

MTA Doktori Pályázat  
Doktori Értekezés Tézisei

---

# Kooperáció és konfliktus a szülők között: abiotikus és szociális hatások

---

Kosztolányi András

Budapest, 2024



## 1. Bevezetés és célkitűzések

Az utódgondozás az egyik legváltozatosabb szociális viselkedés, amelynek a kialakulása és fennmaradása régóta foglalkoztatja az evolúcióbiológusokat (Clutton-Brock, 1991; Kosztolányi és Székely, 2002). Változatos például a szülők által nyújtott gondozás módja és formája, és a nemenkénti időtartama és időzítése (McGraw és mtsai., 2010). Fontos, hogy ez a változatosság nem csak nagyobb rendszertani egységek között állhat fenn, hanem populációk, és akár egyedek között is (Kosztolányi és Székely, 2002). Az utódgondozás az állatvilágban a fiziológiai és viselkedési adaptációk széles skáláját foglalja magában, és leggyakrabban a nőtényeknél figyelhető meg (Royle és mtsai., 2012). Az utódok kétszülős gondozása azonban a taxonok széles körében előfordul, pl. a rovarok, halak, kétélűek és emlősök között is (Clutton-Brock, 1991; McGraw és mtsai., 2010; Steinegger és Taborsky, 2007; Tallamy, 1999; Wells, 2007), és bizonyos csoportokban, például a madaraknál ez a jellemző utódgondozási forma (Cockburn, 2006; Reynolds és mtsai., 2002).

A kétszülős utódgondozás két, általában nem rokon egyed közötti kooperáció leggyakoribb formája az állatok és az emberek szociális viselkedésében (McNamara és Weissing, 2010). Ha a szülők kooperálnak, azzal növelhetik az utódaik túlélését, míg ha csökkentik a gondozásuk mértékét, azzal erőforrásaikat a túlélésre és későbbi szaporodásra használhatják (Houston és mtsai., 2005; Kvarnemo, 2010; Trivers, 1972). Ezért az utódgondozás alatti együttműködés magában hordozza a konfliktus lehetőségét is (Arnqvist és Rowe, 2005; Houston és mtsai., 2005; Lessells, 1999; Trivers, 1972): a szülők a gondozás költségeit egyedileg fizetik, míg mindkét biológiai szülő osztozik a gondozás hasznán a túlélő utódokon keresztül. Ezért a kétszülős gondozás a közjavak játékára emlékeztet, és mindkét szülőnek megvan a kísértése arra, hogy kihasználja a másik fél befektetéseit (Houston és mtsai., 2005; Rankin és mtsai., 2007).

Az állatok változatos módon alkalmazkodtak a konfliktus és a kooperáció egyensúlyának megteremtéséhez az utódgondozás során (McGraw és mtsai., 2010; Reynolds és mtsai., 2002; Tallamy, 1999), és jelentős elméleti irodalom foglalkozik a kétszülős utódgondozás kialakulásával és fennmaradásával (pl. Alonso-Alvarez és Velando, 2012; Houston és Davies, 1985; Klug és mtsai., 2012; McNamara és Leimar, 2020). A modellek egyöntetűen azt prediktálják, hogy ha a kétszülős gondozás jelentősen javítja az utódok kondícióját és túlélését az egyszülős gondozáshoz képest, akkor kétszülős gondozás kialakulása várható.

A kétszülős utódgondozás kialakulását befolyásoló ökológiai és szociális tényezők meghatározása évtizedek óta a kutatások egyik fontos célkitűzése (Jen-

nions és Kokko, 2010; Lack, 1968; McGraw és mtsai., 2010; Wilson, 1975). Egy régóta fennálló hipotézis azt javasolja, hogy a kétszülős gondozás elengedhetetlen lehet, ha a fizikai környezet zord és barátságtalan, és így lényegesen eltér a fejlődő embrió számára optimális környezettől, és ezért kihívásokat állít a szülőkkel szemben az utódok nevelésében és védelmezésében („zord környezet hipotézis”, „harsh environment hypothesis”, Lack, 1968; Moss és Moore, 2021; Wilson, 1975). Továbbá az egyedek ivarspecifikus specializálódása bizonyos szülői feladatokra („task specialization”) ugyancsak a kétszülős gondozás kialakulását segítheti elő: ha az egyik szülő csak a gondozási feladatok egy részét tudja ellátni (pl. etetés vagy védelem), akkor mindkét szülőre szükség lehet az utódok sikeres felneveléséhez (Barta és mtsai., 2014; Henshaw és mtsai., 2019).

A szülők közötti konfliktus feloldásának egyik formája az utódok dezertálása, azaz a még nem független utódok gondozásának felhagyása az egyik vagy akár mindkét szülő által (Szőkely és mtsai., 1996). Ha a gondozás relatív költségei magasak, és így meghaladják a gondozás lehetséges előnyeit, akkor a szülőnek előnyös lehet, ha felhagy a gondozás minden formájával és elhagyja az utódait, ami lehetővé teheti számára, hogy több időt és energiát fordítson a jövőbeni szaporodási kísérletekre (McNamara és mtsai., 2000; Owens, 2002; Szőkely és mtsai., 1996). Lényeges, hogy a dezertálás nyeresége az elhagyott partner viselkedésétől és az elhagyott utódra háruló költségektől is függ (Houston és mtsai., 2005), hiszen ha az egyedül maradt szülő nem kompenzálja (vagy nem tudja kompenzálni) a másik szülő hiányát, az utódok növekedése és túlélése kárt szenvedhet (Klug és mtsai., 2012; Lehtonen és mtsai., 2011; Pilakouta és mtsai., 2018).

A kétszülős, a csak hím és a csak nőstény gondozás evolúciós sokféleségének megértése több szempontból is fontos. Egyrészt a költségek és hasznok révén az utódgondozás hatással van a fajok életmenet-evolúciójára (Roff, 2002). Másrészt az utódgondozás mintázata befolyásolja a nemi szerepeket és a szexuális szelekciót (Clutton-Brock és Parker, 1992; Fromhage és Jennions, 2016), valamint a szexuális konfliktus mértékét (Lessells, 2012; McNamara és Wolf, 2015), és ezért jelentős hatással lehet a szaporodási rendszerek evolúciójára (Reynolds, 1996). Továbbá az utódgondozás sok fajnál fontos meghatározója a reprodukzív sikernek, így alapvetően befolyásolhatja a populációdinamikát és a populációk életképességét (Holman és Kokko, 2013).

Az értekezésben a nemek párzási és utódgondozó viselkedését és a szülők közötti kooperációt és konfliktust befolyásoló tényezők hatását vizsgálom terepi megfigyelések és kísérletek sorozatával két különböző modellrendszerrel használva: egy kis méretű partimadarat, a széki lilét (*Charadrius alexandrinus* és közeli rokon fajokat) és egy feltételezetten kétszülős utódgondozással rendelkező bogár-

fajt, a nagyfejű csajkót (*Lehrus apterus*). E két rendszer különböző okokból igen megfelelő a vizsgált kérdések megválaszolására. Egyrészt a széki lile rendkívül változatos párzási és utódgondozó viselkedéssel rendelkezik akár egy populáción belül is, tehát várhatóan ebben a fajban az egyedek rendelkeznek azzal a képességgel, hogy az utódgondozással összefüggő költségek és hasznok megváltozására reagáljanak, és így az azokra adott válasz vizsgálható (Kosztolányi és Székely, 2002). Másrészt a nagyfejű csajkó az egyik gyakran idézett példája a kétszülős utódgondozásnak és a szülői szerepekre való specializálódásnak a gerinctelenekben, így megfelelő alany lehet a szülői kooperáció és a szerepekre specializálódás közötti kapcsolat vizsgálatához (Barta és mtsai., 2014).

Az értekezés három részre tagolódik. Az első részben a lile szülők közötti munkamegosztást és annak abiotikus faktoroktól (hőmérséklet, napsugárzás) való függését vizsgálom a kotlás során, ami a madarak leggyakoribb utódgondozási formája (Deeming, 2002), és ami jelentős idő- és energiaköltségekkel, továbbá predációs veszéllyel is járhat (Amat és Masero, 2004; Reid és mtsai., 2002). Először azt mutatom be, hogy egy zord, extrém meleg környezetben élő populációban hogyan hat a hőmérséklet a nemek napi kotlási mintázatára (1. vizsgálat<sup>1</sup>). Majd egy hasonlóan meleg környezetben élő populációban végzett megfigyeléssel és kísérlettel a fészek árnyékot adó növényzettakarásának hatását mutatom be a szülői munkamegosztásra (2. vizsgálat). Majd kísérletesen vizsgálom (3. vizsgálat), hogy a fészek hőmérsékleti viszonyainak megváltoztatása hogyan befolyásolja a szülők közötti egyezkedést a munkamegosztásról. Majd a hőmérséklet hatását, illetve a hőmérséklet változékonyságának hatását a kotlási munkamegosztásra multipopulációs szinten mutatom be két lilefaj 10 populációjának kotlási adatait (4. vizsgálat), illetve 12 lilefaj 36 populációjának befogási adatait (5. vizsgálat) használva. Ebben az utóbbi munkában a klímaváltozás lehetséges hatásait is vizsgáltuk a szülői kooperációra.

A második részben a kelés utáni fiókanevelési időszakra koncentrálok és azt vizsgálom, hogy milyen tényezők befolyásolják az utóddeztálást, ami a széki lilénél gyakori viselkedés (Kosztolányi és mtsai., 2006). Elsőként egy terepi adatokon alapuló demográfiai modell segítségével arra kerestük a választ, hogy mi lehet az oka a gyakoribb tojó dezertálásnak a széki lilénél (6. vizsgálat). Majd megvizsgáltuk, hogy mi az oka a családok fiókanevelő területek közötti mozgásának (7. vizsgálat), ami befolyásolja a dezertálás valószínűségét, és így a gondozási mintázatokat. A partimadarak utóddeztálásáról rendelkezésre álló egyik legrészletesebb adatsor segítségével vizsgáltuk az utóddeztálás költségeit és hasznait

---

<sup>1</sup>A bemutatott 1-14. vizsgálatok az értekezés 4-17. fejezeteiben találhatóak.

(8. vizsgálat). Majd az utóddeztálás fiziológiai hátterét vizsgáltuk a szülők hormonszintjeinek elemzésével (9. vizsgálat).

A harmadik rész a nagyfejű csajkó szaporodási és utódgondozási rendszerét vizsgálja. Elsőként egy meglepő eredményt mutatok be, ahol azt találtuk, hogy a nagyfejű csajkók utódgondozó rendszerében a hímek szerepe eltér az irodalmi adatoktól (10. vizsgálat). Majd kísérletesen vizsgáltuk két olyan szociális változó (a felnőttkori ivararány és az egyedsűrűség) hatását az utódgondozásra és a szaporodási sikerre, amelyeket gyakran hoznak összefüggésbe az utódgondozási mintázatok változatosságával (11. vizsgálat). A harmadik vizsgálatban a kis és nagy méretű betolakodók (amelyekről feltételezhető, hogy különböző párzási taktikákat alkalmaznak) sikerességét hasonlítjuk össze rezidens-betolakodó összecsapásokban a csajkók föld alatti fészkének bejáratánál (12. vizsgálat). Míg a negyedik vizsgálat a különböző méretű hímek pre- és posztkopulációs befektetésének arányát elemzi (13. vizsgálat). Végül a nemek és a különböző méretű egyedek szaporodási befektetése és immunválasza közötti összetett kapcsolatokat mutatom be (14. vizsgálat).

## 2. Vizsgálati módszerek

### 2.1. Vizsgált fajok

Az értekezés első két részében bemutatott vizsgálatokban a széki lilét (*Charadrius alexandrinus*) és közeli rokon fajokat használtunk modellrendszerként. A széki lile egy kis méretű (testtömege 40-45 g), földön fészkelő parimadár. Az észak-amerikai testvérfajával (*Charadrius nivosus*) együtt kozmopolita elterjedésű és az Antarktisz és Ausztrália kivételével minden kontinensen költ (Piersma és Wiersma, 1996). Megtalálható mind mérsékelt övi, mind szubtrópusi területeken tengerpartokon, szikeseken, sóleparlókon vagy félsivatagos területeken. Nyílt, növényzettel kevésbé borított területeken fészkel és neveli fiókáit, így a szülők és fiókáik viselkedése könnyen megfigyelhető és a kirepülési siker becsülhető.

A tojásokat mindkét szülő kotolja, és mivel olyan területeken is költenek, ahol a talaj hőmérséklete meghaladhatja a 60 °C-t, és mivel a fészkek elhelyezkedése változatosságot mutat a fészkek növényzet általi árnyékoltságában (bokor alá vagy nyílt területre lerakott tojások, Amat és Masero, 2004), így ideális anyja az abiotikus környezet (környező hőmérséklet, napsugárzás) kotlási viselkedést és szülői kooperációt befolyásoló hatásainak vizsgálatára, és a zord környezet hipotézis tesztelésére.

A fészekhagyó fiókák a kelés után önállóan táplálkoznak, és a szülők védelmezik és melengetik a fiókákat (Székely és Cuthill, 1999). Azonban nem mindig vesz részt mindkét szülő a fiókák gondozásában: a kikelés után az egyik szülő (rendszerint a tojó) elhagyhatja a családot. Ezután a dezertált, magára hagyott szülő egyedül gondoz, míg a dezertáló szülő újra párba állhat és új költésbe kezdhet ugyanabban a szaporodási időszakban (Amat és mtsai., 1999). Így poliandria, poligínia és monogámia, egyaránt előfordulhat csak hím, csak nőtény és kétszülős gondozás mellett egyetlen populáción belül (Kosztolányi és mtsai., 2006). Ez a kétszülős kotlásból a kétszülős/egyszülős fiókagondozásba való átmenet egy kiváló paradigma annak vizsgálatára, hogy mi befolyásolja a szülők közötti kooperációt ill. konfliktust.

Az értekezés harmadik részében vizsgált nagyfejű csajkó (*Lethrus apterus*) egy kelet-európai elterjedésű röpképtelen, több évig élő, iteropár bogárfaj. A nemek ivari dimorfizmust mutatnak. Csak a hímeknek van két ventrális mandibula nyúlványuk („agyar”, Wilson, 1971). Ezek a képletek valószínűleg szerepet játszanak az intraszexuális küzdelmek eldöntésében. Továbbá a hímek általában nagyobbak, mint a nőtények, de jelentős testméretbeli variabilitás van a nemeken belül is.

Az egyedek csak a március és június közötti szaporodási időszakban aktívak, az év többi részét a földbe ásva töltik. A párba állt bogarak egy 50-90 cm mély járatot készítenek, amely hat-nyolc költőkamrában végződik, amelyek mindegyikébe egy-egy tojást raknak (Clutton-Brock, 1991; Wilson, 1971). A tojások lerakása folyamatos a szaporodási időszak alatt. Az egyes tojások lerakása után a szülők a járat közeléből leveleket gyűjtenek, amelyeket behúznak a járatba, ahol a költőkamrában egy golyót formálnak belőlük. Elegendő levél összegyűjtése után lezárják a kamrát és elkezdik a következőt. A lebomló levélrészek egyetlen táplálékforrásként szolgálnak a lárváknak, amelyek néhány hét alatt kifejlődnek, de egészen a következő tavaszig a föld alatt a bábölcsőben maradnak (Frantsevich és mtsai., 1977).

A nagyfejű csajkó azon kevés bogárfajok egyike, amelyeknél kétszülős utódgondozást írtak le, és az irodalomban gyakran említik ezt a fajt a kétszülős utódgondozás és a nemek közötti munkamegosztás és különböző szerepekre való specializálódás példájaként (Clutton-Brock, 1991; Trumbo, 1996; Wilson, 1971): míg a hím védi a fészket a betolakodóktól és levágott leveleket húz a föld alatti fészkekbe, addig a nőtény golyókat formál a begyűjtött levelekből a költőkamrákban. Az őrző hímek gyorsan reagálnak, amikor egy rivális közeledik a fészkekhez, és a hímek találkozása gyakran összecsapáshoz vezet (Frantsevich

és mtsai., 1977). A fészekőrzés valószínűsíthető célja a nőstények páron kívüli párzásának megakadályozása és az apaság biztosítása.

## 2.2. Vizsgálati területek és terepi módszerek

A csak egy populációt érintő széki lile vizsgálatokat három populációban végeztük 1996 és 2010 között: Tuzla-tó, Dél-Törökország; Al Wathba, Egyesült Arab Emírségek és Farasan-szigetek, Szaúd-Arábia. A multipopulációs vizsgálatok pedig az Antarktisz kivételével minden földrészt lefedtek. A terepmunka során a Székely és Kosztolányi (2006) útmutatójában leírt módszereket követtük. A fészkeket a potenciális fészkelő területek bejárásával, vagy a kotló vagy fészekre visszatérő szülők leshelyről való megfigyelésével találtuk meg. A szülőket vagy a kotlás alatt fogtuk be fészekvarsával, vagy úgy, hogy a kézzel befogott kis fiókáikat egy teaszűrő alá helyeztük és a fiókák fölé raktuk a fészekvarsát. A fiókákat vagy a fészekcsészében fogtuk be a kelés napján vagy az első találkozáskor, ha a fiókák már elhagyták a fészekcsészét. A befogáskor a szülőket színes gyűrűk egyedi kombinációjával láttuk el, és mértük az egyedek tarsushosszát, szárnyhosszát és testtömegét. A genetikai és hormonvizsgálatokhoz kis mennyiségű vért vettünk. A szülők kotlási viselkedését személyes megfigyeléssel, fészekkamera segítségével vagy a szülők faroktollaira ragasztott transzponderek (RFID chippek) segítségével rögzítettük. A kirepülési siker és a fióka gondozó viselkedés mintázatának meghatározásához a családokat 2-3 naponta felkerestük 25 napos korukig (kirepülés kora), vagy amíg a fiókák el nem pusztultak. Minden alkalommal feljegyeztük a gondozó szülő(k) számát és nemét és a fiókák számát.

A nagyfejű csajkós vizsgálatokat három magyarországi populációban végeztük 2013 és 2017 között: Dorogháza, Csobánka és Debrecen. A bogarakat vagy a földfelszínről fogtuk be vagy a járatukból csaltuk ki egy fűszál segítségével. Ha a vizsgálathoz szükség volt egyedi jelölésre, akkor az egyedek előtorát és szárnyfedőit egyedi, különböző színű számkombinációkkal jelöltük lakkfilccel. Feljegyeztük a befogott egyedek előtor (pronotum) szélességét és bizonyos esetekben a testtömeget, továbbá a hímek agyarhosszát. A szaporodási siker meghatározásához a járatokat ősszel kiástuk, majd megszámloltuk és lemértük az utódokat, illetve meghatároztuk a nemüket (a mandibuláris agyarok megléte vagy hiánya alapján).



### 3. Az eredmények rövid összefoglalása

Az abiotikus környezet (hőmérséklet és napsugárzás) hatását a szülők közötti együttműködésre a kotlás során öt tanulmányban vizsgáltuk. Az 1. vizsgálatban<sup>2</sup> kimutattuk, hogy a hímek és tojók kotlási viselkedése (fészken töltött idő, váltások a nemek között) és a környezeti hőmérséklet közötti kapcsolat összetett: nemlineáris és változik a nap folyamán. A hőmérséklet a nemekre különböző hatással volt, különösen a déli órákban, amikor az emelkedő hőmérséklettel a hímek növelték, míg a tojók csökkentették a kotlási idejüket. Ez fokozottabb kooperációhoz vezetett a szülők között a meleg déli órákban, ami segíthet a szülőknek a hőstressz leküzdésben az extrém meleg környezetben. A vizsgálat egyik fontos megállapítása, hogy a kétszülős kotlási rendszerekben a kotlási viselkedést befolyásoló tényezők hatásának megértéséhez mindkét szülő vizsgálata szükséges a szülők közötti egyezkedési folyamatok miatt (McNamara és mtsai., 2000).

A 2. vizsgálatban az előbbi eredményeket két irányban vittük tovább. Egyrészt nem csak megfigyeléssel, hanem kísérletesen is vizsgáltuk a szülők közötti munkamegosztást. Másrészt egy, a fészek hőmérsékleti viszonyait befolyásoló, természetes változatosságot mutató tulajdonságot, a fészek árnyékot adó növényzettakarásának hatását vizsgáltuk. Mind a megfigyelés, mind a kísérletes eredmények összhangban voltak az 1. vizsgálat eredményeivel: a napsugárzásnak való kitettség az egész nap során hatással volt az utódgondozó viselkedésre, és különösen a déli, meleg órákban növelte a szülők közötti együttműködést. Ez további bizonyítékként szolgál a zord környezet hipotézisre (Moss és Moore, 2021), azaz arra, hogy az extrém környezet kétszülős gondozásra szelektál.

A 3. vizsgálatban a szülők közötti egyezkedést vizsgáltuk finom skálán egy kísérletben, ahol a tojások hűtésével a szülők befektetését céloztuk növelni. Ez a vizsgálat két okból is újszerű volt a szülők közötti egyezkedési folyamatok megértését célzó vizsgálatok sorában: (1) rövid idejű (néhány órák) manipulációt alkalmaztunk, (2) mind a tojót, mind a hímét manipuláltuk ugyanannál a fészeknél külön napokon. A kísérletünk három fontos eredményt adott. Egyrészt a széki lile szülők valós időben reagáltak a párjuk megváltozott befektetésére („egyezkedés”, McNamara és mtsai., 1999), azaz a nemek befektetési szintje nem evolúciós időben rögzült („zárt ajánlat”, Houston és Davies, 1985). Másrészt a szülők válasza a párjuk megnövekedett befektetésére nem a saját befektetésük növelése („egyezés”) volt, hanem annak csökkentése („kompenzáció”). Harmadrészt a szülők válasza konzisztens volt mind a manipulációk alatt, mind a manipulációk után. A vizsgálat fő konklúziója, hogy annak ellenére, hogy extrém meleg környezetben a

---

<sup>2</sup>A bemutatott 1-14. vizsgálatok az értekezés 4-17. fejezeteiben találhatóak.

szülők kooperálnak (1. és 2. vizsgálatok), az olyan esetekben, amikor a környezet nem veszélyezteteti közvetlenül az embriók túlélését, a tojó és a hím befektetése között negatív kapcsolat van, ami szexuális konfliktusra utal (Arnqvist és Rowe, 2005).

A 4. és 5. vizsgálatokban a szülők közötti együttműködést multipopulációs szinten vizsgáltuk. Egyrészt összesen 10 széki lile és amerikai széki lile populációból gyűjtött kotlási és hőmérséklet adatokkal és feltételezeten neutrális genetikai markerekkel teszteltük mind a környezeti, mind a genetikai különbségek hatását a kétszülős utódgondozásra. A lilepopulációk utódgondozó viselkedésében jelentős különbségeket találtunk, és a környezeti hőmérséklet nagyban befolyásolta a kotlási viselkedést, azonban a szülők válasza a hőmérsékletre a különböző populációkban hasonló volt, ami fenotípusos plaszticitásra utal. Ezzel szemben sem a genetikai differenciálódás, sem a populációk közötti földrajzi távolságok nem befolyásolták a kotlási viselkedésben tapasztalt különbségeket. Másrészt 12 lilefaj 36 populációjából származó befogási adatokkal vizsgáltuk az átlaghőmérséklet és az éven belüli és az évek közötti hőmérséklet-ingadozások hatását a nemek közötti munkamegosztásra. Továbbá teszteltük a klímaváltozás lehetséges hatásait a szülői kooperációra. Az előző vizsgálat eredményeihez hasonlóan, azonban jóval szélesebb földrajzi és taxonómiai skálán, azt találtuk, hogy a kotlási viselkedés különbözik a populációk között, és hogy a környezeti hőmérsékletnek jelentős hatása van a kotlási munkamegosztásra, de ez a hatás fajokon belül hasonló volt, mivel a populációs hatások az éghajlati hatásokra való kontrollálás után csökkentek. Továbbá nem csak az átlaghőmérsékletnek, hanem a hőmérséklet évek közötti sztochasztikus és éven belüli prediktálható ingadozásának is jelentős hatása volt a szülői kooperációra, ami a különböző éghajlati forogatókönyvek során is megmutatkozott. Ezek az eredmények azt vetítik előre, hogy az utódgondozás mintázatai a kétszülős fajokban az éghajlatváltozás hatására a közeljövőben meg fognak változni.

A környezet szülői kooperációt befolyásoló hatásairól kapott eredményeink további érdekes kérdéseket vetnek fel. Egyrészt a klímaváltozással nemcsak a hőmérséklet, hanem a csapadék eloszlása is változhat (Pendergrass és mtsai., 2017). És egy vizsgálatban kimutattuk, hogy száraz években a széki lile egyedek elsőséves túlélése csak a tizede a csapadékos években tapasztalható túlélésnek egy trópusi populációban (Engel és mtsai., 2024), aminek a valószínűsíthető oka az alacsonyabb táplálékellátottság. Bár az adult túlélés nem különbözött a csapadékos és száraz évek között, érdekes lenne vizsgálni, hogy az alacsonyabb táplálékdenzitás befolyásolhatja-e a szülők kotlási viselkedését, ha több időre van szükségük a megfelelő táplálékmenyiség összegyűjtéséhez. Továbbá az éghajlatváltozás mel-

lett más antropogén hatások is befolyásolhatják a szülők viselkedését. A széki lilék és a partimadarak gyakran olyan helyeken költenek, amelyeket az ember egyre gyakrabban használ mezőgazdasági vagy rekreációs céllal (Weston, 2019). Ezért jelenleg azt vizsgáljuk, hogy az emberi jelenlét hogyan befolyásolja a szülők természetes napi munkamegosztási rutinját, ami végső soron a reprodukzív sikerre is hatással lehet.

Az értekezés második részében a fiókgondozási és utóddezertálási viselkedésre fókuszáltam. A 6. vizsgálatban egy terepi adatokra épülő demográfiai modell segítségével teszteltük az elméleti modelleket (pl. Kokko és Jennions, 2008; McNamara és mtsai., 2000) azon predikcióját, hogy a hímek felé eltolt felnőttkori ivararány (ASR) együtt jár a hímek felé eltolt gondozási mintázattal. Egy olyan populációban, ahol a hímek több fiókgondozást nyújtanak, mint a tojók, a modellünk erősen hímmeltolt ASR-t (6,1-szer több hím, mint tojó) prediktált, és az eredmény robusztus volt. Ez az eredmény kvantitatív egyezést mutat egy újrapárosodási kísérlet eredményeivel és összhangban van az elméleti modellek predikciójával. Ez a munka később egy multipopulációs vizsgálathoz vezetett (Eberhart-Phillips és mtsai., 2018), ahol kimutattuk, hogy közeli rokon lilefajok populációiban igen különböző ASR található, és hogy az eltolt ivararányú populációkban gyakoribb az egyszülős gondozás.

A 7. vizsgálatban egy korábbi vizsgálatunk (Kosztolányi és mtsai., 2006) eredményei kapcsán felmerült kérdéseket teszteltünk a szülők fiókanevelő élőhely választásával kapcsolatban. Kimutattuk, hogy a szülők a fiókák tópartra vezetésével (ahol több táplálék van, mint a szikesen) előnyökre tehetnek szert, mert a parton jobb a fiókák túlélése és növekedése. Azonban csak azok a családok töltöttek több időt a parton, ahol a tojó nagyobb testmérettel és testtömeggel rendelkezett, feltehetően a parton tapasztalt magasabb intraspecifikus kompetíció miatt. Fontos megjegyezni, hogy a fiókanevelő élőhely választása hatással volt az utódgondozási mintázatokra, mivel a parton a tojók csak idősebb fiókakornál dezertáltak (Kosztolányi és mtsai., 2006).

Kísérletes munkákból korábban ismert volt, hogy a széki lile tojók esetében a dezertálás haszna a gyors újrapárosodás lehet (Székely és mtsai., 1999), míg a költsége az egyszülős családok fiókáinak csökkent utódtúlélése (Székely és Cuthill, 1999). Azonban a kísérletesen kikényszerített dezertálás költségei és hasznai különbözhetnek a természetes dezertálási stratégiáikhoz kapcsolódó költségektől és hasznoktól. Ezért a 8. vizsgálatban egy többéves, igen részletes adatsor segítségével vizsgáltuk a tojók természetesen előforduló dezertálásának a hasznait és költségeit. Kimutattuk, hogy a kísérletes eredményekhez hasonlóan a dezertálás haszna a gyakori újrapárosodás, azonban ellentétben a kísérletes eredményekkel,

nem találtunk a dezertálásnak költségét a fiókák növekedésében és túlélésében. Ez egy fontos eredmény, mivel azt jelzi, hogy természetes körülmények között a tojók úgy alakítják dezertálási stratégiájukat, hogy minimalizálják a családot érintő költségeket, miközben kihasználják az újrapárosodási lehetőségeket.

Az utolsó bemutatott széki lile vizsgálatban (9. vizsgálat) az utóddezertálás hormonális hátterét vizsgáltuk. Teszteltük, hogy két fontos, az utódgondozást és a túlélést befolyásoló hormon, a prolaktin és a kortikoszteron koncentrációja, illetve stresszre adott koncentrációváltozása a fiókák kelésekor összefüggésben van-e az utódgondozási döntésekkel. Specifikusan teszteltük Angelier és Chastel (2009) hipotézisét, mely szerint a prolaktin stresszválaszt a szülői befektetés helyettesítő mérőszámának lehet tekinteni. Találtunk ivari különbséget és fiókakor hatást, azonban a tojók dezertálási döntése nem volt összefüggésben a hormonszintekkel, illetve azok stresszre adott változásaival. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a kelés közelében mért hormonszintek nincsenek összefüggésben a későbbi dezertálással vagy azért, mert a hormonszintek csak kevéssel a dezertálás előtt változnak, vagy azért, mert a dezertálási viselkedést alternatív útvonalak szabályozzák a széki lilénél.

Korábbi vizsgálataink alapján a széki lilék reprodukzív döntéseit befolyásolja az egyedek szociális környezete mind a szaporodási időszak alatt (Kosztolányi és mtsai., 2006), mind azon kívül (McDonald és mtsai., 2020). Így az egyedek térbeli eloszlására várhatóan nem csak az ökológiai környezet (pl. a hőmérsékletviszonyok vagy a táplálék térbeli eloszlása), hanem a szociális környezet (int-raspecifikus kompetíció, szociális információk elérhetősége, pártalálás esélye) is befolyással van, ami egy izgalmas új kutatási irány. Jelenleg GPS jeladók segítségével egy rezidens széki lile populációban azt vizsgáljuk, hogy az egyedek mozgásmintázata az egész év során hogyan befolyásolja az egyedek térbeli eloszlását, és így a szociális környezetüket, és hogy a szociális interakciók milyen hatással vannak a reprodukzív döntésekre.

Az értekezés harmadik részében egy új rendszerrel kapcsolatos vizsgálatokat mutattam be. A nagyfejű csajkó bogárfaj gyakran említett példája a gerincteleneknél általában ritka kétszülős utódgondozásnak, illetve a két nem külön szerepekre való specializálódásának (pl. Clutton-Brock, 1991; Wilson, 1971). Az első két részben vizsgált madarakkal ellentétben, ahol általában mindkét szülő hasonló hatékonysággal tudja ellátni a gondozási feladatokat, az olyan rendszerekben, ahol a szülők különböző szerepekre specializálódtak könnyebben kialakulhat a szülők közötti kooperáció (pl. Barta és mtsai., 2014), és így más lehet az abiotikus és szociális tényezők hatása a szülői együttműködésre. Ezen érvelés mentén kezdtük el vizsgálni a nagyfejű csajkót, azonban az első, ezzel a fajjal végzett vizsgálatunk

(10. vizsgálat) meglepő eredményt adott. Ugyanis az irodalmi adatokkal ellentétben azt találtuk, hogy a földfelszíni levélgyűjtést nagyrészt nem a hímek, hanem a nőtények végzik. Ennek az ellentmondásnak az egyik lehetséges magyarázata az lehet, hogy a szülői szerepek dinamikusan megváltozhatnak ebben a fajban.

A 11. vizsgálatban két szociális tényező (a felnőttkori ivararány és az egyedsűrűség) hatását vizsgáltuk a szülők viselkedésére és a szaporodási sikerre a nagyfejű csajkó teljes szaporodási időszakában féltermészetes körülmények között. Eredményeink alátámasztják az apaságbiztosítási hipotézist (pl. [Kokko és Jennions, 2012](#)), mivel a hímek közötti magas intraszexuális kompetíció mellett (hímeltolt ivararány és/vagy nagy egyedsűrűség) az egyedek többet tartózkodtak a járatukban, ami a fészkek betolakodókkal szembeni védelmével, és így az apaság biztosításával függhet össze. És ezzel együtt a szülői befektetés és az utódszám csökkent magas hím intraszexuális kompetíció mellett, bár az utódszám esetében a két tényező (ASR és egyedsűrűség) közötti interakció összetettebb összefüggést sejtet.

A nagyfejű csajkó hímek jelentős időt töltenek fészekőrzéssel a föld alatti járat bejáratánál, és gyakoriak a verekedések a rezidens és betolakodó hímek között. A 12. vizsgálatban kísérletesen vizsgáltuk a különböző méretű betolakodó hímek és a rezidens hímek közötti összecsapások dinamikáját és kimenetelét. Rezidens-betolakodó összecsapásokat rendeztünk, és nagy ill. kis méretű betolakodók agonisztikus viselkedését random, ismeretlen méretű rezidens hímekkel szemben vizsgáltuk. A predikcióknak megfelelően azt találtuk, hogy a rezidensek nyerték az összecsapások nagy részét és a nagy méretű betolakodóknak nagyobb esélye volt nyerni, mint a kis méretű betolakodóknak. Azonban az összecsapások időtartamát és az eszkaláció mértékét nem befolyásolta a betolakodó mérete, aminek több alternatív magyarázata is lehet.

A nagyfejű csajkó egyedek testmérete és a hímek agyarmérete (mandibuláris nyúlvány) nagy változatosságot mutat. Ez felveti annak a lehetőségét, hogy a kis és nagy méretű hímek eltérő párzási taktikát alkalmaznak: a nagy hímek a prekopulációs (pl. agyarméret), míg a kis hímek a posztkopulációs (pl. hereméret, spermium minősége) jellegekbe fektetnek többet. A 13. vizsgálatban tanulmányoztuk, hogy van-e hím polimorfizmus a nagyfejű csajkóban, és összehasonlítottuk a nagy és kis hímek agyarának hosszát, hereméretét és spermiumhosszát. Eredményeink az mutatták, hogy a kis méretű egyedek kevesebbet fektettek be a prekopulációs jellegbe, azonban a posztkopulációs jellegeknél a kép árnyaltabb volt: a nagy hímek heremérete ugyan szignifikánsan csökkent a szezon során, de végig nagyobb volt, mint a kis hímeké (még relatív méretben is) és a spermiumhosszban nem találtunk különbséget a két csoport között. Ennek az utóbbi eredménynek az intenzív spermiumkompetíció lehet a magyarázata.

Az utolsó bemutatott vizsgálatban (14. vizsgálat) az immunválasz és a szaporodási befektetés közötti kapcsolatot vizsgáltuk a hímekben és a nőstényekben különböző méretkategóriákban. Az előző két vizsgálatához hasonlóan itt is kis és nagy méretű egyedeket vizsgáltunk, és az immunválaszt két módon (az enkapszuláció mértéke és a hemolimfa baktériumnövekedés-gátló képessége) becsültük, míg a reprodukív befektetés indikátoraként a reprodukív szövetek méretét vettük. Eredményeink az immunitás és a szaporodási befektetés közötti komplex kapcsolatokra utalnak. Az enkapszulációs képesség függött a testmérettől, míg a baktériumnövekedés-gátló képességben nemi különbséget találtunk. Továbbá a szaporodási befektetés és az immunválasz közötti kapcsolat ellenkező irányú volt a szezon elején mint a végén magas atkafertőzöttség esetén. A nemek reprodukív befektetése változott a testmérettel és a szezonnal, továbbá a nőstények befektetése a korai szaporodási időszakban függött a baktériumnövekedés-gátló képességüktől.

A nagyfejű csajköval végzett eddigi vizsgálataink fontos új eredményeket adtak, de természetesen számos kérdés vár megválaszolásra. Ezek közül az egyik legkézenfekvőbb kérdés a hímek szerepének tisztázása, hogy részt vesznek-e egyáltalán az utódgondozásban vagy csak a párörzés a célja a jelenlétüknek a fészekenél. Egy hímtávolításos kísérletben azt találtuk, hogy a hímek gyakran cserélődnek a fészekenél (még a kontroll, nem manipulált fészekenél is, [Kiss és mtsai., 2023](#)). És az olyan fészekenél, ahol rövidebb ideig volt jelen hím, több olyan költőkamrát találtunk, ami nem tartalmazott fejlődő utódot. Ez az eredmény azt sugallja, hogy a hímek szerepe valószínűleg nem csak a párörzés, de további vizsgálatokra van szükség a hímek pontos szerepének tisztázására. Továbbá a tapasztalt dinamikus szociális párzási rendszer felveti azt a kérdést, hogy milyen a faj genetikai szaporodási rendszere. Ehhez számos mikroszatellita markert fejlesztettünk ([Rác és mtsai., 2015, 2017](#)), de sajnos ezeknek a markereknek a variabilitása, és így a felbontása nem volt elegendő az egy fészken belüli utódok rokonságának pontos meghatározásához, ezért jobb felbontású markereket (pl. egy pontos nukleotid-polimorfizmusokat, SNP-eket) kell majd alkalmaznunk a fészken belüli rokonsági kapcsolatok feltárásához.

#### 4. **Ez egyes fejezetek eredményei pontokba szedve**

1. Kimutattuk, hogy a rendkívül meleg környezet elősegíti a kotló széki lilék közötti együttműködést (zord környezet hipotézis). A fokozott szülői együttműködés valószínűleg elengedhetetlen, mivel egy szülő nem tudja megvédeni a tojásokat és/vagy saját magát a túlmelegedéstől.
2. Megfigyeléssel és kísérletesen is kimutattuk, hogy a napsugárzásnak való kitettség esetén magasabb volt a szülők befektetése, és így magasabb szintű kétszülős gondozást mutattak, különösen a nap közepén, amikor a fészkek intenzív napsugárzásnak voltak kitéve.
3. A fészkek kísérletes hűtésével kimutattuk, hogy a szülők gyorsan és konzisztensen reagálnak párjuk megváltozott befektetésére a kotlás során, és hogy a hímek és a tojók szülői befektetése között negatív kapcsolat van: ha az egyik szülő növeli befektetését, a másik csökkenti (kompenzáció).
4. A lilepopulációk változatosságot mutatnak a kétszülős utódgondozás mértékében a kotlás során, és ezeket a viselkedésbeli különbségeket a helyi környezet, és nem a nem kódoló genetikai markerek különbségei prediktálják.
5. Igen széles földrajzi skálán gyűjtött adatok felhasználásával kimutattuk, hogy a kotlás alatti együttműködés nemcsak a környezeti hőmérséklet átlagától, hanem annak éven belüli és évek közötti ingadozásától is jelentősen függ, ami előrevetíti a klímaváltozás utódgondozásra gyakorolt lehetséges hatását.
6. Egy terepi adatokon alapuló demográfiai modell segítségével kimutattuk, hogy a felnőttkori ivararány, összhangban az elméleti modellek predikciójával, jelentősen és perzisztensen a hímek felé eltoltt egy széki lile populációban.
7. Kimutattuk, hogy a széki lile szülők a fiókák tópartra vezetésével növelhetik jelenlegi szaporodási sikerüket, mivel ott több táplálék található. Azonban a tojók kompetíciós képessége befolyásolhatja a fiókanevelő élőhely választást, tovább az élőhelyváltás megváltoztatja a gondozási mintázatokat.
8. A széki lile tojók utóddezertálását az újrapárosodás jelentős előnyei támogatják, és nem találtunk semmilyen költséget a dezertálásnak a fiókák növekedése és túlélése szempontjából. Ezek alapján a tojók dinamikusán úgy alakítják dezertálási stratégiájukat, hogy minimalizálják a családot érintő költségeket.

9. A fiókák kelésekor mérve azt találtuk, hogy sem a „stresszhormon”, a kortikoszteron, sem a „szülői hormon”, a prolaktin szintje, illetve stresszre adott szintváltozása nem áll összefüggésben az utóddeztalással a széki lilénél.
10. Kimutattuk, hogy a nagyfejű csajkónál, ahol azt feltételezték, hogy az utódgondozás során szerepekre specializálódás van, a nemek közötti munkamegosztás eltér az irodalomban hozzáférhető dokumentált esetektől.
11. Egy kísérletben kimutattuk, hogy a felnőttkori ivararány és az egyedsűrűség, feltételezhetően a hímek közötti magas intraszexuális kompetíción keresztül, hatással van a fészekőrző és utódgondozó viselkedésre és a szaporodási sikerre.
12. Kísérletesen kimutattuk, hogy a testméretbeli különbség és a szerep (rezidens vagy betolakodó) együtt határozza meg az intraszexuális összecsapások kimenetelét, de nem tudják prediktálni annak az időtartamát vagy eskalációját.
13. A kis és nagy méretű hímek között különbséget találtunk a prekopulációs jellegbe (agyarméret) való befektetésben, azonban a posztkopulációs jellegek esetén (hereméret, spermiumhossz) nem találtunk egyértelmű különbségeket.
14. A nagyfejű csajkók immunitása és szaporodása között komplex kapcsolatokat tártunk fel: ivari, testméretbeli, szezonális hatásokat azonosítottunk, és az összefüggések a parazitafertőzöttségtől is függtek.

## 5. Az értekezés témaköréből készült közlemények

### 5.1. Az értekezés alapjául szolgáló közlemények

1. AlRashidi, M., **Kosztolányi, A.**, Küpper, C., Cuthill, I.C., Javed, S., Székely, T., 2010. The influence of a hot environment on parental cooperation of a ground-nesting shorebird, the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Frontiers in Zoology*, 7, 1. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-1>
2. AlRashidi, M., **Kosztolányi, A.**, Shobrak, M., Küpper, C., Székely, T., 2011. Parental cooperation in an extreme hot environment: natural behaviour and experimental evidence. *Animal Behaviour*, 82, 235–243. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.04.019>
3. **Kosztolányi, A.**, Cuthill, I.C., Székely, T., 2009. Negotiation between parents over care: reversible compensation during incubation. *Behavioral Ecology*, 20, 446–452. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn140>



4. Vincze, O., Székely, T., Küpper, C., AlRashidi, M., Amat, J.A., Argüelles-Ticó, A., Burgas, D., Burke, T., Cavitt, J., Figuerola, J., Shobrak, M., Montalvo, T., **Kosztolányi, A.**, 2013. Local environment but not genetic differentiation influences biparental care in ten plover populations. *PLoS ONE*, 8, e60998. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060998>
5. Vincze, O., **Kosztolányi, A.**, Barta, Z., Küpper, C., Alrashidi, M., Amat, J.A., Argüelles-Ticó, A., Burns, F., Cavitt, J., Conway, W.C., Cruz-López, M., Desucré-Medrano, A.E., Dos Remedios, N., Figuerola, J., Galindo-Espinosa, D., García-Peña, G.E., Gómez Del Angel, S., Gratto-Trevor, C., Jonsson, P., Lloyd, P., Montalvo, T., Parra, J.E., Pruner, R., Que, P., Liu, Y., Saalfeld, S.T., Schulz, R., Serra, L., St Clair, J.J.H., Stenzel, L.E., Weston, M.A., Yasué, M., Zefania, S., Székely, T., 2017. Parental cooperation in a changing climate: fluctuating environments predict shifts in care division. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 347–358. <https://doi.org/10.1111/geb.12540>
6. **Kosztolányi, A.**, Barta, Z., Küpper, C., Székely, T., 2011. Persistence of an extreme male-biased adult sex ratio in a natural population of polyandrous bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 1842–1846. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02305.x>
7. **Kosztolányi, A.**, Székely, T., Cuthill, I.C., 2007. The function of habitat change during brood-rearing in the precocial Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Acta Ethologica*, 10, 73–79. <https://doi.org/10.1007/s10211-007-0032-z>
8. McDonald, G.C., Cuthill, I.C., Székely, T., **Kosztolányi, A.**, 2023. Remating opportunities and low costs underlie maternal desertion. *Evolution*, 77, 97–109. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpac020>
9. **Kosztolányi, A.**, Küpper, C., Chastel, O., Parenteau, C., Yılmaz, K.T., Miklósi, Á., Székely, T., Lendvai, Á.Z., 2012. Prolactin stress response does not predict brood desertion in a polyandrous shorebird. *Hormones and Behavior*, 61, 734–740. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.03.011>
10. **Kosztolányi, A.**, Nagy, N., Kovács, T., Barta, Z., 2015. Predominant female care in the beetle *Lethrus apterus* with supposedly biparental care. *Entomological Science*, 18, 292–294. <https://doi.org/10.1111/ens.12123>
11. Rosa, M.E., Barta, Z., Fülöp, A., Székely, T., **Kosztolányi, A.**, 2017. The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Animal Behaviour*, 132, 181–188. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.07.023>
12. Rosa, M.E., Barta, Z., **Kosztolányi, A.**, 2018. Willingness to initiate a fight but not contest behaviour depends on intruder size in

- Lethrus apterus* (Geotrupidae). *Behavioural Processes*, 149, 65–71. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.02.004>
13. Rosa, M.E., Kiss, J., Barta, Z., **Kosztolányi, A.**, 2019. Size-dependent investment in tusk length, testis size and sperm length in a biparental geotrupid beetle. *Journal of Zoology*, 309, 106–113. <https://doi.org/10.1111/jzo.12704>
14. Kiss, J., Rádai, Z., Rosa, M.E., **Kosztolányi, A.\***, Barta, Z.\*, 2020. Seasonal changes in immune response and reproductive investment in a biparental beetle. *Journal of Insect Physiology*, 121, 104000. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2019.104000>

## 5.2. További közlemények a PhD fokozat megszerzése óta

### A széki lile és a partimadarak szaporodási rendszere

- Fresneau, N., Pipoly, I., Gigler, D., **Kosztolányi, A.**, Székely, T., Liker, A., 2024. The evolution of sex roles: the importance of ecology and social environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 121, e2321294121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2321294121>
- Gilles, M., **Kosztolányi, A.**, Rocha, A.D., Cuthill, I.C., Székely, T., Caspers, B.A., 2024. No sex difference in preen oil chemical composition during incubation in Kentish plovers. *PeerJ* 12, e17243. <https://doi.org/10.7717/peerj.17243>
- Engel, N., Sandercock, B.K., **Kosztolányi, A.**, Adrião, A., Tavares, A., Rice, R., Székely, T., 2024. Climatic variation influences annual survival of an island-breeding tropical shorebird. *Journal of Avian Biology*, 2024, e03191. <https://doi.org/10.1111/jav.03191>
- Kwanye, B.Z., Barta, Z., Rocha, A.D., **Kosztolányi, A.**, 2024. Pairs show similar risk taking behaviour but only female risk taking behaviour is linked to nest microhabitat choice in the Kentish plover. *Behaviour*, 161, 291–310. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10261>
- McDonald, G.C., Bede-Fazekas, Á., Ivanov, A., Crecco, L., Székely, T., **Kosztolányi, A.**, 2022. Landscape and climatic predictors of Kentish Plover (*Charadrius alexandrinus*) distributions throughout Kazakhstan. *Ibis*, 164, 949–967. <https://doi.org/10.1111/ibi.13070>
- Fresneau, N., Lee, Y.-F., Lee, W.-C., **Kosztolányi, A.**, Székely, T., Liker, A., 2021. Sex role reversal and high frequency of social polyandry in the pheasant-tailed jacana (*Hydrophasianus chirurgus*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 742588. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.742588>

---

\*egyenlő hozzájárulás

- Halimubieke, N., Kupán, K., Valdebenito, J.O., Kubelka, V., Carmona-Isunza, M.C., Burgas, D., Catlin, D., St Clair, J.J.H., Cohen, J., Figuerola, J., Yasué, M., Johnson, M., Mencarelli, M., Cruz-López, M., Stantial, M., Weston, M.A., Lloyd, P., Que, P., Montalvo, T., Bansal, U., McDonald, G.C., Liu, Y., **Kosztolányi, A.**, Székely, T., 2020. Successful breeding predicts divorce in plovers. *Scientific Reports*, 10, 15576. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72521-6>
- McDonald, G.C., Engel, N., Ratão, S.S., Székely, T., **Kosztolányi, A.**, 2020. The impact of social structure on breeding strategies in an island bird. *Scientific Reports*, 10, 13872. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70595-w>
- Yılmaz, K.T., Alphan, H., **Kosztolányi, A.**, Ünlükaplan, Y., Derse, M.A., 2020. Coastal wetland monitoring and mapping along the Turkish Mediterranean: determining the impact of habitat inundation on breeding bird species. *Journal of Coastal Research*, 36, 961–972. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-19-00091.1>
- Eberhart-Phillips, L.J., Küpper, C., Carmona-Isunza, M.C., Vincze, O., Zefania, S., Cruz-López, M., **Kosztolányi, A.**, Miller, T.E.X., Barta, Z., Cuthill, I.C., Burke, T., Székely, T., Hoffman, J.I., Krüger, O., 2018. Demographic causes of adult sex ratio variation and their consequences for parental cooperation. *Nature Communications*, 9, 1651. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03833-5>
- Almalki, M., Kupán, K., Carmona-Isunza, M.C., Lopez, P., Veiga, A., **Kosztolányi, A.**, Székely, T., Küpper, C., 2017. Morphological and genetic differentiation among Kentish plover *Charadrius alexandrinus* populations in Macaronesia. *Ardeola*, 64, 3–16. <https://doi.org/10.13157/arla.64.1.2017.ra1>
- Maher, K.H., Eberhart-Phillips, L.J., **Kosztolányi, A.**, Dos Remedios, N., Carmona-Isunza, M.C., Cruz-López, M., Zefania, S., St Clair, J.J.H., Al-rashidi, M., Weston, M.A., Serrano-Meneses, M.A., Krüger, O., Hoffman, J.I., Székely, T., Burke, T., Küpper, C., 2017. High fidelity: extra-pair fertilisations in eight *Charadrius* plover species are not associated with parental relatedness or social mating system. *Journal of Avian Biology*, 48, 910–920. <https://doi.org/10.1111/jav.01263>
- Argüelles-Ticó, A., Küpper, C., Kelsh, R.N., **Kosztolányi, A.**, Székely, T., van Dijk, R.E., 2016. Geographic variation in breeding system and environment predicts melanin-based plumage ornamentation of male and female Kentish plovers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 49–60. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-2024-8>
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A.M., Dondua, A.G., **Kosztolányi, A.**, Rutten, A.L., Helm, B., Sandercock, B.K., Casler, B., Ens, B.J., Spiegel, C.S., Hassell, C.J.,

- Küpper, C., Minton, C., Burgas, D., Lank, D.B., Payer, D.C., Loktionov, E.Y., Nol, E., Kwon, E., Smith, F., Gates, H.R., Vitnerová, H., Prüter, H., Johnson, J.A., St Clair, J.J.H., Lamarre, J.-F., Rausch, J., Reneerkens, J., Conklin, J.R., Burger, J., Liebezeit, J., Bêty, J., Coleman, J.T., Figuerola, J., Hooijmeijer, J.C.E.W., Alves, J.A., Smith, J.A.M., Weidinger, K., Koivula, K., Gosbell, K., Exo, K.-M., Niles, L., Koloski, L., McKinnon, L., Praus, L., Klaassen, M., Giroux, M.-A., Sládeček, M., Boldenow, M.L., Goldstein, M.I., Šálek, M., Senner, N., Rönkä, N., Lecomte, N., Gilg, O., Vincze, O., Johnson, O.W., Smith, P.A., Woodard, P.F., Tomkovich, P.S., Battley, P.F., Bentzen, R., Lantot, R.B., Porter, R., Saalfeld, S.T., Freeman, S., Brown, S.C., Yezerinac, S., Székely, T., Montalvo, T., Piersma, T., Loverti, V., Pakanen, V.-M., Tijssen, W., Kempenaers, B., 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, 540, 109–113. <https://doi.org/10.1038/nature20563>
- Dos Remedios, N., Székely, T., Küpper, C., Lee, P.L.M., **Kosztolányi, A.**, 2015. Ontogenetic differences in sexual size dimorphism across four plover populations. *Ibis*, 157, 590–600. <https://doi.org/10.1111/ibi.12263>
- Küpper, C., Augustin, J., Edwards, S., Székely, T., **Kosztolányi, A.**, Burke, T., Janes, D.E., 2012. Triploid plover female provides support for a role of the W chromosome in avian sex determination. *Biology Letters*, 8, 787–789. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0329>
- Küpper, C., Edwards, S.V., **Kosztolányi, A.**, Alrashidi, M., Burke, T., Herrmann, P., Argüelles-Ticó, A., Amat, J.A., Amezian, M., Rocha, A., Hötker, H., Ivanov, A., Chernicko, J., Székely, T., 2012. High gene flow on a continental scale in the polyandrous Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Molecular Ecology*, 21, 5864–5879. <https://doi.org/10.1111/mec.12064>
- AlRashidi, M., **Kosztolányi, A.**, Shobrak, M., Székely, T., 2011. Breeding ecology of the Kentish plover, *Charadrius alexandrinus*, in the Farasan Islands, Saudi Arabia (Aves: Charadriiformes). *Zoology in the Middle East*, 53, 15–24. <https://doi.org/10.1080/09397140.2011.10648858>
- Rheindt, F.E., Székely, T., Edwards, S.V., Lee, P.L.M., Burke, T., Kennerley, P.R., Bakewell, D.N., Alrashidi, M., **Kosztolányi, A.**, Weston, M.A., Liu, W.-T., Lei, W.-P., Shigeta, Y., Javed, S., Zefania, S., Küpper, C., 2011. Conflict between genetic and phenotypic differentiation: the evolutionary history of a „lost and rediscovered” shorebird. *PLoS ONE*, 6, e26995. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026995>
- Küpper, C., **Kosztolányi, A.**, Augustin, J., Dawson, D.A., Burke, T., Székely, T., 2010. Heterozygosity-fitness correlations of conserved microsatellite markers

- in Kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Molecular Ecology*, 19, 5172–5185. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04867.x>
- Kosztolányi, A.**, Javed, S., Küpper, C., Cuthill, I.C., Al Shamsi, A., Székely, T., 2009. Breeding ecology of Kentish plover *Charadrius alexandrinus* in an extremely hot environment. *Bird Study*, 56, 244–252. <https://doi.org/10.1080/00063650902792106>
- Küpper, C., Augustin, J., **Kosztolányi, A.**, Burke, T., Figuerola, J., Székely, T., 2009. Kentish versus snowy plover: phenotypic and genetic analyses of *Charadrius alexandrinus* reveal divergence of Eurasian and American subspecies. *The Auk*, 126, 839–852. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.08174>
- Székely, T., **Kosztolányi, A.**, Küpper, C., Thomas, G.H., 2007. Sexual conflict over parental care: a case study of shorebirds. *Journal of Ornithology*, 148, S211–S217. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0218-1>
- Kosztolányi, A.**, Székely, T., Cuthill, I.C., Yılmaz, K.T., Berberoğlu, S., 2006. Ecological constraints on breeding system evolution: the influence of habitat on brood desertion in Kentish plover. *Journal of Animal Ecology*, 75, 257–265. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01049.x>
- Sandercock, B.K., Székely, T., **Kosztolányi, A.**, 2005. The effects of age and sex on the apparent survival of Kentish plovers breeding in southern Turkey. *The Condor*, 107, 583–596. <https://doi.org/10.1093/condor/107.3.583>
- Küpper, C., Kis, J., **Kosztolányi, A.**, Székely, T., Cuthill, I.C., Blomqvist, D., 2004. Genetic mating system and timing of extra-pair fertilizations in the Kentish plover. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 32–39. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0832-3>
- Székely, T., Kis, J., **Kosztolányi, A.**, 2004. Using a mobile hide in wader research. *Wader Study Group Bulletin*, 103, 40–41. <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/iwsgb/v103/p00040-p00041.pdf>

### A nagyfejű csajkó szaporodási rendszere

- Kiss, J., Rosa, M.E., Rácz, R., **Kosztolányi, A.**, Barta, Z., 2023. Behavioural repertoire and the effect of male removal in a geotrupid beetle with parental care. *Journal of Zoology*, 320, 202–213. <https://doi.org/10.1111/jzo.13069>
- Sramkó, G., **Kosztolányi, A.**, Laczkó, L., Rácz, R., Szatmári, L., Varga, Z., Barta, Z., 2022. Range-wide phylogeography of the flightless steppe beetle *Lethrus apterus* (Geotrupidae) reveals recent arrival to the Pontic Steppes from the west. *Scientific Reports*, 12, 5069. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09007-0>

- Nagy, N.A., Németh, Z., Juhász, E., Póliska, S., Rácz, R., Kiss, J., **Kosztolányi, A.**, Barta, Z., 2021. Inotocin, a potential modulator of reproductive behaviours in a biparental beetle, *Lethrus apterus*. *Journal of Insect Physiology*, 132, 104253. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2021.104253>
- Kiss, J., Németh, Z., **Kosztolányi, A.**, Barta, Z., 2020. Differential movement and activity patterns of sexes in a biparental beetle during the reproductive season. *Ecological Entomology*, 45, 1504–1508. <https://doi.org/10.1111/een.12920>
- Nagy, N.A., Németh, Z., Juhász, E., Póliska, S., Rácz, R., **Kosztolányi, A.**, Barta, Z., 2017. Evaluation of potential reference genes for real-time qPCR analysis in a biparental beetle, *Lethrus apterus* (Coleoptera: Geotrupidae). *PeerJ*, 5, e4047. <https://doi.org/10.7717/peerj.4047>
- Rácz, R., Bereczki, J., **Kosztolányi, A.**, Horváth, A., Sziráki, S., Barta, Z., 2017. Additional polymorphic microsatellite loci for detailed population genetic studies of *Lethrus apterus* (Coleoptera: Geotrupidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 63, 355–360. <https://doi.org/10.17109/AZH.63.3.355.2017>
- Rácz, R., Bereczki, J., Sramkó, G., **Kosztolányi, A.**, Tóth, J.P., Póliska, S., Horváth, A., Barta, E., Barta, Z., 2015. Isolation and characterisation of 15 microsatellite loci from *Lethrus apterus* (Coleoptera: Geotrupidae). *Annales Zoologici Fennici*, 52, 45–50. <https://doi.org/10.5735/086.052.0204>

## 6. Idézett irodalom

- Alonso-Alvarez, C., Velando, A., 2012. Benefits and costs of parental care, in: Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kolliker, M. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, pp. 40–61.
- Amat, J.A., Fraga, R.M., Arroyo, G.M., 1999. Brood desertion and polygamous breeding in the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 141, 596–607. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1999.tb07367.x>
- Amat, J.A., Masero, J.A., 2004. Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. *Anim. Behav.*, 67, 293–300. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.06.014>
- Angelier, F., Chastel, O., 2009. Stress, prolactin and parental investment in birds: a review. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 163, 142–148. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.03.028>
- Arnqvist, G., Rowe, L., 2005. *Sexual Conflict*. Princeton University Press.
- Barta, Z., Székely, T., Liker, A., Harrison, F., 2014. Social role specialization promotes cooperation between parents. *Am. Nat.*, 183, 747–761. <https://doi.org/10.1086/676014>
- Clutton-Brock, T.H., 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press.

- Clutton-Brock, T.H., Parker, G.A., 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q. Rev. Biol.*, 67, 437–456. <https://doi.org/10.1086/417793>
- Cockburn, A., 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc. R. Soc. B*, 273, 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Deeming, D.C., 2002. *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press.
- Eberhart-Phillips, L.J., Küpper, C., Carmona-Isunza, M.C., Vincze, O., Zefania, S., Cruz-López, M., Kosztolányi, A., Miller, T.E.X., Barta, Z., Cuthill, I.C., Burke, T., Székely, T., Hoffman, J.I., Krüger, O., 2018. Demographic causes of adult sex ratio variation and their consequences for parental cooperation. *Nat. Commun.*, 9, 1651. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03833-5>
- Engel, N., Sandercock, B.K., Kosztolányi, A., Adrião, A., Tavares, A., Rice, R., Székely, T., 2024. Climatic variation influences annual survival of an island-breeding tropical shorebird. *J. Avian Biol.*, 2024, e03191. <https://doi.org/10.1111/jav.03191>
- Frantsevich, L., Govardovski, V., Gribakin, F., Nikolajev, G., Pichka, V., Polanovsky, A., Shevchenko, V., Zolotov, V., 1977. Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Comp. Physiol.*, 121, 253–271. <https://doi.org/10.1007/BF00609615>
- Fromhage, L., Jennions, M.D., 2016. Coevolution of parental investment and sexually selected traits drives sex-role divergence. *Nat. Commun.*, 7, 12517. <https://doi.org/10.1038/ncomms12517>
- Henshaw, J.M., Fromhage, L., Jones, A.G., 2019. Sex roles and the evolution of parental care specialization. *Proc. R. Soc. B*, 286, 20191312. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1312>
- Holman, L., Kokko, H., 2013. The consequences of polyandry for population viability, extinction risk and conservation. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 368, 20120053. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0053>
- Houston, A.I., Davies, N.B., 1985. The evolution of cooperation and life history in the dunnock, *Prunella modularis*, in: Sibly, R.M., Smith, R.H. (Eds.), *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. Blackwell Scientific Publications, pp. 471–487.
- Houston, A.I., Székely, T., McNamara, J.M., 2005. Conflict between parents over care. *Trends Ecol. Evol.*, 20, 33–38. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.10.008>
- Jennions, M.D., Kokko, H., 2010. Sexual selection, in: Westneat, D.F., Fox, C.W. (Eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford University Press, pp. 343–364.
- Kiss, J., Rosa, M.E., Rác, R., Kosztolányi, A., Barta, Z., 2023. Behavioural repertoire and the effect of male removal in a geotrupid beetle with parental care. *J. Zool.*, 320, 202–213. <https://doi.org/10.1111/jzo.13069>
- Klug, H., Alonzo, S.H., Bonsall, M.B., 2012. Theoretical foundations of parental care, in: Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, pp. 21–39.

- Kokko, H., Jennions, M.D., 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J. Evol. Biol.*, 21, 919–948. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01540.x>
- Kokko, H., Jennions, M.D., 2012. Sex differences in parental care, in: Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, pp. 101–116.
- Kosztolányi, A., Székely, T., 2002. Az utódgondozó viselkedés evolúciója, in: Barta, Z., Liker, A., Székely, T. (Eds.), *A viselkedésökológia modern irányzatai*. Osiris Kiadó, pp. 97–116.
- Kosztolányi, A., Székely, T., Cuthill, I.C., Yılmaz, K.T., Berberoğlu, S., 2006. Ecological constraints on breeding system evolution: the influence of habitat on brood desertion in Kentish plover. *J. Anim. Ecol.*, 75, 257–265. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01049.x>
- Kvarnemo, C., 2010. Parental care, in: Westneat, D.F., Fox, C.W. (Eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford University Press, pp. 451–467.
- Lack, D., 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen.
- Lehtonen, T.K., Wong, B.B.M., Svensson, P.A., Meyer, A., 2011. Adjustment of brood care behaviour in the absence of a mate in two species of Nicaraguan crater lake cichlids. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65, 613–619. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1062-5>
- Lessells, C.M., 1999. Sexual conflict in animals, in: Keller, L. (Ed.), *Levels of Selection in Evolution*. Princeton University Press, pp. 75–99.
- Lessells, C.M., 2012. Sexual conflict, in: Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, pp. 150–170.
- McDonald, G.C., Engel, N., Ratão, S.S., Székely, T., Kosztolányi, A., 2020. The impact of social structure on breeding strategies in an island bird. *Sci. Rep.*, 10, 13872. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70595-w>
- McGraw, L., Székely, T., Young, L.J., 2010. Pair bonds and parental behaviour, in: Székely, T., Moore, A.J., Komdeur, J. (Eds.), *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 271–301.
- McNamara, J.M., Gasson, C.E., Houston, A.I., 1999. Incorporating rules for responding into evolutionary games. *Nature*, 401, 368–371. <https://doi.org/10.1038/43869>
- McNamara, J.M., Leimar, O., 2020. *Game Theory in Biology: Concepts and Frontiers*. Oxford University Press.
- McNamara, J.M., Székely, T., Webb, J.N., Houston, A.I., 2000. A dynamic game-theoretic model of parental care. *J. Theor. Biol.*, 205, 605–623. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2093>
- McNamara, J.M., Weissing, F.J., 2010. Evolutionary game theory, in: Székely, T., Moore, A.J., Komdeur, J. (Eds.), *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 88–106.
- McNamara, J.M., Wolf, M., 2015. Sexual conflict over parental care promotes the evolution of sex differences in care and the ability to care. *Proc. R. Soc. B*, 282, 20142752. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2752>



- Moss, J.B., Moore, A.J., 2021. Constrained flexibility of parental cooperation limits adaptive responses to harsh conditions. *Evolution*, 75, 1835–1849. <https://doi.org/10.1111/evo.14285>
- Owens, I.P.F., 2002. Male-only care and classical polyandry in birds: phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 357, 283–293. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0929>
- Pendergrass, A.G., Knutti, R., Lehner, F., Deser, C., Sanderson, B.M., 2017. Precipitation variability increases in a warmer climate. *Sci. Rep.*, 7, 17966. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17966-y>
- Piersma, T., Wiersma, P., 1996. Family Charadriidae (plovers), in: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J. (Eds.), *Handbook of the Birds of the World, Vol. 3*. Lynx Edicions, pp. 384–442.
- Pilakouta, N., Hanlon, E.J.H., Smiseth, P.T., 2018. Biparental care is more than the sum of its parts: experimental evidence for synergistic effects on offspring fitness. *Proc. R. Soc. B*, 285, 20180875. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0875>
- Rácz, R., Bereczki, J., Kosztolányi, A., Horváth, A., Sziráki, S., Barta, Z., 2017. Additional polymorphic microsatellite loci for detailed population genetic studies of *Lethrus apterus* (Coleoptera: Geotrupidae). *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 63, 355–360. <https://doi.org/10.17109/AZH.63.3.355.2017>
- Rácz, R., Bereczki, J., Sramkó, G., Kosztolányi, A., Tóth, J.P., Pólska, S., Horváth, A., Barta, E., Barta, Z., 2015. Isolation and characterisation of 15 microsatellite loci from *Lethrus apterus* (Coleoptera: Geotrupidae). *Ann. Zool. Fennici*, 52, 45–50. <https://doi.org/10.5735/086.052.0204>
- Rankin, D.J., Bargum, K., Kokko, H., 2007. The tragedy of the commons in evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.*, 22, 643–651. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.07.009>
- Reid, J.M., Monaghan, P., Nager, R.G., 2002. Incubation and the costs of reproduction, in: Deeming, D.C. (Ed.), *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press, pp. 314–325.
- Reynolds, J.D., 1996. Animal breeding systems. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 68–72. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81045-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81045-7)
- Reynolds, J.D., Goodwin, N.B., Freckleton, R.P., 2002. Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 357, 269–281. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0930>
- Roff, D.A., 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates Inc.
- Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M., 2012. *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press.
- Steingger, M., Taborsky, B., 2007. Asymmetric sexual conflict over parental care in a biparental cichlid. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 61, 933–941. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0322-x>
- Székely, T., Cuthill, I.C., 1999. Brood desertion in Kentish plover: the value of parental care. *Behav. Ecol.*, 10, 191–197. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.2.191>

- Székely, T., Cuthill, I.C., Kis, J., 1999. Brood desertion in Kentish plover: sex differences in remating opportunities. *Behav. Ecol.*, 10, 185–190. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.2.185>
- Székely, T., Kosztolányi, A., 2006. Practical guide for investigating breeding ecology of Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. Version 1. Unpublished report, University of Bath.
- Székely, T., Webb, J.N., Houston, A.I., McNamara, J.M., 1996. An evolutionary approach to offspring desertion in birds. *Curr. Ornithol.*, 13, 271–330. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5881-1\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5881-1_6)
- Tallamy, D.W., 1999. Child care among the insects. *Sci. Am.*, 280, 72–77. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0199-72>
- Trivers, R., 1972. Parental investment and sexual selection, in: Campbell, B. (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine Press, pp. 136–179.
- Trumbo, S.T., 1996. Parental care in invertebrates. *Adv. Study Behav.*, 25, 3–51.
- Wells, K.D., 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press.
- Weston, M.A., 2019. Human disturbance, in: Colwell, M.A., Haig, S.M. (Eds.), *The Population Ecology and Conservation of Charadrius Plovers*. CRC Press, pp. 277–308.
- Wilson, E.O., 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard University Press.
- Wilson, E.O., 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press.



