

MTA Doktori Pályázat
Doktori Értekezés

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

Kosztolányi András

Budapest, 2024

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	6
2. Célkitűzések és az értekezés felépítése	8
3. Anyag és módszer	10
3.1. A széki lile párzási rendszere és utódgondozó viselkedése	10
3.2. A nagyfejú csajkó párzási rendszere és utódgondozó viselkedése	11
3.3. Vizsgálati területek és általános terepi módszerek	12
3.4. Általános statisztikai módszerek	14
I. Az abiotikus környezet hatása a szülők közötti együttműködésre	15
4. Extrém meleg környezet hatása a szülői együttműködésre	17
4.1. Bevezetés	17
4.2. Módszerek	17
4.3. Eredmények	19
4.4. Diskusszió	21
5. A szülői kooperáció extrém meleg környezetben: természetes viselkedés és kísérletes bizonyíték	24
5.1. Bevezetés	24
5.2. Módszerek	25
5.3. Eredmények	28
5.4. Diskusszió	31
6. Szülők közötti egyezkedés az utódgondozásról: reverzibilis kompenzáció a kotlás során	33
6.1. Bevezetés	33
6.2. Módszerek	34
6.3. Eredmények	37
6.4. Diskusszió	40
7. A környezeti és nem a genetikai különbségek befolyásolják az utódgondozás változatosságát tíz lilepopulációban	42
7.1. Bevezetés	42
7.2. Módszerek	43
7.3. Eredmények	46
7.4. Diskusszió	50
8. Szülői együttműködés változó éghajlat mellett	52
8.1. Bevezetés	52
8.2. Módszerek	53
8.3. Eredmények	56
8.4. Diskusszió	60

II. Utóddezertálás a fiókanevelés során	63
9. Szélsőségesen hímtolt felnőttkori ivararány	65
9.1. Bevezetés	65
9.2. Módszerek	66
9.3. Eredmények	69
9.4. Diskusszió	69
10. Az élőhelyváltás funkciója a fiókanevelés alatt	72
10.1. Bevezetés	72
10.2. Módszerek	73
10.3. Eredmények	75
10.4. Diskusszió	78
11. Újrapárosodási lehetőségek és alacsony költségek állnak a tojódezertálás háttérében	79
11.1. Bevezetés	79
11.2. Módszerek	80
11.3. Eredmények	84
11.4. Diskusszió	88
12. A prolaktin stresszreakció nem prediktálja a utóddezertálást	91
12.1. Bevezetés	91
12.2. Módszerek	92
12.3. Eredmények	94
12.4. Diskusszió	96
III. Utódgondozás egy feltételezetten kétszülős bogárfajban	99
13. Túlnyomó nőstény-utódgondozás a nagyfejű csajkóban	101
13.1. Bevezetés	101
13.2. Módszerek	101
13.3. Eredmények	102
13.4. Diskusszió	102
14. A felnőttkori ivararány és az egyedsűrűség hatása az utódgondozó viselkedésre	104
14.1. Bevezetés	104
14.2. Módszerek	105
14.3. Eredmények	107
14.4. Diskusszió	108
15. Rezidens-betolakodó összecsapások testméretfüggése	111
15.1. Bevezetés	111
15.2. Módszerek	112
15.3. Eredmények	114
15.4. Diskusszió	117
16. Méretfüggő befektetés az agyarhosszba, a hereméretbe és a spermiumhosszba	120
16.1. Bevezetés	120
16.2. Módszerek	121
16.3. Eredmények	124
16.4. Diskusszió	126

17. Szezonális változások az immunválaszban és a szaporodási befektetésben	129
17.1. Bevezetés	129
17.2. Módszerek	130
17.3. Eredmények	133
17.4. Diskusszió	137
18. Összegzés	139
Az értekezés témaköréből készült közlemények	143
Az értekezés alapjául szolgáló közlemények	143
További közlemények a PhD fokozat megszerzése óta	144
Köszönetnyilvánítás	148
Idézett irodalom	149

1. fejezet

Bevezetés

Az utódgondozás az egyik legváltozatosabb szociális viselkedés az állatvilágban (Clutton-Brock, 1991; Kosztolányi és Székely, 2002a; Royle és mtsai., 2012). Nagy fokú változatosságot mutat a szülők által nyújtott gondozás formája és komplexitása, a gondozás nemenkénti időtartama és időzítése, valamint a gondozáshoz kapcsolódó adaptációk (Clutton-Brock, 1991; 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, 2002a). Az utódgondozásban megfigyelhető változatosság már régóta foglalkoztatja az evolúciobiológusokat, és például Darwin (1871) úgy gondolta, hogy az utódgondozó viselkedés lehet a komplex szociális viselkedések alapja.

Utódgondozásnak tekintünk bármely olyan jelleget, amely növeli az utódok fitneszét, és valószínűleg vagy ezért a funkcióért alakult ki és/vagy jelenleg ezért a funkcióért marad fenn (Smiseth és mtsai., 2012). Az utódgondozás a fiziológiai és viselkedési adaptációk széles skáláját foglalja magában (Clutton-Brock, 1991; Royle és mtsai., 2012; Wilson, 1975), és leggyakrabban a nőtényeknél figyelhető meg, ami különösen igaz az emlősökre (Kleiman és Malcolm, 1981) és a gerinctelenekre (Suzuki, 2013; Tallamy és Wood, 1986; Zeh és Smith, 1985). Az utódok kétszülős gondozása azonban a taxonok széles körében előfordul, például a rovarok, halak, kétélűek és emlősök között is (Clutton-Brock, 1991; McGraw és mtsai., 2010; Steingger és Taborsky, 2007; Tallamy, 1999; Wells, 2007), és bizonyos csoportokban, például a madaraknál ez a jellemző utódgondozási forma (Cockburn, 2006; Reynolds és mtsai., 2002). Azonban a kétszülős gondozás nem jelenti azt, hogy a hímek és nőtények egyenlően osztoznak a gondozási feladatokon, hanem sokszor az egyik nem, általában a nőtény, többet fektet be (Kokko és Jennions, 2012; Royle és mtsai., 2016).

A kétszülős utódgondozás két, általában nem rokon egyed közötti kooperáció leggyakoribb formája az állatok és az emberek szociális viselkedésében (Alexander, 1974; Maynard Smith, 1982; McNamara és Leimar, 2020). A szülők közötti kooperáción a szülők közötti kölcsönösen előnyös, a szaporodási siker maximalizálását célzó interakciót értjük (Bourke, 2011; Noë, 2006). Ha a szülők kooperálnak, azzal növelhetik az utódaik túlélését, míg ha csökkentik a gondozásuk mértékét, azzal erőforrásaikat a túlélésre és későbbi szaporodásra fordíthatják (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. A gondozás jelentős energia-, idő- és túlélési költségekkel járhat, amelyek végső soron a szülő jövőbeni reprodukív kimenetét csökkentik (Alonso-Alvarez és Velando, 2012; Santos és Nakagawa, 2012). Az a szülő, amelyik nem gondozza utódait újrapárosodhat és magasabb szaporodási sikert érhet el, amíg párjának heteket kellhet eltöltenie az utódok egyedüli nevelésével azok önállóvá válásukig, ami csökkenő túléléssel és/vagy elszalasztott párzási lehetőségekkel járhat (Houston és mtsai., 2005; Székely és mtsai., 1996). Ezért a

kétszülős gondozás a közjavak játékkára 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, amint azt a különböző rovar, hal, béka, madár és emlős fajok változatos utódgondozó viselkedése is tanúsítja (Clutton-Brock, 1991; Duellman, 1992; McGraw és mtsai., 2010; Reynolds és mtsai., 2002; Tallamy, 1999), és jelentős elméleti irodalom foglalkozik a kétszülős utódgondozás kialakulásával és fennmaradásával (Alonso-Alvarez és Velando, 2012; Houston és mtsai., 2005; Houston és Davies, 1985; Klug és mtsai., 2012; Klug és Bonsall, 2014; McNamara és mtsai., 2000; 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 (Jennions és Kokko, 2010; Kvarnemo, 2010; Lack, 1968; McGraw és mtsai., 2010; Trivers, 1972; 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”, Carey, 2002; Jones és mtsai., 2002; Lack, 1968; Moss és Moore, 2021; Wilson, 1975). Extrém időjárási viszonyok, táplálékhiány, intenzív kompetíció, a tojások dehidratációja és az utódokat fenyegető nagy predációs veszély fokozottabb kétszülős gondozásra szelektálhat (Amat és mtsai., 1999a; Brown és mtsai., 2010; Kosztolányi és mtsai., 2006; Wynne-Edwards, 1998). 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; Lessells, 2012; Walling és mtsai., 2008).

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 (Székely és mtsai., 1996). Ha a gondozás relatív költségei magasak, és így meghaladják a gondozás lehetséges hasznait, 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 (Keenleyside, 1983; Korpimäki és mtsai., 2011; McNamara és mtsai., 2000; Owens, 2002; Székely és mtsai., 1996). Lényeges, hogy a dezertálás nyeresége az elhagyott partner viselkedésétől és az elhagyott utódra háruló költségek-től is függ (Houston és mtsai., 2005; van Dijk és mtsai., 2007), 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 reprodukív sikernek, így alapvetően befolyásolhatja a populációdinamikát és a populációk életképességét (Holman és Kokko, 2013).

2. fejezet

Célkitűzések és az értekezés felépítése

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 modellrendszert használva: egy kis méretű partimadarat, a széki lilét (*Charadrius alexandrinus* és közeli rokon fajokat) és egy feltételezeten kétszülős utódgondozással rendelkező bogárfajt, a nagyfejű csajkót (*Lethrus 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 (lásd a 3.1. szakaszt), 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, 2002a). Másrészt a nagyfejű csajkó az egyik gyakran idézett példája a kétszülős utódgondozásnak és a szülői szerepekre való specializálódásnak a gerinctelenekben (lásd a 3.2. szakaszt), így megfelelő alany lehet a szülői kooperáció és a szerepekre való specializálódás közötti kapcsolat vizsgálatához (Barta és mtsai., 2014).

A két modellrendszer és a módszerek rövid bemutatása után az értekezés három részre tagolódik. Az első részben a lile szülők közötti munkamegosztást és annak abiotikus faktoroktól (hőmérséklet, napsugárzás) való függését vizsgálom a kétszülős kotlás során. A kotlás a madarak leggyakoribb utódgondozási formája és szinte minden madárfajnál elengedhetetlen a sikeres szaporodáshoz (Deeming, 2002; Székely és mtsai., 2013). A tojások kotlásával a szülők a tojások hőmérsékletét az embrionális fejlődéshez optimális hőmérséklet közelében tartják azáltal, hogy a tojásokat forgatják és hideg, illetve meleg körülmények között melegítik, illetve hűtik a tojásokat, továbbá a kotló szülő védeni tudja a fészekaljat a potenciális ragadozóktól (Deeming, 2002; Ligon, 1999). A kotlás azonban jelentős költségekkel jár: idő- és energiaigényes, továbbá a kotló szülő maga is ragadozó áldozatává válhat (Amat és Masero, 2004b; Reid és mtsai., 2002a). A kotlás egymás közötti megosztásával a szülők csökkenthetik az idő-, energiaköltségeiket és a predációs kockázatot (Deeming, 2002).

Először azt vizsgáljuk, hogy egy extrém meleg környezetben élő populációban hogyan hat a hőmérséklet a nemek napi kotlási mintázatára (4. fejezet). Majd egy hasonlóan meleg környezetben élő populációban vizsgáljuk megfigyeléssel és kísérlettel a fészek árnyékot adó növényzettakarásának hatását a szülői munkamegosztásra (5. fejezet). A harmadik bemutatott munkában (6. fejezet) kísérletesen vizsgáljuk, hogy a fészek hőmérsékleti viszonyainak megváltoztatása hogyan befolyásolja a szülők közötti egyezkedést a munkamegosztásról. Majd multipopulációs szinten vizsgáljuk a hőmérsékletnek, illetve a hőmérséklet változékonyságának a hatását a kotlási munkamegosztásra 10 populáció kotlási adatait (7. fejezet), illetve 36 populáció befogási adatait (8. fejezet) használva. Ebben az utóbbi vizsgálatban a klímaváltozás lehetséges hatásait is vizsgáljuk a szülői kooperációra.

A második részben a kelés utáni fiókanevelési időszakra koncentrálok és azt vizsgálom, hogy milyen tényezők befolyásolják az utóddebertálást, ami a széki liléknél gyakori viselkedés (lásd a 3.1. szakaszt).

Elsőként egy terepi adatokra épülő demográfiai modell segítségével arra keressük a választ, hogy mi lehet az oka a gyakoribb tojó dezertálásnak a széki lilénél (9. fejezet). Majd megvizsgáljuk, hogy mi a funkciója a családok fiókanevelő élőhelyek közötti mozgásának, ami befolyásolja a dezertálás valószínűségét, és így a gondozási mintázatokat (10. fejezet). A partimadarak fiókgondozásáról és utóddezertálásáról rendelkezésre álló egyik legrészletesebb adatsor segítségével vizsgáljuk az utóddezertálás költségeit és hasznait (11. fejezet). Majd az utóddezertálás fiziológiai hátterét vizsgáljuk, és elemezzük két olyan hormont, a prolaktint és a kortikoszteront, szintjét és változását stressz hatására, amelyek a túlélés és a szaporodás közötti trade-off* feltételezett hormonális szabályozói, és így szerepük lehet az utódelhagyás szabályozásában (12. fejezet).

A harmadik részben a nagyfejű csajkó párzási és utódgondozási rendszerét vizsgálom. Elsőként egy meglepő eredményt mutatok be, ahol azt találtuk, hogy a nagyfejű csajkók utódgondozó rendszerében a hímek szerepe eltér az irodalmi adatoktól (13. fejezet). Majd kísérletesen vizsgáljuk két olyan szociális tényezőt (a felnőttkori ivararány és az egyedsűrűség) hatását az utódgondozásra és a szaporodási sikerre, amelyeket gyakran hoznak összefüggésbe az utódgondozási mintázatok változatosságával (14. fejezet). A nagyfejű csajkó egyedek testmérete igen nagy változatosságot mutat, így felmerülhet, hogy a különböző méretű hímek különböző párzási taktikákat alkalmaznak (Taborsky és mtsai., 2008). Ezért a harmadik vizsgálatban a kis és nagy méretű betolakodók sikerességét hasonlítjuk össze rezidens-betolakodó összecsapásokban a csajkók föld alatti fészkének bejáratánál (15. fejezet). Míg a negyedik vizsgálat a különböző méretű hímek pre- és posztkopulációs befektetésének arányát vizsgálja (16. fejezet). Végül a nemek és a különböző méretű egyedek szaporodási befektetése és immunválasza közötti kapcsolatokat mutatom be (17. fejezet).

A bemutatott vizsgálatok természetesen csapatmunkák eredményei, ezért az eredmények bemutatásánál többes szám első személyt használok. Azonban mindegyik fejezet esetében részt vettem a vizsgálat megtervezésében és a publikáció elkészítésében. A vizsgálatok nagy részében jelentős szerepem volt a terepi adatgyűjtésben, és az adatok elemzését vagy én végeztem, vagy az a közreműködéssel történt.

*Magyarra általában *csereviszonyként* (Pásztor és Oborny, 2007) fordítják. Kevésbé elterjedt, de a változók közötti „elkerülhetetlen” negatív kapcsolatot talán jobban leíró fordítása a *kényszerkompromisszum* (Szentesi és mtsai., 2023).

3. fejezet

Anyag és módszer

3.1. A széki lile párzási rendszere és utódgondozó viselkedése

A széki lile (*Charadrius alexandrinus*, de lásd alább) egy kis méretű (testtömege 40-45 g), földön fészkelő parimadár (Charadriiformes: Charadriidae). Az észak-amerikai testvérfajával (*Charadrius nivosus*, amelyet sokáig csak alfajnak tekintettek, Küpper és mtsai., 2009) 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, sólepárlókon vagy félsivatagos területeken. A széki lilék a költési időszakban általában határozott ivari dimorfizmust mutatnak (Cramp és Simmons, 1983), amely lehetővé teszi a nemek azonosítását a terepen vagy a kotló szülőkről készült képek alapján: az adult hímek fekete szemcsikokkal, fekete homlokcsíkkal és nem teljes fekete mellsávokkal rendelkeznek, míg ezek a részek fakó barnák az adult tojóknál. Mivel nyílt, növényzettel kevéssé borított területeken fészkel és neveli fiókáit, a szülők és fiókáik viselkedése könnyen megfigyelhető és a kirepülési siker becsülhető.

Tojásait a földre, egy sekély fészekcsészébe rakja, amely növényi szálakkal, kavicsokkal, puhatestűek héjával és algával van ritkásan kitöltve, amelyek szigetelőanyagként szolgálhatnak (Amat és mtsai., 1999b; Purdue, 1976; Szentirmai és Székely, 2002). Fészekalja általában három tojásból áll (Székely és mtsai., 1994), és a tojások 24-26 napi kotlás után kelnek ki (Kosztolányi és mtsai., 2009; Piersma és Wiersma, 1996). Mindkét szülő részt vesz a kotlásban, és a nemek jellegzetes napi kotlási mintázatot mutatnak: a tojók általában nappal kotlanak, míg a hímek éjszaka (Fraga és Amat, 1996; Kosztolányi és Székely, 2002b), de a pontos mintázat populációnként eltérő (7. fejezet). Valószínű, hogy ennek a változatosságnak egy része a környezeti hőmérséklettel függ össze, mivel a melegebb területeken a fészkeket szinte folyamatosan kotelik a déli órákban (4. fejezet), és a jelek szerint a szülőknek nehézséget okoz hosszabb ideig a fészken ülni, feltehetően a túlmelegedés kockázata miatt (Amat és Masero, 2004a). Mivel olyan területeken is költ, 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, 5. fejezet; Amat és Masero, 2004b), így ideális alany az abiotikus környezet (környező hőmérséklet, napsugárzás) kotlási viselkedést és szülői kooperációt befolyásoló hatásainak vizsgálatára és a zord környezet hipotézis (lásd az 1. fejezetet) tesztelésére.

Fiókái fészekhagyók, és a pelyhes fiókák a kelés után néhány órával már önállóan táplálkoznak. A szülők a táplálkozóhelyre vezetik a fiókákat, és védik őket a fajtársaktól és a potenciális ragadozóktól a fiókák kirepüléséig, ami körülbelül 25 napos korukban történik meg (Dos Remedios és mtsai., 2015b; Kosztolányi és mtsai., 2006; Székely és mtsai., 2006). A széki lile fiókák gyakran válnak madár vagy emlős ragadozók áldozatává (Fraga és Amat, 1996), és a territoriális betolakodások során az adult fajtársaik is megölhetik a fiókákat (Székely és Cuthill, 1999). A széki lile szülők ezért általában éberrel figyelnek az utódok közvetlen közelében, továbbá agresszíven védik a fiókákat a fajtársaiktól és a ragado-

zóktól (Fraga és Amat, 1996; Simmons, 1951; Székely és Cuthill, 1999). A szülők jelentős időt töltenek a fiókák melengetésével főleg akkor, amikor a fiókák még fiatalok, és a fiatal partimadarakra jellemzően még nem tudják hatékonyan szabályozni saját testhőmérsékletüket (Visser és Ricklefs, 1993b, 1994).

Azonban ezeket a változatos utódgondozási viselkedéseket nem mindig mutatja mindkét szülő: a fiókák kikelése 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., 1999a; Székely és Lessells, 1993). Így poliandria, poligínia és monogámia egyaránt előfordulhat csak hím, csak nőstény és kétszülős gondozás mellett egyetlen populáción belül (Kosztolányi és mtsai., 2006; Lessells, 1984; Warriner és mtsai., 1986), de ezeknek az aránya populációk között változik (Kosztolányi és mtsai., 2009). A szimultán poligámia azonban ritka, mivel a fészekaljak <8%-a tartalmaz páron kívüli fiókákat (Maher és mtsai., 2017). Ez a kétszülős kotlásból a kétszülős/egyszülős fiókgondozásba való átmenet egy kiváló paradigma annak vizsgálatára, hogy mi befolyásolja a szülők közötti kooperációt ill. konfliktust.

Korábban a *Charadrius* nemzetséget monofiletikusnak gondolták (Dos Remedios és mtsai., 2015a), de egy új, átfogó filogenetikai vizsgálat alapján ez egy parafiletikus csoport (Černý és Natale, 2022). Černý és Natale (2022) javaslata alapján a széki lile és további 22, korábban a *Charadrius* nemzetségbe sorolt, faj nem a *Charadrius*, hanem az *Anarhynchus* nemzetségbe tartozik, és ezt a taxonómiai változtatási javaslatot többek között nemrég az IOC World Bird List is elfogadta (Gill és mtsai., 2024). Az értekezésben bemutatott vizsgálatok azonban még a javasolt változtatás előtt készültek, ezért itt a *Charadrius* nemzetséget használok ezekre a fajokra.

3.2. A nagyfejű csajkó párzási rendszere és utódgondozó viselkedése

A nagyfejű csajkó (*Lethrus apterus*) egy kelet-európai elterjedésű röpképtelen bogárfaj (Coleoptera: Geotrupidae). Elterjedésének nyugati széle Magyarországon található (Merkl és Vig, 2009), míg keleten a Don vízgyűjtőjéig terjed (Kráľ és mtsai., 2013; Sramkó és mtsai., 2022). A kifejlett nagyfejű csajkók testhossza 12 és 25 mm között változik és akár több évig is élnek, így életük során többször is szaporodhatnak (Nikolajev, 2003). A nemek ivari dimorfizmust mutatnak. Csak a hímeknek van két ventrális mandibula nyúlványuk („agyar”, Wilson, 1971), amelyek valószínűleg szerepet játszanak az intraszexuális küzdelmek eldöntésében. Továbbá a hímek általában nagyobbak, mint a nőstények, de jelentős testméretbeli variabilitás van a nemeken belül is.

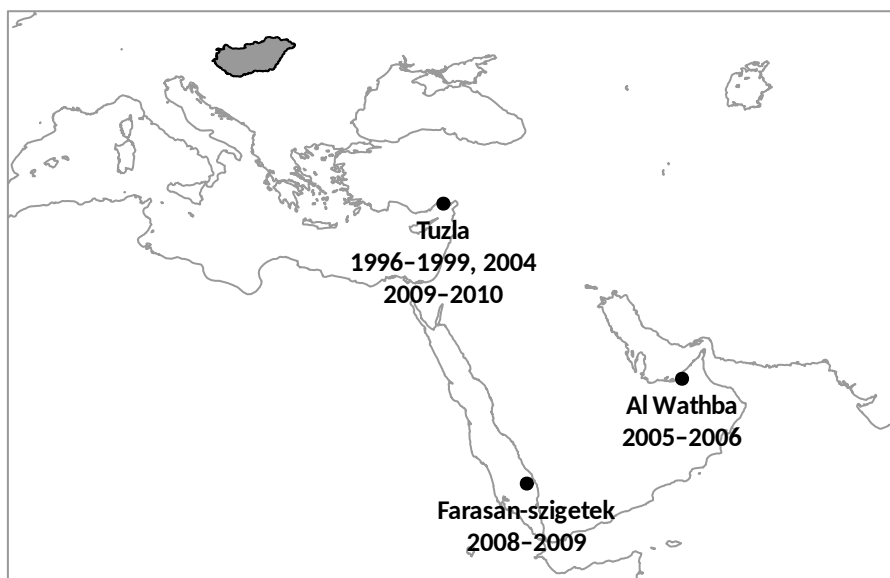
Az egyedek csak a március és június közötti szaporodási időszakban aktívak, az év többi részét a földbe ásva töltik. A szaporodási időszak elején, kora tavasszal az egyedek egy 10-20 cm mély föld alatti járatot ásnak maguknak, amely menedékkül szolgál, amíg nem találnak párt. A párba állt bogarak egy 50-90 cm mély járatot készítenek, amely hat-nyolc költőkamrában végződik, amelyek mindegyikébe egy-egy tojást raknak (Clutton-Brock, 1991; Frantsevich és mtsai., 1977; Wilson, 1971). A tojásokat a nőstények egyenként rakják le a külön költőkamrákba, így 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 (Frantsevich és mtsai., 1977). 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 bábülcsőben 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, a nemek közötti munkamegosztás és különböző szerepekre való specializálódás példájaként (Arrow, 1951; Clutton-Brock, 1991; Trumbo, 1996; von Lengerken, 1939; Wilson, 1971): míg a hím védi a fészket a betolakodóktól és levágott leveleket húz a föld alatti fészekbe, addig a nőtény golyókat formál a begyűjtött levelekből a költőkamrákban. Az őrző hímek gyorsan reagálnak, amikor egy rivális közeledik a fészekhez (Frantsevich és mtsai., 1977). Ezek a betolakodások gyakoriak, és a harcok akár 15-30 percig is eltarthatnak. Szinte mindenhol láthatók harcoló hímek a szaporodási időszak alatt, ami általában azzal végződik, hogy a győztes vagy megnyeri vagy megtartja a járatot. A fészekőrzés valószínűsíthető célja a nőtények páron kívüli párzásának megakadályozása és az apaság biztosítása.

3.3. Vizsgálati területek és általános terepi módszerek

3.3.1. Széki lile vizsgálatok

Az értekezésben bemutatott, csak egy populációt érintő vizsgálatokhoz a terepmunkát három populációban végeztük (3.1. ábra). A dél-törökországi Tuzla-tónál (é. sz. $36^{\circ} 43'$, k. h. $35^{\circ} 03'$) 1996 és 1999 között, 2004-ben és 2009 és 2010 között gyűjtöttünk adatokat. A tó északi partján és a tó északi oldalán lévő 50-800 m széles szikes sávon több, mint 1000 pár széki lile fészelt és nevelte a fiókáit (Kosztolányi és mtsai., 2006).



3.1. ábra: Széki lile vizsgálati területek és a terepi vizsgálatok évei. A tuzlai populációban gyűjtött adatokon alapulnak a 9., a 10., a 11. és a 12. fejezetek. Az Al Wathba-i populációban gyűjtött adatokon alapulnak a 4. és a 6. fejezetek. A farasan-szigeteki populációban gyűjtött adatokon alapul az 5. fejezet. A 7. és a 8. fejezetek multipopulációs vizsgálatok; a vizsgálati területekről lásd a térképet az adott fejezetekben (7.1. és 8.1. ábra).

Az Al Wathba Wetland Reserve (Egyesült Arab Emírségek, é. sz. $24^{\circ} 16'$, k. h. $54^{\circ} 36'$) területén 2005-ben és 2006-ban dolgoztunk. Ez a kb. 450 ha-os körbekerített terület 40 km-re délkeletre található Abu-Dzabitól, és mesterségesen létrehozott vízterekből és az azokat körülvevő homokdűnékből áll. Körülbelül 200 pár széki lile költött a területen, illetve akörül (Kosztolányi és mtsai., 2009).

A Farasan-szigeteken (Szaúd-Arábia, é. sz. $16^{\circ} 48'$, k. h. $41^{\circ} 53'$) 2008-ban és 2009-ben gyűjtöttünk adatokat, ahol a part menti nagy kiterjedésű szikes területeken és homokdűnéken több, mint 100 pár széki lile költött akár 1 km-re is a tengerparttól (AlRashidi és mtsai., 2011).

A terepmunka során a Székely és Kosztolányi (2006) útmutatójában leírt módszereket követtük. A fészkeket a potenciális fészkelő területek bejárásával, vagy a kotló vagy fészkekre visszatérő szülők leshelyről való megfigyelésével találtuk meg. A fészkealj befejezésének dátumát tekintettük a tojásrakás dátumának, és a tojásrakás befejezése után feljegyeztük a fészkealj méretét. A tojásrakás után megtalált fészkek korát (napokban) a tojások langyos vízben való lebegtetésével becsültük meg, és ebből számoltuk a tojásrakás dátumát. Majd az elemzésekben a tojásrakás dátumát az év egy bizonyos napjától (pl. január 1. vagy március 1.) eltelt napok számaként adtuk meg. A fészkek földrajzi koordinátáit kézi GPS vevő segítségével rögzítettük (2005-től).

A szülőket vagy a kotlás alatt fogtuk be fészekvarsával, vagy úgy, hogy a kézzel befogott kis fiókákat 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 szülőket egy fémgűrűvel és három színes gyűrű egyedi kombinációjával jelöltük meg, míg a kis fiókákra egy fémgűrűt és egy színes gyűrűt helyeztünk. A befogott egyedeknek lemértük a tarsushosszát tolómérővel (0,1 mm pontossággal), a szárnyhosszát vonalzóval (1 mm pontossággal) és a tömegét rugós mérleggel (0,1 g pontossággal). A szülők szárnyvénájából vért vettünk genetikai (pl. 7. fejezet) vagy hormonvizsgálatokhoz (12. fejezet). A fiókák molekuláris ivarmeghatározásához (9. fejezet) a lábvénből vettünk vért. A családok egy részét csak a fiókák kikelése után azonosítottuk (azaz a fészkeket nem ismertük). Ezekben a családokban a fiókák korát a tarsushosszuk alapján becsültük (Székely és Cuthill, 1999).

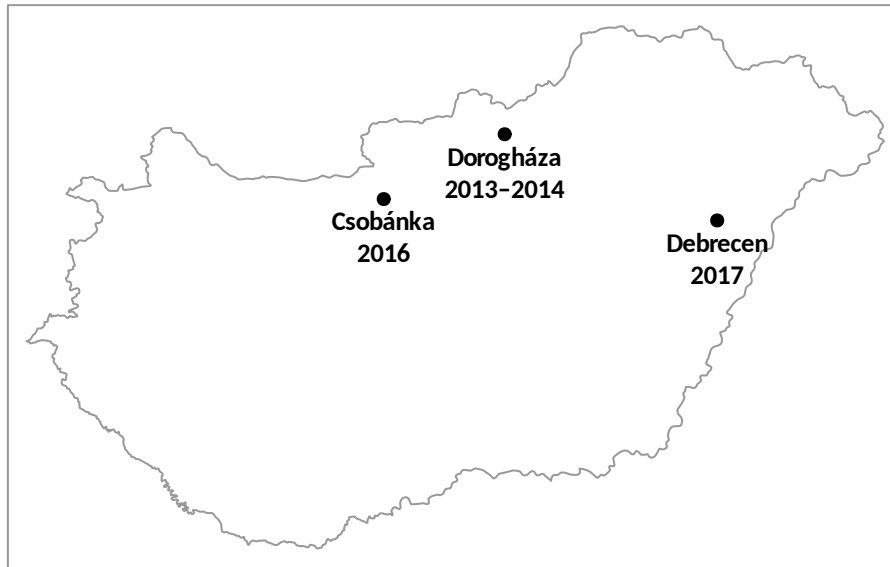
A szülők kotlási viselkedését személyes megfigyeléssel, fészkekamera segítségével vagy a szülők farktollaira ragasztott transzponderek (RFID chippek) segítségével rögzítettük (a részleteket lásd a 4., 5., 6. és 7. fejezetekben).

A kirepülési siker és a fiókgondozó 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 („családviszalatás rekordok”). Azokban a vizsgálatokban, ahol a fiókák növekedését is vizsgáltuk, minden negyedik napon megkíséreltük visszafogni és újramérni a fiókákat, hogy meghatározzuk a növekedési ütemüket. Továbbá a 11. fejezetben bemutatott vizsgálatban a családok viselkedéséről részletes viselkedési megfigyeléseket is gyűjtöttünk, amelynek részleteit ott mutatom be.

3.3.2. Nagyfejű csajkó vizsgálatok

Az itt bemutatott vizsgálatokhoz a terepmunkát három magyarországi populációban végeztük (3.2. ábra). A Mátrában Dorogháza község mellett (é. sz. $47^{\circ} 59' 29''$, k. h. $19^{\circ} 53' 36''$) 2013-ban és 2014-ben gyűjtöttünk adatokat, ahol több mint 5000 csajkó egyed volt található a dombok legeltetett füves lejtőin. Csobánka határában a Garancs északkeleti oldalában (é. sz. $47^{\circ} 38' 25''$, k. h. $18^{\circ} 56' 10''$) egy sűrű csajkó populációban 2016-ban végeztünk vizsgálatot. 2017-ben Debrecen közelében egy ipari létesítményekkel körbevett 12 hektáros területen (é. sz. $47^{\circ} 31' 29''$, k. h. $21^{\circ} 34' 30''$) gyűjtöttünk adatokat, ahol több mint 1000 egyed volt található.

A bogarakat vagy a földfelszínről fogtuk be vagy a járatukból csaltuk ki egy fűszál segítségével (a bogarak a fűszálat „betolakodnak” tekintik és a rágójukkal belekapaszkodnak, és így kihúzhatók a járatból). Ha a vizsgálathoz szükség volt egyedi jelölésre, akkor az egyedek előtorát és szárnyfedőit egyedi, külön-



3.2. ábra: Nagyfejű csajkó vizsgálati területek és a terepi vizsgálatok évei. A dorogházi populációban gyűjtött adatokon alapulnak a 13. és a 14. fejezetek. A csobánkai populációban gyűjtött adatokon alapul a 15. fejezet. A debreceni populációban gyűjtött adatokon alapulnak a 16. és a 17. fejezetek.

bőző színű számkombinációkkal jelöltük lakkfilccel (pl. Marabu Brilliant, Marabu GmbH, Bietigheim-Bissingen, Németország, Uni-ball PX-21, Mitsubishi Pencil Co. Ltd., Tokió, Japán). Tolómérővel lemértük a befogott egyedek előtor (pronotum) szélességét (0,1 vagy 0,01 mm pontossággal) és a hímek esetében az agyarhosszt (0,1 mm pontossággal). A testtömeget digitális mérleggel mértük 0,01 g pontossággal.

A szaporodási siker meghatározásához a járatokat a szaporodási időszak végén egy nagy, földbe vert szöggel megjelöltük, és ősszel (amikorra az utódok már kifejlődtek) egy fémdetektor segítségével (Silver Star 3, Chrenkó F., Szigetszentmiklós) megkerestük. A fészkeket kiástuk, majd megszámloltuk és lemértük az utódokat, illetve meghatároztuk a nemüket (a mandibuláris agyarok megléte vagy hiánya alapján).

A terepi vizsgálatokat és kísérleteket mindig az adott ország (lile vizsgálatok), illetve a magyar (csajkó vizsgálatok) természetvédelmi hatóságok engedélyével végeztük az etikai irányelvek betartása mellett.

3.4. Általános statisztikai módszerek

Az adatok elemzése során általában lineáris modelleket (LM), általánosított lineáris modelleket (GLM), Cox-regressziót, illetve ismételt megfigyelések esetén kevert modelleket (LMM), általánosított kevert modelleket (GLMM) és kevert Cox-regressziót használtunk. Az elemzésekhez az R 2.1.0 (R Development Core Team, 2005) és 3.6.3 (R Core Team, 2019) közötti verzióit használtuk. Modellszekciót valószínűségi arány teszt (LRT) vagy Akaike-kritérium (AIC) alapján végeztünk. Az elemzések során a binom, car, lme4, lsmeans ill. emmeans, MASS, MCMCglmm, multcomp, MuMIn, nlme, nnet, ppcor, rptR, segmented, smatr, survival és coxme csomagokat használtuk (a referenciákat lásd az egyes fejezetekben). Az értekezés ábrái az R 4.4.0 verziójával készültek (R Core Team, 2024).

I. rész

Az abiotikus környezet hatása a szülők közötti együttműködésre

4. fejezet

Extrém meleg környezet hatása a szülői együttműködésre*

4.1. Bevezetés

Az embrió fejlődésének optimális hőmérséklete a legtöbb madárnál 36 °C és 40,5 °C között van, és ha a környezeti hőmérséklet eltér az optimálistól, a szülők a tojások melegítésével vagy hűtésével szabályozzák a fészkek hőmérsékletét (Conway és Martin, 2000; Webb, 1987). A túlmelegedés vagy a túlzott lehűlés (hiper-, illetve hipotermia) csökkenti a tojás túlélési esélyét és a fészkealj teljes pusztulásához is vezethet. A hipertermia veszélyesebb, mint a hipotermia, mivel a magas hőmérséklet gyorsabban okozza az embrió halálát, mint az alacsony; az embriók rövid ideig 0 °C-on is túlélhetnek, míg egyetlen madárembrió sem él túl 44 °C felett (Webb, 1987). Ezért extrém meleg környezetben (különösen a földön fészkelő madarak esetében, ahol a tojások közvetlenül ki lehetnek téve a nap hőjének) az utódgondozás létfontosságú szerepet játszik a tojások túlmelegedésének megakadályozásában (Brown és Downs, 2003; Downs és Ward, 1997).

Ebben a tanulmányban az utódgondozás szülők közötti megosztását vizsgáljuk a kétszülős kotlás során a széki lilénél az Arab-félszigeten, ahol a költési időszakban a talajfelszín hőmérséklete a 60 °C-ot is meghaladhatja délben. A vizsgálat célja két kérdés megválaszolása volt: (1) Befolyásolja-e a környezeti hőmérséklet a hímek és tojók viselkedését? (2) Befolyásolja-e a környezeti hőmérséklet a szülői együttműködést a kotlás során? Azt prediktáltuk, hogy (1) a hímek kotláshoz való hozzájárulása növekedni fog a környezeti hőmérséklet emelkedésével, hogy segítsék a tojókat, és hogy (2) a teljes kotlás növekedni fog a környezeti hőmérséklet emelkedésével, és így a szülők közötti koordináció szoros lesz a nap legmelegebb részében.

4.2. Módszerek

4.2.1. Adatgyűjtés

A terepmunkát az Al Wathba Wetland Reserve (lásd a 3.3.1. szakaszt) területén végeztük 2005. március 13. és július 23. között és 2006. április 26. és július 12. között. A fészkeknél a viselkedést egy kis méretű kamera (OutdoorCam, Swann Communications Pty. Ltd., Richmond, Victoria, Ausztrália) segítségével rögzítettük, ami a fészektől kb. 1 m távolságra volt elhelyezve. A kamera egy digitális videórögzítőhöz volt csatlakoztatva (MemoCam, Video Domain Technologies Ltd., Petah Tikva, Izrael), amely 20 másodpercenként rögzített egy képet. A kamera infravörös fényforrásokkal rendelkezett, ami lehetővé tette, hogy éjszaka is rögzítsünk képeket a kotló a lilékről. Az áramellátást egy 12 V-os autóakkumulátor biztosította.

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

A rendszer minden részét (a kamera kivételével) és a kábeleket a föld alá rejtettük, hogy minimalizáljuk a madarak zavarását. A környezeti hőmérsékletet egy hőszondával mértük, amely kb. 25 cm-re volt elhelyezve a fészekcsészétől a talajszinten. A szonda egy adatgyűjtőhöz (Tinytag, Gemini Data Loggers Ltd., Chichester, Egyesült Királyság) volt csatlakoztatva, amely 20 másodpercenként rögzítette a hőmérsékletet. A talaj hőmérséklete gyakran meghaladta az 50 °C-ot délben (4.1. ábra); a rögzített maximális talajhőmérséklet 64,8 °C volt.

Azokat a rekordokat, amikor a hím és tojó azonosítása nem volt egyértelmű, vagy amikor a szülőket megzavartuk (pl. az adatrögzítő rendszer működésének napi ellenőrzései során), kizártuk az elemzésekből (az összes rekord <2,3%-a). Tizenegy fészek esetében a 22:00 és 24:00 óra közötti adatokat nem használtuk az analízisekben, mivel ezeket a fészkeket 22:00 órától manipuláltuk (lásd a 6. fejezetet). Összesen 28 fészek (20 fészek 2005-ből és 8 fészek 2006-ból) adatai szerepeltek az elemzésekben.

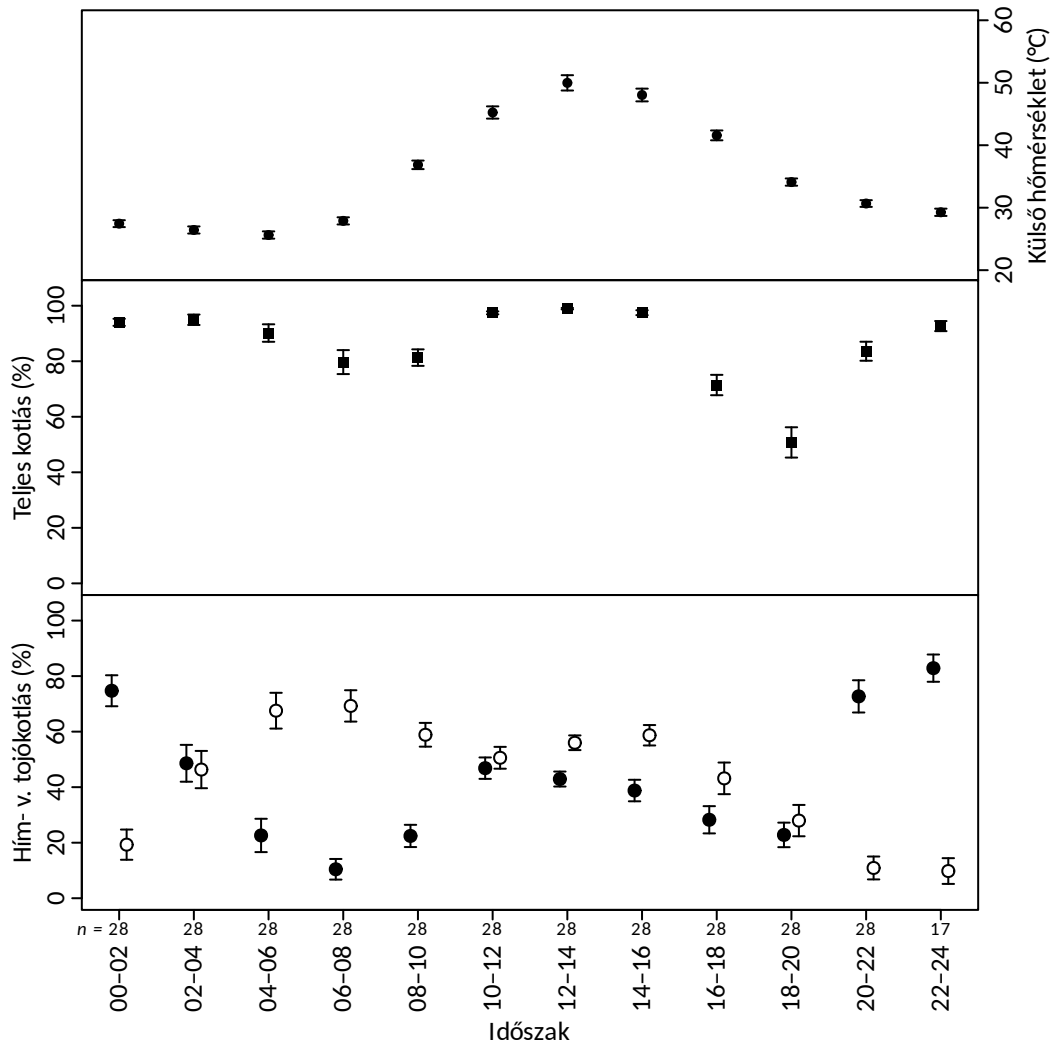
4.2.2. Statisztikai elemzések

Éjfél-től (00:00) induló, napi 24 órás felvételeket tekintettünk az elemzés egységének. Minden napot tizenkét kétórás időszakra osztottunk fel. Minden időszakra öt viselkedési változót számoltunk ki: (1) teljes kotlás: az idő százaléka, amikor a tojásokat bármelyik szülő kotlotta; (2) hímkotlás: az idő százaléka, amikor a tojásokat a hím kotlotta; (3) tojókotlás: az idő százaléka, amikor a tojásokat a tojó kotlotta; (4) váltások száma: az esetek száma, amikor az egyik szülő a másik szülőt váltotta a fészken, (5) nem kotlott időszakok hossza: az adott kétórás időszakban kezdődött olyan időszakok átlagos hossza, amikor egyik szülő sem volt a fészken. A százalékos változókat (arányokká alakítva) arkuszszinusz négyzetgyök transzformáltuk, míg a váltások számát és a nem kotlott időszakok hosszát $\ln(x + 1)$ transzformáltuk a reziduálisok a normalitásához. Környezeti hőmérsékletként az egyes periódusok alatt mért átlagos talajhőmérsékletet használtuk.

A környezeti hőmérséklet hatását a kotlási viselkedésre lineáris kevert modellekkel vizsgáltuk (1me függvény az nlme csomagból, Pinheiro és Bates, 2000), ahol a fészekazonosító random faktorként szerepelt, mivel a szülők viselkedése egy adott fészek esetében nem független a kétórás időszakok között. Az év, a tojásrakás dátuma (március 1-től eltelt napok száma) és a fészek kora (azaz a napok száma a kotlás kezdete óta) potenciálisan befolyásolhatják a kotlási viselkedést. Mindhárom változót teszteltük minden válaszváltozónk esetében (teljes kotlás, hímkotlás, tojókotlás, váltások száma, nem kotlott időszakok hossza), és az egyetlen szignifikáns hatás a nem kotlott időszakok hosszának évek közötti különbsége volt (kevert modellek, $p = 0,020$, minden más $p \geq 0,060$), ezért ezeket a változókat nem vontuk be a további elemzésekbe. A nem kotlott időszakok hossza válaszváltozó esetében azonban ellenőriztük, hogy a konklúzióink nem változnak-e, ha a szignifikáns évhatast bele vesszük a végső modellbe (4.1. táblázat).

A teljes kotlás, a váltások száma és a nem kotlott időszakok hossza változók esetében a kiindulási modell fix hatásként tartalmazta az időszakot, a környezeti hőmérséklet másodfokú ortogonális polinomját (mivel a madarak kotlási viselkedése és a környezeti hőmérséklet közötti kapcsolat nemlineáris, Conway és Martin, 2000), és az időszak és a környezeti hőmérséklet közötti interakciót. A hím- és tojókotlás kiindulási modelljei tartalmazták az időszakot (fix faktor), a környezeti hőmérsékletet (másodfokú ortogonális polinom, kovariáns), a másik nem általi kotlást (kovariáns) és minden másodrendű interakciót. És minden modell tartalmazott az egyes fészkekhez egy random tengelymetszet hatást (lásd fent). A kezdeti modelleket maximum likelihood módszerrel illesztettük, a modellszelekciót pedig a stepAIC függvény (MASS csomag, Venables és Ripley, 2002) használatával végeztük. A végleges modelleket restricted maximum

likelihood módszerrel újraillesztettük és a varianciaanalízisekben III-as típusú eltérés-négyzetösszegeket számoltunk (4.1. táblázat). Az értékeket átlag \pm standard hiba (SE) formában adjuk meg, ha másképp nem jelezzük.



4.1. ábra: A környezeti hőmérséklet (felső panel) és hím (fekete körök), tojó (fehér körök) és mindkét szülő (fekete négyzetek) általi kotlás a széki lile fészkeknél (átlag \pm SE minden kétórás időszakra, n a fészkek száma az elemzésekben).

4.3. Eredmények

4.3.1. Napi kotlási mintázat

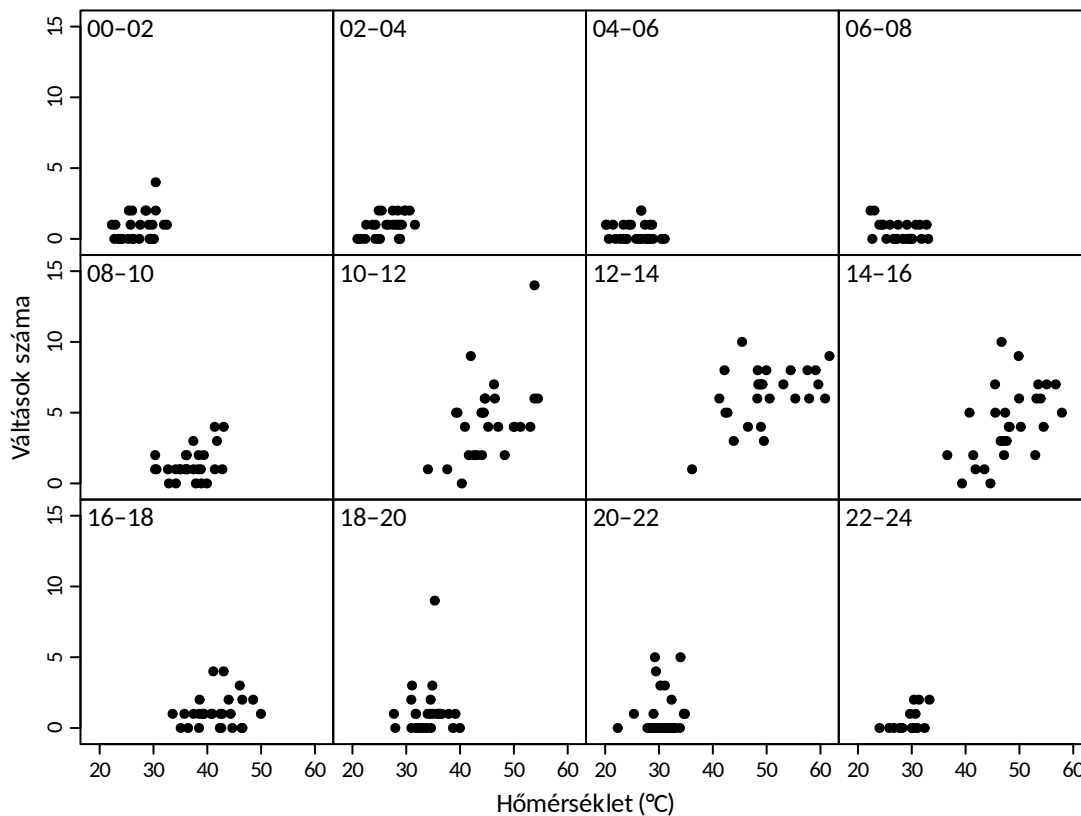
Az átlagos teljes kotlás $85,7 \pm 1,1\%$ volt az egész nap során ($n = 28$ fészek). A tojók az idő $44,5 \pm 1,7\%$ -ában, míg a hímek az idő $41,3 \pm 1,6\%$ -ában kotlották a fészket. A hímek és tojók kotlási mintázata eltérő volt: a tojók leginkább reggel kotlották a tojásokat, míg a hímek este és éjszaka (4.1. ábra). Éjszaka (20:00–06:00) a teljes kotlás $90,8 \pm 1,4\%$ volt, a tojók az idejük $33,2 \pm 3,6\%$ -át, míg a hímek az idejük $57,6 \pm 3,6\%$ -át töltötték a fészken. Ezzel szemben napközben (06:00–20:00) a fészkeket az idő $82,4 \pm 1,4\%$ -ában kotlották, a tojók az idejük $52,1 \pm 2,1\%$ -át, míg a hímek az idejük $30,4 \pm 1,8\%$ -át töltötték a

4.1. táblázat: A széki lile kotlási viselkedésének végső kevert modelljei.

Magyarázó változók	Válaszváltozó														
	Teljes kotlás (%)			Hímkotlás (%)			Tojókotlás (%)			Váltások száma			Nem kotlott időszakok hossza		
	df _{hiba} = 262			df _{hiba} = 250			df _{hiba} = 261			df _{hiba} = 262			df _{hiba} = 208		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F (F)	p (p)
Időszak	11	1,44	0,157	11	2,61	0,004	11	0,81	0,632	11	1,138	0,332	11	1,980 (2,019)	0,032 (0,028)
Környezeti hőmérséklet	2	0,25	0,782	2	0,35	0,704	2	0,75	0,475	2	0,856	0,426	2	0,877 (0,773)	0,418 (0,463)
Tojókotlás				1	118,21	<0,001									
Hímkotlás							1	614,79	<0,001						
Időszak × környezeti hőmérséklet	22	3,25	<0,001	22	2,95	<0,001	22	2,51	<0,001	22	1,971	0,007	22	1,744 (1,733)	0,024 (0,026)
Időszak × tojókotlás				11	3,36	<0,001									

A környezeti hőmérséklet másodfokú ortogonális polinomként szerepelt a modellekben. A statisztikailag szignifikáns hatások félkövérrel vannak szedve. A zárójelekben lévő F és p értékek abból az alternatív modelltől származnak, amelyben a szignifikáns ($p = 0,037$) évhata is szerepelt.

fészken. A fészket az idő 70%-nál többet kotlotta valamelyik szülő a 18.00–20.00 időszak kivételével az összes többi időszakban, és déli órákban volt a legmagasabb a fészken töltött idő aránya (4.1. ábra).

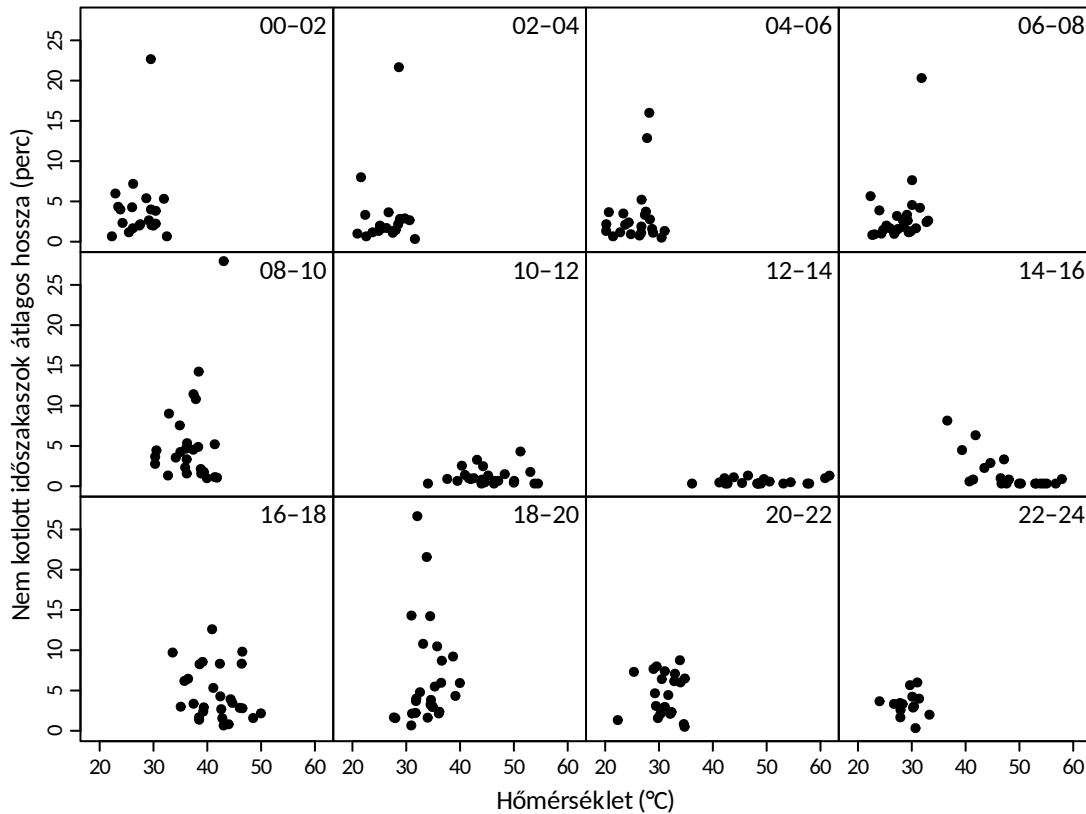


4.2. ábra: A váltások száma a környezeti hőmérséklet (°C) függvényében a kétórás időszakokban.

4.3.2. A környezeti hőmérséklet hatása a kotlásra

A környezeti hőmérséklet befolyásolta a kotlási viselkedést, mivel a hőmérséklet emelkedésével a szülők gyakrabban váltották egymást (4.2. ábra, 4.1. táblázat), és a nem kotlott időszakok hossza csökkent (4.3.

ábra, 4.1. táblázat). A környezeti hőmérséklet hatása a kotlásra azonban nemlineáris volt (4.1. táblázat). Továbbá, a hímek és a tojók válasza a környezeti hőmérsékletre változott a nap különböző szakaszaiban, ahogyan ezt az időszak és a hőmérséklet közötti erősen szignifikáns hatások is mutatják (4.1. táblázat). A déli órákban a hímek általában növelték a kotlást a hőmérséklettel, míg a tojók csökkentették (további részletekért lásd az S2. és S3. ábrákat az eredeti közlemény kiegészítő információinál: <https://frontiersinzoology.biomedcentral.com/articles/10.1186/1742-9994-7-1#Sec12>).



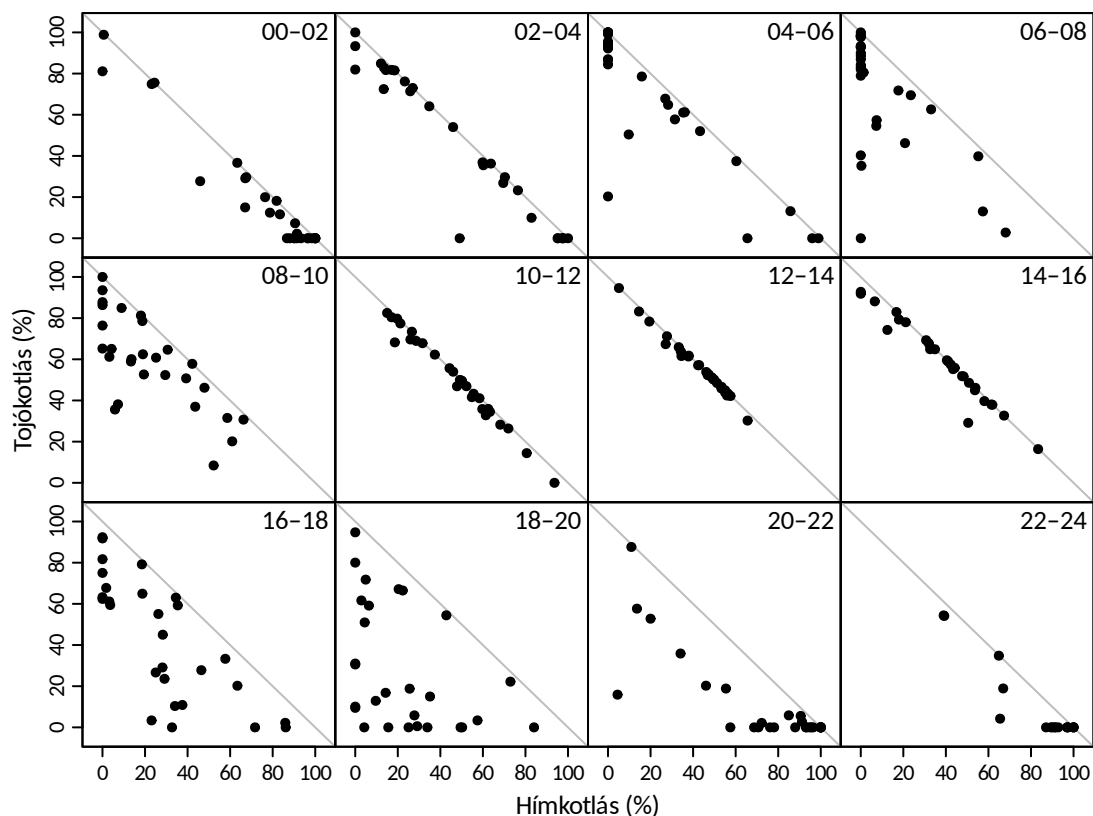
4.3. ábra: A nem kotlott időszakok hossza (átlagos hossz, percben) a környezeti hőmérséklet (°C) függvényében a kétórás időszakokban.

4.3.3. A környezeti hőmérséklet hatása a szülők közötti koordinációra

A tojó- és a hímkotlás jellemzően negatív kapcsolatban volt egymással, de a kapcsolat erőssége változott a nap során (4.1. táblázat, 4.4. ábra). Reggel (06:00–10:00) és este (16:00–20:00) a tojók és hímek közötti negatív kapcsolat gyenge volt. Ezzel szemben a déli órákban (10:00–14:00) a szülők gyakorlatilag folyamatosan a fészken voltak, és a legtöbb fészkek esetében a kotlás körülbelül fele-fele részben oszlott meg a hím és a tojó között (lásd a 4.1. ábrát is).

4.4. Diskusszió

Vizsgálatunk több fontos eredményt adott. Egyrészt a környezeti hőmérséklet jelentősen befolyásolta a kotlási viselkedést; a kapcsolat nemlineáris volt és függött a napszaktól. Ez összetett kapcsolatra utal a kotlás, a környezet és a napszak között. Másrészt eredményeink egyértelműen mutatják, hogy annak megértése, hogy az egyik szülő hogyan reagál a változó környezeti feltételekre nem elegendő, mivel ha



4.4. ábra: Tojókotlás (%) és hímkotlás (%) a kétórás időszakokban. A szürke vonal (-1 meredekség) a 100%-os teljes kotlást mutatja.

a kotlási viselkedés megoszlik a szülők között, akkor ez egyik szülő viselkedését befolyásolja a párja viselkedése (McNamara és mtsai., 2000). Ezt jól szemlélteti a hímek és tojók fordított reakciója a környezeti hőmérsékletre délben: a hímek kotlása növekvő tendenciát mutatott a hőmérséklettel, míg a tojók kotlási ideje csökkent. Továbbá a szélsőséges hőmérsékletnek jelentős hatása volt a szülők közötti koordinációra, mivel a szülők magas nappali hőmérséklet esetén szorosabb együttműködést mutattak a kotlási viselkedésükben azzal, hogy a kotlást egyenlően osztották meg és növelték a váltások számát. Ez a stratégia segítheti a szülőket a hőstressz leküzdésében.

Eredményeink összhangban vannak Purdue (1976) eredményeivel, aki arról számolt be az amerikai széki lilénél (*Charadrius nivosus*), hogy a nap forró időszakaiban megnövekedett a kotlással töltött idő, míg a nem kotlott időszakok csökkentek. A késő délután során azonban csökkent a fészken töltött idő, valószínűleg azért, mert ez utóbbi időszak alkalmas volt a táplálékkeresésre, és a környezeti hőmérséklet nem károsította az embriókat a felügyelet nélkül hagyott tojásokban. Eredményeink összhangban vannak Amat és Masero (2004a) munkájával is, akik szerint a magas környezeti hőmérséklet korlátozhatja a kotlási szakaszok hosszát, mivel a tojók nem tudják hosszú ideig fenntartani a kotlást. Ezért a hímek délben megnövekedett kotlásának valószínűleg az a szerepe, hogy segítsék a tojót, hogy rövid időszakokra otthagyhassa a fészket.

Úgy véljük azonban, hogy ez a vizsgálatunk túlmutatott a korábbi tanulmányokon, és több szempontból is újszerű volt. Egyrészt hosszabb (24 órás) folyamatos adatrögzítést alkalmaztunk nagyobb mintaszámokkal. Másrészt lineáris kevert modelleket alkalmaztunk, hogy kontrolláljuk arra, hogy az időszakok nem függetlenek egymástól, és amikor a környezeti hőmérséklet hatását vizsgáltuk az egyik nem visel-

kedésére statisztikailag kontrolláltunk a másik nem hatására. Mivel a kotlási viselkedés általában nemlineárisan függ a környezeti hőmérséklettől (Conway és Martin, 2000), ezért négyzetes tagot használtunk a modelljeinkben. Végül a koncepcionális keretrendszerünk az volt, hogy megértsük, hogy a külső környezet hogyan befolyásolja a két szülő együttműködését, míg a korábbi tanulmányok középpontjában az egyes szülők hőstresszel való megbirkózási képessége állt.

Eredményeink szerint a rendkívül meleg környezet elősegíti a kotló széki lilék közötti együttműködést (zord környezet hipotézis). A fokozott szülői együttműködés elengedhetetlen, mivel egy szülő nem tudja megvédeni a tojásokat és/vagy saját magát a túlmelegedéstől. A hím-tojó interakciók kísérletes vizsgálata és a hímek és tojók kotlási viselkedésének összehasonlítása különböző lilepopulációkban fontos következő lépések lehetnek a környezet, a szülői együttműködés és szexuális konfliktus közötti komplex kapcsolatok feltérképezéséhez.

5. fejezet

A szülői kooperáció extrém meleg környezetben: természetes viselkedés és kísérletes bizonyíték*

5.1. Bevezetés

A zord környezet hipotézis (1. fejezet; Carey, 2002; Wilson, 1975) szerint ha a környezeti feltételek lényegesen eltérnek a fejlődő embrió számára optimális környezettől, akkor mindkét szülőre szükség lehet az utódok sikeres felneveléséhez. Ennek a hipotézisnek a részletes tesztelése azonban két okból is kihívást jelent. Egyrészt nehéz azonosítani azokat a specifikus ökológiai tényezőket, amelyek a természetes populációkban kétszülős gondozásra szelektálnak. Az ökológiai tényezők általában együtt hatnak, és a fő tényezők meghatározásához hosszú távú adatokra van szükség mind az ökológiáról, mind az utódgondozó viselkedésről. Másrészt a környezet feltételezett elemének kísérletes megváltoztatása az utódgondozó viselkedés megváltozásának előidézése érdekében gyakran igen nehéz, ezért a korábbi vizsgálatok vagy megfigyelésen alapultak, vagy laboratóriumi körülmények között zajlottak. Kivéve például Brown és mtsai. (2010) tanulmányát, amely filogenetikai elemzések és terepi kísérletek kombinációját használta a *Ranitomeya imitator* trópusi békafajnál annak tesztelésére, hogy a kétszülős gondozást befolyásolja-e a növények levélhálójában kialakult tavacska mérete, amiben az ebihalak fejlődnek.

Ebben a vizsgálatban a zord környezet hipotézist teszteltük a fészek feletti árnyék kísérletes manipulálásával a széki lilénél. A fészek környezetét korábban is manipulálták kísérletesen (Amat és Masero, 2004a; Cresswell és mtsai., 2004; D’Alba és mtsai., 2009; Kim és Monaghan, 2005; Martin és Ghambor, 1999; Reid és mtsai., 2000), de ez a kísérlet újszerű, mivel mi mindkét szülő viselkedését vizsgáltuk, és a kooperatív viselkedésre voltunk kíváncsiak, míg a fent említett kísérletek egyetlen szülő, általában a tojó választását vizsgálták, mivel vagy csak az egyik szülő kotlott, vagy mivel nem tudták megkülönböztetni a nemeket. Az egyszülős és a kétszülős rendszerek megkülönböztetése azért is fontos, mert a válaszok elméleti keretrendszerei alapvetően különböznek: játékelméleti és nem játékelméleti megközelítések. Továbbá a kísérletes vizsgálatok azt mutatták, hogy szülők együttes válasza gyakran különbözik az egyedi válaszoktól; például az egyik szülő hátráltatása („handicapping”, pl. súlyok rögzítése az egyedre vagy a tollak megvágása) a kétszülős fajoknál a párok változatos együttes reakcióját eredményezte, mivel a manipulált szülő párja vagy csökkentette vagy növelte vagy megtartotta a gondozási szintjét (Harrison és mtsai., 2009).

Ennek a vizsgálatnak két célja volt. Egyrészt összehasonlítottuk a kétszülős gondozást a napsugárzásnak természetesen kitett és napsugárzástól védett fészkek között. Azt prediktáltuk, hogy a napsugárzásnak kitett helyeken fészkelő szülők több gondozást fognak mutatni. Továbbá a szülők gyakrabban fogják egy-

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

mást váltani a fészken, különösen a nap legmelegebb részében (4. fejezet). Másrészt manipuláltuk a fészkek környezetét úgy, hogy vagy védtük azokat a napsugárzástól, vagy kitettük azokat a napsugárzásnak. Azt prediktáltuk, hogy a kísérletesen napsugárzásnak kitett fészkeknél a szülők növelni fogják a kotlásukat és gyakrabban fogják egymást váltani a fészken, míg a kísérletesen napsugárzástól védett fészkeknél ennek ellenkezőjére számítottunk.

5.2. Módszerek

5.2.1. Általános terepi módszerek

A terepmunkát két évben végeztük (2008. április 17. és július 4. között és 2009. május 15. és július 4. között) a Vörös-tengeren a Farasan-szigeteken (lásd a 3.3.1. szakaszt). A terepmunka ideje egybeesett a széki lile költési aktivitásának csúcsával. A fészkeket öt kategóriába soroltuk: árnyékot adó növényzettakarás nélküli (0), <25%-os (1), 25-50%-os (2), 51-75%-os (3) és >75%-os (4) növényzettakarású fészkek. A fészektakarás besorolás ismételhetőségét (Harper, 1994) ellenőriztük: egy megfigyelő (M.A.R.) pontozta a növényzettakarást a terepen, és fényképeket készített a fészkekről, két megfigyelő (K.A., C.K.) pedig kétszer újra besorolta ezeket a fényképeket a fészkekazonosító ismerete nélkül. A fészektakarás pontszámok erősen ismételhetőek voltak a három megfigyelő között ($R = 0,939$, $F_{31,64} = 47,837$, $p < 0,001$). A tenger volt az egyetlen vízforrás a madarak számára, és a fészkek koordinátáit használtuk a fészkek és a legközelebbi partvonal közötti merőleges távolság becsléséhez.

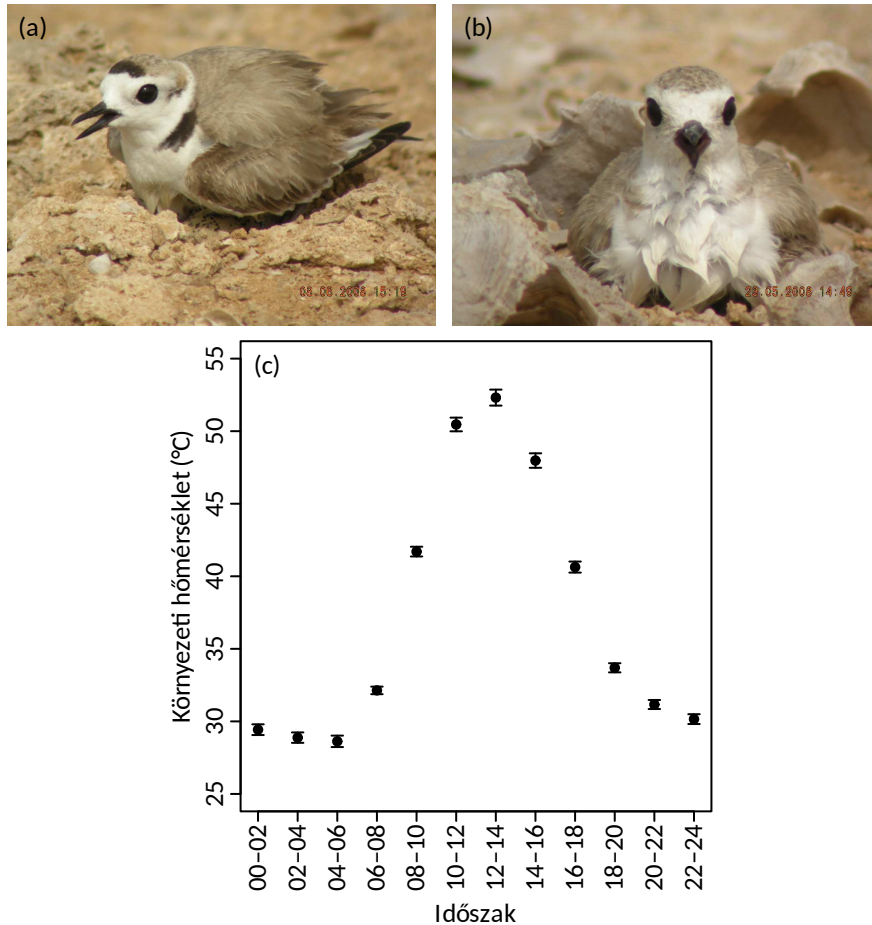
5.2.2. Kotlási viselkedés és környezeti hőmérséklet

A viselkedést a 0. kategóriába (amit „kitett” fészkeknek nevezünk) vagy a 3. és 4. kategóriába (amit „árnyékolt” fészkeknek nevezünk) tartozó fészkeknél rögzítettük. Harminckét fészkeknél (17 árnyékolt és 15 kitett fészkek) gyűjtöttünk kotlási adatokat.

A kotlást Trovan Flex transzponderrel és LID665 dekóderrel (Dorset identification B.V., Aalten, Hollandia) vagy digitális videokamerával (Sony Handycam HC44E, Sony Corporation, Tokió, Japán) rögzítettük. A transzponderrendszer egy kis, egyedi azonosító kóddal rendelkező chipből állt (körülbelül 0,4 g, a felnőtt testtömeg kb. 1%-a), amelyet a szülők farkára ragasztottunk. A transzponder dekóder antennáját körülbelül 3-5 cm-rel a fészkek alá ástuk és adatgyűjtőhöz csatlakoztattuk. A rendszer legalább 24 órán keresztül 20 másodpercenként rögzítette, hogy melyik szülő tartózkodott a fészken ($n = 27$ fészkek).

A videokamerát 2008-ban öt fészkek kotlási viselkedésének rögzítésére használtuk. A kamerát a fészektől kb. 1 m-re helyeztük el. A kamera 20 másodpercenként rögzített egy képet, és manuálisan éjszakai felvétel üzemmódra váltottuk át az éjszakai képekhez. A kamerát egy kis kartonpapírral és némi növényzettel takartuk be, és a rendszer többi része (beleértve az akkumulátort is) a föld alá volt elásva. A transzponder és a kamerarendszer telepítése (15-20 perc) kora délelőtt vagy késő délután történt a hőstressz elkerülése érdekében. A szülők a telepítés után néhány perc múlva visszatértek a fészkekre.

A talajhőmérsékletet minden fészkeknél ($n = 32$ fészkek) hőszondával mértük, amelyet a fészekcsészétől körülbelül 25 cm-re helyeztünk el a talajszinten nyílt, árnyékoltatlan területen. A szondát egy adatgyűjtőhöz csatlakoztattuk (Tinytag, Gemini Data Loggers Ltd., Chichester, Egyesült Királyság), amely 20 másodpercenként rögzítette a hőmérsékletet legalább 24 órán keresztül. A vizsgálat során a legalacsonyabb és legmagasabb talajhőmérséklet 23,8 °C, illetve 60,3 °C volt (5.1c. ábra). A napsugárzásnak kitett talajon való kotlás komoly kihívást jelent a sivatagban fészkelő madarak számára (Grant, 1982). Amat és

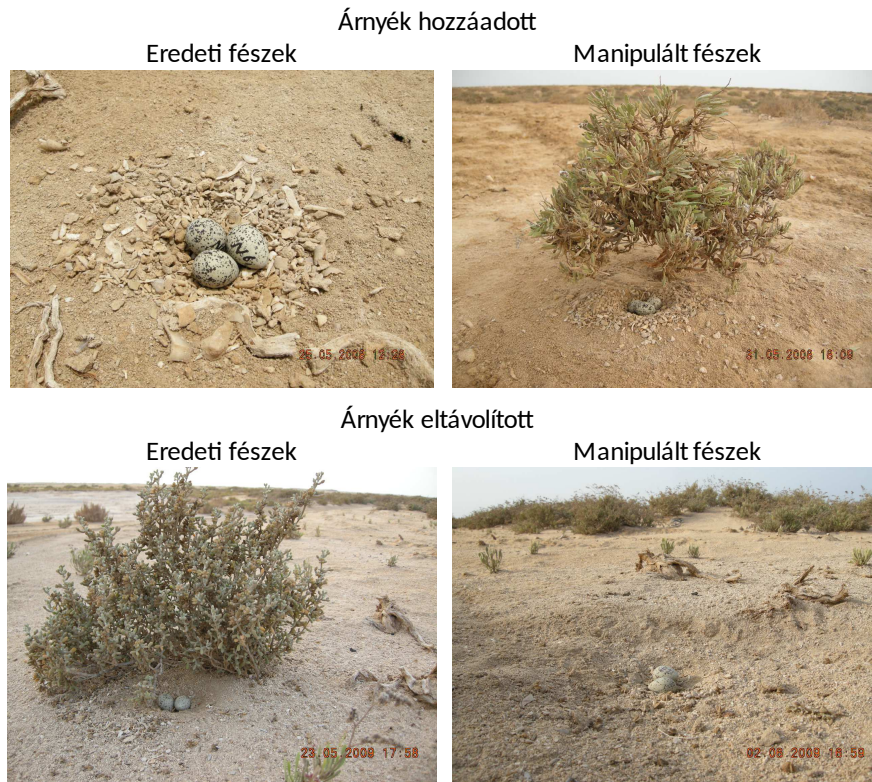


5.1. ábra: Napsugárzásnak kitett fészkeket gondozó széki lile szülők: (a) hím, (b) tojó. Figyeljük meg a szülők guggoló testtartását, illetve a nedves begytollakat. (c) Környezeti hőmérséklet a nap folyamán (átlag \pm SE).

Masero (2004a) kimutatta, hogy az operatív hőmérséklet 10-15 °C-kal magasabb volt a kitett fészkeknél, mint az árnyékoló fészkeknél, és a kotló szülők folyamatosan hőstresszre utaló viselkedést mutattak (pl. tátott csőr, begytollak bevizezése; lásd az 5.1. ábrát).

5.2.3. Fészektakarás manipuláció

Annál a 27 fészeknél, ahol a transzponderrendszert használtuk, 24 órányi kontroll adatot gyűjtöttünk a természetes viselkedés becslésére, majd további 24 órára kísérletesen manipuláltuk a fészektakarást úgy, hogy vagy teljesen eltávolítottuk a takarást az árnyékoló fészkeknél („árnyék eltávolított” fészkek), vagy fészket árnyékoló bokrot helyeztünk a kitett fészkekhez („árnyék hozzáadott” fészkek, 5.2. ábra). Az elemzések során 20 fészek adatait használtuk fel (11 árnyékoló fészkek és kilenc kitett fészkek), mivel hét fészkek predáció áldozatává váltak mielőtt a kísérlet befejeződött volna (három árnyékoló és négy kitett fészkek). A szülők 1-107 perc alatt tértek vissza a manipulált fészkekhez. Legalább 6 órát biztosítottunk a szülőknek, hogy alkalmazkodjanak a fészektakarás manipulációjához, mielőtt elkezdtük volna rögzíteni a kotlási viselkedést. A 24 órás adatrögzítés után a transzponderrendszert eltávolítottuk, és a fészkeket visszaállítottuk a természetes fészektakarási kategóriába úgy, hogy az eredeti bokrot visszahelyeztük az árnyékoló fészkekhez, vagy eltávolítottuk az odatett bokrot a kitett fészektől.



5.2. ábra: Példák a fészektakarás manipulációra a manipuláció előtt és után különböző fészkeknél.

5.2.4. Statisztikai elemzések

Huszonnégy órás felvételeket tekintettünk az elemzés egységeként. Minden napot tizenkét, egyenként kétórás időszakra osztottunk fel. Négy viselkedési változót számoltunk ki minden időszakra: (1) teljes kotlás: az idő százaléka, amikor a tojásokat bármelyik szülő kotlotta; (2) hímkotlás: az idő százaléka, amikor a tojásokat a hím kotlotta; (3) tojókotlás: az idő százaléka, amikor a tojásokat a tojó kotlotta; (4) váltások száma: az esetek száma, amikor az egyik szülő a másik szülőt váltotta a fészken. Minden időszakra a fészken kívüli átlagos talajhőmérsékletet vettük környezeti hőmérsékletnek.

A természetes fészektakarás hatását a kotlási viselkedésre (válaszváltozó) lineáris kevert modellekkel vizsgáltuk (1me függvény az n1me csomagból, [Pinheiro és Bates, 2000](#)). A fészekazonosító random faktorként szerepelt a modellben, mivel a szülők viselkedése nem független egy adott fészkek kétórás időszakai között. A következő fix hatások szerepeltek a kiindulási modellekben: fészektakarás (kétszintű faktor: kitett vagy árnyékolt), időszak (faktor), tengertől vett távolság (kovariáns), év (faktor), tojásrakás dátuma (a március 1-je óta eltelt napok száma, kovariáns), a fészekalj kora napokban (kovariáns). A környezeti hőmérséklet másodfokú ortogonális polinom kovariánsként szerepelt a modellekben. A hőmérséklet kotlásra gyakorolt hatása változhat a nap folyamán (4. fejezet), ezért a kiindulási modellekben az időszak és a környezeti hőmérséklet közötti interakció is szerepelt. A hím- és tojókotlás kezdeti modelljeiben a másik nem általi kotlás is szerepelt fix hatásként, mivel a kétszülős kotlási rendszerekben a szülő viselkedését befolyásolja a párja viselkedése (6. fejezet). Ezenkívül a fészektakarás típusa \times időszak interakció is szerepelt minden kezdeti modellben annak tesztelésére, hogy a fészektakarás hatása változik-e a napszaktól függően.

5.1. táblázat: Kotlási viselkedés (átlag \pm SE) 24 órán keresztül a széki lile fészkeknél (17 természetesen árnyékolt és 15 természetesen kített fészek).

	Teljes kotlás (%)	Hímkotlás (%)	Tojókotlás (%)	Váltások száma
Árnyékolt	74,03 \pm 3,04	39,89 \pm 2,23	34,15 \pm 2,60	15,00 \pm 1,20
Kített	81,69 \pm 1,96	41,50 \pm 2,56	40,20 \pm 2,40	20,33 \pm 1,77

A kísérletes adatokat is lineáris kevert modellekkel vizsgáltuk. Válaszváltozókként a viselkedési változók (a fent definiált 1-4 változó) manipuláció utáni és manipuláció előtti különbségeit használtuk. A kiindulási modellek tartalmazták a fészekazonosítót mint random faktort, a kezelést (két szinttel: árnyék hozzáadása és árnyék eltávolítása), az időszakot és az időszak \times kezelés interakciót mint fix tagokat. Mivel minden fészek saját kontrolljaként szolgált, a zavaró változók (lásd fent) nem szerepeltek a kísérletes adatok modelljeiben. A hím- és tojókotlás kezdeti modelljeiben a másik nem kotlása is szerepelt fix kovariánsként (lásd a fenti magyarázatot).

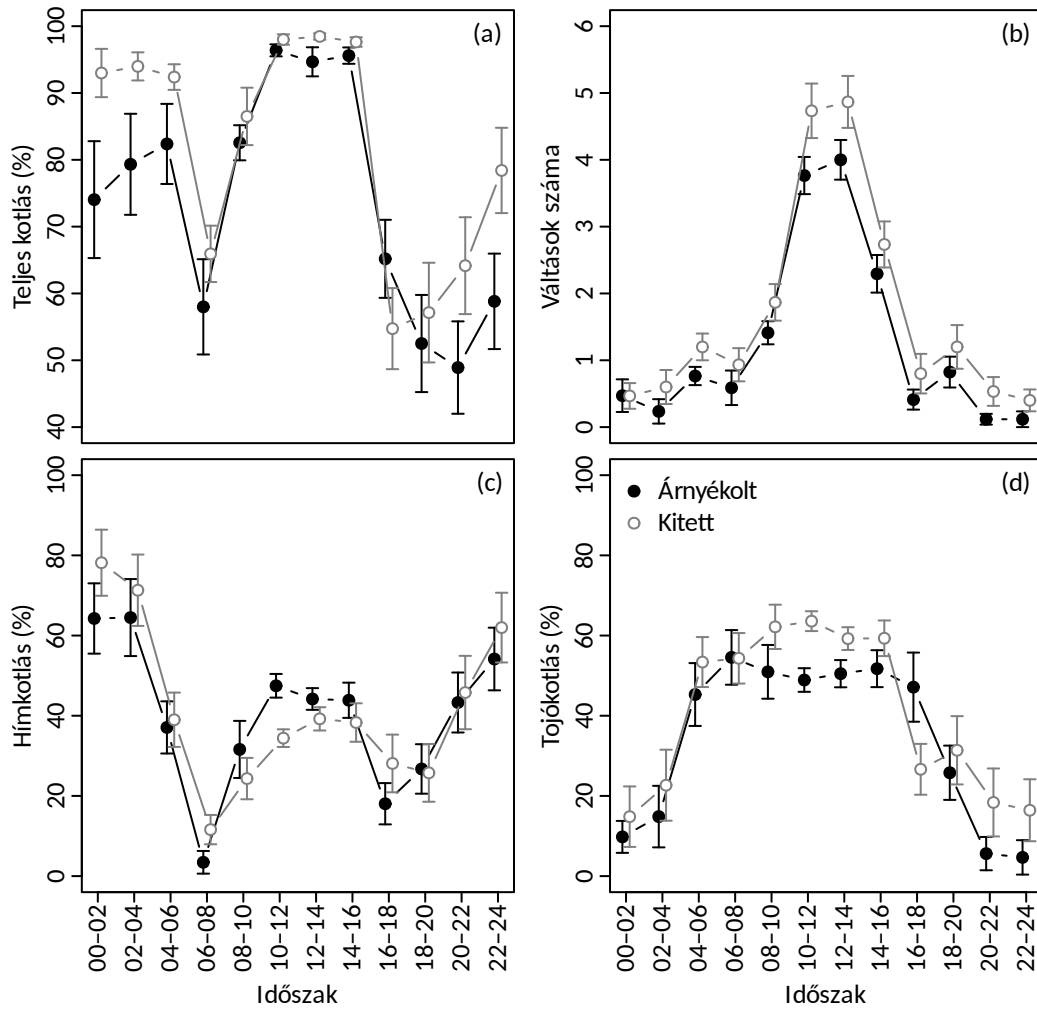
A százalékos változókat (arányokká alakítva) arkuszszinusz négyzetgyök transzformáltuk, és a váltások számát $\ln(x + 1)$ transzformáltuk, hogy normalizáljuk a reziduálisok eloszlását. A kezdeti modelleket maximum likelihood módszerrel illesztettük. A modellszelekció a stepAIC függvénnyel történt (MASS csomag, Venables és Ripley, 2002). Az eredményekben a restricted maximum likelihood (REML) használatával újraillesztett végső modellek szerepelnek. A varianciaanalízisekben III-as típusú eltérés-négyzetösszegeket használtunk. A random faktor által magyarázott variancia mértékét úgy vizsgáltuk, hogy a végső modellt összehasonlítottuk egy általánosított legkisebb négyzetek (GLS) modellel, amely ugyanazokat a változókat tartalmazta, mint a végső kevert modell.

A fészektípusok (árnyékolt és kített) eloszlása nem különbözött a vizsgálat két éve között (Fisher-féle egzakt teszt, $p = 0,444$). A testtömeg, a szárnyhossz és a tarsushossz nem különbözött fészektakarási kategóriák között sem a hímeknél, sem a tojóknál (többváltozós varianciaanalízisek, MANOVA-k, minden $p \geq 0,190$). Továbbá, az átlagos környezeti hőmérséklet, a tojásrakás időpontja, a fészekalj kora és a fészek tengertől való távolsága sem különbözött a fészektípusok között (kétmintás t -tesztek, minden $p \geq 0,413$). Az értékeket átlag \pm SE formában adjuk meg, ha másképp nem jelezzük.

5.3. Eredmények

5.3.1. Kotlás a természetesen kített és árnyékolt fészkeknél

Mind a hímek, mind a tojók több időt töltöttek kotlással a kített, mint az árnyékolt fészkeknél az egész nap során, és a két szülő együttes kotlása magasabb volt a kített fészkeknél (5.3. ábra, 5.1. és 5.2. táblázat). A váltások száma is magasabb volt a kített fészkeknél (5.3. ábra, 5.1. és 5.2. táblázat). Továbbá, mind a hímek, mind a tojók kotlási idejét befolyásolta az időszak és a környezeti hőmérséklet (5.2. táblázat). Az adott szülő kotlási viselkedése csökkent, ha a párja kotlása növekedett (5.2. táblázat, hímkotlás (%) modell, tojókotlás meredeksége: $b = -0,66 \pm 0,042$ SE; tojókotlás (%) modell, hímkotlás meredeksége: $b = -0,63 \pm 0,037$ SE). A kített fészkeknél a tojók kotlása szinte az egész nap folyamán felette volt az árnyékolt fészkek tojóinak kotlásánál, míg a hímek esetében éjszaka magasabb, napközben pedig alacsonyabb volt a kotlás az árnyékolt fészkekhez képest (5.3. ábra). Továbbá a teljes kotlás, a tojók és a hímek kotlása és az váltások száma mind nőtt a fészekalj korával (bár az utóbbi csak marginálisan, 5.2. táblázat).



5.3. ábra: A kotlási viselkedés a természetesen árnyékolt és természetesen kitett széki lile fészkeknél (17, illetve 15 fészek). (a) Teljes kotlás, (b) váltások száma, (c) hímkotlás és (d) tojókotlás. Átlagok \pm SE.

5.2. táblázat: A kotlási viselkedés végső kevert modelljei (32 természetes kitétségű széki lile fészek).

Magyarázó változók	Válaszváltozó											
	Teljes kotlás (%)			Hímkotlás (%)			Tojókotlás (%)			Váltások száma		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p
Fészektakarás	1, 29	9,048	0,005	1, 29	5,777	0,023	1, 29	8,881	0,006	1, 27	6,209	0,019
Időszak	11, 328	11,804	<0,001	11, 316	1,842	0,047	11, 327	14,389	<0,001	11, 317	2,578	0,004
Hőmérséklet	2, 328	10,713	<0,001	2, 316	5,146	0,007	2, 327	5,041	0,007	2, 317	0,038	0,920
Időszak \times hőmérséklet				22, 316	2,216	0,002				22, 317	2,071	0,004
Időszak \times fészektakarás	11, 328	2,136	0,018				11, 327	2,100	0,020			
Tojókotlás				1, 316	244,260	<0,001						
Hímkotlás							1, 327	291,187	<0,001			
Fészekalj kora	1, 29	17,325	<0,001	1, 29	8,479	0,007	1, 29	16,004	<0,001	1, 27	4,089	0,053
Valószínűségi arány teszt a random hatásra		$\chi^2 = 12,795$	$p < 0,001$		$\chi^2 = 9,770$	$p = 0,002$		$\chi^2 = 11,325$	$p = 0,001$		$\chi^2 = 7,446$	$p = 0,006$

A fészektakarás változó a kitétt vagy árnyékolt fészekre vonatkozik (lásd az 5.2. szakaszt), a hőmérséklet másodrendű polinomként szerepelt, a df értékek a számláló és a nevező szabadsági fokai. A váltások számánál a végső modell is tartalmazta: tojáskorás dátuma: $F_{1,27} = 2,830$, $p = 0,104$; távolság a tengertől: $F_{1,27} = 4,961$, $p = 0,034$. Az üres cellák vagy azt jelzik, hogy a változó a modellszelekció során kikerült a modelltől, vagy azt, hogy nem szerepelt a kezdeti modellben (a részletekért lásd az 5.2. szakaszt).

5.3. táblázat: Végső kevert modellek a kísérletesen manipulált (árnyék hozzáadott és árnyék eltávolított) széki lile fészkeknél.

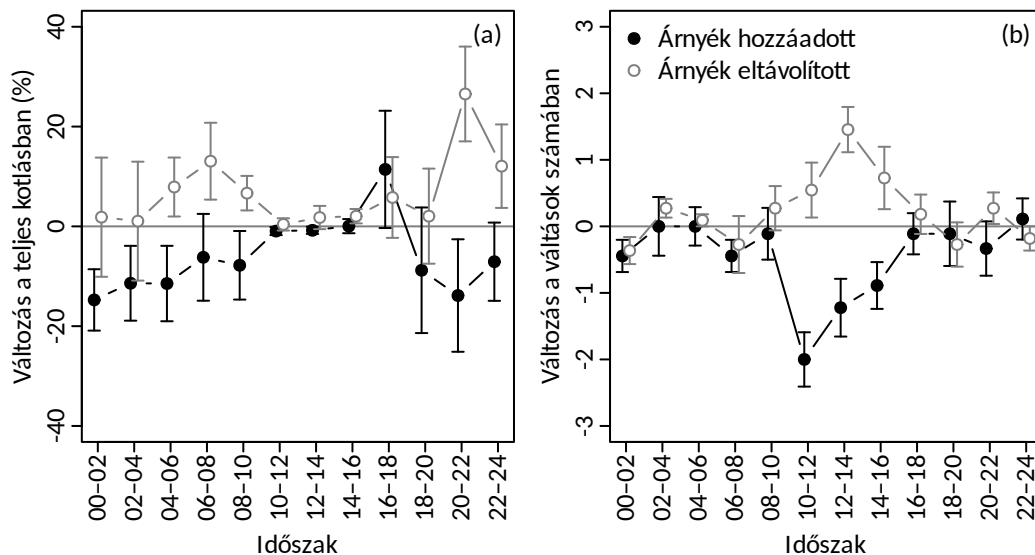
Magyarázó változók	Válaszváltozó											
	Teljes kotlás (%)			Hímkotlás (%)			Tojókotlás (%)			Váltások száma		
	df	F	p	df	F	p	df	F	p	df	F	p
Kezelés	1, 18	7,66	0,013	1, 18	4,76	0,043	1, 18	9,39	0,007	1, 18	25,081	<0,001
Időszak										11, 198	1,183	0,301
Időszak × kezelés										11, 198	4,535	<0,001
Tojókotlás				1, 219	184,72	<0,001						
Hímkotlás							1, 219	184,79	<0,001			
Valószínűségi arány teszt a random hatásra	$\chi^2_1 = 6,826, p = 0,009$			$\chi^2_1 = 8,804, p = 0,003$			$\chi^2_1 = 4,165, p = 0,041$			$\chi^2_1 < 0,001, p = 1$		

További részletekért lásd az 5.2. táblázatot.

5.3.2. Kotlás a kísérletesen manipulált fészkeknél

A fészektakarás manipulációja minden válaszváltozó esetében befolyásolta a szülők viselkedését (5.4. ábra, 5.3. táblázat). A manipulációt követően az árnyék hozzáadott fészkeknél a szülők csökkentették a kotlási befektetésüket, míg az árnyék eltávolított fészkeknél a szülők növelték a kotlásukat. Emiatt a kétszülős kotlás szintje nőtt az árnyék eltávolított fészkeknél, és csökkent az árnyék hozzáadott fészkeknél (5.4. ábra).

A várakozásoknak megfelelően az árnyék eltávolított fészkeknél nőtt a váltások száma, míg az árnyék hozzáadott fészkeknél csökkent (5.3. táblázat), és a hatások a nap legmelegebb szakaszában voltak a legnagyobbak (5.4. ábra). A nem manipulált fészkeknél kapott eredményekkel összhangban a hím- és a tojókotlást a kísérletesen manipulált fészkeknél is befolyásolta a párjuk viselkedése (5.3. táblázat).



5.4. ábra: Kotlási viselkedés kísérletesen manipulált széki lile fészkeknél: árnyék eltávolított fészkek ($n = 11$) és árnyék hozzáadott fészkek ($n = 9$). (a) Változás a teljes kotlásban, (b) változás a váltások számában. Átlagok \pm SE.

5.4. Diskusszió

Ebben a vizsgálatban 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. Mind a megfigyeléses, mind a kísérletes adatok konzisztensen azt mutatták, hogy a fészektakarás, illetve a napsugárzásnak való kitettség jelentősen befolyásolta a hímek és a tojók kotlási viselkedését. A kitett fészkeknél a teljes kotlás és váltások számának növekedése valószínűleg csökkenti a tojások és maguk a szülők túlmelegedésének kockázatát (Amat és Masero, 2004a). Azáltal, hogy gyakran váltják egymást a szülők a kotlásban, a tengerhez tudnak repülni, és megnedvesíthetik a begytollaikat („belly soaking”), és így tudják hűteni a tojásaikat és saját magukat (Amat és Masero, 2009; Grant, 1982).

A viselkedési válaszok napi mintázata azonban különböző volt a teljes kotlás és a váltások száma esetében a kísérletes adatoknál. Az árnyék eltávolított fészkeknél különösen gyakori volt a váltás a nap legmelegebb szakaszában (10:00 és 16:00 óra között), míg a teljes kotlás ebben az időszakban alig tért el a kontrolltól. Úgy gondoljuk, hogy ez egy plafonhatásnak köszönhető: a nap közepén gyakorlatilag minden fészket folyamatosan kotolnak a szülők (4. fejezet), azonban az árnyék eltávolított fészkeknél a váltások gyakoriságának növelésével a szülők csökkenthetik önmaguk túlmelegedésének veszélyét. Ez utóbbi eredmény azt is sugallja, hogy a szülők folyamatosan figyelemmel kísérik párjuk viselkedését, és szükség esetén módosítják saját gondozási befektetésüket, hogy kompenzáljanak, ha szükséges.

A hímek napközbeni hozzájárulása a természetesen kitett fészkeknél alacsonyabb volt, mint az árnyékolt fészkeknél; valószínűleg azért, mert a kitett fészkek hímjei több időt töltöttek a fészkekalj éjszakai kotlásával. A kitett fészkeknél a hímek magasabb éjszakai kotlásának (és így a magasabb teljes kotlásnak) két magyarázata lehet. Egyrészt a kitett fészkek biztonságosabb lehet a kotló szülő számára, mint az árnyékolt (Amat és Masero, 2004b; Grant, 1982; Martin és Roper, 1988), mivel a kitett fészkek megkönnyíthetik a ragadozók éjszakai észlelését. Ha a kotló szülő biztosabban tudja megítélni, hogy valóban ragadozó közelít-e, az lehetővé teszi számára a hosszabb kotlási szakaszokat. És a kitett fészkek a korai menekülést is megkönnyítik, ha egy ragadozó megközelítené a fészket. Másrészt a hőelvezetés az éjszaka során eltérő lehet az árnyékolt és a kitett fészkek esetében. A kitett fészkek éjszaka több hőt veszíthetnek, mint az árnyékolt fészkek, ezért a kotló szülőknek több időt kell tölteniük a tojások éjszakai melegítésével. Következésképpen sivatagi környezetben a bokrok általi fészektakarás termikusan kedvező feltételeket teremt a teljes nap során, bár ez nagyobb predációs kockázatot jelenthet a fészkek és/vagy a kotló szülők számára (Amat és Masero, 2004b).

Vizsgálatunk azon kevés kísérletes vizsgálatok egyike, amely kimutatta, hogy a zord környezet elősegíti a kétszülős utódgondozást. Brown és mtsai. (2010) azt találták, hogy a kétszülős gondozás elengedhetetlen volt az ebihal túléléséhez kis méretű (de nem nagy méretű) szaporodásra szolgáló tavacska esetén, mivel a kis tavacskákból nem volt elegendő táplálék az ebihal növekedéséhez és túléléséhez. A kétszülős kaliforniai amerikaiegerben (*Peromyscus californicus*) a hímek jelenléte megnövelte az utódok túlélését és lerövidítette a nőstények szülési időközét, bár ezek a hatások csak korlátozott táplálék esetén voltak nyilvánvalóak (Cantoni és Brown, 1997). A Campbell törpehörcsögnél (*Phodopus campbelli*), amely olyan rendkívül hideg környezetben szaporodik, ahol a környezeti hőmérséklet -30 °C alá is csökkenhet, mindkét szülő gondozása kritikus fontosságú, hogy a kölykök és a szülők védve legyenek a zord időjárástól (Wynne-Edwards, 1998).

Lehet úgy érvelni, hogy a szélsőséges hideg (vagy meleg) nem feltétlenül „zord” azoknak a szervezeteknek, amelyek alkalmazkodtak ahhoz, hogy ilyen látszólag barátságtalan környezetben éljenek, és a „zord” címke egyszerűen csak az állatok környezetének emberszemszögű felfogását tükrözi. Azonban a stressz viselkedési jelei és a gondosan összehangolt viselkedések, mint például az itt bemutatott, a kottló széki lilék által mutatott viselkedések, arra utalnak, hogy a szélsőséges élőhelyek még azon élőlények számára is kihívást jelentenek, amelyek fiziológiailag alkalmazkodtak ahhoz, hogy ott szaporodjanak.

Összefoglalva, eredményeink arra utalnak, hogy a zord környezet befolyásol egy szociális jelleget, a kétszülős utódgondozási viselkedést, mivel a fészek napsugárzásnak való kitettsége a rendkívül magas környezeti hőmérséklettel együtt elősegítette a szülők közötti együttműködést. A szülők fokozott együttműködése fontosnak tűnik a sivatagi környezetben, mivel egy egyedülálló szülő, ahogy Amat és Masero (2004a, 2004b) is érvelnek, nem biztos, hogy képes megvédeni a tojásokat és/vagy saját magát a túlmelegedéstől.

6. fejezet

Szülők közötti egyezkedés az utódgondozásról: reverzibilis kompenzáció a kotlás során*

6.1. Bevezetés

Hogyan oldják fel a szülők konfliktusokat az utódgondozásról? Houston és Davies (1985) nagy hatású modellje a szülők etetési rátáját vizsgálta, és részleges kompenzációt prediktált; vagyis ha az egyik szülő növeli a befektetését, a másik szülőnek kisebb mértékben kell csökkentenie a befektetését. Houston és Davies (1985) modelljében azonban a szülők nem valós időben igazítják a befektetésüket párjuk viselkedéséhez, hanem stratégiájuk evolúciós időben rögzül („zárt ajánlat”, „sealed bid” a játékelméleti terminológiában). Az olyan modellek, amelyek a szülők ismételt döntéseit („egyezkedés”, „negotiation”) vizsgálják vagy kompenzációt (McNamara és mtsai., 1999), vagy a kompenzációtól az egyezésig (azaz a befektetés növekedését a párjuk befektetésének növekedésére válaszul) terjedő válaszokat prediktálnak (Johnstone és Hinde, 2006; Taylor és Day, 2004).

Számos kísérletet végeztek a modellek predikcióinak tesztelésére madarak, rovarok, halak és emlősök esetében. Két fő megközelítést alkalmaztak a szülőknek a párjuk megváltozott erőfeszítésére adott válaszána tesztelésére: (1) a pár eltávolítása (pl. Alatalo és mtsai., 1988; Erckmann, 1983; Markman és mtsai., 1996; Martin és Cooke, 1987; Smiseth és Amundsen, 2000) és (2) pár hátráltatása („handicapping”, extra súlyok rögzítése az egyedre vagy a tollak megvágása, pl. Markman és mtsai., 1995; Sanz és mtsai., 2000; Slagsvold és Lifjeld, 1990; Wright és Cuthill, 1989). Ezeknek a kísérleteknek az eredményei ellentmondásosak voltak, mivel a szülők vagy változatosan (kompenzációval vagy egyezéssel) reagáltak a párjuk megváltozott befektetésére, míg más tanulmányok nem találtak szignifikáns választ (Bart és Tornes, 1989; Hinde, 2006; Houston és mtsai., 2005; Sanz és mtsai., 2000; Smiseth és mtsai., 2005). Ezek a kísérletek azonban korlátozottak abban, hogy milyen következtetéseket lehet levonni az egyezkedési folyamatról (ha egyáltalán van ilyen), mivel a manipuláció általában több napig tartott a gondozási időszak alatt, és minden párnál csak az egyik szülőt manipuláltak.

Itt azt vizsgáljuk, hogy a szülők hogyan reagálnak partnerük megváltozott befektetésére a széki lilénél. A kotlási viselkedés manipulálásához a szülők befektetését növeltük úgy, hogy egy távirányítható eszközzel hűtöttük a fészket és a tojásokat. Ez a kísérlet két okból is újszerű volt. Egyrészt rövid távú (néhány óra) manipulációt alkalmaztunk, míg a korábbi, a szülői interakciókat vizsgáló tanulmányok hosszan tartó manipulációkat alkalmaztak (napok, hetek; a pár eltávolításával, plusz súlyok rögzítésével vagy tollak megvágásával). Megközelítésünk előnye, hogy el tudjuk különíteni a manipuláció alatti és utáni hatásokat. Másrészt az egyes párok hímjeit és tojóit különböző napokon, véletlenszerű sorrendben manipuláltuk, azaz megfordítottuk az adott pár tagjai közötti manipulációt. Ezt a korábbi tanulmányok nem tették meg,

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

kivéve Hinde (2006) vizsgálatát, aki fiókák táplálékkérő hangjának lejátszásával manipulálta mind a hím, mind a tojó széncinegék (*Parus major*) gondozását.

Két fő célkitűzésünk volt. Egyrészt annak tesztelése, hogy a szülők hogyan reagálnak a kotlás során a megnövekedett munkaterhelésre. Másrészt annak tesztelése, hogy a hímek és a tojók hogyan reagálnak párjuk megváltozott szülői befektetésére. A legtöbb, szülői befektetést vizsgáló, madarakon végzett kísérlettől eltérően (1) mi a kotlás alatt, nem pedig a fiókák gondozása alatt manipuláltuk az utódgondozó viselkedést, és (2) az volt a célunk, hogy növeljük, és nem pedig csökkentsük a manipulált szülő befektetését. A kotlás alatti manipuláció előnye, hogy valószínűtlen, hogy az utódok viselkedése befolyásolja a szülők közötti egyezkedés kimenetelét (Johnstone és Hinde, 2006; Parker és mtsai., 2002), mert viselkedési (de nem evolúciós) szempontból a tojás passzívabb résztvevő a játékban, mint egy fióka. Egy további különbség a fiókanevelés és kotlás között, hogy a fiókanevelés során a szülők egymástól függetlenül növelhetik a fiókák táplálásához való hozzájárulásukat, míg a kotlás során a kotlási idő növelése az egyik szülő által csak akkor lehetséges, ha a pár másik tagja nem ül a fészken, vagy ha rá lehet bírni, hogy lejjön a fészekről.

6.2. Módszerek

6.2.1. Terepi módszerek

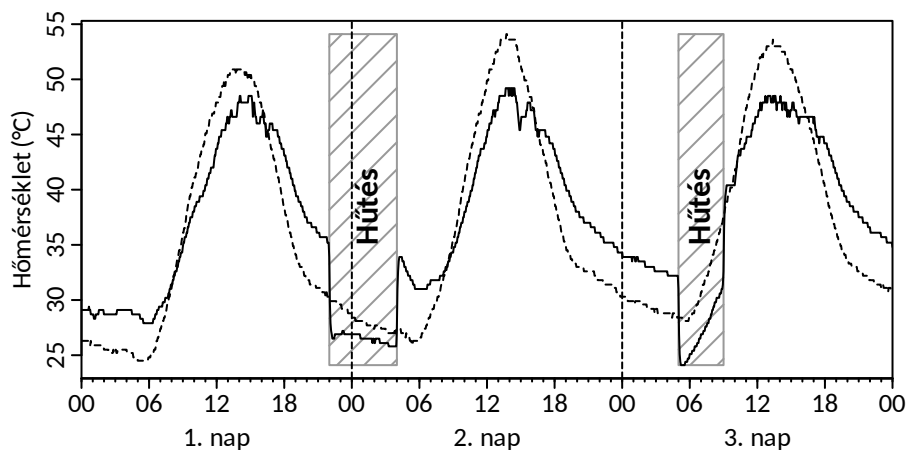
A kísérletet az Al Wathba Wetland Reserve (lásd a 3.3.1. szakaszt) területén végeztük két év során: 2005. március 23. és június 19. között és 2006. április 26. és július 12. között. A kotlási viselkedés tanulmányozására és a fészkek hőmérsékleti viszonyainak manipulálására egy automatikus fészekfigyelő rendszert fejlesztettünk (6.1. ábra). A rendszer négy fő részből állt. Egyrészt egy elektronikus mérleget (Navigator, Ohaus Corporation, Pine Brook, New Jersey) helyeztünk a fészkek alá, amit egy adatgyűjtőhöz (Gigalog, Audon Electronics, Nottingham, Egyesült Királyság) csatlakoztattunk, hogy 20 másodpercenként rögzítsük a kotló szülő testtömegét. A fészket egy műanyag tálcán helyeztük a mérleg tetejére. A szélsőséges környezeti hőmérséklet (lásd lent) és az erős szél azonban megbízhatatlanná tette a mérleg méréseit, ezért ezeket az adatokat nem vizsgáltuk tovább. Másrészt egy hőszondát helyeztünk a fészkekcsésze aljába, és egy másik szondát a fészektől körülbelül 25 cm-re a talajszintre, hogy mérjük a fészkek és a környezet hőmérsékletét. A szondákat egy adatgyűjtőhöz (Tinytag, Gemini Data Loggers Ltd, Chichester, Egyesült Királyság) csatlakoztattuk, amely 20 másodpercenként rögzítette az adatokat. Harmadrészt egy kis méretű kamerát (OutdoorCam, Swann Communications Pty. Ltd., Richmond, Victoria, Ausztrália) helyeztünk el a fészektől körülbelül egy méterre, amit egy digitális videórögzítőhöz (MemoCam, Video Domain Technologies Ltd., Petah Tikva, Izrael) csatlakoztattunk, hogy 20 másodpercenként rögzítsük a szülők viselkedését. A kamera tartalmazott infravörös fényforrásokat, amelyek lehetővé tették az éjszakai viselkedés rögzítését. Negyedrészt egy Peltier hőszivattyút (RS Components Ltd, Corby, Egyesült Királyság) helyeztünk a fészkek alá, amivel meg tudtuk változtatni a fészkek termikus állapotát. Ez az eszköz egy távirányítható központi egységhez volt csatlakoztatva. Az áramellátást egy autóakkumulátor szolgáltatta. A rendszer minden elemét (kivéve a kamerát) és a kábeleket a föld alá rejtettük, hogy minimálisra csökkentsük a lilék zavarását.

A kísérlet minden fészeknél négy napig tartott. Minden kísérletes fészek három tojásos volt (a fészek-aljméret módusza), és a fészekaljok $11,9 \pm 1,02$ naposak (átlag \pm SE, $n = 20$) voltak a kísérlet kezdetekor. Az első napon a fészeknél felállítottuk a rendszert, a második nap során a természetes viselkedést rögzítettük (alapadat), a harmadik és negyedik napon pedig 22:00 és 04:00 vagy 5:00 és 09:00 között hűtöttük



6.1. ábra: A fészek monitorozására és a fészekhőmérséklet manipulálására használt rendszer. (a) A kamera egy széki lile fészekkel; (b) az elektronikus mérleg, az adatrögzítő és a Tinytag hőmérséklet-rögzítő; és (c) a videórögzítő, a főegység (Peltier modul vezérlő és áramelosztó) és az akkumulátor egy külön dobozban, körülbelül 5 méterre a fészektől.

a fészket, amivel a hímet, illetve a tojót szándékoztuk manipulálni (6.2. ábra). A hűtés sorrendjét az egyes fészkeknél véletlenszerűen határoztuk meg. A rendszert naponta felkerestük, hogy kicseréljük az adatrögzítő memóriakártyáit, az akkumulátort (minden második napon), valamint hogy ellenőrizzük a rendszer megfelelő működését. E látogatások átlagos hossza $20,1 \pm 0,56$ perc volt ($n = 20$), és az ezekből az időszakokból származó adatokat kizártuk az elemzésekből. A manipulációk (vagyis a hűtés) alatt nem történt fészeklátogatás.



6.2. ábra: A hűtés hatása a fészek hőmérsékletére (folytonos vonal) és a környezeti talajhőmérséklet (szaggatott vonal) egy kísérletes fészeknél. Ebben a példában az első hűtés a hímet, a második pedig a tojót célozta.

Az adatokat két fészekfigyelő rendszerrel gyűjtöttük összesen 20 fészeknél. A kísérlet során három fészek predáció áldozatává vált, ezért három tojó manipulációs napról hiányoznak az adatok. Három másik fészek esetében a szülők csak később tértek vissza a fészkekre a rendszer felállítása után, ezért ezeknél a fészkeknél egy extra alapadati napot vettünk, és az első alapadati nap adatait kihagytuk az elemzésekből.

Az volt a várakozásunk, hogy szülők a hűtésnek a tojások hőmérsékletére gyakorolt hatását mérsékelni próbálják. Hogy felmérjük a hűtésnek a fészek hőmérsékletére szülők nélkül gyakorolt hatását, öt használaton kívüli fészekben mértük a fészek és a környezet hőmérsékletét (a továbbiakban „tesztfészkek”, 3 fészek 2005-ben és 2 fészek 2006-ban). Ezekben az esetekben a fészekfigyelő rendszert korábban predált, elhagyott vagy kikelt lilefészkeknél állítottuk fel egy napra, és japán fürj (*Coturnix japonica*) három

friss tojását hűtöttük a hím- és tojómanipulációnak megfelelő ideig (22:00–04:00, illetve 05:00–09:00). A fűrjtojás mérete és alakja hasonló a széki lile tojásához.

6.2.2. Statisztikai elemzések

Az egyes fészkeket tekintettük az elemzés egységének. A manipuláció kotlási viselkedésre gyakorolt hatását a kotlási idő változásával mértük (azaz a manipuláció napja alatti kotlás százalékos aránya mínusz az alapadati nap alatti kotlás százalékos aránya). Az alapadati és a manipulációs napokat két részre osztottuk: manipulációs időszak (22:00–04:00, illetve 05:00–09:00 a hím-, illetve a tojómanipulációs napon) és manipuláció utáni időszak (04:00–10:00, illetve 09:00–13:00 a hím-, illetve a tojómanipulációs napon). A hím és a tojó választ a manipuláció alatt és után nem befolyásolta az év, az adatgyűjtéshez és manipulációhoz használt fészkefigyelő rendszer (1. vagy 2. rendszer), illetve a manipuláció sorrendje (varianciaanalízisek, minden $p \geq 0,194$), ezért ezeket a hatásokat nem vettük figyelembe a további elemzések során.

A 22:00–04:00 manipulációs periódussal a hím, míg az 05:00–09:00 periódussal a tojó szülőt céloztuk manipulálni. Azonban a manipulálni tervezett szülő nem mindig kotlott a teljes hűtési időszak alatt (lásd alább), így az adott szülő által tapasztalt manipuláció mértéke függött attól, hogy az adott szülő mennyi időt töltött a fészken a manipuláció alatt. Ezért a lineáris modellekben egy kovariánst (ΔT) alkalmaztunk arra, hogy vizsgáljuk a manipuláció hatását a nemek válaszára. Egy adott szülő esetében a ΔT -t úgy határoztuk meg, hogy a hűtés fészek hőmérsékletére ($T_{\text{fészek}} - T_{\text{környezet}}$) gyakorolt hatásának abszolút értékét megszoroztuk azzal az idővel, amikor a szülő a hűtési periódus alatt a fészket kotlotta. A hűtés hatását a szezon adott napjára a tesztfészkek hőmérsékleti adatainak felhasználásával becsültük (lásd alább).

A szülők jelenléte befolyásolta a hűtés hatását, mivel a kísérletes fészkeknél kisebb volt a különbség a fészek és a környezeti hőmérséklet ($T_{\text{fészek}} - T_{\text{környezet}}$) között, mint a tesztfészkeknél (22:00–04:00, kísérletes fészkek: $-1,2 \pm 0,27$ °C (átlag \pm SE); tesztfészkek: $-4,2 \pm 0,52$ °C, kétmintás t -tesztek, $t_{23} = 4,924$, $p < 0,001$; 05:00–09:00, kísérletes fészkek: $-3,3 \pm 0,25$ °C; tesztfészkek: $-5,9 \pm 0,32$ °C, $t_{20} = 5,245$, $p < 0,001$). Ezenkívül a hűtés hatása (azaz a $T_{\text{fészek}} - T_{\text{környezet}}$) a tesztfészkeknél abszolút értékben növekvő tendenciát mutatott a költési időszak alatt (lineáris regressziók, hímmanipuláció: $b = -0,02 \pm 0,021$ SE, $t_3 = 1,157$, $p = 0,331$; tojómanipuláció: $b = -0,02 \pm 0,007$ SE, $t_3 = 3,552$, $p = 0,038$). Ezért a nemek által tapasztalt manipuláció (ΔT) becsléséhez a hőmérséklet-különbséget ($T_{\text{fészek}} - T_{\text{környezet}}$) az adott dátumra a fenti regressziók együtthatóit felhasználva becsültük.

A hímeket célzó manipulációk során a hím az idő 70,2 \pm 5,06%-ában (átlag \pm SE) volt a fészken, a tojó a 26,2 \pm 4,71%-ában, és egyik szülő sem a 3,6 \pm 0,71%-ában. Vagyis a hímek több időt töltöttek a fészken, mint a tojók, amikor a hímeket céloztuk (páros t -tesztek, $t_{19} = 4,522$, $p < 0,001$). A tojókat célzó manipulációk során pedig a tojók töltöttek több időt a fészken, mint a hímek ($t_{16} = 11,525$, $p < 0,001$; hímek: 9,1 \pm 2,84%, tojók: 77,3 \pm 3,41%, egyik szülő sem: 13,6 \pm 2,10%). Így a hímeket célzó manipulációk során a hímek több hűtést tapasztaltak, mint a tojók ($\Delta T_{\text{hím}} = 17,5 \pm 1,34$ °C \times h, $\Delta T_{\text{tojó}} = 6,8 \pm 1,28$ °C \times h, páros t -tesztek, $t_{19} = 4,321$, $p < 0,001$), míg a tojókat célzó manipulációk során a tojók több hűtést tapasztaltak, mint a hímek ($\Delta T_{\text{hím}} = 2,1 \pm 0,69$ °C \times h, $\Delta T_{\text{tojó}} = 18,2 \pm 0,94$ °C \times h, $t_{16} = 10,694$, $p < 0,001$). Természetesen a kísérletet erre terveztük, de hangsúlyozzuk, hogy a „hímet” és „tojót” célzó manipuláció statisztikai, és nem determinisztikus különbség, mivel néha a „rossz” nem volt jelen a fészken, és tapasztalta a társát célzó manipulációt.

Lehet úgy érvelni, hogy a szülők válasza függhet az eredeti befektetésüktől. Például, ha egy szülő már az ideje 90%-ában kotlik, akkor kevésbé valószínű, hogy a manipulációra válaszul növeli a kotlási idejét,

mint az a szülő, aki idejének csak 10%-ában kotlik („plafonhatás”). Ezt a lehetőséget úgy vizsgáltuk, hogy a válaszváltozót $\exp(x/100)$ értékkel súlyoztuk, ha x , azaz a kotlási idő változása pozitív volt, és $\exp(1-x/100)$ értékkel, ha x negatív volt. A súlyok alkalmazása azonban nem változtat a konklúzióinkon, ezért ezeket az eredményeket nem közöljük.

Vektorok segítségével elemeztük a szülőknek a párjuk viselkedésére adott válaszait. Az alapidőszak adatát vettük az origónak, és a koordináták a hím és tojó kotlásának változását mutatták az alapidőszakhoz képest. Így egy vektor jelölte a hím és a tojó kotlási szintjének együttes változását egy adott párban. Az egyik pár esetében a kotlás nem változott a hímmanipulációs periódus alatt az alapidőszakhoz képest (azaz a vektor hossza nulla volt), ezért ezt a fészket nem vettük figyelembe a hímmanipulációs periódusban.

A vektorok eloszlásának vizsgálatához a paraméterteret két háromszögre osztottuk a hímváltozás = tojóváltozás (+1-es meredekség) vonal (a továbbiakban izoklin) mentén. A 0° és 45° közötti vektorok az izoklin mindkét oldalán azt jelentik, hogy mindkét szülő növelte a kotlást („egyezés”, lásd a 6.3. ábrát), a 45° és 135° közötti vektorok azt jelentik, hogy az egyik szülő növelte, míg a másik csökkentette („kompenzáció” a tojó, illetve a hím által; bal felső, illetve jobb alsó négyzetek), míg a 135° és 180° közötti vektorok azt jelentik, hogy mindkét szülő csökkentette a kotlást („negatív egyezés”).

A viselkedési válaszokat a vektortérben háromféleképpen vizsgáltuk. Először a vektorok izoklintól vett abszolút eltérését használtuk, és kiszámítottuk az átlagos eltérést és 95%-os konfidenciaintervallumot (KI). Másodsor figyelembe vettük a vektorok hosszát is, és kiszámítottuk az átlagos vektort és a 95%-os konfidenciaterületet a megváltozott kotlási szinthez külön-külön a két háromszögre. Végül a párok válaszainak a hím- és tojómanipulációk alatti összehasonlításához a vektorok izoklintól vett abszolút eltérését használtuk. Az értékeket átlag \pm SE formában adjuk meg, ha másképp nem jelezzük.

6.3. Eredmények

6.3.1. A manipuláció hatása a kotlási viselkedésre

A tojások hűtése befolyásolta a szülők viselkedését: a teljes kotlási idő magasabb volt a hímmanipuláció során, mint az alapidőszakban, és a teljes kotlás nőtt a szülők által tapasztalt hűtéssel (6.1. táblázat). A hímek, de nem a tojók, kotlási ideje nőtt a tapasztalt manipulációval (regresszió a ΔT -re). A manipuláció után a hímek kotlása nem szignifikáns csökkenő tendenciát mutatott, míg a tojók kotlása nőtt az alapadati naphoz képest (6.1. táblázat). A hímmanipulációhoz hasonlóan a teljes kotlás magasabb volt a tojómanipuláció során, mint az alapidőszak alatt (6.1. táblázat). Továbbá a tojók, de nem a hímek kotlása magasabb volt a manipuláció alatt, mint az alapidőszak alatt (6.1. táblázat). A tojómanipuláció után a teljes kotlás szignifikánsan magasabb volt azokban a fészkekben, amelyeknél a szülők a manipuláció alatt több hűtést tapasztaltak (regresszió a ΔT -re), azonban semmilyen más kapcsolat nem volt szignifikáns a tojómanipuláció után (6.1. táblázat).

Bár ezek az eredmények azt mutatják, hogy a manipuláció hatással volt a szülők viselkedésére, de nem tudják megmagyarázni, hogyan reagált a szülő a párja megváltozott befektetésére, mivel itt a hímeket és a tojókat egymástól függetlenül teszteltük. Továbbá a ΔT meredeksége sem hasonlítható össze a nemek között, mivel a magyarázó változó tartománya (vagyis a kapott manipuláció mennyisége) eltérő volt a hímek és a tojók között (lásd a 6.2. szakaszt a nemek által tapasztalt átlagos ΔT -ről).

6.1. táblázat: A kotlási idő változása (% manipuláció - alapidőszak) a széki lile szülők-nél és a tapasztalt manipuláció (ΔT , °C × h) hatása a kotlási idő változására a lineáris regresszió meredekségében kifejezve.

	Változás a kotlásban	ΔT_{nem} meredeksége
Hímmanipuláció		
Manipuláció alatt (22:00–04:00)		
Hím	3,3 ± 4,80, $p = 0,498$	1,9 ± 0,71, $p = 0,014$
Tojó	1,9 ± 4,36, $p = 0,671$	1,3 ± 0,74, $p = 0,104$
Teljes	5,2 ± 1,79, $p = 0,009$	1,1 ± 0,43, $p = 0,026$
Manipuláció után (04:00–10:00)		
Hím	-5,1 ± 2,66, $p = 0,070$	0,5 ± 0,46, $p = 0,317$
Tojó	11,4 ± 4,09, $p = 0,011$	-1,1 ± 0,70, $p = 0,126$
Teljes	6,3 ± 3,67, $p = 0,100$	0,4 ± 1,02, $p = 0,731$
Tojómanipuláció		
Manipuláció alatt (05:00–09:00)		
Hím	-4,0 ± 2,49, $p = 0,131$	-0,3 ± 0,93, $p = 0,723$
Tojó	19,3 ± 6,42, $p = 0,008$	2,6 ± 1,62, $p = 0,122$
Teljes	15,4 ± 5,74, $p = 0,017$	3,5 ± 1,94, $p = 0,093$
Manipuláció után (09:00–13:00)		
Hím	0,6 ± 3,42, $p = 0,859$	-0,8 ± 1,26, $p = 0,514$
Tojó	-1,7 ± 3,06, $p = 0,584$	-0,4 ± 0,83, $p = 0,613$
Teljes	-1,1 ± 1,50, $p = 0,475$	1,1 ± 0,48, $p = 0,037$

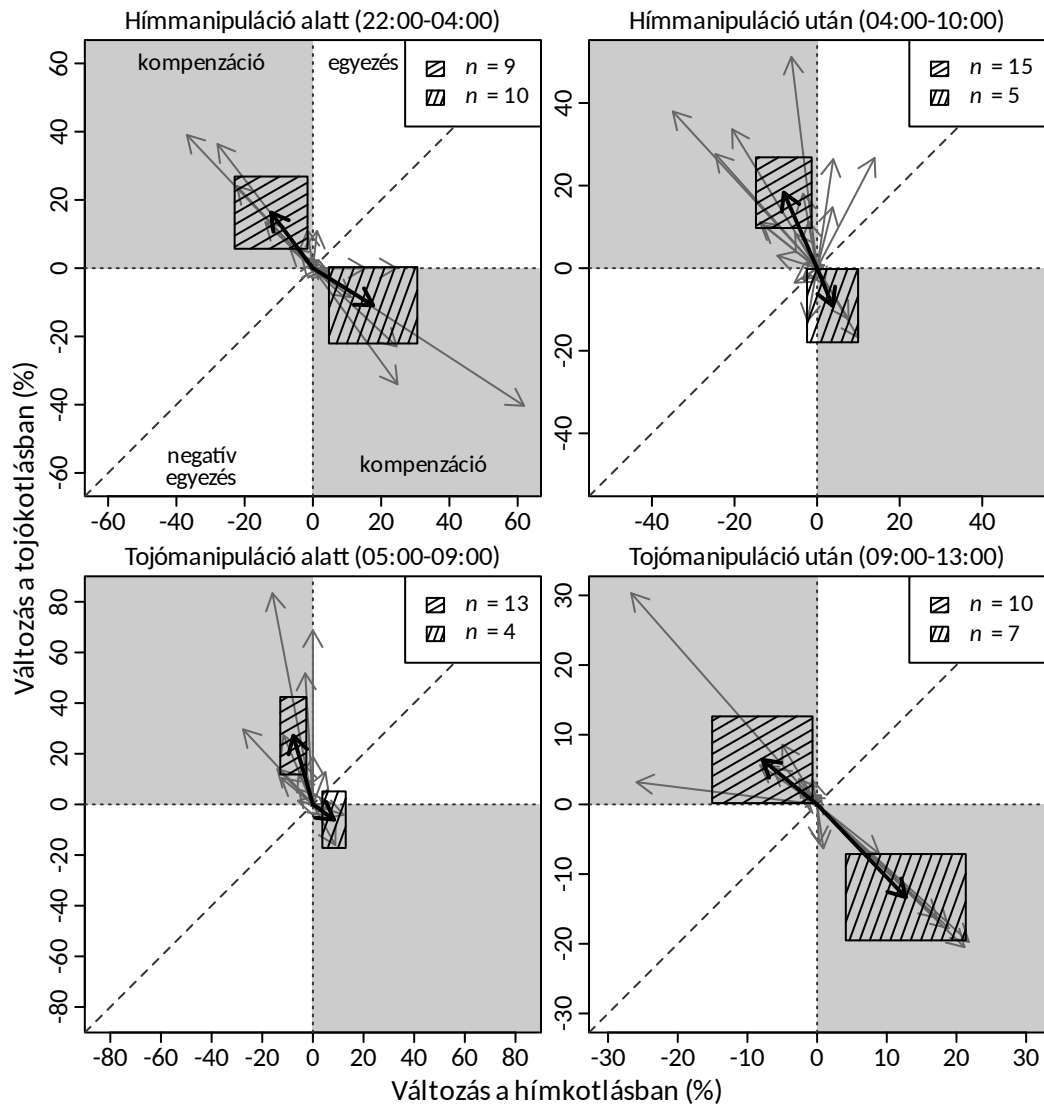
A ΔT_{nem} a hím, a tojó, illetve mindkét nem által tapasztalt manipulációt jelöli. Átlag ± SE és egymintás t -tesztek valószínűségei a kotlás változására (szabadsági fok [df] = 19 ill. df = 16 a hím- ill. a tojómanipuláció esetén) és a lineáris regresszió meredekségére (df = 18 ill. df = 15 a hím- ill. a tojómanipuláció esetén). A statisztikailag szignifikáns értékek félkövérrel vannak szedve.

6.3.2. Válasz a pár viselkedésére

A manipulációra adott leggyakoribb válasz a pár másik tagja általi kompenzáció és nem az egyezés volt. Egyrészt a hímmanipulációk során az izoklintól számított vektorok átlagos szöge és 95%-os KI-uk a kompenzációs területre esett (átlag: 68,3°, 95% KI: 57,0°–79,6°, $n = 19$). Hasonlóképpen az átlagvektorok és azok konfidenciaterületei vagy a kompenzációs területekre (bal felső háromszög) vagy majdnem csak arra korlátozódtak (jobb alsó háromszög, 6.3. ábra). Nem várt módon, a 19 fészek közül 9-ben a tojó növelte a kotlási idejét (és a hím kompenzációs csökkenést mutatott), amikor a hímet célozta a manipuláció. Megvizsgáltuk, hogy ennek mi lehetett az oka, és kiderült, hogy ennél a 9 fészeknél a tojók szignifikánsan nagyobb hűtést tapasztaltak ($\Delta T_{prop} = \Delta T_{tojó} \times (\Delta T_{male} + \Delta T_{tojó})^{-1} = 0,41 \pm 0,060$), mint a többi 10 fészek esetében ($\Delta T_{prop} = 0,18 \pm 0,063$, kétmintás t -teszt, $t_{17} = 2,579$, $p = 0,019$).

Másrészt a tojómanipulációk hatása konzisztens volt a hímmanipulációkkal (átlagos szög: 70,2°, 95% KI: 56,8°–83,7°, $n = 17$), és az átlagvektorok és azok konfidenciaterületei nagyrészt a kompenzációs területeken belül voltak (6.3. ábra).

Harmadrészt a manipulációk után a szülők egymásra adott válaszai hasonlóak voltak a manipulációk alatt tapasztaltakhoz, mivel a vektorok átlagos szöge a kompenzációs területeken belül volt (hímmanipuláció után, átlag: 85,7°, 95% KI: 64,9°–106,5°, $n = 20$; tojómanipuláció után, átlag: 90,4°, 95% KI:



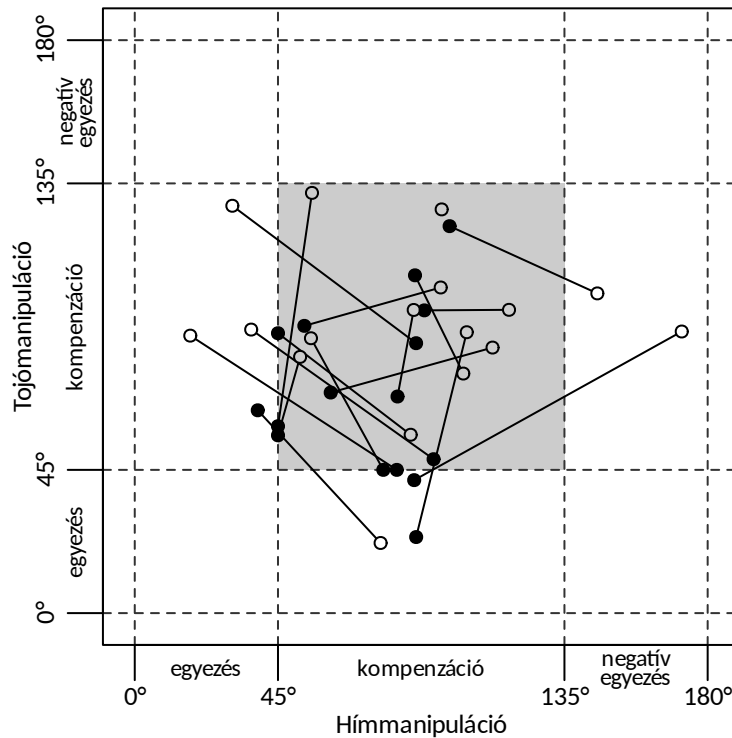
6.3. ábra: Széki lile szülők válasza a manipuláció alatt (bal oldali panelek) és a manipuláció után (jobb oldali panelek). A vastag vektorok a bal felső és jobb alsó, az izoklin (szaggatott vonal) által elválasztott háromszögekben lévő vektorok átlagát jelentik, a sávozott négyzetek pedig az átlagvektorok 95%-os konfidenciaterületei. A fészkek száma (n) a két háromszögre van megadva (lásd a 6.2. szakaszt).

$76,9^{\circ}$ – $103,9^{\circ}$, $n = 17$). Továbbá mind az átlagvektorok, mind a konfidenciaterületeik nagyrészt a kompenzációs területekre korlátozódtak (6.3. ábra).

Nem valószínű, hogy a kompenzációs válaszok annak lennének betudhatóak, hogy a teljes kotlásnak van egy felső korlátja, mivel a két szülő által a fészken töltött idő százalékos aránya szignifikánsan különbözött a 100%-tól mind a manipuláció alatt, mind a manipuláció után mindkét manipulációs napon (hímmanipuláció alatt: $96,4 \pm 0,71\%$, egymintás t -teszt, $t_{19} = 5,052$, $p < 0,001$; hímmanipuláció után: $85,5 \pm 1,68\%$, $t_{19} = 8,626$, $p < 0,001$; tojómanipuláció alatt: $86,4 \pm 2,10\%$, $t_{16} = 6,471$, $p < 0,001$; tojómanipuláció után: $94,0 \pm 1,99\%$, $t_{16} = 3,039$, $p = 0,008$, lásd még a 6.2. szakaszt a plafonhatás elemzéséről).

6.3.3. A válaszok konzisztenciája

Végül a szülők válasza igen konzisztensek voltak a hím- és tojómanipulációk között (6.4. ábra): a manipulációk alatt $n = 13$ pár a 16-ból a kompenzációs területen vagy annak határán volt (azaz a teljes paraméterter 25%-án belül; binomiális tesztek 0,25 feltételezett siker valószínűséggel, $p < 0,001$) és a manipulációk után $n = 11$ pár a 17-ből a kompenzációs területen volt ($p = 0,001$).



6.4. ábra: Szülők válaszáinak összefoglalása. A szögek az izoklinttól való abszolút eltérésként vannak megadva (lásd a 6.2. szakaszt). A pár viselkedése a manipuláció alatt (fekete körök) és a manipuláció után (fehér körök) össze van kötve.

6.4. Diszkusszió

A kísérletünk három fontos eredményt adott. Először is, a széki lile szülők valós időben reagáltak partnerük kotlási szintjének megváltozására. Ez az eredmény összhangban van a szülői szerepekről való egyezkedéssel (*sensu* McNamara és mtsai., 1999). Így a szülői munkaterhelés kotlás alatti manipulációjára vonatkozó eredményeink összhangban vannak a madarak fiókanevelése során végzett, a szülők befektetését manipuláló legtöbb kísérletes eredménnyel, mivel a legtöbb vizsgálat ugyancsak valós idejű válaszokat talált a pár szülői befektetésének változására (pl. Markman és mtsai., 1995; Sanz és mtsai., 2000; Wright és Cuthill, 1989), míg csak kevés támogatta a zárt ajánlatot (Schwagmeyer és mtsai., 2002 és az abban található hivatkozások).

Másodszor, megmutattuk, hogy kompenzáció és nem egyezés volt a széki lile szülők válasza a tojások hűtésére (vagy a partnerük hűtésre adott válaszára). Vagyis eredményeink összhangban vannak az elméleti modellekkel, amelyek kompenzációt prediktálnak a szülők között (Johnstone és Hinde, 2006; McNamara és mtsai., 1999). A szülői befektetések korábbi kísérletes manipulációjától eltérően a mi manipulációnk a célzott szülő hozzájárulásának növelésére irányult (vö. a szülő hátráltatása vagy eltávolítása), és ezt

sikerült is elérnünk, mivel a teljes kotlás mindkét manipuláció alatt megnőtt az alapadati naphoz képest. Amikor az egyik szülő a tojások hűtésére válaszul növelte a kotlási idejét, a partnere válasza általában nem az volt, hogy saját befektetését változatlanul tartotta, vagy a párjához hasonlóan növelte, hanem csökkentette azt. Ez utóbbi eredmény azt sugallja, hogy a szülők között konfliktus van a szülői befektetés mértékét illetően, és mindkét szülő megpróbálja elkerülni az utódgondozás költségeit, és a munkát a partnerére hárítani (Houston és mtsai., 2005).

Harmadszor, a szülők válaszaik konzisztensek voltak a manipulációs periódusok alatt és a manipulációs periódusok után, mivel a legtöbb pár kompenzációt mutatott mind a négy periódus alatt. Ez a konzisztencia megerősíti azt a feltételezést, hogy a szülői befektetések aktuális változásai egy egyezkedési folyamat eredményei.

Tudomásunk szerint Hinde (2006) vizsgálata az egyetlen olyan korábbi, a szülői befektetést manipuláló kísérletes vizsgálat, amely a mi vizsgálatunkhoz hasonlóan a célzott szülő hozzájárulásának növelésére irányult. Hinde (2006) a fiókák táplálékkérő hangjának lejátszásával módosította az etetési rátát a széncinegékénél, és a szülők közötti kompenzáció helyett egyezést mutatott ki. Ezeknek az ellentétes eredményeknek az oka a szülők számára rendelkezésre álló információk különbözőségében lehet, mivel a szülők információi az utódok szükségletéről vagy értékéről alapvetően befolyásolhatják, hogy kompenzáció vagy egyezés az egyezkedési folyamat eredménye (Johnstone és Hinde, 2006). Eredményeink összhangban vannak Johnstone és Hinde (2006) predikcióival, mivel kompenzáció akkor várható, ha a szülők megbízható és szimmetrikus információval rendelkeznek az utódok szükségleteiről, ami a széki lile esetében az optimális és a tényleges tojáshőmérséklet közötti különbség lehet. Ezzel szemben Hinde (2006) vizsgálatában a széncinege szülők a pár megnövekedett munkarátáját használhatták a megnövekedett utódszükséglet vagy utódminőség jeleként és egyezéssel válaszoltak, ahogy azt Johnstone és Hinde (2006) prediktálja, ha a szülők csak részleges információval rendelkeznek az utódok szükségletéről vagy minőségéről.

Összefoglalva, kimutattuk, hogy a szülők gyorsan és konzisztensen reagálnak párjuk megváltozott befektetésére a kotlás során. Azt is kimutattuk, hogy negatív kapcsolat van a hímek és a tojók szülői befektetése között (kompenzáció). Azonban nem ismerjük ennek a kompenzációs válasznak a határait. Azaz nem tudjuk, hogy a párok milyen messzire mozdíthatók el az egyezkedési folyamat során kialakult befektetéseiktől, ahol már nem kompenzálnak, hanem például elhagyják a fészket. A kompenzációs válasz stabilitásának megismeréséhez ugyanazon egyedek ismételt manipulációjára lenne szükség különböző szintű manipulációkkal (például változó mennyiségű hűtéssel).

7. fejezet

A környezeti és nem a genetikai különbségek befolyásolják az utódgondozás változatosságát tíz lilepopulációban*

7.1. Bevezetés

Az egyik alapvető evolúciós mintázat, hogy a közel rokon populációk és fajok jobban hasonlítanak egymásra, mint a távoliak, amit általában a közös evolúciós történetüknek tulajdonítunk. Ez a mintázat a morfológiára, a viselkedésre és az életmenetre is igaz, amit ezen jellegek szignifikáns filogenetikai szignálja mutat (Blomberg és mtsai., 2003; Freckleton és Jetz, 2009). És ez a mintázat az utódgondozó viselkedésre is fennáll (Székely és mtsai., 2013), bár a viselkedési jellegek általában alacsonyabb filogenetikai szignált mutatnak, mint a morfológiai, az életmenet vagy az élettani jellegek.

A fajok általában több, részben vagy teljesen elszigetelt populációra különülnek el. Ezek a populációk genetikai sodródásnak és/vagy eltérő szelekciónak lehetnek kitéve. Az izoláció mértéke a genetikai keveredés tekintetében várhatóan megmagyarázza a fajok és populációk közötti szociális viselkedésbeli különbségek egy részét (Price, 2008), ahogy az a különféle viselkedési jellegek jelentős genetikai összetevőjéből következik (Bleakley és mtsai., 2010; Charmantier és mtsai., 2007; MacColl és Hatchwell, 2003; Mousseau és Roff, 1987; Walling és mtsai., 2008). Itt egy szociális viselkedést, az utódgondozást vizsgáljuk, és számszerűsítjük, hogy a különböző populációk közötti genetikai és térbeli távolság magyarázhatja-e a populációk között megfigyelt viselkedésbeli különbségeket. A populációk közötti térbeli távolságok kiszámításával vizsgáljuk, hogy a viselkedésben megfigyelt különbségeket prediktálja-e a távolság általi izoláció modell, ami nagyobb fenotípusos hasonlóságot prediktál a térben közel elhelyezkedő populációk között és magasabb genetikai keveredés esetén (Freckleton és Jetz, 2009).

A tojások kétszülős gondozását vizsgáljuk két, egymással közel rokon lilefajnál, a széki lilénél és az amerikai széki lilénél. Tíz földrajzilag elkülönülő költőpopuláció használatával teszteljük, hogy a tojások kétszülős gondozása különbözik-e populációk között. Majd vizsgáljuk, hogy a helyi környezet és/vagy a populációk közötti genetikai és térbeli távolság prediktálja-e a szülők viselkedését.

Bár a szülői viselkedést számos különböző nézőpontból vizsgálták már (pl. Ghalambor és Martin, 2001; Jennions és Kokko, 2010; Westneat és mtsai., 2011), és elméleti és empirikus vizsgálatok sorozata tárta fel, hogy az életmenet jellemzők és az ökológia tényezők hogyan befolyásolják az utódgondozó viselkedést (áttekintés: Clutton-Brock, 1991; Smiseth és mtsai., 2012; Trillmich, 2010), az itt bemutatott munka három okból is újszerű volt. Egyrészt szocio-filogeográfiai megközelítést alkalmaztunk (Moore és mtsai., 2010), és földrajzilag távoli költőpopulációk között hasonlítottuk össze az utódgondozó viselkedést. Adataink széles földrajzi tartományt fedtek le (földrajzi szélesség: é. sz. 15° – é. sz. 53°, földrajzi

*Az alábbi publikáció alapján: Vincze, O., Székely, T., Küpper, C., AlRashidi, M., Amat, J.A., Argüelles-Tico, 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>

hosszúság: ny. h. 112° – k. h. 54°), ezzel lehetővé téve, hogy teszteljük a szülők választ a környezeti feltételek széles tartományára. Másrészt korábban ugyan már vizsgálták a kotlási viselkedés földrajzi szélesség mentén való változatosságát (pl. [Martin és mtsai., 2007](#)), de mi itt mindkét szülő viselkedésére összpontosítottunk, míg a korábbi munkák főként egy nemet vizsgáltak. Munkánk ezért egy alapvető evolúciós kérdéshez kapcsolódik: konfliktus és kooperáció ökológiai kontextusban. Harmadrészt mind a környezeti, mind a genetikai különbségek hatását teszteltük a kétszülős utódgondozásra. Bár az öröklés és a környezet („nature and nurture”) hatásai a szociális viselkedésre igen ellentmondásosak ([Sokolowski és Levine, 2010](#)), nem volt tudomásunk olyan korábbi tanulmányról, amely mindkét kérdést vizsgálta volna vadon élő populációkban az utódgondozást használva modellparadigmaként.

7.2. Módszerek

7.2.1. Utódgondozó viselkedés

Tíz populációban rögzítettük a kotlási viselkedést transzponder chipekkel (4 populáció), fészekkamerával (3 populáció) vagy közvetlen megfigyeléssel (5 populáció, [7.1. táblázat](#); két populációban két módszert is alkalmaztunk). A részletes módszertan az egyes tanulmányokban található (lásd a hivatkozásokat a [7.1. táblázatban](#)). Röviden összefoglalva, a viselkedési megfigyeléseket a nappali órákban végeztük leshelyről olyan távolságból, hogy ne zavarjuk a kotló madarat, vagy fészekkamerát, illetve transzponderrendszert telepítettünk a fészkekhez, amelyek 24 órán keresztül rögzítették a viselkedést. Az automata rendszerek hiába aránya alacsony, körülbelül 0,2% volt ([Kosztolányi és Székely, 2002b](#)). A kotlást úgy definiáljuk, mint a tojások hőmérsékletének az embrionális fejlődéshez szükséges optimális hőmérsékleti tartományon belül tartását, amely magában foglalja mind a kontakt kotlást (azaz amikor a kotlófolt hozzáér a tojásokhoz), mind a tojások árnyékolását, amely meleg környezetben fordul elő ([Amat és Masero, 2004a](#)). 2904 órányi kotlási adat állt rendelkezésünkre 285 fészekről ([7.1. ábra](#)). A kotlási viselkedés számszerűsítésére két változót használtunk: a teljes kotlás % (az idő százaléka, amikor a tojásokat a hím vagy a tojó kotlotta) és a tojórészesedés % (a tojó százalékos részesedése a teljes kotlás %-ból) minden egyes időszakra (lásd lent).

A kotlási viselkedés időbeli mintázatának vizsgálatához a napot tizenkét kétórás időszakra osztottuk a korábbi kotlási elemzéseket követve ([4. és 5. fejezetek](#)), és minden időszakra külön-külön kiszámítottuk a teljes kotlás %-ot és a tojórészesedés %-ot. Csak azokat a megfigyeléseket vettük be az elemzésekbe, amelyek egy adott kétórás időszakon belül legalább 30 percig tartottak. Ha egy adott fészekre több rekord is rendelkezésre állt ugyanabban az időszokban különböző napokról, akkor ezek átlagát vettük, és kiszámítottuk a megfelelő magyarázó változó értékeinek átlagát, azaz az átlagos környezeti hőmérsékletet, és a fészekalj átlagos korát (lásd lent).

7.2.2. Környezeti és életmenet adatok

A környezeti hőmérsékletről az egyes kétórás időszakokra külön-külön álltak rendelkezésünkre adatok minden populációra az Oldeog-sziget (Németország) kivételével. Ez utóbbi populációban minden megfigyelést egyetlen napon végeztek, és erre a napra csak az átlaghőmérséklet volt ismert ([Rittinghaus, 1961](#)). A környezeti hőmérsékletet a talajszínt mérjük, kivéve a Llobregat-deltát (Spanyolország), ahol a talaj feletti hőmérsékletet rögzítettük. Mivel a szigeten élő populációk életmenete és viselkedése eltérhet a szá-

71. táblázat: Faj, elhelyezkedés, ország, költőhely (sziget, [sz.] vagy szárazföld [szf.]), földrajzi koordináták és a viselkedésrögzítés módszere a tíz lile populációra, amelyekből kotlási adatokat gyűjtöttünk.

Faj	Hely	Ország	Költőhely	Koordináták	Adatgyűjtési módszer	Referencia
széki lile	Oldeoog-sziget	Németország	sz.	é. sz. 53° 45' k. h. 08° 00'	megfigyelés	Rittinghaus (1961)
széki lile	Alföld	Magyarország	szf.	é. sz. 46° 40' k. h. 19° 10'	megfigyelés	T. Székely, nem publikált adatok
széki lile	Llobregat-delta	Spanyolország	szf.	é. sz. 41° 18' k. h. 02° 08'	transzponder	J. Figuerola, D. Burgas, T. Montalvo, nem publikált adatok
széki lile	Fuente de Piedra	Spanyolország	szf.	é. sz. 37° 06' ny. h. 04° 45'	megfigyelés	Amat és Masero (2004a)
széki lile	Tuzla	Törökország	szf.	é. sz. 36° 42' k. h. 35° 03'	megfigyelés és transzponder	Kosztolányi és Székely (2002b)
széki lile	Al Wathba	Egyesült Arab Emírségek	szf.	é. sz. 24° 16' k. h. 54° 36'	kamera	4. fejezet
széki lile	Farasan-szigetek	Szaúd-Arábia	sz.	é. sz. 16° 48' k. h. 41° 53'	transzponder és kamera	5. fejezet
széki lile	Maio	Zöld-foki Köztársaság	sz.	é. sz. 15° 09' ny. h. 23° 13'	kamera	T. Székely, A. Argüelles-Tico, nem publikált adatok
amerikai széki lile	Nagy-sóstó	Amarikai Egyesült Államok	szf.	é. sz. 41° 03' ny. h. 112° 06'	megfigyelés	J. Cavitt, nem publikált adatok
amerikai széki lile	Ceuta	Mexikó	szf.	é. sz. 23° 52' ny. h. 106° 55'	transzponder	C. Küpper, nem publikált adatok

razföldi populációkétől ([Covas, 2012](#)), ezért vizsgáltuk a költőhely (sziget vagy szárazföld) hatását is a kotlási viselkedésre.

Az életmenet kotlási viselkedésre gyakorolt hatásának tesztelésére a tojásrakás dátumát és a fészekalj korát használtuk. A tojásrakás dátumát minden populációra külön-külön standardizáltuk, hogy az átlag nulla, a szórás pedig egy legyen. A fészekalj korát a tojásrakás dátuma és a viselkedési megfigyelés dátuma között eltelt napok számaként számítottuk. Mivel a szülők viselkedése eltérő lehet a korai kotlás során és/vagy a kelés közeli időszakban, csak a legalább három és legfeljebb 20 napos fészekaljak kotlási rekordjait használtuk.

7.2.3. Genetikai differenciálódás

A széki lile és az amerikai széki lile populációk génáramlást mutatnak nagy, akár 10 000 km-es földrajzi távolságon át is ([Funk és mtsai., 2007](#); [Küpper és mtsai., 2012](#)). A két fajt fenotípusosan nehéz megkülönböztetni, és sokáig ugyanannak a fajnak tekintették őket, amíg jelentős genetikai különbségeket nem mutattunk ki mikroszatelliták segítségével ([Küpper és mtsai., 2009](#)). A vizsgálatunkban szereplő populációk közötti közeli rokonság miatt a mikroszatelliták alkalmas markerek a reprodukció izoláció becslésére. A területek közötti genetikai differenciálódás számszerűsítésére 25, feltehetően nem rokon egyedtől vettük vérmintát hét populációból: Al Wathba, Ceuta, Farasan-sziget, Fuente de Piedra, Maio, Nagy-sóstó és Tuzla. Minden mintát 21 polimorf autoszomális mikroszatellitával genotipizáltunk [Küpper és mtsai. \(2009\)](#) protokollja szerint. Tizenkét mikroszatellita markernek ismert volt az elhelyezkedése a rendelkezésre álló madárgenom térképeken, és ezek mindegyike nem kódoló régióban volt található ([Küpper és mtsai., 2008](#)), ezért feltételezzük, hogy ezek a markerek nagyrészt neutrálisak. A genetikai differenciálódás mértékeként páronkénti F_{ST} (fixation index) értékeket számítottunk a populációpárok között az

ARLEQUIN program 3.1 verziójával (Excoffier és mt sai., 2005). A genetikai differenciálódást egy 427 bázispáros mtDNS szekvencia felhasználásával is kiszámítottuk (Küpper és mt sai., 2012). Az mtDNS használatával becsült genetikai differenciálódás teljesen konzisztens eredményeket adott a mikroszatellit elemzésekkel (ezeket az eredményeket itt nem mutatom be).

7.2.4. Statisztikai elemzések

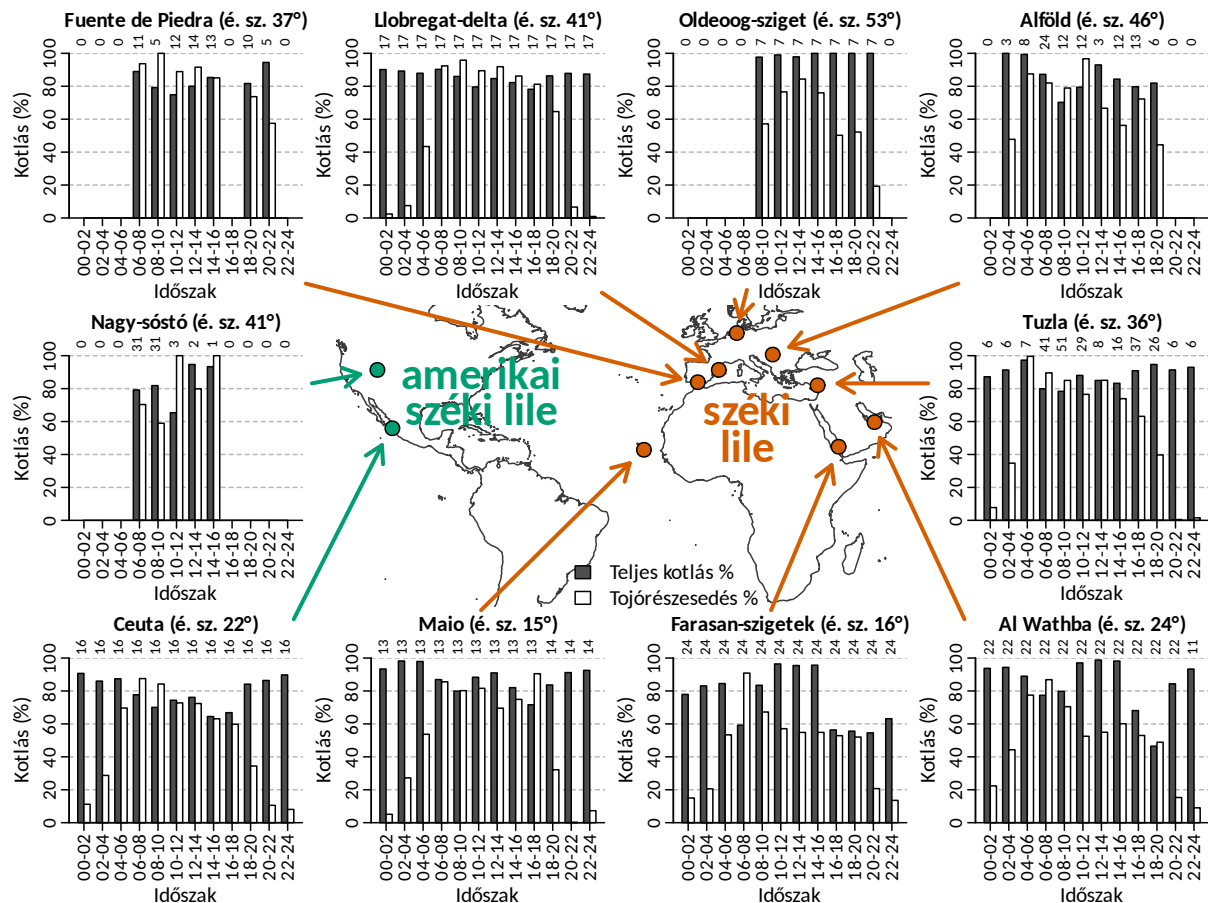
A kotlási viselkedés konzisztens lehet egy adott fészek, populáció vagy faj esetében, ezért kevert modell megközelítést alkalmaztunk (1me4 csomag), amely random faktorként tartalmazta a fészket, a populációt és a fajt is. Mind a teljes kotlás %-ot, mind a tojórészesedés %-ot aránnyá alakítva arkuszszinusz négyzetgyök transzformáltuk és normális hibaeloszlású kevert modellekben vizsgáltuk. Az időszak fix faktorként szerepelt a modellben 12 szinttel, ahol minden szint egy kétórás időszakot jelölt. A környezeti változókat (környezeti hőmérséklet, költőhely: sziget vagy szárazföld) és az életmenet változókat (tojásrakás dátuma, fészekalj kora) két modellcsoportban teszteltünk a hiányzó megfigyelések miatti adatvesztés minimalizálása érdekében. A modellek első csoportjában (környezeti változók) az időszak, a környezeti hőmérséklet, a költőhely szerepelt fix változóként, továbbá az időszak \times hőmérséklet interakció. A modellek második csoportjában (életmenet változók) az időszak, a tojásrakás dátuma és a fészekalj kora szerepelt. Az időszak \times hőmérséklet interakció volt az egyetlen szignifikáns másodrendű interakció (valószínűségi arány teszt alapján), így az összes többi interakciót kizártuk a modellekből, és nem mutatjuk be az eredményekben. A környezeti hőmérséklet másodfokú ortogonális polinomként szerepelt a modellekben. A teljes kotlás elemzésével való konzisztencia érdekében megtartottuk a négyzetes tagot a tojórészesedés modellekben is, bár ez utóbbi modellekben a négyzetes tag nem volt statisztikailag szignifikáns.

Annak tesztelésére, hogy a hőmérsékletnek a kotlási viselkedésre gyakorolt hatása populációnként eltérő-e, a hőmérséklet hatását minden populációra külön-külön becsültük random tengelymetszet és meredekség tagot tartalmazó modellel. A random tengelymetszet modellektől eltérően a random tengelymetszet és meredekség modellek esetében nemcsak a tengelymetszet, hanem a prediktált meredekség is változhat a random tag szintjei között. Mivel egy populációban nem álltak rendelkezésre minden időszakra hőmérsékleti adatok, a környezeti változók hatását kilenc populációban teszteltük. Az egyes magyarázó változók szignifikanciájának vizsgálatához valószínűségi arány teszt (LRT) alapú modellösszehasonlításokat végeztünk.

Az életmenet és a környezeti változók hatását a nappali és az éjszakai kotlásra külön-külön is vizsgáltuk a fenti modellfelépítéseket használva. A nappali időszak a 06:00 és 18:00 óra (nyári időszámítással korrigált helyi idő) közötti időszakokat foglalta magában, míg az éjszakai a 18:00 és 06:00 óra közötti időszakokat.

A genetikai differenciálódás kotlási viselkedésre gyakorolt hatásának tesztelésére három megközelítést alkalmaztunk. Egyrészt a fajokat random faktorként hozzáadtuk a környezeti és életmenet változók modellekhez és valószínűségi arány tesztet vizsgáltuk a hatást. Másrészt populációpárok között kiszámítottuk az átlagos kotlási különbségeket az egyes időszakokra, és ezek átlagát vettük. Mivel a különbség előjele (A populáció mínusz B populáció, vagy fordítva) tetszőleges, az abszolút különbségeket használtuk. Kétoldalú Mantel-tesztet elemeztünk a genetikai differenciálódás (páronkénti F_{ST} -vel mérve) és a teljes kotlás %, valamint a tojórészesedés % átlagos viselkedési különbségek közötti összefüggést a populációpárok között. Az F_{ST} értékeket feltételezhetően neutrális genetikai markerekből számítottuk (lásd fent), így ezzel a módszerrel a genetikai differenciálódást okozó sztochasztikus folyamatokat vizsgáltuk. Harmadrészt kiszámítottuk a populációk közötti földrajzi távolságokat, hogy teszteljük a távolság általi

izoláció modellt. Mantel-tesztel vizsgáltuk a földrajzi távolságok korrelációját a populációpárok közötti teljes kotlás %, valamint tojórészesedés % átlagos viselkedési különbségekkel. Mivel a kotlási viselkedést befolyásolta a környezeti hőmérséklet (lásd a 7.3. szakaszt), kiszámítottuk a hőmérséklet-korrigált reziduális kotlási viselkedést, és teszteltük a genetikai differenciálódás és a hőmérséklet-korrigált kotlás közötti összefüggést. A km-ben kifejezett földrajzi távolságmátrixot a Geographic Distance Matrix Generator 1.2.3 verziójával számítottuk ki (Ersts, 2011).



71. ábra: Teljes kotlás (átlag %, sötétszürke oszlopok) és a tojók kotlási részesedése (átlag %, fehér oszlopok) tíz lilepopulációban a nap 12 időszakában. Az egyes időszakokhoz tartozó fészkek száma az oszlopok felett látható.

7.3. Eredmények

7.3.1. Kotlási viselkedés különböző populációkban

A kotlási viselkedés (mind a teljes kotlás %, mind a tojórészesedés %) szignifikánsan különbözött a lilepopulációk között (7.1. ábra), amint azt a random tengelymetszet vagy a random tengelymetszet és meredekség tagok szignifikáns hatása mutatja az egész napra vonatkozó kevert modellekben, amelyek tartalmazták az időszakot, a környezeti hőmérsékletet és a költőhelyet (7.2. táblázat), vagy az időszakot, a fészkek alj korát és a tojásrakás dátumát (7.3. táblázat). A populációk közötti különbségek a nap folyamán végig fennálltak, mivel ezek mind a nappali, mind az éjszakai teljes kotlás % és tojórészesedés % esetében szignifikánsak (vagy marginálisan szignifikánsak) voltak (7.2. és 7.3. táblázatok).

7.2. táblázat: A környezeti változók hatása a teljes kotlásra (%) és a tojórészesedésre (%).

Modell	Teljes nap		Nappal		Éjszaka	
	$(n_{\text{fészek}} = 285; n_{\text{rekord}} = 1615)$		$(n_{\text{fészek}} = 280; n_{\text{rekord}} = 968)$		$(n_{\text{fészek}} = 150; n_{\text{rekord}} = 647)$	
	χ^2 (df)	p	χ^2 (df)	p	χ^2 (df)	p
Teljes kotlás						
Populáció (random tengelymetszet és meredekség)	69,77 (6)	<0,0001	59,44 (6)	<0,0001	9,72 (6)	0,1371
Populáció (random tengelymetszet)	14,88 (1)	0,0001	15,05 (1)	0,0001	6,67 (1)	0,0098
Időszak	291,39 (33)	<0,0001	122,45 (15)	<0,0001	12,24 (15)	0,6610
Hőmérséklet	375,37 (29)	<0,0001	188,36 (17)	<0,0001	84,79 (17)	<0,0001
Hőmérséklet meredekség különbség a populációk között)	54,89 (5)	<0,0001	44,39 (5)	<0,0001	3,05 (5)	0,6923
Időszak × hőmérséklet	194,17 (22)	<0,0001	78,79 (10)	<0,0001	4,52 (10)	0,9208
Hőmérséklet négyzetes hatás	91,49 (15)	<0,0001	22,29 (9)	0,0080	14,58 (9)	0,1031
Költőhely	0,32 (1)	0,5688	0,22 (1)	0,6395	0,16 (1)	0,6906
Tojórészesedés						
Populáció (random tengelymetszet és meredekség)	23,5 (6)	0,0006	15,84 (6)	0,0147	11,51 (6)	0,0739
Populáció (random tengelymetszet)	6,68 (1)	0,0098	4,03 (1)	0,0446	0,00 (1)	1,0000
Időszak	724,30 (33)	<0,0001	41,09 (15)	0,0003	227,01 (15)	<0,0001
Hőmérséklet	143,41 (29)	<0,0001	51,45 (17)	<0,0001	33,01 (17)	0,0113
Hőmérséklet meredekség különbség a populációk között)	16,82 (5)	0,0049	11,81 (5)	0,0376	11,51 (5)	0,0422
Időszak × hőmérséklet	55,72 (22)	<0,0001	9,89 (10)	0,4499	15,60 (10)	0,1118
Hőmérséklet négyzetes hatás	18,11 (15)	0,2570	9,84 (9)	0,3638	17,32 (9)	0,0440
Költőhely	1,37 (1)	0,2424	1,34 (1)	0,2463	8,43 (1)	0,0037

A teljes napi (0–24 óra), a nappali (6–18 óra) és az éjszakai (18–6 óra) adatok külön elemezve.

A teljes modellek fix tagként tartalmazták az időszakot, a környezeti hőmérsékletet, a költőhelyet (szárazföld, sziget) és az időszak × hőmérséklet interakciót. A hőmérséklet hatását minden populációra külön becsültük egy random meredekség taggal. A fészekazonosító random tengelymetszetként szerepelt a modellekben, hogy kontrolláljunk a pszeudoreplikációra. A hőmérséklet másodfokú ortogonális polinom volt. Az egyes prediktorok szignifikanciáját úgy vizsgáltuk, hogy a változót eltávolítottuk a teljes modellből, és a két modell illeszkedését valószínűségi arány tesztel hasonlítottuk össze. A populációs hatást kétféleképpen teszteltük: (1) a random tengelymetszet és meredekség tag eltávolításával a modellből, (2) úgy, hogy a random tengelymetszet és meredekség tagot egy random tengelymetszet tagra cseréltük a teljes modellben, és ezt a tagot távolítottuk el. A hőmérsékletet úgy teszteltük, hogy eltávolítottuk a hőmérsékletet, az időszak × hőmérséklet interakciót és a hőmérséklet random meredekség tagot a modellből. A hőmérséklet populációk közötti meredekség különbségét úgy teszteltük, hogy eltávolítottuk a random meredekség tagot, és csak a random tengelymetszet tagot tartottuk meg a modellben. A hőmérséklet négyzetes hatását úgy teszteltük, hogy a másodfokú ortogonális polinom tagot lineáris taggal helyettesítettük.

7.3.2. A környezeti hatások

A környezeti hőmérséklet igen jelentős hatással volt mind a teljes kotlásra, mind a tojók részesedésére (7.2. táblázat). A hőmérsékletnek a két változóra gyakorolt hatása azonban az egyes időszakokban eltérő volt, amit a hőmérséklet és az időszak közötti szignifikáns interakció jelez (7.2. táblázat). Ezen túlmenően az a modell, amely az egyes populációkra külön becsülte a meredekséget jobban illeszkedett az adatokhoz, mint az a modell, amely csak külön tengelymetszetet illesztett az egyes populációkhoz (7.2. táblázat). Ez a környezeti hőmérsékletre adott eltérő populációs válaszokra utal.

Ez az utóbbi hatás azonban mindkét válaszváltozó esetében egy-egy populációnak köszönhető (Ceuta a teljes kotlás esetében és Nagy-sóstó a tojó részesedése esetében). Ha ezeket a populációkat eltávolítjuk a modellekből, a random meredekség tag többé már nem szignifikáns (teljes kotlás %: $\chi^2_{\xi} = 5,60$, $p = 0,3469$; tojórészesedés %: $\chi^2_{\xi} = 4,14$, $p = 0,5296$). Ezek az utóbbi eredmények arra utalnak, hogy a lilék

7.3. táblázat: Az életmenet változók hatása a teljes kotlásra (%) és a tojórészesedésre (%).

Modell	Teljes nap		Nappal		Éjszaka	
	$(n_{\text{fészek}} = 285; n_{\text{rekord}} = 1615)$		$(n_{\text{fészek}} = 280; n_{\text{rekord}} = 968)$		$(n_{\text{fészek}} = 150; n_{\text{rekord}} = 647)$	
	χ^2 (df)	p	χ^2 (df)	p	χ^2 (df)	p
Teljes kotlás						
Populáció	32,95 (1)	<0,0001	17,40 (1)	<0,0001	60,21 (1)	<0,0001
Időszak	165,96 (11)	<0,0001	93,09 (5)	<0,0001	92,82 (5)	<0,0001
Fészekalj kora	0,02 (1)	0,9010	0,28 (1)	0,5992	0,27 (1)	0,6041
Tojásrakás dátuma	4,04 (1)	0,0445	0,79 (1)	0,3728	8,36 (1)	0,0038
Tojórészesedés						
Populáció	8,67 (1)	0,0032	16,02 (1)	<0,0001	3,89 (1)	0,0487
Időszak	829,30 (11)	<0,0001	76,06 (5)	<0,0001	264,82 (5)	<0,0001
Fészekalj kora	0,33 (1)	0,5654	1,31 (1)	0,2531	5,90 (1)	0,0151
Tojásrakás dátuma	0,70 (1)	0,4025	3,80 (1)	0,0512	1,57 (1)	0,2104

A teljes napi (0–24 óra), a nappali (6–18 óra) és az éjszakai (18–6 óra) adatok külön elemezve.

A teljes modellek az időszakot, a fészekalj korát, a tojásrakás dátumát tartalmazták fix tagként, valamint a populációt random tengelymetszet tagként. Az egyes prediktorok szignifikanciáját úgy vizsgáltuk, hogy a tagot eltávolítottuk a teljes modelltől és a két modell illeszkedését valószínűségi arány tesztelést használva hasonlítottuk össze.

minden populációban (kivéve a két fent említett) konzisztensen reagálnak a környezeti hőmérsékletre. A költőhely a tojó éjszakai részesedésének volt szignifikáns prediktora: a szigeten költő populációk éjjel szignifikánsan kevesebb tojórészesedést mutatnak, mint a szárazföldi populációk ($b = -0,41 \pm 0,12$ SE, 7.2. táblázat).

7.3.3. Életmenet hatások

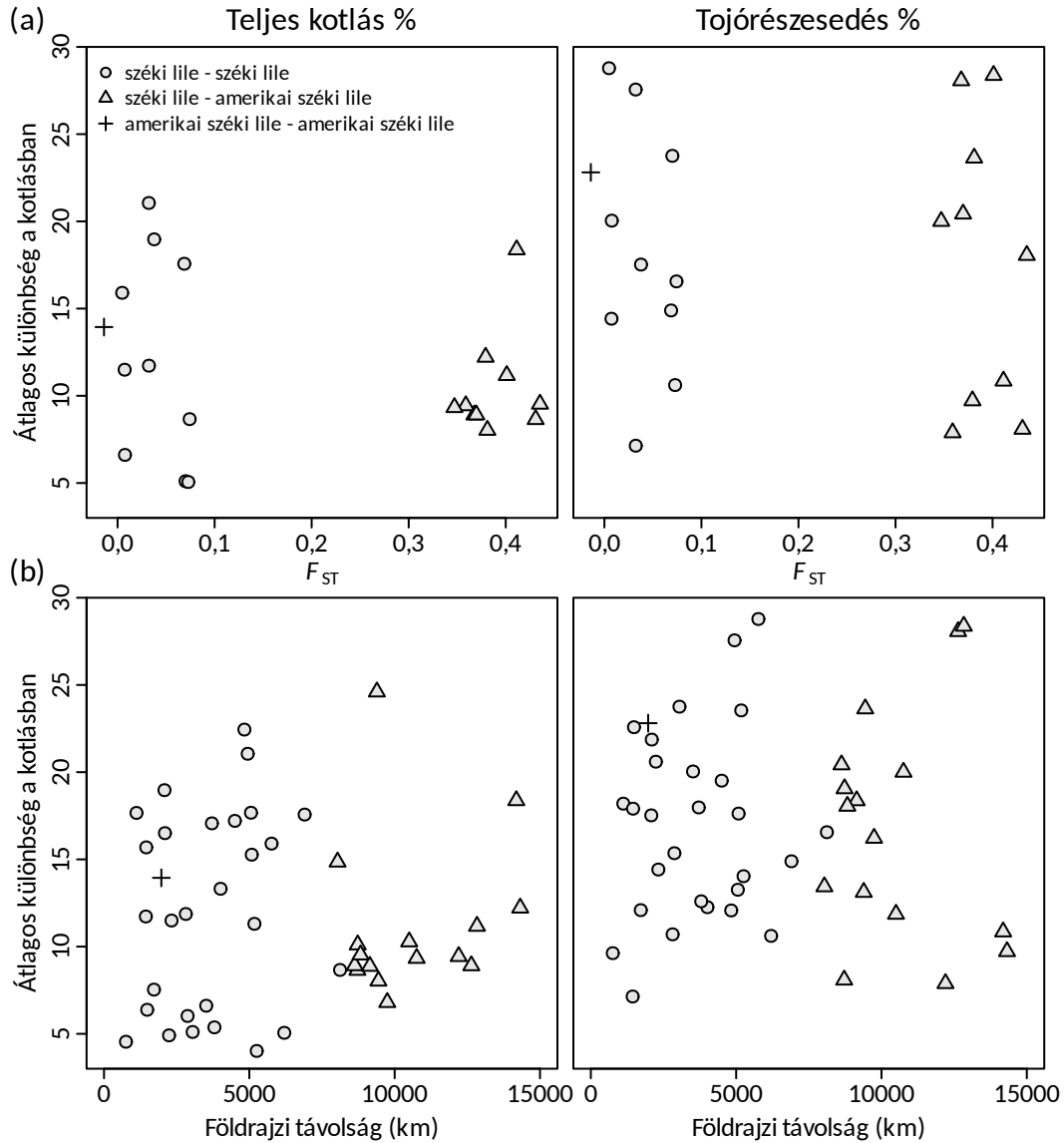
A fészekalj kora nem befolyásolta sem a teljes kotlást, sem a tojók részesedését a nappali kotlásban (7.3. táblázat). Azonban a fészekalj korának növekedésével a tojók általában többet kotlottak éjszaka ($b = 0,02 \pm 0,01$ SE, 7.3. táblázat). Mivel az éjszakai teljes kotlás % nem függött a fészekalj korától (7.3. táblázat), úgy tűnik, hogy a hímek a fészekalj korával csökkentik az éjszakai kotlási részesedésüket.

A szezon vége felé lerakott fészekaljakat kevésbé kotlották éjszaka, mint a korai fészekaljakat ($b = -0,05 \pm 0,02$ SE, 7.3. táblázat), azonban úgy tűnik, hogy mind a hím, mind a tojó csökkenti a kotlási idejét, mivel a tojásrakás dátuma és tojórészesedés % között nem találtunk szignifikáns összefüggést (7.3. táblázat). A kotlási viselkedés életmenet prediktorai szignifikánsak maradtak, ha a környezeti változókat is belevettük ezekbe a modellekbe (ezeket az eredményeket itt nem mutatom be).

7.3.4. Genetikai differenciálódás

Annak tesztelésére, hogy a széki lile és az amerikai széki lile közötti genetikai differenciálódás befolyásolhatja-e a kotlási viselkedést, a fajt random tagként hozzáadtuk mind a környezeti, mind az életmenet változók modellekhez. Azonban a faj faktor modellekbe való bevonása egyik modellben sem javította az illeszkedést (valószínűségi arány tesztek, minden $p > 0,9$).

Ezzel konzisztensen a populációk közötti genetikai különbségek nem függték össze a teljes kotlás % és a tojórészesedés % páronkénti különbségeivel (Mantel-tesztek, teljes kotlás %: $z = 45,17$, $p = 0,284$; tojórészesedés %: $z = 74,08$, $p = 0,769$, 7.2a. ábra). A populációk közötti földrajzi távolságok szintén nem függték össze a teljes kotlás % és a tojórészesedés % páronkénti különbségeivel (Mantel-tesztek, teljes kotlás %: $z = 3,2 \times 10^6$, $p = 0,903$; tojórészesedés %: $z = 4,6 \times 10^6$, $p = 0,945$, 7.2b. ábra).



7.2. ábra: A lilepopulációk közötti páronkénti különbségek a teljes kotlásban és a tojók részesedésében a 21 autoszomális mikroszatellita markerrel becsült F_{ST} értékekhez (a) és a populációk közötti páronkénti földrajzi távolságokhoz (b) viszonyítva.

Továbbá csak a széki lile populációk közötti viselkedésbeli különbségek ugyancsak nem függték össze az F_{ST} értékekkel (Mantel-teszt, teljes kotlás %: $z = 4,56$, $p = 0,535$; tojórészesedés %: $z = 6,87$, $p = 0,584$) és a földrajzi távolságokkal (teljes kotlás %: $z = 1,28 \times 10^6$, $p = 0,632$; tojórészesedés %: $z = 1,76 \times 10^6$, $p = 0,501$).

Végül azért, hogy a területek közötti szignifikáns környezeti hőmérséklet hatásra kontrolláljunk az előző elemzéseket megismételtük a környezeti változók modell reziduálisaival (az egész napra vonatko-

zó modellek a 7.2. táblázatban). Azonban sem a genetikai, sem a földrajzi távolság nem prediktálta a hőmérséklete korrigált teljes kotlás % és tojórészesedés % reziduálisok különbségeit (minden $p > 0,2$).

7.4. Diskusszió

Vizsgálatunknak az volt a célja, hogy a kétszülős utódgondozást potenciálisan befolyásoló tényezőket azonosítsunk a kis méretű liléknél egy szokatlanul nagy földrajzi elterjedési területen. Vizsgálatunk három fontos eredményt adott. Egyrészt kimutattuk, hogy mind a teljes kotlás, mind a tojók részesedése szignifikánsan különbözik a lilepopulációk között, és ezek a különbségek a nap folyamán végig fennállnak.

Másrészt azt találtuk, hogy a környezeti hőmérséklet erős hatással van mind a teljes kotlásra, mind a tojórészesedésre. A korábbi tanulmányokkal (4. és 5. fejezetek) összhangban a hőmérséklet hatása a teljes kotlásra négyzetes volt és függött a napszaktól. A szignifikáns időszak \times hőmérséklet interakciós hatás arra utal, hogy a szülők a napszaktól függően eltérően reagálnak a környezeti hőmérsékletre. Bár a hőmérséklet-tartomány, aminek a fészkelő lilék ki vannak téve változó a populációk között, minden kétórás periódusra van egy általános mintázat, amely a legtöbb populációra illeszkedik (kivételesen Ceuta a teljes kotlás esetében és a Nagy-sóstó a tojórészesedés esetében, a részleteket lásd az S1. ábrán az eredeti közlemény kiegészítő információinál: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060998.s001>). Ez a meglepő eredmény fenotípusos plaszticitásra utal: az időszakokon belül a lilék a legtöbb populációban konzisztensen reagáltak a környezeti hőmérsékletre. A nap folyamán tapasztalható eltérő kotlási mintázatok és a szignifikáns populációs különbségek a hőmérsékletre való kontrollálás után arra utalnak, hogy nemcsak a környezeti hőmérséklet, hanem más környezeti és genetikai tényezők is szabályozhatják a kotlási viselkedést.

Harmadrészt a genetikai különbségeknek (amelyeket feltételezhetően semleges markerekkel becsültünk a populációk között) nem volt hatása a teljes kotlásra vagy a tojók részesedésére. Ezek az eredmények összhangban voltak a faj random tag, illetve a földrajzi távolságok nem szignifikáns hatásaival, és azt jelzik, hogy a szülők viselkedése, legalábbis a közel rokon lilefajok esetében, rugalmas és a helyi környezetre reagál.

Három magyarázatot javasolunk ezekre az eredményekre. (1) A fajon belül a génáramlás nagy lehet akár földrajzilag elkülönülő populációk között is, mivel erős keveredés van a távoli lilepopulációk között akár nagy földrajzi távolságokon keresztül is (Funk és mtsai., 2007; Küpper és mtsai., 2012; Rheindt és mtsai., 2011). Ezért előfordulhat, hogy a populációk közötti genetikai különbségek nem elég nagyok ahhoz, hogy kimutatható hatást gyakoroljanak a kotlási viselkedésre. Egyes lilepopulációk azonban genetikailag eltérőek, például a farasan-szigeteki és a zöld-foki-szigeteki széki lile populációk genetikailag elkülönülnek a szárazföldi széki lile populációktól (Küpper és mtsai., 2012). Annak ellenére, hogy genetikailag eltérőek, ezek a populációk nagyjából hasonló választ mutattak a környezeti hőmérsékletre. Ezért a populációk közötti alacsony genetikai elkülönülés önmagában nem tűnik elfogadható magyarázatnak. (2) A viselkedésbeli különbségeket itt nem vizsgált gének eltérései is okozhatják, például a kódoló szekvenciák változatossága, nem pedig az általunk vizsgált, feltételezhetően neutrális genetikai markerek különbségei (Bleakley és mtsai., 2010; Wolf és mtsai., 2010). Mivel a kódoló és nem kódoló DNS-szekvenciák eltérő mutációs és szelektív folyamatoknak lehetnek kitéve, és mivel egyetlen gén mutációi is jelentős hatást gyakorolhatnak a fenotípusra (Robinson és mtsai., 2008; Sokolowski és Levine, 2010), nem zárhatjuk ki azt a magyarázatot, hogy a lilepopulációk különböznek az utódgondozással összefüggő génjeikben. (3) Bár a környezetnek a fenotípusos plaszticitáshoz való hozzájárulása sokszor látványos (Robinson és

mtsai., 2008; Sokolowski és Levine, 2010; Westneat és mtsai., 2011), a gének és a viselkedés asszociációját vizsgáló statisztikai modelljeink nem tesztelték a génexpresszióra gyakorolt lehetséges környezeti hatásokat (azaz a gén \times környezet interakciókat), amik ugyancsak okozhatják a megfigyelt fenotípusbeli különbségeket.

Eredményeink alátámasztják a zord környezeti hipotézist (Wilson, 1975), mivel a szülői együttműködés fokozódik, ahogy a környezeti hőmérséklet kikerül a tojás optimális fejlődését biztosító hőmérsékleti tartományból, amikor is az utódok túlélése jobban függ a gondozás mértékétől. Ha a tojások túlmelegedésnek lehetnek kitéve, a teljes kotlás eléri az idő közel 100%-át, és a kotlás körülbelül egyenlő arányban oszlik meg a hímek és a tojók között (7.1. ábra és S1. ábra az eredeti közlemény kiegészítő információinál: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060998.s001>).

Összefoglalva, a lilepopulációk változatosságot mutatnak a kétszülős utódgondozás mértékében, és ezeket a viselkedésbeli különbségeket a helyi környezet, és nem a nem kódoló genetikai markerek genetikai különbségei prediktálják. Az a feltételezésünk, hogy a szülők által mutatott fenotípusos plaszticitás lehet a valószínű magyarázat a lilepopulációk eltérő viselkedésére. A fenotípusos plaszticitás pedig kulcsfontosságú elősegítője lehet a lilék szokatlanul széles ökológiai és földrajzi elterjedésének, valamint az ehhez kapcsolódó, a helyi környezethez való alkalmazkodásuknak. Ezek az eredmények összhangban vannak azokkal a munkákkal, amelyek nagymértékű géncserét mutatnak földrajzilag távoli lilepopulációk között is (Funk és mtsai., 2007; Küpper és mtsai., 2012; Rheindt és mtsai., 2011), és így hangsúlyozzák a helyi környezetre adott fenotípusos válaszok jelentőségét.

8. fejezet

Szülői együttműködés változó éghajlat mellett*

8.1. Bevezetés

A klímaváltozás befolyásolja az állatok ökológiáját és életmenetét (Both és Visser, 2001; Bradshaw és Holzapfel, 2006; Dunn és Winkler, 2010). Ez együtt jár az életmenet fenológiai változásaival (pl. korábbi tavaszi és/vagy későbbi őszi vonulás, korábbi költés), a földrajzi elterjedés változásával, élettani változásokkal, valamint a populációs trendek változásával (IPCC, 2014; Lawson és mtsai., 2015; Thompson és mtsai., 2013; Vasseur és mtsai., 2014; Walther és mtsai., 2002). Bár az éghajlat változása jelentős hatással van a természetes rendszerekre, meglepően korlátozottak az ismereteink arról, hogy az állatok viselkedése hogyan reagál a megváltozott éghajlatra, így nem tudjuk prediktálni, hogy a viselkedési plaszticitás milyen mértékben mérsékelheti a klímaváltozás hatásait.

A klímaváltozás populációkra gyakorolt hatásainak vizsgálatai gyakran csak az átlaghőmérséklet-változásokra fókuszáltak (Walther és mtsai., 2002). Mindazonáltal egyre nő az ismeret arról, hogy a hőmérséklet-ingadozások növekedése, valamint az éghajlati szélsőségek nagyobb gyakorisága és nagyobb mértéke is jelentős hatással lehet a biológiai rendszerekre (IPCC, 2014; Lawson és mtsai., 2015; Thompson és mtsai., 2013; Vasseur és mtsai., 2014). Ebben a tanulmányban az a célunk, hogy megértsük a klímaváltozásra adott viselkedési válaszokat, és azt, hogy a viselkedési plaszticitás hogyan mérsékelheti az éghajlatváltozás hatásait. Az utódgondozó viselkedést vizsgáljuk (amely a szaporodási siker egyik jelentős tényezője a taxonok széles körében) az átlagos éghajlati viszonyok, valamint az évek közötti és éven belüli ingadozások (sztochaszticitás és szezonális) függvényében.

Míg az utódgondozó viselkedést széleskörűen tanulmányozták természetes populációkban (Royle és mtsai., 2012), kevés bizonyíték áll rendelkezésre arra vonatkozóan, hogy az éghajlat hogyan befolyásolja az utódgondozó stratégiákat. Az elméleti és empirikus tanulmányok azt sugallják, hogy az éghajlat befolyásolja mind a gondozás költségeit a szülők által befektetett idő és energia tekintetében, mind a gondozás hasznát az utódok túlélése és visszatérési rátája tekintetében (Bonsall és Klug, 2011; Clutton-Brock, 1991; Klug és mtsai., 2012). Továbbá, bár az elméleti modellek azt sugallják, hogy a megnövekedett éghajlati változékonyság befolyásolja az utódgondozással kapcsolatos trade-offokat (Bonsall és Klug, 2011; Klug és mtsai., 2012; Tökölyi és mtsai., 2012), meglepően keveset tudunk ezen ingadozások hatásairól a vadon élő populációkban.

Az éghajlat utódgondozásra gyakorolt hatásának feltárása érdekében a kotlási viselkedést vizsgáltuk. A környezeti hőmérséklet várhatóan különösen jelentős hatással van a kotlásra a talajon fészkelő mada-

*Az alábbi publikáció alapján: 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., Desucre-Medrano, A.E., Dos Remedios, N., Figuerola, J., Galindo-Espinosa, D., García-Peña, G.E., Gómez Del Angel, S., Gratto-Trevor, C., Jönsson, 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>

raknál, mivel tojások és a kotló szülő viszonylag kevésbé védettek a szélsőséges hőmérsékletektől adva a fészekaljzat hővezető képességét, a minimális szigetelőanyagot és sokszor az árnyék hiányát (5. fejezet; Deeming, 2002; Webb, 1987). Mivel a lilék esetében a tojók általában nappal kotlanak, míg a hímek felelősek az éjszakai kotlásért, amikor a körülmények gyakran kedvezőbbek (7. fejezet; Ekanayake és mtsai., 2015), arra számítunk, hogy zord környezeti feltételek mellett, például magas vagy alacsony átlaghőmérséklet vagy nagy évek közötti hőmérséklet-ingadozások (sztochaszticitás) a hímek részesedése növekszik a tojók részesedéséhez képest. Ez utóbbi azért is várható, mivel a nagy évek közötti környezeti ingadozások növelik a szélsőséges események valószínűségét (Easterling és mtsai., 2000).

Ezenkívül teszteljük a környezet költési időszakon belüli változásának (szezonális) hatását is. Erősen szezonális környezetben a hímek részesedésének növekedését prediktáljuk, mivel a szezonális korlátozza a szaporodásra rendelkezésre álló időt és az újrapirosodási lehetőségeket, ezáltal növeli a jelenlegi fészekalj értékét a jövőbeni utódokhoz képest. Ilyen körülmények között magasabb szintű együttműködés várható a szülők között, amint azt a széki lile késői költéseinél megfigyelték (pl. Székely és Cuthill, 2000). Meg kell azonban jegyezni, hogy mindkét nemnél megnövelt utódgondozás prediktálható állandó környezeti körülmények (alacsony szezonális) között is a trópusi életmenet szindróma részeként (Wilson, 1975). A trópusokon élő madarak életmenete általában lassabb, amit az alacsonyabb szaporodási ráta, a kisebb fészekaljméret, a magasabb túlélés, a lassabb egyedfejlődés és a hosszabb születés utáni gondozás is mutat (Martin, 1996; Russell és mtsai., 2004), amihez a hímek megnövelt utódgondozási hozzájárulása lehet szükséges.

Ebben a tanulmányban 36 lilepopuláció adatait használtuk fel. A lilék (*Charadrius* spp.) földön fészkelő partmadarak, a testtömegük körülbelül 20-50 g, és az Antarktisz kivételével minden kontinensen költenek olyan változatos élőhelyeken, mint a sarkvidéki tundra, mérsékelt övi füves területek, trópusi tengerpartok, sós mocsarak, homokdűnék, félsivatagok, sivatagok és magashegyi tópartok (Piersma és Wiersma, 1996). A kotlást általában mindkét szülő végzi, bár a hímek kotlásban való részvételének mértéke fajok és populációk között igen különböző lehet (7. fejezet). Ezenkívül a kotlás aránya a nemek között változhat a nap folyamán: a legtöbb fajnál a hímek általában éjszaka kotlanak, míg a tojók a nappali kotlás nagy részét végzik (7. fejezet; de lásd St Clair és mtsai., 2010).

Itt az éghajlatnak a szülők viselkedését befolyásoló hatását vizsgáltuk nagy mennyiségű utódgondozási adat felhasználásával, amely kiterjed a mérsékelt és trópusi élőhelyekre mind az északi, mind a déli féltekén (az északi 55° és a déli 52° szélesség, valamint a keleti 145° és a nyugati 121° hosszúság között). Annak vizsgálatára, hogy az éghajlatváltozás hogyan befolyásolhatja a kotlási viselkedést, a tér-idő helyettesítési megközelítést alkalmaztuk (Pickett, 1989), amely egy hatékony ökológiai módszer arra, hogy a térbeli adatokból időbeli tendenciákra következtessünk. Először megállapítjuk, hogy hogyan változik a kotlási viselkedés munkamegosztása fajonként, populációnként és napszakonként. Másodszor megvizsgáljuk, hogy a környezeti hőmérséklet és a hőmérséklet ingadozása befolyásolja-e a hímek és tojók közötti munkamegosztást. Harmadszor azt vizsgáljuk, hogy a klímaváltozás hogyan befolyásolhatja a szülők együttműködését.

8.2. Módszerek

8.2.1. Terepmunka

A terepmunkát 12 lilefaj 36 költőpopulációjában végeztük (8.1. ábra), és a terepmunka populációnként 1-16 költési időszakot ölelt fel (további részletekért lásd az S1. táblázatot az eredeti közlemény kiegészítő

információinál: <https://onlinelibrary.wiley.com/action/downloadSupplement?doi=10.1111%2Fgeb.12540&file=geb12540-sup-0001-supinfo1.doc>). A szülőket kotlás közben a fészükön fogtuk be. Minden befogott madár esetében feljegyeztük a befogás idejét és a befogott egyed nemét. Három populációban (Florida, Monterey-öböl, Fok-félsziget) a befogási adatokat a kotló szülők esetenkénti megfigyelései egészítették ki. Az ivarmeghatározás vagy a terepen történt tollazati jellemzők és/vagy méretek alapján, vagy ivarspecifikus DNS-markerek alapján (Gratto-Trevor, 2011; Parra és mtsai., 2014), továbbá néhány esetben a párzási viselkedés megfigyelésével.

A tojásrakási dátumokat populációnként külön-külön standardizáltuk úgy, hogy az értékekből kivontuk az adott populációra vonatkozó tojásrakási dátumok átlagát és elosztottuk az adott populációra vonatkozó tojásrakási dátumok szórásával. Mivel a kotlási munkamegosztás mintázata kevésbé stabil a tojásrakási és a kelési időszakok körül, ezért csak azokat a fészkeket vettük figyelembe, amelyeket legalább 3 napig és legfeljebb 20 napig kotlottak. Ha egy egyedet többször is befogtunk (vagy megfigyeltünk), akkor csak az első rekordját vettük figyelembe, hogy kizárjuk azokat a madarakat, amelyek viselkedése a korábbi zavarás miatt potenciálisan megváltozott. A kotlási viselkedés napi mintázatának vizsgálatához a napot tizenkét kétórás időszakra osztottuk a kis méretű lilék kotlási mintázatainak korábbi elemzéseit követve (4., 5. és 7. fejezetek). A 00:00 és 04:00 óra közötti rekordok nem kerültek be az adatelemzésbe, mivel a legtöbb populációból hiányoztak az ilyen adatok. Az utódgondozás nemek közötti megosztásának vizsgálatához a kotló szülő nemét bináris válaszváltozóként használtuk a statisztikai modellekben. Összesen 5591 egyed szerepelt az elemzésekben.

8.2.2. A befogások és a viselkedési megfigyelések közötti egyezés

Annak vizsgálatára, hogy a befogási idők tükrözik-e a nemek közötti kotlási munkamegosztás napi rutinját, összehasonlítottuk a befogási adatokból becsült hímrészesedést a folyamatos viselkedési megfigyelésekből becsült hímrészesedéssel két faj hat olyan populációjában, ahol mind befogási, mind viselkedési adatok elérhetőek voltak (lásd a 7. fejezetet). A befogási adatok esetében a hímek részesedését (% befogás) a hímek befogásának százalékos arányaként számítottuk az összes befogásból (hímek és tojók) egy adott kétórás időszak alatt. A viselkedési megfigyelések esetében a hímek részesedését (% viselkedés) a hímek kotlási idejének százalékos arányaként számítottuk a fészek bármely szülő általi teljes kotlási idejéből egy adott kétórás időszak alatt. A hímek részesedésének befogáson alapuló és viselkedéses megfigyelésen alapuló becslései közötti kapcsolatot lineáris regressziókkal elemeztük a hat populációra külön-külön, ahol minden kétórás időszak egy adatpontot jelentett. Ezeket az adatpontokat a befogások számával súlyoztuk minden kétórás periódusban, mivel a hímek részesedése (% befogás) becslésének pontossága várhatóan növekszik az adott időszakban befogott egyedek számával. Ezenkívül annak tesztelésére, hogy a befogáson alapuló és a viselkedéses megfigyelésen alapuló hímrészesedés közötti összefüggés hasonló-e a populációk között, egy kevert modellt illesztettünk. Ez a modell tartalmazta a hímrészesedést (% viselkedés) függő változóként, a hímrészesedést (% befogás) fix kovariánsként, a populációt random faktorként, valamint random tengelymetszetet és meredekséget a hímek részesedésére (% befogás), azaz minden populáció saját tengelymetszettel és meredekséggel rendelkezett. Ebben a modellben a random meredekség tag szignifikanciáját úgy vizsgáltuk, hogy a random tengelymetszet és meredekség tagot egy random tengelymetszet tagra cseréltük, és a két modellt valószínűségi arány teszteléstel összehasonlítottuk. A modellt súlyoztuk az egyes időszakokban történt befogások számával.

8.2.3. Éghajlat adatok

A környezeti hőmérsékleti adatokat a University of East Anglia Climate Research Unit adatbázisából nyertük ki (CRU, <http://www.cru.uea.ac.uk/>, 3.10.01, Mitchell és Jones, 2005). A CRU egy globális adatbázis, amely 1901-től kezdődően interpolált havi átlaghőmérséklet (°C) adatokat tartalmaz földrajzi koordináták $0,5^\circ \times 0,5^\circ$ hálójában. Minden populációhoz az adatgyűjtés utolsó évét is beleértve a megelőző 20 év hőmérsékletét választottuk ki. Ez elegendőnek tűnt ahhoz, hogy a vizsgálatunkban a lilék által tapasztalt környezeti hőmérsékletet reprezentálja, mivel a leghosszabb populációs adat 16 évet ölelt fel. Mivel vizsgálatunk az utódgondozó viselkedésére összpontosított, csak azokból a hónapokból származó környezeti hőmérsékleteket használtuk, amikor az egyes populációkban a befogási adatokat gyűjtöttük. Ezeket a hónapokat „költési időszaknak” nevezzük. Az egyes populációkra azonos számú évek felhasználása lehetővé tette, hogy az itt használt három éghajlati változót (lásd alább) hasonló pontossággal becsüljük meg minden populációban, függetlenül az egyes populációk adatgyűjtési éveinek számától. Megjegyzendő, hogy bár a bemutatott eredmények 20 év éghajlati adatain alapulnak, szenzitivitás elemzéseket végeztünk az elemzések megismétlésével 15, 10 és 5 év klímaadatainak felhasználásával a terepi adatgyűjtés utolsó éve előtt (beleértve az utolsó évet is), és ezek a modellek konzisztens eredményeket adtak.

A környezet jellemzésére három változót származtattunk: (1) Az átlaghőmérséklet az egyes helyeken a költési időszak alatti átlaghőmérséklet, amelyet az egyes költési időszakok havi átlagaiból számítottunk és 20 évre átlagoltunk. (2) Az évek közötti hőmérséklet-ingadozás kiszámítása két lépésben történt. Először kiszámoltuk a költési időszak minden hónapjára az átlaghőmérséklet szórását a 20 évre vonatkozóan, majd ezeket a havi szórásokat minden populációra átlagoltuk. (3) Az éven belüli hőmérséklet-ingadozást ugyancsak két lépésben számoltuk ki. Először kiszámítottuk a költési időszak egyes hónapjainak átlaghőmérsékletét a 20 éves periódusra. Majd kiszámítottuk a maximum és minimum havi átlaghőmérséklet különbségét. Így az utóbbi két változó a környezeti hőmérséklet évek közötti és éven belüli átlagos ingadozására utal a költés során egy adott helyen.

Az éghajlati változók általában korrelálnak egymással (lásd pl. Tökölyi és mtsai., 2014). Annak tesztelésére, hogy van-e multikollinearitás a mindhárom hőmérsékleti változót tartalmazó modellekben, kiszámítottuk a variancia inflációs faktorokat (VIF) egy egyszerű, másodfokú tagok és interakciók nélküli modellben (vö. 4. modell alább) a `vif.mer` függvény segítségével (elérhető: <https://github.com/aufrank/R-hacks/blob/master/mer-utils.R>, utolsó hozzáférés: 2024. május 14.). Az éghajlati változók VIF értékei 2,52 alatt voltak. Ezenkívül az éghajlati változók közötti páronkénti korrelációs együtthatók egyike sem haladta meg a 0,55-öt (Pearson-féle korrelációk). Ezért a hőmérsékleti változók közötti multikollinearitás nem tűnik jelentősnek az elemzéseinkben.

8.2.4. Statisztikai elemzések

Mivel az itt vizsgált 36 lilepopulációra nem állt rendelkezésre populációszintű filogenetikai hipotézis, kevert modelleket alkalmaztunk az utódgondozás szülők közötti megosztása és a környezeti adatok közötti összefüggések elemzésére. Mivel az adataink filogenetikailag nem függetlenek, a modellekbe random faktorként belevettük a populációt és a fajt (de lásd alább a fajsztintű filogenetikai elemzéseket). Válaszváltozóként a fészken befogott szülő nemét (1, hím; 0, tojó) használtuk binomiális modellekben (`glmer` függvény az `lme4` csomagból, 1.1-7 verzió, Bates és mtsai., 2015). A faj, a populáció és a fészekazonosító beágyazott random faktorként szerepelt minden modellben. Bár egyedenként csak egy befogást használtunk, a fészekazonosító random faktorként szerepelt a modellekben, hogy kontrolláljunk a hím és tojó

viselkedésének esetleges nem függetlenségére egy adott fészek esetében. Az időtartam fix faktorként szerepelt a modellekben 10 szinttel (azaz kétórás időszakok 04:00 és 24:00 között). A három hőmérsékleti változót a *scale* függvényvel standardizáltuk, hogy megkönnyítsük a modellillesztést és a hatások összehasonlíthatóságát. A standardizált változók a várható nemlineáris hatások miatt másodrendű ortogonális polinomként kerültek a modellekbe. Bár az elején teszteltük a tojásrakás dátumának hatását, ezt a változót kizártuk a későbbi modellekből, mert nem befolyásolta a befogott szülő nemét.

Négy kevert modellt készítettünk (8.1. táblázat). Először, hogy teszteljük, hogyan változik az utódgondozás munkamegosztása a nap során, valamint a fajok és populációk között, egy olyan modellt készítettünk, amely az időszakot és a faj, a populáció és a fészekazonosító random faktorokat foglalta magában (1. modell). Ezt követően annak tesztelésére, hogy a kotlás napi mintázata eltér-e a lilefajok és populációik között, két modellt készítettünk: a 2. modellbe a faj \times időszak interakciót vettük bele az 1. modellben szereplő tagokon felül, míg a 3. modellbe a populáció \times időszak interakciót vettük bele az 1. modellben szereplő tagokon felül. Végül a környezeti hőmérséklet hatásainak, valamint annak évek közötti és éven belüli ingadozásának vizsgálatára a 4. modell tartalmazta az időszak faktort, a három hőmérsékleti változót (azaz az átlagot, az éven belüli és az évek közötti ingadozást), valamint az időszak és az egyes hőmérsékleti változók közötti másodfokú interakciókat. Az egyes prediktorok szignifikanciáját úgy vizsgáltuk, hogy eltávolítottuk őket a modellekből, és a kapott modellt összehasonlítottuk az eredetivel valószínűségi arány teszt (LRT) segítségével.

Annak tesztelésére, hogy a filogenetikai kapcsolatok befolyásolják-e az eredményeinket, a fenti modelleket megismételtük bayesi Markov-lánc Monte Carlo általánosított lineáris kevert modellekkel, amelyek tartalmazták az itt vizsgált 12 *Charadrius* faj fajszerű filogenetikai fáján alapuló korrelációs struktúrát. Ez utóbbi modellek eredményei kvalitatíve hasonló eredményeket adtak a kevert modell megközelítéséhez. Továbbá ezekben a modellekben a filogenetikai szignál alacsony volt (0,10-0,12), és a filogenetikai rokonság eltávolítása a modellekből csak csekély mértékben befolyásolta a modellilleszkedést (ezeket az eredményeket itt nem mutatom be).

8.2.5. Az utódgondozás napi rutinja különböző éghajlati forgatókönyvek esetén

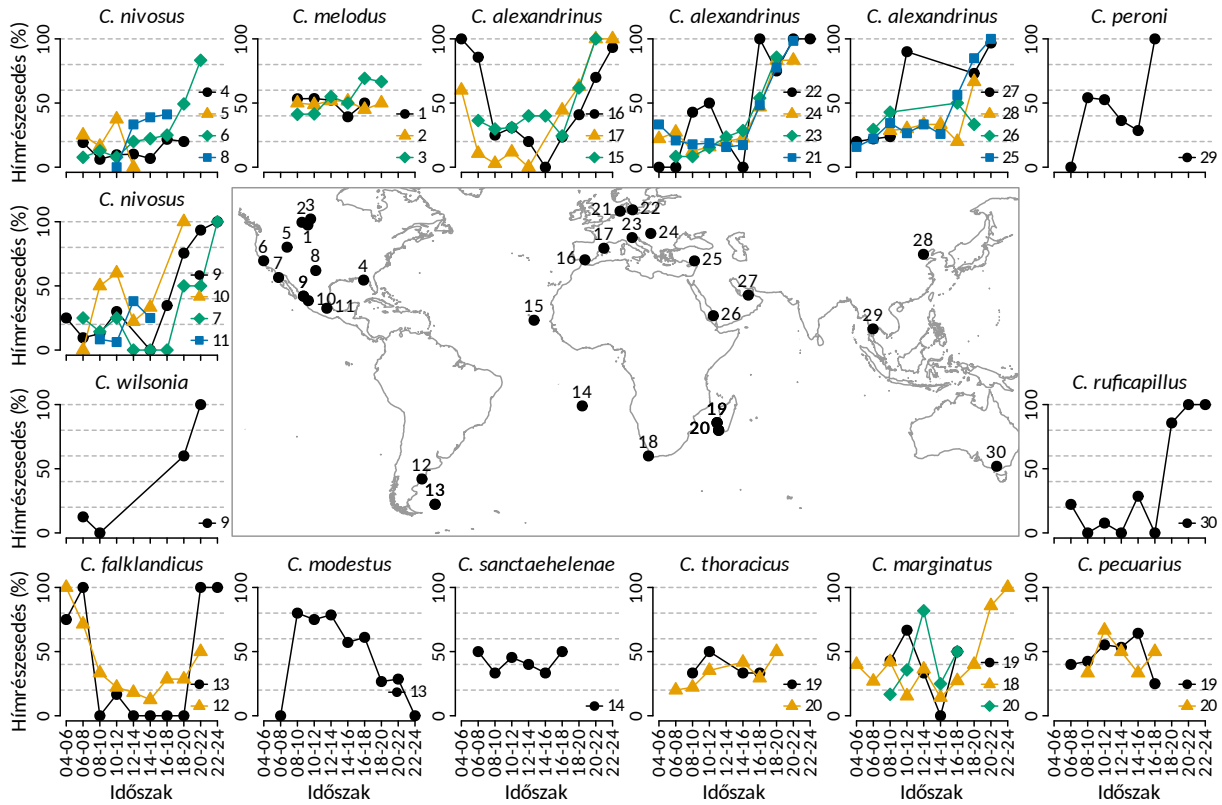
Az éghajlatnak a kotlás napi rutinjára gyakorolt hatásának vizsgálatához a 4. modellekből eltávolítottuk az évek közötti ingadozásra vonatkozó nem szignifikáns interakciós és négyzetes tagokat, és ezt a modellt használtuk a predikciókhoz. A három hőmérsékleti változó hatását az utódgondozási munkamegosztás napi rutinjára kilenc éghajlati forgatókönyvre prediktáltuk. Az egyes hőmérsékleti változókra kiszámoltuk a 10 időszakra a prediktált értékeket az adott hőmérsékleti változó 2,5%-os percentilis, medián és 97,5%-os percentilis értékénél, míg a másik két hőmérsékleti változót a medián értékén tartottuk.

8.3. Eredmények

8.3.1. A befogások és a viselkedési megfigyelések közötti egyezés

A hímek részesedésének befogáson alapuló becslései jó prediktorai voltak a viselkedési megfigyelések alapján kapott hímkotlási részesedésnek (lineáris regressziók, $R^2 = 0,61 - 0,97$, $n = 6$ populáció). A hat populáció adatait tartalmazó kevert modellben a random meredekség tag nem volt szignifikáns (LRT, $\chi^2_2 = 0,41$, $p = 0,8154$), ami hasonló meredekségre utal a populációk között a hímek részesedésének viselkedésen és befogáson alapuló becslései között. Összességében ezek az eredmények azt sugallják, hogy

a különböző populációkban a befogási adatok alapján becsült hímrészesedés a viselkedési megfigyeléseken alapuló becslésekhez igen hasonló becsléseket ad a gondozás szülők közötti megosztásáról.



8.1. ábra: A hímek kotlási részesedése (%) 36 populáció befogási adataiból számítva. Minden faj egy külön panelen van ábrázolva, kivéve a széki lile (*Charadrius alexandrinus*) és az amerikai széki lile (*Charadrius nivosus*), amelyek három, illetve két panelen láthatók. Minden vonal egy populációt jelöl. A paneleken a számok a térképen található területszámokra vonatkoznak.

8.3.2. A kotlás napi rutinja különböző populációkban

A kotlás szülők közötti megosztása különbözött a lilefajok és populációk között (2. és 3. modell, 8.1. táblázat). Például a rövidcsőrű lilénél (*Charadrius melodus*), a hímek és a tojók hasonló mennyiségű időt töltöttek a kotlással az egész nap során (8.1. ábra). Míg a kotlás megosztása jellegzetes napi mintázatot követett a széki lile (*Charadrius alexandrinus*), a vörösfejű lile (*Charadrius ruficapillus*) vagy a tűzföldi lile (*Charadrius modestus*, 8.1. ábra) esetében. Ezenkívül jelentős különbségek voltak a napi kotlási mintázatok között ugyanazon faj különböző populációi között is (8.1. ábra).

8.3.3. Átlaghőmérséklet, évek közötti és éven belüli ingadozás

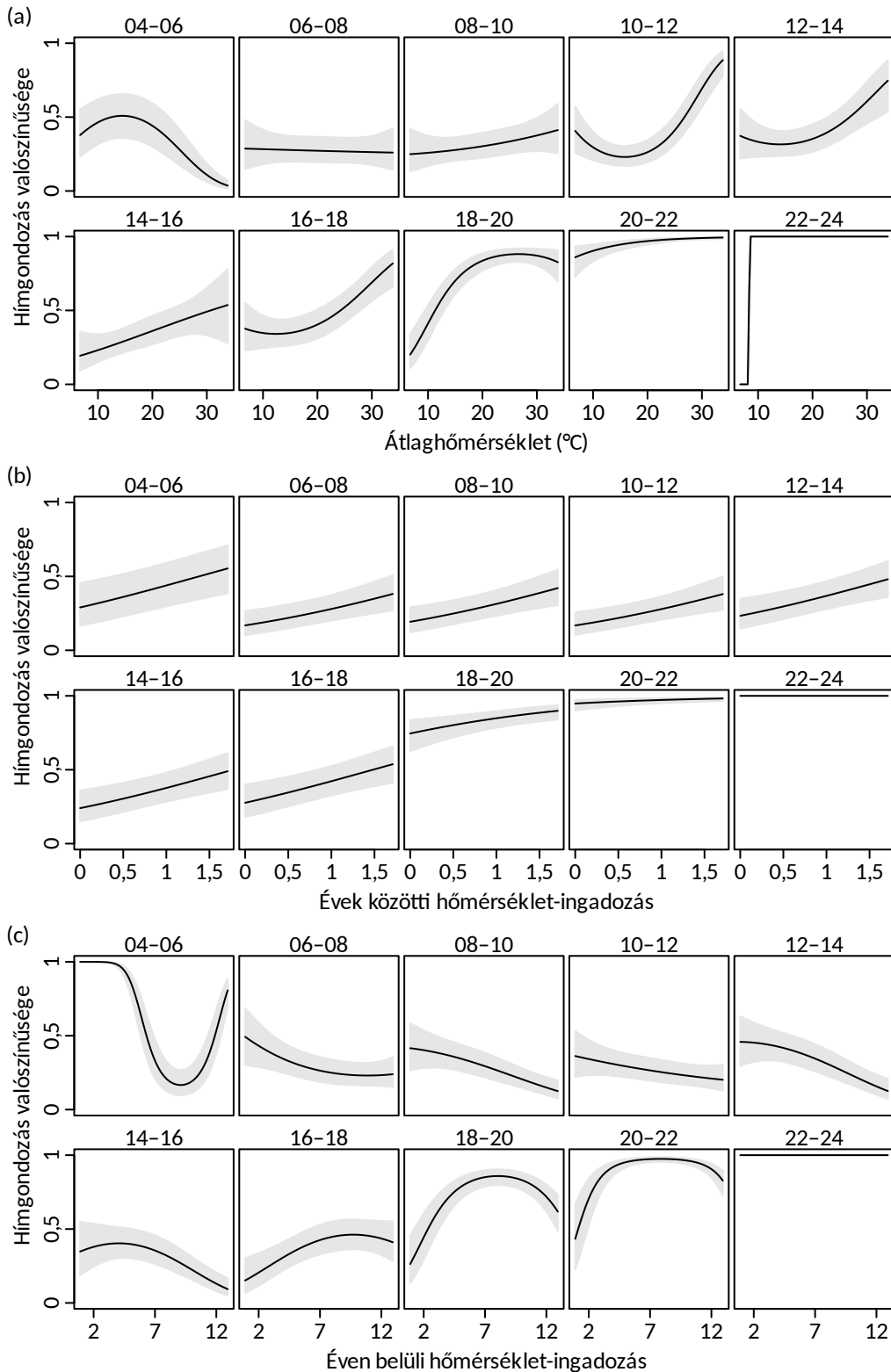
A környezeti átlaghőmérséklet, valamint a hőmérséklet évek közötti és azon belüli ingadozása erősen befolyásolta az utódgondozás megosztását (4. modell, 8.1. táblázat). A hímek kotlási részesedése általában nőtt az átlagos környezeti hőmérséklettel. Ez a hatás azonban függött a napszaktól, amint azt az időszak és az átlagos környezeti hőmérséklet közötti szignifikáns interakció jelezte. Például a nappali órákban (08:00-20:00) a hímek kotlási részesedése nőtt az átlagos környezeti hőmérséklettel, bár a növekedés nemlineáris volt és változott az időszaktól függően (8.2a. ábra).

8.1. táblázat: A hímkotlás (bináris válaszváltozó) modelljei különböző lilefajokban és populációikban ($n = 5591$ egyed).

		χ^2 (df)	p
1. modell	Nem ~ Időszak + (1 Faj) + (1 Populáció) + (1 Fészek ID)		
Fix tag	Időszak	1017,95 (9)	<0,0001
Random tagok	Faj	9,65 (1)	0,0019
	Populáció	44,91 (1)	<0,0001
	Fészek ID	0,00 (1)	1,000
2. modell	Nem ~ Időszak + (1 Faj) + (1 Faj:Időszak) + (1 Populáció) + (1 Fészek ID)		
Fix tag	Időszak	64,58 (9)	<0,0001
Random tagok	Populáció	38,26 (1)	<0,0001
	Faj × időszak	36,87 (1)	<0,0001
3. modell	Nem ~ Időszak + (1 Faj) + (1 Populáció) + (1 Populáció:Időszak) + (1 Fészek ID)		
Fix tag	Időszak	176,43 (9)	<0,0001
Random tagok	Faj	11,37 (1)	0,0007
	Populáció × időszak	85,05 (1)	<0,0001
4. modell	Nem ~ Időszak + poly(Átlaghőmérséklet, 2) + poly(Évek közötti hőmérséklet-ingadozás, 2) + poly(Éven belüli hőmérséklet-ingadozás, 2) + Időszak:poly(Átlaghőmérséklet, 2) + Időszak:poly(Évek közötti hőmérséklet-ingadozás, 2) + Időszak:poly(Éven belüli hőmérséklet-ingadozás, 2) + (1 Faj) + (1 Populáció) + (1 Fészek ID)		
Fix tagok	Időszak	1216,20 (63)	<0,0001
	Átlaghőmérséklet (°C)		
	Interakció az idősakkal	84,42 (18)	<0,0001
	Négyzetes hatás	32,03 (10)	0,0004
	Évek közötti hőmérséklet-ingadozás (°C)		
	Interakció az idősakkal	15,23 (18)	0,6462
	Négyzetes hatás	2,82 (1)	0,0929
	Lineáris hatás	7,34 (1)	0,0067
	Éven belüli hőmérséklet-ingadozás (°C)		
	Interakció az idősakkal	70,81 (18)	<0,0001
Négyzetes hatás	33,68 (10)	0,0002	
Random tagok	Faj	14,07 (1)	0,0002
	Populáció	0,05 (1)	0,8298
	Fészek ID	0,00 (1)	1,0000

Kevert modellek. χ^2 értékek, szabadsági fokok (df) és valószínűségi arány tesztek valószínűség értékei (p) vannak megadva.

A fő hatásokat úgy teszteltük, hogy eltávolítottuk a modellből a fő hatást és az összes interakcióját a többi változóval. Az interakciókat úgy teszteltük, hogy eltávolítottuk azokat a teljes modellből az összehasonlítottuk az így kapott modellt az eredetivel. A négyzetes tagokat úgy teszteltük, hogy a polinom tagot (poly-val jelölve) lineáris taggal helyettesítettük, és összehasonlítottuk az így kapott modellt az eredetivel.



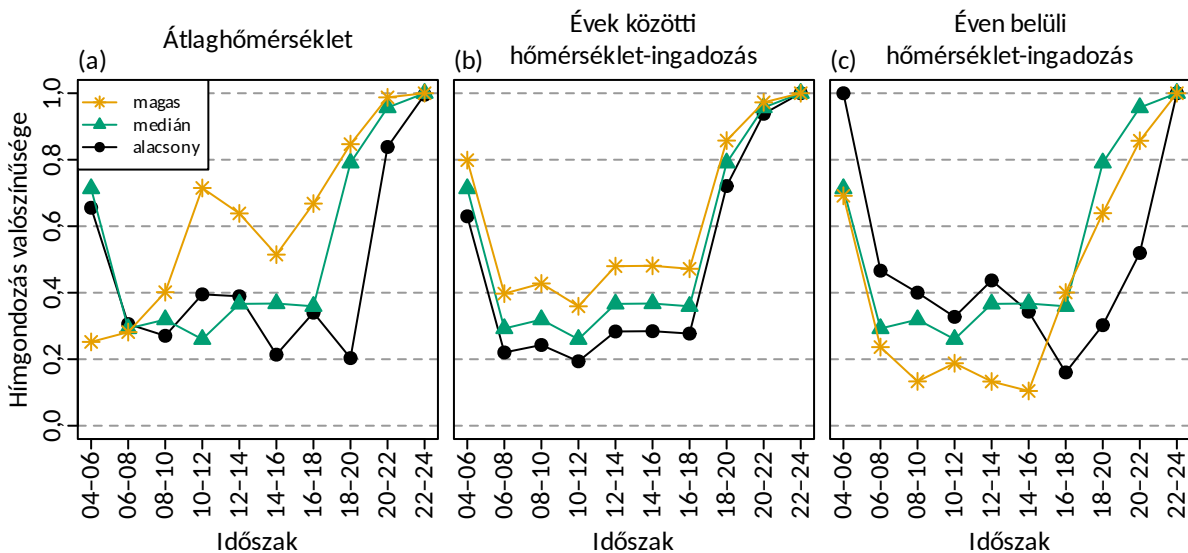
8.2. ábra: A hímgondozás (azaz a befogás) prediktált valószínűségének napi változása (a) az átlaghőmérséklethez, (b) az évek közötti ingadozáshoz és (c) az éven belüli ingadozáshoz viszonyítva. Az egyes panelek az egyes kétórás időszakokat mutatják (lásd a panelek címében). Az árnyékolt területek a 95%-os konfidenciaintervallumot jelölik. A predikciók a 4. minimális modellen alapulnak, amelyből eltávolítottuk az évek közötti ingadozás nem szignifikáns interakciós és másodfokú tagját (8.1. táblázat). A standardizált hőmérsékleti változókat (lásd a 8.2. szakaszt) az ábrákon visszakonvertáltuk az eredeti skálára.

A hőmérséklet-ingadozások szintén prediktálták a kotlást (8.2b. és 8.2c. ábra). Az évek közötti változatosság lineárisan befolyásolta a napi munkamegosztást: a hímek kotlási részesedése az évek közötti hőmérséklet-ingadozással nőtt, és ez a hatás a nap folyamán hasonló volt (8.2b. ábra). Az éven belüli hőmérséklet-ingadozás is a hímek napi rutinjának eltolódását prediktálta: a költési időszakban a hőmérséklet fokozódó változásával a hímek részesedése általában 06:00 és 16:00 óra között csökkent, míg a hatás erősen nemlineáris volt kora reggel és este (8.2c. ábra).

Miután a három hőmérsékleti változót beépítettük a modellekbe, a populáció által magyarázott variancia jelentősen csökkent 0,115-ről (1. modell) 0,005-re (4. modell). Ezzel szemben a fajok által magyarázott variancia nagyon keveset változott 0,184-ről (1. modell) 0,191-re (4. modell).

8.3.4. Napi rutinok különböző éghajlati forgatókönyvek esetén

Az átlagos környezeti hőmérséklet és az évek közötti ingadozás növekedésével a hímek részesedése a nap-pali órákban növekszik, de az átlaghőmérséklet esetében ez a kora reggeli órákban tapasztalt gondozási részesedés csökkenés rovására történik (8.3a. és 8.3b. ábra). Továbbá az éven belüli hőmérséklet-ingadozás növekedésével a hímek kotlási részesedése délutánig csökken (8.3c. ábra).



8.3. ábra: A hímek gondozásának (azaz a hímek befogásának) prediktált valószínűsége a nap folyamán különböző éghajlati forgatókönyvek esetén. Mindegyik panel egy klíma-forgatókönyvet mutat, ahol a jelölt hőmérsékleti változó (ami az egyes panelek címében látható) három értéket vesz fel (2,5% percentilis, medián, 97,5% percentilis), míg a másik két hőmérsékleti változó a mediánjára van állítva. A predikciók a 4. minimális modellen alapulnak, amelyből eltávolítottuk az évek közötti ingadozás nem szignifikáns interakciós és másodfokú tagját (8.1. táblázat).

8.4. Diszkusszió

Vizsgálatunk az éghajlatnak a szülők viselkedésére gyakorolt hatásairól három fontos eredményt adott. Először is, a hímek utódgondozáshoz való hozzájárulását erősen befolyásolta a környezeti hőmérséklet. Másodsor, a viselkedésre gyakorolt hőmérsékleti hatások a napszaktól függően változtak: nemcsak a

teljes gondozási munkamegosztás változott a változó környezeti feltételekkel, hanem a gondozási munkamegosztás napi rutinja is. Pontosabban a hímek utódgondozási részesedése nőtt az átlaghőmérséklettel és az évek közötti hőmérséklet-ingadozással a nappali órákban. Amikor a körülmények zordabbá váltak, azaz az átlaghőmérséklet magas volt és/vagy a hőmérséklet évek közötti kiszámíthatatlansága magas volt, a hímek általában megnövelték befektetésüket a tojókhoz képest. Végül, a gondozás megosztásának fajon belüli földrajzi eltéréseit nagyrészt a helyi környezeti hőmérsékletek magyarázták, mivel a populációs hatások az éghajlati hatásokra való kontrollálás után csökkentek. Ez utóbbi arra utal, hogy a különböző populációk hasonló módon reagálnak a környezetre, ami a viselkedés fenotípusos plaszticitását tükrözi.

Eredményeink rávilágítanak arra, hogy a kétszülős fajok utódgondozási munkamegosztásának és az utódgondozás napi rutinjának kialakításában nemcsak az átlagos környezeti feltételek, hanem azok évek közötti és éven belüli ingadozása is döntő szerepet játszhat. Mivel az éghajlatváltozási modellek mind a hőmérséklet emelkedését, mind a szélsőséges események gyakoribb előfordulását prediktálják (IPCC, 2014; Lawson és mtsai., 2015; Vasseur és mtsai., 2014), eredményeink azt vetítik előre, hogy az utódgondozás mintázatai a kétszülős fajokban a közeljövőben meg fognak változni. Az ilyen változások magukban foglalhatják a nagyobb napközbeni gondozási szerepvállalást annak a nemnek a részéről, amelyiknek az utódgondozási hozzájárulása nagyobb változatosságot mutat (általában a hímek madarakban és emlősökben, Clutton-Brock, 1991). Egyrészt ezek a változások hozzájárulhatnak a kelési siker és a kikelt fiókák kondíciójának fenntartásához rosszabb környezeti feltételek mellett (Reid és mtsai., 2002b). Másrészt megakadályozhatják, hogy az utódgondozási befektetését növelő nem más tevékenységeket végezzen, például hogy további párokat szerezzen, vagy másik fészekaljat essen (Deeming, 2002; Reid és mtsai., 2002b). Mivel a hímek gondozásához való hozzájárulása korrelál a szaporodási rendszerek más aspektusaival (pl. a 0%-os hím-gondozás általában poligíniával, míg a 100%-os hím-gondozás poliandriával és a nemi szerepek megfordulásával járhat együtt, Liker és mtsai., 2013; Searcy és Yasukawa, 1995), eredményünk azt sugallja, hogy a szaporodási rendszerek is reagálni fognak a környezeti hőmérséklet változásaira. Ezek a hatások különösen jelentősek lehetnek a rugalmas és változatos utódgondozási és párzási rendszerrel rendelkező fajoknál (pl. Kosztolányi és mtsai., 2006; Reid és mtsai., 2002b). Megjegyzendő azonban, hogy az utódgondozás rugalmasságának hiánya még nagyobb hatással lehet a populációk ellenálló képességére, mivel az ilyen fajok kevésbé lehetnek képesek a környezeti változások kompenzálására.

Az utódgondozás megosztása a fajon belül az éghajlati viszonyok populációk közötti különbségének függvényében változott. Lokális adaptáció nem valószínű, mivel sok lilefaj alacsony genetikai differenciálódást mutat (Eberhart-Phillips és mtsai., 2015; Küpper és mtsai., 2012), és az egyes lilegyedek nagy földrajzi távolságokat képesek mozogni, és így potenciálisan utódgondozást nyújtani attól különböző éghajlati viszonyok között, mint ahol azt ők maguk kapták (Stenzel és mtsai., 1994). Ez magyarázatot adhat arra, hogy a kétszülős gondozás során a nemi szerepek miért fenotípusosan plasztikusak a fajon belül, és miért a helyi körülmények modulálják azokat (7. fejezet; ez a vizsgálat). Az utódgondozó viselkedésében megfigyelt rugalmasság másik következménye, hogy ezek a populációk képesek lehetnek hatékonyan megbirkózni a változó éghajlattal, legalábbis az itt vizsgált éghajlati tartományon belül.

Összefoglalva, kivételesen széles földrajzi skálán gyűjtött utódgondozási adatok felhasználásával kimutattuk, hogy a kottlás alatti együttműködés szignifikánsan összefügg a környezeti hőmérséklet átlagával és ingadozásával. Ezek az eredmények összhangban vannak az elméleti modellekkel, amelyek azt prediktálják, hogy a környezeti hőmérséklet változásai, valamint annak prediktálható és sztochasztikus ingadozásai befolyásolni fogják a napi gondozási mintázatokat (Bonsall és Klug, 2011; Klug és mtsai., 2012).

II. rész

Utóddezertálás a fiókanevelés során

9. fejezet

Szélsőségesen hímmeltolt felnőttkori ivararány*

9.1. Bevezetés

A szociális viselkedések vizsgálatának egyik alapvető megállapítása, hogy a nőtények inkább az utódokról gondoskodnak, míg a hímek inkább a párzásra koncentrálnak (Bateman, 1948; Clutton-Brock, 1991; Trivers, 1972). A nemi szerepek („sex roles”) eredetét először az anizogámiához és a szülői befektetéshez kötötték: a nőtények nagy ivarsejteket termelnek, míg a hímek általában sok, kicsi ivarsejtet, és ez a kezdeti különbség a szülői befektetésben okozza nőtények felé eltolt kelés vagy születés utáni gondozást (Alcock, 2009). A későbbi empirikus és elméleti tanulmányok azonban azt sugallták, hogy ez a magyarázat nem teljesen kielégítő. Egyrészt a nemi szerepek szezonálisan változhatnak az operatív ivararánytól (OSR, a hímek aránya a szexuálisan aktív, azaz párzásra kész egyedek között) függően (Forsgren és mtsai., 2004; Kvarnemo és Ahnesjo, 1996), és függhetnek az erőforrások elérhetőségétől is (Gwynne, 2008). Másrészt a szülői befektetés gyakran válasz a párzási viselkedésre, nem pedig okozója annak, ezért a párzásokért folyó kompetíció és a szülői befektetés között feltételezett egyirányú kapcsolat helyett evolúciós visszacsatolások várhatók (Alonzo, 2010; Székely és mtsai., 2000).

A későbbi elméleti modellek azt javasolják, hogy az utódgondozás válasz az eltolt felnőttkori ivararányra (ASR, a hímek aránya az adultak között, Andersson, 2004; Jennions és Kokko, 2010; Kokko és Jennions, 2008; McNamara és mtsai., 2000). A modellek azt prediktálják, hogy a nőtények felé eltolt ASR-nál a hímgondozás mértékének alacsonynak kell lennie, míg a hímek felé eltolt ASR-nál ennek az ellenkezője várható. Az ASR-t azonban köztudottan nehéz becsülni természetes populációkban, kivéve a kis elszigetelt populációkat, ahol minden egyed egyedileg jelölhető. A nemek eltérőek lehetnek a fel-tűnőségükben, napi aktivitásukban és élőhely-preferenciájukban, és ezek a különbségek a nemek eltérő észlelhetőségéhez vagy befogási sikeréhez vezethetnek (Domenech és Senar, 1998; Newson és mtsai., 2005). E korlátok miatt az ASR-ra vonatkozó megbízható becslések ritkák (Donald, 2007; de lásd Chapron és mtsai., 2009; Veran és Beissinger, 2009).

Az ASR szülői szerepekre gyakorolt hatásának tesztelése különösen érdekes azoknál a taxonoknál, ahol a nemi szerepek evolúciósan fordítottak: számos rovarban, halban és madárban a hímek gondoskodnak az utódokról, míg a nőtények versengenek a hímekért. A nemi szerepek felcserélődése azonban nem mindig teljes, és dinamikusan függhet a szaporodási időszakon belüli időzítéstől és az ökológiai változóktól (Clutton-Brock, 1991; Forsgren és mtsai., 2004; Gwynne, 2008). Annak magyarázatát, hogy egyes organizmusok miért térnek el a hagyományos nemi szerepektől, és miért mutatnak hímmeltolt gondozást, gyakran az evolúcióbiológia egyik fontos, még megoldatlan kérdésének tekintik (Alcock, 2009; Clutton-Brock, 1991).

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

A partimadarak (lilék, szalonkák és rokonaik) változatos utódgondozó szerepekkel rendelkeznek, és a hímgondozás és a tojópoligámia legismertebb példáit szolgáltatják a madarak körében. Így a partimadarakat gyakran használják a nemi szerepek evolúciójának illusztrálására (Andersson, 2005; Clutton-Brock, 2007; Darwin, 1871; Emlen és Oring, 1977).

Itt demográfiai modellezéssel teszteljük az elméleti modellek predikcióját a dinamikus utódgondozó és párzási rendszerrel rendelkező széki lilénél, ami gyakori tojópoligámiát mutat. Specifikusan azt vizsgáljuk, hogy az ASR hímek felé eltolt-e egy olyan populációban, ahol a hímek több fiókagondozást nyújtanak, mint a tojók (Kosztolányi és mtsai., 2006).

9.2. Módszerek

9.2.1. Terepmunka

A terepmunkát a dél-törökországi Tuzla-tónál (lásd a 3.3.1. szakaszt) végeztük a költési aktivitások csúcsidezőszakában április közepétől július elejéig 1996-tól 1999-ig és 2004-ben. A fiókák nemét molekulárisan ($n = 579$) vagy kifejlett korukban tollazatuk alapján ($n = 16$) határoztuk meg. A terepi módszerek további részleteiről lásd a 3.3.1. szakaszt.

9.2.2. Demográfiai modellezés

Röviden összefoglalva, a modellben először a terepi adatokból becsült kirepüléskori fióka-ivararány (FSR) alapján állítottuk fel fióka kohorszokat. Ezután követtük ezeknek a kohorszoknak a sorsát a Sandercock és mtsai. (2005) túlélésbecsléseit használva. Majd az adult hímek és tojók kapott koreloszlásából számítottuk az ASR-t (9.1. ábra).

Részletesen, az FSR becsüléséhez először becsültük a fészekalj kirepüléskori ivararányát (BSR). A fészekalj ivararánya változott a szezon során és a fiókák korával (Székely és mtsai., 2004): a korai fészekaljban és az idősebb fiókák között több volt a hím. Ezért egy binomiális általánosított lineáris modellt (GLM) használtunk, hogy becsüljük a kelési dátum és a fióka kor hatását a hím fiókák arányára (π):

$$\ln(\pi/(1 - \pi)) = \text{tengelymetszet} + b_1 \times \text{kelési dátum} + b_2 \times \text{fióka kor}, \quad (9.1)$$

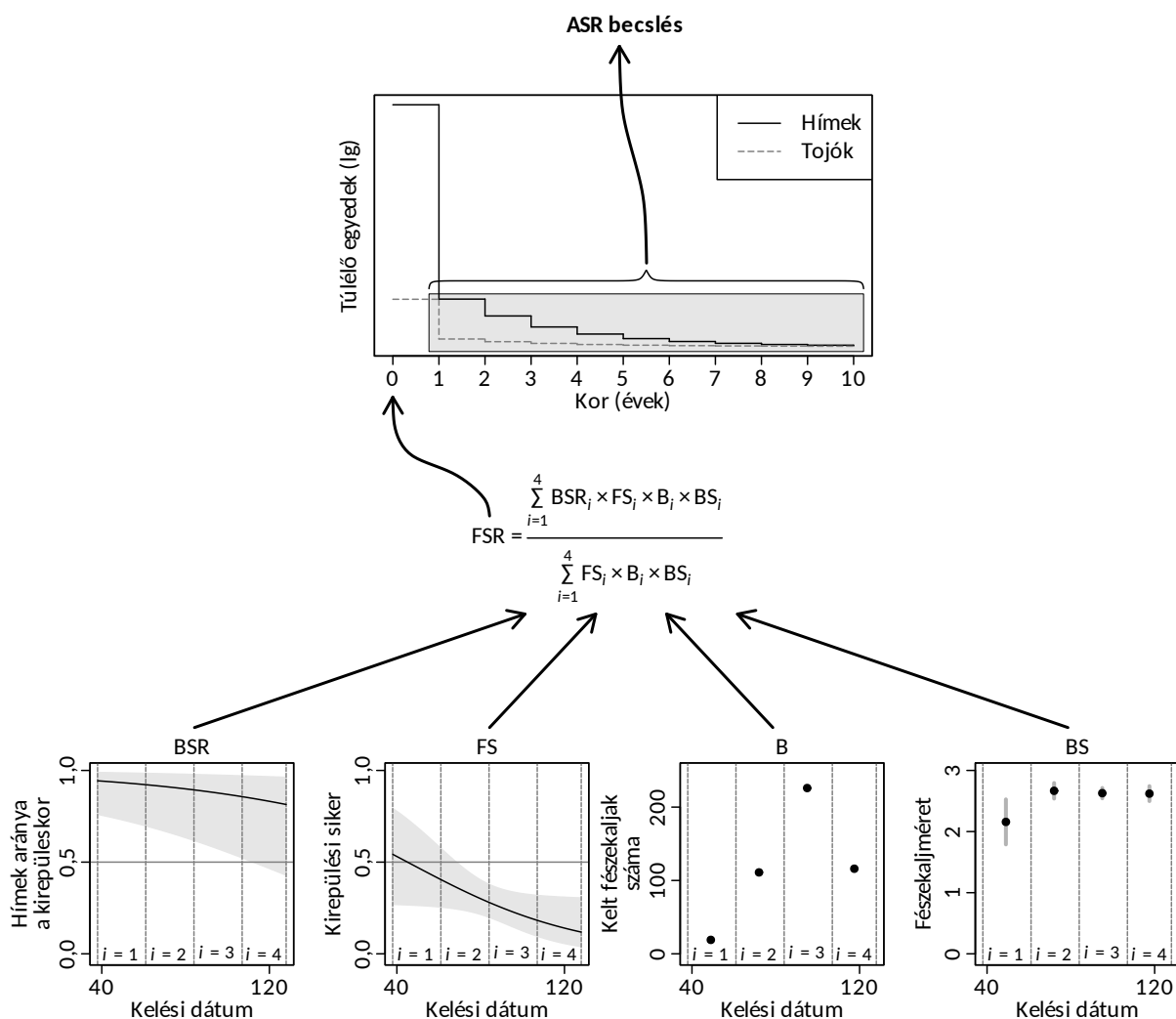
ahol tengelymetszet = 1.117, $b_1 = -0.015$, $p(b_1) = 0.005$, és $b_2 = 0.090$, $p(b_2) = 0.010$ ($n = 241$ fészekalj, az évenkénti mintaszámokat lásd a 9.1. táblázatban).

A későbbi fészekalj fiókái kisebb valószínűséggel éltek meg a kirepülés korát, ezért a kirepülési sikert (p) a szezon során egy binomiális GLM-mel prediktáltuk:

$$\ln(p/(1 - p)) = \text{tengelymetszet} + b_3 \times \text{kelési dátum}, \quad (9.2)$$

ahol tengelymetszet = 1.091, $b_3 = -0.024$, $p(b_3) = 0.050$ ($n = 100$ fészekalj).

Mivel mind az ivararányt, mind a kirepülési sikert befolyásolta a kelési dátum, ezért a költési időszakot (azaz az első és az utolsó fészekalj kelési dátuma között eltelt 90 napot) négy, nagyjából egyenlő, 22 vagy 23 napos időszakra osztottuk, és a fészekalj kirepüléskori ivararányát (BSR, 25 napos fiókakornál) és a kirepülési sikert (FS) külön-külön becsültük minden periódus közepén a (9.1) és (9.2) egyenletek segítségével. Továbbá, az egyes időszakokban kikelt fészekalj számát (B) és az átlagos fészekaljméretet (BS) minden időszakra külön-külön becsültük $n = 472$ kelt fészekalj adatából.



91. ábra: A széki lile felnőttkori ivararányának (ASR) becslésére használt demográfiai modell sematikus ábrája (FSR: kirepüléskori ivararány). A BSR, FS és BS paneleken a szürke árnyékolt területek, illetve a szürke vonalak a 95%-os konfidenciaintervallumot jelölik.

91. táblázat: A felnőttkori ivararány (ASR) demográfiai modelljéhez használt mintaszámok (fészkekajlék vagy fiókák száma).

	Év				
	1996	1997	1998	1999	2004
Kirepüléskori ivararány (fészkekajlék száma, fiókák száma)	10, 10	29, 45	84, 235	106, 281	12, 24
Kirepülési siker (fészkekajlék száma)	14	59	14	13	0
Kelt fészkek (fészkekajlék száma)	94	124	98	112	44

A kirepült hím fiókák átlagos arányát egy fészekaljban a költési időszak során a következőképpen számítottuk ki:

$$\text{FSR} = \frac{\sum_{i=1}^4 \text{BSR}_i \times \text{FS}_i \times \text{B}_i \times \text{BS}_i}{\sum_{i=1}^4 \text{FS}_i \times \text{B}_i \times \text{BS}_i}, \quad (9.3)$$

ahol i az időszakot jelöli. Azaz a kirepült hímek arányát egy adott időszakban (BSR_i) súlyoztuk az adott időszakban kirepült fiókák számával ($\text{FS}_i \times \text{B}_i \times \text{BS}_i$), és az összes időszakra átlagoltuk.

Az FSR-t 10^5 -szer számoltuk ki, és minden számítás során a BSR_i -t és az FS_i -t véletlenszerűen választottuk egy normál eloszlásból, amelynek átlagát és szórását minden i időszak közepén statisztikailag becsültük a (9.1) és (9.2) egyenletekből származó prediktált értékek felhasználásával. A BS_i -t véletlenszerűen választottuk egy normál eloszlásból az adott időszakra becsült átlaggal és szórással. Az így kapott FSR-ok eloszlásából a 0,5, 0,025 és 0,975 kvantiliseket vettük az FSR várható értékének, illetve alsó és felső 95%-os konfidenciahatárának.

Sem a kirepült fiókák elsőéves túlélése, sem az adult egyedek éves túlélése nem különbözik a hímek és tojók között (Sandercock és mtsai., 2005): a hím és tojó juvenilis egyedek látszólagos éves túlélése életük első évéig $\phi_j = 0,15 \pm 0,01$ (átlag \pm SE), az adult hímek esetében a látszólagos éves túlélés $\phi_m = 0,63 \pm 0,01$, míg az adult tojók esetében $\phi_f = 0,64 \pm 0,01$. Az FSR-bebecslések és ezen túlélésbecslések felhasználásával kiszámítottuk a tíz éves korig túlélő hímek és tojók számát. A túlélőket tíz évig követtük, mivel a fenti túlélésbecslések alapján a kirepült egyedek 99,7%-a várhatóan tíz éves kora előtt elpusztul, így az ezen a koron túl túlélő néhány egyed várhatóan nem befolyásolja a populáció ivararányát.

A k évet megélt adult hímek aránya:

$$\text{AM}_k = \text{FSR} \times \prod_{c=1}^k s_{m,c}, \quad (9.4)$$

ahol $s_{m,1}$ egy véletlen szám egy normál eloszlásból 0,15 átlaggal és 0,01 szórással, és $s_{m,c}$ $c = 2, 3, 4, \dots, 10$ esetén egy véletlen szám egy normál eloszlásból 0,63 átlaggal és 0,01 szórással. Azaz véletlenszerű mintát vettünk a ϕ_j (első év) és a ϕ_m (2... 10 évek) statisztikailag becsült eloszlásából (Sandercock és mtsai., 2005), és ezen túlélési értékek szorzatát használtuk a túlélő hímek arányának számításához.

Hasonlóképpen, a k évet megélt adult tojók aránya:

$$\text{AF}_k = (1 - \text{FSR}) \times \prod_{c=1}^k s_{f,c}. \quad (9.5)$$

Itt $s_{f,1}$ egy véletlen szám egy normál eloszlásból 0,15 átlaggal és 0,01 szórással, és $s_{f,c}$ $c > 1$ esetén egy véletlen szám egy normál eloszlásból 0,64 átlaggal és 0,01 szórással.

Az ASR kiszámításához az FSR 10 független becslését vettük, és a (9.4) és (9.5) egyenletekkel kiszámítottuk a túlélők számát $k = 1, 2, 3, \dots, 10$ évig. Azaz külön FSR becsléseket használtunk a túlélő hímek és tojók számának kiszámításához az egyes korkategóriákban. Ezután kiszámítottuk a felnőttkori ivararányt:

$$\text{ASR} = \frac{\sum_{k=1}^{10} \text{AM}_k}{\sum_{k=1}^{10} \text{AM}_k + \sum_{k=1}^{10} \text{AF}_k}. \quad (9.6)$$

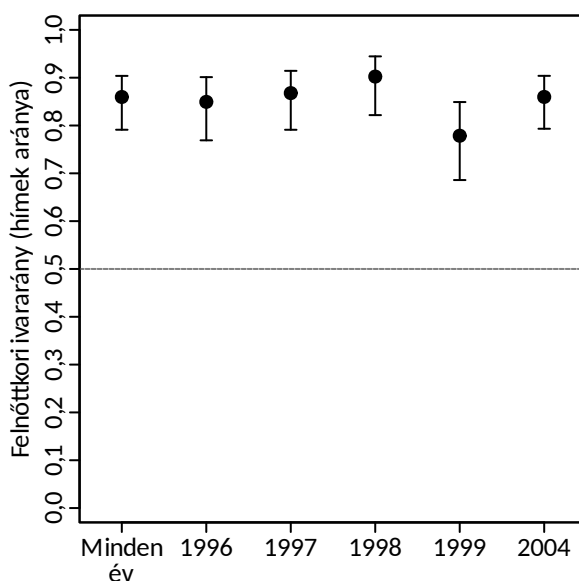
Az FSR 10^5 becslését felhasználva 10^4 független ASR becslést kaptunk, és az így kapott eloszlásból a várható értéket, az alsó és a felső konfidenciahatárt vettük (lásd fent).

9.2.3. Szenzitivitási elemzés

Hogy ellenőrizzük az évek közötti változatosság ASR-ra gyakorolt hatását, egy-egy évet kizártunk az adatokból és megismételtük a számításokat. Továbbá, hogy kontrolláljunk a terepmunka intenzitásának esetleges különbségeire az egyes időszakok között (pl. a költési időszak egyik időszakában több fészek-aljat figyeltünk meg, mint egy másikban), permutáltuk a periódusonkénti fészek-aljak számát, és minden lehetséges permutációra újraszámoltuk az ASR-t.

9.3. Eredmények

Modellünk erősen hímek felé eltolt ASR-t prediktált (0,860 az adult hímek aránya, 95%-os konfidenciaintervallum (KI): 0,791–0,904, 9.2. ábra). Az erősen hímek felé eltolt arány robusztus volt, mert konzisztens maradt mind (1) az egyes évek adatokból való kizárása után (9.2. ábra), mind (2) a költési szezon időszakonkénti fészek-aljszámának permutálása után (az ASR-ok tartománya: 0,853–0,895).



9.2. ábra: A széki lile felnőttkori ivararánya (ASR, a hímek aránya, átlag \pm 95%-os konfidenciahatár) öt év adatai alapján és egy adott év adatokból való kizárásával.

9.4. Diskusszió

Demográfiai modellünk erősen hímtolt ASR-t prediktált a széki lilénél: 6,1-szer (95%-os KI: 3,8–9,4-szer) több adult hím, mint tojó. Ez az eredmény robusztus: konzisztens az évek között és nem érzékeny az adatok újra-mintavételezésére. Ezen túlmenően, az eredmények összhangban vannak az ugyanebben a populációban kísérletesen becsült párosodási lehetőségekkel: a már párba állt lilék párjának és fészek-aljának eltávolítása után a tojók újrapárosodási valószínűsége 5-8-szor magasabb volt, mint a hímeké (Székely és mtsai., 1999). Ezenkívül a hímtolt ASR konzisztens az elméleti modellek predikcióival is (Kokko

és Jennions, 2008; McNamara és mtsai., 2000), mivel a széki lile hímek 96,4%-a nyújt utódgondozást a fiókák kirepüléséig vagy elpusztulásáig, míg a tojóknak csak 59,1%-a teszi ezt ($n = 110$ család, Kosztolányi és mtsai., 2006). Az utódaikat gondozó hímek és tojók nem állnak rendelkezésre új párba állásra és párzásra, így az újrapárosodási kísérletben (Székely és mtsai., 1999) becsült OSR-nak valamennyire konzervatívabbnak kell lennie, mint a tényleges ASR-nak (mivel több hím gondoz, mint tojó). Eredményünk ugyancsak összhangban van egy, az amerikai széki lilénél végzett vizsgálattal, amely egy 11 éves időszakon keresztül konzisztens hímtolt ASR-t mutatott ki (Stenzel és mtsai., 2011).

Eredményeink három okból is fontosak. Egyrészt megmutattuk, hogy az ASR hímtolt egy hímtolt utódgondozással rendelkező fajban. Ez az eredmény összhangban van a korábbi kísérletes és nem kísérletes vizsgálatainkkal (Székely és mtsai., 1999, 2004). Mivel a széki lile hímek és tojók hasonló utódgondozást tudnak nyújtani (Székely és Cuthill, 1999), úgy gondoljuk, hogy ennél a fajnál a nemi szerepek megfordulásának legvalószínűbb magyarázata a hímtolt ASR. Másrészt Jennions és Kokko (2010) úgy érvelnek, hogy a szaporodási rendszerek és a nemi szerepek evolúciójának a megértéséhez a kutatóknak túl kell haladniuk az ivarsejtekre való befektetés, a spermiumkompetíció és az apaság vizsgálatán, és a párzási és az utódgondozási viselkedéseket inkább egy dinamikus rendszernek kell tekinteniük, és vizsgálniuk kell ezek interakcióját a populáció ivararányával. Itt egy fontos lépést tettünk azzal, hogy először teszteltük Jennions és Kokko (2010) predikcióját egy erre rendkívül alkalmas modellszerkezetben, annak természetes élőhelyén. És az eredményeink alátámasztják az elméleti várakozást. Harmadrészt egy új módszert javasoltunk az ASR molekuláris ivarmeghatározáson és demográfiai modellezésen alapuló becslésére, amely elkerüli az egyedek leszámolásán alapuló hagyományos ASR becslések hiányosságait (Donald, 2007).

Itt egy nyitott populációt vizsgáltunk, és a lokálisan megfigyelt ivararányok változhatnak az ivarfüggő diszperzió következtében. Ha azonban az ivararányt metapopulációs szinten vesszük figyelembe, akkor a populációk közötti bevándorlás és kivándorlás várhatóan kiegyenlíti egymást (Dale, 2001). Ezzel az érveléssel összhangban a genetikai differenciálódás az eurázsiai széki lile populációk között, beleértve az ebben a tanulmányban szereplő populációt is, nem különbözött a hímek és a tojók között (Küpper és mtsai., 2009). Ezért nem valószínű, hogy a bevándorlás vagy a kivándorlás mértéke különbözne a nemek között, és így befolyásolná az eredményeinket.

Milyen módon jelenik meg a hímtöbblet a populációban? Ennek a kérdésnek a teljes megválaszolásához további vizsgálatokra van szükség, és itt csak azt jegyezzük meg, hogy a kirepüléskori ivararány már eleve a hímek felé eltol (FSR = 0,870, 95% KI: 0,715–0,945). Két, egymást nem kizáró magyarázatot javasolunk, amely hímtolt FSR-t eredményezhet. Először, a keléskori ivararány a költési időszak során a tojók felé tolódik el, és a szezon végén kelt fiókák kirepülési sikere kisebb (lásd a (9.1) és (9.2) egyenleteket). Másodsor, a tojó fiókák lassabban nőnek, mint a hím fiókák, így a tojó fiókák sebezhetőbbek lehetnek a ragadozókkal szemben (Kosztolányi A. és Székely T., nem publikált adatok).

Eredményeink összhangban vannak (Donald, 2007) vizsgálatával, amely általában hímtolt ASR-okról számolt be a vadon élő madarak populációiban ($n = 201$ vizsgálat). A széki lile becsült ASR értéke azonban elég extrém, mivel az ASR-ok eloszlásának felső 3%-ába esik. Mivel a lilékre jellemző hímek felé eltol gondozás nem gyakori a madarak körében, így az általában hímek felé eltol ASR várhatóan nem mindig prediktál eltolódást az utódgondozásban, és más életmenet és ökológiai jellegeket is figyelembe kell venni a kettő közötti kapcsolat vizsgálatakor (Kokko és Jennions, 2008). A spermiumkompetíció csökkenti a hímgondozás hasznait, és a hímek reproduktív sikerének varianciája általában nagyobb, mint a nőtények reproduktív sikerének varianciája (Bateman, 1948; Queller, 1997; Trivers, 1972). Ez azt je-

lenti, hogy általában nem várható, hogy a párba állt hímek gondozásra fordítsák az erőforrásaikat, mivel ezek a hímek egy kiválasztott csoportba tartoznak, így nagyobb hasznot húzhatnak a további párzásokból, mint az utódgondozásból (Jennions és Kokko, 2010).

Összefoglalva, egy demográfiai modell segítségével teszteltük az elméleti modellek egyik predikcióját egy poliandriás partimadárnál. A hím és tojó fiókák kohorszainak modellezésével és túlélésbecslések felhasználásával modellünk tartósan hímtolt ASR-t prediktált, és ez az eltolódás már a fiókák kirepülése előtt megjelent. A demográfiai modellezés és a természetben a párbaállási lehetőségek kísérletes becslésének a kombinációja egy kiváló megközelítés lehet az ivararányok, a párzási rendszerek és az utódgondozási mintázatok összetett dinamikájának megértéséhez.

10. fejezet

Az élőhelyváltás funkciója a fiókanevelés alatt*

10.1. Bevezetés

A környezet ritkán állandó egy szaporodási időszak alatt, és az ökológiai feltételek gyökeresen megváltozhatnak az utódok születése és önállóvá válása között. A fészeklakó fajok esetében (hacsak az utódok nem hordozhatók) a szülők csak a táplálékkeresés helyének és/vagy intenzitásának megváltoztatásával tudják védeni utódaikat a környezet ingadozásaitól. Azonban a fészekhagyó fajoknál, ahol az utódok röviddel a születés után már mobilisak, a szülőknek lehetőségük van különböző élőhelyekre vezetni az utódokat, amíg azok el nem érik a teljes függetlenségüket. Például sok fészekhagyó partimadárnál és vízimadárnál a szülő(k) elvezeti(k) a pelyhes fiókái(ka)t a fészekből oda, ahol a fiókák táplálkoznak, növekednek és végül kirepülnek (Sedinger, 1992; Walters, 1984).

Az utódok többféle haszonra tehetnek szert az élőhelyek közötti mozgással. Egyrészt jobban megvédhetők lehetnek a ragadozóktól. Például a sűrű növényzetű élőhelyeken élő patások és kengurualkatúak az utódaikat a növényzetben rejtik el, míg a nyílt élőhelyeken élő fajoknál az utódok az anyjukat követik, feltehetően azért, mert a nyílt helyen elrejtőzni próbáló utódoknak alacsony esélyük lenne a túlélésre (Fisher és mtsai., 2002). Másrészt a szülők azért válhatnak élőhelyet, hogy elkerüljék a kompetíciót a fajtársaikkal, vagy a fajtársaik általi utódgyilkosságot (Laing és Raveling, 1993). Például a mobilisabb utódokkal rendelkező emlősöknél kisebb a nőtények által elkövetett csecsemőgyilkosság veszélye, ezért nem védnek területet (például mezei nyúl *Lepus europaeus*, tengeri vidra *Enhydra lutra*, *Hystricognathi* rágcsálók), míg a fészeklakó utódokkal rendelkező fajok (például üregi nyúl *Oryctolagus cuniculus*, európai vidra *Lutra lutra*, *Sciurognathi* rágcsálók) területet védnek (Wolff és Peterson, 1998). Harmadrészt a szülők az utódaikat jobb erőforrásokat kínáló élőhelyekre vihetik (Diesel és mtsai., 1995; Hagen és mtsai., 2005; Johansson és Blomqvist, 1996; Pearce-Higgins és Yalden, 2004). Például a kenti csérek (*Sterna sandvicensis*) elvezetik fiókáikat a fészektől, hogy csökkentsék a dankasirályok (*Larus ridibundus*) általi táplálékrablását, és ez a stratégia gyorsítja fiókáik növekedését (Stienen és Brenninkmeijer, 1999).

Az élőhelyváltás előnyei azonban trade-offban lehetnek a költségeivel. Egyrészt a szülőt követő utódokkal rendelkező patásoknál és kengurualkatúaknál az elválasztás később történik meg, mint a rejtőzködő utódokkal rendelkező fajoknál, feltehetően azért, mert a fiatalok az anyatejből nyert energiát mozgásra, nem pedig növekedésre fordítják (Fisher és mtsai., 2002). Másrészt a fiókák mortalitása megnövekedhet az élőhelyváltások alatt a magasabb predáció vagy az éhezés kockázata miatt (Blomqvist és Johansson, 1995). A fészekhagyó fiókák jelentős mennyiségű energiát használnak fel a hőszabályozáshoz és a mozgáshoz, és energia-egyensúlyukat szűk határokon belül kell tartaniuk a növekedéshez és a túléléshez (Schekkerman és Visser, 2001). Így ha a család mozgása alatt csökken a táplálékfelvétel, az negatív energiamérlegbe so-

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

dorhatja a fiókákat. Harmadrészt a fiókanevelő élőhely egyik szempontból előnyös lehet, míg egy másik szempontból költséges. Például a bőséges táplálékkal rendelkező élőhelyek magas predációs kockázattal járhatnak (Houston és mtsai., 1993).

Az ökológiai korlátokat gyakran hozzák fel a szaporodási rendszerek sokféleségének magyarázatára (Reynolds, 1996). Az egyszülős utódgondozás és a poligámia kialakulását elősegítő egyik fő javasolt tényező a magas táplálékellátottság (Andersson, 2005; Davies, 1991): ha bőségesek az erőforrások, egy egyedülálló szülő is képes lehet gondoskodni az utódokról, így a másik szülő dezertálhat és újrapirosodhat. Egy korábbi vizsgálatunkban kimutattuk, hogy a széki lilék Dél-Törökországban két élőhelyen nevelik a fiókáikat (Kosztolányi és mtsai., 2006): a tóparton és a szikesen, és a családok mozognak e két élőhelytípus között. A legtöbb fióka a szikesen kel ki, de a költési időszak előrehaladtával egyre több időt töltenek a családok a tóparton. Családok mozgása összhangban van a két élőhelyen elérhető táplálék-mennyiség változásával: a szezon előrehaladtával a parton nő, míg a szikesen csökken a szülők és fiókáik táplálékfelvételi rátája. Mivel a családok a part felé mozognak, a parton nő a családok denzitása, ami több territoriális harcot eredményez a szomszédos lilecsaládok között. És ez hozzájárulhat ahhoz, hogy a fiókákat a parton nevelő családokban a tojók később dezertálnak, mert valószínűleg mindkét szülőre szükség van a fiókák védelmezésére. Ez egy érdekes eredmény, mivel a magas táplálékellátottság a széki lilénél több, és nem kevesebb kétszülős gondozáshoz vezetett, ami nincs összhangban a táplálék és az utódgondozás közötti kapcsolat eredetileg javasolt magyarázatával (Andersson, 2005; Davies, 1991; Erckmann, 1983). Továbbá a tojó széki liléknek előnyös lehet a dezertálás (lásd a 11. fejezetet), így felmerül a kérdés, hogy miért éri meg a fiókákat a partra vezetni és továbbgondozni a korai dezertálás és új költésbe kezdés helyett.

A Kosztolányi és mtsai. (2006) eredményei kapcsán két hipotézist teszteltünk. Először, mivel több táplálék áll rendelkezésre a parton, mint a szikesen, azt prediktáltuk, hogy a fiókák gyorsabban fognak növekedni a tóparton és magasabb lesz a túlélésük, mivel alacsonyabb az éhezés kockázata. A jobb táplálékellátottságnak a fiókák túlélésére gyakorolt hatását azonban ellensúlyozhatja a predáció és/vagy az utódgyilkosság. A fiókák a parton a nyílt területen táplálkoznak, így jobban ki lehetnek téve a ragadozóknak, mint a szikesen, ahol elbújhatnak a növényzetben. Továbbá a parton a nagyobb egyedsűrűség miatt a szomszédos családok közötti intenzív kompetíció a fiókák túlélésének csökkenéséhez vezethet, mivel nagyobb az esélye, hogy a szomszédos családok szülői megölik a fiókákat (Székely és Cuthill, 1999). Másodszer, annak ellenére, hogy több élelem áll rendelkezésre a parton, vannak olyan családok, amelyek idejük nagy részét mégis a szikesen töltik. Ez arra utalhat, hogy egyes szülők nem tudják a fiókáikat a több erőforrást biztosító élőhelyre vezetni, így azt prediktáltuk, hogy minőségbeli különbségek vannak a szülők között annak megfelelően, hogy hol nevelik fiókáikat.

10.2. Módszerek

10.2.1. Terepi módszerek

A terepmunkát a dél-törökországi Tuzla-tónál (lásd a 3.3.1. szakaszt) végeztük 1996 és 1999 között. Összesen 144 családot vizsgáltunk ($n = 38, 24, 47, 35$ család a 4 év alatt). A széki lilék a tó északi partján (a továbbiakban „part”) és a tó északi oldalán lévő 50-800 m széles szikes gyepsávon (a továbbiakban „szikes”) nevelték a fiókáikat. A vizsgálati területet két területre osztottuk: 1. terület (152 ha, Tuzla településhez közelebbi, zavartabb) és 2. terület (51 ha, Tuzla településtől távolabbi, természetesebb). Mindkét terület mindkét típusú élőhelyet tartalmazta.

10.2.2. Statisztikai elemzések

A családokat tekintettük az elemzés egységeként. Mivel családonként több megfigyelésünk volt, így a pszeudoreplikáció elkerülése érdekében minden családnál a rekordok átlagát vettük. A hiányzó adatok miatt a mintaszámok eltérőek lehetnek az egyes elemzéseknél. A fiókanevelő élőhelyet úgy definiáltuk mint az egyes családok parton töltött idő arányát a családvisszalátások (lásd a 3.3.1. szakaszt) során. Szemléltetés céljából (pl. 10.1. ábra) a fiókanevelő élőhelyet bizonyos esetekben bináris változóként kódoltuk: azon családokat, amelyeknél a parton töltött idő $<0,5$ volt a szikeshez, míg azon családokat, amelyeknél a parton töltött idő $\geq 0,5$ volt a parthoz soroltuk. A kelési dátumot a március 1-je óta eltelt napok számaként számoltuk. Ha egy szülőt többször is lemértünk egy költési időszakban, akkor ezeknek a méréseknek az átlagát vettük. A szülők életkorát a minimális életkor (években) alapján számítottuk: például 1997-ben a minimális életkora egy olyan egyednek, amelyet 1996-ban költő egyedként fogtunk be 2 év volt.

A fiókák növekedését növekedési görbék meredekségével becsültük (Székely és Cuthill, 1999): a testtömeg változását ($g \times nap^{-1}$) a testtömegnek (g) a fiókakorral (napok) vett lineáris regressziójának meredekségeként számítottuk ki, míg a tarsus növekedési ütemét ($mm \times nap^{-1}$) a jobb oldali tarsushossznak (mm) a fiókakorral (napok) vett lineáris regressziójának meredekségeként számítottuk ki. Minden családhoz külön regressziós egyenest illesztettünk a testtömegre és a tarsusra. A tarsus növekedése megközelítőleg lineáris volt a 25 napos kor előtt, míg a testtömeg esetében az alacsony számú visszafogás kizárta az összetettebb növekedési modellek (pl. Ricklefs, 1967) alkalmazhatóságának lehetőségét.

Az élőhelyválasztás és a költési időszak hatását a fiókák testtömeg változására és tarsus növekedésére általános lineáris modellekkel (GLM) vizsgáltuk. Mivel a fiókák növekedése négyzetes összefüggésben van a kelés időpontjával (Székely és Cuthill, 1999), a kelési dátumot ortogonális másodrendű polinomként vettük be a fiókák növekedésének modelljeibe. A fiókák növekedése területenként eltérő lehet (lásd Székely és Cuthill, 1999), ezért a terület mint faktor szerepelt a modellekben. Az összes másodrendű interakciót belevettük a kezdeti modellekbe, és a nem szignifikáns interakciós tagokat egyesével eltávolítottuk. A fiókák növekedése évenként eltérő lehet, azonban a kelési dátumra és területre való kontrollálás után az év nem befolyásolta a növekedési ütemet (ezeket az eredményeket itt nem mutatom be), így az év bevétele a GLM-ekbe nem változtatna a megállapításainkon.

A fiókák túlélését egy maximum likelihood módszerrel becsültük (Noszály és mtsai., 1995; Székely és Cuthill, 1999). A túlélésbecslés értéke 0 (minden fióka elpusztult 3 napos kora előtt) és 1 (minden fióka túlélte 25 napos koráig) közötti érték lehet. A fiókák túlélésének eloszlása ferde volt, ezért Spearman-féle rangkorrelációkat és parciális rangkorrelációkat használtunk a változó elemzéséhez (Daniel, 1990). A túlélés és a fiókanevelő élőhely közötti korreláció hasonló volt a 4 év alatt (Spearman-féle rangkorrelációk 1996–1999: $r_s = 0,308-0,560$, $p = 0,006-0,072$; ezért a fészekaljak túlélésének elemzése során az évhatásokat nem vettük figyelembe.

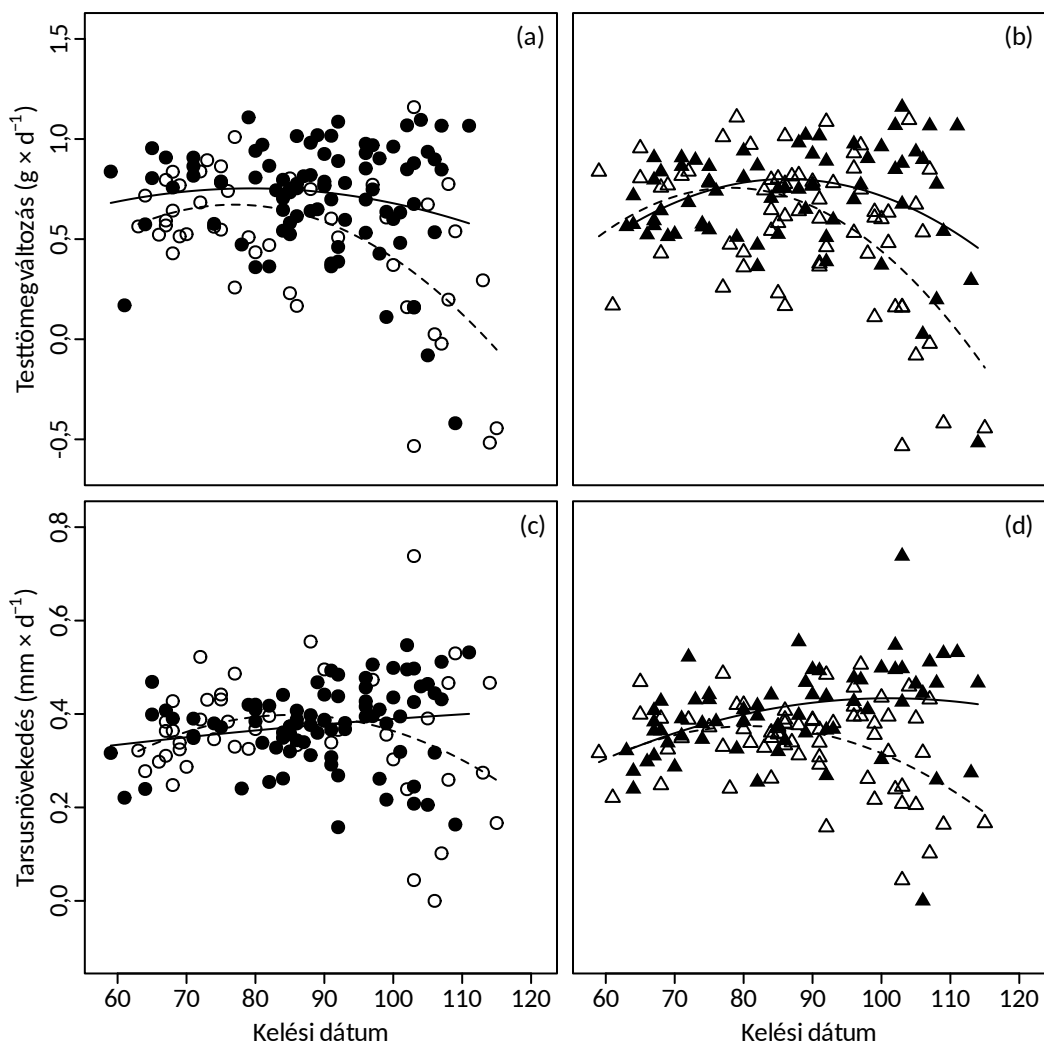
A vizsgálat során számos kísérletes manipulációt végeztünk (pl. Székely és Cuthill, 1999, 2000), és ezek a manipulációk potenciálisan befolyásolhatják az itt bemutatott eredményeinket. Azonban a kísérletes manipulációk egyike sem befolyásolta a fiókák növekedési rátáját (varianciaanalízisek, 1996–1999, testtömeg: $p = 0,211-0,547$; tarsushossz: $p = 0,140-0,875$), a fiókák túlélését (Kruskal-Wallis tesztek, 1996–1999: $p = 0,122-0,948$), vagy a családok élőhelyhasználatát (varianciaanalízisek, 1996–1999: $p = 0,079-0,792$) az itt felhasznált adatsorban, ezért a manipulációkat nem vettük figyelembe az elemzések során.

A szülők minőségnek (testtömeg, testméret és életkor) az élőhelyválasztásra gyakorolt hatását úgy vizsgáltuk, hogy mind a hím, mind a tojó szülőt belevettük ugyanabba a GLM-be. Azokban a családok-

ban, ahol az egyik szülő dezertált ($12,1 \pm 1,00$ napos fiókakornál, átlag \pm SE, $n = 49$), a dezertálás utáni családvisszalátási rekordokat kizártuk az elemzésekből. Az élőhelyválasztás függhet a költési időszakon belüli időponttól (Kosztolányi és mtsai., 2006), így a szülői minőség modellekbe a megfigyelés dátumát is belevettük. A másodfokú interakciók egyike sem volt szignifikáns, így ezeket kivettük a GLM-ekből. Az élőhelyválasztás nem különbözött az évek között ($F_{3,106} = 0,952$, $p = 0,418$); ezért az év nem szerepelt ezekben az elemzésekben. A GLM-ekben III-as típusú négyzetösszegeket használtunk, és kétoldali valószínűségeket adtunk meg.

10.3. Eredmények

10.3.1. Fiókák fejlődése



10.1. ábra: A széki lile fiókák növekedése a kelési dátumhoz viszonyítva a két fiókanevelő élőhelyen (a, c; szikes: fehér pontok és szaggatott vonal; part: fekete pontok és folytonos vonal) és a két fiókanevelő területen (b, d; 1. terület: fehér háromszögek és szaggatott vonal; 2. terület: fekete háromszögek és folytonos vonal). Megjegyzés: a parton töltött idő folytonos változó volt az elemzésekben, azonban szemléltetés céljából bináris változóvá alakítottuk (lásd a 10.2. szakaszt).

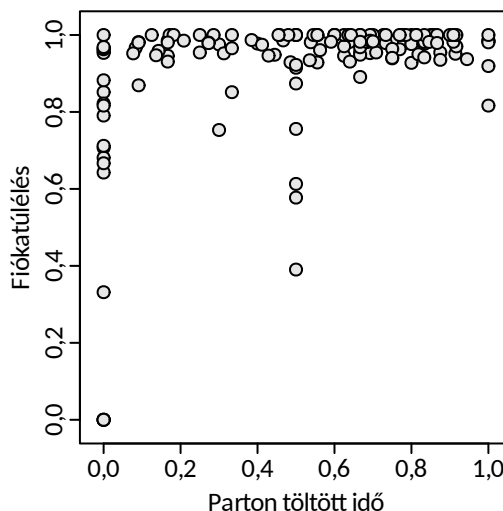
10.1. táblázat: A széki lile fiókák növekedési üteme a parton eltöltött idő, a kelési dátum és a terület függvényében (hiba df, testtömegváltozás: 120; tarsusnövekedés: 119)

	df	Testtömegváltozás (g × d ⁻¹)		Tarsusnövekedés (mm × d ⁻¹)	
		F	p	F	p
Parton töltött idő	1	26,974	<0,001	5,395	0,022
Kelési dátum (négyzetes tag)	2	18,748	<0,001	5,564	0,005
Terület	1	14,244	<0,001	20,978	<0,001
Parton töltött idő × kelési dátum	2	6,714	0,002	4,412	0,014
Kelési dátum × terület	2	3,615	0,030	5,423	0,006

Mind a fiókák testtömegének változását, mind a tarsus növekedését egyaránt befolyásolta a parton töltött idő és a kelési dátum (10.1. táblázat). Azokban a családokban, amelyek több időt töltöttek a parton, a testtömeg gyorsabban nőtt, mint azokban a családokban amelyek a szikesen voltak, és az élőhelyek közötti különbség nagyobb volt a költési időszak vége felé (10.1a. ábra). A tarsus növekedése a parton növekedő tendenciát mutatott a költési időszak alatt, míg a szikesen csökkent a költési időszak vége felé (10.1c. ábra). A növekedési ráták hasonlóak voltak a két területen a költési időszak elején, majd az 1. területen gyorsabban csökkenő tendenciát mutattak, mint a 2. területen (10.1b. és 10.1d. ábra).

10.3.2. Fiókák túlélése

A fiókák túlélése a parton töltött idővel nőtt (10.2. ábra, Spearman-féle rangkorreláció, $r_s = 0,362$, $n = 143$, $p < 0,001$). A kapcsolat erőssége nőtt, miután kontrolláltunk a kelési dátumra és a területre parciális rangkorrelációjával (parton töltött idő: $r_s = 0,426$, $n = 143$, $p < 0,001$; kelési dátum: $r_s = -0,269$, $p = 0,001$; terület: $r_s = 0,331$, $p < 0,001$).



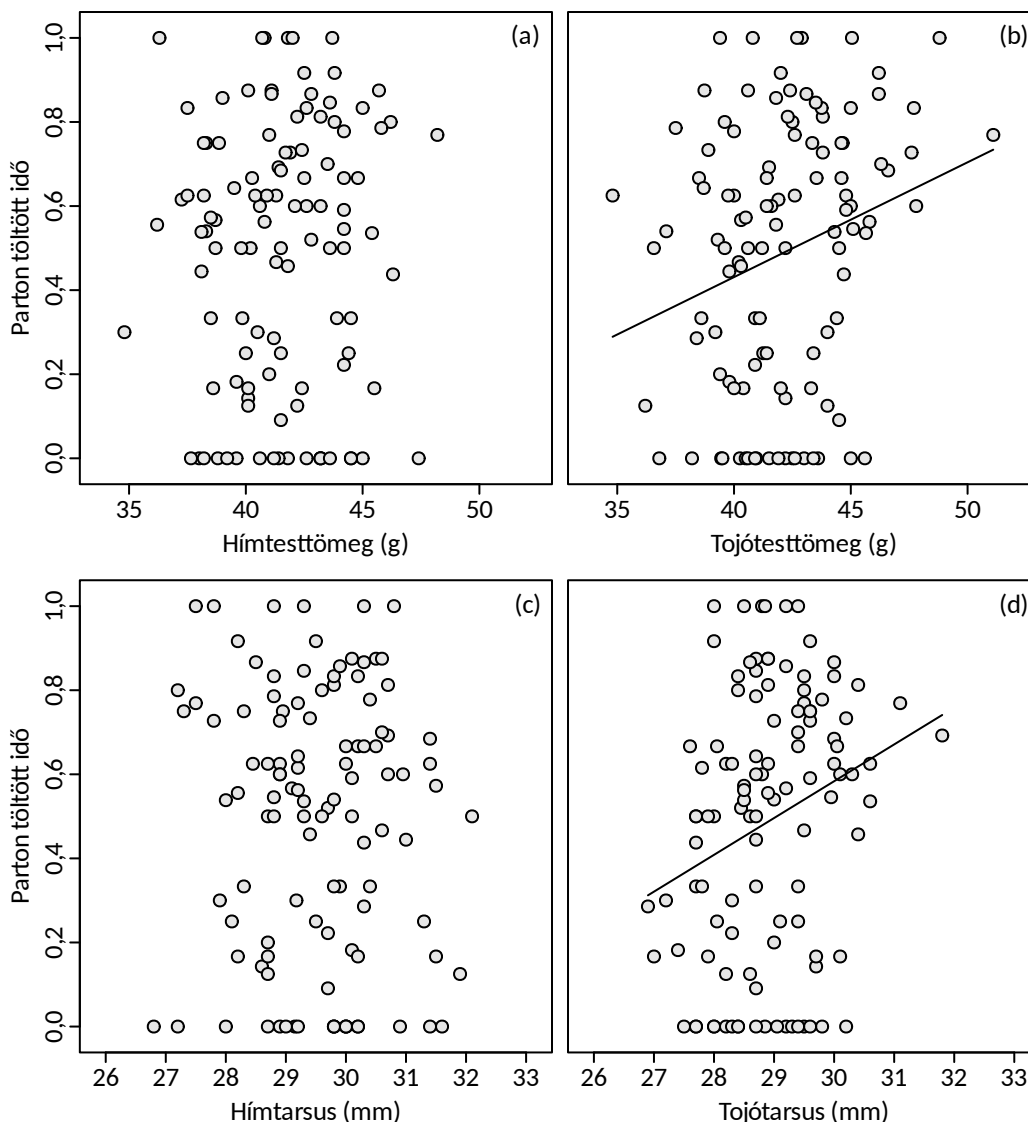
10.2. ábra: A széki lile fiókák túlélése a fiókanevelő élőhelyhez (parton töltött idő) viszonyítva. A statisztikai részleteket lásd a szövegben.

10.3.3. Szülői minőség

A nagyobb testtömegű tojók által gondozott családok több időt töltöttek a parton, mint a kisebb tömegűek által neveltek (10.3b. ábra, GLM, $F_{1,106} = 6,483, p = 0,012$), míg a hímek testtömege nem befolyásolta a család parton töltött idejét (10.3a. ábra, $F_{1,106} = 0,079, p = 0,779$; megfigyelés dátuma: $F_{1,106} = 14,213, p < 0,001$).

Hasonlóképpen, a nagy (azaz hosszabb tarsusszal rendelkező) tojók által gondozott családok több időt töltöttek a parton, mint a kisebbek által neveltek (10.3d. ábra, GLM, $F_{1,106} = 7,521, p = 0,007$), miközben hímek testmérete és a fiókanevelő élőhely között nem volt kapcsolat (10.3c. ábra, $F_{1,106} = 0,001, p = 0,982$; megfigyelés dátuma: $F_{1,106} = 14,086, p < 0,001$).

Végül a szülők életkora nem függött össze az élőhelyhasználattal (GLM, hím életkor: $F_{1,106} = 0,323, p = 0,571$; tojó életkor: $F_{1,106} = 0,192, p = 0,663$; megfigyelés dátuma: $F_{1,106} = 13,254, p < 0,001$).



10.3. ábra: A fiókanevelő élőhely a hím (a, c) és tojó (b, d) szülő testtömegéhez és tarsushosszához viszonyítva (lineáris regressziók, hímtesttömeg: $b = 0,005 \pm 0,012$ SE, $n = 110, p = 0,678$; tojótesttömeg: $b = 0,027 \pm 0,010$ SE, $n = 110, p = 0,010$; hím-tarsus: $b = -0,017 \pm 0,028$ SE, $n = 110, p = 0,528$; tojó-tarsus: $b = 0,088 \pm 0,033$ SE, $n = 110, p = 0,009$). A GLM-eket lásd a szövegben.

10.4. Diszkusszió

Mind a fiókák fejlődése, mind a túlélése összefüggött a fiókanevelő élőhellyel a széki lilénél. A predikciónak megfelelően a fiókák gyorsabban növekedtek a parton, és a fiókák túlélése is magasabb volt. Így a fiókák tópartra vezetésével a szülők növelhetik szaporodási sikerüket. Ez a viselkedés azonban kockázatos, mivel fiókáikat a fészektől a tó felé vezetve más családok szülei megtámadhatják és megölhetik a fiókákat (Székely és Cuthill, 1999).

A lilefiókák jobban túlélhetnek a parton, mivel ott kisebb az éhezés valószínűsége. A fészekhagyó fiókák hőszabályozó képessége a testtömeg növekedésével nő (Visser és Ricklefs, 1993a), ezért a jól táplált fiókák nagyobb valószínűséggel tudnak megbirkózni a szélsőséges környezeti hőmérsékletekkel és tudják elkerülni a ragadozók támadásait. Eredményeinkkel összhangban a rövidcsőrű lile (*Charadrius melodus*) fiókái gyorsabban nőnek és jobban túlélnek olyan élőhelyeken, ahol jobb a táplálékellátottság (Loevinger és Fraser, 1995). Továbbá a tóparton jobb lehet a szülők ragadozóészlelő képessége is, mivel ott ritkább a növényzet, így a szülők korábban tudják figyelmeztetni a fiókáikat az esetleges veszélyekre. Ez utóbbi érveléssel összhangban a nyílt helyen kotló széki lilék korábban reagálnak a közeledő ragadozókra, mint a rejtett helyen fészkelők (Amat és Masero, 2004b).

Eredményeink összhangban vannak azzal az elképzeléssel, hogy a tojó szülők mérete és testtömege befolyásolja a családjaik mozgását. Így a nagyobb testű, feltehetően jobb kompetíciós képességű tojók a partra tudták vinni fiókáikat és meg tudták védeni azokat a szomszédos szülőktől (Kosztolányi és mtsai., 2006). További vizsgálatokra van szükség annak megállapítására, hogy a testméret és a testtömeg hogyan viszonyul a verekedési viselkedéshez és végső soron a kompetíciós képességhez. Itt csak azt jegyezzük meg, hogy a szülők jelentős időt fordítanak a verekedésre, különösen a parton (Kosztolányi és mtsai., 2006). Ezek a verekedések sokszor durvák, és együtt járnak az ellenfelekkel való dulakodással, és így valószínűleg a szülők mérete és tartalékai befolyásolják a verekedések kimenetelét.

Összefoglalva, a széki lilék növelhetik jelenlegi szaporodási sikerüket azzal, ha fiókáikat a tópartra vezetik. Azonban a szülők nem egyforma valószínűséggel mennek a partra, mivel a nagy tojók több időt töltenek a parton fiókáikkal, mint a kicsik. Így úgy tűnik, hogy a tojók kompetíciós képessége befolyásolja a fiókanevelő élőhely választást, azonban az élőhelyváltás megváltoztatja a gondozási mintázatokat, mivel a parton hosszabb kétszülős gondozás tapasztalható (Kosztolányi és mtsai., 2006). Kísérletes manipulációkra, például a családok mozgásának korlátozására lenne szükség ahhoz, hogy elkülönítsük a táplálékabőségnek és a tojó minőségének a hatását a szaporodási sikerre.

11. fejezet

Újrapárosodási lehetőségek és alacsony költségek állnak a tojódezertálás háttérében*

11.1. Bevezetés

A dezertálás költségeinek és az egyedül maradt szülő általi kompenzáció mintázatának megértése érdekében több fajon is végeztek vizsgálatokat, ahol manipulálták a partner befektetését az egyik partner mesterséges eltávolításával (azaz kísérletesen kikényszerített dezertálás, [Harrison és mtsai., 2009](#); [Hunt és Simmons, 2002](#); [Lavery és Reeb, 1994](#)). Az ilyen, madarakon végzett vizsgálatok metaanalízise azt mutatja, hogy a mesterségesen elhagyott szülők jellemzően részben kompenzálják a hiányzó partnerük gondozásának hiányát, vagyis az elhagyott szülők növelik a gondozási rátájukat, de az utódgondozás teljes rátája alacsonyabb marad a kétszülős családok rátájához képest ([Harrison és mtsai., 2009](#)). Kevesebb tanulmány vizsgálta a reprodukív költségeket a dezertált utódok növekedése és túlélése tekintetében, azonban a gondozási ráták részleges kompenzációja az utódok túlélésnek csökkenését vetítheti előre ([Székely és Cuthill, 1999](#)). Például a kétszülős kaliforniai amerikaiegnél (*Peromyscus californicus*) a hím szülők eltávolítása csökkentette az utódok túlélését ([Gubernick és Teferi, 2000](#)).

Noha az ilyen kísérletes manipulációk kulcsfontosságú betekintést nyújtanak a dezertálás költségeibe, korlátozottak abban, hogy fényt derítsenek a vadon élő populációk természetes dezertálási stratégiáihoz kapcsolódó költségekre és hasznokra. Például a természetes dezertálási stratégiával nem rendelkező fajoknál a szülők kísérletes eltávolítása után mért költségek nem feltétlenül hasonlítanak az olyan fajoknál előforduló költségekhez, amelyeknél a természetben gyakoriak a dezertálási stratégiák, és az utódgondozás a dezertálás kockázata mellett alakult ki az evolúció során ([Clutton-Brock, 1991](#); [Székely és mtsai., 1996](#)). Ezen túlmenően azoknál a fajoknál, ahol a dezertálás természetesen is előfordul, a dezertálás mesterséges kényszerítése olyan családokban, amelyekben nem fordult volna elő dezertálás, túlbecsülheti a költségeket a maladaptív dezertálás kikényszerítésével. Ezért a dezertálás evolúciójának teljes megértése a természetes dezertálási mintázatok tanulmányozását is szükségessé teszi. Az erős elméleti alapok ellenére azonban az ilyen természetes dezertálási stratégiákkal kapcsolatos költségek és hasznok becslése vadon élő populációkban jelentős kihívást jelent, mivel megkívánja (a) a gondozás és a dezertálás fitness következményeinek becslését természetes környezetben nem csak a dezertálás előtt és után, de az olyan kétszülős családokban is, amelyekben nem fordul elő dezertálás, és (b) a családok ismételt megfigyelését mind a dezertálás előtt, mind utána, hogy megértsük a szülők és az utódok közötti viselkedési interakciókat, amelyek a dezertálás költségeit okozhatják.

Ebben a tanulmányban a tojók dezertálásával összefüggő költségeket és hasznokat vizsgáljuk széki lile egyedeknek és családjaiknak a részletes, ismételt megfigyelésével egy jól monitorozott vadon élő

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

populációban (Kosztolányi és mtsai., 2006). Először, (a) jellemeztük a hím és tojó dezertálási stratégiák gyakoriságát a populációban a keléstől a kirepülésig a teljes költési időszak alatt. Másodszor, felmértük a dezertálás reprodukív (b) hasznait és (c) költségeit. Mivel a hímek dezertálása viszonylag ritka a vizsgált populációban, a dezertálás költségeit és hasznait a tojók esetében vizsgáltuk. A tojók számára a dezertálás hasznait úgy becsültük, hogy számszerűsítettük, hogy a dezertáló tojók milyen gyakorisággal kezdenek további szaporodási kísérletekbe a nem dezertáló tojókhoz képest, míg a dezertálás költségeit a dezertált fiókák túlélése és növekedése révén becsültük. Végül, (d) megvizsgáltuk az utódgondozó viselkedés mintázatait és a fiókák táplálkozási rátáját a fiókanevelési időszak alatt a tojók dezertálása előtt, a tojók dezertálása után, valamint a végig kétszülős családokban, hogy megértsük azokat a viselkedési mechanizmusokat, amelyek közvetíthetik a dezertálás költségeit.

11.2. Módszerek

11.2.1. Terepi módszerek

A terepi adatgyűjtést 1996 és 1999 között végeztük a dél-törökországi Tuzla-tó körüli területen (lásd a 3.3.1. szakaszt). A korábbi vizsgálatokat követve a vizsgált területünkön belül két területet határoztunk meg; a Tuzlához közelebb eső 1. területet, és a településtől távolabbi 2. területet (10. fejezet; Székely és Cuthill, 1999). Ebbe a vizsgálatunkba 121 részletesen monitorozott széki lile családot vontunk be, amelyek egy részét korábban már tanulmányoztuk (10. fejezet; Székely és mtsai., 1999; Székely és Cuthill, 1999, 2000). Mivel célunk az utódgondozás természetes változatosságának vizsgálata volt, adatsorunkban csak olyan családok szerepeltek, amelyekben sem a szülők, sem a család mérete nem volt manipulálva: 49 nem kísérletes család, 31 család a korábbi kísérletek nem manipulált kontrollcsoportjából (Székely és mtsai., 1999; Székely és Cuthill, 1999, 2000) és 41 család, amelyeket a kotlási időszakban manipuláltunk a fészkek közötti tojásáthelyezéssel miközben a fészkek méretét nem változtattuk.

A 121 családból 81 családot a kotlási szakaszban, míg 40 családot csak a kelés után azonosítottunk. A végső adatok 1072 családvisszalátási rekordot (lásd a 3.3.1. szakaszt) tartalmaztak családonként átlagosan 8,86 rekorddal, és $2,40 \pm 1,92$ nap (átlag \pm SD) időközzel az egyes rekordok között.

A családok egy részhalmazáról ($n = 66$) részletes viselkedési megfigyeléseket is gyűjtöttünk. Arra törekedtünk, hogy kétnaponta egy órán keresztül megfigyeljük ezeket a családokat. Minden egyórás megfigyelés során 30 másodpercenként mintáztuk az összes jelenlévő szülő és fióka viselkedését (összesen 120 mintavételi pont egy óra alatt), és 5 percenként becsültük a szülő(k) és az egyes fiókák közötti távolságot méterben (részletes leírást lásd: Kosztolányi és mtsai., 2006; Székely és mtsai., 1999; Székely és Cuthill, 1999, 2000). Három fontos viselkedésre összpontosítottunk: (a) melengetés, (b) átlagos szülő-fióka távolság és (c) talajról vagy növényzetről csippentés. A melengetés fontos a fiókák testhőmérsékletének fenntartásában, de költséges a szülők számára, mivel termoregulációs költségeket ró a szülőre és korlátoz más tevékenységeket (pl. a táplálkozást, Beintema és Visser, 1989a; Tjørve és mtsai., 2009). A szülők és a fiókák közötti távolság egy olyan proxy, amely a fiókák veszélyeknek való „kítettséget” méri (Amat és mtsai., 1999a; Kosztolányi és mtsai., 2006). A talajról vagy növényzetről csippentés a táplálkozási ráta indikátora, és várhatóan előnyös a fiókák számára (Székely és Cuthill, 1999). A melengetés és a csippentés arányát azon mintavételi pontok arányaként számoltuk, amikor a fiókák mutatták az adott viselkedést. Az átlagos szülő-fióka távolságok esetében minden ötödik percen vett mintánál kiszámítottuk az adott szülő és az egyes fiókák közötti átlagos távolságot, majd kiszámítottuk a főátlagot az összes távolságér-

tékre egy megfigyelési időszak alatt. Amikor mindkét szülő jelen volt, minden fiókánál a legközelebbi szülő távolságát használtuk.

Minden olyan jelet feljegyeztünk a terepen, ami arra utalt, hogy egy adott szülő új szaporodási kísérletet (újraköltést) kezdeményezett ugyanabban a költési időszakban a vizsgált költését követően. Az újraköltési kísérletekre vonatkozó bizonyítékokat naponta gyűjtöttük a vizsgálati időszak alatt, és ez magában foglalt minden szaporodási viselkedést, beleértve a fészekkaparás készítését, a párzást és az új fészek kotlását. Az összesen 33 egyedi gyűrűkombinációval rendelkező dezertáló tojó közül 23-at (78,8%) vagy visszaláttunk legalább egy héttel a feltételezett dezertálásuk után, vagy megfigyeltük, hogy a dezertálást követően új szaporodásba kezdett. Ez arra utal, hogy a tojók távollétét a családoktól a dezertálás, nem pedig a mortalitás okozza.

11.2.2. Statisztikai elemzések

A családvisszalátási rekordok alapján a családokat végig kétszülős vagy részben kétszülős kategóriába soroltuk. Részben kétszülős családok azok a családok voltak, ahol az egyik szülő elhagyta a családot a 25 napos fiókakor előtt. A dezertálást legalább két egymást követő egyszülős gondozási rekord alapján (vagyis két csak hím vagy csak tojó gondozási rekord egymás után) határoztuk meg feltéve, hogy nem voltak további megfigyelések, amelyek a másik szülő gondozását igazolták volna. A dezertálás napját az utolsó kétszülős és az első egyszülős rekord közötti felezőpontként határoztuk meg felfelé kerekítve a legközelebbi napra. Ha egy adott családnál csak egyszülős gondozást figyeltünk meg, a kikelés dátuma (0. nap) és az első egyszülős rekord közötti felezőpontot tekintettük a dezertálás napjának. A végig kétszülős családok azok a családok voltak, amelyekben nem regisztráltunk dezertálást a 25 napos fiókagondozási időszak vége előtt. Minden vizsgált családnak legalább két családvisszalátási rekordja volt. A 121 családról gyűjtött 1072 családvisszalátási rekordból mindössze 13 esetben volt két olyan egymást követő egyszülős megfigyelés, amelyet kétszülős gondozású megfigyelés követett, ami azt jelzi, hogy a két egymást követő megfigyelés megfelelő proxy a dezertálás detektálásához. Ebben a 13 esetben az adott egyszülős megfigyeléseket kétszülős gondozásnak tekintettük.

Általánosított lineáris modelleket (GLM) használunk, és az egyes prediktorok szignifikanciáját valószínűségi arány tesztekkel (LRT) vagy F -tesztekkel vizsgáltuk a kérdéses változó eltávolításával a modellből. Azon adatok esetében, amelyeknél ugyanazon családból származó egyedek ismétlődő megfigyelései szerepeltek a fiókagondozás során, lineáris vagy általánosított lineáris kevert modelleket ((G)LMM) használtunk az lme4 csomagból, ahol a családazonosító random faktorként szerepelt, hogy figyelembe vegyük, hogy az ismételt mérések nem függetlenek (Bates és mtsai., 2015). A (G)LMM-ek esetében modell-összehasonlítási megközelítést alkalmazunk (MuMIn csomag) a kis mintaméretekre korrigált Akaike-kritériumot (AICc) használva, hogy azonosítsuk a parszimónia elvének leginkább megfelelő modelleket (Grueber és mtsai., 2011). A parszimónia elvének leginkább megfelelő modelleknek azokat tekintettük, amelyek $\Delta AICc$ -je (különbség az adott modell és a legalacsonyabb AICc-vel rendelkező modell között) < 2 . A legjobb minimális modellnek azt a modellt tekintettük a parszimónia elvének leginkább megfelelő modellkészletből, ami a legkevesebb paramétert tartalmazta. Ha egy adott prediktor benne volt a legjobb minimális modellben, akkor azt úgy kezeljük, mint a prediktor és a válaszváltozó közötti kapcsolat erős bizonyítékát. A hímek dezertálása ritka volt: mindössze nyolc családban fordult elő hím dezertálás, amelyek közül csak háromnak volt részletes viselkedési megfigyelése. Ezért (azon túl, hogy bemutatjuk az utódgondozás általános mintázatát) ezeket a hímek által dezertált családokat kihagytuk az elemzésekből.

Gondozási mintázatok

Először egy binomiális hibaeloszlású GLM segítségével jellemeztük a hím és tojó dezertálás általános mintázatát azokban a családokban, ahol az egyik szülő dezertált. Ebben a modellben a bináris válaszváltozó azt jelezte, hogy a tojó (1) vagy a hím (0) szülő dezertált-e. A magyarázó változók a fészekalj kelési dátumának (év kezdete óta eltelt napok száma) lineáris és másodfokú tagja, az évet leíró négy szintű és a fiókanevelési területet leíró kétszintű faktorok voltak.

Majd mind a kétszülős, mind a részben kétszülős családokat bevonva az analízisbe vizsgáltuk, hogy annak valószínűsége, hogy a családot egy szülő (hím vagy tojó) elhagyja, változott-e a költési időszak alatt. Binomiális hibaeloszlású GLM-et használtunk, és a bináris válaszváltozó azt jelezte, hogy a családot dezertálták-e vagy sem. A magyarázó változók a fészekalj kelési dátumának lineáris és másodfokú tagja, valamint az évet jelző négy szintű és a fiókanevelési területet jelző kétszintű faktorok voltak.

Végül vizsgáltuk a fiókokor változatosságát a dezertáláskor (azaz a dezertálás időzítését). Normális hibaeloszlású lineáris modellt alkalmaztunk, amelyben a válaszváltozó a fiókák dezertáláskori kora volt napokban kifejezve és négyzetgyök transzformálva. A magyarázó változók a dezertáló szülő neme (hím vagy tojó), a fészekalj kelési dátumának lineáris és másodfokú tagja, valamint az évet jelző négy szintű faktor és fiókanevelési területet jelző kétszintű faktor voltak.

A dezertálás hasznai

Binomiális hibaeloszlású GLM-eket használtunk, hogy összehasonlítsuk a részben kétszülős családokhoz tartozó dezertáló tojók és a végig kétszülős családokhoz tartozó, nem dezertáló tojók között (összesen $n = 90$ gyűrűzött tojó) annak valószínűségét, hogy a tojóknak megfigyeltük-e egy szezonon belül további szaporodási kísérletbe kezdését (újraköltését). Azokat a tojókat, akiket nem láttunk újra, „nem újraköltőként” kategorizáltunk. A modellek bináris válaszváltozója azt jelezte, hogy a tojó újraköltését megfigyeltük-e vagy sem. A magyarázó változók a következők voltak: egy kétszintű faktor, amely azt jelezte, hogy a tojó dezertált-e vagy sem, egy négy szintű faktor, amely az évet, és egy kétszintű faktor, amely a fiókanevelés területet jelölte. Elvileg a szezon elején költő tojók esetében két okból is nagyobb eséllyel lehet megfigyelni az újraköltést, mint a későbbi időszakban költő tojóknál: (a) a később költő tojók szezonális időkorlátok vagy viselkedésbeli különbségek miatt kisebb valószínűséggel költhetnek újra, és (b) még ha a később szaporodó tojók is hasonló valószínűséggel költenek újra, kevesebb mintavételi nap áll rendelkezésre a terepen az újraköltés megfigyelésére. Tekintettel arra, hogy a tojó széki lilék általában körülbelül két napon belül újrapárosodnak (Szekely és mtsai., 1999, 2006), nem valószínű, hogy (b) különbséget okozna a dezertáló tojók és a nem dezertáló tojók között az újraköltés valószínűségében. Ettől függetlenül kovariánsként az adott fiókák kelésének dátumát is bevettük a modellbe, hogy statisztikailag kontrolláljunk arra, hogy az adott szaporodási kísérlet szezonális időzítése befolyásolhatja az újraköltési valószínűséget. Ezenkívül megismételtük a dezertáló és a nem dezertáló tojók újraköltésének összehasonlítását arány tesztel (az alacsonyabb mintaszám miatt) csak azokra a családokra, amelyek bármely évben a szezon utolsó mintavételi napja előtt legalább négy héttel keltek ki (azaz kizártuk azokat a családokat, amelyeknél a fiókák kirepülése a mintavételi időszak utánra esett).

A dezertálás költségei

A tojódezertálás lehetséges költségeinek felméréséhez először összehasonlítottuk a részben kétszülős családok (ahol a tojó dezertált) és a végig kétszülős családok kirepült fiókáinak számát (azaz a 25 napos

fióka korban életben lévő fiókák számát). A normális hibaeloszlású GLM-ek tartalmaztak egy kétszintű faktort, amely a végig vagy részben kétszülős gondozás típusát jelezte, valamint a kelési dátumot és az évet (négy szintű faktor) és területet (kétszintű faktor).

Másodszor, összehasonlítottuk a fiókák túlélését a végig kétszülős családok és a részben kétszülős családok (a tojódezertálás előtt és után) között. Az utódgondozásnak itt tehát három kategóriája volt („gondozási típus”): részben kétszülős családok a dezertálás előtt, részben kétszülős családok a dezertálás után és végig kétszülős családok (11.1a. ábra). Mivel adataink két szinten is nem függetlenek (az egyes fiókák időbeli ismételt megfigyelései, valamint az ugyanazon családból származó több fióka megfigyelései), és mivel minden családnak és az egyes családokon belül a fiókáknak saját hazard alapértéke lehet, kevert Cox-regressziós modelleket használtunk a *coxme* csomagból (Therneau, 2020), amelyek random tengelymetszet tagot tartalmaztak mind a családazonosítóra, mind a fiókaazonosítóra (a családon belül beágyazva). A modellek tartalmaztak egy háromszintű faktort, amely a gondozási típust jelölte (végig kétszülős, részben kétszülős dezertálás előtt és után), valamint a kelési dátumot, az évet (négy szintű faktor) és a fióka gondozás területét (kétszintű faktor). A faktorszintek post-hoc összehasonlításának értelmezéséhez a hazard arányok (HR) konfidenciaintervallumait vizsgáltuk a *multcomp* csomag használatával (Hothorn és mtsai., 2008).

A fenti elemzések tartalmazzák a családok egy olyan részhalmazát ($n = 8$), ahol a megfigyeléskor egy fióka sem volt jelen, azaz az összes fióka elpusztult. Bár valószínűtlen, de ezeknek a megfigyeléseknek némelyike a teljes utódpusztulástól eltérő eset lehet, például ha a magányos szülő elhagyta a túlélő fiókáit és/vagy a fiókák a 25. nap előtt kirepültek. Mindazonáltal annak vizsgálatára, hogy az elemzéseink mennyire érzékenyek ezekre a teljes utódpusztulási rekordokra, megismételtük (a) a kirepült fiókák számának elemzését és (b) a túlélési elemzéseket úgy, hogy ezeket a rekordokat kizártuk az adatokból.

Végül, mivel a dezertálás költségei a fiókák minőségének romlása miatt is felmerülhetnek, megvizsgáltuk a dezertálás lehetséges költségeit a fiókák növekedése szempontjából úgy, hogy összehasonlítottuk a fiókák testtömegét és tarsushosszát a három gondozási típus között. Azokat a családokat vontuk be az elemzésbe, ahol a fiókákat a kikelés és a kirepülés (0–25. nap) között legalább két napon befogtuk. A kelés után azonosított családokat kizártuk ezekből az elemzésekből, hogy elkerüljük a cirkularitást, mivel ezekben a családokban a fiókák életkorát a tarsushossz segítségével becsültük (lásd a 3.3.1. szakaszt). Mivel visszafogásonként változhatott, hogy melyik és hány fiókát fogtunk be az egyes családokban, így az adott napon egy családban befogott összes fióka átlagos testtömegét és tarsushosszát számoltuk. Mivel adataink nem függetlenek (azonos családba tartozó fiókák ismételt mérései), és minden családnak saját átlagos kiindulási testtömege és tarsushossza lehet LMM-eket használtunk, amelyek random tengelymetszetet tartalmaztak az egyes családokra. A normális hibaeloszlású LMM-ek válaszváltozóként a testtömeget vagy a tarsushosszt tartalmazták természetes alapú log transzformálva. A magyarázó változók között szerepelt a fiókák kora, a gondozási típust jelző háromszintű faktor, és ezek interakciója a három gondozási típusú fiókák növekedési ütemében mutatkozó különbségek vizsgálatára. A modellek tartalmazták továbbá a kelési dátumot, az évet (négy szintű faktor) és a fiókanevelési területet (kétszintű faktor).

A gondozási mintázatok eloszlása, a kirepülési siker és a fiókák tarsus- és testtömeg-növekedése esetében megvizsgáltuk, hogy az a 41 család, ahol a tojásokat a kotlási szakaszban áthelyeztük (lásd fent), befolyásolja-e a válaszváltozó értékét, de nem találtunk erre utaló jelet, ezért ezeket az elemzéseket itt nem mutatom be (részletekért lásd az eredeti közlemény kiegészítő információit: <https://academic.oup.com/evolut/article/77/1/97/6885463#supplementary-data>).

A családdezertálás viselkedési dinamikája

A költségek és hasznok potenciális viselkedési mozgatórugóinak vizsgálatához elemeztük, hogy a családok viselkedési dinamikája hogyan változott a utódgondozási stratégiák (végig kétszülős családok, ahol egyik szülő sem dezertált, és részben kétszülős családok, ahol a tojó dezertált) függvényében. Ez egyes viselkedések elemzéséhez (G)LMM-eket használtunk, amelyekben a család random faktorként szerepelt. A melenetési arány és a csippentés aránya modellekben binomiális hibaeloszlást alkalmaztunk, míg a szülő-fióka távolságokat természetes alapú log transzformáltuk és normális hibaeloszlást használtunk. A modellekben szerepelt a fiókakor napokban kifejezve, az utódgondozási típus faktorként, valamint a fiókakor és az utódgondozási típus közötti interakció. A fiókakor és az utódgondozási típus közötti interakció lehetővé teszi, hogy vizsgáljuk, hogy a viselkedések változása a fiókák korának növekedésével különbözik-e a különböző gondozási típusú családok között. Továbbá a modellek tartalmazták még a fiókák aktuális számát a családban, az évet (négy szintű faktor), a fiókanevelési területet (kétszintű faktor), a megfigyelés dátumát és a megfigyelés napszakát decimális órákban megadva.

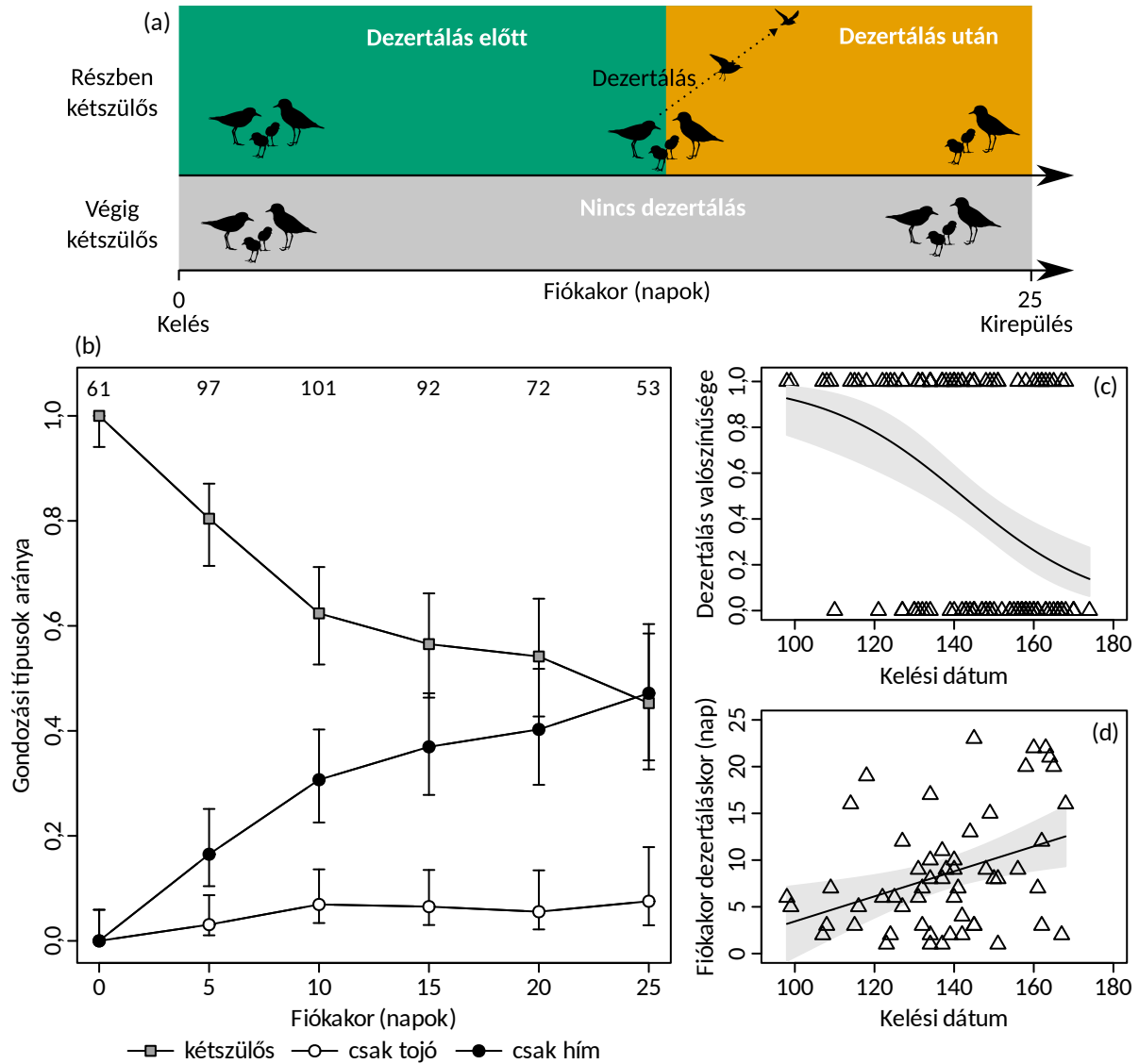
Az olyan végig kétszülősnek kategorizált családok esetében, amelyeket nem figyeltünk meg a fiókák 25 napos koráig vagy azért, mert a családot nem tudtuk megtalálni és visszalátni, vagy azért mert a fiókák elpusztultak, lehetséges, hogy az egyik szülő dezertált vagy dezertált volna (ha a fiókák nem pusztulnak el) a 25. nap előtt. Az ilyen családok kétszülősnek való kategorizálása várhatóan csökkenti a részben és végig kétszülős családok között esetlegesen megfigyelt viselkedései különbségeket (azaz ez egy konzervatív becslés). Ezért megismételtük a viselkedési elemzéseinket kizárva azokat a végig kétszülős családokat, amelyeket nem figyeltünk meg a 25. napig vagy annál tovább. Azonban ezek a megismételt elemzések minőségileg hasonló eredményeket adtak (ezeket az eredményeket itt nem mutatom be).

11.3. Eredmények

11.3.1. Gondozási mintázatok

A családok 45 százalékát (121 családból 55-öt) dezertálta az egyik szülő mielőtt a fiókák elérték volna a 25 napos kort, és a dezertáló szülők többsége tojó volt (47 tojó vs. 8 hím dezertálás, 11.1b. ábra). Annak a valószínűsége, hogy egy dezertáló szülő tojó volt és nem hím lineárisan csökkent a költési időszak alatt ($n = 55$ család, LRT-k, kelési dátum: $b = -1,147 \pm 0,545$ SE, $\chi_1^2 = 4,402$, $p = 0,036$; kelési dátum²: $\chi_1^2 = 0,549$, $p = 0,459$). A dezertáló szülő neme nem különbözött a két vizsgálati területünk ($\chi_1^2 = 2,099$, $p = 0,147$), illetve az évek között ($\chi_3^2 = 6,734$, $p = 0,081$).

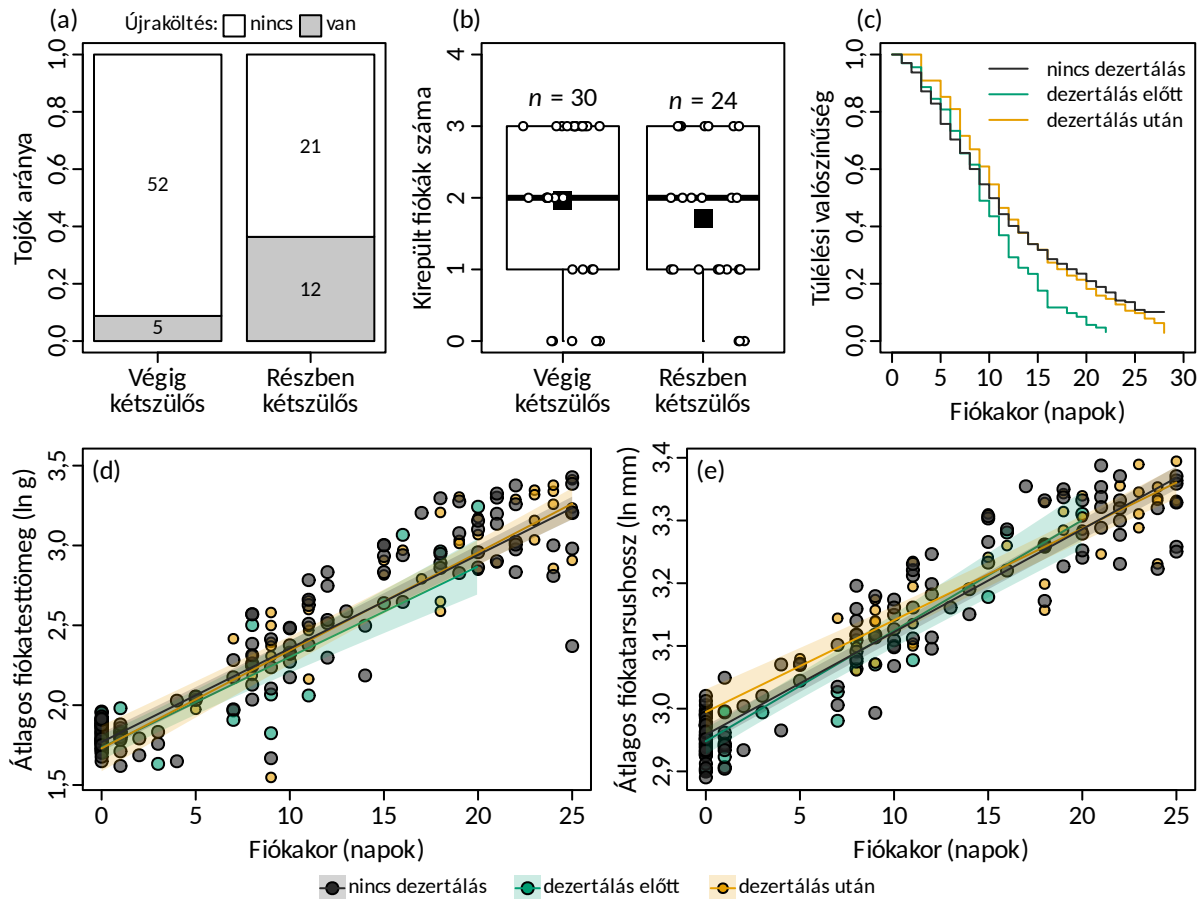
Családdezertálás a teljes költési időszak alatt előfordult, azonban a dezertálás valószínűsége a költési időszak vége felé csökkent ($n = 121$ család, LRT-k, kelési dátum: $\chi_1^2 = 20,764$, $p < 0,001$; kelési dátum²: $\chi_1^2 = 0,039$, $p = 0,844$, 11.1c. ábra). A dezertálás valószínűsége nem különbözött évek és területek között (év: $\chi_3^2 = 2,506$, $p = 0,474$; terület: $\chi_1^2 = 0,166$, $p = 0,684$). A költési időszakban később kikelő fiókákat idősebb korban dezertálták ($n = 55$ család, LRT-k, kelési dátum: $\chi_1^2 = 8,860$, $p = 0,002$; kelési dátum²: $\chi_1^2 = 2,116$, $p = 0,125$, 11.1d. ábra). A dezertáláskori fiókakor nem különbözött szignifikánsan a hímek és tojók, az évek vagy a vizsgálati területek között (nem: $\chi_1^2 = 2,746$, $p = 0,080$; év: $\chi_3^2 = 6,539$, $p = 0,063$; terület: $\chi_1^2 = 2,489$, $p = 0,096$).



11.1. ábra: Az utódgondozás mintázatai a széki lilénél. (a) A fiókgondozás és a dezertálás változatossága a széki lile családokban, ahol vagy a hím, vagy a tojó vagy egyik szülő sem hagyja el a családot, ami egyszülős vagy kétszülős gondozású családokat eredményez. (b) A csak hím (fekete körök), csak tojó (fehér körök) és kétszülős (szürke négyzetek) gondozású családok aránya (\pm 95% konfidenciaintervallum, KI). Az arányszámításhoz használt családok száma a panel tetején látható. (c, d) Egyváltozós összefüggések (\pm 95% KI) a fiókák kelési időpontja és annak valószínűsége között, hogy a családot valamelyik szülő elhagyja (c), valamint a fiókák kelési időpontja és a fiókák dezertáláskori kora között (d).

11.3.2. A dezertálás hasznai

A dezertáló tojók szignifikánsan nagyobb valószínűséggel kezdeményeztek további szaporodási kísérletet ugyanazon a költségi időszakon belül, mint azok a tojók, amelyek nem hagyták el fiókájukat (36% vs. 9%; $n = 90$ tojó, LRT-k, $\chi^2_1 = 5,021$, $p = 0,025$, 11.2a. ábra). Ezenkívül az újraköltés valószínűsége csökkent a szezon során ($b = -0,082 \pm 0,029$ SE, $\chi^2_1 = 10,607$, $p = 0,001$), de nem különbözött az évek vagy a területek között (év: $\chi^2_3 = 5,388$, $p = 0,146$; terület: $\chi^2_1 = 0,076$, $p = 0,783$). Az arány teszt, amely az újraköltő tojók arányát hasonlította a dezertáló tojók és a nem dezertáló tojók között csak azokra a



11.2. ábra: A fiókadezertálás reprodukív következményei. (a) A végig kétszülős és a részben kétszülős gondozású családok tojói, amelyeknél ugyanazon a költségi időszakon belül megfigyeltünk (újrapárosodás van, szürke oszlop) vagy nem figyeltünk meg (újrapárosodás nincs, fehér oszlop) új szaporodási kísérletet. Az oszlopokban az esetszámok vannak feltüntetve. (b) A végig kétszülős családok és a részben kétszülős családok (ahol a tojók dezertáltak) kirepült fiókáinak számát ábrázoló boxplotok. A fekete négyzetek az átlagértékek, míg a fehér pontok a nyers adatok. (c) Fiókatúlélési valószínűségek a három utódgondozási kategóriában: a részben kétszülős családokban a tojó dezertálása előtt és után, valamint a végig kétszülős családokban. (d, e) A fiókák kora és testtömege (d) és tarsushossza (e) közötti kapcsolat a három utódgondozási kategóriában. A vonalak a maximális modellekből származó predikciókat (\pm 95% KI) mutatják. A pontok kitöltőszínének intenzitása pontátfedést jelez.

családokra, amelyek legalább négy héttel az adott év utolsó családmegfigyelése előtt keltek ($n = 63$ tojó) minőségileg hasonló eredményt adott, azaz szignifikánsan nagyobb újrapárosodási valószínűséget a dezertáló tojóknál (arány teszt: $\chi^2_1 = 5,059, p = 0,025$).

11.3.3. A dezertálás költségei

A tojók által dezertált családokból nem repült ki kevesebb fióka, mint azokból a családokból, amelyeknél a tojók nem dezertáltak ($n = 54$ család, $F_{1,47} = 2,867, p = 0,097$, 11.2b. ábra). A szezon későbbi szakaszában kelt családok kevesebb fiókát reptettek ki ($F_{1,47} = 7,525, p = 0,009$), azonban a családok által kirepített fiókák száma nem függött az évtől vagy a területtől (év: $F_{3,47} = 0,669, p = 0,576$; terület: $F_{1,47} = 0,002, p = 0,970$). Az elemzést megismételve csak azokkal a családokkal, ahol legalább egy

11.1. táblázat: A családdezertálás viselkedési dinamikáját leíró modellek a széki lilénél.

Válaszváltozó	Modell rang	Terület	Év	Gondozás típusa	Fiókakor	Megfigyelés ideje (óra)	Dátum	Fiókák száma	Gondozás típusa × fiókakor	ΔAICc
Melengetés aránya	1			+	+	+		+	+	0,000
Átlagos fióka-szülő távolság (ln m)	1		+	+	+					0,000
	4			+	+					1,448
Csippentés aránya	1		+	+	+	+			+	0,000

A viselkedést legjobban prediktáló modellek. Mindhárom viselkedésnél a legalacsonyabb AICc-vel rendelkező modell (1. modell) van megadva az összes lehetséges modellből. Ha a legjobb minimális modell a parszimónia elvének jobban megfelelő volt, mint az 1-es rangú modell és 2 AICc-n belül volt az 1-es rangú modellhez képest ($\Delta AICc < 2$), akkor azt is megadtuk. A legjobb minimális modellek félkövérrel vannak szedve. A + azt jelzi, hogy egy változó benne maradt a modellben. A gondozás típusa egy háromszintű faktor volt (nincs dezertálás, dezertálás előtt és dezertálás után). AICc: kis mintaméretekre korrigált Akaike-kritérium

fióka sikeresen kirepült (azaz kizárva azokat a megfigyeléseket, amelyek arra utaltak, hogy az összes fióka elpusztult), hasonló eredményeket kaptunk ($n = 46$ család, gondozási típus: $F_{1,39} = 2,864, p = 0,099$; kelési dátum: $F_{1,39} = 0,400, p = 0,531$; év: $F_{3,39} = 1,674, p = 0,188$; terület: $F_{1,39} = 1,494, p = 0,229$).

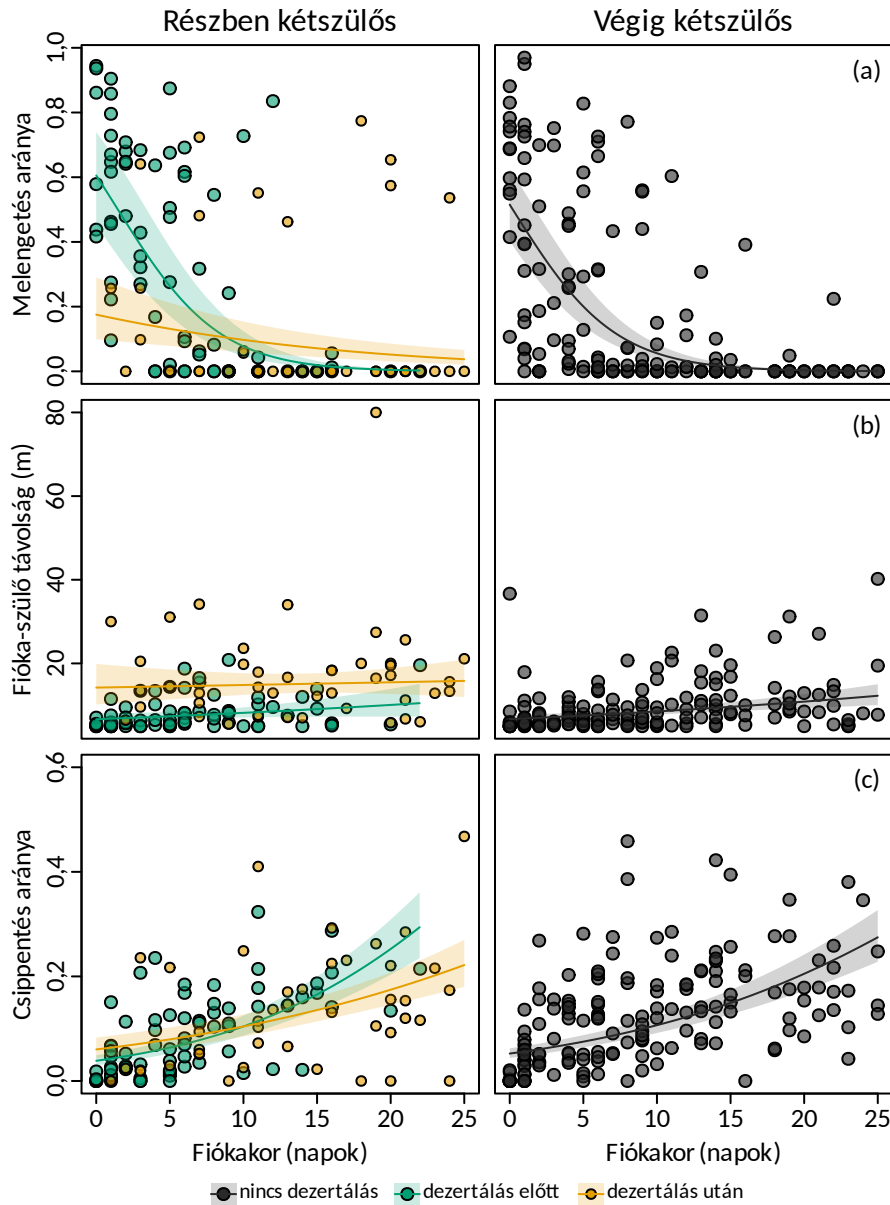
Hasonlóképpen a fiókák halálozási rátája nem különbözött a végig kétszülős és a részben kétszülős családok között sem a tojódezertálás előtt, sem azt követően (nincs dezertálás – dezertálás után: HR = 0,760, 95% KI = 0,360–1,607; nincs dezertálás – dezertálás előtt: HR = 0,582, 95% KI = 0,265–1,277; dezertálás előtt – dezertálás után: HR = 1,307, 95% KI = 0,839–2,035, 11.2c. ábra, azok az elemzések, ahol kizártuk azokat a megfigyeléseket, amikor egy fióka sem volt jelen hasonló eredményeket adtak; ezeket az eredményeket itt nem mutatom be). Ezen túlmenően nem találtunk bizonyítékot arra, hogy akár a fiókák testtömege, tarsushossza vagy ezeknek a jellegeknek a növekedési üteme különbözött volna a végig kétszülős és a részben kétszülős családok között a tojó dezertálása előtt vagy után (11.2d. és 11.2e. ábra, további részletekért lásd az S3 és S4 táblázatokat az eredeti közlemény kiegészítő információinál: <https://academic.oup.com/evolut/article/77/1/97/6885463#supplementary-data>).

11.3.4. A családdezertálás viselkedési dinamikája

A dezertált fiókák fiatal korukban kevesebb melengetést kaptak, de idősebb korukban valamivel többet, mint a mindkét szülő által gondozott fiókák, ami arra utal, hogy az egyszülős hímek kissé túlkompensálták a tojó gondozás hiányát a fiókák későbbi fejlődési szakaszában (11.3a. ábra, 11.1. táblázat).

A szülő és fiókák közötti távolság (azaz a fiókák és a legközelebbi szülő közötti távolság) vizsgálata azt mutatta, hogy azok a fiókák, akiket a tojó elhagyott jobban elszigeteltek voltak, mint a mindkét szülő által gondozott fiókák (11.3b. ábra, 11.1. táblázat), ami arra utal, hogy azokban a családokban, ahol a tojók dezertálnak, a hímek nem kompenzálják (vagy nem tudnak kompenzálni).

A fiókák növekedésével a csippentési ráta valamivel gyorsabban nőtt a részben kétszülős családokban a dezertálás előtt, míg a leglassabb ütemben a részben kétszülős családokban nőtt a dezertálás után (11.3c. ábra, 11.1. táblázat), ami azt jelzi, hogy a fiókák táplálkozási rátája valamivel gyorsabban nőtt a családokban a dezertálás előtt, de ez az ráta a dezertálás után nem maradt fenn.



11.3. ábra: A családdebertálás viselkedési dinamikája a három utódgondozási kategóriában: a részben kétszülős családokban a tojó debertálása előtt és után, valamint a végig kétszülős családokban. Összefüggés (a) a fiókák kora és azon megfigyelések aránya között, amikor a fiókat melengették, és (b) a fiókák kora és a fiókák és a szülők közötti átlagos méterben vett távolsága között, valamint (c) a fiókák kora és azon megfigyelések aránya között, amikor a fiókák táplálékot kerestek (talajról vagy növényzetről csippenés). A görbék a maximális modellekből származó predikciókat (\pm 95% KI) mutatják. A pontok kitöltőszínének intenzitása pontátfedést jelez.

11.4. Diszkusszió

Eredményeink azt mutatják, hogy a családok közel felét az egyik szülő elhagyta, és hogy ezen debertálások többsége tojódebertálás volt. Eredményeink megerősítik az ugyanebben a populációban végzett kísérletes vizsgálatot, amely azt találta, hogy a tojók a magas újrapárosodási valószínűség által profitálnak a debertálásból (Székely és mtsai., 1999). A korábbi kísérletes kutatással ellentétben azonban az itt bemutatott eredményeink alapján a tojók nem fizetnek költséget a debertálásért az utódok növekedése vagy

túlélése tekintetében (Székely és Cuthill, 1999), ami azt jelzi, hogy természetes körülmények között a tojók úgy alakítják dezertálási stratégiájukat, hogy minimalizálják a családot érintő költségeket, miközben kihasználják az újrapárosodási lehetőségeket.

A tojók számára előnyös lehet a dezertálás azáltal, hogy ugyanazon az szezonon belül újrapárosodnak, miközben hím partnerük gondoskodik a dezertált fiókákról. Ez alátámasztja a közelmúltban lilefajok (*Charadrius* spp.) több populációjában is leírt hasonló jelenségeket (Halimubieke és mtsai., 2019, 2020). Mivel nem minden, a vizsgálatunkban dezertáló tojó párosodott újra, az is lehetséges, hogy a dezertálás további előnyökkel jár: például erőforrások megtakarítása a következő szaporodási időszakra vagy a vonulásra való felkészülésre (Harrod és Mumme, 2021; Kelly és Kennedy, 1993). Az egyszülős gondozás folytatásnak előnyeit a hím széki lilék esetében valószínűleg növeli a páron kívüli apaság alacsony aránya, és így a magas apasági bizonyosság (Maher és mtsai., 2017). A dezertálás tojók irányába való eltolódását valószínűleg elősegíti az erősen hímeltolt felnőttkori ivararány, amely jobb újrapárosodási lehetőséget biztosít a tojóknak, mint a hímeknek (Grant és Grant, 2019; Liker és mtsai., 2013). A vizsgált populációban a felnőttkori ivararányára vonatkozó becslések több, mint hatszor több hím mint tojót jeleztek (9. fejezet), és a kísérletesen megőzvegyült hímek újrapárosodási ideje több, mint ötször hosszabb volt, mint a tojóké (Székely és mtsai., 1999). Ez az erősen eltolt felnőttkori ivararány magyarázhatja a hímek dezertálásának viszonylag alacsony gyakoriságát (a vizsgált 121 családból mindössze 8 hím dezertált). Tekintettel arra, hogy a dezertáló széki lilék gyakran nagy távolságra diszpergálnak az újrapárosodás előtt (Székely és mtsai., 1999; Székely és Lessells, 1993), eredményeink valószínűleg alábecsülik a dezertálás előnyeit, mivel több dezertáló szülő is diszpergálhatott és a vizsgálati területünkön kívül párosodhatott újra. Ezek az eredmények együttesen alátámasztják azokat az elképzeléseket, amelyek szerint a hímek felé eltolt felnőttkori ivararányok a madarakban összefüggnek a hímek felé eltolt gondozással (Liker és mtsai., 2013), és összhangban vannak az elméleti modellek predikcióival (Fromhage és Jennions, 2016; Kokko és Jennions, 2008; Székely és mtsai., 2014).

A dezertálás előnyei az elhagyott partner, illetve az elhagyott utódok viselkedésétől is függenek. A dezertálás alacsony költségekkel járhat, ha az elhagyott szülő egyedül is képes hatékonyan ellátni az utódok gondozását (Houston és mtsai., 2005). Ha az elhagyott szülők teljes mértékben képesek kompenzálni a hiányzó partnerüket, az egyszülős családokban nevelkedett utódok ugyanolyan jól vagy akár még jobban is járhatnak a kétszülős családok utódaihoz hasonlítva (Griggio és Pilastro, 2007; Houston és mtsai., 2005; McNamara és mtsai., 2003; Royle és mtsai., 2002). Ilyen esetekben a dezertálási stratégiák szerény költségekkel, de jelentős haszonnal járnak az újrapárosodás által, ezért csökken a kétszülős gondozás gyakorisága.

Eredményeink szerint a hímek legalább részben kompenzálták a tojógondozás hiányát a melengetés esetében, ami alátámasztja a szexuális konfliktus elmélete által prediktált kompenzációs mintázatokat (Houston és Davies, 1985; McNamara és mtsai., 2003), valamint a madarakkal, kétéltűekkel, halakkal és rovarokkal végzett korábbi empirikus munkák eredményeit, amelyek azt mutatták, hogy az elhagyott szülők növelik a gondozásba való befektetésüket (Cantarero és mtsai., 2019; Harrison és mtsai., 2009; Hunt és Simmons, 2002; Lavery és Reeb, 1994; Osorno és Székely, 2004; Ringler és mtsai., 2015; Royle és mtsai., 2002). A dezertált hímek átlagosan nagyobb gyakorisággal melengetnek a későbbi fiókakorokban, mint a teljesen kétszülős családokban élő hímek. Ennek a későbbi kompenzációnak a mértéke azonban összességében alacsony. Tekintettel arra, hogy a fiókák hőszabályozása szempontjából a melengetés jelentősége a partimadarak fejlődésének korai szakaszában a legnagyobb, amikor a fiókák termikusan legkevésbé függetlenek (Beintema és Visser, 1989b), ennek a fiókáknak a későbbi fiókanevelési szakaszban

nyújtott melengetésnek az előnye viszonylag alacsony lehet. Azonban, úgy tűnik, hogy amikor a fiókák fiatalok, akkor az egyedül nevelő hímek nem tudják kompenzálni hiányzó partnerüket.

Annak ellenére, hogy találtunk jeleket a hím kompenzációra a melengetés esetében, kimutattuk, hogy a dezertált fiókák jobban elszigetelődnek a szülőktől, mint a kétszülős fiókák. Ezek az eredmények párhuzamba állíthatók az amerikai széki lilénél találtakkal, ahol a fiókák és a szülők közötti távolság az életkorral nőtt, de nem volt összefüggésben a kirepülési sikerrel (Colwell és mtsai., 2007).

Továbbá a viselkedési elemzéseink azt mutatták, hogy a fiókák táplálkozási rátájának növekedése a dezertálás előtt volt a leggyorsabb, míg az alacsonyabb volt a tojók dezertálása után. Míg a táplálkozási ráta változásának sebességében megfigyelt különbségek viszonylag csekélyek, a táplálkozási viselkedésben mutatkozó ilyen különbségek a tojók dezertálásának háttérben álló lehetséges mechanizmusra utalhatnak. Például a fiókák táplálkozási rátájának gyorsabb növekedése megfelelő körülményekre utalhat ahhoz, hogy a tojó egy másik partnerrel újra fészket rakjon, vagy hogy a hím szülő egyedül gondozza a fiókákat. A tojók tehát akár közvetlenül a környezetből, akár közvetve a fiókák táplálkozási viselkedésén keresztül felmérhetik a megfelelő feltételeket ahhoz, hogy dezertáljanak.

Annak ellenére, hogy a hímek csak részlegesen kompenzáltak a gondozási viselkedésben, nem merültek fel költségei a tojók dezertálásának a fiókák növekedése vagy a kirepült fiókák száma tekintetében, ami megerősíti a más madárfajokra vonatkozó megállapításokat, beleértve a közeli rokon amerikai széki lilét is (Harrod és Mumme, 2021; Kupán és mtsai., 2021). Noha a kísérletes manipulációk fontos betekintést nyújtanak a kétszülős gondozás mögött meghúzódó mechanizmusokba, korlátozottak azonban abban, hogy rávilágítsanak a természetesen előforduló szülői stratégiák költségeire és hasznaira. Az előző kísérletes munka (Székely és Cuthill, 1999) és az itt leírt eredményeink közötti különbség a költségekben arra utal, hogy természetes körülmények között a tojók azokban a helyzetekben döntenek a dezertálás mellett, amikor a jelenlegi fiókák költségei minimálisak és az egyszülős utódgondozás valószínűleg sikeres lesz.

A tanulmányunk az újrapárosodást azonosítja a dezertálás elsődleges előnyeként, ha azonban a második fészkealj nem jelentenek kikelt tojásokat vagy kirepült fiókákat, akkor ez nem feltétlenül jelent fitness előnyt. Azonban egy nemrég megjelent, nyolc *Charadrius* fajra kiterjedő multipopulációs vizsgálat kimutatta, hogy a partnerüket elhagyó szülőknél (mind a tojóknak, mind a hímeknek) több kikelt utódjuk lett egy éven belül, mint az együtt maradó szülőknél, és hogy a kikelt fiókák számának növekedése legalább részben a második fészkealj kelési sikere miatt történt (Halimubieke és mtsai., 2020).

Összefoglalva, tanulmányunk segít jobban megérteni a kétszülős utódgondozás fennmaradását vagy a családok felbomlását a természetben azáltal, hogy vizsgálja azokat a költségeket, hasznokat és viselkedési mechanizmusokat, amelyek az utódok dezertálásának változatossága mögött állnak egy vadon élő populációban. Egy rugalmas utódgondozási rendszerrel rendelkező faj vizsgálatával eredményeink azt mutatják, hogy a tojók utóddezertálását az újrapárosodás jelentős előnyei támogatják, és nem találtunk költséget a dezertálásnak a fiókák növekedése és túlélése szempontjából. Eredményeink alátámasztják a korábbi eredményeket, miszerint az ilyen utódgondozási döntések dinamikusak a szaporodási időszak során (Balme és mtsai., 2017; Eldegard és Sonerud, 2009; Kosztolányi és mtsai., 2006; Székely és mtsai., 1999), és arra utalnak, hogy a tojók finoman szabályozzák a dezertáló viselkedésüket és a szezon elején jóval gyakrabban dezertálnak, amikor potenciálisan elegendő idő áll rendelkezésére az újrapárosodásra és nagyobb a valószínűsége egy további fészkealj sikeres felnevelésének. Ez a szezonfüggő dezertálás és a dezertált hím részleges, nem pedig teljes kompenzációja hozzájárulhat a kétszülős és egyszülős gondozási stratégiák együttes jelenlétéhez ugyanabban a populációban (Halimubieke és mtsai., 2020; Houston és Davies, 1985).

12. fejezet

A prolaktin stresszreakció nem prediktálja a utóddezertálást*

12.1. Bevezetés

Bár az utódelhagyás evolúcióbiológiai jelentőségéről kiterjedt irodalom áll rendelkezésre (Arnqvist és Rowe, 2005; Maynard Smith, 1977; McGraw és mtsai., 2010), az utódelhagyást kiváltó fiziológiai mechanizmusok kevésbé ismertek. Feltételezhető, hogy a hormonok szerepet játszanak a dezertáló viselkedés szabályozásában, mivel a keringő hormonokat tekintik az életmenet trade-offok elsődleges fiziológiai szabályozóinak (Flatt és Heyland, 2011; Ketterson és Nolan, 1999; Sinervo és Svensson, 1998). Például, ha az egyed túlélési kilátásait veszélyeztetik a ragadozók, a kórokozók, a táplálékhiány vagy a zord időjárás (amiket általánosan stresszoroknak nevezünk), a gerincesek a hipotalamusz–hipofízis–mellékvesekéreg (HPA) tengely aktiválásával reagálnak, ami megemeli a glükokortikoidok szintjét a keringésben (Wingfield és Sapolsky, 2003). A glükokortikoidok pedig olyan viselkedéseket váltanak ki, amelyek elősegítik a jelenlegi túlélést, és ezzel egyidejűleg elnyomják az olyan viselkedéseket, amelyek nem segítik a túlélést (pl. a szaporodás). Ezek miatt az antagonista hatások miatt feltételezték, hogy a kortikoszteron (a madarak glükokortikoidja) szabályozza a túlélés és a szaporodás közötti trade-offot a madaraknál (Ricklefs és Wikelski, 2002). A tanulmányok alátámasztják ezt a hipotézist, mivel kimutatták, hogy a kortikoszteron-szintek aszerint szabályozottak, hogy a jelenlegi szaporodás relatíve mennyire fontos a túléléshez képest (Bókonyi és mtsai., 2009; Heidinger és mtsai., 2006; Lendvai és mtsai., 2007; Lendvai és Chastel, 2008).

Azonban lehetséges, hogy a kortikoszteron nem az egyetlen hormonális szabályozója a túlélés és a szaporodás közötti trade-offnak. A gerincesek stresszre adott válasza összetett és több fiziológiai tényezőt is magában foglal. A stresszválasz során a keringő prolaktin szintje is változik. Például a standard kezelési stressz számos madárfajnál a plazma prolaktin koncentrációjának jelentős csökkenését idézi elő (Angelier és mtsai., 2007, 2009b; Heidinger és mtsai., 2010; Riou és mtsai., 2010). Mivel a prolaktin aktívan részt vesz a madarak utódgondozó viselkedésének szabályozásában és elősegíti a kotlási és fiókamelengetési viselkedést (Adkins-Regan, 2005; Adkins-Regan és mtsai., 2010), ezért azt javasolták, hogy fiziológiai közvetítőként kulcsszerepet tölthet be a jelenlegi utódgondozás és a jövőbeni reprodukció közötti trade-offban (Angelier és Chastel, 2009; Chastel és mtsai., 2005). Specifikusan azt vetették fel, hogy a prolaktinszint standardizált stressz hatására bekövetkező csökkenése az utódgondozás fenntartására való hajlandóságot és/vagy képességet tükrözheti. Így a prolaktin stresszválasz a szülői befektetés proximális szignáljaként értelmezhető (Angelier és Chastel, 2009).

Ebben a tanulmányban az volt a célunk, hogy megvizsgáljuk az utóddezertálást befolyásoló proximális mechanizmusokat a széki lilénél. Négy hipotézist teszteltünk a prolaktin és a kortikoszteron szerepéről az utóddezertáló viselkedésben. Először azt vizsgáltuk, hogy a tojók felé eltolt dezertálási gyakoriság

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

a tojók hímekekhez képest alacsonyabb prolaktinszintjének a következménye-e. A fészekhagyó fajokban, mint például a széki lile, a keringő prolaktin koncentrációja vagy gyorsan csökken a fiókák kikelése után (Dittami, 1981; Goldsmith, 1982; Goldsmith és Williams, 1980; Hall és Goldsmith, 1983; Wentworth és mtsai., 1983), vagy magas szinten marad és lassan csökken, amíg a fiókák termikusan függetlenek nem lesznek (Boos és mtsai., 2007; Gratto-Trevor és mtsai., 1990; Oring és mtsai., 1986, 1988). Mivel a széki lilék jelentős időt töltenek pelyhes fiókáik melengetésével (Székely és Cuthill, 1999), azt feltételeztük, hogy ennél a fajnál a prolaktin szintje magas marad a kelés után, és fokozatosan csökken, ahogy a fiókák nőnek és kevesebb melengetésre van szükségük. Ha a tojók keléskori alap prolaktinszintje alacsonyabb, mint a hímeké, akkor a keringő prolaktinszintjük a kelés után fokozatosan egy küszöbérték alá csökkenhet, ami a fiókák elhagyását eredményezheti. Ezért azt prediktáltuk, hogy az alap prolaktinszint alacsonyabb a tojóknál, mint a hímeknél. Másodszor, megvizsgáltuk, hogy az egyedi dezertálási döntések előre jelezhető-e a prolaktin stresszválasz alapján. Feltételezve, hogy a prolaktinszint csökkenése a standardizált stresszor hatására a szülői befektetés helyettesítő mérőszáma (Angelier és Chastel, 2009), azt prediktáltuk, hogy az utódaikat elhagyó tojók erősebb prolaktin stresszreakcióval (azaz alacsonyabb stressz által kiváltott prolaktinszinttel) rendelkeznek a nem dezertáló tojókkal összehasonlítva. Harmadszor, mivel a kortikoszteron hormont javasolták a szaporodás és a túlélés közötti életmenet trade-offok szabályozójaként, megvizsgáltuk, hogy a kortikoszteron szint különbözik-e az utódaikat gyakran elhagyó tojók és a csak ritkán dezertáló hímek között. Végül megnéztük, hogy a stressz által kiváltott kortikoszteronszintek prediktálják-e az egyes tojók utódelhagyási döntését. Azt prediktáltuk, hogy a tojók alap kortikoszteronszintje magasabb, mint a hímeké, és hogy a dezertáló tojóknál magasabb a stressz által kiváltott kortikoszteronszint, mint a nem dezertáló tojóknál.

12.2. Módszerek

12.2.1. Terepi módszerek

A terepmunkát a dél-törökországi Tuzla-tónál (lásd a 3.3.1. szakaszt) végeztük két évben (2009. április 24. és június 25. között és 2010. április 29. és június 24. között). Mindkét szülőt befogtuk a fiókák kelésekor (a felnőtt egyedek befogási ideje a kelési dátumhoz viszonyítva: $0,5 \pm 0,21$ nap (átlag \pm SE), tartomány: -2 – +6 nap, $n = 82$), és vérmintákat vettünk hormonvizsgálatokhoz a standard befogás–fogvatartás protokoll alkalmazásával (Wingfield, 1994): $1,4 \pm 0,06$ perccel (átlag \pm SE, tartomány: 0,8–3,4 perc, $n = 82$) a befogás után körülbelül 150 μ l (2009-ben) vagy 210 μ l (2010-ben) vért vettünk a szárnyvénából, majd a madarat egy szövetsákba helyeztük. Sem a kortikoszteron, sem a prolaktin első vérvételkori szintje nem volt szignifikáns összefüggésben a fészekvarsa felállításától a vérvételig eltelt idővel (Pearson-féle korrelációk, kortikoszteron: $r = -0,07$, $n = 39$, $p = 0,676$; prolaktin: $r = 0,03$, $n = 82$, $p = 0,785$) vagy a befogástól a vérvételig eltelt idővel (kortikoszteron: $r = 0,15$, $n = 39$, $p = 0,367$; prolaktin: $r = 0,04$, $n = 82$, $p = 0,739$), ezért ezeket a mintákat az alapértékeknek tekintettük. Egy második vérmintát vettünk $30,7 \pm 0,10$ perccel (tartomány: 29,7–35,8 perc) az első vérminta után. A vérmintákat centrifugáltuk, és a plazmát -20 °C-on tároltuk az analízisig. Egy tojótól a vizsgálat mindkét évében vettünk mintát. Az analízisekben ennek a tojónak csak a 2010-es adatait használtuk fel. A kelés után a családokat rendszeresen felkerestük (családviisszalátási rekordok, lásd a 3.3.1. szakaszt). A szülőt dezertáló szülőnek minősítettünk, ha nem volt jelen a fiókákkal két egymást követő családellenőrzés során (bővebben lásd a 11.2. szakaszt). Mivel a hímek dezertálása ritka volt (lásd az eredményeket), csak a tojók dezertálási döntését elemeztük. Tíz családból legalább egy fióka kirepült, míg négy családban minden fióka elpusztult $0,8 \pm$

0,48 napos (átlag \pm SE) korban. Huszonhat családot csak $12,4 \pm 1,25$ napig követtünk, vagy azért, mert a terepmunka véget ért, vagy azért, mert nem találtuk meg a családot. Azonban öt családban a tojó már dezertált ezelőtt az idő előtt.

12.2.2. Hormonelemzések

A prolaktinkoncentrációkat 50 μ l plazmamintából nyert kétszeri aliquotban határoztuk meg radioimmunoassay segítségével a Centre d'Études Biologiques de Chizé-ben (CEBC), Franciaországban. A prolaktin mérések $n = 41$ pár esetében álltak rendelkezésre (2009-ben 21 pár és 2010-ben 20 pár). A prolaktin plazmakoncentrációját heterológ radioimmunoassay-vel határoztuk meg Cherel és mtsai. (1994) által részletezettek szerint. A széki lilék összevont plazmamintáinak dózis-válasz görbéje párhuzamos volt a csirke prolaktin standard görbével (AFP 4444B, forrás: Dr. Parlow, NHPP Harbor-UCLA Medical Center, Torrance, CA, USA). Így a csirke prolaktin antitest prolaktinnal való keresztreaktivitása a két fajban egyenértékű volt, és így ez a heterológ esszé felhasználható a széki lile prolaktin relatív koncentrációjának meghatározására. Az esszé kimutatási határa $19,26 \text{ ng} \times \text{ml}^{-1}$ volt, és a legalacsonyabb mérés $194,14 \text{ ng} \times \text{ml}^{-1}$ volt. A mintákat két esszében futtattuk (intra-esszé variációs együttható: 13%, inter-esszé variációs együttható: 24%).

A kortikoszteron vizsgálatához $n = 20$ pártól vettünk vért 2010-ben; azonban egy hím esetében a plazma nem volt elegendő a vizsgálat elvégzéséhez. A kortikoszteron-koncentrációt egy esszében mértük Lendvai és mtsai. (2011) leírása szerint. Az intra-esszé variációs együttható 7,07% volt 10 duplikátumra. A kortikoszteron minimális kimutatható szintje $0,28 \text{ ng} \times \text{ml}^{-1}$ volt (legalacsonyabb mért érték: $7,78 \text{ ng} \times \text{ml}^{-1}$).

12.2.3. Statisztikai elemzések

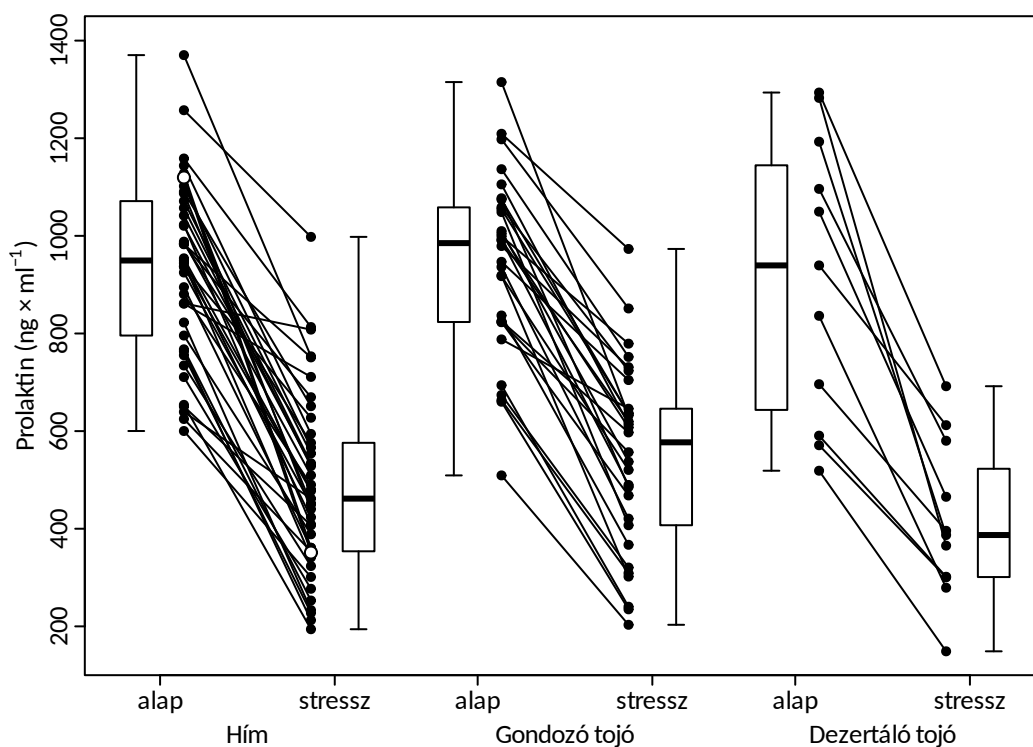
Először megvizsgáltuk a potenciális zavaró változók lehetséges hatását: szezon (március 1-től eltelt napok száma), fiókakor, napszak, a szülő neme, tarsushossz (a bal és jobb tarsushossz átlaga) és kondíció. A kondíciót a testtömeg és a tarsus hossza közötti standardizált major axis regresszió (SMA) reziduálisával becsültük (Green, 2001; Warton és mtsai., 2012). Mivel a tarsushossz szignifikánsan kisebb volt a tojóknál, mint a hímeknél (kétmintás t -teszt, $t_{80} = 2,89$, $p = 0,005$), a kondíciót a nemekre külön becsültük (SMA-k, hímek: $b = 2,89$, $n = 41$, $p = 0,024$; tojók: $b = 2,75$, $n = 41$, $p = 0,070$). A kondíció nem függött szignifikánsan a napszaktól vagy a szezontól (Pearson-féle korrelációk, $n = 82$, $p \geq 0,346$). Majd kevert modelleket alkalmaztunk (1me függvény az n1me csomagból, Pinheiro és Bates, 2000), amelyekbe fix hatásként a stresszt (első/második vérvétel) és a nemet mint faktorokat, a zavaró változókat (amelyeknek szignifikáns hatása volt az előzetes elemzésekben) és minden másodrendű interakciót vettünk bele. Az egy egyed ismételt méréseire úgy kontrolláltunk, hogy a gyűrűazonosítót random tagként szerepeltettük a modellekben. A modellszelekciót Akaike-kritérium (AIC) alapján végeztük (stepAIC függvény, MASS csomag, Venables és Ripley, 2002). Mivel több családot nem követtünk a kirepülésig (lásd fent), a hormonszintek dezertálásra gyakorolt hatását Cox-regresszióval elemeztük. Ezekben a modellekben a dezertálás volt a végső esemény, a nem dezertált családok pedig cenzorált esetek voltak. Sem az alap, sem a stressz által kiváltott prolaktinszint nem különbözött az évek között (kétmintás t -tesztek, alap: $t_{80} = 1,00$, $p = 0,322$; stresszindukált: $t_{80} = 0,53$, $p = 0,600$); ezért mindkét év prolaktin adatait egyben elemeztük. Az egyik hím szokatlan kortikoszteron reakciót mutatott a befogási stresszre (lásd a fehér pontokat a 12.3. ábrán); ezért minden elemzést megismételtünk úgy, hogy az adatokból kizártuk ennek a hímnak a hor-

monmérését. Az adat eltávolítása azonban nem változtatott konklúzióinkon, és így csak a teljes adatsor alapján kapott eredményeket mutatom be.

12.3. Eredmények

12.3.1. Utódgondozás és prolaktin

Tizenkét dezertálást figyeltünk meg a 41 családban. Tizenegy esetben a tojó, egy esetben pedig a hím hagyta el a családot. A tojók dezertálásának medián ideje a kikelés utáni 9. nap volt (tartomány: 2–24 nap). A nagy tojók gyakrabban hagyták el a fiókáikat, mint a kis tojók (Cox-regressziók, $n = 40$, tojótarsushossz: $b = 1,08 \pm 0,412$ SE, $p = 0,009$). Azonban sem a hímek testmérete, sem a szülők kondíciója nem befolyásolta a dezertálás előfordulását (hímtarsushossz: $b = 0,43 \pm 0,297$ SE, $p = 0,145$; tojókondíció: $b = -0,12 \pm 0,094$ SE, $p = 0,202$; hímkondíció: $b = -0,12 \pm 0,108$ SE, $p = 0,274$). A dezertálás valószínűsége trendszerűen csökkent a költési időszak alatt (kelési dátum: $b = -0,06 \pm 0,035$ SE, $p = 0,071$).



12.1. ábra: Egyedi alap és stresszindukált prolaktinszintek és a hormonszintek boxplotjai a széki lilénél. A boxplotokon a középső vonal a mediánt jelöli, a doboz alsó és felső része pedig az alsó, illetve a felső kvartilist. Az alsó és felső bajszok a legalacsonyabb, illetve a legmagasabb megfigyelésekig terjednek. A fehér pontok egy szokatlan kortikoszteronszint-változású hímek jelölnék (lásd a 12.2. szakaszt).

Az alap prolaktinszint nem különbözött a nemek között (kétmintás t -teszt, $t_{80} = 0,03$, $p = 0,977$), és nem volt szignifikáns korrelációban a szülők testméretével vagy kondíciójával (Pearson-féle korrelációk, nemek együtt, $n = 82$, tarsushossz: $r = -0,12$, $p = 0,289$; kondíció: $r = 0,10$, $p = 0,362$). Az alap prolaktinszint a fiókák életkorával csökkent, azonban sem a kelési dátum, sem a napszak nem mutatott szignifikáns korrelációt az alap prolaktinszinttel (Pearson-féle korrelációk, nemek együtt, $n = 82$, fiókakor: $r = -0,28$, $p = 0,012$; kelési dátum: $r = 0,17$, $p = 0,122$; napszak: $r = 0,16$, $p = 0,159$).

12.1. táblázat: A prolaktin ($\text{ng} \times \text{ml}^{-1}$) és a kortikoszteron ($\text{ng} \times \text{ml}^{-1}$) plazmaszint (válaszváltozók) minimális kevert modelljeinek paraméterbecslései a széki lilénél Akaike-kritérium (AIC) alapú modellszelekció után.

	Prolaktin					Kortikoszteron				
	Becslés	SE	df	t	p	Becslés	SE	df	t	p
Fiókakor	-32,53	9,81	80	3,32	0,001					
Nem						-8,96	4,05	37	2,21	0,033
Stressz	-438,84	17,80	81	24,65	<0,001	44,72	3,29	38	13,59	<0,001

A kiindulási modell a prolaktin esetében tartalmazta a fiókakort, a nemet, a stresszt és minden másodrendű interakciót, míg a kortikoszteron esetében a nemet, a stresszt és a nem \times stressz interakciót.

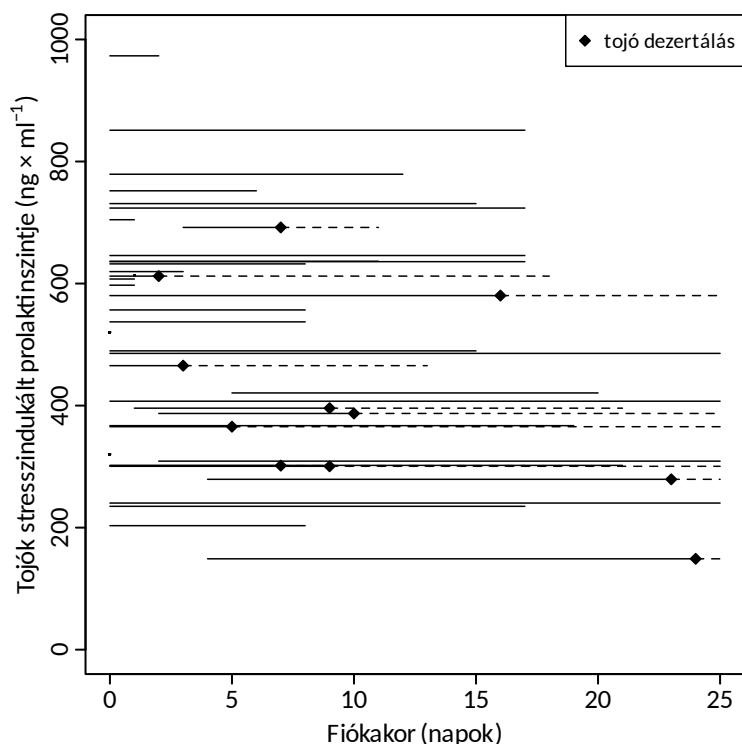
Várakozásunknak megfelelően mindkét nemből csökkent a prolaktin szintje a befogás–fogvatartás stressz hatására (12.1. ábra, kétmintás t -teszt, $t_{162} = 14,61$, $p < 0,001$). A nemek nem különböztek a stresszindukált prolaktinszintjükben (kétmintás t -teszt, $t_{80} = 0,62$, $p = 0,540$). Ugyanakkor szignifikáns pozitív korreláció volt a hím és tojó szülők stresszindukált prolaktinszintje között egy adott családon belül (Pearson-féle korreláció, $n = 41$, $r = 0,34$, $p = 0,032$). A kevert modelleken alapuló elemzés a t -tesztekkel konzisztens eredményeket adott (12.1. táblázat).

A gondozó tojók stresszindukált prolaktinszintje magasabb volt, mint a dezertáló tojóké (12.1. ábra, kétmintás t -teszt, $t_{38} = 2,06$, $p = 0,046$). A gondozó tojók csoportjába azonban beletartoztak azok a szülők is, akiknek a fiókái elpusztultak, és azok is, akiknek a családjait nem követtük a kirepülésig. A túlélési elemzések azt mutatták, hogy a tojók stresszindukált prolaktinszintje nem befolyásolta a tojó dezertálás valószínűségét (Cox-regresszió a tojó méretére kontrollálva, $n = 40$, stresszindukált prolaktin: $b = 0,001 \pm 0,002$ SE, $p = 0,712$; tarsushossz: $b = 1,12 \pm 0,427$ SE, $p = 0,009$). A hímek stresszindukált prolaktinszintjének hozzáadása a modellhez nem növelte szignifikánsan a modell illeszkedését (valószínűségi arány teszt, $\chi^2_1 = 0,65$, $p = 0,422$). A családok megfigyelt gondozási történetét a tojók stresszindukált prolaktinszintjével szemben ábrázolva azt láthatjuk, hogy bár nem figyeltünk meg dezertálást a legmagasabb stresszindukált prolaktinszintű tojók között, számos, hosszan gondozó tojónak viszonylag alacsony volt a stresszindukált prolaktinszintje a mintavételkor (12.2. ábra).

12.3.2. Kortikoszteron

A kortikoszteron alapszintje nem különbözött a hím és tojó szülők között (kétmintás t -teszt, $t_{37} = 1,15$, $p = 0,259$). A kortikoszteronszintek nem korreláltak szignifikánsan a szülő testméretével vagy kondíciójával, a fiókakorral, a kelési dátummal vagy a napszakkal (Pearson-féle korrelációk, a két nem együtt, $n = 39$, minden $p \geq 0,173$). Ahogy azt vártuk, a befogási stressz a kortikoszteronszint szignifikáns növekedését idézte elő (12.3. ábra, 12.1. táblázat, kétmintás t -tesztek, $t_{76} = 11,76$, $p < 0,001$), és a tojók stressz által kiváltott kortikoszteronszintje magasabb volt, mint a hímeké ($t_{37} = 2,24$, $p = 0,031$). Nem volt szignifikáns korreláció egy adott pár hímjének és tojójának a stressz által kiváltott kortikoszteronszintje között (Pearson-féle korreláció, $n = 19$, $r = 0,17$, $p = 0,495$).

A stressz által kiváltott kortikoszteronszintek nem prediktálták a dezertálási viselkedést (Cox-regresszió a tojó méretre kontrollálva, $n = 19$, stresszindukált kortikoszteron: $b = -0,003 \pm 0,021$ SE, $p = 0,892$; tarsushossz: $b = 1,32 \pm 0,630$ SE, $p = 0,036$). A hímek stressz által kiváltott kortikoszteron-



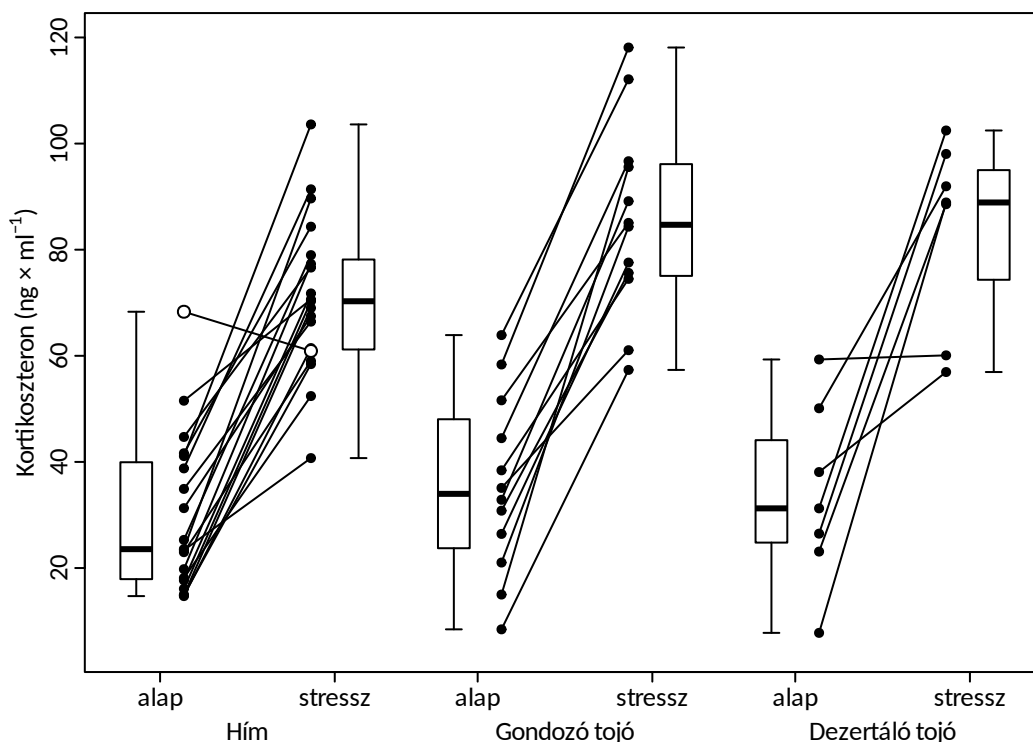
12.2. ábra: Stresszindukált prolaktinszint tojó széki lilékben és 40 kétszülős vagy tojó által dezertált család gondozási típusa. Minden családot egy vízszintes vonal jelöl olyan hosszan, amely fiókakoroknál volt megfigyelés a családról (vagy csak egy pont, ha csak egy napon figyeltük meg a családot). A folytonos vonal a kétszülős gondozást, míg a szaggatott vonal a csak hím gondozást jelöli.

szintjének hozzáadása a modellhez nem javította szignifikánsan a modell illeszkedését (valószínűségi arány teszt, $\chi^2_1 = 2,24, p = 0,134$).

12.4. Diskusszió

A prolaktinszint számos madár-, emlős- és a halfajnál összefügg az utódgondozással (Adkins-Regan és mtsai., 2010; Angelier és Chastel, 2009; Páll és mtsai., 2004; Ziegler és mtsai., 2009). Azonban a vizsgálatunkban a keléskori (vagy aközeli) prolaktinszint nem prediktálta a családelhagyást a széki lilénél. Azt feltételezzük, hogy ennél a fajnál a prolaktin nincs kapcsolatban a dezertálásra való döntéssel, és hogy ezt a viselkedést alternatív útvonalak szabályozhatják. Vagy a prolaktin befolyásolhatja a dezertálás valószínűségét, azonban ezt az összefüggést nem tudtuk kimutatni, mivel a prolaktinszint csökkenése csak közvetlenül a dezertálás előtt következik be.

Bár korábbi vizsgálatokban kimutatták, hogy a prolaktin korrelál a fészekalj elhagyásával, a fiókák dezertálásával vagy a tojások átmeneti hanyagolásával (Angelier és mtsai., 2007; Chastel és Lormée, 2002; Groscolas és mtsai., 2008; Spée és mtsai., 2010), ezeknél a fajknál a dezertálás akkor történt, amikor a szülők súlyos energiahányban szenvedtek. Mint ilyen, ez a viselkedés egy vészhelyzeti reakció eredménye, és a túlélés növelését szolgálja. Ezzel szemben a széki lilénél és az amerikai széki lilénél az utódok dezertálása a természetes szaporodási rendszer része, és a dezertáló szülők gyakran újrarákosodnak és új fészket raknak (Székely és Williams, 1995; Warriner és mtsai., 1986). Ezért különböző neuroendokrin útvonalak szabályozhatják a dezertálás e két típusát, és a liléknél a dezertálásra szóló döntés független



12.3. ábra: Egyedi alap és stresszindukált kortikoszteronszintek és a hormonszintek boxplotjai a széki lilénél. A boxplotok leírását lásd a 12.1. ábránál. A fehér pontok egy szokatlan kortikoszteronszint-változású hímeket jelölnek (lásd a 12.2. szakaszt).

lehet a prolaktinszintek hatásától. Az is elképzelhető, hogy a prolaktin viselkedési hatásai inkább a sejt-receptorok modulálásával érhetők el (Ball, 1991).

Ha azonban a prolaktin szerepet játszik az utódelhagyás szabályozásában, akkor annak időben szét kell lennie kapcsolva a kelés közelében általunk mért hormonszinttől. Összhangban azzal az elképzeléssel, hogy a prolaktin az aktív utódgondozás mértékét tükrözi, azt találtuk, hogy a többi poligám partimadárhoz hasonlóan az alap prolaktin szint csökkent a kelés után, amikor a fiókák függetlenebbé váltak (pl. Wilson-víztafosó *Phalaropus tricolor*, Oring és mtsai., 1988; vékonycsőrű víztafosó *Phalaropus lobatus*, Gratto-Trevor és mtsai., 1990). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy a kelés utáni első napokban gyorsan csökken a melengetési igény, ahogy a fiókák hőszabályozása fejlődik (Visser és Ricklefs, 1993a). A tojó széki lilék alap prolaktinszintje nem volt alacsonyabb, mint a hímeké. Ez az eredmény összhangban van azzal az elképzeléssel, hogy a prolaktin általában a szülői aktivitás (kotlás vagy melengetés) mértékét tükrözi, mivel e faj mindkét neme részt vesz a kotlásban (Kosztolányi és Székely, 2002b).

Eredményeink azt mutatják, hogy a nemek közötti eltérő dezertálási mintázatok nem a tojók alacsonyabb keléskori prolaktinszintjének a következménye. Továbbá a prolaktin kelés utáni csökkenésének meredeksége hasonló volt a hímeknél és a tojóknál (ezeket az eredményeket itt nem mutatom be), ami arra utal, hogy ha a prolaktinszint gyors csökkenése felelős a nemek eltérő dezertálási mintázataért, akkor a prolaktinszint csökkenése később következik be, esetlegesen csak röviddel a dezertálás előtt.

Az utódgondozás és a dezertálás közötti gyors átmenet magyarázhatja azt, hogy az eredményeink miért nem támasztották alá a második predikciónkat, nevezetesen, hogy a dezertáló tojók erősebben reagálnak egy standardizált stresszorra, mint a továbbra is gondozó tojók. A prolaktin stresszreakció mérésével a szülők szülői befektetését a mintavétel napján (azaz a kotlás végén vagy a fiókanevelés kezdetén) mér-

tük, ami nem biztos, hogy különbözött azok között a tojók között, amelyek később a dezertálás vagy a gondozás mellett döntöttek.

A szülő döntése a dezertálásról függhet attól, hogy a pár másik tagja hajlandó-e folytatni a gondozást (Houston és mtsai., 2005). Elemzéseinkben a hímek prolaktin stresszválasza nem magyarázta a tojó dezertálást, de azt találtuk, hogy a stresszindukált prolaktinszintek szignifikánsan korreláltak a pár tagjai között. Ez az érdekes eredmény assortatív párosodásra utalhat. Például a szaporodó párokon belüli hasonló szülői személyiségjellegek pozitív hatással vannak a zebra-pinty (*Taenopygia guttata*) utódok fitnessére (Schuett és mtsai., 2011). A viselkedési jellegek hasonlóságai fokozhatják a reprodukív sikert, ha csökkenteni tudják a szexuális konfliktust az utódgondozásról olyan időszakokban, amikor a szülőknél kooperálniuk kell (4. és 5. fejezetek). Alternatív magyarázatként ez a szülők közötti korreláció a költési körülmények bizonyos, mindkét szülőre ható tér- vagy időbeli változatosságából adódhat. A prolaktinszintek assortatív mintázata azt is megmagyarázza, hogy a hímek prolaktinszintje miért nem magyarázta a tojó dezertálást.

A kortikoszteron a szaporodás és a túlélés közötti életmenet döntések fontos szabályozója, és ezért ennek a hormonnak a szintje hatással lehet a fitnessre (Blas és mtsai., 2007; Bonier és mtsai., 2009; Ricklefs és Wikelski, 2002; Wingfield és mtsai., 1995). Az alap- és a stresszindukált szintek biológiai hatása eltérő: míg az alapszintnek alapvetően metabolikus hatásai vannak, addig a kortikoszteron magasabb stresszindukált szinten, más hormonokkal összhangban, jelentős viselkedési változásokat válthat ki (Angelier és mtsai., 2009a; Hau és mtsai., 2010; Wingfield és Sapolsky, 2003). Azt találtuk, hogy az alap kortikoszteronszintek nem különböztek a nemek között, de a stresszindukált kortikoszteronszint magasabb volt a tojóknál, mint a hímeknél. A két nem közötti alapszintek hasonlósága arra utal, hogy a széki lilé tojók dezertálását nem energiadeficit okozza, hanem az a szaporodási stratégia része. Másrészt, a tojók hímekhez képest magasabb stresszindukált kortikoszteronszintje azt jelzi, hogy az adott szaporodás értéke alacsonyabb lehet a potenciálisan többször szaporodó poliandriás tojók számára, mint a hímek számára. Azonban a tojók egyedi kortikoszteronszintjei nem függhet össze a dezertálás valószínűségével.

Összefoglalva, ebben a tanulmányban azt vizsgáltuk, hogy a hormonszintek prediktálják-e a dezertálást egy olyan fajban, ahol az utóddezerterálás a természetes szaporodási rendszer része. Teszteltük Angelier és Chastel (2009) specifikus hipotézisét, miszerint a prolaktin stresszválaszt a szülői befektetés helyettesítő mérőszámának lehet tekinteni. Azt találtuk, hogy fiókák kelése közelében mérve sem a „stresszhormon”, a kortikoszteron, sem a „szülői hormon”, a prolaktin nem áll összefüggésben az utóddezerterálással. Míg eredményeink megerősítik azt az elképzelést, hogy a prolaktin stresszválasz mértéke a szülői befektetést jelezheti a mintavétel pillanatában, a vizsgálatunk cáfolja azt az értelmezést, hogy a prolaktin stresszválasz az általános szülői befektetést jelzi. Azt feltételezzük, hogy az utódelhagyás egy gyors folyamat ennél a fajnál, és nem biztos, hogy hormonális szabályozás alatt áll. Ennek a hipotézisnek a döntő tesztjéhez a prolaktin szekréciójának vagy receptorokhoz való kötődésének manipulálására lenne szükség, vagy a dezertálási viselkedés indukálására a párzási lehetőségek manipulálásával a lilék természetes élőhelyén.

III. rész

Utódgondozás egy feltételezetten kétszülős bogárfajban

13. fejezet

Túlnyomó nőstény-utódgondozás a nagyfejű csajkóban*

13.1. Bevezetés

A családi életet sokáig ideálisnak tartották: a kétszülős utódgondozású fajokban a nőstény és a hím kooperál a közös utódok felnevelésében. Trivers (1972) nagy hatású munkájában ismerte fel elsőként, hogy ez nem kötelezően van így: a családi élet tele van konfliktusokkal, és folyamatos harc folyik a nemek között. Az elmúlt 50 évben a kétszülős utódgondozás lett a nem rokon egyedek közötti kooperáció és konfliktus vizsgálatának egyik modellje (Houston és mtsai., 2005; Lessells, 2012; McGraw és mtsai., 2010). És számos elméleti és empirikus tanulmányban vizsgálták, hogy mely tényezők befolyásolják, hogy a szülők kooperálnak vagy sem az utódgondozás során (Harrison és mtsai., 2009; Hunt és Simmons, 2002; Klug és mtsai., 2012; Trumbo, 1996).

A kétszülős gondozás kialakulását és fennmaradását elősegítő egyik lehetséges, de keveset vizsgált tényező az, ha a két szülő különböző gondozási feladatokat lát el, azaz különböző feladatokra specializálódott (Barta és mtsai., 2014; Lessells, 2012). És az itt vizsgált nagyfejű csajkót gyakran említik úgy az irodalomban, mint a kétszülős utódgondozás és a különböző szerepekre való specializálódás egyik jó példáját a gerinctelenek között (lásd a 3.2. szakaszt): a hím gyűjti a leveleket az utódoknak, míg a nőstény táplálékgyótyot formál a begyűjtött levelekből.

Ebben a vizsgálatban a nagyfejű csajkó szaporodási viselkedését a természetes élőhelyén Észak-Magyarországon vizsgáltuk, és beszámolunk mind a felszín feletti levélgyűjtő tevékenységben megfigyelt nemek közötti munkamegosztásról, mind a költőkamrák állapotáról a fészekjáratokban.

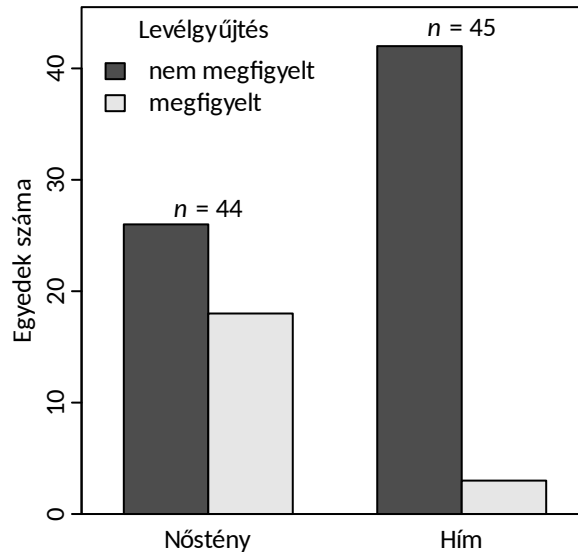
13.2. Módszerek

A nagyfejű csajkót a Mátrában Dorogháza község mellett vizsgáltuk (lásd a 3.3.2. szakaszt) 2013. április 15. és június 17. között és szeptember 12. és 27. között. Egyedileg jelölt bogarak levélgyűjtési viselkedéséről gyűjtöttünk adatokat. Április 15. és június 7. között 89 egyed (44 nőstény és 45 hím) egyedileg jelöltünk. Május 1. és június 12. között több mint 100 órát töltöttünk a terepen, és minden olyan esetet feljegyeztünk, amikor egy egyedileg jelölt egyed levelet gyűjtött. Az összegyűjtött levelekből a szülők táplálékgyótyokat formálhatnak az utódoknak, de levelek akár maguknak is táplálékul szolgálhatnak. Ezért annak érdekében, hogy megbizonyosodjunk róla, hogy a leveleket a táplálékgyótyok létrehozásához is gyűjtötték, néhány fészket kiástunk a föld alatti költőkamrák állapotának ellenőrzéséhez (2013. május 23-án és szeptember 12. és 27. között). A levélanyag gyűjtése során megfigyelt vagy nem megfigyelt egyedileg jelölt hímek és nőstények számának eloszlását 2×2 -es kontingenciatáblázatokban elemeztük Khi-négyzet és Fisher-féle egzakt tesztekkel.

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

13.3. Eredmények

A 89 megjelölt egyed közül 21-nél legalább egyszer megfigyeltünk levélgyűjtést. Míg a megjelölt egyedek száma megközelítőleg egyenlően oszlott meg a nemek között (44 nőstény és 45 hím), a levélgyűjtő egyedek eloszlása erősen a nőstények felé eltolt volt: 18 nőstény vs. 3 hím (13.1. ábra; Khi-négyzet teszt, $\chi_1^2 = 12,63$, $p < 0,001$). Ez a rendkívül egyenlőtlen eloszlás akkor is fennállt, ha csak azokat az egyedeket vettük figyelembe, amelyek feltehetően már párba álltak (azaz egy nőstényt és egy hímeket is megjelöltük ugyanannál a fészeknél): a 16 fészeknél befogott 16 nőstény és 16 hím közül nyolc nőstényt és nulla hímeket figyeltünk meg levélanyagot gyűjteni (Fisher-féle egzakt teszt, $p = 0,002$).



13.1. ábra: Egyedileg jelölt nagyfejű csajkó nőstények és hímek, amelyeknél megfigyeltünk (világosszürke) vagy nem figyeltünk meg (sötétszürke) levélgyűjtést.

Két olyan nőstény fészekjáratának az állapotát ellenőriztük május 23-án, amelyeket megfigyeltünk levélanyagot gyűjteni. Ez a két fészek három, illetve négy költőkamrát tartalmazott, amelyek levelekkel voltak teli, és egy tojást is találtunk az egyik költőkamránál. Szeptemberben, amikor az utódok már teljesen kifejlődtek, ellenőriztük 13 olyan nőstény és két olyan hím fészket, amelyeket májusban és júniusban megfigyeltünk levelet gyűjteni. Mind a 15 fészek tartalmazott költőkamrákat, és $6,5 \pm 4,56$ (átlag \pm SD) költőkamra volt a fészkekben. A két hím fészke nem tartalmazott kifejlett utódokat, csak egy, illetve két elpusztult lárvát. A 13 nőstény 12 fészkeben azonban $3,9 \pm 2,84$ kifejlett utód volt, egy fészekben pedig csak egy elpusztult lárva.

13.4. Diskusszió

Egy észak-magyarországi nagyfejű csajkó populációban az találtuk, hogy a szaporodási időszakban az egyedileg jelölt egyedek levélgyűjtő aktivitásában jelentős ivari különbség van: túlnyomórészt a nőstények voltak a felelősek a levelek fészekbe hordásáért. Mivel a 21 levélgyűjtő egyedből legalább 12 sikeresen szaporodott, arra a következtethetünk, hogy ezeket a leveleket legalább részben azért gyűjtötték, hogy azok az utódok táplálékául szolgáljanak.

Eredményeink bizonyos szempontból meglepőek tekintve, hogy ezt a fajt a szülők közötti szerepekre való specializálódás egyik jó példájaként írták le, ahol a hímek gyűjtik a leveleket az utódok számára

(pl. Clutton-Brock, 1991; von Lengerken, 1939; Wilson, 1971). Ennek az eltérésnek egyik nyilvánvaló magyarázata lehet, hogy a faj szülői viselkedésére vonatkozó áttekintések (Clutton-Brock, 1991; von Lengerken, 1939; Wilson, 1971) nagymértékben Schreiner (1906) részletes megfigyelésein alapulnak az akkori Oroszország déli területéről. Lehet úgy érvelni, hogy ugyanazon faj eltérő viselkedési mintázatokat mutathat egy, a Schreiner (1906) eredeti megfigyeléseitől több mint 1000 km-re található populációban. Ez az érvelés különösen azért tűnik elfogadhatónak, mert ennek a röpképtelen fajnak feltehetően alacsony a diszperziós képessége, és a Balkán-félszigeten más, közeli rokon *Lethrus* fajoknál intenzív fajképződést figyeltek meg (Kráľ és Hillert, 2013). Ez a magyarázat azonban mégsem valószínű, mert Emich (1884) Magyarországon figyelte meg a nagyfejű csajkókat, és ugyanazt az utódgondozó viselkedést írta le mint Schreiner (1906). Bár Schreiner (1906) több ponton nem ért egyet Emich (1884) megállapításaival, ugyanúgy írja le a nemek közötti munkamegosztást a levélgyűjtésben és a táplálékgyűjtésben, mint Emich (1884). Ebből arra következtethetünk, hogy Dél-Oroszországban és Magyarországon is hasonló volt az utódgondozó viselkedés több mint egy évszázaddal ezelőtt; mindkét helyen a hímek nagymértékben részt vettek a felszín feletti levélgyűjtésben.

Eredményeink egy másik lehetséges magyarázata az lehet, hogy ez a viselkedés csak az általunk vizsgált populációra jellemző. A nagyfejű csajkó egészen a közelmúltig gyakori faj volt Magyarországon, azonban a múlt századi intenzív mezőgazdasági tevékenység hatására élőhelyeinek nagy része megsemmisült, és mára már csak fragmentált populációkban található meg (Merkl és Vig, 2009). A megváltozott körülmények gyors viselkedési változásokhoz vezethetnek (vö. számos madárfaj közelmúltbeli viselkedésbeli változásai az urbanizációval összefüggésben, pl. Sol és mtsai., 2013). Úgy tűnik azonban, hogy ez a viselkedési mintázat nem korlátozódik a jelen tanulmányban vizsgált populációra, mivel nem dokumentált megfigyelések arra utalnak, hogy a vizsgált populációtól mintegy 100 km-re lévő Budai-hegységben a nagyfejű csajkó hasonlóan nőstények felé eltolt levélgyűjtő szerepre specializálódást mutat (Bérces S., nem publikált adatok).

Egyelőre nem ismert, hogy a nagyfejű csajkó hímeknek milyen szerepe van (ha van egyáltalán) az utódgondozásban, és hogy a hímek részt vesznek-e a föld alatti táplálékgyűjtésben. Két levélgyűjtő hím fészkeben ellenőriztük az utódokat, és ezek a fészkek költőkamrákat és elpusztult lárvákat tartalmaztak csak, azonban sajnos nem volt információnk ezeknél a fészkeknél a nőstények viselkedéséről. Így nem ismert, hogy ezekben az esetekben mekkora arányban gyűjtötték a hímek a leveleket a táplálékgyűjtőkhöz. Tizenöt levélgyűjtő nőstény fészket ástunk ki (kettőt májusban és 13-at szeptemberben), és ezeknél a fészkeknél nyolcnál a hím is jelölt volt. Azaz a hím a szaporodási időszak legalább egy részében jelen volt a fészkeknél, azonban ezeket a hímeket nem figyeltük meg levélanyagot gyűjteni. Így nem tudjuk, hogy részt vettek-e a felszín feletti utódgondozásban.

Összefoglalva, kimutattuk, hogy egy bogárfajban, ahol azt feltételezték, hogy az utódgondozás során szerepekre specializálódás van, a nemek közötti munkamegosztás eltér a hozzáférhető dokumentált esetektől. Ennek a rejtélynek a feloldásához a nemek szülői szerepének további vizsgálatára, és különösen a faj föld alatti viselkedésének feltárására lesz majd szükség.

14. fejezet

A felnőttkori ivararány és az egyedsűrűség hatása az utódgondozó viselkedésre*

14.1. Bevezetés

Még a kétszülős rendszerekben is, tehát ahol mindkét szülő gondoskodik az utódokról, sok fajnál a nőstények általában többet fektetnek a szülői tevékenységbe, mint a hímek (Kokko és Jennions, 2012; Quinn, 1990). Ennek a különbségnek az egyik magyarázata, hogy ha van spermiumkompetíció, akkor a nőstények nagyobb bizonyossággal rendelkeznek a származásról, mint a hímek (Queller, 1997). Azt várjuk, hogy a szülők a befektetéseiket a hímek közötti, a nőstényekért folyó verseny mértékéhez igazítják, amelyet nagymértékben befolyásol az egyedek denzitása (Manica és Johnstone, 2004) és a felnőttkori ivararány (ASR, a hímek aránya az adultak között, Houston és McNamara, 2002; Székely és mtsai., 2014). Korábban kevés munka vizsgálta azt, hogy az ASR hogyan befolyásolja a párzási viselkedést (pl. Le Galliard és mtsai., 2005; Vahl és mtsai., 2013), és a legtöbb elméleti és empirikus vizsgálat az operatív ivararány (OSR, a hímek aránya a szexuálisan aktív egyedek között) hatásaira koncentrált (pl. Emlen és Oring, 1977; Forsgren és mtsai., 2004; Pomfret és Knell, 2008). Fontos azonban különbséget tenni a kettő között, mivel az ASR a populáció demográfiai tulajdonságain alapul, míg az OSR az egyedek döntéseitől is függ, így nem tehető egyenlőségjel ennek a kettőnek a párválasztásra és az utódgondozásra gyakorolt hatásai közé (Carmona-Isunza és mtsai., 2017; Kokko és Jennions, 2008; Székely és mtsai., 2014).

Az elméletek szerint az eltolt ASR és a magas populációdensitás csökkenti a gyakoribb nem párzási lehetőségeit, és ezáltal növeli az intraszexuális kompetíció és a szexuális szelekció mértékét (Kokko és Jennions, 2008; Queller, 1997). Ha például az ASR a hímek felé eltolt, előfordulhat, hogy a hímek nem képesek gyorsabban szaporodni, mint a nőstények, mivel kicsi az esélyük arra, hogy új párt találjanak (Kokko és Jennions, 2008). Ezzel kapcsolatban számos tanulmány, elsősorban madarakat használva modellrendszerként, azt találta, hogy ilyen körülmények között a hímeknek többet kell az utódgondozásba fektetniük a fitnessük maximalizálása érdekében (Burley és Calkins, 1999; Kokko és Jennions, 2012; Liker és mtsai., 2013, 2014; Remeš és mtsai., 2015). Azonban hím többlet esetén nagyobb az esélye a páron kívüli párzásnak is, ami növeli a spermiumkompetíció kockázatát és csökkenti az apaság bizonyosságát. Ha alacsony az apaság bizonyossága, a nőstények nagyobb fitness nyereséghez juthatnak a gondozás révén, mint a hímek (Alonzo, 2010; Simmons, 2014; Trivers, 1972), ezért azt várjuk, hogy ilyenkor a hímek dezertálnak (Kokko és Jennions, 2012), vagy hogy többet fektetnek be az apaság biztosításába (Fromhage és mtsai., 2008; Yamamura, 1986) és kevesebbet az utódok gondozásba (Alonzo, 2010;

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

Fromhage és Jennions, 2016; Houston és McNamara, 2002; Neff, 2003; Westneat és Sherman, 1993). A dezertálás azonban nem biztos, hogy előnyös hímtolt ivararány esetén, ha kicsi az esély új pár találására.

Az apaság biztosítása különösen fontos lehet azoknál a fajoknál, ahol a tojásrakás folytonos az utódgondozás ideje alatt, ami miatt a spermiumkompetíció veszélye a teljes szaporodási időszakra kiterjed. Ezeknél a fajoknál a csökkent apasági bizonyosságra utaló jelek (például a hímek magas aránya által generált szociálisan kompetitív környezet) növelhetik a párörzést, miközben csökkenthetik az apai gondozásba való befektetést. A magas populációdensitás tovább erősítheti az eltolt ASR hatásait az egyedek közötti interakciók megnövekedett száma révén, ami még erősebb intraszexuális kompetíciót (Emlen és mtsai., 2005), és nagyobb spermiumkompetíciós kockázatot eredményez. Valóban számos tanulmány kimutatta, hogy pusztán az egyedsűrűség változása is befolyásolhatja a párzási viselkedést és a szaporodási sikert (pl. Jirotkul, 1999; Spence és Smith, 2005; Warner és Hoffman, 1980).

Ebben a vizsgálatban az ASR és az egyedsűrűség hatását vizsgáltuk a fészeknél töltött időre (járatban töltött idő), az utódgondozásra (levélgyűjtés gyakorisága) és a szaporodási sikerre (utódszám és utódminőség) a nagyfejű csajkónál féltermészetes körülmények között. Hipotéziseink szerint a hímek közötti intenzív intraszexuális kompetíció (vagyis hímek felé eltolt ASR vagy nagy egyedsűrűség) mellett a hímeknek több időt kell párörzéssel tölteniük vagy gyakrabban kell párzaniuk a partnerükkel, mert nagyobb a páron kívüli párzások kockázata, és/vagy mert gyakoribbak a riválisokkal való, időigényes összecsapások a járatnál. Ebben az esetben azt prediktáltuk, hogy a párok járatban töltött teljes ideje növekedni fog, mivel a párörzés és feltehetően a párzás is a fészekben történik. Ha a nőtények nem kompenzálják teljesen párjuk alacsonyabb befektetését (Harrison és mtsai., 2009), akkor a levélgyűjtés csökkenésére és kevesebb vagy kisebb utódokra is számítnak. Ellenkező esetben, ha az ASR nőtények felé eltolt, a hímek intenzívebb utódgondozását prediktáljuk, mivel nagyobb a bizonyosságuk az apaságban, és/vagy mivel kevesebb időt töltenek a betolakodókkal való küzdelemmel.

14.2. Módszerek

14.2.1. Terepmunka és kísérleti elrendezés

A terepi kísérletet Dorogháza közelében (lásd a 3.3.2. szakasz) a faj rövid aktív időszaka alatt 2014. április 23. és június 7. között végeztük. A szaporodási siker meghatározásához a fészkek kiásását 2014. szeptember 2. és 25. között végeztük.

Az ASR és az egyedsűrűség manipulálására 2×1 m-es parcellákat hoztunk létre, amelyeket műanyag virágágyasszegéllyel kerítettünk körbe. A kerítés körülbelül 0,15 m magas volt, ami elég volt ahhoz, hogy ezek a röpképtelen bogarak a parcellákban maradjanak. A tavaszi megjelenésükkor vadon befogott egyedeket egyedileg megjelöltük, és véletlenszerűen besoroltuk a kilenc lehetséges kísérleti kezelés egyikébe, amelyeket a három ASR-szint (hímek aránya: 0,25, 0,5, 0,75) és a három egyedsűrűségi szint (4, 8, 12 egyed) teljes faktoriális kombinációja adott. Mindegyik kezelési kombinációból három ismétlést készítettünk, így összesen 27 parcellánk volt, amelyek 216 egyedeket tartalmaztak. Hogy megkönnyítsük az egyedek viselkedésének megfigyelését (lásd alább), a parcellákat a terepen négyes (hat csoport) vagy hármas (egy csoport) csoportokba rendeztük. A parcellák csoportjai egymástól $225 \pm 26,7$ m (átlag \pm SE) távolságra helyezkedett el, és az egy csoporton belüli parcellák mindig eltérő kezelésben részesültek.

14.2.2. Viselkedési adatok

Az egy csoporton belüli parcellákat ugyanazon a napon, a csoportokat pedig egymást követő napokon figyeltük meg, hogy minden csoportról a szaporodási időszak megközelítőleg azonos időpontjában gyűjtünk adatokat. Hat csoportot négyszer, míg egy csoportot csak háromszor figyeltünk meg a szaporodási időszak hirtelen befejeződése miatt (amikor az egyedek mélyebbre ássák magukat, és jövő tavaszig a föld alatt maradnak). Az egyes parcellákban a bogarak felszín feletti tevékenységét egy webkamera (Logitech C920) segítségével rögzítettük, amit a parcella felett egy erre a célra készített állványra erősítettünk. Egyszerre két webkamerát csatlakoztattunk egy netbook számítógéphez (Acer Aspire V5), és 2304×1296 pixeles videót rögzítettünk 1 fps képkockasebességgel. Két netbookot használtunk egyszerre, így mind a négy parcellát egyszerre rögzíthettük egy csoportban. A netbookokat egy DC-AC inverterhez (east CL300-12) csatlakoztatott 12 V-os munkaakkumulátor (Banner Energy Bull 956) látta el árammal. Az egyedek viselkedését minden felvételi napon 8 órán keresztül, 10:00 és 18:00 óra között rögzítettük, hogy ellenőrizni tudjuk, hogy a manipulációk befolyásolják-e a bogarak napi aktivitási mintázatait (lásd alább). Ezek az adatrögzítési órák egybeesnek a faj fő felszín feletti tevékenységi idejével a szaporodási időszakban. A felvételeket esetenként az esős időjárási körülmények miatt szüneteltettük vagy későbbre halasztottuk, és így a parcellák teljes napi felvételi ideje $7,26 \pm 0,14$ óra (átlag \pm SE) volt.

A videófelveledek elemzése az mwrap eseményrögzítő szoftverrel történt (Bán és mtsai., 2017). Feljegyeztük (1) a fészken kívül töltött időt és (2) a sikeres levélgyűjtési eseményeket (amikor az egyed levelet vitt be egy fészekbe). Az egyedek gyakran sok időt töltöttek a fal mentén körbe-körbe járással, ami valószínűleg nem a levélgyűjtéssel vagy a párkereséssel függött össze, hanem egy sok taxonban jól ismert thigmatikus viselkedés (Blokland és mtsai., 2004; Schütz és Dürr, 2011). Ezért a fal mellett eltöltött időt kizártuk a teljes megfigyelési időből. Mivel a felvételeken gyakran nem lehetett megkülönböztetni az egyedeket és a nemeket, ezért csak az egyedek összegzett tevékenységét rögzítettük az egyes parcellákon. A videókat három megfigyelő elemezte. Az eredményeket nem befolyásolta a megfigyelő személye, mivel a megfigyelő random faktor (három szinttel) hozzáadása a végső statisztikai modellekhez (lásd alább) nem növelte szignifikánsan a modellek illeszkedését (minden $p \geq 0,400$).

14.2.3. Statisztikai elemzések

Mivel az adatokat minden parcelláról a szaporodási időszak körülbelül azonos szakaszában és a nap azonos óráiban gyűjtöttük, a 3 vagy 4 nap adatait (lásd fent) minden parcella esetében átlagoltuk. A viselkedési változókat 8 órára számítottuk (azaz a kedvezőtlen időjárás miatti rövidebb felvételeknél az adatokat 8 órára becsültük), és elosztottuk a parcellában lévő egyedek számával. Két viselkedési válaszváltozót vizsgáltunk. A járatban töltött idő időtartamát (fészekörzés) a teljes aktív idő (megfigyelési idő mínusz a falnál töltött idő, lásd fent) és a fészken kívül töltött idő különbségeként számítottuk ki. Az utódok táplálékkal való ellátásának gyakorisága az egy nap alatt megfigyelt levélgyűjtési események száma volt. Az utódok számát a parcellákban az egy nőstényre eső utódok számával számoltuk.

A parcellákon belül az egyedek viselkedését befolyásolhatja a hét parcellacsoport földrajzi elhelyezkedése a terepen (például az eltérő mértékű növénytakaró befolyásolhatja a táplálékgolyókhoz megfelelő levelek begyűjtéséhez szükséges időt); ezért az elemzésekben lineáris kevert modelleket (LMM) használtunk az lme4 csomagból (1.1-12 verzió, Bates és mtsai., 2015) a csoportazonosítóval mint random faktorként. A viselkedési válaszváltozókat természetes alapú log transzformáltuk, hogy biztosítsuk a reziduálisok normalitását és homoszkedaszticitását. A magyarázó változók az ivararány (faktor három szint-

tel), az egyedsűrűség (faktor három szinttel) és ezek interakciója volt. A bemutatott eredmények modellösszehasonlítások valószínűségi arány tesztjeiből (LRT) származnak. A végső elemzésekben nem használtuk magyarázó változóként a napszakot (órák), mivel az egyedsűrűség, az ivararány és a megfigyelés órája közötti interakció egyik vizsgált viselkedési válaszváltozó esetében sem volt szignifikáns, azaz a manipulációk nem befolyásolták az egyedek napi aktivitási mintázatát (LMM-ek a parcellaazonosítóval a csoportazonosító random faktoron belül, LRT-k a harmadrendű interakciókra, minden $p \geq 0,174$).

Az utódok számát és méretét (az utódok tömege, torsiúsága, agyarhossza a parcellára átlagolva) a viselkedési változók modelljeivel azonos random struktúrájú és azonos magyarázó változókkal rendelkező LMM-ek segítségével elemeztük. A modell reziduálisok normális eloszlásának biztosítására az utódok számát természetes alapú log transzformáltuk az elemzésekben. Az utódok ivararányának vizsgálatára általánosított lineáris kevert modellt (GLMER) alkalmaztunk binomiális hibaeloszlással.

A nem szignifikáns interakciós tagokat (LRT-k, minden $p \geq 0,065$) nem mutatjuk be az eredményekben, és ezeket eltávolítottuk a modellekből a fő hatások tesztelése előtt. Az utódok száma esetében a szignifikáns egyedsűrűség \times ASR interakciót továbbvizsgáltuk úgy, hogy a hímek felé eltolt kezelést a másik két ivararányal szemben vizsgáltuk kontrasztokkal (-1, -1, 2 kontraszt a 0,25, 0,5 és 0,75 ASR esetén) mindegyik egyedsűrűség kezelési szinten belül külön-külön általános lineáris hipotézis tesztekkel (GLHT) a `multcomp` csomag segítségével (1.4-6 verzió, [Hothorn és mtsai., 2008](#)).

14.3. Eredmények

14.3.1. Viselkedés

A fészekőrzés időtartama szignifikánsan nőtt a hímek arányának növekedésével (LRT-k, $\chi^2_2 = 12,111$, $p < 0,001$, [14.1a.](#) ábra) és az egyedsűrűséggel ($\chi^2_2 = 6,866$, $p = 0,032$).

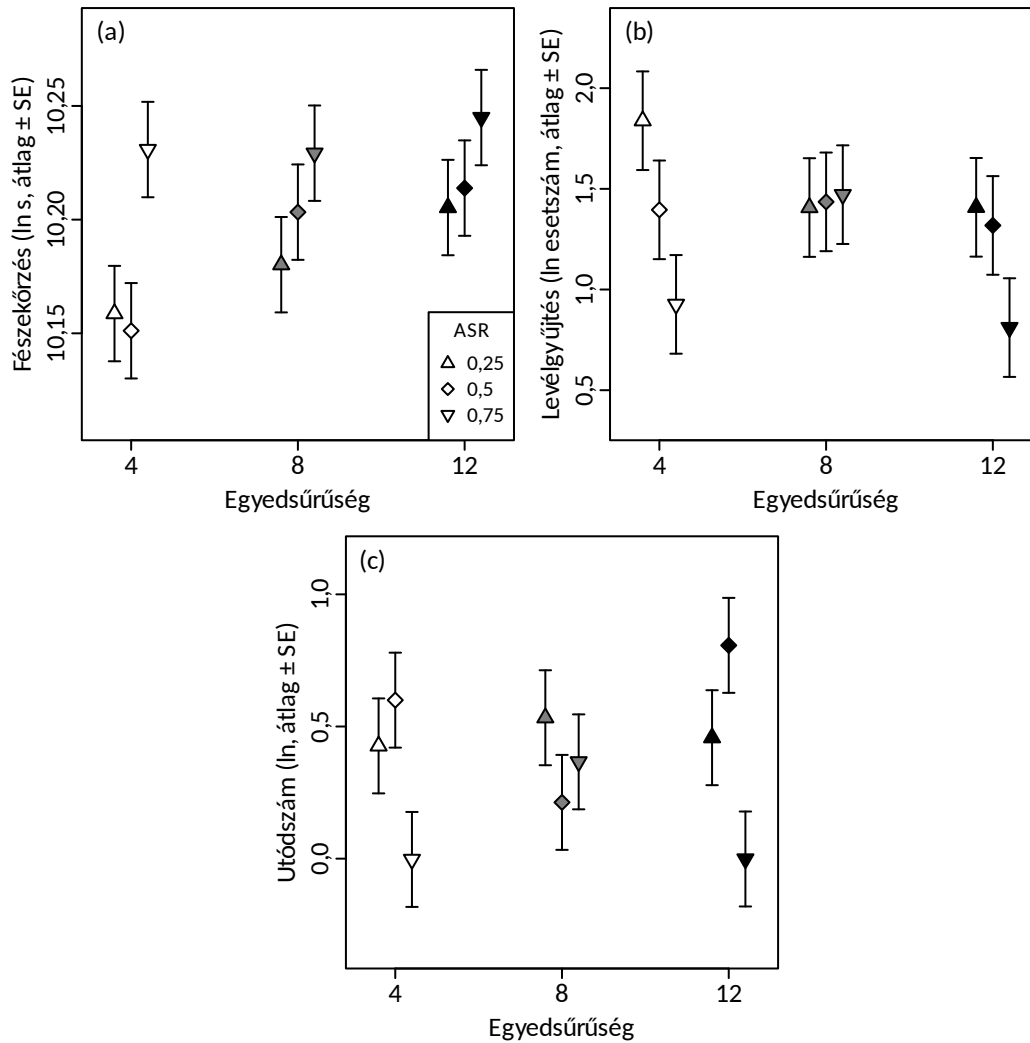
Az utódok ellátása, azaz a levélgyűjtés a hímek arányának növekedésével csökkenő tendenciát mutatott ($\chi^2_2 = 5,591$, $p = 0,061$, [14.1b.](#) ábra), azonban az egyedsűrűség hatása nem volt szignifikáns ($\chi^2_2 = 2,432$, $p = 0,296$).

14.3.2. Szaporodási siker

A 27 parcellából összesen 72 utódot számoltunk meg: 70 élőt és 2 elpusztultat. Parcellánként átlagosan 2,67 utód volt (tartomány: 0–13). Kilenc parcella nem tartalmazott utódokat, közülük hét a hímek felé eltolt ASR kezeléshez tartozott (a kilenc ilyen kezelésű parcella 78%-a), egy a nőstények felé eltolt (11%) és egy (11%) a kiegyensúlyozott ASR-kezeléshez.

Az utódok száma esetében az ASR és az egyedsűrűség közötti interakció szignifikáns volt ($\chi^2_4 = 10,307$, $p = 0,036$, [14.1c.](#) ábra). A hímek felé eltolt ASR kezelést a másik két ivararány kezeléssel szemben vizsgálva (GLHT kontraszt: -1, -1, 2 a 0,25, 0,5 és 0,75 ASR-hoz) az utódok száma alacsonyabb tendenciát mutatott az alacsony egyedsűrűség kezelési szint esetében ($z = 2,351$, $p = 0,055$), míg alacsonyabb volt a magas egyedsűrűség kezelési szint esetében ($z = 2,885$, $p = 0,012$), továbbá nem volt szignifikáns különbség a közepes egyedsűrűség kezelési szint esetében ($z = 0,031$, $p = 1,000$).

A 72 utódból 37 volt nőstény és 35 hím. Sem az egyedsűrűség, sem az ASR nem befolyásolta az utódok ivararányát a parcellákban (egyedsűrűség: $\chi^2_2 = 1,332$, $p = 0,514$; ASR: $\chi^2_2 = 2,007$, $p = 0,367$). Sem az ASR, sem az egyedsűrűség, sem ezek interakciója nem befolyásolta az utódok tömegét, torsiúságát, illetve a hím utódok esetében az agyar méretét ($n = 34$ hím és 33 nőstény utód; LRT-k, minden $p \geq 0,164$).



14.1. ábra: Az egyedsűrűség (egyedek száma 2 m²-en) és a felnőttkori ivararány (hímek aránya, ASR) kezelése hatása (a) a fészekőrzésre (az az idő, amit az egyedek a járatukban töltek), (b) az utódok ellátásának gyakoriságára (sikeres levélgyűjtési események száma) és (c) az egy nőstényre eső utódok számára. A becsült értékeket és a standard hibákat az ASR × egyedsűrűség interakciót tartalmazó LMM-ek fix hatásai alapján számítottuk, lásd a 14.2. szakaszt). Az azonos árnyalatú szimbólumok ugyanahhoz az egyedsűrűség kezeléshez tartoznak.

14.4. Diszkusszió

Ebben a vizsgálatban azt tanulmányoztuk, hogy az ASR és az egyedsűrűség hogyan befolyásolja a szülők viselkedését és a szaporodási sikert egy kétszülős rovarfajban. Eredményeink alátámasztják az apaság-biztosítási hipotézis predikcióit: ahogy az ivararány jobban a hímek felé tolódott el, az egyedek több időt töltek a járataikban. A fészekőrzés az egyedsűrűséggel is nőtt. A felszín feletti aktivitás ebből eredő csökkenése a hímek felé eltolt csoportokban a levélgyűjtési események és az utódok számának csökkenésében tükröződött, az utódszám csökkenés azonban csak kis és nagy egyedsűrűség esetén volt megfigyelhető. Az utódok méretét és ivararányát a kezeléseket nem befolyásolták.

Korábbi tanulmányok kimutatták, hogy ha az ASR hímek felé eltolt, a fészkek jobban ki vannak téve a betolakodók általi fenyegetéseknek, ezért a hímek várhatóan több időt töltenek párjuk őrzésével vagy

gyakrabban párzanak párjukkal, hogy elkerüljék a páron kívüli párzást, és hogy biztosítsák az apaságot (Takeshita és Henmi, 2010; Wada és mtsai., 1999). Eredményeink azt mutatják, hogy intenzív hím-hím verseny esetén az őrzés bizonyos esetekben fordítottan arányos az utódszámmal. Ez azzal magyarázható, hogy a szülők kevesebb időt fordítanak a táplálékgyűjtésre. A pár őrzése vagy a többszöri párzás egyaránt időigényes, és a táplálékgyűjtés trade-offban lehet ezekkel a tevékenységekkel. Az is előfordulhat, hogy a nőstények az utódok számát az apai utódgondozás szintjéhez, vagy legalábbis a szülők által biztosított források mértékéhez tudják igazítani. Például előfordulhat, hogy a nőstények nem kezdenek új költőkamrárt, amíg nem biztosítottak elegendő táplálékot a jelenlegi utódnak. Ez azt is megmagyarázhatja, hogy miért nem találtuk semmilyen hatását a kezeléseknél az utódok méretére. A hiányzó hatásokat azonban az is okozhatta, hogy a hímeltolt parcellákon, ahol a legnagyobb hatást vártuk az utódok méretére, az utódok száma alacsony (mindössze három) volt. Ezek az eredmények összhangban vannak más tanulmányokkal, amelyek konfliktust mutattak ki a szülők között az apaságról és az utódok számáról vagy minőségéről (Hopwood és mtsai., 2015; Jormalainen és mtsai., 2001; Takeshita és mtsai., 2011; de lásd Rodríguez-Muñoz és mtsai., 2011).

Eredményeink különböznek számos tanulmánytól, amelyek erős intraszexuális kompetíció esetén intenzívebb hím utódgondozást prediktálnak a párzási lehetőségek korlátozott száma miatt (Balshine-Earn és Earn, 1998; Burley és Calkins, 1999; Kokko és Jennions, 2008, 2012; Liker és mtsai., 2013; de lásd: Fromhage és Jennions, 2016). Sok ezek közül a tanulmányok közül azonban olyan madár modellrendszerre összpontosított, ahol az utódgondozás általában a spermiumkompetíció befejeződése után kezdődik, és kevés vizsgálat van a változatosabb szaporodási rendszerrel rendelkező rovarokon (Hunt és House, 2011). Például az olyan fajoknál, mint a nagyfejű csajkó, ahol a páron kívüli párzás veszélye az utódgondozás végéig fennáll, előfordulhat, hogy a megnövelt gondozás nem előnyös intenzív kompetíció mellett, és a hímeknek inkább az apaság biztosításába kell többet fektetniük.

Vizsgálatunk hiányossága, hogy a felvételeken nem lehetett megkülönböztetni a hímeket és a nőstényeket, és így nincs adatunk a nemek esetlegesen különböző aktivitási mintázatairól. Lehetséges például, hogy a nőstények több gondozással kompenzálni tudják az alacsony apai befektetést. A kétszülős fajok esetében azonban azt várjuk, hogy a kompenzáció csak részleges lesz, mert különben a kétszülős rendszer nem lenne evolúciósan stabil (McNamara és mtsai., 2003; Simmons és Ridsdill-Smith, 2011a; Trumbo, 2012). Így a nőstény kompenzáció jellemzően csökkenti, de nem szünteti meg az ASR apai gondozásra gyakorolt hatását. Ezért vizsgálatunk eredményeit az apai befektetések manipulációjának konzervatív becsléseként kell értelmezni. Azt is meg kell jegyezni, hogy ezekkel az adatokkal nem tudjuk vizsgálni, hogy a csökkenő levélgyűjtést a hímek közötti nagyobb kompetíció okozta-e, vagy az, hogy kevesebb utód számára volt szükség levélre. Mivel azonban a párok egyszerre csak egy utód számára gyűjtik a leveleket, az utódok teljes száma nem feltétlenül befolyásolja az adott megfigyelési napon az utódok ellátásába való befektetést. Az utódok nélküli parcellák nagy százaléka hímeltolt ASR mellett szintén befolyásolhatja eredményeinket, mivel nincs információnk az utód nélküli bogarak föld alatti viselkedéséről. Feltételeztük továbbá, hogy a fészekőrzés az apaság biztosítását méri, azonban az utódgondozó viselkedés bizonyos formái (pl. járatás, táplálékgyűjtés) ugyancsak a föld alatt zajlanak. Az eredményeink szerint azonban azok az egyedek, akik több időt töltöttek a járatásban, kevesebb levelet gyűjtöttek és kevesebb utódjuk lett. Ezért a fokozott intraszexuális kompetíció mellett megfigyelt fészekőrzés-növekedés leginkább a fokozott párőrzéssel magyarázható, és nem pedig több utódgondozással.

Vizsgálatunk további korlátja, hogy a bekerített területek féltermészetes környezetet biztosítottak, és a parcellák falai sok egyedet megzavartak, mivel gyakran falkövető magatartást tanúsítottak. Mivel azon-

ban minden parcella hasonló körülmények között volt, és mivel a falnál töltött időt kizártuk a teljes megfigyelési időből, ez nem torzíthatja jelentősen az eredményeinket. Meggyőződésünk, hogy a vizsgálatunk továbblépés a laboratóriumi kísérletekhez képest azáltal, hogy azt az egyedek természetes élőhelyén végeztük.

Továbbá nem zárhatjuk ki, hogy a kísérlet során történtek sikeres fészekátvételi kísérletek a riválisok által (tudjuk, hogy a természetes populációkban történik párváltás, Kosztolányi A. személyes megfigyelés). A rezidens-betolakodó játékelméleti modellek (Maynard Smith, 1982) alapján azt várjuk, hogy a legtöbb összecsapást a tulajdonosok nyerik meg, de az elkerített környezet növelheti a gyengébb minőségű hímek agresszivitását, mivel kevés vesztenivalójuk van. Ez a megnövekedett „deszperádó hatás” (Grafen, 1987) alternatív magyarázatot adhat az eredményeinkre, mivel az magasabb lehet a hímek felé eltolt csoportokban, és megváltoztathatja a rezidensek viselkedését úgy, hogy csökkenti motivációjukat az utódok ellátására.

Összefoglalva, a vizsgálatunk egy új példát szolgáltat az ASR és az egyedsűrűség fontosságára a szaporodási rendszerek alakításában. Kimutattuk, hogy a nagyfejű csajkóban a hímek közötti magas intra-szexuális kompetíció mellett az egyedek többet tartózkodtak a járatukban, ami a szülői befektetés és az utódszám csökkenését eredményezte, ahogy ezt az apaságbiztosítási hipotézis alapján vártuk. Továbbá szignifikáns interakciót találtunk az ivararány és az egyedsűrűség között az utódszám tekintetében, ami összetettebb összefüggést sejtet az ASR és az egyedsűrűség között. A legtöbb kétszülős rovarfajban a hímek fő feladata a fészek védelme (Suzuki, 2013). Azt javasoljuk azonban, hogy a hímek jelenlétét a fészeknél körültekintőbben kell értelmezni, és több munkára van szükség a kétszülős szociális állapot („két potenciális szülő jelenléte”, Parker és mtsai., 2015) elkülönítésére a kétszülős utódgondozástól.

15. fejezet

Rezidens-betolakodó összecsapások testméretfüggése*

15.1. Bevezetés

Bár az agonisztikus viselkedésnek számos formája létezik, az alapelvek általában azonosak: ugyanazon faj két egyede (leggyakrabban két hím) verseng egy korlátozott erőforrásért vagy az ellenkező nemű egyedekkel való párzás lehetőségéért. Ez az intraszexuális konfliktus fontos aspektusa a szexuális szelekciónak is, ami a fegyverek, díszek, különböző párzási taktikák evolúciójához vezet, és alakítja a párzási rendszereket (Buzatto és Firman, 2016; Simmons és Ridsdill-Smith, 2011b).

Számos játékelméleti modell tesz predikciókat az összecsapások kimenetelével kapcsolatban (Arnott és Elwood, 2009; Enquist és Leimar, 1983; Maynard Smith és Parker, 1976; Payne, 1998). Ezek a modellek elsősorban abban különböznek, hogy hogyan magyarázzák az egyed ellenségét megbecsülő folyamatát (Arnott és Elwood, 2009; Junior és Peixoto, 2013; Taylor és Elwood, 2003), azonban abban többnyire egyetértenek, hogy az összecsapás kimenetelét valószínűleg a versenytársak relatív vagy abszolút erőforrás megtartó potenciálja határozza meg („resource holding potential”, RHP, Parker, 1974). Az RHP-hez kapcsolódó jellegek az egyedek olyan morfológiai (pl. testméret, fegyverméret) és fiziológiai (pl. energiatartalékok mobilizálása, androgének szintje) tulajdonságai, amelyek befolyásolhatják a teljesítményüket az összecsapásokban (Briffa és Sneddon, 2007; Vieira és Peixoto, 2013).

Mivel az ellenfelek győzelmi esélyei szinte soha nem egyenlőek (például az egyik egyed erősebb vagy nagyobb, mint a másik), az összecsapások általában aszimmetrikusak (Maynard Smith és Parker, 1976). Míg a fent említett modellek gyakran tudják prediktálni az agonisztikus találkozások kimenetelét ha fennáll RHP aszimmetria, az összecsapások ennél összetettebbek lehetnek. Például, ha az aszimmetriának egynél több forrása van, az alacsonyabb RHP-vel rendelkező egyedeknek is lehet esélye a győzelemre. A rezidens-betolakodó interakciók az egyik legismertebb eset, ahol az RHP aszimmetria mellett szerep aszimmetria is van. Laboratóriumi és terepi vizsgálatok kimutatták, hogy a legtöbb ilyen interakciót a rezidensek nyerik meg, még akkor is, ha kisebbek, mint a betolakodók (Jennions és Backwell, 1996; Junior és Peixoto, 2013; Kemp, 2000; Kemp és Wiklund, 2004; Turner, 1994). A rezidenseknek ez a magas sikerességi rátája több okra is visszavezethető (Kemp és Wiklund, 2001), amely magában foglalja többek között a rezidensek jobb kompetíciós képességét, amely lehetővé tette számukra, hogy eleve megszerezzék az erőforrást, vagy a magasabb motivációt az erőforrás megtartásra, mivel az nagyobb értékkel bír számukra, hiszen például úgy szerezték meg, hogy megnyertek egy összecsapást egy korábbi rezidenssel szemben. Így azokban az esetekben, amikor a betolakodó nyer, általában lényegesen magasabb RHP-vel rendelkezik (például nagyobb), mint a rezidens, és ezek az összecsapások általában hosszúak és erősen eszkalálódnak (Bridge és mtsai., 2000; Turner, 1994).

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

Ebben a vizsgálatban két RHP csoportból (nagy és kis testméret) származó betolakodók agonisztikus viselkedését és győzelmi sikerét vizsgáltuk úgy, hogy rezidens-betolakodó összecsapásokat rendeztünk a nagyfejű csajkóknál, ami a gyakori hím-hím összecsapások miatt egy kiváló jelölt a rezidens-betolakodó interakciók vizsgálatára. Egy terepi kísérletben teszteltük a nagy és kis betolakodók agonisztikus viselkedését random, ismeretlen méretű rezidens hímekkel szemben. Predikcióink a következők voltak: (1) A betolakodók kevesebb verekedést nyernek, mint a rezidensek. (2) A kis betolakodók kevesebb összecsapást kezdeményeznek, és nagyobb valószínűséggel veszítenek, ha harcba bocsátkoznak, mint a nagy betolakodók. (3) Az összecsapások hosszabbak és gyorsabban eszkalálódnak, ha a betolakodó nagy méretű, vagy ha a betolakodó megnyeri az összecsapást. (4) Az összecsapás időtartama a szaporodási időszak alatt növekszik, ahogy az üres járatok száma csökken.

15.2. Módszerek

15.2.1. Vizsgálati egyedek

A kísérletet a nagyfejű csajkó természetes élőhelyén végeztük Csobánkán (lásd a 3.3.2. szakaszt) 2016. április 15. és május 6. között. Ebben az időszakban a párok már kialakultak, és gyakran láttunk verekedő hímeket a járatok előtt. 85 vadon befogott hím (amikből kilencet később kizártunk az elemzésekből, lásd alább) választottunk ki két méretkategóriából: nagy (pronotum szélessége $\geq 13,0$ mm, $n = 43$) és kicsi (pronotum szélessége $\leq 12,0$ mm, $n = 42$), amelyeket a vizsgált populáció felső és alsó kvartilisei alapján határoztunk meg (a szaporodási időszak elején random befogott és lemért 107 hím pronotum adatai alapján, $12,49 \pm 0,76$ mm, átlag \pm SD). A testméret és a testtömeg az RHP leggyakrabban használt mértékei (Vieira és Peixoto, 2013), és nagyfejű csajkó esetében azért választottuk a pronotum szélességet, mert ez erősen és pozitívan korrelál a testhosszal (Pearson-féle korrelációk, $n = 107$, $r = 0,941$, $p < 0,001$), az agyarhosszal ($r = 0,805$, $p < 0,001$) és a testtömeggel ($r = 0,812$, $p < 0,001$). A hímeket a terepen a földfelszínről gyűjtöttük be, és így nem volt adatunk korábbi verekedési tapasztalataikról, ami befolyásolhatja a járatátvitel megkísérlésére irányuló motivációjukat („winner-loser” hatás, Hsu és Wolf, 1999). Ezt a hatást azzal minimalizáltuk, hogy az egyedeket a befogás után $2,3 \pm 1,3$ óráig (átlag \pm SD, de legalább fél óráig) egy 1×1 m-es, műanyag ágyásszegéllyel körbekerített területen fogságban tartottuk, ami elegendőnek tűnt ahhoz, hogy elkezdjenek új járatot keresni.

15.2.2. Viselkedési tesztek

A viselkedési teszteket a bogarak fő napi aktivitási időszakában 12:00 és 18:00 óra között végeztük. Az egyedeket véletlenszerűen választottuk ki, és egy olyan járat elé helyeztük, ahol korábban megfigyeltünk rezidens hímeket, és amiről tudtuk, hogy bent van a járatban. A rezidens méretéről nem gyűjtöttünk adatot, mivel a viselkedési tesztet megelőző bármilyen zavarás növelhette volna a járat elhagyásának esélyét, és mivel a kísérlet után általában bizonytalan volt az eredetileg rezidens hím holléte. Mivel azonban a rezidenseket véletlenszerűen választottuk ki, azt feltételezzük, hogy a kis és nagy betolakodóknak átlagosan hasonló mérettartományba tartozó tulajdonosokkal kellett szembenézniük.

Annak biztosítására, hogy a betolakodó a járat közelében maradjon, a prothorax és a mesothorax találkozásánál egy vékony damilt (0,16 mm átmérőjű, Silstar) kötöttünk köré, amelyhez egy vastagabb, 65 cm hosszú damilt (0,40 mm átmérőjű, Nevis) erősítettünk. Ezt a „pórázt” egy fémrúdhoz kötöttük, ami kb. 70°-os szögben 10 cm-re a járat bejáratától volt a földre szúrva, és így lehetővé tette a betolakodó számá-

ra, hogy bemenjen a járatba. Kilenc esetben (4 kicsi és 5 nagy hím) a damil összegabalyodása korlátozta a betolakodók mozgását. Ezeket a próbákat kizártuk az adatokból, így az elemzésekben a mintaszám 76 hím (38 kicsi és 38 nagy) volt. Miután a hímet a járat elé helyeztük, a viselkedést 15 percig rögzítettük egy akciókamerával (SJ4000, SJCAM), amely egy power bankhoz (TL-PB10400, TP-Link) volt csatlakoztatva. Minden próba után megjelöltük a járatot, és elengedtük a hímet. Az egyes járatokat és betolakodókat csak egy próbában használtunk.

A videófelvételeket egy személy (R.M.E.) elemezte a betolakodók méretkategóriájának ismerete nélkül. A próbákat a Solomon Coder videóelemző szoftverrel (béta 17.02.15, Péter, 2011) kódoltuk 0,2 másodperces időfelbontással. A felvételeken az agonisztikus viselkedés öt szakaszát különítettük el: (1) betolakodás (a betolakodó nem, vagy csak részben látszik ki a járatból általában addig, amíg a rezidens hím a fejével ki nem tolja); (2) pózolás (a két egyed a járat bejáratánál egymással szemben áll felemelt fejjel és tágra nyitott rágókkal); (3) kitörés (a pózolásnál felvett testtartás megtartása mellett az egyedek apró mozdulatokat hajtanak végre az ellenfél irányába fizikai érintkezés nélkül); (4) megragadás (az egyedek birkózásba kezdenek egymás rágóinak megragadásával, miközben az egyedek lábai egymás köré csavarodnak); (5) átfordítás (az ellenfél oldalára vagy hátára való fordítása). Az összecsapás bármely szakaszban véget érhet vagy folytatódhat az agonisztikus viselkedés egyes szakaszainak ismétlésével, amíg az egyik egyed vissza nem vonul.

15.2.3. Viselkedési változók

Az elemzés során a következő változókat számoltuk ki: az időt, amíg a betolakodó a földre helyezést követően elérte a járat bejáratát (a kísérlet kezdetén a rossz irányba induló egyedeket visszairányítottuk a járat felé), a felszín feletti összecsapás előfordulását és időtartamát, valamint a betolakodási események és a felszín feletti összecsapásszakaszok (pózolás, megragadás, átfordítás; a definíciókhoz lásd az előző szakaszt) latenciáját, előfordulását és időtartamát. A kitörési viselkedés esetén rögzítettük az összecsapás alatti mozgások számát, valamint a viselkedést mutató hím státuszát (betolakodó vagy rezidens). Mivel maga a betolakodás is lehet az agresszió egyik formája, ezért azt az összecsapás felszín alatti szakaszának tekintettük. Így az összecsapás időtartamát kétféleképpen mértük: a felszín feletti összecsapás időtartamként és az összecsapás teljes időtartamként, amely magában foglalta a betolakodás időtartamát és a felszín feletti összecsapás időtartamát is. És így megkülönböztettük a felszín feletti összecsapás és a teljes összecsapás előfordulását is.

Az összecsapás kimenetelét a betolakodó szemszögéből határoztuk meg. Négy lehetséges kimenetel volt: elhagyás (a betolakodó harc nélkül hagyta el a járat környékét), vereség (a betolakodó vereség után távozott), maradás (a betolakodó harc nélkül a járatban maradt) vagy győzelem (a betolakodó a járatban maradt, miután megnyerte az összecsapást). A verseny kimenetelét két kategóriába sorolva is elemeztük, ahol az elhagyást és a vereséget együtt „kudarcnak”, míg a győzelmet és a maradást „sikernek” tekintettük.

15.2.4. Statisztikai elemzések

Az összecsapás, illetve a szakaszainak az előfordulását binomiális általánosított lineáris modellekkel (GLM) teszteltük, ahol a függő változó az adott szakasz megléte vagy hiánya az összecsapás során, míg a magyarázó változó a méretkategória volt. A kitörési események számának méretkategóriák közötti különbségének tesztelésére lineáris kevert modellt (LMER az lme4 csomagból, 1.1-13 verzió, Bates és mt-sai., 2015) használtunk, ahol az események száma (válaszváltozó) természetes alapú log transzformálva

volt, és az összecsapás azonosítója random faktorként szerepelt. Ebben a modellben a magyarázó változók a küzdő fél státusza (rezidens vagy betolakodó), a betolakodó méretkategóriája (nagy vagy kicsi) és a két változó közötti interakció voltak.

A teszt kezdetétől a fészek bejáratának eléréséig eltelt időt a méretkategóriák között kétmintás t -teszttel hasonlítottuk össze természetes alapú log transzformált adatokon. Az összecsapás aktív idejét úgy határoztuk meg, hogy a teljes felvételi időből kivontuk azt az időt, amíg az egyedek elérték a járat bejáratát. A különböző viselkedési események időtartamát arányokká alakítottuk úgy, hogy az esemény időtartamát elosztottuk az összecsapás aktív idejével. Az összecsapás időtartam arányát (teljes vagy felszín feletti) és az egyes összecsapásszakaszok időtartam arányát logit transzformáltuk (Warton és Hui, 2011) és lineáris modellekkel (LM) elemeztük. Ezekben a modellekben a magyarázó változók a betolakodó méretkategóriája (kétszintű faktor), a kísérlet kezdete óta eltelt napok száma (szezón) és ezek interakciója voltak. Az összecsapás logit transzformált időtartama aránya és az összecsapás kimenetele (győzelem vagy vereség) közötti kapcsolatot kétmintás t -teszttel vizsgáltuk.

Az összecsapásszakaszok latenciájának az aktív idő kezdetétől az adott összecsapásszakasz első előfordulásáig eltelt időt vettük. A két méretkategória latenciáit Cox-regressziós modellekkel elemeztük (survival csomag, 2.41-3 verzió, Therneau, 2015). Ezekben a modellekben azokat az eseteket, amikor a betolakodó nem ment be a járatba, vagy nem kezdődött el összecsapás, cenzorált eseteknek tekintettük.

A betolakodó méretének az összecsapás kétszintű (siker vagy kudarc) kimenetelére gyakorolt hatását binomiális GLM-mel teszteltük. A betolakodó méretének az összecsapás négy szintű kimenetelére gyakorolt hatását (elhagyás, vereség, maradás vagy győzelem) multinomiális logisztikus regressziós modell (MLR) segítségével teszteltük az nnet csomagból (7.3-12 verzió, Venables és Ripley, 2002), és az lsmmeans csomag (2.25 verzió, Lenth, 2016) pairs függvényét használtuk a faktorszintek közötti különbségek vizsgálatára.

A binomiális GLM-ek, az LMER-ek, a Cox-regressziós modellek és az MLR modellek esetében valószínűségi arány teszteket (LRT) használtunk a változók szignifikanciájának tesztelésére. A nem szignifikáns interakciókat eltávolítottuk a fő hatások tesztelése előtt.

15.3. Eredmények

15.3.1. Az agonisztikus események előfordulása

A 76 próbából 60 alkalommal történt betolakodás (78,9%, 33 nagy és 27 kis betolakodó), és 17 esetben (22,4%, 11 nagy és 6 kis betolakodó) figyeltünk meg felszín feletti összecsapást, melyek mindegyikét megelőzte egy betolakodási esemény. A betolakodó mérete nem prediktálta az összecsapás előfordulását, illetve a felszín feletti összecsapás különböző szakaszainak előfordulását (15.1. táblázat).

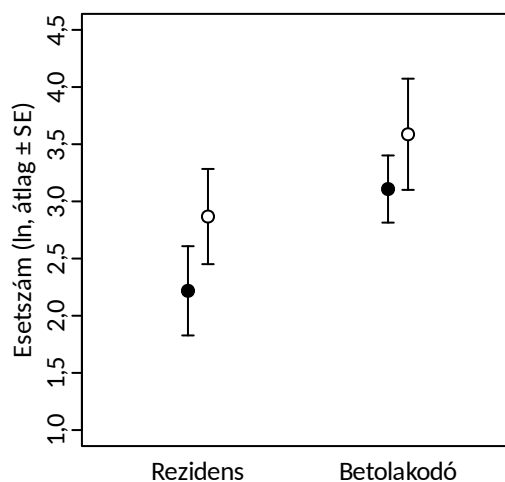
Kitörési eseményeket 14 próbában figyeltünk meg. A betolakodók több ilyen agonisztikus mozgást mutattak, mint a rezidensek (15.1. ábra, LMER, LRT-k, $\chi^2_1 = 6,513$, $p = 0,011$), méretkategóriájuktól függetlenül ($\chi^2_1 = 1,455$, $p = 0,228$). A hím státusz és a betolakodó méretkategória közötti interakció nem volt szignifikáns ($\chi^2_1 = 0,024$, $p = 0,877$).

15.3.2. Az agonisztikus események időtartama

A nagy betolakodók gyorsabban közelítették meg a rezidens járatát, mint a kis betolakodók (kétmintás t -teszt természetes alapú log transzformált adatokon, $t_{74} = 3,38$, $p = 0,001$).

15.1. táblázat: Az összecsapások szakaszainak előfordulása a nagy és kis betolakodók esetében (binomiális GLM-ek, valószínűségi arány tesztek, $df = 1$, a teljes összecsapás a felszín feletti összecsapást és a betolakodási eseményt együtt jelenti, lásd a 15.2.3. szakaszt).

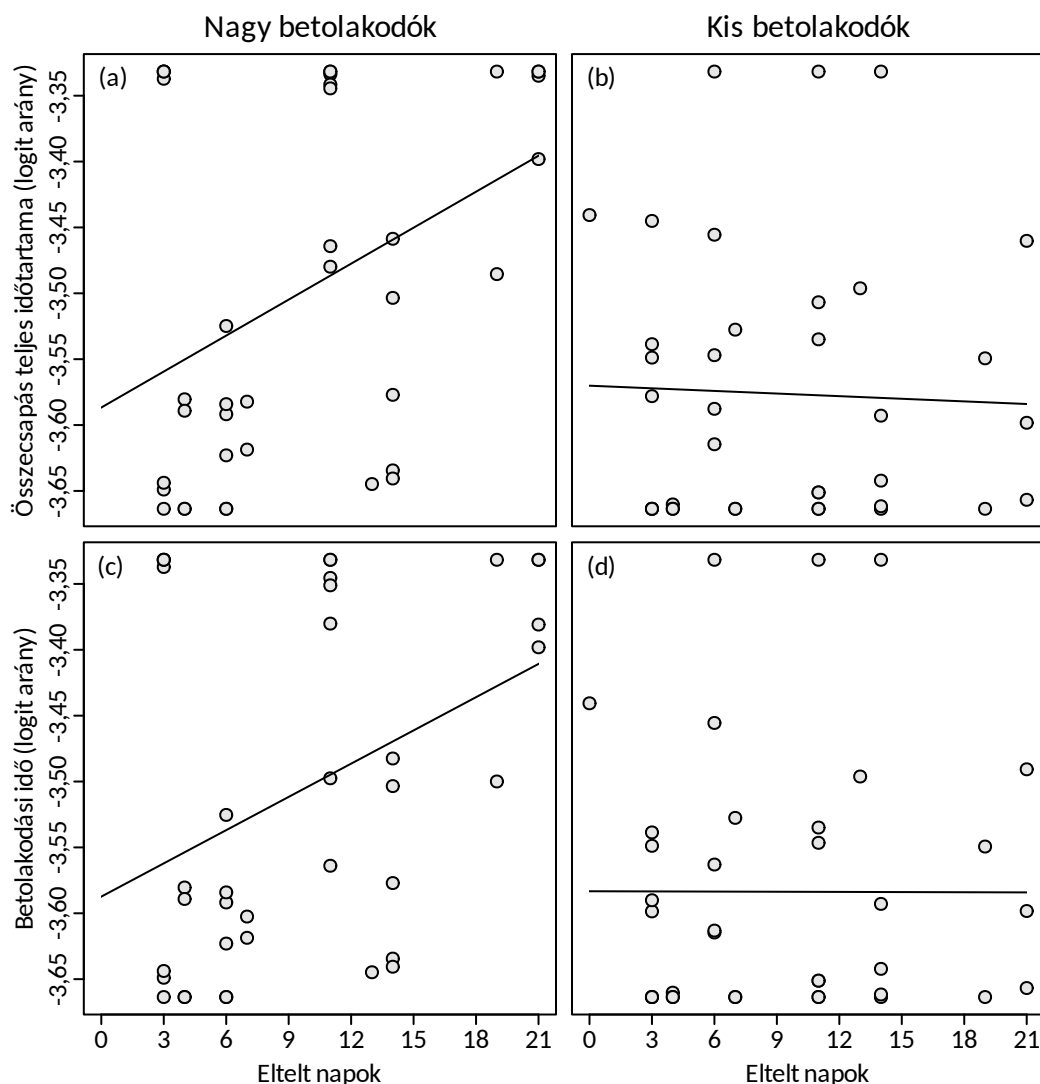
Válaszváltozó	Előfordulás (%)		χ^2	p
	Nagy betolakodók ($n = 38$)	Kis betolakodók ($n = 38$)		
Teljes összecsapás	86,84	71,05	2,907	0,088
Felszín feletti összecsapás	28,95	15,79	1,917	0,166
Betolakodás	86,84	71,05	2,907	0,088
Pózolás	26,32	15,79	1,278	0,258
Megragadás	21,05	13,16	0,842	0,359
Átfodítás	10,53	7,90	0,158	0,691



15.1. ábra: A rezidens vagy a betolakodó által mutatott kitörési események száma. Fekete pontok: nagy betolakodó tesztek, $n = 10$, fehér pontok: kis betolakodó tesztek, $n = 4$.

15.2. táblázat: A két betolakodó méretkategória (nagy és kicsi) és a kísérlet kezdete óta eltelt napok száma (szezón) hatása az összecsapás időtartamára és az összecsapás szakaszainak időtartamára (lineáris modellek, hiba $df = 73$ (interakció) és 74 (fő hatások), a fő hatások tesztelése előtt a nem szignifikáns interakciókat eltávolítottuk a modellekből).

Válaszváltozó	Méret	Eltelt napok	Méret \times eltelt napok
	$F (p)$	$F (p)$	$F (p)$
Teljes összecsapás			4,686 (0,034)
Felszín feletti összecsapás	0,223 (0,638)	0,644 (0,425)	2,920 (0,092)
Betolakodás	8,452 (0,005)	3,612 (0,061)	3,655 (0,060)
Pózolás	0,042 (0,838)	0,401 (0,524)	2,324 (0,132)
Megragadás	2,164 (0,146)	0,366 (0,547)	3,847 (0,054)
Átfodítás			4,353 (0,040)



15.2. ábra: Változások az összecsapások teljes időtartamában (a betolakodási idő és a felszín feletti összecsapás idejének összege, a és b) és a betolakodási események időtartamában (c és d) a megfigyelési napok (szezón) során a nagy (a és c, $n = 38$) és a kis (b és d, $n = 38$) betolakodók esetében. Az eltelt napok az első teszt óta eltelt napok számát jelenti.

Az összecsapás teljes időtartama esetében szignifikáns interakciót találtunk a kísérlet kezdete óta eltelt napok száma és a betolakodó mérete között (15.2. táblázat). Nagy betolakodók esetén az összecsapás teljes időtartama szignifikánsan nőtt az eltelt napok számával (LM, $F_{1,36} = 7,030$, $p = 0,012$, 15.2a. ábra), míg a kis betolakodóknál nem változott ($F_{1,36} = 0,052$, $p = 0,822$, 15.2b. ábra). Ezek az eredmények azonban leginkább a betolakodási idő különbségeiből adódtak (15.2c. és 15.2d. ábra), mivel a felszín feletti összecsapás időtartama nem különbözött a méretkategóriák között, és nem is változott a szezon során (15.2. táblázat). A nagy betolakodók szignifikánsan több időt töltöttek a járatban, mint a kis betolakodók, és a betolakodási idő nem szignifikánsan nőtt a szezon során (15.2. táblázat). Két felszín feletti összecsapásszakasz (pózolás és megragadás) időtartama nem különbözött a méretkategóriák között, és nem mutatott szezonális változást (15.2. táblázat). Az átfordítás időtartama esetében a kísérlet kezdete óta eltelt napok száma és a betolakodó méretkategóriája közötti interakció szignifikáns volt, ezt azonban az eltelt napok számának ellentétes, nem szignifikáns hatása okozta (nagy betolakodók: $b = 0,011 \pm 0,006$

15.3. táblázat: Az összecsapásszakaszok latenciái a nagy és kis méretkategóriában (átlag \pm SE, az aktív idő kezdete óta eltelt másodpercek száma, lásd a 15.2.3. szakaszt, Cox-regressziós modellek, valószínűségi arány tesztek, $df = 1, n = 76$).

Válaszváltozó	Nagy betolakodók	Kis betolakodók	χ^2	p
Betolakodás	109,51 \pm 46,76	242,14 \pm 62,45	1,782	0,182
Pózolás	736,2 \pm 40,33	755,95 \pm 39,44	1,063	0,303
Megragadás	770,72 \pm 36,59	776,72 \pm 35,21	0,725	0,394
Átfordítás	819,54 \pm 28,83	816,87 \pm 25,50	0,156	0,693

SE, $F_{1,36} = 3,228, p = 0,081$; kis betolakodók: $b = -0,002 \pm 0,002$ SE, $F_{1,36} = 1,923, p = 0,174$). A felszín feletti összecsapás időtartama független volt az összecsapás kimenetelétől (győzelem vagy vereség; kétmintás t -teszt, $t_{15} = 0,105, p = 0,917$).

15.3.3. Az összecsapás szakaszainak latenciája

A betolakodási esemény és a felszín feletti összecsapásszakaszok latenciája nem különbözött a két méretkategória között (15.3. táblázat).

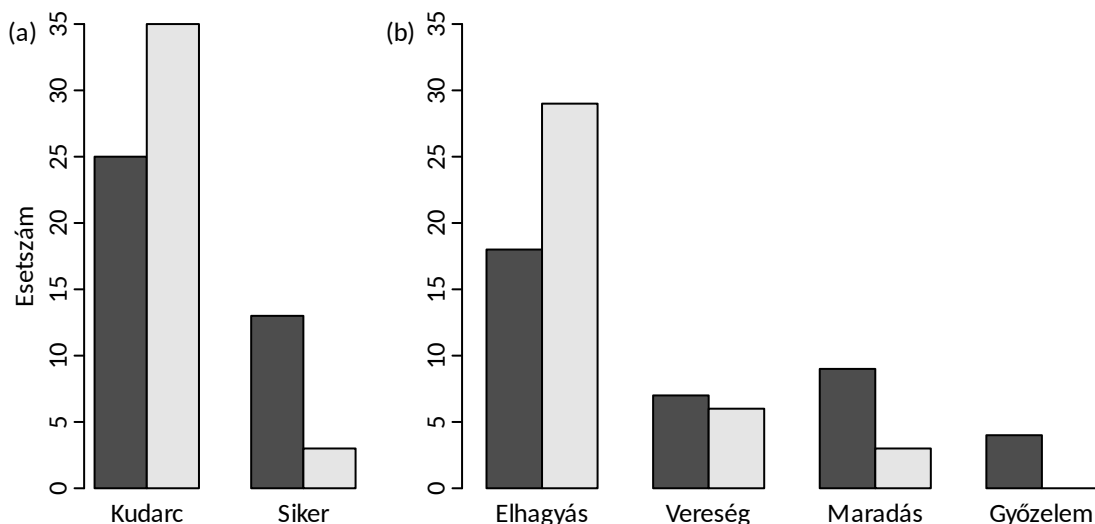
15.3.4. Az összecsapás kimenetele

A nagy betolakodók sikeresebbek voltak, mint a kis betolakodók (GLM, $\chi^2_1 = 8,413, p = 0,004$), ami azt jelenti, hogy gyakrabban maradtak bent harc nélkül vagy gyakrabban győztek, mint a kis hímek. A kis betolakodók viszont gyakrabban vallottak kudarcot (elhagyás vagy vereség), mint a nagy betolakodók (15.3a. ábra). Szignifikáns különbség volt a két méretkategória között az összecsapás négy szintű kimenetében is: győzelem, maradás, vereség vagy elhagyás (MLR, $\chi^2_3 = 11,360, p = 0,010$). A kis betolakodók nagyobb valószínűséggel hagyták el harc nélkül a járatot, mint a nagyok (MLR összehasonlítások, $p = 0,035, 15.3b. ábra$), de a két méretkategória nem különbözött a vereség ($p = 0,771$) vagy a győzelem esélyében ($p = 0,079$), ha harcba kezdtek, vagy csak harc nélkül a járatban ($p = 0,101$) maradtak. Érdekes azonban megemlíteni, hogy mind a négy betolakodó, aki összecsapást nyert, a nagy méretkategóriába tartozott, és a szignifikáns különbség hiányát valószínűleg inkább a győztesek alacsony száma okozza.

15.4. Diskusszió

Perdikcióinkkal összhangban a rezidensek nyerték az összecsapások nagy részét, azonban mindkét méretkategóriába tartozó betolakodók több agonisztikus mozgást (kitörést) mutattak az összecsapások során, mint a rezidensek. A kis méretű betolakodók nem szignifikánsan kevesebb összecsapást kezdeményeztek, de kevésbé voltak sikeresek az elfoglalási kísérleteikben, mint a nagy betolakodók. A felszín feletti összecsapás időtartamát és az eskaláció mértékét nem befolyásolta a betolakodó méretkategóriája, és a próba kimenetelét sem befolyásolta a felszín feletti összecsapás időtartama. A nagy méretű betolakodóknál a szaporodási időszak alatt nőtt az összecsapás teljes időtartama, de a kicsiknél nem változott.

A rezidensek és a betolakodók közötti összecsapások várható kimenetele a rezidens győzelme (Englund és Olsson, 1990; Hoem és mtsai., 2007; Junior és Peixoto, 2013). Eredményeink konzisztensek



15.3. ábra: Az összecsapás kimenetele két szinten (a): a kudarc (elhagyás vagy vereség) és sikerrel (maradás vagy győzelem) végződő járat elfoglalási kísérletek száma a nagy (sötétszürke oszlopok) és a kis (világosszürke oszlopok) betolakodók esetében. Az összecsapás kimenetele négy szinten (b): elhagyás (a betolakodó harc nélkül hagyta el a járat környékét), vereség (a betolakodó vereség után távozott), maradás (a betolakodó harc nélkül maradt a járatban) vagy győzelem (a betolakodó a járatban maradt, miután megnyerte az összecsapást), $n = 76$ próba összesen.

ezzel a várakozással, és a rezidensek magas sikerességi arányának egyik lehetséges magyarázata az lehet, hogy a versenytársak motivációi eltérőek a összecsapás megnyerésére (Chapin és Hill-Lindsay, 2016). Ez azért lehetséges, mert a kudarc költsége magasabb lehet a rezidens számára, mivel a vereség nemcsak a járat hiánya miatt csökkentheti szaporodási sikerét, hanem megnövelheti a spermiumkompetíció kockázatát is, ha a betolakodó párzik a nőstényével. A rezidensek sikerének egy másik lehetséges magyarázata az, hogy a rezidensek jobban tudatában lehetnek annak az erőforrásnak az értékével, amelyet védnek, míg a betolakodóknak csupán becsléseik lehetnek arról (Arnott és Elwood, 2008; Enquist és Leimar, 1987). Így azt várjuk, hogy a rezidensek kitartóbbak, ha a tulajdonlás előnyei magasak. A nagyfejű csajkó esetében valószínűleg értékesebbek a mélyebb járatok (amik jobban védik az utódokat a ragadozóktól és a zord időjárás viszonyoktól, különösen egy hideg tél esetén), és egy nőstény jelenléte is emelheti a járat értékét. Ebben az esetben az összecsapás betolakodási szakasza lehet a legfontosabb az összes közül, mivel ez ad lehetőséget a betolakodónak, hogy információkat gyűjtsön a járat értékéről, mielőtt döntést hozna arról, hogy egy kiélezettebb küzdelemben bonyolódjon-e. Emiatt a rezidenseknek minimálisra kell csökkenteniük azt az időt, amelyet a betolakodók a járatban töltenek. Ez a magyarázat összhangban van azzal az eredményünkkel, hogy a nagy betolakodók tovább maradnak a járatban, mint a kis hímek, mivel jobban ellen tudnak állni a rezidensek általi járatból való kitolásnak.

A rezidensek és a betolakodók agonisztikus mozdulatait is összehasonlítottuk az összecsapások alatt mutatott kitörések számát vizsgálva (15.1. ábra). Azt várnánk, hogy a rezidensek agresszívebb viselkedést mutatnak, mint a betolakodók, mivel feltehetően nagyobb a motivációjuk a járat megtartására. Az is prediktálható, hogy ez a hatás nagyobb, ha nagy a fenyegetés, azaz ha nagy a betolakodó. Hasonló eredményeket találtak például az örvös légykapónál (*Ficedula albicollis*, Garamszegi és mtsai., 2006). Ezzel a predikcióval ellentétben azt találtuk, hogy a betolakodók, és nem a rezidensek, mutattak szignifikánsan több kitörési eseményt a méretüktől függetlenül. Lehetséges, hogy a betolakodók agresszívebb

fellépéssel próbálják pótolni hátrányukat, és mivel a kitörés egy viszonylag alacsony költségű viselkedés, a blöffölés egyfajta formájaként is értelmezhető, amely az elhivatottság illúzióját kelti a céllal, hogy elbizonytalanítsa a rezidens. Hasonló csalási stratégiákról az agonisztikus interakciók során más fajoknál is beszámoltak (Caldwell, 1986; Muramatsu és Koga, 2016; Tina és mtsai., 2016).

Számos tanulmány kimutatta, hogy bizonyos körülmények között a betolakodók is megnyerhetik az összecsapásokat, de csak akkor, ha jelentősen nagyobbak, mint a rezidens (Bridge és mtsai., 2000; Jennions és Backwell, 1996; Turner, 1994). Eredményeink összhangban vannak ezekkel a megfigyelésekkel, mivel csak a nagy méretű betolakodók nyertek összecsapásokat.

A kis betolakodóknak hosszabb ideig tartott, amíg megközelítették a járatot, és sokkal gyakrabban vonultak vissza harc nélkül, mint a nagy betolakodók (15.3b. ábra). Ez a stratégia akkor lehet optimális, ha alacsony a győzelmi esély. Továbbá a szerepek aszimmetriájának érdekes aspektusa, hogy a betolakodóknak megvan a lehetőségük, hogy megválasszák ellenfeleiket (Grafen, 1987). Ennek eredményeként a kis betolakodók gyakrabban elmenekülhetnek olyankor, amikor lehetőségük van megfelelőbb ellenfelet találni. Egy másik magyarázat lehet, hogy a kis hímek alternatív taktikákat alkalmaznak, és például besurrannak a járatba és párzanak a nősténnyel, amikor a rezidens hím nincs a járatban. A Scarabaeoidae fajok esetében ez a taktika jól ismert (Hongo, 2003; Knell és Simmons, 2010; Okada és Miyatake, 2007), és ez megmagyarázhatja, hogy a kis hímek miért vonulnak vissza, amikor észlelik a rezidens jelenlétét.

Az a várakozás, hogy az összecsapás időtartama hosszabb, ha a betolakodó nagyobb, mint a rezidens, vagy ha az összecsapás a betolakodó győzelmével ér véget. Ezt találták például integető rákoknál (*Uca pennipes*, Jennions és Backwell, 1996), egy pókfajnál (*Metellina mendei*, Bridge és mtsai., 2000) és az őz-nél (*Capreolus capreolus*, Hoem és mtsai., 2007). A mi vizsgálatunkban azonban nem különbözött a két méretkategória között a felszín feletti összecsapások időtartama (15.2. táblázat), és nem volt kapcsolat az összecsapás időtartama és kimenete között. Bár a betolakodási idő hosszabb volt, amikor a betolakodók nagyok voltak, de nem világos, hogy a betolakodás az összecsapás valódi szakaszának számít-e, vagy csak kísérlet az erőforrás értékének megbecslésére (lásd fent). Lehetséges például, hogy intenzív összecsapás-szakaszok a felszín alatt is előfordulnak, amint azt egy másik Geotrupidae fajnál, a *Typhaeus typhaeus*-nál leírták (Fremlin és Nahaboo, 2010; Palmer, 1978).

Azt is várhatjuk, hogy az összecsapás időtartama változni fog a szaporodási időszak alatt. Idővel az üres járatok száma csökken, és azok az egyedek, akik hosszú ideig meg tudták tartani az erőforrást, nagy valószínűséggel kiválóbb küzdőképességgel rendelkeznek. Eredményeink alátámasztják a predikciónkat, mivel a nagy betolakodók esetében az összecsapások időtartama növekedett, azonban ez a hatás csak az összecsapás teljes időtartama esetében volt jelen. A kis betolakodók esetében nem tapasztaltunk változást a szezon során, ami nem meglepő, mivel győzelmi esélyeik mindig alacsonyak.

Úgy gondoljuk, hogy bár korábban sok átfogó tanulmány készült az agonisztikus viselkedésről, vizsgálatunk új betekintést nyújt ebbe a témába, mivel még mindig nagyon keveset tudunk az összetett szaporodási rendszerrel rendelkező gerinctelenek viselkedéséről, és ezeknek a vizsgálatoknak a többségét laboratóriumban végezték, és nem az egyedek természetes élőhelyén (pl. *Nicrophorus* spp., Lee és mtsai., 2014; Otronen, 1988). Kimutattuk, hogy egy kétszülős bogárfajban az RHP aszimmetria és a szerep aszimmetria együtt határozza meg az intraszexuális összecsapások kimenetelét, de nem tudják prediktálni annak az időtartamát vagy eszkalációját. Ezen túlmenően eredményeink azt mutatják, hogy ha egyszer már belekezdnek egy összecsapásba, a kis és nagy betolakodók egyformán kitartóak, vagy alternatív magyarázatként azt, hogy ezek a harcok szigorú mintát követnek, amely független a betolakodó méretétől.

16. fejezet

Méretfüggő befektetés az agyarhosszba, a hereméretbe és a spermiumhosszba*

16.1. Bevezetés

Az a várakozásunk, hogy a hímek a szaporodási sikerük maximalizálása érdekében optimálisan osztják el az erőforrásaikat a pre- és posztkopulációs reprodukzív jellegeik között (Simmons és Emlen, 2006; Simmons és Fitzpatrick, 2016). A prekopulációs jellegek általában költséges díszek, fegyverek vagy bármilyen olyan viselkedés, amelynek célja a nőstényekhez való hozzáférés elősegítése (Simmons és mtsai., 2017), míg a posztkopulációs jellegek, mint például a herék mérete és a spermium minősége befolyásolhatják a megtermékenyítés sikerét és a spermiumok kompetíciós képességét (Simmons és mtsai., 2017). Ezen posztkopulációs jellegek közül a here mérete leggyakrabban a spermiumtermelési rátával és a spermiumok számával van összefüggésben (Møller, 1988; Stockley és mtsai., 1997), amiről jól ismert, hogy befolyásolja az apaság biztosítását, ha egynél több hím spermiumai versengenek a peték megtermékenyítéséért. Míg a spermium minősége olyan tulajdonságokra utal, mint a spermiumok hossza, életképessége vagy mobilitása, amelyek tovább befolyásolhatják megtermékenyítés hatékonyságát a spermiumok számára való kontrollálás után is (Snook, 2005). A hosszabb spermiumok például gyorsabban úszhatnak vagy sikeresebben szoríthatják ki a nőstény előző párjának spermiumait, bár az empirikus bizonyítékok vegyesek (Simmons és Fitzpatrick, 2012; Snook, 2005).

Amikor a hímek versengenek a nőstények monopolizálásáért, a szaporodási siker nagymértékben függ a prekopulációs jellegeiktől (Parker, 2016). Ha azonban a nőstények egynél több hímmel párzanak, ami így spermiumkompetíciót eredményez, a hímek nagymértékű posztkopulációs befektetése előnyösebb lehet (Parker, 2016; Simmons és Fitzpatrick, 2012). Ennek megfelelően pozitív összefüggést találtak a posztkopulációs befektetés mértéke és a spermiumkompetíció kockázata között fajok között (Parker, 2016; Simmons és mtsai., 2017; Simmons és Fitzpatrick, 2012), populációk között (Brown és Brown, 2003; Dziminski és mtsai., 2010) és kísérletes szelekciós vonalakban (Hosken és mtsai., 2001; Simmons és García-González, 2008) vizsgálva. Továbbá egy populáció hímjei között is lehetnek különbségek a reprodukzív jellegekbe való relatív befektetésben. Ezeket a szaporodási kompetícióra adott különböző válaszokat alternatív párzási taktikáknak nevezik (Buzatto és mtsai., 2014; Taborsky és mtsai., 2008), amelyeket különösen részletesen vizsgáltak a nemen belüli dimorfizmussal rendelkező szarvas ganajtűrőknél (Scarabaeidae, Simmons és Ridsdill-Smith, 2011b). Ebben a csoportban a nagy testű egyedek gyakran úgy próbálják monopolizálni a nőstényeket, hogy őrzik a fészekjáratot és elkergetik a riválisokat, míg a kis hímek parazita taktikát alkalmaznak úgy, hogy besurrannak a járatba, hogy párosodjanak a bent

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

lévő nőténnyel (Emlen, 2008b; Simmons és mtsai., 2007; Simmons és Ridsdill-Smith, 2011b). Mivel a besurranók csak a már párba állt nőtényekhez férnek hozzá, általában intenzívebb spermiumkompetíciót tapasztalnak, mint a nagy hímek, ezért általában többet fektetnek a posztkopulációs és kevesebbet a prekopulációs jellegekbe (Neff és mtsai., 2003; Parker, 1990; Simmons és mtsai., 1999). Azonban a predikciók szerint a befektetésbeli különbség mértéke csökken, ahogy a besurranók száma nő, és ezáltal az őrző hímek spermiumkompetíciós kockázata is nő (Simmons és mtsai., 1999). Az intraszexuális polimorfizmus egy másik lehetséges, de kevésbé tárgyalt magyarázata az, hogy a két taktika különböző körülmények között lehet sikeres. Például a kis hímek elkerülhetik a közvetlen versenyt a nagy riválisokkal, és így szaporodási előnyre tehetnek szert bizonyos időszakokban, ha például korábban érnek vagy hosszabb ideig aktívak, mint ahogy ez előfordul az *Amegilla dawsoni* méheknél (Alcock, 1997) és egyes Dynastinae bogaraknál (Eberhard, 1982; Kawano, 1995).

Annak ellenére, hogy a Scarabaeoidea családsorozatban számos tanulmány készült az alternatív párzási taktikákról (pl. Simmons és mtsai., 2007), tudomásunk szerint egyelőre nincs bizonyíték alternatív párzási taktikákra a Geotrupidae családban. Ebben a tanulmányban a hímek pre- és posztkopulációs morfológiai reproduktív jellegeikre fordított befektetéseit vizsgáltuk a nagyfejű csajkónál. A hímek rágóin található nyúlványok (agyarok) nagy valószínűséggel prekopulációs szexuális szelekció alatt állnak, és fegyverként vagy díszként szolgálnak. A hímek között nagy méretbeli különbségek vannak, és a kis hímekről ismert, hogy kevésbé sikeresek az intraszexuális összecsapásokban a rezidensekkel szemben (15. fejezet), és így azt feltételezzük, hogy átlagosan kevésbé sikeresek a prekopulációs kompetícióban, mint a nagy hímek. Így a kis hímek számára előnyös lehet alternatív párzási taktikát alkalmazni például úgy, hogy besurrannak a járatokba és opportunistá módon párzanak amikor a rezidens hím nincs jelen. Ilyen módon nem kell foglalkozniuk a harcok, az utódgondozás és a párörzés költségeivel, viszont meg kell birkóznuk az intenzív spermiumkompetícióval (Parker, 1990; Taborsky és mtsai., 2008).

Ebben a vizsgálatban azt tanulmányoztuk, hogy jelen van-e hím polimorfizmus a nagyfejű csajkóban, és összehasonlítottuk a nagy és kis hímek agyarának hosszát, hereméretét és spermiumhosszát, hogy megbecsüljük a pre- és posztkopulációs reproduktív jellegekre fordított befektetéseiket. Azt prediktáltuk, hogy ha vannak alternatív párzási taktikák ennél a fajnál, akkor a kis hímek többet fektetnek be a posztkopulációs jellegekbe (azaz nagyobb heréik vagy hosszabb spermiumaik vannak), és kevesebbet a prekopulációs jellegekbe (azaz rövidebb agyaruk van), mint a nagy hímek. Megvizsgáltuk továbbá a pre- és posztkopulációs jellegek időbeli változását is, hogy teszteljük, hogy a két taktika relatív előnye eltér-e a korai és késői szaporodási időszakban.

16.2. Módszerek

A terepmunkát a nagyfejű csajkó aktív időszakában (március 4. és május 25. között) végeztük 2017-ben Debrecenben (lásd a 3.3.2. szakaszt). A populáció méreteloszlásának meghatározásához véletlenszerűen befogtunk a talajról 231 hímeket, és lemértük az előtor (pronotum) szélességüket (amelyet a testméret proxyjaként használtunk), valamint a jobb agyaruk hosszát, majd a mérések után elengedtük az egyedeket. Hasonló módon 279 nőtény előtorának szélességét is lemértük. A mintavétel időszakában több mint 1000 aktív egyed volt jelen a populációban, így kicsi annak a valószínűsége, hogy ugyanaz az egyed kétszer került a mintába.

A prekopulációs (agyarhossz) és a posztkopulációs (hereméret és spermiumhossz) jellegek vizsgálatához két szélső méretkategóriába tartozó hím bogarakat gyűjtöttünk be (kicsi: előtor szélessége $\leq 11,00$

mm, a populáció 14,29%-a; nagy: előtor szélessége $\geq 13,00$ mm, a populáció 11,69%-a) a szaporodási időszak korai (március 29. és április 06. között, 15 kicsi és 15 nagy) és késői (május 4. és május 12. között, 15 kicsi és 15 nagy) szakaszában. A begyűjtés, valamint az előtor szélességének és a jobb oldali agyar hosszának lemérése után az élő bogarakat a boncolásig egyenként 50 ml-es csövekben tartottuk 4 °C-on 1-4 napig. A begyűjtés és a boncolás között eltelt napok száma nem befolyásolta a here méretét (lineáris regressziók, nagy hímek: $p = 0,896$; kis hímek: $p = 0,908$) vagy a spermiumok hosszát (nagy hímek: $p = 0,462$; kis hímek: $p = 0,669$).

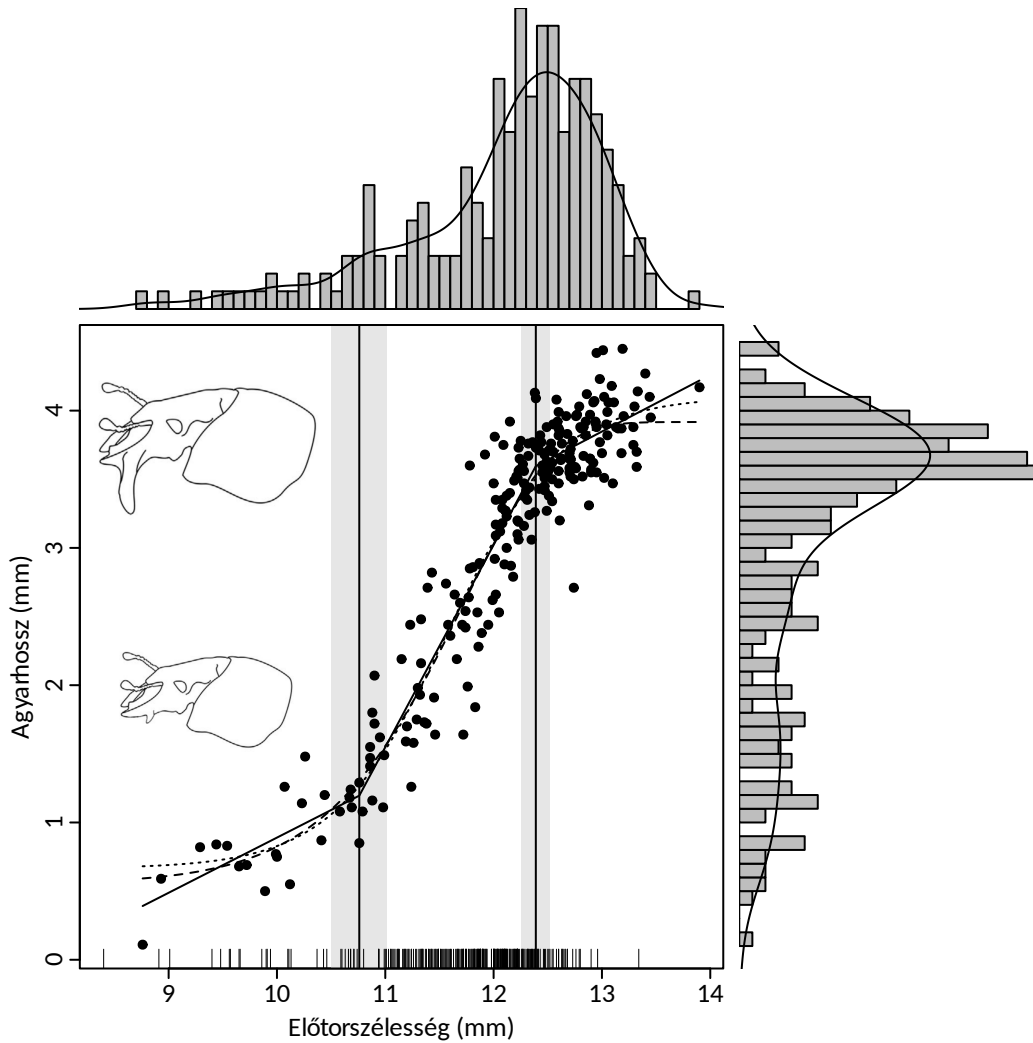
Az egyedeket rovarok számára készített Ringer oldatban (Ephrussi és Beadle, 1936) boncoltuk Euromex StereoBlue SB.1903 (Euromex Microscopen bv, Arnhem, Hollandia) mikroszkóp alatt. A nagyfejű csajkó ivarszerve hasonló a többi Geotrupidae fajéhoz; jól fejlett járulékos mirigyekből és két heréből áll, amelyek mindegyike hat kerek follikuluszból áll (Martínez és Trotta-Moreu, 2010). Mindkét here eltávolítása után szétválasztottuk a 12 follikuluszt és egy Euromex CMEX-5 USB kamerával az ImageFocus4 elemzőszoftvert (2.6 verzió, Euromex Microscopen bv, Arnhem, Hollandia) használva lefotóztuk azokat hétszeres nagyításon. A 12 follikulusz területét pixel egységekben az ImageJ szoftver elliptikus kijelölő eszközével mértük meg (1.51k verzió, Schneider és mtsai., 2012). Milliméterpapírról azonos beállításokkal készített képek segítségével meghatároztuk a pixelméretet, és a pixelegységeket mm^2 -re konvertáltuk. Méréseink megbízhatóságának tesztelésére 20 darab különböző egyedről származó follikuluszt ötször lemértünk. A mérések nagymértékben ismételhetők voltak ($R > 0,99$, $p < 0,001$, rptR csomag, 0.9.21 verzió, Stoffel és mtsai., 2017), és ugyanazon follikulusz mérései közötti maximális különbség $1,49 \pm 0,16\%$ (átlag \pm SE) volt.

A spermium hosszának meghatározásához mindkét heréből egy follikuluszt felszakítottunk és tárgylemezre helyeztünk, majd fedőlemezzel lenyomtuk. A spermiumokat egy Euromex iScope 1153.PL-PH mikroszkóp alatt (Euromex Microscopen bv, Arnhem, Hollandia) fényképeztük 200 szoros nagyítással. Herénként 30 véletlenszerűen kiválasztott (azaz egyedenként 60) spermium hosszát meghatároztuk az ImageJ szegmentált vonal eszközével. A pixelegységeket mm-re kalibráltuk a fenti módszer szerint. Az ismételhetőséget 20 véletlenszerűen kiválasztott spermiumon végzett ötszöri méréssel teszteltük ($R = 0,99$, $p < 0,001$). A maximális különbség ugyanazon spermium bármely két mérése között $3,16 \pm 0,28\%$ (átlag \pm SE) volt.

A szaporodási időszak végén gyűjtött hét hím (hat kicsi és egy nagy) esetében a herék szerkezete eltért a normálistól, és a follikuluszaikban nem találtunk spermiumot. Mivel ennek a szerkezeti különbségnek az oka ismeretlen volt, ezeket a hímeket kizártuk az összes elemzésből (azaz a végső mintaszám a szezon végén kilenc kicsi és 14 nagy hím volt). Minden mérést az egyedek méretkategóriájának ismerete nélkül végeztünk.

16.2.1. Statisztikai elemzések

Az agyar hossza és az előtor szélessége közötti kapcsolat elemzéséhez a Knell (2009) által leírt lépéseket követtük. Sem a két változó szórásdiagramja, sem az agyarhossz hisztogramja (16.1. ábra) nem mutatott nemfolytonos kapcsolatot, ezért a folytonos kapcsolatot leíró különböző modellek illeszkedését Painting és Holwell (2013) eljárásához hasonlóan hasonlítottuk össze. Nyolc modellt vizsgáltunk meg: (1) lineáris regresszió; (2) másodrendű ortogonális polinomiális regresszió (poly függvény); (3) kétparaméteres hatvány (nls függvény és az $\text{Agyar} = a \times \text{Pronotum}^b$ egyenlet használatával); (4) háromparaméteres hatvány (nls függvény és az $\text{Agyar} = \text{int} + a \times \text{Pronotum}^b$ egyenlet használatával); (5) Weibull növekedési görbe (nls és SSweibull függvények használatával); (6) négyparaméteres logisztikus (nls és SSfpl



16.1. ábra: Allometrikus kapcsolat az agyar hossza és az előtor szélessége között hím nagyfejű csajkóknál ($n = 231$). A folytonos vonal a két törésponttal rendelkező szegmentált modell illesztett értékeit, a szaggatott vonal a Weibull növekedési görbe illesztett értékeit, míg a pontozott vonal a négyparaméteres logisztikus modell illesztett értékeit mutatja. A függőleges folytonos vonalak a szegmentált modell becsült töréspontjait, a szürke sávok pedig a töréspontok 95%-os konfidenciaintervallumát mutatják. Az ábra tetején látható hisztogram a hímek előtorszélességének eloszlását mutatja kernel sűrűségbecsléssel, míg a jobb oldali hisztogram a hímek agyarhosszának eloszlását mutatja kernel sűrűségbecsléssel. Az ábra alsó tengelye mentén lévő vonalkák a nőstények előtorszélességének eloszlását mutatják ($n = 279$). A rajzok egy nagy és egy kis hím fejét és előtorát szemléltetik.

függvények használatával); (7) egy törésponttal és (8) két törésponttal rendelkező szegmentált modell (segmented függvény a segmented csomagból, 0.5-3.0 verzió). A három törésponttal rendelkező szegmentált modellek instabilak voltak a futtatások között, és a töréspontok konfidenciaintervallumai átfedtek (ezeket az eredményeket itt nem mutatom be), ezért ezeket a modelleket nem vizsgáltuk tovább. A nyolc modell illeszkedését Akaike-kritérium (AIC) értékek segítségével hasonlítottuk össze.

Korábban az allometriákat logaritmikus skálán vizsgálták (mivel a változók logaritmusát véve egy hatványfüggvény lineáris modellre egyszerűsödik), azonban ezzel a módszerrel kapcsolatban problémák adódhatnak (Packard, 2009; de lásd még Kerckhoff és Enquist, 2009), továbbá a nemlineáris illesztési

módszerek használata nem igényel logaritmikus transzformációt. Ennek ellenére elemeztük a természetes alapú log transzformált adatokat is (az eredményeket itt nem mutatom be), és ez az elemzés ugyanazt a legjobb modellt adta.

Az abszolút hereméretet az egyedenkénti 12 follikulusz összegzett területeként számoltuk, és az abszolút spermiumhosszt pedig a hímenkénti 60 spermium átlagos hosszával becsültük. A két hím méretkategória pre- és posztkopulációs jellegekbe való relatív befektetésének becsléséhez a relatív agyarhosszt és a relatív hereméretet is kiszámítottuk úgy, hogy az értékeket elosztottuk az előtor szélességével. Az adatokat kéttényezős varianciaanalízisekkel elemeztük, ahol az egyedek méretkategóriája (nagy vagy kicsi), a szaporodási időszak ideje (korai vagy késői) és ezek interakciója voltak a magyarázó változók. Szignifikáns interakció esetén post-hoc összehasonlításokat (lsmeans csomag, 2.26-3 verzió) alkalmaztunk a szaporodási időszak és a méretkategóriák hatásának összehasonlítására. A nem szignifikáns interakciókat eltávolítottuk a fő hatások tesztelése előtt.

16.3. Eredmények

16.3.1. Hím polimorfizmus

Jelentős testméret-változatosságot találtunk a hímeknél, ami szignifikánsan nagyobb volt a nőstényekénél (előtorszélesség, hímek: $12,11 \pm 0,92$, átlag \pm SD, $n = 231$; nőstények: $11,70 \pm 0,74$, $n = 279$; Levene-teszt a varianciák egyenlőségére, $F_{1,508} = 7,314$, $p = 0,007$). Az agyarhossz és az előtorszélesség szórásdiagramja a hímeknél nemlineáris, folytonos, S-alakú kapcsolatot mutatott (16.1. ábra). A nyolc illesztett modell közül a három szigmoid alakú rendelkezett a legalacsonyabb AIC értékekkel (16.1. táblázat). A két törésponttal rendelkező szegmentált modell és a Weibull növekedési görbe hasonlóan jól illeszkedett (Δ AIC = 1,034), míg a négyparaméteres szigmoid modell egy kicsit rosszabb illeszkedést mutatott (Δ AIC = 3,021). Ezek a modellek azt sugallják, hogy van egy kis és egy nagy agyarú hím csoport, valamint egy közepes hím csoport, ahol az agyar hossza meredeken növekszik a testmérettel. A két töréspontos szegmentált modell által prediktált töréspontok ($10,76 \pm 0,129$ SE és $12,39 \pm 0,066$ SE) közel állnak azokhoz az értékekhez, amelyeket a terepen használtunk az extrém kicsi és nagy hímek megkülönböztetésére ($\leq 11,00$ és $\geq 13,00$).

16.3.2. Agyarhossz

Hasonlóan a populációs adatokhoz a nagy méretkategóriájú hímeknek hosszabb abszolút ($F_{1,50} = 926,200$, $p < 0,001$, 16.2a. ábra) és relatív ($F_{1,50} = 699,340$, $p < 0,001$, 16.2b. ábra) agyaruk volt, mint a kis hímeknek a szaporodási időszak szakaszától függetlenül (abszolút agyarhossz: $F_{1,50} = 0,403$, $p = 0,529$; relatív agyarhossz: $F_{1,50} = 1,397$, $p = 0,243$). Az interakció egyik modellben sem volt szignifikáns (abszolút agyarhossz: $F_{1,49} = 0,635$, $p = 0,429$; relatív agyarhossz: $F_{1,49} = 0,900$, $p = 0,347$).

16.3.3. Hereméret

Az abszolút hereméret esetében szignifikáns interakció volt a méret és a szaporodási időszak között ($F_{1,49} = 5,958$, $p = 0,018$, 16.3a. ábra). A nagy hímek heréi szignifikánsan nagyobbak voltak, mint a kis hímek heréi a teljes szaporodási időszak alatt (post-hoc összehasonlítások, korai: $t_{49} = 8,457$, $p < 0,001$; késői: $t_{49} = 4,017$, $p < 0,001$). A nagy hímeknél azonban az abszolút hereméret szignifikánsan csökkent

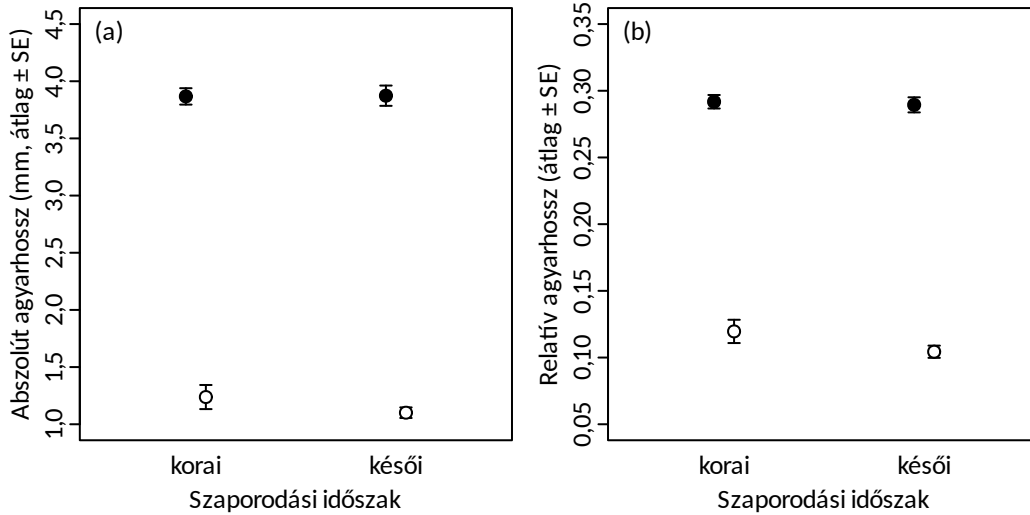
16.1. táblázat: A hím nagyfejű csajkók ($n = 231$) agyarhosszának és előtörszélességének kapcsolatát leíró modellilleszkedések összehasonlítása. A ΔAIC a legjobb és az adott modell AIC különbsége.

Modell	AIC	ΔAIC	Modell paraméterek
Szegmentált két törésponttal	114,795	0,000	tengelymetszet = -3,17 meredekség 1 = 0,40 meredekség 2 = 1,47 meredekség 3 = 0,41 töréspont 1 = 10,76 töréspont 2 = 12,39
Weibull növekedési görbe	115,829	1,034	aszimptota = 3,92 drop = 3,36 ln ráta konstans = -37,51 hatvány = 15,21
Négyparaméteres logisztikus	117,816	3,021	alsó aszimptota = 0,66 felső aszimptota = 4,10 meredekség = 0,52 inflektációs pont = 11,57
Szegmentált egy törésponttal	179,748	64,953	tengelymetszet = -10,49 meredekség 1 = 1,12 meredekség 2 = 0,44 töréspont = 12,59
Lineáris regresszió	201,915	87,120	tengelymetszet = -9,42 meredekség = 1,03
Háromparaméteres hatvány	203,621	88,826	tengelymetszet = -7,28 a = 0,49 b (hatvány) = 1,22
Másodrendű ortogonális polinom	203,819	89,024	tengelymetszet = 3,04 meredekség 1 = 14,35 meredekség 2 = 0,11
Kétparaméteres hatvány	252,999	138,204	a = $4,93 \times 10^{-5}$ b (hatvány) = 4,41

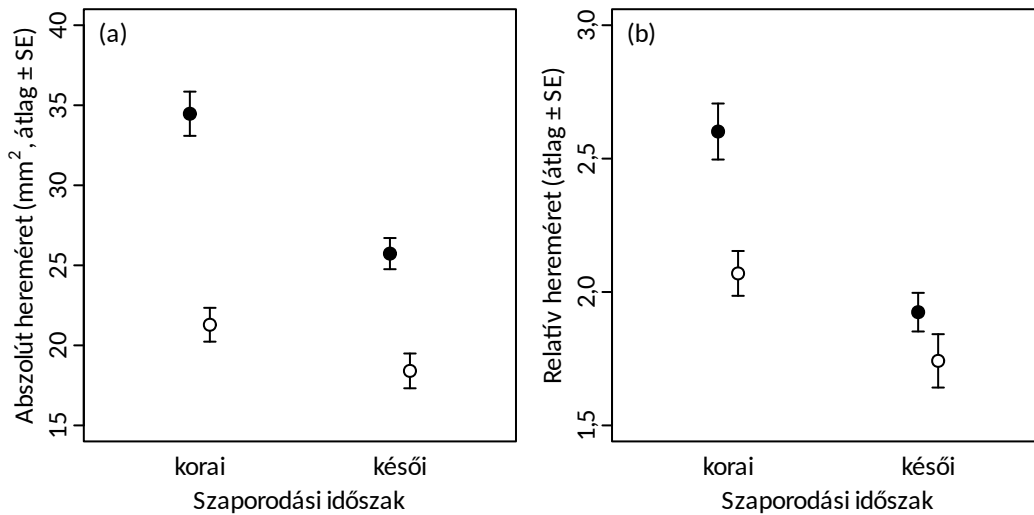
a szezon során ($t_{49} = 5,509$, $p < 0,001$), míg a kis hímeknél nem volt szignifikáns változás ($t_{49} = 1,601$, $p = 0,116$). A relatív hereméret esetében a hím méret és a szaporodási időszak közötti interakció nem volt szignifikáns ($F_{1,49} = 3,459$, $p = 0,069$, 16.3b. ábra). A nagy hímek testméretükhöz képest nagyobb herékkel rendelkeztek, mint a kicsik ($F_{1,50} = 16,369$, $p < 0,001$), és a relatív hereméret szignifikánsan csökkent a szaporodási időszak alatt mindkét méretkategóriában ($F_{1,50} = 30,201$, $p < 0,001$).

16.3.4. Spermiumhossz

A spermiumok hossza esetében a méretkategóriák és a szaporodási időszak közötti interakció nem volt szignifikáns ($F_{1,49} = 1,708$, $p = 0,197$). A spermiumok hossza nem különbözött a kis és nagy hímek



16.2. ábra: Abszolút (a) és relatív (b) agyarhossz nagy (fekete pontok) és kis (fehér pontok) nagyfejű csajkó hímeknél a korai (nagy hímek: $n = 15$, kis hímek: $n = 15$) és késői (nagy hímek: $n = 14$, kis hímek: $n = 9$) szaporodási időszakban.

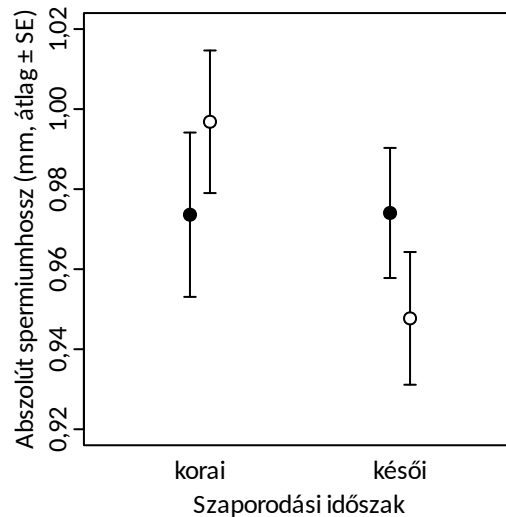


16.3. ábra: Abszolút (a) és relatív (b) hereméret nagy (fekete pontok) és kis (fehér pontok) nagyfejű csajkó hímeknél a korai és késői szaporodási időszakban. Az egyedek hereméretét a 12 follikulusz összegzett területeként számítottuk. A mintaszámokat lásd a 16.2. ábránál.

között ($F_{1,50} = 0,015$, $p = 0,903$, 16.4. ábra), és nem befolyásolta a szaporodási időszak ($F_{1,50} = 1,256$, $p = 0,268$).

16.4. Diszkusszió

Kimutattuk, hogy a kis méretű egyedek kevesebbet fektettek be az általunk mért prekopulációs jellegbe (agyarhossz), és míg a nagy egyedeknél a hereméret jelentős csökkenést mutatott a szezon során, ez a változás a kis hímeknél nem volt jelen. Predikcióinkkal ellentétben azonban a nagy hímek heréi szignifikánsan nagyobbak voltak a teljes szaporodási időszak alatt, még a testméretre való kontrollálás után is, és a spermiumok hossza nem különbözött szignifikánsan a két csoport között.



16.4. ábra: A nagy (fekete pontok) és kis (fehér pontok) nagyfejű csajkó egyedek spermiumhossza a korai és késői szaporodási időszakban. A mintaszámokat lásd a 16.2. ábránál.

Eredményeink azt mutatják, hogy a nagyfejű csajkó hímjei polimorfak az agyar hosszára nézve, hasonlóan sok olyan fajhoz, ahol előfordulnak alternatív párzási taktikák (Buzatto és mtsai., 2014; Moczek és Emlen, 2000; Simmons és mtsai., 2007). A szegmentált modell által prediktált három csoport közül a nagy méretkategória tartalmazta a legnagyobb egyedszámot (46,8%), míg a kis kategória a hímek mindössze 9,5%-át. A modell egy köztes csoportot is megkülönböztetett, amely az egyedek 43,7%-át tartalmazta. Parker (1990) játékelméleti modellje szerint a kis és nagy hímek ivarsejtekre való befektetése közötti különbségeknek csökkenniük kell, ahogy a kicsi (vagy besurranó) hímek gyakorisága nő a populációban. Ezt a predikciót alátámasztva Simmons és mtsai. (1999) kimutatták, hogy az *Onthophagus binobis* gajnajtúrónál, ahol a hímek 30%-a volt minor, a kis egyedek nagyobb herékkel és hosszabb spermiumokkal rendelkeztek, mint a nagyobb hímek, míg az *Onthophagus taurus* fajnál, ahol a kis egyedek aránya több, mint 60% volt, nem figyeltek meg különbséget ezekben a jellegekben. Annak ellenére, hogy a nagyfejű csajkónál a kis hímek aránya még az *O. binobis* fajnál megfigyeltnél is kisebb volt, a kis egyedeknél nem találtuk jeleket a nagyobb posztkopulációs befektetésre.

Az az eredmény, hogy a nagy hímeknek relatíve nagyobb heréi voltak, mint a kis egyedeknek, nem teljesen váratlan, mivel sok fajnál pozitív korrelációt figyeltek meg a reprodukív jellegek és a testméret között (Evans és Garcia-Gonzalez, 2016). Emellett a nagy hímek relatíve nagyobb heréi kapcsolatban lehetnek a gyakoribb párzással (feltehetőleg a szociális partnerrel), ami magasabb spermiumtermelést igényel (Vahed és Parker, 2012). Hasonló eredményeket találtak például a kékkopoltyús naphalnál (*Lepomis macrochirus*, Neff, 2003) és a közönséges trágyalégynél (*Scathophaga stercoraria*, Blanckenhorn és mtsai., 2004). Az, hogy a relatív hereméret csökkent mindkét csoportban a szaporodási időszak alatt, egy érdekes eredmény, amit a spermiumok kiürülése, vagy a következő tavasz beköszöntéig tartó inaktív időszakra való felkészülés okozhatott. Ez utóbbit is megmagyarázhatja, hogy miért nem találtunk spermiumot a szaporodási időszak végén hét egyednél (amelyeket kizártunk az elemzésekből). A kisebb egyedek abszolút hereméretének kevésbé intenzív csökkenése arra utal, hogy a későbbi időszakokban megtermékenyítési előnyre tehetnek szert. Fontos azonban megjegyezni, hogy az abnormális hereszerke-

zet és a spermiumhiány miatt több kicsi egyedet zártunk ki a szezon végén, mint nagyot (hat kicsi és egy nagy).

Míg úgy tűnik, hogy a here mérete és az agyar hossza jobban függ az egyed kondíciójától, a különbség hiánya a spermiumok hosszában a nagy és kis egyedek között azt sugallja, hogy a spermiumoknak van egy, a testméretétől független optimális hossza, ami erős stabilizáló posztkopulációs, a legjobb minőségű spermiumok irányába ható szexuális szelekció esetén várható (Calhim és mtsai., 2007; Fitzpatrick és Baer, 2011). Így a spermiumok hosszának megfigyelt kanalizációja olyan intenzív spermiumkompetíció jele lehet, ahol a spermiumok minősége fontosabb kompetíciós tényező, mint a herék mérete. Ennek az eredménynek a fényében lehetséges, hogy mindkét méretkategória, és nem csak a kis egyedek, esetében magas a spermiumkompetíció veszélye.

Bár a nagy hímeknek nagyobb heréi és hosszabb agyarai voltak, mint a kis egyedeknek a teljes szaporodási időszak alatt, ez nem feltétlenül jelenti azt, hogy nagyobb reprodukív előnnyel rendelkeznek, mivel lehetnek más, nem mért változók is, amelyek befolyásolhatják a hímek megtermékenyítési sikerességét. Például a spermiumok életképessége (Hunter és Birkhead, 2002), a járulékos mirigyek mérete (Crudgington és mtsai., 2009; Simmons és Fitzpatrick, 2012), taktika-specifikus viselkedés (Taborsky és mtsai., 2008) vagy a különböző spermium komponensek (fej, középrész, flagellum) relatív hossza, amelyekről más taxonokban kimutatták, hogy befolyásolják a spermiumok kompetitív képességét (Simpson és mtsai., 2014). Azonban az is lehetséges, hogy a kis és nagy méretű hímek szaporodási sikerében különbség van, ha az alkalmazott párzási taktikák a fejlődési korlátoktól (pl. a lárvaállapotban rendelkezésre álló táplálékforrások mennyiségétől) és nem elsősorban a génektől függenek.

17. fejezet

Szezonális változások az immunválaszban és a szaporodási befektetésben*

17.1. Bevezetés

Az egyedeknek folyamatosan döntéseket kell hozniuk arról, hogy az általában korlátozott erőforrásokat hogyan osszák fel a szervezet erőforrás-igényes funkciói között. A korlátozott erőforrásokért a két fő „kompetitor” a szaporodás és az önfenntartás. Ez utóbbi egyik fő komponense az immunitás, különösen a hosszabb életű állatoknál (Buchmann, 2014; Flajnik és Du Pasquier, 2004). Az erőforrás-allokációs elmélet negatív kapcsolatot (trade-off) prediktál e két komponensbe való befektetés között (Rolff és Siva-Jothy, 2002), amelynek mértéke függ az egyed kondíciójától (Harshman és Zera, 2007; Krams és mtsai., 2015; Reavey és mtsai., 2014; Simmons, 2012; Zera és Harshman, 2001).

Azt várjuk, hogy az egyedek többet fektetnek az immunitásba, ha nagy a parazitaterhelés (Lindström és mtsai., 2004). A szaporodási időszakban azonban a reprodukív szövetek növekedése, az udvarló és párzási viselkedés, valamint az utódgondozás is magas költségekkel járhat, és az iteropár állatok a szaporodási időszakban általában inkább tolerálják a parazitafertőzést ahelyett, hogy küzdenének ellene (Kortet és mtsai., 2003; Martin és mtsai., 2008). Amikor a szaporodási időszak befejeződik, az immunrendszer felszabályozása gyakran prioritás azért, hogy az egyedek növeljék a túlélési valószínűségüket a következő szaporodási időszakig (Huyghe és mtsai., 2010). Továbbá az immunitás és a reprodukció közötti kapcsolat eltérő lehet az egyedek között a kondíciójukban lévő különbségek miatt is (Rantala és mtsai., 2003; Ryder és Siva-Jothy, 2001). Például azt találták, hogy a jó egyedi kondíció, amit a nagy testméret, a nagy méretű dísz, a nagy mennyiségű feromonok felszabadítása vagy a hangos és hosszú akusztikus jelzések jeleztek, nagyobb befektetést tehet lehetővé mind a szaporodásba, mind az önfenntartásba (Barbosa és mtsai., 2016; Córdoba-Aguilar és mtsai., 2009a; Krams és mtsai., 2011; Rantala és mtsai., 2003). A rosszabb kondíciójú egyedek viszont gyakran kevesebbet fektetnek a szaporodásba, és alacsonyabb immunkompetenciát is mutatnak (Rantala és Kortet, 2004; Simmons és Zuk, 1992). Ezenkívül az immunkompetencia és a szaporodás közötti összefüggés a nemek között is eltérően alakulhat az életmenet jellegek ivari különbségei miatt (Rolff, 2002; Roth és mtsai., 2011), beleértve a hormonok által szabályozott ivari különbségeket (Boonekamp és mtsai., 2008), valamint az ivari dimorfizmust (Hoffman és mtsai., 2008; Vincent és Gwynne, 2014).

Az ivarsejtek termelődési üteme sokkal erősebben korlátozza a tényleges szaporodási sikert a nőstényeknél, mint a hímeknél, és a megnövekedett élettartam általában segíti a nőstényeket, hogy növelni tudják fitnessüket a szaporodási események számának növelésével. Az immunitásba való fokozott befek-

*Az alábbi publikáció alapján: 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>

[†]egyenlő hozzájárulás

tetés várhatóan hozzájárul a magasabb teljes szaporodási sikerhez azáltal, hogy növeli a túlélést, és ezzel az utódok számát, és/vagy azáltal, hogy az egyed megfelelő utódgondozást tud nyújtani. Ezzel szemben a hímeknek általában előnyös a párzási ráta növelése, így a hímek fitnessze maximalizálható úgy is, hogy a közvetlenül rendelkezésre álló erőforrásokat párzásra fordítják, hogy annyi petesejtet termékenyítsenek meg amennyit csak lehetséges (Rolf, 2002). Ezenkívül az ivari dimorfizmus tovább bonyolíthatja az immunitás és a szaporodás közötti kapcsolatot az olyan fajokban, ahol a hímek feltűnő jellegekkel rendelkeznek, például olyan függelékekkel, amelyeket fegyverként használnak a hím-hím összecsapások során (Emlen, 2008a). A fegyverekbe való befektetés általában megnövekedett párzási sikert eredményez, de ugyanakkor várhatóan kevésbé hatékony immunitáshoz is vezet a korlátozott erőforrások miatt.

Ennek a szaporodás és immunitás közötti összetett kapcsolatnak a részletei viszonylag jól ismertek a gerinceseknél (pl. Lochmiller és Deerenberg, 2000; Lutton és Cattard, 2006; Moore és Hopkins, 2009; O'Neal és Ketterson, 2012), de sokkal kevesebbet tudunk erről a kapcsolatról a gerinctelen állatoknál, beleértve a bogarakat is. A temetőbogarakon (*Nicrophorus* spp., pl. Steiger és mtsai., 2011, 2012) végzett vizsgálatokon kívül más, utódgondozást mutató bogárfajok ebből a szempontból kevésbé vizsgáltak, és különösen nem a természetes populációik.

Ebben a tanulmányban az immunkompetencia, a reprodukív befektetés, a kondíció (testméret), az ivar, a szezon és a parazitaterhelés közötti összefüggéseket vizsgáltuk a szaporodási időszak alatt a hím és nőstény nagyfejű csajkókban. Az immunválaszt az enkapszuláció mértékének és a hemolimfa baktériumnövekedés-gátló (bacterium growth inhibition, BGI) képességének mérésével becsültük. Az enkapszuláció indukált sejtes és humorális immunválaszt is magában foglal (Nappi és mtsai., 2004; Rádai és mtsai., 2018; Sideri és mtsai., 2008), míg a BGI képesség az antimikrobiális kapacitást méri (Castella és mtsai., 2010; Nakatogawa és mtsai., 2009; Rádai és mtsai., 2019; Shia és mtsai., 2009). A reprodukív befektetés indikátoraként a reprodukív szövetek méretét vettük. Továbbá, mivel a nagyfejű csajkók gyakran figyelhető meg különböző mértékű atkafertőzés (Kiss J., személyes megfigyelés), figyelembe vettük a természetes atkafertőzés hatását az immunválaszra és a szaporodási befektetésre.

Azt prediktáltuk, hogy (1) ha mind az immunitás, mind a szaporodási befektetés kondíciófüggő, akkor a nagyobb testmérettel és így feltehetően nagyobb szomatikus raktárakkal rendelkező egyedek viszonylag többet tudnak allokálni ezekbe a jellegekre a kisebbekhez képest, és ezért nem számítunk e tulajdonságok között trade-offra a nagy egyedeknél. Azt is prediktáltuk, hogy (2) az immunkompetencia mértéke nagyobb a nőstényeknél, mivel a nőstények a hímekhez képest nagyobb fitnessz nyereségekhez juthatnak, ha önfenntartásba fektetnek be, hogy az utódaik számára táplálékot tudjanak biztosítani. Továbbá feltételeztük, hogy (3) szezonális változás van mind az immunitásba, mind a szaporodási befektetésekbe való allokációban: a szaporodási időszak végéhez közeledve az egyedek magasabb immunkompetenciát mutathatnak, mivel többet fektetnek az önfenntartásba, hogy túléljenek a következő szaporodási időszakig. Végül (4) az atkával erősen fertőzött egyedeknél azt vártuk, hogy meredekebb negatív kapcsolat lesz az immunitás-reprodukció trade-offban.

17.2. Módszerek

17.2.1. Egyedek begyűjtése

A bogarakat Debrecenben (lásd a 3.3.2. szakaszt) gyűjtöttük 2017-ben. Az előtor méretük alapján megkülönböztettünk nagy (előtorszélesség ≥ 13 mm; 10 egyed a szaporodási időszak elején és 9 egyed a végén)

és kicsi (előtörszélesség ≤ 11 mm; 7 a szaporodási időszak elején és 7 a végén) hímeket, és a nagy (előtörszélesség ≥ 12 mm; 9 a szaporodási időszak elején és 12 a végén) és kicsi (előtörszélesség ≤ 11 mm; 9 a szaporodási időszak elején és 8 a végén) nőtényeket. A gyűjtés március 28. és 30. között (18 nőtény és 17 hím; a továbbiakban: „korai szaporodási időszak”) és május 2. és 10. között (20 nőtény és 16 hím; a továbbiakban: „késői szaporodási időszak”) történt. Összesen 71 egyedet gyűjtöttünk be. A begyűjtést követően az egyedeket 50 ml-es csövekben tartottuk elkülönítve, és 1 órán belül bevittük a laboratóriumba, ahol az egyedeket az enkapszulációs válasz méréséig 6°C -on tartottuk (Ahtiainen és mtsai., 2005).

17.2.2. Enkapszulációs válasz

Az enkapszulációs képesség mérésére a begyűjtés után 4-6 órával a bogarakat érzéstelenítettük jégen hűtve körülbelül 10 percre, amíg nem mozogtak aktívan (Xia és mtsai., 2013). A potrohot 70%-os (v/v) etanollal átítatott vattapamaccsal letöröltük. Az egyedeket nagyító alatt a 9. és 10. sternit között megszurttuk injekciós tűvel (Medicor Neomed, 21G 1 1/4” 0,8 × 30 mm), és egy 3 mm hosszú, csiszolópapírral megdörzsölt, sterilizált egyszálalású damilt (Carp Zoom Picker High Quality Picker Line, 0,14 mm) helyeztünk a bogarak testüregébe. A pontos és konzisztens méret érdekében a damilszálakat az egyik végükön megcsomóztuk és levágtuk egy boncoló mikroszkóp alatt. A beültetés során minimális volt a hemolimfa veszteség. A beültetést követően a bogarakat egyenként 50 ml-es, nedves szűrőpapírt tartalmazó csövekben tartottuk. A csöveket nedves talajjal megtöltött műanyag edényekbe helyeztük (hogy elkerüljük a bogarak kiszáradását), és sötétben, szobahőmérsékleten tartottuk. Az implantátum beültetése után 12 órával ismét érzéstelenítettük az egyedeket, és a szálát a csomónál fogva roncsolásmentesen eltávolítottuk. Az eltávolított szálakat 70%-os (v/v) etanollal töltött Eppendorf-csövekbe helyeztük és -20°C -on tároltuk. Később minden egyes implantátumot sztereomikroszkóp alatt (Euromex StereoBlue SB.1903, Euromex Microscopen bv, Arnhem, Hollandia) lefényképeztünk két különböző irányból egy Euromex CMEX-5 USB kamera segítségével az ImageFocus4 elemzőszoftverrel (2.8 verzió). Mivel az implantátumok a csomónál meg voltak törve, két ellentétes irányban lehetett azokat a tárgylemezre helyezni, így a két fénykép közötti elfordulási szög kb. 180° volt. Az implantátumok fényképezését megismételtük, így mindegyik szálról négy fénykép készült. A képeket az ImageJ szoftverrel (1.50d verzió; Schneider és mtsai., 2012) elemeztük. Az enkapszulációs képesség becsléséhez megmértük az átlagos szürke értékeket a szál azon részén, amely a bogár testüregében volt, és egy hasonló méretű háttérterületen (Euromex fekete-fehér tárgykorong, 94 mm), majd kivontuk a két értéket egymásból. Az ismételhetőséget a rptR csomag rpt függvényének segítségével számítottuk (0.9.21 verzió, Stoffel és mtsai., 2017). Az enkapszulációs mérések nagymértékben ismételhetők voltak ($R = 0,977$, $p < 0,001$). Ezért az implantátumonkénti négy mérés átlagértékét használtuk az elemzésekben az egyed enkapszulációs képességének becsléseként.

17.2.3. Hemolimfa mintavétel a baktériumnövekedés-gátlás (BGI) vizsgálathoz

Amikor eltávolítottuk a bogarak potrohából a szálát, 10 μl hemolimfát vettünk üvegapilláris cső (Hirschmann Laborgeräte, nátrium-heparinizált minikapilláris, 100 μl) segítségével minden érzéstelenített bogártól úgy, hogy a bogár jobb első tibiáját levágtuk és óvatosan megnyomtuk a potrohát (Grégoire és Goffinet, 1975). A mintákat 40 μl jégen hűtött, foszfáttal puffertolt sóoldathoz (PBS 10 \times , pH = 7,4) adtuk, és -70°C -on lefagyasztottuk az elemzésig. A hemolimfa mintavétele után a bogarakat 6°C -on érzéstelenítve tartottuk a boncolásig (lásd alább).

A BGI mérésére a Castella és mtsai. (2010) által leírt módszert alkalmaztuk. A hemolimfa baktériumnövekedés gátlását gátlási zóna esszével vizsgáltuk steril, szellőztetett elszívófülke alatt. Ehhez a vizsgálathoz Petri-csészékben agarlemezeket készítettünk 10 ml 1%-os agar oldatból (1 g bakto-tripton, 1 g NaCl, 0,5 g élesztőkivonat és 1 g agar 100 ml desztillált vízben), amelyhez körülbelül 10^6 sejt \times ml^{-1} *Micrococcus luteus*-t adtunk mindig ugyanabból a tenyészetből. Mindegyik lemezre 2-2 μl kétszer hígított hemolimfamintát vittünk fel 5 egyedről véletlenszerűen kiválasztott helyekre, így az egyes csészéken 10 gátlási zónát hoztunk létre. A mintákat egyenlő távolságra helyeztük el egymástól. Ezt az eljárást még kétszer megismételtük, így ez egyedenként 3 lemezen 6 gátlási zónát eredményezett. A lemezeket 30 °C-on 24 órán át inkubáltuk, majd egy nagy felbontású kamerával (Sony Xperia X Compact, 23 MP, f/2.0, 24 mm, 1/2,3, PDAF) ellátott mobiltelefonnal lefényképeztük. Ezekon a fényképeken a tiszta zónák területe jelzi a hemolimfa baktériumok növekedését gátló képességét. Ezen gátlási zónák területét és a Petri-csészék átmérőjét az ImageJ szoftverrel mértük le. A gátlási zónák méretét elosztottuk a csésze méretével, hogy kontrolláljuk a fényképezési távolságok csekély eltéréseiből származó lehetséges eltérésekre. A gátlási zónaméret mérések ismételhetőségét az rpt függvény segítségével számoltuk, ahol a Petri-csésze azonosítóját és az egyedazonosítót használtuk random faktorként: a Petri-csésze azonosítója csak kismértékben volt ismételhető ($R = 0,022$, $p < 0,001$), de az egyedazonosító erősen ismételhető volt ($R = 0,922$, $p < 0,001$). Vagyis a Petri-csészék többé-kevésbé megkülönböztethetetlenek voltak egymástól, mert kicsi volt a variancia a Petri-csészék között, azonban az ugyanahhoz az egyedhez tartozó gátlási zónák nagyon hasonlóak voltak. Az elemzések során az egyedenkénti hat gátlási zóna (2-2-2 zóna a 3 Petri-csészén) méretéből számított átlagos BGI értékeket használtuk.

17.2.4. A reprodukív befektetések becslése

A bogarak szaporodási befektetését a reprodukív szövetek kiterjedésével mértük: a nőtények által termelt peték teljes méretével és a hímek teljes follikulusz (azaz a herék) méretével. Az egyedek potrohát hat órával a hemolimfa mintavétel után leválasztottuk, és a sternális régiónál mikroollóval felvágtuk Euromex StereoBlue SB.1903 mikroszkóp alatt Ringer oldatban (NaCl 7,5 g, KCl 0,35 g, CaCl₂ 0,2 g; [Ephrussi és Beadle, 1936](#)). A nőtényeknél az összes petét eltávolítottuk a petefészkekből, míg a hímeknél eltávolítottuk a teljes heréket és szétválasztottuk follikuluszokká. A petéket és a follikuluszokat ugyanazzal a mikroszkóppal és kamerával fényképeztük, mint a implantátum szálakat (lásd fent). A peték és follikuluszok összterületét ImageJ szoftverrel mértük. A pixelegységeket mm^2 -re konvertáltuk milliméterpapírról készült képek segítségével. A mérések ismételhetőségének tesztelésére véletlenszerűen kiválasztottunk 10 nőtényt és 10 hímet, és még egyszer újramértük a petéiket és follikuluszaikat. A peték ($R > 0,999$, $p < 0,001$) és a follikuluszok ($R > 0,999$, $p < 0,001$) területének mérése nagymértékben ismételhető volt.

17.2.5. Atkafertőzöttség mérése

Az atkafertőzöttség mértékét úgy határoztuk meg, hogy a szárnyfedők eltávolítása után sztereomikroszkóp alatt megszámoltuk a potrohon lévő atkák számát.

17.2.6. Statisztikai elemzések

A testméret kétszintű faktor (kicsi és nagy, lásd fent) volt az elemzésekben. Azért, hogy megszüntessük a reprodukív befektetés és a testméret kategória közötti erős korrelációt, valamint azért, hogy a nemek

különböző skálákon mért reprodukív befektetése összehasonlítható legyen, normalizált reprodukív befektetést számítottunk, úgy hogy először normalizáltuk a teljes peteméretet a nőstényeken belül és a teljes hereméretet a hímeiken belül (azaz mindkét nemnél kivontuk az egyes mérésekből az átlagértéket és elosztottuk a szórással), majd a két méretkategórián belül megismételtük a normalizálást, és ezt a változót használtuk független változóként az immunkompetenciát magyarázó modelljeinkben. A továbbiakban erre a magyarázó változóra normalizált reprodukív befektetesként hivatkozunk. A nem (nőstény és hím) és a szaporodási időszak (korai és késői) szintén kétszintű faktorok voltak. Az atkák számának ferde eloszlása miatt normalizált atkaszámot számoltunk a teljes mintára az atkaszám + 1 tízes alapú logaritmusát véve.

Az egyedek enkapszulációs és BGI képességének vizsgálatához egy-egy lineáris modellkészletet használtunk a következő magyarázó változókkal: (1) testméret, (2) nem, (3) szaporodási időszak (4) normalizált atkaszám és (5) normalizált reprodukív befektetés, valamint a magyarázó változók közötti minden másod- és harmadrendű interakció. Majd lineáris modellek segítségével vizsgáltuk, hogy az abszolút reprodukív befektetést a nőstények (teljes peteméret) és a hímek (teljes hereméret) esetében hogyan befolyásolta (1) a testméret, (2) a szaporodási időszak, (3) a normalizált atkaszám, (4) a normalizált BGI érték, (5) a normalizált enkapszulációs érték és ezek összes lehetséges másodrendű interakciója. Ehhez a BGI és az enkapszulációs értékeket a teljes mintára normalizáltuk. Az alacsony mintaszám miatt ezekben a modellekben harmadrendű interakciókat nem vizsgáltunk. Fontos megjegyezni, hogy az utóbbi elemzésekben függő változóként a teljes pete- és hereméretet használtuk válaszváltozóként, nem pedig a normalizált értékeket. Továbbá, mivel a testméret és a reprodukív szövetek mérete általában pozitívan korrelál, ezért ahhoz, hogy a relatív reprodukív befektetést vizsgáljuk, a nőstényeknél relatív teljes peteméretet, míg a hímeknél relatív teljes hereméretet számítottunk úgy, hogy az értékeket elosztottuk az előtör szélességével, és megismételtük az elemzéseket ezeket a változókat használva függő változóként.

Az adatainkat legjobban magyarázó modellek kiválasztásához modellredukcióit végeztünk p -értékek alapján (drop1 függvény). A nem szignifikáns interakciókat a fő hatások tesztelése előtt eltávolítottuk. Azonban mivel *a priori* azt vártuk, hogy a fő hatásoknak lehet hatása, ezért ezeket megtartottuk a végső modellekben a szignifikanciájuktól függetlenül. A végső modellben a változók szignifikanciáját a drop1 függvény segítségével teszteltük. Az emmeans csomag emmeans, pairs és emtrends függvényeit (1.3.0 verzió, [Lenth, 2019](#)) használtuk a marginális átlag becslések (EMM) és a hozzájuk tartozó standard hibák (SE), a tesztstatisztikák és a p -értékek kiszámításához.

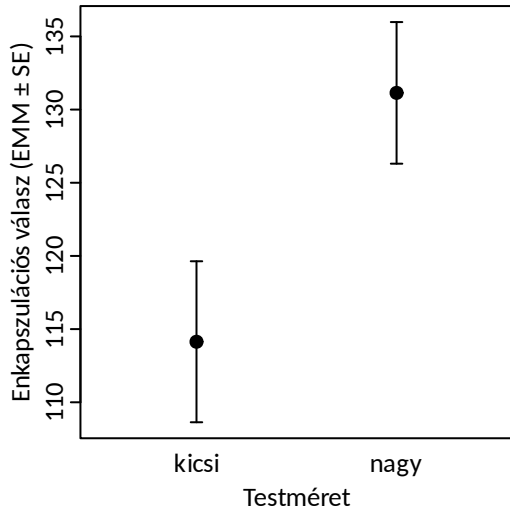
17.3. Eredmények

17.3.1. Enkapszuláció

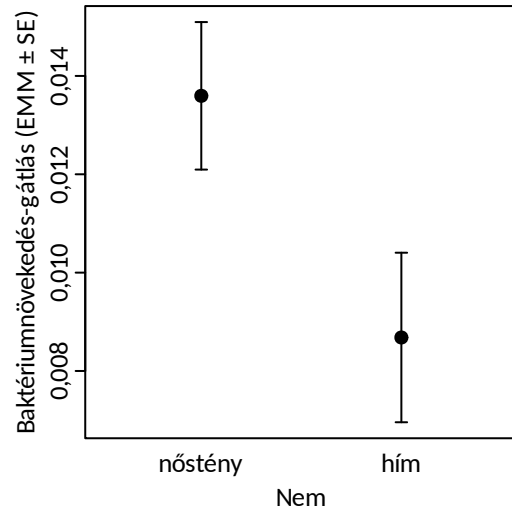
A végső modellben csak a testméretnek volt szignifikáns hatása ($F_{1,65} = 5,333$, $p = 0,024$, minden más $p \geq 0,184$ a nemre, a szaporodási időszakra, a normalizált atkaszámra és a normalizált reprodukív befektetésre): a nagy egyedek szignifikánsan nagyobb enkapszulációs képességgel rendelkeztek, mint a kicsik (17.1. ábra).

17.3.2. Baktériumnövekedés-gátlás

A nőstények BGI értékei szignifikánsan magasabbak voltak, mint a hímekéi ($F_{1,61} = 5,299$, $p = 0,024$, 17.2. ábra). A szaporodási időszak, a normalizált atkaterhelés és a normalizált reprodukív befektetés

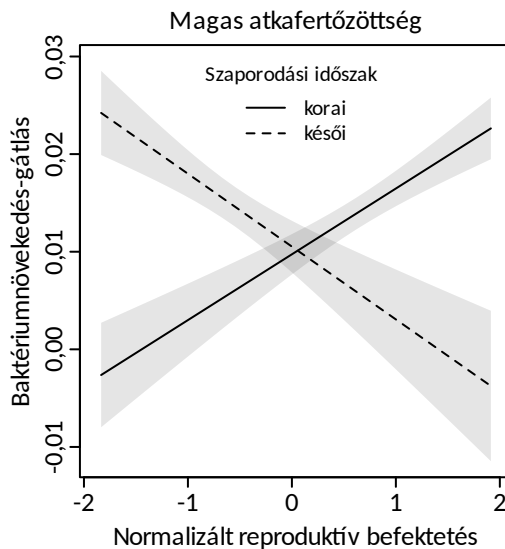


17.1. ábra: A testméret és az enkapsulációs válasz kapcsolata a nagyfejű csajkókban. Az enkapsulációs képesség becsült marginális átlagai (EMM) ± SE.



17.2. ábra: A nőtények és a hímek közötti különbség a hemolimfa baktériumnövekedés-gátló (BGI) kapacitásában a nagyfejű csajkókban. A BGI értékek becsült marginális átlagai (EMM) ± SE.

közötti harmadrendű interakció szintén szignifikáns volt ($F_{1,61} = 9,087, p = 0,004$): ha a bogarak erősen atkákkal fertőzöttek voltak, akkor a BGI értékeket befolyásolta a normalizált reprodukzív befektetés (17.3. ábra, 17.1. táblázat), és a kapcsolat iránya változott a szaporodási időszak alatt: a korai szaporodási időszakban a normalizált reprodukzív befektetés és a BGI közötti kapcsolat pozitív volt, míg a késői szaporodási időszakban negatív. Ellentétben az enkapsulációval, a testméretnek csak marginális hatása volt a BGI-re ($F_{1,61} = 3,650, p = 0,061$).



17.3. ábra: A normalizált reprodukzív befektetés és a hemolimfa baktériumnövekedés-gátló (BGI) kapacitása közötti összefüggés (az illesztett lineáris modell predikciói) a szaporodási időszak korai és késői szakaszában magas atkafertőzöttségű nagyfejű csajkókban (az atkafertőzöttség 75%-os percentilisére becsülve). Az árnyékolt területek a ± 1 SE-t jelölik az illesztett lineáris modelltől becsülve.

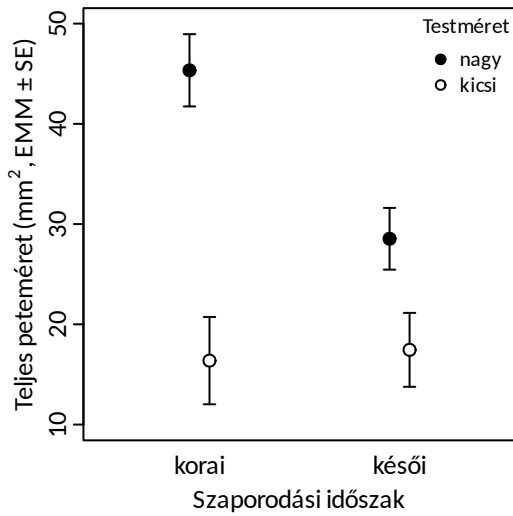
17.1. táblázat: Post-hoc összehasonlítások a szaporodási időszak, az atkaterhelés és a normalizált reprodukív befektetés közötti harmadrendű interakció hatásáról a nagyfejű csajkók baktériumnövekedés-gátló (BGI) képességére. A normalizált reprodukív befektetés becsült marginális meredekségét a szaporodási időszak szintjeire (korai és késői), valamint a normalizált atkaszám 25%, 50% és 75% percentilisére (alacsony, közepes, magas) adjuk meg. Az eredmények a nem szintjeire átlagolva vannak.

Szaporodási időszak	Normalizált atkaszám (lg)	Normalizált reprodukív befektetés meredeksége	SE	t_{61}	p
korai	alacsony	-0,003	0,004	0,771	0,444
késői	alacsony	0,000	0,002	0,069	0,946
korai	közepes	0,003	0,002	1,491	0,141
késői	közepes	-0,004	0,002	2,212	0,031
korai	magas	0,007	0,002	3,234	0,002
késői	magas	-0,007	0,003	2,488	0,016

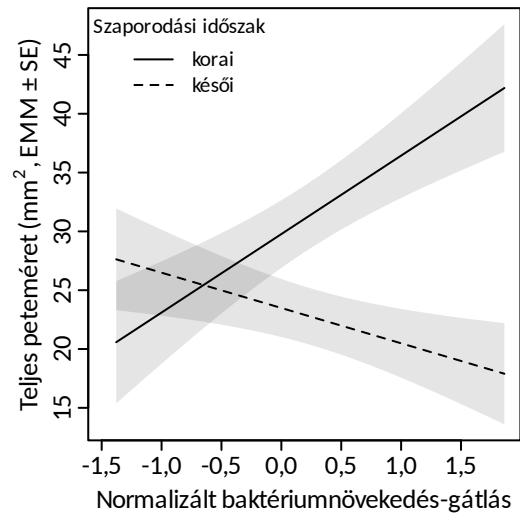
17.3.3. Reprodukív befektetés

A teljes peteméretre vonatkozó modellben a testméret és a szaporodási időszak közötti interakció szignifikáns volt ($F_{1,27} = 6,189$, $p = 0,019$): a nagy nőstényeknek szignifikánsan nagyobb volt a teljes petemérete, mint a kicsiknek a korai szaporodási időszakban (post-hoc összehasonlítások, $b = -28,96 \pm 5,65$ SE, $t_{27} = 5,127$, $p < 0,001$, 17.4. ábra), de nem a késői szaporodási időszakban ($b = -11,08 \pm 4,78$ SE, $t_{27} = 2,319$, $p = 0,119$), és a nagy nőstényeknél, de nem a kis nőstényeknél, csökkent a teljes peteméret a szaporodási időszak előrehaladtával (nagy nőstények: $b = 16,81 \pm 4,86$ SE, $t_{27} = 3,460$, $p = 0,009$; kis nőstények: $b = -1,08 \pm 5,68$ SE, $t_{27} = 0,190$, $p = 0,998$, 17.4. ábra). Továbbá a szaporodási időszak és a BGI képesség közötti interakció is szignifikáns volt ($F_{1,27} = 7,333$, $p = 0,012$): a teljes peteméret a BGI kapacitással nőtt a korai szaporodási időszakban, míg a késő szaporodási időszakban nem volt szignifikáns kapcsolat a BGI és a teljes peteméretet között (post-hoc összehasonlítások, korai szaporodási időszak: $b = 6,67 \pm 2,78$ SE, $t_{27} = 2,403$, $p = 0,023$; késői szaporodási időszak: $b = -3,00 \pm 2,21$ SE, $t_{27} = 1,358$, $p = 0,186$, 17.5. ábra). Sem az enkapszulációs képesség, sem az atkaterhelés nem volt szignifikáns hatással a nőstények reprodukív befektetésére (enkapszuláció: $F_{1,27} = 1,372$, $p = 0,252$; atkaterhelés: $F_{1,27} = 0,032$, $p = 0,860$). A relatív nőstény reprodukív befektetés esetében a végső modellben ugyanazok a változók maradtak meg, mint az abszolút nőstény reprodukív befektetés esetében, és az eredmények kvalitatíve is megegyeztek (a részleteket lásd a 17.2. táblázatban).

A teljes hereméretet a testméret és a szaporodási időszak befolyásolta. A nagyobb hímek teljes heremérete szignifikánsan nagyobb volt, mint a kisebbeké ($F_{1,27} = 53,164$, $p < 0,001$, 17.6a. ábra), és a teljes hereméret nagyobb volt a szaporodási időszak elején ($F_{1,27} = 28,367$, $p < 0,001$, 17.6b. ábra). Az atkaterhelésnek csak marginális pozitív hatása volt a teljes hereméretre ($b = 1,56 \pm 0,77$ SE, $F_{1,27} = 4,103$, $p = 0,053$). Sem az enkapszulációs, sem a BGI képesség nem volt szignifikáns hatással a hím reprodukív befektetésre (enkapszuláció: $F_{1,27} = 0,018$, $p = 0,893$; BGI: $F_{1,27} = 0,259$, $p = 0,614$). Hasonlóképpen a relatív reprodukív befektetést befolyásolta a testméret (a nagyobb hímeknél nagyobb a relatív hereméret; $F_{1,27} = 27,899$, $p < 0,001$) és a szaporodási időszak (a relatív hereméret a szaporodási időszak végén kisebb volt; $F_{1,27} = 42,714$, $p < 0,001$), és az atkaterhelésnek nem volt szignifikáns hatása ($F_{1,27} = 3,420$, $p = 0,075$).



17.4. ábra: A testméret és a teljes peteméret kapcsolata a szaporodási időszak korai és késői időszakában a nagyfejű csajkó nőtényekben. A nőtények teljes peteméretére vonatkozó becsült marginális átlagok (EMM) \pm SE.



17.5. ábra: A baktériumnövekedés-gátló (BGI) képesség normalizált értékei és a teljes peteméret közötti összefüggés (az illesztett lineáris modellek predikciói) a korai és a késői szaporodási időszakban a nagyfejű csajkó nőtényekben. Az árnyékolt területek a ± 1 SE-t jelölik az illesztett lineáris modellből becsülve.

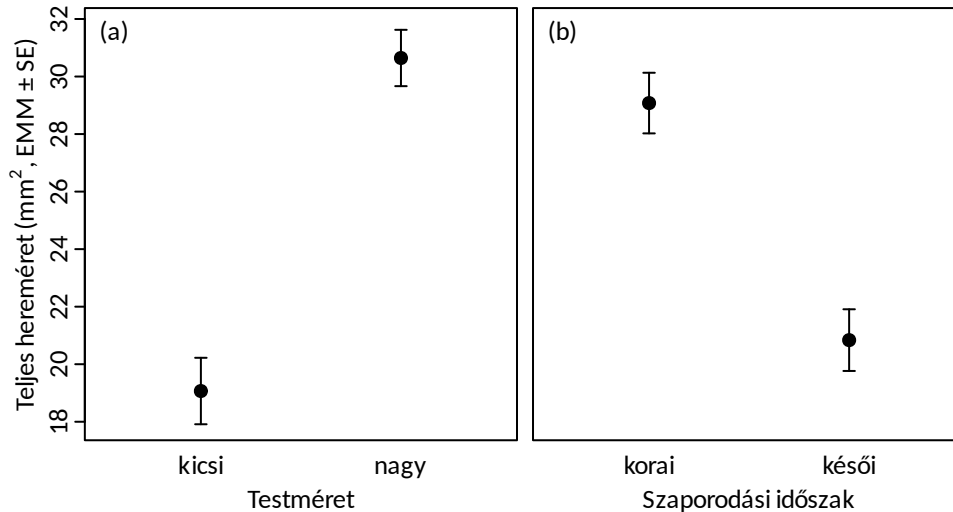
17.2. táblázat: Post-hoc összehasonlítások (a) a testméret és a szaporodási időszak, valamint (b) a szaporodási időszak és a normalizált baktériumnövekedés-gátlás (BGI) közötti interakciók hatásáról a nőtény nagyfejű csajkók relatív reprodukív befektetésére. (a) A testméret (kicsi és nagy) és a szaporodási időszak (korai és késői) szintjeire becsült marginális átlagok (EMM) összehasonlítása. (b) A normalizált BGI becsült marginális meredeksége a szaporodási időszak szintjeire (korai és késői).

(a)

Kontraszt	Becslés	SE	t_{27}	p
korai kicsi – korai nagy	-2,158	0,485	4,452	< 0,001
korai kicsi – késői kicsi	-0,124	0,488	0,254	0,994
korai nagy – késői nagy	1,449	0,417	3,479	0,009
késői kicsi – késői nagy	-0,584	0,410	1,426	0,495

(b)

Szaporodási időszak	Normalizált baktériumnövekedés-gátlás meredeksége	SE	t_{27}	p
korai	0,604	0,238	2,538	0,017
késői	-0,273	0,190	1,441	0,161



17.6. ábra: Összefüggés a teljes hereméret és (a) a testméret és (b) a szaporodási időszak között a nagyfejű csajkó hímekben. A hímek teljes hereméretének becsült marginális átlagai (EMM) ± SE.

17.4. Diszkusszió

Eredményeink arra utalnak, hogy a nagyfejű csajkók immunitása és szaporodása között komplex kapcsolat van. Azt találtuk, hogy az enkapszulációs képesség függ a testmérettől. Nem találtunk különbséget a nemek között az enkapszulációs válasz tekintetében, de a nőstények magasabb baktériumnövekedés-gátló (BGI) kapacitást mutattak, mint a hímek. Szezonális változást tapasztaltunk az immunitásba, illetve reprodukcióba való allokációban, azonban ez csak erős atkaterhelés mellett volt jelentős: a korai szaporodási időszakban a normalizált reprodukzív befektetés és a BGI képesség pozitív kapcsolatot mutatott, de a késői szaporodási időszakban ez az összefüggés negatívba fordult. A szaporodási befektetések esetében azt találtuk, hogy mind a hímeknél, mind a nőstényeknél pozitív összefüggés mutatható ki a reprodukzív befektetés és a testméret között, valamint szezonális változásokat is találtunk a reprodukzív befektetésben. Továbbá a nőstényeknél pozitív kapcsolat volt a BGI kapacitás és a reprodukzív befektetés között a korai szaporodási időszakban, de nem a későiben.

Ezek az eredmények azt sugallják, hogy mind az enkapszulációs képesség, mind a reprodukzív befektetés állapotfüggő a nagyfejű csajkónál, mivel a nagyobb egyedek nagyobb enkapszulációs képességet mutattak és nagyobb here- vagy petemérettel rendelkeztek. A nagy testméret több tápanyag tárolására lehet képes, és jobb kondíciót jelezhet (Berger és mtsai., 2008; Beukeboom, 2018), ami lehetővé teszi az egyedek számára a kompromisszumok nélküli befektetést mind a reprodukcióba mind az immunitásba (Blanckenhorn, 2000; Hendry és mtsai., 2001; Roff, 2002). Érdekes módon azonban nem tapasztaltunk különbséget a kis és nagy egyedek között a BGI kapacitás tekintetében. Az enkapszuláció immunaktiválás után megy végbe, amely sejtes és humorális folyamatokat is magában foglal, és a melanizált sejtlerakódás mértékét a „parazitán” (amit a vizsgálatunkban a damilszál szimulált) általában úgy értelmezik, mint az egyed képességét arra, hogy hatékony immunválaszt tudjon felépíteni (Moret és Schmid-Hempel, 2001; Sadd és Schmid-Hempel, 2009; Schmid-Hempel, 2003). Ezzel szemben a BGI képesség, ami az antimikrobiális kapacitás mutatója, nagyobb részben a hemolimfában jelen lévő antimikrobiális peptidok (AMP) és lizozimek révén valósul meg, és így a pillanatnyilag rendelkezésre álló antimikrobiális sejtfalbontási képességről ad információt, aminek feltételezhetően van fenntartási költsége. Figyelembe véve ezeket a

különbségeket, valószínűnek tűnik, hogy a jelentős költségekkel járó immunválasz (azaz az enkapszuláció) felépítése erősebben függ az egyed kondíciójától (vagyis esetünkben a mérettől, [Rádai és mtsai., 2018](#); [Rantala és mtsai., 2003, 2004](#)), mint a bevethető AMP-k és lizozimek fenntartása.

A predikciónknak megfelelően azt találtuk, hogy az antimikrobiális kapacitás a nőstények felé eltol. A nemek közötti különbségek a méretben, a viselkedésben, a fiziológiában és az utódokba való teljes befektetésben mind hozzájárulhatnak az immunkapacitásbeli különbségekhez ([Aisenberg és Peretti, 2011](#); [Córdoba-Aguilar és mtsai., 2009b](#); [Cotter és Kilner, 2010](#); [Vincent és Gwynne, 2014](#)). Azt várjuk, hogy az a nem, amelyik többet fektet az utódokba, aktívabb és specifikusabb immunvédelemmel rendelkezik, feltehetőleg azért, hogy elkerülje a fertőzéseket, amik jelentősen csökkentenék a szaporodási sikerét ([Adamo, 1999](#); [Adamo és mtsai., 2001](#); [Kurtz és mtsai., 2000](#)). Kétszülős utódgondozással rendelkező temetőbogarakon végzett vizsgálatok szintén alátámasztani látszanak ezt a hipotézist ([Boncoraglio és Kilner, 2012](#); [Jenkins és mtsai., 2000](#); [Smiseth és mtsai., 2005](#)). A nagyfejű csajkóban a nőstény az, aki többet fektet az utódok táplálékkal való ellátásába, így az utódok túlélése és fejlődése elsősorban az anyai gondoskodástól és az anyai túléléstől függ.

A reproduktív szövetek mennyisége mindkét nemnél csökkent a szezon során, bár a nőstényeknél ez a csökkenés csak a nagy méretű egyedeknél volt megfigyelhető. Ez az eredmény a föld alatt töltött hosszú inaktív időszakokra való felkészüléssel magyarázható. Míg a kisebb nőstények esetében felmerül egy „best of a bad job” taktika alkalmazása úgy, hogy ugyanannyi energiát fektetnek a szaporodásba a szezon végén is, és így vállalják a téli túlélés csökkenésének kockázatát, mivel nem készülnek fel kellőképpen az inaktív időszakokra, ami végül is nem váratlan, hiszen valószínűleg amúgy is kisebb a túlélési esélyük ([Renault és mtsai., 2003](#); [Renault, 2011](#)).

Azt is kimutattuk, hogy a szaporodási befektetés és az antimikrobiális kapacitás közötti összefüggés megváltozott a szaporodási időszak során. Ez azonban csak az atkák által erősen fertőzött egyedeknél volt nyilvánvaló. Ilyen körülmények között erős pozitív kapcsolat volt az antimikrobiális kapacitás és a reproduktív befektetés között a korai szaporodási időszakban, és negatív kapcsolat a szezon végén. A korai szezonban a pozitív kapcsolatot egyrészt okozhatja egy fertőzés után felépülő és hosszán megmaradó antimikrobiális kapacitás ([Haine és mtsai., 2008](#)). Továbbá a viszonylag lassabb növekedésű vagy a szaporodásukhoz több erőforrást igénylő paraziták a gazdaszervezetek szaporodási teljesítményének csak későbbi csökkenését idézhetik elő, ami így a korai szaporodási időszakban fokozott szaporodási befektetéssel járhat együtt ([Hurd, 2009](#)).

Mivel vizsgálatunkhoz terepen gyűjtött egyedeket használtunk, nem volt információnk az egyedek korábbi kórokozó-expozíciójáról vagy látens fertőzéseiről, ezeknek az immunitásra gyakorolt esetleges zavaró hatásairól és más olyan jellegekről, amelyekre nem kontrolláltunk. Továbbá nem voltak ismereteink az olyan más biotikus vagy abiotikus ökológiai tényezőkről, amelyeknek az egyedek esetlegesen ki voltak téve a begyűjtés előtt. Mivel az egyedeket egy meglehetősen elszigetelt populációból gyűjtöttük (lásd a [3.3.2.](#) szakaszt), ezért feltételezhetjük, hogy a korábbi immunkihívások hasonlóan érintették a gyűjtött bogarakat.

A vizsgálatunk kimutatta, hogy az immun- és a reproduktív jellegek közötti kapcsolatot több tényező is alakíthatja, továbbá ajánlott vizsgálni a tényezők közötti interakciók hatásait is. Mivel még mindig keveset tudunk a komplex gazda-parazita kölcsönhatásokról, különösen a kétszülős gondozással rendelkező bogarak esetében, fontos lenne vizsgálni, hogy a hosszú távú parazitafertőzés miatt indukált immunitás hogyan befolyásol más életmenet jellegeket, és hogyan alakítja ezek kapcsolatát a szaporodási és utódgondozási befektetésekkel.

18. fejezet

Összegzés

Az értekezésben az egyik legdiverzebb szociális viselkedést, az utódgondozást befolyásoló tényezőket vizsgáltam két modellrendszeren (széki lile és közeli rokon fajok, illetve nagyfejű csajkó). Az itt bemutatott tanulmányok több jelentős eredményt hoztak és további vizsgálatokhoz vezettek.

Az első részben az abiotikus környezet (hőmérséklet és napsugárzás) hatását vizsgáltam a szülők közötti együttműködésre a kotlás során, ami a madarak egyik leggyakoribb utódgondozási formája (Deeming, 2002). A 4. fejezetben kimutattuk, hogy a hímek és tojók kotlási viselkedése 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.

Az 5. fejezet az előbbi eredményeket két irányban vitte 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 megfigyeléses, mind a kísérletes eredmények összhangban voltak a 4. fejezet 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 6. fejezetben a szülők közötti egyezkedést vizsgáltuk finom skálán egy kísérletben, ahol a tojások hűtésével a szülők befektetését céloztuk növelni. 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 szülők kooperálnak (4. és 5. fejezetek), az olyan esetekben, amikor a környezet nem veszélyezteti közvetlenül az embriók túlélését, a tojó és a hím befektetése között negatív kapcsolat van, ami szexuális konfliktusra utal (Arnqvist és Rowe, 2005).

A 7. és a 8. fejezetekben a szülők közötti együttműködést multipopulációs szinten vizsgáltuk. Egyrészt széki lile és amerikai széki lile populációkból 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. A 7. fejezet 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. Azonban 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. Ezek az eredmények azt vetítik előre, hogy az utódgondozás mintázatai a kétszülős fajokban az éghajlatváltozás hatására a közeljövőben meg fognak változni.

Az első részben a hőmérséklet, illetve a napsugárzás hatását vizsgáltuk a szülők kotlási viselkedésére, azonban a klímaváltozással nemcsak a hőmérséklet, hanem a csapadék eloszlása is változhat (Pendergrass és mtsai., 2017). Egy vizsgálatban kimutattuk, hogy száraz években a széki lile egyedek elsőéves 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, mivel ha az egyedeknek több időre van szükségük a megfelelő táplálékmenyiség összegyűjtéséhez, az korlátozhatja a kotlási idejüket. Továbbá az éghajlatváltozás mellett 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 befolyásolhatja a kelési sikert, és így végső soron a reprodukív sikerre is hatással lehet.

Az értekezés második részében a fiókák kikelése utáni utódgondozási és utóddeztálási viselkedésre fókuszáltam. A 9. fejezetben egy terepi adatokra épülő demográfiai modell segítségével teszteltük az elméleti modellek (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 fiókagondozást nyújtanak, mint a tojók, a modellünk erősen hímeltolt ASR-t (6,1-szer több hím, mint tojó) prediktált, és az eredmény robusztus volt. Ez az eredmény kvantitatív egyezést mutat egy újrapirosodási 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 10. fejezetben 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 töltötték több időt a parton, ahol a tojó nagyobb testmérettel és testtömeeggel rendelkezett, feltehetően a parton tapasztalt magasabb intraspecifikus kompetíció miatt. A fiókanevelő élőhely váltás 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 újrapirosodás 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 11. fejezetben egy többéves, igen részletes adatsor segítségével vizsgáltuk a tojók természetes 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.

A második rész utolsó fejezetében (12. fejezet) 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 fiókkor 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 táplálék térbeli eloszlása, hőmérsékletviszonyok), hanem a szociális környezet (intraspecifikus kompetíció, pártalálás esélye, szociális információk elérhetősége) 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 különböző 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 (13. fejezet) meglepő eredményt adott. Ugyanis az irodalmi adatokkal ellentétben azt találtuk, hogy a földfelszíni levélgyűjtést nagyrészt nem a hímek, hanem a nőstények végzik. Ennek az ellentmondásnak az egyik lehetséges magyarázata az lehet, hogy a szülői szerepek dinamikusan megváltozhatnak ebben a fajban.

A 14. fejezetben két szociális tényező (az ASR 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 járatakban, 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. Egy kísérletben (15. fejezet) vizsgáltuk a kis és nagy méretű betolakodó hímek és a rezidens hímek közötti összecsapások dinamikáját és kimenetelét. 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 eskaláció mértékét nem befolyásolta a betolakodó mérete, aminek több alternatív magyarázata is lehet.

A nagyfejű csajkó egyedek testmérete és a hímek agyarmérete (mandibuláris nyúlvány) nagy változást 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. Ezért a 16. fejezetben 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 (17. fejezet) az immunválasz és a szaporodási befektetés közötti kapcsolatot vizsgáltuk a hímekben és a nőstényekben különböző méretkategóriákban. Az előző két vizsgálathoz 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 reproduktív befektetés indikátoraként a reproduktív 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 reproduktív befektetése változott a testmérettel és a szezonnal, továbbá a nőstények befektetése a korai szaporodási időszakban függött a baktériumnövekedés-gátló képességüktől.

A nagyfejű csajkóval 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 jelenlétiüknek a fészeknél. Egy hímeltávolításos kísérletben azt találtuk, hogy a hímek gyakran cserélődnek a fészeknél (még a kontroll, nem manipulált fészeknél is, Kiss és mtsai., 2023). És az olyan fészeknél, 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. egypontos nukleotid-polimorfizmusokat, SNP-eket) kell majd alkalmaznunk a fészken belüli rokonsági kapcsolatok feltárásához.

Az értekezés témaköréből készült közlemények

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>

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>
- 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>

*egyenlő hozzájárulás

- 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/JCOA-STRES-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., Alrashidi, 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., Lanctot, 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. Ontogenic 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., Al-rashidi, 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>

Köszönetnyilvánítás

Az itt bemutatott munkák kollaborációk eredményei és sok személy járult hozzá ahhoz, hogy ezek az eredmények megszülessenek. Köszönöm minden társszerzőnek a részvételét ezekben a vizsgálatokban. Két személyt, Székely Tamást és Barta Zoltánt, mindenféleképpen ki kell emelnem. Ők azok, akik a PhD képzésem kezdete óta nagyon sokban segítettek a pályámat: Tamás témavezetőként, Zoltán pedig mint a Debreceni Egyetem Viselkedésökológiai Kutatócsoportjának tagja ill. vezetője. Ha mindkettőjükről csak egy-egy dolgot emelek ki, akkor köszönöm Tamásnak a perspektívát és a víziókat, Zoltánnak pedig a mindig célratörő iránymutatásokat. Köszönöm Grant C. McDonaldnak a sok együtt gondolkodást és az új nézőpontokat az elmúlt években. Külön köszönöm a PhD hallgatók részvételét ezekben a munkákban; akiknek témavezetője voltam: Monif AlRashidi és Rosa Márta Erzsébet, illetve akikkel együtt dolgoztam: Nagy Nikoletta és Kiss Johanna.

Magyarországon három műhelyben dolgoztam: A Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszékén, az Eötvös Loránd Tudományegyetem Etológia Tanszékén és az Állatorvostudományi Egyetem Ökológiai Tanszékén. Köszönöm Varga Zoltánnak, Miklósi Ádámnak és Hornung Erzsébetnek a támogatását.

A kutatások anyagi háttérét számos pályázat és ösztöndíj támogatta. A legfontosabbak: BBSRC (BBS/B/05788), Royal Society/NATO Posztdoktori Ösztöndíj (2004), Magyar Állami Eötvös Ösztöndíj (2004), Magyary Zoltán Posztdoktori Ösztöndíj (2007-2008, 2009), Török-Magyar TÉT (OMFB-00581/2009), MTA Bolyai János Kutatási Ösztöndíj (2014-2017) és OTKA/NKFIH pályázatok (K81953, K112670, NN125642).

Köszönöm családomnak a sok támogatást. Szüleimnek, hogy segítettek abban, hogy biológus lehessék; feleségemnek, hogy elviselte a több hónapos terepmunkákkal járó távolléteket; és fiamnak az értekezés megírása alatt tanúsított türelmét.

Az értekezés szabad, nyílt forráskódú szoftverekkel (Vim, Nvim-R, Zotero, zotcite, Quarto) készült Debian operációs rendszeren. Köszönöm a fejlesztőknek, hogy ezt lehetővé tették.

Idézett irodalom

- Adamo, S.A., 1999. Evidence for adaptive changes in egg laying in crickets exposed to bacteria and parasites. *Anim. Behav.*, 57, 117–124. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0999>
- Adamo, S.A., Jensen, M., Younger, M., 2001. Changes in lifetime immunocompetence in male and female *Gryllus texensis* (formerly *G. integer*): trade-offs between immunity and reproduction. *Anim. Behav.*, 62, 417–425. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1786>
- Adkins-Regan, E., 2005. *Hormones and Animal Social Behavior*. Princeton University Press.
- Adkins-Regan, E., DeVoogd, T.J., Moore, J.M., 2010. Social behaviour and bird song from a neural and endocrine perspective, in: Székely, T., Moore, A.J., Komdeur, J. (Eds.), *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 59–84.
- Ahtiainen, J.J., Alatalo, R.V., Kortet, R., Rantala, M.J., 2005. A trade-off between sexual signalling and immune function in a natural population of the drumming wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *J. Evol. Biol.*, 18, 985–991. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00907.x>
- Aisenberg, A., Peretti, A.V., 2011. Sexual dimorphism in immune response, fat reserves and muscle mass in a sex role reversed spider. *Zoology*, 114, 272–275. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2011.05.003>
- Alatalo, R.V., Gottlander, K., Lundberg, A., 1988. Conflict or cooperation between parents in feeding nestlings in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.*, 19, 31–34. <https://doi.org/10.2307/3676524>
- Alcock, J., 1997. Small males emerge earlier than large males in Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Hymenoptera: Anthophorini). *J. Zool.*, 242, 453–462. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb03848.x>
- Alcock, J., 2009. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates.
- Alexander, R.D., 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 325–383. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.001545>
- 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.
- Alonzo, S.H., 2010. Social and coevolutionary feedbacks between mating and parental investment. *Trends Ecol. Evol.*, 25, 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.012>
- 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). *Zool. Middle East*, 53, 15–24. <https://doi.org/10.1080/09397140.2011.10648858>
- Amat, J.A., Fraga, R.M., Arroyo, G.M., 1999a. 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., Fraga, R.M., Arroyo, G.M., 1999b. Reuse of nesting scrapes by Kentish plovers. *Condor*, 101, 157–159. <https://doi.org/10.2307/1370457>
- Amat, J.A., Masero, J.A., 2004a. How Kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*, cope with heat stress during incubation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 56, 26–33. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0758-9>
- Amat, J.A., Masero, J.A., 2004b. 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>
- Amat, J.A., Masero, J.A., 2009. Belly-soaking: a behavioural solution to reduce excess body heat in the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *J. Ethol.*, 27, 507–510. <https://doi.org/10.1007/s10164-008-0139-3>
- Andersson, M., 2004. Social polyandry, parental investment, sexual selection, and evolution of reduced female gamete size. *Evolution*, 58, 24–34. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01570.x>
- Andersson, M., 2005. Evolution of classical polyandry: Three steps to female emancipation. *Ethology*, 111, 1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01057.x>

- 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>
- Angelier, F., Clement-Chastel, C., Welcker, J., Gabrielsen, G.W., Chastel, O., 2009a. How does corticosterone affect parental behaviour and reproductive success? A study of prolactin in black-legged kittiwakes. *Funct. Ecol.*, 23, 784–793. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01545.x>
- Angelier, F., Moe, B., Blanc, S., Chastel, O., 2009b. What factors drive prolactin and corticosterone responses to stress in a long-lived bird species (snow petrel *Pagodroma nivea*)? *Physiol. Biochem. Zool.*, 82, 590–602. <https://doi.org/10.1086/603634>
- Angelier, F., Moe, B., Weimerskirch, H., Chastel, O., 2007. Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *J. Anim. Ecol.*, 76, 1181–1191. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01295.x>
- Arnott, G., Elwood, R.W., 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Anim. Behav.*, 76, 529–542. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.04.019>
- Arnott, G., Elwood, R.W., 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Anim. Behav.*, 77, 991–1004. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.010>
- Arnqvist, G., Rowe, L., 2005. *Sexual Conflict*. Princeton University Press.
- Arrow, G.J., 1951. The habits of horned beetles, in: Hincks, W.D. (Ed.), *Horned Beetles: A Study of the Fantastic in Nature*. Springer Netherlands, pp. 24–67. https://doi.org/10.1007/978-94-017-6178-9_3
- Ball, G.F., 1991. Endocrine mechanisms and the evolution of avian parental care. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, 20, 984–991.
- Balme, G.A., Robinson, H.S., Pitman, R.T., Hunter, L.T.B., 2017. Flexibility in the duration of parental care: Female leopards prioritise cub survival over reproductive output. *J. Anim. Ecol.*, 86, 1224–1234. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12713>
- Balshine-Earn, S., Earn, D.J.D., 1998. On the evolutionary pathway of parental care in mouth-brooding cichlid fish. *Proc. R. Soc. B*, 265, 2217–2222. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0562>
- Bán, M., Földvári, M., Babits, M., Barta, Z., 2017. Simple command-line open-source software to analyse behavioural observation video recordings. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.*, 63, 137–142. <https://doi.org/10.17109/AZH.63.1.137.2017>
- Barbosa, F., Rebar, D., Greenfield, M.D., 2016. Reproduction and immunity trade-offs constrain mating signals and nuptial gift size in a bushcricket. *Behav. Ecol.*, 27, 109–117. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv131>
- Bart, J., Tornes, A., 1989. Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24, 109–116. <https://doi.org/10.1007/BF00299642>
- 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>
- Bateman, A.J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349–368. <https://doi.org/10.1038/hdy.1948.21>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M., Walker, S.C., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.*, 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beintema, A.J., Visser, G.H., 1989a. Growth-parameters in chicks of charadriiform birds. *Ardea*, 77, 169–180.
- Beintema, A.J., Visser, G.H., 1989b. The effect of weather on time budgets and development of chicks of meadow birds. *Ardea*, 77, 181–192.
- Berger, D., Walters, R., Gotthard, K., 2008. What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Funct. Ecol.*, 22, 523–529. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01392.x>
- Beukeboom, L.W., 2018. Size matters in insects - an introduction. *Entomol. Exp. Appl.*, 166, 2–3. <https://doi.org/10.1111/eea.12646>
- Blanckenhorn, W.U., 2000. The evolution of body size: What keeps organisms small? *Q. Rev. Biol.*, 75, 385–407. <https://doi.org/10.1086/393620>

- Blanckenhorn, W.U., Hellriegel, B., Hosken, D.J., Jann, P., Altwegg, R., Ward, P.I., 2004. Does testis size track expected mating success in yellow dung flies? *Funct. Ecol.*, 18, 414–418. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00864.x>
- Blas, J., Bortolotti, G.R., Tella, J.L., Baos, R., Marchant, T.A., 2007. Stress response during development predicts fitness in a wild, long lived vertebrate. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 104, 8880–8884. <https://doi.org/10.1073/pnas.0700232104>
- Bleakley, B.H., Wolf, J.B., Moore, A.J., 2010. The quantitative genetics of social behaviour, in: Székely, T., Moore, A.J., Komdeur, J. (Eds.), *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 29–54.
- Blokland, A., Geraerts, E., Been, M., 2004. A detailed analysis of rats' spatial memory in a probe trial of a Morris task. *Behav. Brain Res.*, 154, 71–75. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.01.022>
- Blomberg, S.P., Garland, T., Ives, A.R., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Blomqvist, D., Johansson, O.C., 1995. Trade-offs in nest-site selection in coastal populations of lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis*, 137, 550–558. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1995.tb03266.x>
- Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Liker, A., Angelier, F., Wingfield, J.C., Chastel, O., 2009. Stress response and the value of reproduction: Are birds prudent parents? *Am. Nat.*, 173, 589–598. <https://doi.org/10.1086/597610>
- Boncoraglio, G., Kilner, R.M., 2012. Female burying beetles benefit from male desertion: sexual conflict and counter-adaptation over parental investment. *PLoS ONE*, 7, e31713. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031713>
- Bonier, F., Martin, P.R., Moore, I.T., Wingfield, J.C., 2009. Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Trends Ecol. Evol.*, 24, 634–642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.013>
- Bonsall, M.B., Klug, H., 2011. The evolution of parental care in stochastic environments. *J. Evol. Biol.*, 24, 645–655. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02203.x>
- Boonekamp, J.J., Ros, A.H.F., Verhulst, S., 2008. Immune activation suppresses plasma testosterone level: a meta-analysis. *Biol. Lett.*, 4, 741–744. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0347>
- Boos, M., Zimmer, C., Carriere, A., Robin, J.-P., Petit, O., 2007. Post-hatching parental care behaviour and hormonal status in a precocial bird. *Behav. Process.*, 76, 206–214. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2007.05.003>
- Both, C., Visser, M.E., 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411, 296–298. <https://doi.org/10.1038/35077063>
- Bourke, A.F.G., 2011. *Principles of Social Evolution*. Oxford University Press.
- Bradshaw, W.E., Holzapfel, C.M., 2006. Climate change - Evolutionary response to rapid climate change. *Science*, 312, 1477–1478. <https://doi.org/10.1126/science.1127000>
- Bridge, A.P., Elwood, R.W., Dick, J.T.A., 2000. Imperfect assessment and limited information preclude optimal strategies in male-male fights in the orb-weaving spider *Metellina mengei*. *Proc. R. Soc. B*, 267, 273–279. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.0997>
- Briffa, M., Sneddon, L.U., 2007. Physiological constraints on contest behaviour. *Funct. Ecol.*, 21, 627–637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01188.x>
- Brown, C.R., Brown, M.B., 2003. Testis size increases with colony size in cliff swallows. *Behav. Ecol.*, 14, 569–575. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg030>
- Brown, J.L., Morales, V., Summers, K., 2010. A key ecological trait drove the evolution of biparental care and monogamy in an amphibian. *Am. Nat.*, 175, 436–446. <https://doi.org/10.1086/650727>
- Brown, M., Downs, C.T., 2003. The role of shading behaviour in the thermoregulation of breeding crowned plovers (*Vanellus coronatus*). *J. Therm. Biol.*, 28, 51–58. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00036-0](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00036-0)
- Buchmann, K., 2014. Evolution of innate immunity: clues from invertebrates via fish to mammals. *Front. Immunol.*, 5, 459. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2014.00459>
- Burley, N.T., Calkins, J.D., 1999. Sex ratios and sexual selection in socially monogamous zebra finches. *Behav. Ecol.*, 10, 626–635. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.6.626>

- Buzatto, B.A., Firman, R.C., 2016. Precopulatory intrasexual competition, in: Weekes-Shackelford, V., Shackelford, T.K., Weekes-Shackelford, V.A. (Eds.), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. Springer, pp. 1–6.
- Buzatto, B.A., Tomkins, J.L., Simmons, L.W., 2014. Alternative phenotypes within mating systems, in: Shuker, D.M., Simmons, L.W. (Eds.), *The Evolution of Insect Mating Systems*. Oxford University Press, pp. 106–128.
- Caldwell, R.L., 1986. The deceptive use of reputation by stomatopods, in: Mitchell, R.W., Thompson, N.S. (Eds.), *Deception: Perspectives on Human and Nonhuman Deceit*. State University of New York Press, pp. 129–145.
- Calhim, S., Immler, S., Birkhead, T.R., 2007. Postcopulatory sexual selection is associated with reduced variation in sperm morphology. *PLoS ONE*, 2, e413. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000413>
- Cantarero, A., Plaza, M., Moreno, J., Griggio, M., 2019. Parental feeding responses to experimental short-term partner removal in a species with male and female brood desertion. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 73, 76. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2693-9>
- Cantoni, D., Brown, R.E., 1997. Paternal investment and reproductive success in the California mouse, *Peromyscus californicus*. *Anim. Behav.*, 54, 377–386. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0583>
- Carey, C., 2002. Incubation in extreme environments, in: Deeming, D.C. (Ed.), *Avian Incubation: Behaviour, Environment, and Evolution*. Oxford University Press, pp. 238–253.
- Carmona-Isunza, M.C., Ancona, S., Székely, T., Ramallo-González, A.P., Cruz-López, M., Serrano-Meneses, M.A., Küpper, C., 2017. Adult sex ratio and operational sex ratio exhibit different temporal dynamics in the wild. *Behav. Ecol.*, 28, 523–532. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw183>
- Castella, G., Christe, P., Chapuisat, M., 2010. Covariation between colony social structure and immune defences of workers in the ant *Formica selysi*. *Insectes Soc.*, 57, 233–238. <https://doi.org/10.1007/s00040-010-0076-3>
- Černý, D., Natale, R., 2022. Comprehensive taxon sampling and vetted fossils help clarify the time tree of shorebirds (Aves, Charadriiformes). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 177, 107620. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107620>
- Chapin, K.J., Hill-Lindsay, S., 2016. Territoriality evidenced by asymmetric intruder-holder motivation in an amblypygid. *Behav. Process.*, 122, 110–115. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.11.014>
- Chapron, G., Wielgus, R., Quenette, P.-Y., Camarra, J.-J., 2009. Diagnosing mechanisms of decline and planning for recovery of an endangered brown bear (*Ursus arctos*) population. *PLoS ONE*, 4, e7568. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007568>
- Charmantier, A., Keyser, A.J., Promislow, D.E.L., 2007. First evidence for heritable variation in cooperative breeding behaviour. *Proc. R. Soc. B*, 274, 1757–1761. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0012>
- Chastel, O., Lacroix, A., Weimerskirch, H., Gabrielsen, G.W., 2005. Modulation of prolactin but not corticosterone responses to stress in relation to parental effort in a long-lived bird. *Horm. Behav.*, 47, 459–466. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.10.009>
- Chastel, O., Lormée, H., 2002. Patterns of prolactin secretion in relation to incubation failure in a tropical seabird, the red-footed booby. *Condor*, 104, 873–876. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2002\)104%5B0873:POPSIR%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2002)104%5B0873:POPSIR%5D2.0.CO;2)
- Cherel, Y., Mauget, R., Lacroix, A., Gilles, J., 1994. Seasonal and fasting-related changes in circulating gonadal-steroids and prolactin in king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *Physiol. Zool.*, 67, 1154–1173. <https://doi.org/10.1086/physzool.67.5.30163887>
- Clutton-Brock, T., 2007. Sexual selection in males and females. *Science*, 318, 1882–1885. <https://doi.org/10.1126/science.1133311>
- 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>
- Colwell, M.A., Hurley, S.J., Hall, T.N., Dinsmore, S.J., 2007. Age-related survival and behavior of snowy plover chicks. *Condor*, 109, 638–647. <https://doi.org/10.1650/8236.1>
- Conway, C.J., Martin, T.E., 2000. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav. Ecol.*, 11, 178–188. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.2.178>

- Córdoba-Aguilar, A., Jiménez-Cortés, J.G., Lanz-Mendoza, H., 2009a. Seasonal variation in ornament expression, body size, energetic reserves, immune response, and survival in males of a territorial insect. *Ecol. Entomol.*, 34, 228–239. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01061.x>
- Córdoba-Aguilar, A., Nájera-Cordero, K., Serrano-Meneses, M.A., Moreno-García, M.A., Contreras-Garduño, J., Lanz-Mendoza, H., Rull, J., 2009b. Sexual dimorphism in immunity: a test using insects (Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Odonata). *Odonatologica*, 38, 217–234. <https://natuurtijdschriften.nl/pub/592665>
- Cotter, S.C., Kilner, R.M., 2010. Sexual division of antibacterial resource defence in breeding burying beetles, *Nicrophorus vespilloides*. *J. Anim. Ecol.*, 79, 35–43. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01593.x>
- Covas, R., 2012. Evolution of reproductive life histories in island birds worldwide. *Proc. R. Soc. B*, 279, 1531–1537. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1785>
- Cramp, S., Simmons, K.E.L., 1983. *The Birds of the Western Palearctic Vol. III*. Oxford University Press.
- Cresswell, W., Holt, S., Reid, J.M., Whitfield, D.P., Mellanby, R.J., Norton, D., Waldron, S., 2004. The energetic costs of egg heating constrain incubation attendance but do not determine daily energy expenditure in the pectoral sandpiper. *Behav. Ecol.*, 15, 498–507. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp042>
- Crudgington, H.S., Fellows, S., Badcock, N.S., Snook, R.R., 2009. Experimental manipulation of sexual selection promotes greater male mating capacity but does not alter sperm investment. *Evolution*, 63, 926–938. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00601.x>
- D’Alba, L., Monaghan, P., Nager, R.G., 2009. Thermal benefits of nest shelter for incubating female eiders. *J. Therm. Biol.*, 34, 93–99. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2008.11.005>
- Dale, S., 2001. Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos*, 92, 344–356. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920217.x>
- Daniel, W.W., 1990. *Applied Nonparametric Statistics*. PWS-KENT Pub.
- Darwin, C., 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray.
- Davies, N.B., 1991. Mating systems, in: Krebs, J.R., Davies, N.B. (Eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, pp. 263–294.
- Deeming, D.C., 2002. *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press.
- Diesel, R., Bäurle, G., Vogel, P., 1995. Cave breeding and froglet transport: a novel pattern of anuran brood care in the Jamaican frog, *Eleutherodactylus cundalli*. *Copeia*, 1995, 354–360. <https://doi.org/10.2307/1446898>
- Dittami, J.P., 1981. Seasonal-changes in the behavior and plasma titers of various hormones in barheaded geese, *Anser indicus*. *Z. Tierpsychol.*, 55, 289–324. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1981.tb01274.x>
- Domenech, J., Senar, J.C., 1998. Trap type can bias estimates of sex ratio. *J. Field Ornithol.*, 69, 380–385.
- Donald, P.F., 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149, 671–692. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00724.x>
- Dos Remedios, N., Lee, P.L.M., Burke, T., Székely, T., Küpper, C., 2015a. North or south? Phylogenetic and biogeographic origins of a globally distributed avian clade. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 89, 151–159. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.010>
- Dos Remedios, N., Székely, T., Küpper, C., Lee, P.L.M., Kosztolányi, A., 2015b. Ontogenic differences in sexual size dimorphism across four plover populations. *Ibis*, 157, 590–600. <https://doi.org/10.1111/ibi.12263>
- Downs, C.T., Ward, D., 1997. Does shading behavior of incubating shorebirds in hot environments cool the eggs or the adults? *Auk*, 114, 717–724. <https://doi.org/10.2307/4089291>
- Duellman, W.E., 1992. Reproductive strategies of frogs. *Sci. Am.*, 267, 80–87. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0792-80>
- Dunn, P.O., Winkler, D.W., 2010. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds, in: Møller, A.P., Fiedler, W., Berthold, P. (Eds.), *Effects of Climate Change on Birds*. Oxford University Press, pp. 113–128.
- Dziminski, M.A., Roberts, J.D., Beveridge, M., Simmons, L.W., 2010. Among-population covariation between sperm competition and ejaculate expenditure in frogs. *Behav. Ecol.*, 21, 322–328. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp191>

- Easterling, D.R., Meehl, G.A., Parmesan, C., Changnon, S.A., Karl, T.R., Mearns, L.O., 2000. Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. *Science*, 289, 2068–2074. <https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2068>
- Eberhard, W.G., 1982. Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. *Am. Nat.*, 119, 420–426. <https://doi.org/10.1086/283920>
- Eberhart-Phillips, L.J., Hoffman, J.I., Brede, E.G., Zefania, S., Kamrad, M.J., Székely, T., Bruford, M.W., 2015. Contrasting genetic diversity and population structure among three sympatric Madagascan shorebirds: parallels with rarity, endemism, and dispersal. *Ecol. Evol.*, 5, 997–1010. <https://doi.org/10.1002/ece3.1393>
- 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>
- Ekanayake, K.B., Weston, M.A., Nimmo, D.G., Maguire, G.S., Endler, J.A., Küpper, C., 2015. The bright incubate at night: sexual dichromatism and adaptive incubation division in an open-nesting shorebird. *Proc. R. Soc. B*, 282, 20143026. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.3026>
- Eldegard, K., Sonerud, G.A., 2009. Female offspring desertion and male-only care increase with natural and experimental increase in food abundance. *Proc. R. Soc. B*, 276, 1713–1721. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1775>
- Emich, G., 1884. Die Metamorphose des *Lethrus apterus*. *Mathematische und Naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn*, 2, 184–188.
- Emlen, D.J., 2008a. The evolution of animal weapons. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39, 387–413. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173502>
- Emlen, D.J., 2008b. The roles of genes and the environment in the expression and evolution of alternative tactics, in: Oliveira, R.F., Taborsky, M., Brockmann, H.J. (Eds.), *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*. Cambridge University Press, pp. 85–108.
- Emlen, D.J., Marangelo, J., Ball, B., Cunningham, C.W., 2005. Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution*, 59, 1060–1084. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01044.x>
- Emlen, S.T., Oring, L.W., 1977. Ecology, sexual selection, and evolution of mating systems. *Science*, 197, 215–223. <https://doi.org/10.1126/science.327542>
- 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>
- Englund, G., Olsson, T.I., 1990. Fighting and assessment in the net-spinning caddis larva *Arctopsyche ladogensis*: a test of the sequential assessment game. *Anim. Behav.*, 39, 55–62. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80725-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80725-0)
- Enquist, M., Leimar, O., 1983. Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *J. Theor. Biol.*, 102, 387–410. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(83\)90376-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(83)90376-4)
- Enquist, M., Leimar, O., 1987. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. *J. Theor. Biol.*, 127, 187–205. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(87\)80130-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(87)80130-3)
- Ephrussi, B., Beadle, G.W., 1936. A technique of transplantation for *Drosophila*. *Am. Nat.*, 70, 218–225. <https://doi.org/10.1086/280658>
- Ereckmann, W.J., 1983. The evolution of polyandry in shorebirds: an evaluation of hypotheses, in: Wasser, S.K. (Ed.), *Social Behavior of Female Vertebrates*. Academic Press, pp. 113–168.
- Ersts, P.J., 2011. *Geographic Distance Matrix Generator (version 1.2.3)*. https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/gdmg
- Evans, J.P., Garcia-Gonzalez, F., 2016. The total opportunity for sexual selection and the integration of pre- and post-mating episodes of sexual selection in a complex world. *J. Evol. Biol.*, 29, 2338–2361. <https://doi.org/10.1111/jeb.12960>

- Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S., 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinform.*, 1, 47–50. <https://doi.org/10.1177/117693430500100003>
- Fisher, D.O., Blomberg, S.P., Owens, I.P.F., 2002. Convergent maternal care strategies in ungulates and macropods. *Evolution*, 56, 167–176. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00858.x>
- Fitzpatrick, J.L., Baer, B., 2011. Polyandry reduces sperm length variation in social insects. *Evolution*, 65, 3006–3012. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01343.x>
- Flajnik, M.F., Du Pasquier, L., 2004. Evolution of innate and adaptive immunity: can we draw a line? *Trends Immunol.*, 25, 640–644. <https://doi.org/10.1016/j.it.2004.10.001>
- Flatt, T., Heyland, A., 2011. *Mechanisms of Life History Evolution: The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*. Oxford University Press.
- Forsgren, E., Amundsen, T., Borg, Å.A., Bjelvenmark, J., 2004. Unusually dynamic sex roles in a fish. *Nature*, 429, 551–554. <https://doi.org/10.1038/nature02562>
- Fraga, R.M., Amat, J.A., 1996. Breeding biology of a Kentish plover (*Charadrius alexandrinus*) population in an inland saline lake. *Ardeola*, 43, 69–85.
- 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>
- Freckleton, R.P., Jetz, W., 2009. Space versus phylogeny: disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data. *Proc. R. Soc. B*, 276, 21–30. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0905>
- Fremelin, M., Nahaboo, C., 2010. Minotaur beetles fight for over 12 hours. *Bulletin of the Amateur Entomologists' Society*, 69, 162–169.
- 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>
- Fromhage, L., McNamara, J.M., Houston, A.I., 2008. A model for the evolutionary maintenance of monogyny in spiders. *J. Theor. Biol.*, 250, 524–531. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.10.008>
- Funk, W.C., Mullins, T.D., Haig, S.M., 2007. Conservation genetics of snowy plovers (*Charadrius alexandrinus*) in the Western Hemisphere: population genetic structure and delineation of subspecies. *Conserv. Genet.*, 8, 1287–1309. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9278-7>
- Garamszegi, L.Z., Rosivall, B., Hegyi, G., Szöllösi, E., Török, J., Eens, M., 2006. Determinants of male territorial behavior in a Hungarian collared flycatcher population: plumage traits of residents and challengers. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 60, 663–671. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0210-4>
- Ghalambor, C.K., Martin, T.E., 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, 292, 494–497. <https://doi.org/10.1126/science.1059379>
- Gill, F., Donsker, D., Rasmussen, P., 2024. *IOC World Bird List (V14.1)*. <https://www.worldbirdnames.org/>
- Goldsmith, A.R., 1982. The Australian black swan (*Cygnus atratus*): prolactin and gonadotropin secretion during breeding including incubation. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 46, 458–462. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(82\)90100-9](https://doi.org/10.1016/0016-6480(82)90100-9)
- Goldsmith, A.R., Williams, D.M., 1980. Incubation in mallards (*Anas platyrhynchos*): changes in plasma levels of prolactin and luteinizing hormone. *J. Endocrinol.*, 86, 371–379. <https://doi.org/10.1677/joe.0.0860371>
- Grafen, A., 1987. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. *Anim. Behav.*, 35, 462–467. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80271-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80271-3)
- Grant, G.S., 1982. Avian incubation: egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment. *Ornithol. Monogr.*, iii–75. <https://doi.org/10.2307/40166669>
- Grant, P.R., Grant, B.R., 2019. Adult sex ratio influences mate choice in Darwin's finches. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 116, 12373–12382. <https://doi.org/10.1073/pnas.1903838116>
- Gratto-Trevor, C.L., 2011. Ageing and sexing the piping plover *Charadrius melodus*. *Wader Study Group Bull.*, 118, 118–122.

- Gratto-Trevor, C.L., Oring, L.W., Fivizzani, A.J., El Halawani, M.E., Cooke, F., 1990. The role of prolactin in parental care in a monogamous and a polyandrous shorebird. *Auk*, 107, 718–729. <https://doi.org/10.2307/4088002>
- Green, A.J., 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, 82, 1473–1483. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082%5B1473:MLRMOB%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082%5B1473:MLRMOB%5D2.0.CO;2)
- Grégoire, Ch., Goffinet, G., 1975. Coagulocyte alterations in clotting hemolymph of *Carausius morosus* L. *Arch. Int. Physiol. Biochim.*, 83, 707–722. <https://doi.org/10.3109/13813457509081890>
- Griggio, M., Pilastro, A., 2007. Sexual conflict over parental care in a species with female and male brood desertion. *Anim. Behav.*, 74, 779–785. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.01.007>
- Groscolas, R., Lacroix, A., Robin, J.-P., 2008. Spontaneous egg or chick abandonment in energy-depleted king penguins: a role for corticosterone and prolactin? *Horm. Behav.*, 53, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.08.010>
- Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J., Jamieson, I.G., 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *J. Evol. Biol.*, 24, 699–711. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x>
- Gubernick, D.J., Teferi, T., 2000. Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. *Proc. R. Soc. B*, 267, 147–150. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.0979>
- Gwynne, D.T., 2008. Sexual conflict over nuptial gifts in insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, 83–101. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093423>
- Hagen, C.A., Salter, G.C., Pitman, J.C., Robel, R.J., Applegate, R.D., 2005. Lesser prairie-chicken brood habitat in sand sagebrush: invertebrate biomass and vegetation. *Wildl. Soc. Bull.*, 33, 1080–1091. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2005\)33%5B1080:LPBHIS%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33%5B1080:LPBHIS%5D2.0.CO;2)
- Haine, E.R., Moret, Y., Siva-Jothy, M.T., Rolff, J., 2008. Antimicrobial defense and persistent infection in insects. *Science*, 322, 1257–1259. <https://doi.org/10.1126/science.1165265>
- 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. *Sci. Rep.*, 10, 15576. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72521-6>
- Halimubieke, N., Valdebenito, J.O., Harding, P., Cruz-López, M., Serrano-Meneses, M.A., James, R., Kupán, K., Székely, T., 2019. Mate fidelity in a polygamous shorebird, the snowy plover (*Charadrius nivosus*). *Ecol. Evol.*, 9, 10734–10745. <https://doi.org/10.1002/ece3.5591>
- Hall, M.R., Goldsmith, A.R., 1983. Factors affecting prolactin secretion during breeding and incubation in the domestic duck (*Anas platyrhynchos*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 49, 270–276. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(83\)90144-2](https://doi.org/10.1016/0016-6480(83)90144-2)
- Harper, D.G.C., 1994. Some comments on the repeatability of measurements. *Ring. Migr.*, 15, 84–90.
- Harrison, F., Barta, Z., Cuthill, I., Székely, T., 2009. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *J. Evol. Biol.*, 22, 1800–1812. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01792.x>
- Harrod, W.D., Mumme, R.L., 2021. Females compensate for moult-associated male nest desertion in hooded warblers. *Ibis*, 163, 159–170. <https://doi.org/10.1111/ibi.12850>
- Harshman, L.G., Zera, A.J., 2007. The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends Ecol. Evol.*, 22, 80–86. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.008>
- Hau, M., Ricklefs, R.E., Wikelski, M., Lee, K.A., Brawn, J.D., 2010. Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds. *Proc. R. Soc. B*, 277, 3203–3212. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0673>
- Heidinger, B.J., Chastel, O., Nisbet, I.C.T., Ketterson, E.D., 2010. Mellowing with age: older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird. *Funct. Ecol.*, 24, 1037–1044. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01733.x>
- Heidinger, B.J., Nisbet, I.C.T., Ketterson, E.D., 2006. Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proc. R. Soc. B*, 273, 2227–2231. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3557>

- Hendry, A.P., Day, T., Cooper, A.B., 2001. Optimal size and number of propagules: allowance for discrete stages and effects of maternal size on reproductive output and offspring fitness. *Am. Nat.*, 157, 387–407. <https://doi.org/10.1086/319316>
- 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>
- Hinde, C.A., 2006. Negotiation over offspring care? — positive response to partner-provisioning rate in great tits. *Behav. Ecol.*, 17, 6–12. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari092>
- Hoem, S.A., Melis, C., Linnell, J.D.C., Andersen, R., 2007. Fighting behaviour in territorial male roe deer *Capreolus capreolus*: the effects of antler size and residence. *Eur. J. Wildl. Res.*, 53, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10344-006-0053-3>
- Hoffman, C.L., Ruiz-Lambides, A.V., Davila, E., Maldonado, E., Gerald, M.S., Maestripieri, D., 2008. Sex differences in survival costs of reproduction in a promiscuous primate. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 62, 1711–1718. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0599-z>
- 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>
- Hongo, Y., 2003. Appraising behaviour during male-male interaction in the Japanese horned beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis* (Kono). *Behaviour*, 140, 501–517. <https://doi.org/10.1163/156853903322127959>
- Hopwood, P.E., Moore, A.J., Tregenza, T., Royle, N.J., 2015. Male burying beetles extend, not reduce, parental care duration when reproductive competition is high. *J. Evol. Biol.*, 28, 1394–1402. <https://doi.org/10.1111/jeb.12664>
- Hosken, D.J., Garner, T.W.J., Ward, P.I., 2001. Sexual conflict selects for male and female reproductive characters. *Curr. Biol.*, 11, 489–493. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00146-4](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00146-4)
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biom. J.*, 50, 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Houston, A.I., Davies, N.B., 1985. The evolution of cooperation and life history in the dunnoek, *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., McNamara, J.M., 2002. A self-consistent approach to paternity and parental effort. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 357, 351–362. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0925>
- Houston, A.I., McNamara, J.M., Hutchinson, J.M.C., 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 341, 375–397. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0123>
- 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>
- Hsu, Y.Y., Wolf, L.L., 1999. The winner and loser effect: integrating multiple experiences. *Anim. Behav.*, 57, 903–910. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1049>
- Hunt, J.E., House, C.M., 2011. The evolution of parental care in the Onthophagine dung beetles, in: Simmons, L.W., Ridsdill-Smith, T.J. (Eds.), *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Wiley-Blackwell, pp. 152–176.
- Hunt, J., Simmons, L.W., 2002. Behavioural dynamics of biparental care in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Anim. Behav.*, 64, 65–75. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3036>
- Hunter, F.M., Birkhead, T.R., 2002. Sperm viability and sperm competition in insects. *Curr. Biol.*, 12, 121–123. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00647-9](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00647-9)
- Hurd, H., 2009. Evolutionary drivers of parasite-induced changes in insect life-history traits: from theory to underlying mechanisms. *Adv. Parasitol.*, 68, 85–110. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)00604-0](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)00604-0)
- Huyghe, K., Van Oystaeyen, A., Pasmans, F., Tadić, Z., Vanhooydonck, B., Van Damme, R., 2010. Seasonal changes in parasite load and a cellular immune response in a colour polymorphic lizard. *Oecologia*, 163, 867–874. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1646-9>
- IPCC, 2014. Climate change 2014: impact adaptation and vulnerability. AR5, Working Group II (WGII AR5). <https://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/>

- Jenkins, E.V., Morris, C., Blackman, S., 2000. Delayed benefits of paternal care in the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*. *Anim. Behav.*, 60, 443–451. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1487>
- Jennions, M.D., Backwell, P.R.Y., 1996. Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 57, 293–306. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1996.tb01851.x>
- 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.
- Jirotkul, M., 1999. Population density influences male-male competition in guppies. *Anim. Behav.*, 58, 1169–1175. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1248>
- Johansson, O.C., Blomqvist, D., 1996. Habitat selection and diet of lapwing *Vanellus vanellus* chicks on coastal farmland in S. W. Sweden. *J. Appl. Ecol.*, 33, 1030–1040. <https://doi.org/10.2307/2404683>
- Johnstone, R.A., Hinde, C.A., 2006. Negotiation over offspring care — how should parents respond to each other's efforts? *Behav. Ecol.*, 17, 818–827. <https://doi.org/10.1093/beheco/arl009>
- Jones, K.M., Ruxton, G.D., Monaghan, P., 2002. Model parents: is full compensation for reduced partner nest attendance compatible with stable biparental care? *Behav. Ecol.*, 13, 838–843. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.6.838>
- Jormalainen, V., Merilaita, S., Riihimäki, J., 2001. Costs of intersexual conflict in the isopod *Idotea baltica*. *J. Evol. Biol.*, 14, 763–772. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00325.x>
- Junior, R.S.L., Peixoto, P.E.C., 2013. Males of the dragonfly *Diastatops obscura* fight according to predictions from game theory models. *Anim. Behav.*, 85, 663–669. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.033>
- Kawano, K., 1995. Horn and wing allometry and male dimorphism in giant rhinoceros beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) of tropical Asia and America. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 88, 92–99. <https://doi.org/10.1093/aesa/88.1.92>
- Keenleyside, M.H.A., 1983. Mate desertion in relation to adult sex-ratio in the biparental cichlid fish *Herotilapia multispinosa*. *Anim. Behav.*, 31, 683–688. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80223-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80223-1)
- Kelly, E.J., Kennedy, P.L., 1993. A dynamic state variable model of mate desertion in Cooper's hawks. *Ecology*, 74, 351–366. <https://doi.org/10.2307/1939298>
- Kemp, D.J., 2000. Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behav. Ecol.*, 11, 591–596. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.6.591>
- Kemp, D.J., Wiklund, C., 2001. Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49, 429–442. <https://doi.org/10.1007/s002650100318>
- Kemp, D.J., Wiklund, C., 2004. Residency effects in animal contests. *Proc. R. Soc. B*, 271, 1707–1711. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2775>
- Kerkhoff, A.J., Enquist, B.J., 2009. Multiplicative by nature: why logarithmic transformation is necessary in allometry. *J. Theor. Biol.*, 257, 519–521. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.12.026>
- Ketterson, E.D., Nolan, V., 1999. Adaptation, exaptation, and constraint: a hormonal perspective. *Am. Nat.*, 154, S4–S25. <https://doi.org/10.1086/303280>
- Kim, S.Y., Monaghan, P., 2005. Interacting effects of nest shelter and breeder quality on behaviour and breeding performance of herring gulls. *Anim. Behav.*, 69, 301–306. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.06.002>
- 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. *J. Zool.*, 320, 202–213. <https://doi.org/10.1111/jzo.13069>
- Kleiman, D.G., Malcolm, J.R., 1981. The evolution of male parental investment in mammals, in: Gubernick, D.J., Klopfer, P.H. (Eds.), *Parental Care in Mammals*. Springer, pp. 347–387.
- 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.
- Klug, H., Bonsall, M.B., 2014. What are the benefits of parental care? The importance of parental effects on developmental rate. *Ecol. Evol.*, 4, 2330–2351. <https://doi.org/10.1002/ece3.1083>
- Knell, R.J., 2009. On the analysis of non-linear allometries. *Ecol. Entomol.*, 34, 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01022.x>

- Knell, R.J., Simmons, L.W., 2010. Mating tactics determine patterns of condition dependence in a dimorphic horned beetle. *Proc. R. Soc. B*, 277, 2347–2353. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0257>
- 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.
- Korpimäki, E., Salo, P., Valkama, J., 2011. Sequential polyandry by brood desertion increases female fitness in a bird with obligatory bi-parental care. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65, 1093–1102. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1118-6>
- Kortet, R., Taskinen, J., Sinisalo, T., Jokinen, I., 2003. Breeding-related seasonal changes in immunocompetence, health state and condition of the cyprinid fish, *Rutilus rutilus*, L. *Biol. J. Linn. Soc.*, 78, 117–127. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00136.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>
- Kosztolányi, A., Székely, T., 2002a. 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., 2002b. Using a transponder system to monitor incubation routines of snowy plovers. *J. Field Ornithol.*, 73, 199–205. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-73.2.199>
- 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>
- Král, D., Hillert, O., 2013. Three new *Lethrus* species close to *L. raymondi* (Coleoptera: Geotrupidae) from the Balkan Peninsula. *Acta Entomol. Mus. Natl. Pragae*, 53, 219–244.
- Král, D., Hillert, O., Drožová, D., Šípek, P., 2013. *Lethrus (Lethrus) schneideri* sp. n. (Coleoptera, Geotrupidae) from Greece. *Zookeys*, 93–106. <https://doi.org/10.3897/zookeys.339.6132>
- Krams, I., Daukste, J., Kivleniece, I., Krama, T., Rantala, M.J., 2011. Overwinter survival depends on immune defence and body length in male *Aquarius najas* water striders. *Entomol. Exp. Appl.*, 140, 45–51. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01132.x>
- Krams, I., Kecko, S., Kangassalo, K., Moore, F.R., Jankevics, E., Inashkina, I., Krama, T., Lietuvielis, V., Meija, L., Rantala, M.J., 2015. Effects of food quality on trade-offs among growth, immunity and survival in the greater wax moth *Galleria mellonella*. *Insect Sci.*, 22, 431–439. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12132>
- Kupán, K., Székely, T., Cruz-López, M., Seymour, K., Küpper, C., 2021. Offspring desertion with care? Chick mortality and plastic female desertion in Snowy plovers. *Behav. Ecol.*, 32, 428–439. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa141>
- Kurtz, J., Wiesner, A., Götz, P., Sauer, K.P., 2000. Gender differences and individual variation in the immune system of the scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Insecta: Mecoptera). *Dev. Comp. Immunol.*, 24, 1–12. [https://doi.org/10.1016/S0145-305X\(99\)00057-9](https://doi.org/10.1016/S0145-305X(99)00057-9)
- 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. *Auk*, 126, 839–852. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.08174>
- Küpper, C., Burke, T., Székely, T., Dawson, D.A., 2008. Enhanced cross-species utility of conserved microsatellite markers in shorebirds. *BMC Genom.*, 9, 502. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-502>
- Küpper, C., Edwards, S.V., Kosztolányi, A., Alrashidi, M., Burke, T., Herrmann, P., Argüelles-Ticó, A., Amat, J.A., Amezian, M., Rocha, A., Hötter, H., Ivanov, A., Chernicko, J., Székely, T., 2012. High gene flow on a continental scale in the polyandrous Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Mol. Ecol.*, 21, 5864–5879. <https://doi.org/10.1111/mec.12064>
- Kvarnemo, C., 2010. Parental care, in: Westneat, D.F., Fox, C.W. (Eds.), *Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford University Press, pp. 451–467.

- Kvarnemo, C., Ahnesjö, I., 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 404–408. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10056-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10056-2)
- Lack, D., 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen.
- Laing, K.K., Raveling, D.G., 1993. Habitat and food selection by emperor goose goslings. *Condor*, 95, 879–888. <https://doi.org/10.2307/1369425>
- Lavery, R.J., Reebs, S.G., 1994. Effect of mate removal on current and subsequent parental care in the convict cichlid (Pisces, Cichlidae). *Ethology*, 97, 265–277. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1994.tb01046.x>
- Lawson, C.R., Vindenes, Y., Bailey, L., van de Pol, M., 2015. Environmental variation and population responses to global change. *Ecol. Lett.*, 18, 724–736. <https://doi.org/10.1111/ele.12437>
- Le Galliard, J.F., Fitze, P.S., Cote, J., Massot, M., Clobert, J., 2005. Female common lizards (*Lacerta vivipara*) do not adjust their sex-biased investment in relation to the adult sex ratio. *J. Evol. Biol.*, 18, 1455–1463. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00950.x>
- Lee, V.E., Head, M.L., Carter, M.J., Royle, N.J., 2014. Effects of age and experience on contest behavior in the burying beetle, *Nicrophorus vespilloides*. *Behav. Ecol.*, 25, 172–179. <https://doi.org/10.1093/beheco/art101>
- 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>
- Lendvai, Á.Z., Bókony, V., Chastel, O., 2011. Coping with novelty and stress in free-living house sparrows. *J. Exp. Biol.*, 214, 821–828. <https://doi.org/10.1242/jeb.047712>
- Lendvai, Á.Z., Chastel, O., 2008. Experimental mate-removal increases the stress response of female house sparrows: The effects of offspring value? *Horm. Behav.*, 53, 395–401. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.11.011>
- Lendvai, Á.Z., Giraudeau, M., Chastel, O., 2007. Reproduction and modulation of the stress response: an experimental test in the house sparrow. *Proc. R. Soc. B*, 274, 391–397. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3735>
- Lenth, R.V., 2016. Least-squares means: the R package lsmeans. *J. Stat. Softw.*, 69, 1–33. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.i01>
- Lenth, R.V., 2019. *Emmeans: Estimated Marginal Means, Aka Least-Squares Means*. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Lessells, C.M., 1984. The mating system of Kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 126, 474–483. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1984.tb02074.x>
- 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., Kolliker, M. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, pp. 150–170.
- Ligon, J.D., 1999. *The Evolution of Avian Breeding Systems*. Oxford University Press.
- Liker, A., Freckleton, R.P., Székely, T., 2013. The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. *Nat. Commun.*, 4, 1587. <https://doi.org/10.1038/ncomms2600>
- Liker, A., Freckleton, R.P., Székely, T., 2014. Divorce and infidelity are associated with skewed adult sex ratios in birds. *Curr. Biol.*, 24, 880–884. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.02.059>
- Lindström, K.M., Fofopoulos, J., Pärn, H., Wikelski, M., 2004. Immunological investments reflect parasite abundance in island populations of Darwin's finches. *Proc. R. Soc. B*, 271, 1513–1519. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2752>
- Lochmiller, R.L., Deerenberg, C., 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos*, 88, 87–98. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880110.x>
- Loefering, J.P., Fraser, J.D., 1995. Factors affecting piping plover chick survival in different brood-rearing habitats. *J. Wildl. Manag.*, 59, 646–655. <https://doi.org/10.2307/3801940>
- Lutton, B., Cattard, I., 2006. Evolution of reproductive-immune interactions. *Integr. Comp. Biol.*, 46, 1060–1071. <https://doi.org/10.1093/icb/icl050>
- MacColl, A.D.C., Hatchwell, B.J., 2003. Heritability of parental effort in a passerine bird. *Evolution*, 57, 2191–2195. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00398.x>

- 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., Alrashidi, 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. *J. Avian Biol.*, 48, 910–920. <https://doi.org/10.1111/jav.01263>
- Manica, A., Johnstone, R.A., 2004. The evolution of paternal care with overlapping broods. *Am. Nat.*, 164, 517–530. <https://doi.org/10.1086/423792>
- Markman, S., Yom-Tov, Y., Wright, J., 1995. Male parental care in the orange-tufted sunbird: behavioral adjustments in provisioning and nest guarding effort. *Anim. Behav.*, 50, 655–669. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80127-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80127-8)
- Markman, S., Yom-Tov, Y., Wright, J., 1996. The effect of male removal on female parental care in the orange-tufted sunbird. *Anim. Behav.*, 52, 437–444. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0188>
- Martin, K., Cooke, F., 1987. Bi-parental care in willow ptarmigan: a luxury? *Anim. Behav.*, 35, 369–379. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80260-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80260-9)
- Martin, L.B., Weil, Z.M., Nelson, R.J., 2008. Seasonal changes in vertebrate immune activity: mediation by physiological trade-offs. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 363, 321–339. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2142>
- Martin, T.E., 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *J. Avian Biol.*, 27, 263–272. <https://doi.org/10.2307/3677257>
- Martin, T.E., Auer, S.K., Bassar, R.D., Niklison, A.M., Lloyd, P., 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61, 2558–2569. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00204.x>
- Martin, T.E., Ghalambor, C.K., 1999. Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation. *Am. Nat.*, 153, 131–139. <https://doi.org/10.1086/303153>
- Martin, T.E., Roper, J.J., 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the hermit thrush. *Condor*, 90, 51–57. <https://doi.org/10.2307/1368432>
- Martínez, M.I., Trotta-Moreu, N., 2010. Comparative study of Mexican Geotrupini (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae) reproductive systems, with taxonomic commentaries. *Coleopt. Bull.*, 64, 129–140. <https://doi.org/10.1649/072.064.0209>
- Maynard Smith, J., 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.*, 25, 1–9. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90062-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90062-8)
- Maynard Smith, J., 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J., Parker, G.A., 1976. The logic of asymmetric contests. *Anim. Behav.*, 24, 159–175. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80110-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80110-8)
- 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., Houston, A.I., Barta, Z., Osorno, J.L., 2003. Should young ever be better off with one parent than with two? *Behav. Ecol.*, 14, 301–310. <https://doi.org/10.1093/beheco/14.3.301>
- 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., 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>
- Merkl, O., Vig, K., 2009. *Bogarak a Pannon régióban*. Vas Megyei Múzeumok Igazgatósága, BKL Kiadó, Magyar Természettudományi Múzeum.

- Mitchell, T.D., Jones, P.D., 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *Int. J. Climatol.*, 25, 693–712. <https://doi.org/10.1002/joc.1181>
- Moczek, A.P., Emlen, D.J., 2000. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? *Anim. Behav.*, 59, 459–466. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1342>
- Møller, A.P., 1988. Testes size, ejaculate quality and sperm competition in birds. *Biol. J. Linn. Soc.*, 33, 273–283. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1988.tb00812.x>
- Moore, A.J., Székely, T., Komdeur, J., 2010. Prospects for research in social behaviour: systems biology meets behaviour., in: Székely, T., Moore, A.J., Komdeur, J. (Eds.), *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 538–550.
- Moore, I.T., Hopkins, W.A., 2009. Interactions and trade-offs among physiological determinants of performance and reproductive success. *Integr. Comp. Biol.*, 49, 441–451. <https://doi.org/10.1093/icb/icp081>
- Moret, Y., Schmid-Hempel, P., 2001. Immune defence in bumble-bee offspring. *Nature*, 414, 506–506. <https://doi.org/10.1038/35107138>
- 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>
- Mousseau, T.A., Roff, D.A., 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, 59, 181–197. <https://doi.org/10.1038/hdy.1987.113>
- Muramatsu, D., Koga, T., 2016. Fighting with an unreliable weapon: opponent choice and risk avoidance in fiddler crab contests. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 70, 713–724. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2094-2>
- Nakatogawa, S., Oda, Y., Kamiya, M., Kamijima, T., Aizawa, T., Clark, K.D., Demura, M., Kawano, K., Strand, M.R., Hayakawa, Y., 2009. A novel peptide mediates aggregation and migration of hemocytes from an insect. *Curr. Biol.*, 19, 779–785. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.050>
- Nappi, A.J., Kohler, L., Mastore, M., 2004. Signaling pathways implicated in the cellular innate immune responses of *Drosophila*. *Invertebrate Surviv. J.*, 1, 5–33.
- Neff, B.D., 2003. Decisions about parental care in response to perceived paternity. *Nature*, 422, 716–719. <https://doi.org/10.1038/nature01528>
- Neff, B.D., Fu, P., Gross, M.R., 2003. Sperm investment and alternative mating tactics in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Behav. Ecol.*, 14, 634–641. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg032>
- Newson, S.E., Woodburn, R.J.W., Noble, D.G., Baillie, S.R., Gregory, R.D., 2005. Evaluating the Breeding Bird Survey for producing national population size and density estimates. *Bird Study*, 52, 42–54. <https://doi.org/10.1080/00063650509461373>
- Nikolajev, G.V., 2003. *Lethrus beetles (Scarabaeidae, Geotrupinae, Lethrini): biology, systematics, distribution, determination*. Kazak Universiteti, Almaty.
- Noë, R., 2006. Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Anim. Behav.*, 71, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.03.037>
- Noszály, G., Székely, T., Hutchinson, J.M.C., 1995. Brood survival of Kentish plovers (*Charadrius alexandrinus*) in alkaline grasslands and drained fish-ponds. *Ornis Hung.*, 5, 15–21. http://www.ornis.hu/articles/OrnisHungarica_vol5_p15-21.pdf
- O’Neal, D.M., Ketterson, E.D., 2012. Life-history evolution, hormones, and avian immune function, in: Demas, G.E., Nelson, R.J. (Eds.), *Ecoimmunology*. Oxford University Press, pp. 7–44.
- Okada, K., Miyatake, T., 2007. Ownership-dependent mating tactics of minor males of the beetle *Libiodor japonicus* (Nitidulidae) with intra-sexual dimorphism of mandibles. *J. Ethol.*, 25, 255–261. <https://doi.org/10.1007/s10164-006-0021-0>
- Oring, L.W., Fivizzani, A.J., Colwell, M.A., El Halawani, M.E., 1988. Hormonal changes associated with natural and manipulated incubation in the sex-role reversed Wilson’s phalarope. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 72, 247–256. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(88\)90207-9](https://doi.org/10.1016/0016-6480(88)90207-9)
- Oring, L.W., Fivizzani, A.J., El Halawani, M.E., 1986. Changes in plasma prolactin associated with laying and hatch in the spotted sandpiper. *Auk*, 103, 820–822.

- Osorno, J.L., Székely, T., 2004. Sexual conflict and parental care in magnificent frigatebirds: full compensation by deserted females. *Anim. Behav.*, 68, 337–342. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.06.027>
- Otronen, M., 1988. The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*). *Ann. Zool. Fennici*, 25, 191–201.
- 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>
- Packard, G.C., 2009. On the use of logarithmic transformations in allometric analyses. *J. Theor. Biol.*, 257, 515–518. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.10.016>
- Painting, C.J., Holwell, G.I., 2013. Exaggerated trait allometry, compensation and trade-offs in the New Zealand giraffe weevil (*Lasiornychus barbicornis*). *PLoS ONE*, 8, e82467. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082467>
- Páll, M.K., Liljander, M., Borg, B., 2004. Prolactin diminishes courtship behaviour and stimulates fanning in nesting male three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Behaviour*, 141, 1511–1519. <https://doi.org/10.1163/1568539042948088>
- Palmer, T.J., 1978. A horned beetle which fights. *Nature*, 274, 583–584. <https://doi.org/10.1038/274583a0>
- Parker, D.J., Cunningham, C.B., Walling, C.A., Stamper, C.E., Head, M.L., Roy-Zokan, E.M., McKinney, E.C., Ritchie, M.G., Moore, A.J., 2015. Transcriptomes of parents identify parenting strategies and sexual conflict in a subsocial beetle. *Nat. Commun.*, 6, 8449. <https://doi.org/10.1038/ncomms9449>
- Parker, G.A., 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.*, 47, 223–243. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(74\)90111-8](https://doi.org/10.1016/0022-5193(74)90111-8)
- Parker, G.A., 1990. Sperm competition games: sneaks and extra-pair copulations. *Proc. R. Soc. B*, 242, 127–133. <https://doi.org/10.1098/rspb.1990.0115>
- Parker, G.A., 2016. The evolution of expenditure on testes. *J. Zool.*, 298, 3–19. <https://doi.org/10.1111/jzo.12297>
- Parker, G.A., Royle, N.J., Hartley, I.R., 2002. Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 357, 295–307. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0950>
- Parra, J.E., Beltrán, M., Zefania, S., Dos Remedios, N., Székely, T., 2014. Experimental assessment of mating opportunities in three shorebird species. *Anim. Behav.*, 90, 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.030>
- Pásztor, E., Oborny, B., 2007. *Ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó.
- Payne, R.J.H., 1998. Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Anim. Behav.*, 56, 651–662. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0835>
- Pearce-Higgins, J.W., Yalden, D.W., 2004. Habitat selection, diet, arthropod availability and growth of a moorland wader: the ecology of European golden plover *Pluvialis apricaria* chicks. *Ibis*, 146, 335–346. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00278.x>
- 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>
- Péter, A., 2011. *Solomon coder: a simple solution for behavior coding*. <https://solomon.andraspeter.com/>
- Pickett, S.T.A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies, in: Likens, G.E. (Ed.), *Long-Term Studies in Ecology*. Springer, pp. 110–135.
- 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>
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-Plus*. Springer.
- Pomfret, J.C., Knell, R.J., 2008. Crowding, sex ratio and horn evolution in a South African beetle community. *Proc. R. Soc. B*, 275, 315–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1498>
- Price, T., 2008. *Speciation in Birds*. Roberts & Company Publishers.

- Purdue, J.R., 1976. Thermal environment of nest and related parental behavior in snowy plovers, *Charadrius alexandrinus*. *Condor*, 78, 180–185. <https://doi.org/10.2307/1366853>
- Queller, D.C., 1997. Why do females care more than males? *Proc. R. Soc. B*, 264, 1555–1557. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0216>
- Quinn, J.S., 1990. Sexual size dimorphism and parental care patterns in a monomorphic and a dimorphic larid. *Auk*, 107, 260–274. <https://doi.org/10.2307/4087608>
- R Core Team, 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>
- R Core Team, 2024. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>
- R Development Core Team, 2005. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>
- 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., Póliska, 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>
- Rádai, Z., Kiss, P., Nagy, D., Barta, Z., 2019. Antibacterial immune functions of subadults and adults in a semelparous spider. *PeerJ*, 7, e7475. <https://doi.org/10.7717/peerj.7475>
- Rádai, Z., Németh, Z., Barta, Z., 2018. Sex-dependent immune response in a semelparous spider. *Sci. Nat.*, 105, 39. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1568-7>
- 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>
- Rantala, M.J., Ahtiainen, J.J., Suhonen, J., 2004. Fluctuating asymmetry and immune function in a field cricket. *Oikos*, 107, 479–484. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12776.x>
- Rantala, M.J., Kortet, R., 2004. Male dominance and immunocompetence in a field cricket. *Behav. Ecol.*, 15, 187–191. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg103>
- Rantala, M.J., Kortet, R., Kotiaho, J.S., Vainikka, A., Suhonen, J., 2003. Condition dependence of pheromones and immune function in the grain beetle *Tenebrio molitor*. *Funct. Ecol.*, 17, 534–540. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00764.x>
- Reavey, C.E., Warnock, N.D., Vogel, H., Cotter, S.C., 2014. Trade-offs between personal immunity and reproduction in the burying beetle, *Nicrophorus vespilloides*. *Behav. Ecol.*, 25, 415–423. <https://doi.org/10.1093/beheco/art127>
- Reid, J.M., Monaghan, P., Nager, R.G., 2002a. Incubation and the costs of reproduction, in: Deeming, D.C. (Ed.), *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press, pp. 314–325.
- Reid, J.M., Monaghan, P., Ruxton, G.D., 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proc. R. Soc. B*, 267, 37–41. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.0963>
- Reid, J.M., Monaghan, P., Ruxton, G.D., 2002b. Males matter: The occurrence and consequences of male incubation in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51, 255–261. <https://doi.org/10.1007/S00265-001-0435-1>
- Remeš, V., Freckleton, R.P., Tökölyi, J., Liker, A., Székely, T., 2015. The evolution of parental cooperation in birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 112, 13603–13608. <https://doi.org/10.1073/pnas.1512599112>
- Renault, D., 2011. Long-term after-effects of cold exposure in adult *Alphitobius diaperinus* (Tenebrionidae): the need to link survival ability with subsequent reproductive success. *Ecol. Entomol.*, 36, 36–42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01243.x>

- Renault, D., Hance, T., Vannier, G., Vernon, P., 2003. Is body size an influential parameter in determining the duration of survival at low temperatures in *Alphitobius diaperinus* Panzer (Coleoptera: Tenebrionidae)? *J. Zool.*, 259, 381–388. <https://doi.org/10.1017/S0952836902003382>
- 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>
- 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>
- Ricklefs, R.E., 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48, 978–983. <https://doi.org/10.2307/1934545>
- Ricklefs, R.E., Wikelski, M., 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends Ecol. Evol.*, 17, 462–468. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02578-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02578-8)
- Ringler, E., Pašukonis, A., Fitch, W.T., Huber, L., Hödl, W., Ringler, M., 2015. Flexible compensation of uniparental care: female poison frogs take over when males disappear. *Behav. Ecol.*, 26, 1219–1225. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv069>
- Riou, S., Chastel, O., Lacroix, A., Hamer, K.C., 2010. Stress and parental care: prolactin responses to acute stress throughout the breeding cycle in a long-lived bird. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 168, 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.03.011>
- Rittinghaus, H., 1961. *Der Seeregenpfeifer* (*Charadrius alexandrinus* L.). A. Ziemsen.
- Robinson, G.E., Fernald, R.D., Clayton, D.F., 2008. Genes and Social Behavior. *Science*, 322, 896–900. <https://doi.org/10.1126/science.1159277>
- Rodríguez-Muñoz, R., Bretman, A., Tregenza, T., 2011. Guarding males protect females from predation in a wild insect. *Curr. Biol.*, 21, 1716–1719. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.053>
- Roff, D.A., 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates Inc.
- Rolff, J., 2002. Bateman’s principle and immunity. *Proc. R. Soc. B*, 269, 867–872. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.1959>
- Rolff, J., Siva-Jothy, M.T., 2002. Copulation corrupts immunity: a mechanism for a cost of mating in insects. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 99, 9916–9918. <https://doi.org/10.1073/pnas.152271999>
- Roth, O., Scharsack, J.P., Keller, I., Reusch, T.B.H., 2011. Bateman’s principle and immunity in a sex-role reversed pipefish. *J. Evol. Biol.*, 24, 1410–1420. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02273.x>
- Royle, N.J., Alonzo, S.H., Moore, A.J., 2016. Co-evolution, conflict and complexity: what have we learned about the evolution of parental care behaviours? *Curr. Opin. Behav. Sci.*, 12, 30–36. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.08.004>
- Royle, N.J., Hartley, I.R., Parker, G.A., 2002. Sexual conflict reduces offspring fitness in zebra finches. *Nature*, 416, 733–736. <https://doi.org/10.1038/416733a>
- Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M., 2012. *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press.
- Russell, E.M., Yom-Tov, Y., Geffen, E., 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical, and southern passerines compared. *Behav. Ecol.*, 15, 831–838. <https://doi.org/10.1093/beheco/arh088>
- Ryder, J.J., Siva-Jothy, M.T., 2001. Quantitative genetics of immune function and body size in the house cricket, *Acheta domesticus*. *J. Evol. Biol.*, 14, 646–653. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00302.x>
- Sadd, B.M., Schmid-Hempel, P., 2009. Principles of ecological immunology. *Evol. Appl.*, 2, 113–121. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00057.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. *Condor*, 107, 583–596. <https://doi.org/10.1093/condor/107.3.583>
- Santos, E.S.A., Nakagawa, S., 2012. The costs of parental care: a meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *J. Evol. Biol.*, 25, 1911–1917. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02569.x>

- Sanz, J.J., Kranenbarg, S., Tinbergen, J.M., 2000. Differential response by males and females to manipulation of partner contribution in the great tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.*, 69, 74–84. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00373.x>
- Schekkerman, H., Visser, G.H., 2001. Prefledging energy requirements in shorebirds: Energetic implications of self-feeding precocial development. *Auk*, 118, 944–957. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2001\)118%5B0944:PERISE%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2001)118%5B0944:PERISE%5D2.0.CO;2)
- Schmid-Hempel, P., 2003. Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. *Proc. R. Soc. B*, 270, 357–366. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2265>
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods*, 9, 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Schreiner, J., 1906. Die Lebensweise und Metamorphose des Rebenschneiders oder grosskopfigen Zwiebelhornkafers (*Lethrus apterus* Laxm.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, 37, 197–208.
- Schuett, W., Dall, S.R.X., Royle, N.J., 2011. Pairs of zebra finches with similar “personalities” make better parents. *Anim. Behav.*, 81, 609–618. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.12.006>
- Schütz, C., Dürr, V., 2011. Active tactile exploration for adaptive locomotion in the stick insect. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 366, 2996–3005. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0126>
- Schwagmeyer, P.L., Mock, D.W., Parker, G.A., 2002. Biparental care in house sparrows: negotiation or sealed bid? *Behav. Ecol.*, 13, 713–721. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.5.713>
- Searcy, W.A., Yasukawa, K., 1995. *Polygyny and Sexual Selection in Red-Winged Blackbirds*. Princeton University Press.
- Sedinger, J.S., 1992. Ecology of prefledging waterfowl, in: Batt, B.D.J., Afton, A.D., Anderson, M.G., Ankney, C.D., Johnson, D.H., Kadlec, J.A., Krapu, G.L. (Eds.), *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. University of Minnesota Press, pp. 109–127.
- Shia, A.K.H., Glittenberg, M., Thompson, G., Weber, A.N., Reichhart, J.-M., Ligoxygakis, P., 2009. Toll-dependent antimicrobial responses in *Drosophila* larval fat body require Spätzle secreted by haemocytes. *J. Cell Sci.*, 122, 4505–4515. <https://doi.org/10.1242/jcs.049155>
- Sideri, M., Tsakas, S., Markoutsas, E., Lampropoulou, M., Marmaras, V.J., 2008. Innate immunity in insects: surface-associated dopa decarboxylase-dependent pathways regulate phagocytosis, nodulation and melanization in medfly haemocytes. *Immunology*, 123, 528–537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2567.2007.02722.x>
- Simmons, K.E.L., 1951. Distraction-display in the Kentish plover. *British Birds*, 44, 183–187.
- Simmons, L.W., 2012. Resource allocation trade-off between sperm quality and immunity in the field cricket, *Teleogryllus oceanicus*. *Behav. Ecol.*, 23, 168–173. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr170>
- Simmons, L.W., 2014. Sperm competition, in: Shuker, D.M., Simmons, L.W. (Eds.), *The Evolution of Insect Mating Systems*. Oxford University Press, pp. 181–203.
- Simmons, L.W., Emlen, D.J., 2006. Evolutionary trade-off between weapons and testes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103, 16346–16351. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603474103>
- Simmons, L.W., Emlen, D.J., Tomkins, J.L., 2007. Sperm competition games between sneaks and guards: a comparative analysis using dimorphic male beetles. *Evolution*, 61, 2684–2692. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00243.x>
- Simmons, L.W., Fitzpatrick, J.L., 2012. Sperm wars and the evolution of male fertility. *Reproduction*, 144, 519–534. <https://doi.org/10.1530/REP-12-0285>
- Simmons, L.W., Fitzpatrick, J.L., 2016. Sperm competition and the coevolution of pre- and postcopulatory traits: weapons evolve faster than testes among onthophagine dung beetles. *Evolution*, 70, 998–1008. <https://doi.org/10.1111/evo.12915>
- Simmons, L.W., García-González, F., 2008. Evolutionary reduction in testes size and competitive fertilization success in response to the experimental removal of sexual selection in dung beetles. *Evolution*, 62, 2580–2591. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00479.x>

- Simmons, L.W., Lüpold, S., Fitzpatrick, J.L., 2017. Evolutionary trade-off between secondary sexual traits and ejaculates. *Trends Ecol. Evol.*, 32, 964–976. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.09.011>
- Simmons, L.W., Ridsdill-Smith, T.J., 2011a. *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. John Wiley & Sons.
- Simmons, L.W., Ridsdill-Smith, T.J., 2011b. Reproductive competition and its impact on the evolution and ecology of dung beetles, in: Simmons, L.W., Ridsdill-Smith, T.J. (Eds.), *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Blackwell Publishing, pp. 1–20.
- Simmons, L.W., Tomkins, J.L., Hunt, J., 1999. Sperm competition games played by dimorphic male beetles. *Proc. R. Soc. B*, 266, 145–150. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0614>
- Simmons, L.W., Zuk, M., 1992. Variability in call structure and pairing success of male field crickets, *Gryllus bimaculatus*: the effects of age, size and parasite load. *Anim. Behav.*, 44, 1145–1152. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80326-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80326-4)
- Simpson, J.L., Humphries, S., Evans, J.P., Simmons, L.W., Fitzpatrick, J.L., 2014. Relationships between sperm length and speed differ among three internally and three externally fertilizing species. *Evolution*, 68, 92–104. <https://doi.org/10.1111/evo.12199>
- Sinervo, B., Svensson, E., 1998. Mechanistic and selective causes of life history trade-offs and plasticity. *Oikos*, 83, 432–442. <https://doi.org/10.2307/3546671>
- Slagsvold, T., Lifjeld, J.T., 1990. Influence of male and female quality on clutch size in tits (*Parus* spp.). *Ecology*, 71, 1258–1266. <https://doi.org/10.2307/1938263>
- Smiseth, P.T., Amundsen, T., 2000. Does female plumage coloration signal parental quality?: A male removal experiment with the bluethroat (*Luscinia s. svecica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47, 205–212. <https://doi.org/10.1007/s002650050657>
- Smiseth, P.T., Dawson, C., Varley, E., Moore, A.J., 2005. How do caring parents respond to mate loss? Differential response by males and females. *Anim. Behav.*, 69, 551–559. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.06.004>
- Smiseth, P.T., Kölliker, M., Royle, N.J., 2012. What is parental care?, in: Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, pp. 1–17.
- Snook, R.R., 2005. Sperm in competition: not playing by the numbers. *Trends Ecol. Evol.*, 20, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.10.011>
- Sokolowski, M.B., Levine, J.D., 2010. Nature–nurture interactions, in: Székely, T., Moore, A.J., Komdeur, J. (Eds.), *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, pp. 11–25.
- Sol, D., Lapedra, O., González-Lagos, C., 2013. Behavioural adjustments for a life in the city. *Anim. Behav.*, 85, 1101–1112. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.023>
- Spée, M., Beaulieu, M., Dervaux, A., Chastel, O., Le Maho, Y., Raclot, T., 2010. Should I stay or should I go? Hormonal control of nest abandonment in a long-lived bird, the Adélie penguin. *Horm. Behav.*, 58, 762–768. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2010.07.011>
- Spence, R., Smith, C., 2005. Male territoriality mediates density and sex ratio effects on oviposition in the zebrafish, *Danio rerio*. *Anim. Behav.*, 69, 1317–1323. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.010>
- 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. *Sci. Rep.*, 12, 5069. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09007-0>
- St Clair, J.J.H., Küpper, C., Herrmann, P., Woods, R.W., Székely, T., 2010. Unusual incubation sex-roles in the rufous-chested dotterel *Charadrius modestus*. *Ibis*, 152, 402–404. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.01003.x>
- Steiger, S., Gershman, S.N., Pettinger, A.M., Eggert, A.-K., Sakaluk, S.K., 2011. Sex differences in immunity and rapid upregulation of immune defence during parental care in the burying beetle, *Nicrophorus orbicollis*. *Funct. Ecol.*, 25, 1368–1378. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01895.x>
- Steiger, S., Gershman, S.N., Pettinger, A.M., Eggert, A.-K., Sakaluk, S.K., 2012. Dominance status and sex influence nutritional state and immunity in burying beetles *Nicrophorus orbicollis*. *Behav. Ecol.*, 23, 1126–1132. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars082>

- Steinegger, 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>
- Stenzel, L.E., Page, G.W., Warriner, J.C., Warriner, J.S., Neuman, K.K., George, D.E., Eyster, C.R., Bidstrup, F.C., 2011. Male-skewed adult sex ratio, survival, mating opportunity and annual productivity in the snowy plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 153, 312–322. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2011.01118.x>
- Stenzel, L.E., Warriner, J.C., Warriner, J.S., Wilson, K.S., Bidstrup, F.C., Page, G.W., 1994. Long-distance breeding dispersal of snowy plovers in western North America. *J. Anim. Ecol.*, 63, 887–902. <https://doi.org/10.2307/5266>
- Stienen, E.W.M., Brenninkmeijer, A., 1999. Keep the chicks moving: how Sandwich terns can minimize kleptoparasitism by black-headed gulls. *Anim. Behav.*, 57, 1135–1144. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1084>
- Stockley, P., Gage, M.J.G., Parker, G.A., Møller, A.P., 1997. Sperm competition in fishes: the evolution of testis size and ejaculate characteristics. *Am. Nat.*, 149, 933–954. <https://doi.org/10.1086/286031>
- Stoffel, M.A., Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2017. rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.*, 8, 1639–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12797>
- Suzuki, S., 2013. Biparental care in insects: paternal care, life history, and the function of the nest. *J. Insect Sci.*, 13, 131. <https://doi.org/10.1673/031.013.13101>
- 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., 2000. Trade-off between mating opportunities and parental care: brood desertion by female Kentish plovers. *Proc. R. Soc. B*, 267, 2087–2092. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1253>
- 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., Cuthill, I.C., Yezerinac, S., Griffiths, R., Kis, J., 2004. Brood sex ratio in the Kentish plover. *Behav. Ecol.*, 15, 58–62. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg105>
- Székely, T., Karsai, I., Williams, T.D., 1994. Determination of clutch-size in the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 136, 341–348. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1994.tb01105.x>
- 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., Lessells, C.M., 1993. Mate change by Kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ornis Scand.*, 24, 317–322. <https://doi.org/10.2307/3676794>
- Székely, T., Remeš, V., Freckleton, R.P., Liker, A., 2013. Why care? Inferring the evolution of complex social behaviour. *J. Evol. Biol.*, 26, 1381–1391. <https://doi.org/10.1111/jeb.12148>
- Székely, T., Thomas, G.H., Cuthill, I.C., 2006. Sexual conflict, ecology, and breeding systems in shorebirds. *BioScience*, 56, 801–808. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56%5B801:SCEABS%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56%5B801:SCEABS%5D2.0.CO;2)
- Székely, T., Webb, J.N., Cuthill, I.C., 2000. Mating patterns, sexual selection and parental care: an integrative approach, in: Apollonio, M., Festa-Bianchet, M., Mainardi, D. (Eds.), *Vertebrate Mating Systems*. World Scientific, pp. 159–185.
- 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
- Székely, T., Weissing, F.J., Komdeur, J., 2014. Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *J. Evol. Biol.*, 27, 1500–1512. <https://doi.org/10.1111/jeb.12415>
- Székely, T., Williams, T.D., 1995. Costs and benefits of brood desertion in female Kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37, 155–161. <https://doi.org/10.1007/BF00176712>
- Szentesi, Á., Török, J., Izsák, J., 2023. *Állatökológia*. Eötvös Loránd Tudományegyetem.
- Szentirmai, I., Székely, T., 2002. Do Kentish plovers regulate the amount of their nest material? An experimental test. *Behaviour*, 139, 847–859. <https://doi.org/10.1163/156853902320262844>
- Taborsky, M., Oliveira, R.F., Brockmann, H.J., 2008. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions, in: Oliveira, R.F., Taborsky, M., Brockmann, H.J. (Eds.), *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*. Cambridge University Press, pp. 1–22.

- Takeshita, F., Henmi, Y., 2010. The effects of body size, ownership and sex-ratio on the precopulatory mate guarding of *Caprella penantis* (Crustacea: Amphipoda). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 90, 275–279. <https://doi.org/10.1017/S0025315409990671>
- Takeshita, F., Lombardo, R.C., Wada, S., Henmi, Y., 2011. Increased guarding duration reduces growth and offspring number in females of the skeleton shrimp *Caprella penantis*. *Anim. Behav.*, 81, 661–666. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.12.017>
- Tallamy, D.W., 1999. Child care among the insects. *Sci. Am.*, 280, 72–77. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0199-72>
- Tallamy, D.W., Wood, T.K., 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 31, 369–390. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.31.010186.002101>
- Taylor, P.D., Day, T., 2004. Stability in negotiation games and the emergence of cooperation. *Proc. R. Soc. B*, 271, 669–674. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2636>
- Taylor, P.W., Elwood, R.W., 2003. The mismeasure of animal contests. *Anim. Behav.*, 65, 1195–1202. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2169>
- Therneau, T.M., 2015. *A Package for Survival Analysis in S. Version 2.38*. <https://CRAN.R-project.org/package=survival>
- Therneau, T.M., 2020. *Coxme: Mixed Effects Cox Models*. <https://CRAN.R-project.org/package=coxme>
- Thompson, R.M., Beardall, J., Beringer, J., Grace, M., Sardina, P., 2013. Means and extremes: building variability into community-level climate change experiments. *Ecol. Lett.*, 16, 799–806. <https://doi.org/10.1111/ele.12095>
- Tina, F.W., Jaroensutasinee, M., Jaroensutasinee, K., 2016. Body size, resident status, handedness and claw originality in *Uca rosea* (Tweedie, 1937) male fights. *Crustaceana*, 89, 1687–1700. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003612>
- Tjørve, K.M.C., García-Peña, G.E., Székely, T., 2009. Chick growth rates in Charadriiformes: comparative analyses of breeding climate, development mode and parental care. *J. Avian Biol.*, 40, 553–558. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04661.x>
- Tökölyi, J., McNamara, J.M., Houston, A.I., Barta, Z., 2012. Timing of avian reproduction in unpredictable environments. *Evol. Ecol.*, 26, 25–42. <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9496-4>
- Tökölyi, J., Schmidt, J., Barta, Z., 2014. Climate and mammalian life histories. *Biol. J. Linn. Soc.*, 111, 719–736. <https://doi.org/10.1111/bij.12238>
- Trillmich, F., 2010. Parental care: adjustments to conflict and cooperation, in: Kappeler, P. (Ed.), *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Springer, pp. 267–298.
- 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.
- Trumbo, S.T., 2012. Patterns of parental care in invertebrates, in: Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M. (Eds.), *The Evolution of Parental Care*. Oxford University Press, pp. 81–100.
- Turner, G.F., 1994. The fighting tactics of male mouthbrooding cichlids: the effects of size and residency. *Anim. Behav.*, 47, 655–662. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1089>
- Vahed, K., Parker, D.J., 2012. The evolution of large testes: sperm competition or male mating rate? *Ethology*, 118, 107–117. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2011.01991.x>
- Vahl, W.K., Boiteau, G., de Heij, M.E., MacKinley, P.D., Kokko, H., 2013. Female fertilization: effects of sex-specific density and sex ratio determined experimentally for colorado potato beetles and *Drosophila* fruit flies. *PLoS ONE*, 8, e60381. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060381>
- van Dijk, R., Szentirmai, I., Komdeur, J., Székely, T., 2007. Sexual conflict over parental care in penduline tits *Remiz pendulinus*: the process of clutch desertion. *Ibis*, 149, 530–534. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00679.x>
- Vasseur, D.A., DeLong, J.P., Gilbert, B., Greig, H.S., Harley, C.D.G., McCann, K.S., Savage, V., Tunney, T.D., O'Connor, M.I., 2014. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proc. R. Soc. B*, 281, 20132612. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2612>

- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Springer.
- Veran, S., Beissinger, S.R., 2009. Demographic origins of skewed operational and adult sex ratios: perturbation analyses of two-sex models. *Ecol. Lett.*, 12, 129–143. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01268.x>
- Vieira, M.C., Peixoto, P.E.C., 2013. Winners and losers: a meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. *Funct. Ecol.*, 27, 305–313. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12051>
- Vincent, C.M., Gwynne, D.T., 2014. Sex-biased immunity is driven by relative differences in reproductive investment. *Proc. R. Soc. B*, 281, 20140333. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0333>
- Visser, G.H., Ricklefs, R.E., 1993a. Development of temperature regulation in shorebirds. *Physiol. Zool.*, 66, 771–792. <https://doi.org/10.1086/physzool.66.5.30163823>
- Visser, G.H., Ricklefs, R.E., 1993b. Temperature regulation in neonates of shorebirds. *Auk*, 110, 445–457. <https://doi.org/10.2307/4088409>
- Visser, G.H., Ricklefs, R.E., 1994. Development of temperature regulation in precocial chicks: patterns in shorebirds and ducks, in: Milton, A.S. (Ed.), *Temperature Regulation: Recent Physiological and Pharmacological Advances*. Birkhäuser, pp. 273–278.
- von Lengerken, H., 1939. *Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer*. Akademische Verlagsgesellschaft.
- Wada, S., Tanaka, K., Goshima, S., 1999. Precopulatory mate guarding in the hermit crab *Pagurus middendorfi* (Brandt) (Decapoda: Paguridae): effects of population parameters on male guarding duration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 239, 289–298. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00045-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00045-3)
- Walling, C.A., Stamper, C.E., Smiseth, P.T., Moore, A.J., 2008. The quantitative genetics of sex differences in parenting. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 105, 18430–18435. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803146105>
- Walters, J.R., 1984. The evolution of parental behaviour and clutch size in shorebirds, in: Burger, J., Olla, B.L. (Eds.), *Shorebirds: Breeding Behavior and Populations*. Springer, pp. 243–287.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Warner, R.R., Hoffman, S.G., 1980. Population density and the economics of territorial defense in a coral reef fish. *Ecology*, 61, 772–780. <https://doi.org/10.2307/1936747>
- Warriner, J.S., Warriner, J.C., Page, G.W., Stenzel, L.E., 1986. Mating system and reproductive success of a small population of polygamous snowy plovers. *Wilson Bull.*, 98, 15–37.
- Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S., Taskinen, S., 2012. smatr 3 - an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods Ecol. Evol.*, 3, 257–259. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x>
- Warton, D.I., Hui, F.K.C., 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92, 3–10. <https://doi.org/10.1890/10-0340.1>
- Webb, D.R., 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor*, 89, 874–898. <https://doi.org/10.2307/1368537>
- Wells, K.D., 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press.
- Wentworth, B.C., Proudman, J.A., Opel, H., Wineland, M.J., Zimmermann, N.G., Lapp, A., 1983. Endocrine changes in the incubating and brooding turkey hen. *Biol. Reprod.*, 29, 87–92. <https://doi.org/10.1095/biolreprod29.1.87>
- Westneat, D.F., Hatch, M.I., Wetzel, D.P., Enslinger, A.L., 2011. Individual variation in parental care reaction norms: integration of personality and plasticity. *Am. Nat.*, 178, 652–667. <https://doi.org/10.1086/662173>
- Westneat, D.F., Sherman, P.W., 1993. Parentage and the evolution of parental behavior. *Behav. Ecol.*, 4, 66–77. <https://doi.org/10.1093/beheco/4.1.66>
- 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.
- Wingfield, J.C., 1994. Modulation of the adrenocortical response to stress in birds, in: Davey, K.G., Peter, R.E., Tobe, S.S. (Eds.), *Perspectives in Comparative Endocrinology*. National Research Council of Canada, pp. 520–528.

- Wingfield, J.C., O'Reilly, K.M., Astheimer, L.B., 1995. Modulation of the adrenocortical responses to acute stress in arctic birds: a possible ecological basis. *Am. Zool.*, 35, 285–294. <https://doi.org/10.1093/icb/35.3.285>
- Wingfield, J.C., Sapolsky, R.M., 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how. *J. Neuroendocrinol.*, 15, 711–724. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2826.2003.01033.x>
- Wolf, J.B.W., Bayer, T., Haubold, B., Schilhabel, M., Rosenstiel, P., Tautz, D., 2010. Nucleotide divergence vs. gene expression differentiation: comparative transcriptome sequencing in natural isolates from the carrion crow and its hybrid zone with the hooded crow. *Mol. Ecol.*, 19, 162–175. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04471.x>
- Wolff, J.O., Peterson, J.A., 1998. An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethol. Ecol. Evol.*, 10, 227–239. <https://doi.org/10.1080/08927014.1998.9522854>
- Wright, J., Cuthill, I.C., 1989. Manipulation of sex-differences in parental care. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 25, 171–181. <https://doi.org/10.1007/BF00302916>
- Wynne-Edwards, K.E., 1998. Evolution of parental care in *Phodopus*: conflict between adaptations for survival and adaptations for rapid reproduction. *Am. Zool.*, 38, 238–250. <https://doi.org/10.1093/icb/38.1.238>
- Xia, D., Wei, Y., Zhang, G., Zhao, Q., Zhang, Y., Xiang, Z., Lu, C., 2013. cDNA cloning, expression, and enzymatic activity of a novel endogenous cellulase from the beetle *Batocera horsfieldi*. *Gene*, 514, 62–68. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.08.044>
- Yamamura, N., 1986. An Evolutionarily Stable Strategy (ESS) model of postcopulatory guarding in insects. *Theor. Popul. Biol.*, 29, 438–455. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(86\)90018-3](https://doi.org/10.1016/0040-5809(86)90018-3)
- Zeh, D.W., Smith, R.L., 1985. Paternal investment by terrestrial arthropods. *Am. Zool.*, 25, 785–805. <https://doi.org/10.1093/icb/25.3.785>
- Zera, A.J., Harshman, L.G., 2001. The physiology of life history trade-offs in animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 95–126. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114006>
- Ziegler, T.E., Prudom, S.L., Zahed, S.R., Parlow, A.F., Wegner, F., 2009. Prolactin's mediative role in male parenting in parentally experienced marmosets (*Callithrix jacchus*). *Horm. Behav.*, 56, 436–443. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.07.012>