (Sætre 2000). Mivel a madárének kialakulása és evolúciója szorosan összefügg a szexuális szelekcióval, azt várhatjuk, hogy a fajképződés sebessége kapcsolatba hozható a madárének komplexitásával, vagy egyéb, ivari kiválasztódást elősegítő tulajdonságával. Ezek a rokonfajok közötti kommunikációra épülő evolúciós hipotézisek azt prediktálják, hogy a madáréneket leíró változók interspecifikus korrelációt mutatnak a hibridizálódni képes fajok, és a fajokon belül megfigyelhető alfajok számával.

Komparatív vizsgálataimban figyelmet szenteltem annak a lehetséges problémának, hogy egy fajok közötti szinten detektált kapcsolatot számos zavaró tényező befolyásolhatja. Ez az ún. „harmadik változó”-hoz köthető hiba elméletileg minden korrelációs vizsgálatban fellép. Ennek kiküszöbölésére azt az általános eljárást követtem, hogy a számításba vehető zavaró tényezőket statisztikailag kontrolláltam, úgy, hogy az evolúciós modellbe kováltozóként bevettem őket. A módszer hatékonysága viszont megkérdőjelezhető abban az esetben, ha nem veszünk számításba minden zavaró tényezőt, vagy azért, mert nem gondolunk rá, vagy azért, mert nincs rá adat. Sajnos azonban, ezekre a korrelatív statisztikai eljárásokra vagyunk kénytelenek hagyatkozni, mert a komparatív megközelítés kizárja a manipulatív, kísérletes megközelítést. A

módszer tökéletesítése abban állna, ha létre tudnánk hozni egy mindenki számára hozzáférhető adatbázist, mely minél több fajra tartalmaz információt olyan változókra, amelyek jól leírják a fajok ökológiáját, és tükrözik életmenetét. Ezt az univerzális adatbázist használva minden komparatív elemzésben, standard módon tudnánk kontrollálni a fajok legfőbb ökológiai és életmódbeli paramétereire.

6. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A legnagyobb hálával Török Jánosnak tartozom, aki szakdolgozati témám kiválasztásától kezdve folyamatosan segíti és megalapozza a hazai orvos légykapókon végzett munkámat, továbbá jelentős szakmai és baráti támogatást nyújt. Szakmai motivációm és a kutatáshoz való hozzáállásom formálódásában nagy szerepet játszott Anders Pape Møller, aki Phd dolgozatom témavezetője volt, de a mai napig folytatjuk a közös munkát. Köszönettel tartozom kollégaimnak és társszerzőimnek, akik jelentős mértékben vettek részt a terepi munkákban, az adatelemzésekben és a publikációk megírásában, név szerint: Hegyi Gergely, Herényi Márton, Michl Gábor, Markó Gábor, Rosivall Balázs, Szöllősi Eszter és Zsebők Sándor, továbbá Marcel Eens és Florentino de Lope. Az odúköltő énekesmadarakon végzett viselkedésökológiai vizsgálatokhoz több mint két évtizede kapunk folyamatos segítséget a Pilisi Parkerdő Rt.-től (és jogelődjeitől), a kutatási terület rendelkezésünkre bocsátásával. Ezúton is köszönjük a támogatást. A kutatások anyagi háttérét az OTKA, az Oktatási Minisztérium, a Pro Renovanda Alapítvány, az Erdők a Közjóért Alapítvány, a FEFA, az ELTE, az Antwerpeni Egyetem és a „Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek” (Belgium) biztosította. Bókony Veronika, Számadó Szabolcs, Szentesi Árpád, Szöllősi Eszter és Török János segített formába önteni a jelen dolgozatot, őszinte köszönetem érte. Külön hálával tartozom Laczi Miklósnak, akik dolgozatom olvashatóságát stilisztikai és helyesírási tanácsaik révén nagymértékben növelték. Az alkalmazott helyesírás a Magyar Tudományos Akadémia „A magyar helyesírás szabályai”-nak tizenegyedik kiadását (1985) követi. A madárnevek helyesírása a „Magyarország madarainak névjegyzéke” (2008, Magyar Madártani Egyesület) alapján történt.

7. IRODALOMJEGYZÉK

- Airey DC, Buchanan KL, Székely T, Catchpole CK, DeVoogd TJ. 2000a. Song, sexual selection, and song control nucleus (HVC) in the brains of European sedge warblers. *Journal of Neurobiology* 44:1-6.
- Airey DC, Castillo-Juarez H, Casella G, Pollak EJ, DeVoogd TJ. 2000b. Variation in the volume of zebra finch song control nuclei is heritable: developmental and evolutionary implications. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267:2099-2104.
- Airey DC, DeVoogd TJ. 2000. Greater song complexity is associated with augmented song system in zebra finches. *Neuroreport* 11:2339-2344.
- Alatalo RV, Eriksson D, Gustafsson L, Lundberg A. 1990. Hybridization between pied and collared flycatchers: sexual selection and speciation theory. *Journal of Evolutionary Biology* 3:375-389.
- Alatalo RV, Gustafsson L, Lundberg A. 1982. Hybridization and breeding success of collared and pied flycatchers on the island of Gotland. *Auk* 99:285-291.
- Alatalo RV, Gustafsson L, Lundberg A. 1986. Do females prefer older males in polygynous bird species? *The American Naturalist* 127:241-245.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton University Press.
- Andersson MS. 2001. Physiological trade-offs in reproduction and condition dependence of a secondary sexual trait. Uppsala: Uppsala University.
- Andersson S, Pryke SR, Örnborg J, Lawes MJ, Andersson M. 2002. Multiple receivers, multiple ornaments, and a trade-off between agonistic and epigamic signaling in a widowbird. *American Naturalist* 160:683-691.
- Annunziata P, Cioni C, Santonini R, Paccagnini E. 2002. Substance P antagonist blocks leakage and reduces activation of cytokine-stimulated rat brain endothelium. *Journal of Neuroimmunology* 131:41-49.
- Appleby BM, Redpath SM. 1997. Indicators of male quality in the hoots of Tawny Owls (*Strix aluco*). *Journal of Raptor Research* 31:65-70.
- Armstrong GL, Conn LA, Pinner RW. 1999. Trends in infectious disease mortality in the United States during the 20th century. *Journal of the American Medical Association* 281:61-66.
- Badyaev AV, Young RL. 2004. Complexity and integration in sexual ornamentation: an example with carotenoid and melanin plumage pigmentation. *Journal of Evolutionary Biology* 17:1317-1327.
- Baker MC, Mewaldt LR. 1978. Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. *Evolution* 32:712-722.
- Balsby TJS. 2000. Song activity and variability in relation to male quality and female choice in Whitethroats *Sylvia communis*. *Journal of Avian Biology* 31:56-62.
- Balthazart J. 1983. Hormonal correlates of behavior. In: Avian biology Farner DS, King JR, Parkes KC, editors. New York: Academic Press. p. 221-365.
- Banks AJ, Martin TE. 2001. Host activity and the risk of nest parasitism by brown-headed cowbirds. *Behavioral Ecology* 12:31-40.
- Baptista LF, Trail PW. 1992. The role of song in the evolution of passerine diversity. *Systematic Biology* 41:242-247.

- Baylis JR. 1982. Avian vocal mimicry: its function and evolution. In: Acoustic communication in birds
Kroodsma DE, Miller EH, editors. New York: Academic Press. p. 51-81.
- Beecher MD, Campbell SE, Burt JM, Hill CE, Nordby C. 2000. Song-type matching between neighbouring
song sparrows. *Animal Behaviour* 59:21-27.
- Bennett PM, Owens IPF. 2002. Evolutionary ecology of birds. Oxford: Oxford University Press.
- Biard C, Gil D, Karadas F, Saino N, Spottiswoode CN, Surai PF, Møller AP. 2009. Maternal effects
mediated by antioxidants and the evolution of carotenoid-based signals in birds. *American
Naturalist* 174:696-708.
- Bijnsens L. 1988. Blue tit *Parus caeruleus* song in relation to survival, reproduction and biometry. *Bird
Study* 35:61-67.
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ. 1998. Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*:
condition, sex traits and immune capacity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 44:179-191.
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ. 1999. Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in the zebra
finch. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:385-390.
- Birkhead TR, Møller AP. 1992. *Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences*.
London: Academic Press.
- Blount JD, Houston DC, Møller AP. 2000. Why egg yolk is yellow. *Trends in Ecology and Evolution*
15:47-49.
- Blumstein DT. 2006. Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits
affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour* 71:389-399.
- Boake CRB. 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology*
3:173-182.
- Borenstein M, Hedges LV, Higgins JPT, Rothstein HR. 2009. *Introduction to meta-analysis*. West Sussex,
United Kingdom: John Wiley & Sons, Ltd.
- Borgia G, Collis K. 1989. Female choice for parasite-free male satin bowerbirds and the evolution of bright
male plumage. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25:445-453.
- Boulinier T, Nichols JD, Sauer JR, Hines JE, Pollock KH. 1998. Estimating species richness: the
importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79:1018-1028.
- Bradbury JW, Vehrencamp SL. 1998. *Principles of animal communication*. Sunderland, Massachusetts:
Sinauer.
- Brenowitz EA, Margoliash D, Nordeen KW. 1997. An introduction to birdsong and the avian song system.
Journal of Neurobiology 33:495-500.
- Brooks R, Kemp DJ. 2001. Can older males deliver the good genes? *Trends in Ecology and Evolution*
16:308-313.
- Brown RN, Lemon RE. 1979. Structure and evolution of song form in the wrens *Thryothorus sinaloa* and
T. felix. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5:111-131.
- Brunton DH, Li XL. 2006. The song structure and seasonal patterns of vocal behavior of male and female
bellbirds (*Anthornis melanura*). *Journal of Ethology* 24:17-25.
- Buchanan KL. 2000. Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends in Ecology and
Evolution* 15:156-160.

- Buchanan KL, Catchpole CK. 2000. Extra-pair paternity in the socially monogamous Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* as revealed by multilocus DNA fingerprinting. *Ibis* 142:12-20.
- Buchanan KL, Catchpole CK, Lewis JW, Lodge A. 1999. Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Animal Behaviour* 57:307-314.
- Buchholz R. 1995. Female choice, parasite load and male ornamentation in wild turkeys. *Animal Behaviour* 50:929-943.
- Bull JJ, Molineux IJ, Rice WR. 1991. Selection of benevolence in a host-parasite system. *Evolution* 45:875-882.
- Burley NT, Foster VS. 2004. Digit ratio varies with sex, egg order and strength of mate preference in zebra finches. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271:239-244.
- Burnham KP, Overton WS. 1978. Estimation of the size of closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65:625-633.
- Burnham KP, Overton WS. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60:927-936.
- Byers BE, Kroodsma DE. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* 77:13-22.
- Candolin U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 78:575-595.
- Casto JM, Nolan V, Ketterson ED. 2001. Steroid hormones and immune function: experimental studies in wild and captive dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *American Naturalist* 157:408-420.
- Catchpole CK. 1987. Bird songs, sexual selection and female choice. *Trends in Ecology and Evolution* 2:94-97.
- Catchpole CK, Dittami J, Leisler B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature* 312:563-564.
- Catchpole CK, Slater PJB. 1995. Bird song: Biological themes and variations. Cambridge: Cambridge University Press.
- Charmandari E, Tsigos C, Chrousos G. 2005. Endocrinology of the stress response. *Annual Review of Physiology* 67:259-284.
- Clayton DH. 1991. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today* 7:329-334.
- Cohen J. 1988. Statistical power analysis for the behavioural sciences, 2 ed. Hillsdale: Lawrence Erlbaum Associates.
- Cooke BM, Woolley CS. 2005. Gonadal hormone modulation of dendrites in the mammalian CNS. *Journal of Neurobiology* 64:34-46.
- Cooney R, Cockburn A. 1995. Territorial defense is the major function of female song in the superb fairy-wren, *Malurus cyaneus*. *Animal Behaviour* 49:1635-1647.
- Cotton S, Fowler K, Pomiankowski A. 2004. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271:771-783.
- Darwin C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. London: John Murray.

- Dawkins R, Krebs JR. 1978. Animal signals: information or manipulation? In: Behavioural Ecology: An evolutionary approach Krebs JR, Davies NB, editors. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. p.
- de Silva HG, Marantz CA, Perez-Villafana M. 2004. Song in female *Hylorchilus* wrens. Wilson Bulletin 116:186-188.
- DeVoogd TJ. 1991. Endocrine modulation of the development and adult function of the avian song system. Psychoneuroendocrinology 16:41-66.
- DeVoogd TJ, Krebs JR, Healy SD, Purvis A. 1993. Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song - comparative evolutionary analyses amongst oscine birds. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 254:75-82.
- Dingemanse NJ, Both C, Noordwijk AJv, Rutten AL, Drent PJ. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). Proceedings of the Royal Society of London, Series B 270:741-747.
- Dobkin DS. 1979. Functional and evolutionary relationships of vocal copying phenomena in birds. Zeitschrift für Tierpsychologie 50:348-363.
- Dobzhansky T. 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence. The American Naturalist 74:312-321.
- Dowsett-Lemaire F. 1979. Imitative range of the song of the marsh warbler *Acrocephalus palustris*, with special reference to imitations of african birds. Ibis 121:453-468.
- Duffy DL, Ball GF. 2002. Song predicts immunocompetence in male European starlings (*Sturnus vulgaris*). Proceedings of the Royal Society of London, Series B 269:847-852.
- Dufty AM, Clobert J, Møller AP. 2002. Hormones, developmental plasticity and adaptation. Trends in Ecology and Evolution 17:190-196.
- Eberhardt LS. 1994. Oxygen consumption during singing by male Carolina wrens (*Thryothorus ludovicianus*). Auk 111:124-130.
- Eens M, Pinxten R. 1998. Female song for mate attraction: an overlooked phenomenon? Trends in Ecology and Evolution 13:322-323.
- Eens M, Pinxten R, Verheyen RF. 1992. No overlap in song repertoire size between yearling and older European Starlings *Sturnus vulgaris*. Ibis 134:72-76.
- Endler JA. 1992. Signals, signal conditions and the direction of evolution. The American Naturalist 139:S125-S153.
- Endler JA. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal signalling systems. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B 340:215-225.
- Espmark Y, Amundsen T, Rosenqvist T. 2000. Animal signals: signaling and signal design in animal communication. Trondheim: Tapir Academic Press.
- Fair JM, Hansen ES, Ricklefs RE. 1999. Growth, developmental stability and immune response in juvenile Japanese quails (*Coturnix coturnix japonica*). Proceedings of the Royal Society of London, Series B 266:1735-1742.
- Falconer DS, Mackay TF. 1996. Introduction to quantitative genetics, 3rd ed. Harlow: Longman.
- Farries MA. 2001. The oscine song system considered in the context of the avian brain: lessons learned from comparative neurobiology. Brain, Behaviour and Evolution 58:80-100.

- Feder ME, Hofmann GE. 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: Evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology* 61:243-282.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125:1-15.
- Folstad I, Karter AJ. 1992. Parasites, bright males, and immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139:603-622.
- Forstmeier W. 2005. Quantitative genetics and behavioural correlates of digit ratio in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 272:2641-2649.
- Forstmeier W, Burger C, Temnow K, Deregnacourt S. 2009. The genetic basis of zebra finch vocalizations. *Evolution* 63:2114-2130.
- Frank SA. 1996. Models of parasite virulence. *Quarterly Review of Biology* 71:37-78.
- Gahr M, GarciaSegura LM. 1996. Testosterone-dependent increase of gap-junctions in HVC neurons of adult female canaries. *Brain Research* 712:69-73.
- Galeotti P, Saino N, Perani E, Sacchi R, Møller AP. 2001. Age-related song variation in male barn swallows. *Italian Journal of Zoology* 68:305-310.
- Galeotti P, Saino N, Sacchi R, Møller AP. 1997. Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour* 53:687-700.
- Garamszegi LZ. 2005. Bird song and parasites. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:167-180.
- Garamszegi LZ. 2006. Comparing effect sizes across variables: generalization without the need for Bonferroni correction. *Behavioral Ecology* 17:682-687.
- Garamszegi LZ, Avilés JM. 2005. Brood parasitism by brown-headed cowbirds and the expression of sexual characters in their hosts. *Oecologia* 143:167-177.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Garamszegi LZ, Eens M, Erritzøe J, Møller AP. 2005b. Sexually size dimorphic brains and song complexity in passerine birds. *Behavioral Ecology* 16:335-345.
- 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.
- Garamszegi LZ, Eens M, Török J. 2008. Birds reveal their personality when singing. *PLoS ONE* 3:e2647.

- Garamszegi LZ, Eens M, Török J. 2009b. Behavioural syndromes and trappability in free-living collared flycatchers, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour* 77:803-812.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Garamszegi LZ, Møller AP. 2004. Extra-pair paternity and the evolution of bird song. *Behavioral Ecology* 15:508-519.
- Garamszegi LZ, Møller AP, Erritzøe J. 2003. The evolution of immune defense and song complexity in birds. *Evolution* 57:905-912.
- 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.
- Garamszegi LZ, Moreno J, Møller AP. 2006c. Avian song complexity is associated with high field metabolic rate. *Evolutionary Ecology Research* 8:75-90.
- Garamszegi LZ, Pavlova DZ, Eens M, Møller AP. 2007d. The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology* 18:86-96.
- Garamszegi LZ, Rosivall B, Hegyi G, Szöllösi 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.
- Garamszegi LZ, Török J, Hegyi G, Szöllösi E, Rosivall B, Eens M. 2007e. Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology* 113:246-256.
- Geberzahn N, Hultsch H, Todt D. 2002. Latent song type memories are accessible through auditory stimulation in a hand-reared songbird. *Animal Behaviour* 64:783-790.
- Gelter HP. 1987. Song differences between the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*, Collared Flycatcher *F. albicollis*, and their hybrids. *Ornis Scandinavica* 18:205-215.
- Gil D. 2003. Golden eggs: Maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds. *Ardeola* 50:281-294.
- Gil D, Biard C, Lacroix A, Spottiswoode C, Saino N, Puerta M, Møller AP. 2007. Evolution of yolk androgens in birds: development, coloniality and sexual dichromatism. *American Naturalist* 169:802-819.
- Gil D, Cobb JLS, Slater PJB. 2001. Song characteristics are age dependent in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour* 62:689-694.
- Gil D, Gahr M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology and Evolution* 17:133-141.

- Gil D, Graves J, Hazon N, Wells A. 1999. Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science* 286:126-128.
- Gil D, Leboucher G, Lacroix A, Cue R, Kreutzer M. 2004. Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. *Hormones and Behavior* 45:64-70.
- Gilbert WM, Carroll AF. 1999. Singing in a mated female Wilson's warbler. *Wilson Bulletin* 111:134-137.
- Glick B. 1983. Bursa of Fabricius. In: *Avian Biology* Farner DS, King JR, editors. New York: Academic Press. p. 443-500.
- Gontard-Danek M-C, Møller AP. 1999. The strength of sexual selection: a meta-analysis of bird studies. *Behavioral Ecology* 10:476-486.
- Gorman KB, Williams TD. 2005. Correlated evolution of maternally derived yolk testosterone and early developmental traits in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Biology Letters* 1:461-464.
- Götmark F. 1993. Conspicuous coloration in male birds is favoured by predation in some species and disfavoured in others. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 253:143-146.
- Goto N, Kodama H, Okada K, Fujimoto Y. 1978. Suppression of phytohaemagglutinin skin response in thymectomized chickens. *Poultry Science* 57:246-250.
- Grafe TU. 1996. Energetics of vocalization in the african reed frog (*Hyperokus marmoratus*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 114:235-243.
- Grafe TU, Thein J. 2001. Energetics of calling and metabolic substrate use during prolonged exercise in the European treefrog *Hyla arborea*. *Journal of Comparative Physiology* 171:69-76.
- Grafen A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144:517-546.
- Grant BR, Grant PR. 1992. Hybridization of bird species. *Science* 256:193-197.
- Grant BR, Grant PR. 1997a. Hybridization, sexual imprinting and mate choice. *American Naturalist* 149:1-28.
- Grant PR, Grant BR. 1997b. Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:7768-7775.
- Griskevicius V, Tybur JM, Sundie JM, Cialdini RB, Miller GF, Kenrick DT. 2007. Blatant benevolence and conspicuous consumption: When romantic motives elicit strategic costly signals. *Journal of Personality and Social Psychology* 93:85-102.
- Groothuis TGG, Müller W, von Engelhardt N, Carere C, Eising C. 2005. Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29:329-352.
- Gurven M, Allen-Arave W, Hill K, Hurtado M. 2000. "It's a Wonderful Life": signaling generosity among the Ache of Paraguay. *Evolution and Human Behavior* 21:263-282.
- Gustafsson L, Qvarnström A, Griffith SC. 1995. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature* 375:311-313.
- 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.

- Hale AM. 2004. Predation risk associated with group singing in a neotropical wood-quail. *Wilson Bulletin* 116:167-171.
- Hall ML. 2004. A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:415-430.
- Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. *Science* 218:384-387.
- Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Hasselquist D, Bensch S, Schantz Tv. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381:229-232.
- Hasselquist D, Marsh JA, Sherman PW, Wingfield JC. 1999. Is avian humoral immunocompetence suppressed by testosterone? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45:167-175.
- Hauber ME, Pearson HE, Reh A, Merges A. 2002. Discrimination between host songs by brood parasitic brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Animal Cognition* 5:129-137.
- Hawkes K, Bird RB. 2002. Showing off, handicap signaling, and the evolution of men's work. *Evolutionary Anthropology* 11:58-67.
- Hay L, Hudson FC. 1989. *Practical immunology*. Oxford: Blackwell.
- Hecking-Veltman J, Tenter AM, Dauschies A. 2001. Investigations on the prevalence of endo- and ectoparasites in stray cats in the area of Mönchengladbach, Germany. *Praktische Tierarzt* 82:563-574.
- Hegyi G, Szöllösi E, Jenni-Eiermann S, Török J, Eens M, Garamszegi LZ. 2010a. Nutritional correlates and mate acquisition role of multiple sexual traits in male collared flycatchers. *Naturwissenschaften* 97:567-576.
- Hegyi G, Szöllösi E, Jenni-Eiermann S, Török J, Eens M, Garamszegi LZ. 2010b. Nutritional reserve dynamics and sexual selection in the multiple signal system of male collared flycatchers. submitted manuscript.
- Helb H-W, Dowsett-Lemaire F, Bergmann H-H, Conrads K. 1985. Mixed singing in European songbirds: a review. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69:27-41.
- Hettyey A, Hegyi G, Puurtinen M, Hoi H, Török J, Penn DJ. 2010. Mate choice for genetic benefits: time to put the pieces together. *Ethology* 116:1-9.
- Hiebert SM, Stoddard PK, Arcese P. 1989. Repertoire size, territory acquisition and reproductive success in the song sparrow. *Animal Behaviour* 37:266-273.
- Hill GE. 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition- dependent trait. *Animal Behaviour* 40:563-572.
- Hindmarsh AM. 1984. Vocal mimicry in starlings. *Behaviour* 90:302-324.
- Hoelzel AR. 1986. Song characteristics and response to playback of male and female robins *Erithacus rubecula*. *Ibis* 128:115-127.
- Holland B, Rice WR. 1998. Chase-away sexual selection: Antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52:1-7.

- Hunt J, Brooks R, Jennions MD, Smith MJ, Bentsen CL, Bussiere LF. 2004. High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young. *Nature* 432:1024-1027.
- Hurd PL, Enquist M. 2005. A strategic taxonomy of biological communication. *Animal Behaviour* 70:1155-1170.
- Hutchison JB, Beyer C, Hutchison RE, Wozniak A. 1997. Sex differences in the regulation of embryonic brain aromatase. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 61:315-322.
- Ilmonen P, Hasselquist D, Langefors Å, Wiehn J. 2003. Stress, immunocompetence and leukocyte profiles of pied flycatchers in relation to brood size manipulation. *Oecologia* 136:148-154.
- Irwin DE, Bensch S, Price TD. 2001. Speciation in a ring. *Nature* 409:333-337.
- Irwin DE, Price T. 1999. Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity* 82:347-354.
- Iwasa Y, Pomiankowski A. 1994. The evolution of mate preferences for multiple sexual ornaments. *Evolution* 48:853-867.
- Jacobs LF. 1996. Sexual selection and the brain. *Trends in Ecology and Evolution* 11:82-86.
- Janowsky JS, Oviatt SK, Orwoll ES. 1994. Testosterone influences spatial cognition in older men. *Behavioral Neuroscience* 108:325-332.
- Jennions MD, Møller AP, Petrie M. 2001. Sexually selected traits and adult survival: a meta-analysis. *The Quarterly Review of Biology* 76:3-36.
- Kasumovic MM, Ratcliffe LM, Boag PT. 2003. Song structure may differ between male and female least flycatchers. *Wilson Bulletin* 115:241-245.
- Klasing K, Austic RE. 1984. Changes in protein synthesis due to an inflammatory challenge. *Proceedings Society Experimental Biology and Medicine* 176:285-291.
- Kokko H. 2001. Fisherian and "good genes" benefits of mate choice: how (not) to distinguish between them. *Ecology Letters* 4:322-326.
- Kokko H. 2003. Are reproductive skew models evolutionarily stable? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270:265-270.
- Kokko H, Brooks R, Jennions MD, Morley J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270:653-664.
- Kokko H, Brooks R, McNamara JM, Houston AI. 2002. The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269:1331-1340.
- Korsia S, Bottjer SW. 1991. Chronic testosterone treatment impairs vocal learning in male zebra finches during a restricted period of development. *Journal of Neuroscience* 11:2362-2371.
- Kose M, Møller AP. 1999. Sexual selection, feather breakage and parasites: the importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45:430-436.
- Kroodsma DE. 1977. Correlates of song organization among North American wrens. *The American Naturalist* 111:995-1008.
- Kroodsma DE. 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. In: *Acoustic communication in birds* Kroodsma DE, Miller EH, editors. London: Academic Press, Inc. p. 1-23.

- Lachmann M, Számadó S, Bergstrom CT. 2001. Cost and conflict in animal signals and human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98:13189-131394.
- Lambrechts M, Dhondt AA. 1986. Male quality, reproduction, and survival in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19:57-63.
- Lampe HM, Sætre G-P. 1995. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 262:163-167.
- Langmore NE. 1998. Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology and Evolution* 13:136-140.
- Langmore NE, Davies NB, Hatchwell BJ, Hartley IR. 1996. Female song attracts males in the alpine accentor *Prunella collaris*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 263:141-146.
- Leitner S. 2007. Environmental factors affecting song control and song perception in songbirds. *Journal for Ornithology* 148:S539-S545.
- Leitner S, Catchpole CK. 2004. Syllable repertoire and the size of the song control system in captive canaries (*Serinus canaria*). *Journal of Neurobiology* 60:21-27.
- Lemon RE, Perreault S, Weary DM. 1994. Dual strategies of song development in American redstarts, *Setophaga ruticilla*. *Animal Behaviour* 47:317-329.
- Levin RN. 1996. Song behaviour and reproductive strategies in a duetting wren, *Thryothorus nigricapillus*. 2. Playback experiments. *Animal Behaviour* 52:1107-1117.
- MacDougall-Shackleton EA, Derryberry EP, Hahn TP. 2002. Nonlocal male mountain white-crowned sparrows have lower paternity and higher parasite loads than males singing local dialects. *Behavioral Ecology* 13:682-689.
- MacDougall-Shackleton SA, Ball GF. 1999. Comparative studies of sex differences in the song-control system of songbirds. *Trends in Neuroscience* 22:432-436.
- MacDougall-Shackleton SA, Hulse SH, Ball GF. 1998. Neural correlates of singing behavior in male zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neurobiology* 36:421-430.
- Manning JT. 1985. Choosy females and correlates of male age. *Journal of Theoretical Biology* 116:349-354.
- Manning JT. 2002. Digit ratio. New Brunswick: Rutgers University Press.
- Marler P, Tamura P. 1962. Song dialects in three populations of white-crowned sparrows. *Condor* 64:368-377.
- Martin TE, Badyaev AV. 1996. Sexual dichromatism in birds: Importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution* 50:2454-2460.
- Martínez-Padilla J, Martínez J, Dávila JA, Merino S, Moreno J, Millán J. 2004. Within-brood size differences, sex and parasites determine blood stress protein levels in Eurasian Kestrel nestlings. *Functional Ecology* 18:426-434.
- Masman D, Dijkstra C, Daan S, Bult A. 1989. Energetic limitation of parental effort: field experiments in the kestrel (*Falco tinnunculus*). *Journal of Evolutionary Biology* 2:435-455.
- Maynard-Smith J, Harper DGC. 1995. Animal signals models and terminology. *Journal of Theoretical Biology* 177:305-311.

- Maynard-Smith J, Harper DGC. 2003. Animal signals. Oxford: Oxford University Press.
- Mazur A, Booth A. 1998. Testosterone and dominance in men. *Behavioral and Brain Sciences* 21:353-363.
- McCluskey LP, Lampson LA. 2001. Local immune regulation in the central nervous system by substance P vs. glutamate. *Journal of Neuroimmunology* 116:136-146.
- McCorkle JF, Olah I, Glick B. 1980. The morphology of the phytohemagglutinin-induced cell response in the chicken's wattle. *Poultry Science* 59:616-623.
- McGraw KJ. 2008. An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell & Melanoma Research* 21:133-138.
- Merino S, Martínez J, Barbosa A, Møller AP, de Lope F, Pérez J, Rodríguez-Caabeiro F. 1998. Increase in a heat-shock protein from blood cells in response of nestling house martins (*Delichon urbica*) to parasitism: an experimental approach. *Oecologia* 116:343-347.
- Merino S, Martínez J, Møller AP, Barbosa A, de Lope F, Rodríguez-Caabeiro F. 2002. Blood stress protein levels in relation to sex and parasitism of barn swallows (*Hirundo rustica*). *Ecoscience* 9:300-305.
- Miller GF. 2007. Sexual selection for moral virtues. *Quarterly Review of Biology* 82:97-125.
- Moffat SD, Hampson E. 1996. A curvilinear relationship between testosterone and spatial cognition in humans: Possible influence of hand preference. *Psychoneuroendocrinology* 21:323-337.
- Moffat SD, Zonderman AB, Metter EJ, Blackman MR, Harman SM, Resnick SM. 2002. Longitudinal assessment of serum free testosterone concentration predicts memory performance and cognitive status in elderly men. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism* 87:5001-5007.
- Møller AP. 1991a. Parasite load reduces song output in a passerine bird. *Animal Behaviour* 41:723-730.
- Møller AP. 1991b. Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility status. *The American Naturalist* 138:994-1014.
- Møller AP. 1998. Sperm competition and sexual selection. In: Sperm competition and sexual selection Birkhead TR, Møller AP, editors. London: Academic Press. p. 55-90.
- Møller AP. 2008. Flight distance of urban birds, predation and selection for urban life. *Behavioral Ecology and Sociobiology* in press.
- Møller AP, Birkhead TR. 1994. The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution* 48:1089-1100.
- Møller AP, Christe P, Lux E. 1999. Parasitism, host immune function, and sexual selection. *Quarterly Review of Biology* 74:3-20.
- Møller AP, Henry P-Y, Erritzøe J. 2000. The evolution of song repertoires and immune defence in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267:165-169.
- Møller AP, Nielsen JT, Garamszegi LZ. 2006. Song post exposure, song features and predation risk. *Behavioral Ecology* 17:155-163.
- Møller AP, Nielsen JT, Garamszegi LZ. 2008. Risk taking by singing males. *Behavioral Ecology* 19:41-53.
- Møller AP, Petrie M. 2002. Condition dependence, multiple sexual signals, and immunocompetence in peacocks. *Behavioral Ecology* 13:248-253.
- Møller AP, Pomiankowski A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:167-176.

- Møller AP, Rózsa L. 2005. Parasite biodiversity and host defenses: Chewing lice and immune response of their avian hosts. *Oecologia* 142:169-176.
- Møller AP, Saino N, Taramino G, Galeotti P, Ferrario S. 1998. Paternity and multiple signaling: effects of a secondary sexual character and song on paternity in the barn swallow. *The American Naturalist* 151:236-242.
- 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.
- Moreno J. 1989. Variation in daily energy expenditure in nesting northern wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Auk* 106:18-25.
- Moreno J, Gustafsson L, Carlson A, Pärt T. 1991. The cost of incubation in relation to clutch size in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 133:186-192.
- Moreno J, Merino S, Martínez J, Sanz JJ, Arriero E. 2002. Heterophil/lymphocyte ratios and heat-shock protein levels are related to growth in nestling birds. *Ecoscience* 9:434-439.
- Morimoto RI. 1991. Heat shock: the role of transient inducible responses in cell damage, transformation, and differentiation. *Cancer Cells* 3:295-301.
- Morton ES. 1996. A comparison of vocal behavior among tropical and temperate passerine birds. In: Ecology and evolution of acoustic communication in birds Kroodsma DE, Miller EH, editors. New York: Cornell University Press. p. 258-268.
- Mougeot F, Bretagnolle V. 2000. Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour* 60:647-656.
- Mougeot F, Redpath SM, Pieltney SB. 2006. Elevated spring testosterone increases parasite intensity in male red grouse. *Behavioral Ecology* 17:117-125.
- Müller-Graf CDM, Collins DA, Packer C, Woolhouse MEJ. 1997. *Schistosoma mansoni* infection in a natural population of olive baboons (*Papio cynocephalus anubis*) in Gombe Stream National Park, Tanzania. *Parasitology* 115:621-627.
- Nagy KA. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57:111-128.
- Nagy KA, Girard IA, Brown TK. 1999. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition* 19:247-277.
- Nakagawa S, Cuthill IC. 2007. Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* 82:591-605.
- Navara KJ, Hill GE, Mendonca MT. 2005. Variable effects of yolk androgens on growth, survival, and immunity in eastern bluebird nestlings. *Physiological and Biochemical Zoology* 78:570-578.
- Newton I. 1986. The sparrowhawk. Berkhamstead: Poyser.
- Nichols JD, Conroy MJ. 1996. Estimation of species richness. In: Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for mammals Wilson DE, Cole FR, Nichols JD, Rudran R, Foster MS, editors. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press. p. 227-234.
- Nottebohm F, Kasparian S, Pandazis C. 1981. Brain space for learned task. *Brain Research* 213:99-109.

- Nottebohm F, Nottebohm ME. 1978. Relationship between song repertoire and age in canary, *Serinus canarius*. Zeitschrift für Tierpsychologie 46:298-305.
- O'Loughlen AL, Rothstein SI. 1995. Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. Behavioral Ecology and Sociobiology 36:251-259.
- O'Loughlen AL, Rothstein SI. 2002. Ecological effects on song learning: delayed development is widespread in wild populations of brown-headed cowbirds. Animal Behaviour 63:475-486.
- Oberweger K, Goller F. 2001. The metabolic cost of birdsong production. Journal of Experimental Biology 204:3379-3388.
- Otis DL, Burnham KP, White GC, Anderson DR. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. Wildlife Monograph 62:1-135.
- Ots I, Kerimo AB, Ivankina EV, Ilyina TA, Hõrak P. 2001. Immune challenge affects basal metabolic activity in wintering great tits. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 268:1175-1181.
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. Nature 401:877-884.
- Parker TH, Tillin H. 2006. Male Blue Tits *Cyanistes caeruleus* choose early-leafing tree species during spring dawn chorus. Bird Study 53:253-257.
- Parsons PA. 1991. Evolutionary rates: stress and species boundaries. Annual Review of Ecology and Systematics 22:1-18.
- Pärt T. 1994. Male philopatry confers a mating advantage in the migratory collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. Animal Behaviour 48:401-409.
- Pärt T, Qvarnström A. 1997. Badge size in collared flycatchers predicts outcome of male competition over territories. Animal Behaviour 54:893-899.
- Pavlova D, Pinxten R, Eens M. 2005. Female song in European Starlings: Sex differences, complexity, and composition. Condor 107:559-569.
- Payne RB. 1983. Bird songs, sexual selection and female mating strategies. In: Social behavior of female vertebrates Waser S, editor. New York: Academic Press. p. 55-90.
- Penn DJ. 2002. The scent of genetic compatibility: Sexual selection and the major histocompatibility complex. Ethology 108:1-21.
- Peters A. 2000. Testosterone treatment is immunosuppressive in superb fairy-wrens, yet free-living males with high testosterone are more immunocompetent. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 267:883-889.
- Poulin R. 1992. Determinants of host-specificity in parasites of freshwater fishes. International Journal for Parasitology 22:753-758.
- Proudman CJ, Holmes MA, Sheoran AS, Edwards SER, Trees AJ. 1997. Immunoepidemiology of the equine tapeworm *Anoplocephala perfoliata*: Age-intensity profile and age-dependency of antibody subtype responses. Parasitology 114:89-94.
- Råberg L, Grahn M, Hasselquist D, Svensson E. 1998. On the adaptive significance of stress-induced immunosuppression. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 265:1637-1641.
- Raikow RJ. 1986. Why are there so many kinds of passerine birds. Systematic Zoology 35:255-259.

- Read AF, Weary DM. 1990. Sexual selection and the evolution of bird song: A test of the Hamilton-Zuk hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26:47-56.
- Read AF, Weary DM. 1992. The evolution of bird song: comparative analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 338:165-187.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291-318.
- Redpath SM, Appleby MB, Petty SJ. 2000. Do male hoots betray parasite loads in Tawny Owls? *Journal of Avian Biology* 31:457-462.
- Rehbein S, Lutz W, Visser M, Winter R. 2002. Investigation of the parasite fauna of game animals of Northrhine-Westfalia. 3. Endoparasites of red deer. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 48:69-93.
- Rehsteiner U, Geisser H, Reyer H. 1998. Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the differences. *Animal Behaviour* 55:1471-1481.
- Ritchison G. 1983. The function of singing in female Black-headed Grosbeaks (*Pheucticus melanocephalus*): family-group maintenance. *Auk* 100:105-116.
- Roberts ML, Buchanan KL, Evans MR. 2004. Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence. *Animal Behaviour* 68:227-239.
- Rogers AC. 2005. Male and female song structure and singing behaviour in the duetting eastern whipbird, *Psophodes olivaceus*. *Australian Journal of Zoology* 53:157-166.
- Romano M, Rubolini D, Martinelli R, Alquati AB, Saino N. 2005. Experimental manipulation of yolk testosterone affects digit length ratios in the ring-necked pheasant (*Phasianus colchicus*). *Hormones and Behavior* 48:342-346.
- Rowe L, Houle D. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 263:1415-1421.
- Rubolini D, Romano M, Martinelli R, Leoni B, Saino N. 2006a. Effects of elevated yolk testosterone levels on survival, growth and immunity of male and female yellow-legged gull chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:344-352.
- Rubolini D, Romano M, Martinelli R, Leoni B, Saino N. 2006b. Effects of prenatal yolk androgens on armaments and ornaments of the ring-necked pheasant. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:549-560.
- Sætre G-P. 2000. Sexual signals and speciation. In: *Animal signals: signaling and signal design in animal communication* Espmark Y, Amundsen T, Rosenqvist G, editors. Trondheim: Tapir Academic Press. p. 237-257.
- Sætre G-P, Borge T, Lindell J, Moum T, Primmer CR, Sheldon BC, Haavie J, Johnsen A, Ellegren H. 2001a. Speciation, introgressive hybridization and non-linear rate of molecular evolution in flycatchers. *Molecular Ecology* 10:737-749.
- Sætre G-P, Dale S, Slagsvold T. 1994. Female pied flycatchers prefer brightly coloured males. *Animal Behaviour* 48:1407-1416.
- Sætre G-P, Moum T, Bures S, Krål M, Adamjan M, Moreno J. 1997a. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387:589-592.

- Sætre GP, Borge T, Lindell J, Moum T, Primmer CR, Sheldon BC, Haavie J, Johnsen A, Ellegren H. 2001b. Speciation, introgressive hybridization and nonlinear rate of molecular evolution in flycatchers. *Molecular Ecology* 10:737-749.
- Sætre GP, Borge T, Lindroos K, Haavie J, Sheldon BC, Primmer CR, Syvänen A-C. 2003. Sex chromosome evolution and speciation in *Ficedula* flycatchers. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B* 270:53-59.
- Sætre GP, Kral M, Bures S, Ims RA. 1999. Dynamics of a clinal hybrid zone and a comparison with island hybrid zones of flycatchers (*Ficedula hypoleuca* and *F. albicollis*). *Journal of Zoology (London)* 247:53-64.
- Sætre GP, Moum T, Bures S, Kral M, Adamjan M, Moreno J. 1997b. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387:589-592.
- Saino N, Galeotti P, Sacchi R, Møller AP. 1997. Song and immunological conditions in male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology* 8:364-371.
- Saino N, Møller AP. 1995. Testosterone correlates of mate guarding, singing and aggressive behaviour in male barn swallows, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 49:465-472.
- Saino N, Romano M, Sacchi R, Ninni P, Galeotti P, Møller AP. 2003. Do male barn swallows (*Hirundo rustica*) experience a trade-off between the expression of multiple sexual signals? *Behavioral Ecology and Sociobiology* in press.
- Salomon M, Hemim Y. 1992. Song variation in the chiffchaffs (*Phylloscopus-Collybita*) of the western Pyrenees - the contact zone between the *Collybita* and *Brehmii* forms. *Ethology* 92:265-282.
- Sanz JJ, Moreno J, Merino S, Tomás G. 2004. A trade-off between two resource-demanding functions: post-nuptial moult and immunity during reproduction in male pied flycatchers. *Journal of Animal Ecology* 73:441-447.
- Schlinger BA. 1997. Sex steroids and their actions on the birdsong system. *Journal of Neurobiology* 33:619-631.
- Schwabl H. 1993. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 90:11446-11450.
- Searcy WA, Andersson M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:507-533.
- Searcy WA, Nowicki S. 2000. Male-male competition and female choice in the evolution of vocal signaling. In: *Animal signals: signaling and signal design in animal communication* Espmark Y, Amundsen T, Rosenqvist T, editors. Trondheim: Tapir Academic Press. p. 301-315.
- Searcy WA, Nowicki S. 2005. *The evolution of animal communication*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Searcy WA, Yasukawa K. 1996. Song and female choice. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* Kroodsma DE, Miller EH, editors. Ithaca: Cornell University Press. p. 454-473.
- Seddon N, Tobias JA. 2006. Duets defend mates in a suboscine passerine, the warbling antbird (*Hypocnemis cantator*). *Behavioral Ecology* 17:73-83.

- Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19:372-378.
- Silva N, Avilés JM, Danchin E, Parejo D. 2008. Informative content of multiple plumage-coloured traits in female and male European Rollers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:1969-1979.
- Slabbekoorn H, Smith TB. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 357:493-503.
- Smits JE, Bortolotti GR, Tella JL. 1999. Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Functional Ecology* 13:567-572.
- Sockman KW, Schwabl H. 2000. Yolk androgens reduce offspring survival. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267:1451-1456.
- Soler JJ, Martínez JG, Soler M, Møller AP. 1999. Host sexual selection and cuckoo parasitism: An analysis of nest size in sympatric and allopatric magpie *Pica pica* populations parasitized by the great spotted cuckoo *Clamator glandarius*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:1765-1771.
- Sørensen JG, Kristensen TN, Loeschcke V. 2003. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters* 6:1025-1037.
- Speakman JR. 1997. Doubly labeled water: theory and practice. London: Chapman and Hall.
- Strasser R, Schwabl H. 2004. Yolk testosterone organizes behavior and male plumage coloration in house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:491-497.
- Surai PF. 2002. Natural antioxidants in avian nutrition and reproduction. Nottingham: Nottingham University Press.
- Suthers RA, Goller F, Pytte C. 1999. The neuromuscular control of birdsong. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 354:927-939.
- Számadó S. 2010. The fallacy of the handicap principle and the alternative mechanisms of honest signalling. *Animal Behaviour* in press.
- Székely T, Catchpole CK, DeVoogd A, Marchl Z, DeVoogd T. 1996. Evolutionary changes in a song control area of the brain (HVC) are associated with evolutionary changes in song repertoire among European warblers (Sylviidae). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 263:607-610.
- Thomas F, Renaud F, DeMeeüs T, Cezilly F. 1995. Parasites, age and the Hamilton-Zuk hypothesis: Inferential fallacy? *Oikos* 74:305-309.
- Tieleman BI, Williams JB. 2000. The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 73:461-479.
- Titus RC, Ketterson ED, Nolan V. 1997. High testosterone prior to song crystallization inhibits singing behavior in captive yearling dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Hormones and Behavior* 32:133-140.
- Toivanen P, Toivanen A. 1987. Avian immunology: basis and practice. Boca Raton: CRC Press.
- Tomás G, Merino S, Martínez J, Moreno J, Sanz JJ. 2005. Stress protein levels and blood parasite infection in blue tits (*Parus caeruleus*): a medication field experiment. *Annales Zoologici Fennici* 42:45-56.

- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Sexual selection and the descent of man
Cibulka B, editor. Chicago: Aldine. p. 139-179.
- Uller T, Eklof J, Andersson S. 2005. Female egg investment in relation to male sexual traits and the
potential for transgenerational effects in sexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*
57:584-590.
- Uyehara JC, Narins PM. 1995. Nest defense by willow flycatchers to brood-parasitic intruders. *Condor*
97:361-368.
- Vallet E, Kreutzer M. 1995. Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal*
Behaviour 49:1603-1610.
- van Dongen WFD, Mulder RA. 2009. Multiple ornamentation, female breeding synchrony, and extra-pair
mating success of golden whistlers (*Pachycephala pectoralis*). *Journal of Ornithology* 150:607-
620.
- Vas Z, Csörgő T, Møller AP, Rózsa L. 2008. The feather holes on the barn swallow *Hirundo rustica* and
other small passerines are probably caused by *Brueelia* spp. lice. *Journal of Parasitology* 94:1438–
1440.
- Veen T, Borge T, Griffith SC, Sætre GP, Bures S, Gustafsson L, Sheldon BC. 2001. Hybridization and
adaptive mate choice in flycatchers. *Nature* 411:45-50.
- Vehrencamp SL. 2000. Handicap, index, and conventional signal elements of bird song. In: *Animal*
signals: signaling and signal design in animal communication Espmark Y, Amundsen T,
Rosenqvist T, editors. Trondheim: Tapir Academic Press. p. 277-300.
- Vehrencamp SL, Bradbury JB, Gibson RM. 1989. The energetic cost of display in male sage grouse.
Animal Behaviour 38:885-896.
- von Haartman L. 1949. Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung. *Acta Zoologica*
Fennica 67:3-57.
- von Schantz T, Bensch S, Grahn M, Hasselquist D, Wittzell H. 1999. Good genes, oxidative stress and
condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:1-
12.
- Wagner WE, Sullivan BK. 1995. Sexual selection in the Gulf Coast toad, *Bufo valliceps*: female choice
based on variable characters. *Animal Behaviour* 49:305-319.
- Wallin L. 1987. Integration of a call into the song of the Collared Flycatcher: adaptive compensation for
broadcast efficiency. *Ornis Scandinavica* 18:42-46.
- Wang ZX, Devries GJ. 1995. Androgen and estrogen effects on vasopressin messenger-RNA expression in
the medial amygdaloid nucleus in male and female rats. *Journal of Neuroendocrinology* 7:827-
831.
- Ward BC, Nordeen EJ, Nordeen KW. 1998. Individual variation in neuron number predicts differences in
the propensity for avian vocal imitation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*
95:1277-1282.
- Ward S, Lampe HM, Slater PJB. 2004. Singing is not energetically demanding for pied flycatchers,
Ficedula hypoleuca. *Behavioral Ecology* 15:477-484.

- Ward S, Slater PJB. 2004. The energetic cost of bird song. In: 2nd European Conference on Behavioural Biology. Groningen, The Netherlands.
- Weatherhead PJ, Metz KJ, Bennett GF, Irwin RE. 1993. Parasite faunas, testosterone and secondary sexual traits in male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:13-23.
- Weatherhead PJ, Metz KJ, Shutler D, Muma KE, Bennett GF. 1995. Blood parasites and dominance in captive blackbirds. *Journal of Avian Biology* 26:121-123.
- Wedekind C. 1994. Handicaps not obligatory in sexual selection for resistance genes. *Journal of Theoretical Biology* 170:57-62.
- Whaling CS, Nelson DA, Marler P. 1995. Testosterone-induced shortening of the storage phase of song development in birds interferes with vocal learning. *Developmental Psychobiology* 28:367-376.
- Wild JM. 1997. Neural pathways for the control of bird song production. *Journal of Neurobiology* 33:653-670.
- Wildenthal JL. 1965. Structure in primary song of the mockingbird (*Mimus polyglottos*). *Auk* 82:161-189.
- Wiley C, Bengtson JM, Svedin N, Qvarnström A. 2005. Hybridization cost of delayed maturation of secondary sexual traits in the collared flycatcher. *Evolution* 59:2711-2716.
- Wiley RH. 1983. The evolution of communication: information and manipulation. In: *Communication* Halliday TR, Slater PJB, editors. Oxford: Blackwell. p. 82-113.
- Wiley RH. 1992. Errors, exaggeration and deception in animal communication. In: *Behavioural mechanisms in evolutionary ecology* Real LA, editor. London: University of Chicago Press. p. 157-189.
- Williams H, Connor DM, Hill JW. 2003. Testosterone decreases the potential for song plasticity in adult male zebra finches. *Hormones and Behavior* 44:402-412.
- Yasukawa K. 1981. Male quality and female choice of mate in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Ecology* 62:922-929.
- Yu AC, Margoliash D. 1996. Temporal hierarchical control of singing in birds. *Science* 273:1871-1875.
- Zahavi A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53:205-214.
- Zahavi A, Zahavi A. 1997. *The handicap principle*. Oxford: Oxford University Press.
- Zuk M, Kolluru GR. 1998. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Quarterly Review of Biology* 73:415-438.

8. AZ ÉRTEKEZÉSBEN KÖZVETLENÜL FELHASZNÁLT SAJÁT KÖZLEMÉNYEK LISTÁJA

- 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.