

Válasz Dr. Bókony Veronika véleményére

Köszönöm szépen a Tisztelt Bíráló rendkívül alapos, konstruktív és támogató bírálatát. Őszinte örömmel tölt el, hogy a disszertációmban bemutatott munkásságomat, valamint annak ökológiai, populációgenetikai, gyakorlati természetvédelmi és tudománykommunikációs értékeit ilyen pozitívan értékelte.

Egyetértek, hogy az egyes fejezetek elején a redundanciákat tovább kellett volna mérsékelni, hiszen itt egyetlen átfogó doktori értekezésről van szó és nem különálló cikkekről. A papagájfajok számának és veszélyeztetettségi statisztikáinak harmonizációja nekem is felmerült a doktori mű készítése során, de mivel az egyes fejezetek módszerei az akkori számokra épültek, jobbnak láttam azon nem változtatni. Viszont a 2025-ös természetvédelmi statisztikai adatok bemutatása a papagájalakúak rendjéről az összefoglalóban valóban hasznos lett volna. A 2016-os, a papagájok fenyegetettségét vizsgáló cikkünk után pont 10 évvel most épp egy újabb cikken dolgozunk, amiben az elmúlt évtized változásait tekintenénk át. Ennek részeként a Vörös Lista Index (Red List Index, RLI) statisztikáit is tovább számoljuk, aminek eredményei jelen pillanatban még nincsenek kész, de remélem a szóbeli védésen már be tudok erről is számolni.

A 2022-es cikkünk eredményeként – ami a papagájok magyar neveit rögzíti – létrehoztunk egy nyilvános adatbázist (<http://papagajok.info>), amit azóta is naprakészen tartok. Ez már a globálisan megújult AviList fajlistáját is követi, ami jelenleg 406 papagájfajt tartalmaz. A 2026-os IUCN Vörös Lista adatok alapján ezek közül 13 faj kihalt, 32 még felméretlen, egy faj adathiányos, a maradék mintegy 28%-a fenyegetett (49 faj sebezhető, 30 veszélyeztetett, 20 súlyosan veszélyeztetett, egy vadon kihalt,), míg 49 faj mérsékelten fenyegetett, 211 pedig jelenleg nem fenyegetett. A papagájalakúak minden faja a CITES I-es vagy II-es függelékében szerepel, ami alól csupán négy fajuk képez kivételt (a rózsásfejű törpepapagáj, hullámos papagáj, nimfapapagáj és a kis sándorpapagáj).

A statisztikai módszertanra (különösen a multikolinearitás kezelésére és a filogenetikai GLS modellekben alkalmazott kategoriális változókra) vonatkozó észrevételeivel maximálisan egyetértek. A statisztikai és molekuláris biológiai diszciplínák valóban rohamléptekben fejlődnek, és a ma elérhető, robusztusabb analitikai eszközök használata egyértelműen a jövőbeli kutatásaim standardját fogják képezni. Sőt, egy közelmúltban megjelent tanulmányunkban az Ausztrál madarak természetvédelmi státuszáról (Olah et al., 2024) már a Bíráló által is javasolt, Anthony Ives kutatócsoportja által kidolgozott (Li et al., 2020), filogenetikai modellt (PGLMM) alkalmaztunk mi is.

Az alábbiakban részletesen válaszolok a nyilvános vitára felvetett kérdésekre.

- 1. Az értekezés számos pontján szerepel az az állítás az 1.1-es ábrát hivatkozva, hogy a papagájok veszélyeztetettebbek, mint más, hasonló madárcsoportok. Bár kétségtelen, hogy a papagájok a kiemelkedően veszélyeztetett taxonok közé tartoznak, az iménti konkrét állítást érdemes lett volna több módszertani információval és statisztikai elemzéssel is alátámasztani. Egyrészt nem derült ki, hogy az összehasonlítás alapját képező egyéb madárcsoportok pontosan milyen objektív szempontok alapján lettek kiválasztva. A BirdLife International jelenlegi adatai szerint a feltüntetett csoportok között több más madárrend is hasonló vagy még kritikusabb helyzetben van, mint a papagájok. Másrészt az ábráról két, egymásnak ellentmondó információ olvasható le. A "red list index" értéke a papagájok esetében a legalacsonyabb (ez statisztikai**

elemzés nélkül is védhető), ugyanakkor az időbeli trend éppen a papagájok esetében tűnik a legkisebb mértékben csökkenőnek (ezt viszont már nehéz statisztikai elemzés nélkül megállapítani). Ennek ellenére a dolgozat szövege több helyen azt állítja, hogy a papagájok gyorsabban fogynak más fajokhoz képest. Hogyan oldható fel ez az ellentmondás?

Az RLI az IUCN által kidolgozott, és a nemzetközi természetvédelmi biológia által legszélesebb körben elfogadott, standardizált mutató a fajcsoportok kihalási kockázatának és annak időbeli változásának mérésére szolgál (Butchart et al., 2025). Az index egy 0-tól 1-ig terjedő skálán mozog: az 1-es érték azt jelenti, hogy a vizsgált csoport összes faja nem fenyegetett (Least Concern), míg a 0 érték a csoport teljes kipusztulását (Extinct) jelöli. Az RLI számítása a fajok IUCN kategóriák közötti valódi, biológiai okokra visszavezethető (tehát nem pusztán taxonómiai változásokból vagy korábbi adathiányból fakadó) státuszváltozásain alapul (Butchart et al., 2007). Robusztussága és megbízhatósága miatt napjainkban az RLI-t használja az Egyesült Nemzetek Szervezete (ENSZ) is a Fenntartható Fejlődési Célok (SDG), valamint a Biológiai Sokféleség Egyezmény (CBD) globális célkitűzéseinek nyomon követésére (Berryman et al., 2024). Ennek az indikátornak a használata tehát a legbiztosabb, objektív alapot nyújtotta arra, hogy a papagájok és más madárcsoportok relatív veszélyeztetettségét globális kontextusban értékeljem.

Az állításunk, miszerint a papagájok (pontosabban a papagájalakúak rendje) veszélyeztetettebbek, mint más, hasonló madárcsoport, valóban a 2016-os összehasonlító tanulmányunkból adódik. Egy ilyen, taxonok közötti összehasonlítás természetesen korántsem egyszerű, mert ha például csak taxonómiai rendeket vettünk volna alapul, a rendeken belüli mintaelemszámok nagyon eltérőek lennének. Az összehasonlításhoz ezért az volt a kritériumunk, hogy a papagájok Vörös Lista Indexét nagyjából hasonló fajszerű, kiemelt madárcsoportokhoz hasonlítsuk.

A papagájalakúak rendje 2016-ban 398 fajt tartalmazott a Birdlife International alapján. Az összehasonlításhoz így esett a választásunk a tyúkalakúakra (*Galliformes*, $n = 307$) és a galambalakúakra (*Columbiformes*, $n = 350$). A további három fajcsoportot viszont több rend összevonásával hoztuk létre, ezek a tengerimadarak (kilenc rend fajai, $n = 355$), ragadozómadarak (három rend, $n = 320$) és vízimadarak (kilenc rend, $n = 852$). Valóban vannak olyan madárrendek ezeken belül, amik még kritikusabb helyzetben vannak, mint a papagájok. Például, a tengerimadarak csoportján belül a vihardar-alakúak (*Procellariiformes*) rendjébe 148 faj tartozik, melyből 66 (45%) globálisan fenyegetett.

Számszerűsítve, a papagájalakúak RLI értéke (2012-ben) 0,825 volt (minél alacsonyabb tehát ez annál rosszabb), míg az összehasonlításban szereplő többi madárcsoportok értéke 0,828 (tengerimadarak) és 0,879 (vízimadarak) között volt. Az 1988 és 2012 közötti időszakban az RLI értékek csökkenése valóban nagyjából hasonló skálán mozgott: a papagájalakúak esetében 1,27%, míg a többi madárcsoportnál 0,52% (galambalakúak) és 1,75% (ragadozómadarak) között volt. A tanulmányunk által vizsgált időszak utolsó két pontját hasonlítva össze (2008 és 2012 között) azonban ez a csökkenés valóban a papagájalakúaknál volt a legnagyobb (0,67%), míg a többi madárcsoportnál ez az érték 0,07% (tengerimadarak) és 0,46% (tyúkalakúak) között volt.

Az állításunk tehát, miszerint a papagájok veszélyeztetettebbek, mint más, hasonló madárcsoport, azon alapszik, hogy egyrészt náluk volt a legalacsonyabb az RLI abszolút értéke, másrészt pedig a (tanulmány előtti) legutóbbi időszakban relatíve gyorsabban

csökkent az RLI értékük a vizsgált csoportokhoz képest. Egyetértek, hogy ezt jobban ki kellett volna fejtenem az értekezés elején, a későbbi ismétlések elkerülésével.

- 2. A 6. fejezet a PVC odúkat ajánlja praktikussági okokból annak ellenére, hogy a bemutatott eredmények szerint ebben az odútípusban gyakoribb a tojások terméketlensége és repedése, feltehetőleg a magasabb hőmérséklet miatt. Ráadásul a 7. fejezetben azt találták, hogy a mesterséges odúban nagyobb a parazita prevalencia, mint a természetes odúban. Lehetséges-e mindezek mögött egy olyan ok a háttérben, hogy a mesterséges odúkon végzett vizsgálatok a populációnak csak egy szelektív részét reprezentálják, különösen akkor, amikor az odúk még csak viszonylag rövid ideje vannak a területen? A hosszú életű papagájoknál a tanulásnak és habituációnak nagy szerepe lehet az odúválasztásban, így elképzelhető, hogy főleg azok az egyedek fogadják el a mesterséges odúkat, amelyek életük kezdetétől fogva ismerik ezeket. Van-e erről adat pro vagy kontra, és hogyan befolyásolhatja ez a mesterséges odúból kapott eredményeknek a teljes populációra való extrapolálhatóságát?**

Köszönöm szépen a nagyon éleslátó viselkedésökológiai felvetést. Valóban tapasztaltuk, hogy a PVC odúban alacsonyabb volt a tojások kikelési rátája – a tojások 42%-a, összevetve a fából készült költőládákkal (60%) és a természetes fészekodúkkal (58%). A tanulmány során megfigyelt 26 tojárepidési esetből 18 történt PVC odúban, míg csupán négy tojás repedt meg költőládákban és négy természetes odúban. A kikelési siker magasabb volt a nagyobb belső átmérőjű fészkekben, ami arra utal, hogy a tojók jobban teljesítenek a tojások kotlása során, ha több helyük van. Ezt az eredményt az is alátámasztja, hogy a kisebb belső átmérőjű PVC fészkekben magasabb volt a repedt tojások aránya is. Hasonló eredményeket jelentettek kollégáink Costa Ricából is, ahol a sárgaszárnyú arák előnyben részesítették a nagyobb átmérőjű PVC fészkeket (Vaughan et al., 2003).

Tambopatán, azon PVC odúban azonban ahol legalább egy fióka kikelt, az átlagos fiókaegyedszám $2,28 (\pm 0,16 \text{ SE})$ volt, ami nagyon hasonló a költőládáink $(2,25 \pm 0,23 \text{ SE})$ értékéhez. Továbbá, azoknak a PVC odúknak, melyekből legalább egy fióka kirepült, az átlagosan kirepült fiókaegyedszáma $1,43 (\pm 0,09 \text{ SE})$ volt, ami még túl is szárnyalta a költőládák $(1,27 \pm 0,14 \text{ SE})$ értékét.

Fontos viszont a PVC alapú fészkek ajánlásánál a praktikusságot is kiemelni egy trópusi környezetben. Szállíthatóság szempontjából a PCV fészkek jóval könnyebbek a költőládák faanyagánál. Valamint a PVC odúk sokkal tartósabbak is, és kevesebb karbantartást igényelnek. A perui tapasztalataink alapján a fa anyagú költőládák a nagyon magas páratartalom következtében pár éven belül elkorhadnak, továbbá a költőpárok erőteljes csőrükkel folyamatosan kaparják annak belsejét, ami még inkább felgyorsítja az odúk pusztulását. Emiatt a költőládákat minden költési szezon előtt ellenőriznünk, javítanunk kellett. Ezeknek, valamint egyéb károsító hatásoknak – mint például a fakopáncsok, termeszek, gombák – a PVC odúk sokkal jobban ellenállnak.

Azonban a mesterséges fészkek koránt sem tökéletesek. Azokban valóban magasabb parazita prevalenciát találtunk a természetes odúkhöz képest. Ez valószínűleg a mesterséges odúk rossz hőháztartásából ered, melyek a trópusi klíma alatt eléggé felhevülnek. Tanulmányainkra alapozva több ajánlással is előálltunk ezen fészekodúk jobbá tételére, javasolva egy jobb

termodinamika kialakítását (például kettős fallal és szigetelőanyaggal) és nagyobb belső átmérőket.

Teljesen egyetértek azzal az elképzeléssel, hogy a hosszú életű, magas kognitív képességekkel rendelkező papagájoknál a tanulásnak és a habituációnak döntő szerepe van a jó fészekválasztásban és a sikeres költésben. A Tambopata Kutatóállomás környékén 1992-ben helyezték ki az első mesterséges fészekodúkat, a mi tanulmányunk pedig az 1999 és 2011 közötti költési időszakokat ölelte fel. A gyűrűzések és megfigyelések alapján nem csak a már mesterséges fészekben kikelt fiókák költöttek azokban, de számos felnőtt egyed is, amik korábban nem találkozhattak ilyen mesterséges megoldásokkal a területen.

Azonban valószínű, hogy a populációnak egy szelektív, az újdonságokra nyitottabb része foglalja el ezeket az odúkat, ami valóban óvatosságra int az eredmények teljes populációra történő extrapolálásakor. Fontos azonban hangsúlyozni, hogy a mesterséges odúk kihelyezése sok papagájfajnál egy végső megoldás csupán az idős, természetes odús fák letermelése következtében. A Puerto Ricó-i amazon (*Amazona vittata*) esetében például 2001 óta minden költés mesterséges fészekodúban történt (White Jr. et al., 2006). A természetvédelmi menedzsment szempontjából a részleges populáció (akár kisebb mértékű) szaporodási sikere is kritikus fontosságú a lokális kihalás elkerülése érdekében.

3. A jelölt egyik fontos eredménye, hogy új mikroszatellita markerkészletet fejlesztett ki arapapagájokra, és tesztelte ezek használhatóságát trópusi terepi körülmények között non-invazívan gyűjthető mintákra. A tollakat főleg olyan táplálkozóhelyeken gyűjtötték, ahova nagy számban járnak papagájok. A területiálisan fészkelő madarak fészke közelében gyűjtött tollmintákkal szemben itt fennállhat az a veszély, hogy a közösen használt táplálkozóhelyen elhullatott tollak akár jelentősen szennyezettek lehetnek más egyedek bélsarával, amennyiben a madarak az agyagnyalóknál ürítenek. A módszerekben le van írva, hogy a kisebb tollakat etanollal tisztították meg az agyagtól, azonban az etanol nem mentesít a kontaminációtól, hiszen kiválóan megőrzi a DNS-t. A kontamináció főleg akkor jelenthet problémát, ha a tollminta rossz minőségű (így a kis mennyiségű, de esetleg jobb minőségű kontaminációnak [pl. régi tollra került friss bélsár] nagyobb esélye lehet az amplifikációra), illetve amikor a markerek dinukleotidokból állnak (mivel ezek gyakran "dadognak"). Miért dinukleotid markereket választottak, és próbálták-e valamilyen módon mentesíteni a tollakat a más egyedektől származó DNS-től?

A nem-invazív genetikai mintavétel, különösen trópusi környezetben és tömegesen látogatott táplálkozóhelyeken, valóban komoly kihívásokat rejt a kontamináció és a DNS-degradáció terén. Az etanolos tisztítás elsődleges célja a makroszkopikus szennyeződések és különösen a PCR-reakciót erősen gátló (inhibitorokat tartalmazó) agyag fizikai eltávolítása volt a tollcséve felületéről. Ez a kémiai lépés önmagában valóban nem pusztítja el a külső DNS-t, ezért a tényleges védelmet inkább a szigorú laboratóriumi feldolgozási protokoll jelentette.

A DNS-kivonás során nem a toll teljes egészét használtuk. A tollzászlót – amely a nagy felülete miatt leginkább kitett a madárürülék szennyeződésnek – teljesen eltávolítottuk. A letisztított tollcsévét steril szikével felvágtuk, és a DNS-kivonáshoz kizárólag a cséve legbelső, védett részét (az umbilicus superior területét) használtuk fel. Itt gyakran található egy beszáradt vérrög és a tolltüszőből származó hámsejtek tömege. Ebből a belső, zárt struktúrából kinyert endogén DNS mennyisége és koncentrációja nagyságrendekkel felülmúlja a cséve külsején esetlegesen

megtapadó ürüléknyomokét. Mivel a madárürülék eleve alacsony arányban tartalmaz endogén bélhámsejteket, a PCR-amplifikáció során a belső tollcsévéből származó, jó minőségű saját DNS dominál a reakcióban.

A dinukleotid markerek alkalmazása mellett két nyomós szakmai érv szólt. Egyrészt, a nem-invazív, trópusi környezetből származó tollmintákban a DNS gyakran nagyon kis mennyiségű és erősen fragmentált. A dinukleotid markerek rövidebb ampikon méreteik miatt sokkal sikeresebben és megbízhatóbban erősíthetők fel ilyen degradált mintákból, mint a tri- vagy tetranukleotidok hosszabb sorozatai. Másrészt, a dinukleotid ismétlődések jellemzően nagyobb variabilitást mutatnak, ami a populációgenetikai és az egyedi azonosítási („genetic tagging”) vizsgálatainkhoz elengedhetetlen feltétel volt.

A mikroszatellita „dadogás” (stuttering) valóban probléma, ami egy PCR-amplifikációs műtermék, amely a DNS-polimeráz enzim láncmegcsúsztatása miatt alakul ki az ismétlődő szakaszok másolása közben, és az eredeti alléltól egy-két ismétlődési egységgel eltérő méretű, hamis csúcsokat (stutter peaks) hoz létre. Ennek kiküszöbölésére és a genotipizálás pontosságának biztosítására szigorú minőség-ellenőrzési rendszert alkalmaztunk. A markerek tesztelése során 86 mintát elemeztünk, köztük 7 ismert rokonságú családi csoportot, így a mendeli öröklődés szabályainak empirikus vizsgálatával azonnal kiszűrhetők a dadogásból eredő leolvasási hibákat. Ezt az adatbázist egy 40 független egyedből álló referenciamintán a Micro-Checker szoftverrel is megerősítettük, célzottan tesztelve a genotipizálási anomáliákat. Mivel a szoftveres elemzés és a mendeli tesztek egybehangzóan ugyanannál a 8 lókusznál mutattak ki problémát, ezeket a kompromisszummentes adatelemzés érdekében kizártuk. A további populációgenetikai vizsgálatokhoz kizárólag azt a 30 markert tartottuk meg, amelyek a statisztikai és az empirikus teszteknek is maradéktalanul megfeleltek, így a hamis genotípusok esélyét a minimálisra csökkentettük. Ezt a gondos marker-kiválasztást egészítette ki a szigorú laboratóriumi ismétléses PCR megközelítés, amellyel a hamis genotípusok kialakulásának esélyét a minimálisra csökkentettük.

- 4. A 13. fejezetben azt találták, hogy a fecskepapagájok fészkeiben gyakrabban fordul elő a tojó félrelépéséből származó fióka az olyan területeken, ahol nagyobb a tojókra nehezedő predációs nyomás, és az ilyen területeken a kirepülő fiókák száma is kisebb volt. Ezeket az empirikus adatokat felhasználva demográfiai modellezéssel azt becsülték, hogy ha a predációs mortalitás mellé még csökkent fiókaszámot is feltételezünk, akkor a populáció mérete még gyorsabban csökken. Ezek fontos eredmények, de a dolgozatban szereplő értelmezésük nehezen érthető. A diszkusszió úgy fogalmaz, mintha az alacsonyabb szaporodási siker a magasabb félrelépési ráta következménye lenne. Ezt azonban sem a bemutatott empirikus eredmények, sem a modell nem támasztják alá közvetlenül. Ha jól értem, a szerzők spekulációja azt feltételezi, hogy a magas predációs nyomású területeken a felnőtt madarak ivararánya erősebben eltolódik a hímek felé, és ez vezetne a félrelépések gyakoribbá válásához és valamiképpen a fiókaszám csökkenéséhez is. Ebben a logikában azonban több következtetés is érződik. Egyrészt a bemutatott empirikus eredmények szerint a kirepült fiókák száma nem különbözik az egyapás és többapás fészkek közt. Másrészt nem világos, hogyan tudna a lokális félrelépési ráta igazodni az adott helyen lezajlott predáció által létrehozott ivararányhoz. Ha a ragadozók megeszik a tojásokon ülő tojókat egy adott területen, akkor ott valóban több hím marad, de azok ott valószínűleg már nem költenek tovább, hiszen addigra a tojók már nem termékenyíthetők (kivéve, ha nagy a költési aszinkronia). A következő**

évben pedig nem ugyanoda térnek vissza, hiszen a nektár mindig máshol van, és az előző fejezet szerint nincsenek régióként elkülönülő populációk. Tehát még ha egy adott lokáció következetesen hím-túlsúlyossá teszi is az onnan elvonuló felnőttek ivararányát, a következő évben bármilyen ivararányban érkehetnek oda madarak (olyanok is, akik előző évben kevésbé predált területeken költöttek). Ez alapján sem az adott évi, sem a következő évi félrelépési rátát nem tudná befolyásolni az ivarspecifikus predáció lokális mértéke. Mivel az empirikus adatokban a predáció-félrelépés-fiókaszám korrelációt a háttérben álló "zaj" változók is okozhatták (n=6 helyszín), a modellben pedig sem a félrelépési ráta, sem az ivararány nem jelenik meg változtatott paraméterként (csak a fiókaszám), túlzásnak tűnik azt állítani, hogy a vizsgálat az ivarfüggő predáció vagy a félrelépések "rejtett költségeit" mutatná ki. **Mi erről a jelölt véleménye?**

Nagyon köszönöm ezt a mélyreható és jogos észrevételt. A fecskepapagájok nomád életmódja, a predáció és a szaporodási siker közötti összefüggések valóban nagyon komplexek, és a dolgozatban szereplő oksági láncolat (predáció → ivararány eltolódás → EPP → csökkent fiókaszám) megérdemli a részletesebb kifejtést, hogy a látszólagos ellentmondásokat feloldjuk. A Bíráló által felvetett következtetlenségekre az alábbiakban pontról pontra reagálok a tanulmányunk alapján.

1. A félrelépés (EPP) mint ok vagy mint tünet?

Tökéletesen igaza van abban, hogy a félrelépés (többapás fészkek) önmagában nem okoz fiókaszám-csökkenést. Ezt a tanulmányunk empirikus adatai is alátámasztják: sikeres fészkek esetében valóban nem volt szignifikáns különbség a kirepült fiókák számában az egyapás és a többapás fészkek között.

A 13.2 ábra azt mutatja, hogy a tojók predációjával a többszörös apaság aránya növekszik, míg a kirepült egyedek száma csökken. Bár nincs kifejezett összefüggés a kirepült egyedek száma és a többszörös apaság aránya között, az összesített szaporodási siker (az összes tojóra nézve) csökken. Úgy véljük, hogy ez az egyedülálló hímek számának és az ebből fakadó konfliktusnak köszönhető. Ezt valószínűnek tartjuk, de nem tudtuk bizonyítani, hogy tényleg ez lenne a mechanizmus.

A spekulációnk és a modellünk alapja tehát nem az, hogy a genetikailag kimutatott félrelépés a fiókapusztulás oka. A félrelépés magas rátája pusztán egy genetikai „lábnyom”, amely az adott helyszínen uralkodó extrém hím-hím versengést és a tojók folyamatos zaklatását jelzi. A csökkent fiókaszámot a zaklatás miatti energetikai veszteség, a kevesebb táplálkozásra fordítható idő és az állandó stressz okozhatja, ami minden fészkelő tojót érint a magas predációjú (és ezáltal magas hím-túlsúlyú) helyszíneken, függetlenül attól, hogy a zaklatás sikeres megtermékenyítéssel (EPP) végződött-e vagy sem.

2. A lokális ivararány és a nomád életmód

A cukormókusok okozta specifikus tojó-predáció miatt a fecskepapagájok globális ivararánya erősen eltolódott (kb. 73% hím). Amikor a madarak egy új évben összegyűlnek egy virágzó eukaliptusz területen, a pár nélküli hímek populációja is jelen van. Ha a költőpárok nagy sűrűségben gyűlnek össze, ezek az extra hímek ott koncentrálnak, és a zaklatás lokálisan felerősödik.

Valóban megfigyelhető költési aszinkronia is a fecskepapagájoknál, ahol a párba állások között 1–2 hónap különbség is lehet. A költő tojók predációja gyorsan történik már az első költések idején, így az egyedül maradt hímeknek van idejük a megmaradt tojók felkutatására. Ezt anekdotikus megfigyeléseink is alátámasztják. Lehetségesek a következő szezonra áthúzódó hatások is, bár ezeket explicit módon nem mértük.

Bár a madarak elvileg tiszta lappal érkeznek egy területre, itt egyetlen metapopulációról beszélünk, ahol az ivararány eltolódása megmarad. Azokon a helyszíneken pedig, ahol magas a cukormókusok sűrűsége, a tojók predációja már a szezon elején megkezdődik. Ez az adott helyszínen szinte azonnali hím-túlsúlyt (lokális operatív ivararány-eltolódást) eredményez az életben maradt fészkek körül, felerősítve az EPP rátát és a túlélő tojók zaklatását.

3. A rejtett költségek és a modell igazolása

Elfogadom a kritikát, miszerint a modellben magát az ivararányt vagy a félrelépési rátát nem tudtuk közvetlen paraméterként beépíteni, és háttérzaj is okozhat korrelációt a helyszínek között. Ugyanakkor a „rejtett költség” kifejezést pontosan arra a biológiai jelenségre használtuk, amelyet a demográfiai modellünk tesztelt: a ragadozók nemcsak az elpusztított tojók elvesztésével okoznak kárt (direkt mortalitás), hanem a felborult ivararányon és az ebből fakadó szociális káoszon (zaklatás) keresztül csökkentik a túlélő fészkek produktivitását is.

A modellünkben ezért feltételeztünk egy olyan scenáriót, ahol a predációs mortalitás (a tojók elhullása) mellé beemeltük a magas predációjú helyszíneken mért szignifikánsan alacsonyabb fiókaszámot (mint a zaklatás potenciálisan rejtett költségét). A modell eredménye megmutatta, hogy ez a másodlagos, szubletális hatás (melynek genetikai bizonyítéka a példátlanul magas, 50,5%-os többbapas fészkek-arány) önmagában is drámaian felgyorsítja a populáció összeomlását.

Az eredmények egyértelműek tehát abban, hogy a túlélő tojók rosszabbul teljesítenek azokon a területeken ahol magas a ragadozás. Azt gondoljuk, hogy ez a hímek túlzott számának, valamint a megmaradt, párban álló tojók zaklatásával okozott kárnak tudható be. Az eredmények egyértelműek, mind a ragadozóval való összefüggés, mind pedig a populáció életképességére gyakorolt hatások tekintetében. A mechanizmusokat spekulatív de transzparens módon érveltük.

Összességében tehát egyetértünk a Bírálóval abban, hogy a dolgozat szövegezése talán túlzottan leegyszerűsítette az ok-okozati viszonyokat, de az empirikus adataink (a felborult ivararány, az extrém EPP és a csökkent fiókaszám együttes jelenléte a predált területeken) biológiailag erősen alátámasztják a predáció ezen súlyos, indirekt (rejtett) költségeit.

Említett irodalmak:

- Berryman, A. J., Butchart, S. H. M., Jackson, M. V., Legge, S. M., Olah, G., Thomas, J., Woinarski, J. C. Z., & Garnett, S. T. (2024). Trends and patterns in the extinction risk of Australia's birds over three decades. *Emu - Austral Ornithology*, 124(1), 55–67. <https://doi.org/10.1080/01584197.2023.2289999>
- Butchart, S. H. M., Akçakaya, H. R., Berryman, A. J., Brooks, T. M., Burfield, I. J., Chanson, J., Dias, M. P., Donaldson, J. S., Hermes, C., Hilton-Taylor, C., Hoffmann, M., Luedtke, J. A., Martin, R., McDougall, A., Neam, K., Polidoro, B., Raimondo, D., Rodrigues, A.

- S. L., Rondinini, C., ... Vine, J. (2025). Measuring trends in extinction risk: A review of two decades of development and application of the Red List Index. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 380(1917), 20230206. <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0206>
- Butchart, S. H. M., Resit Akçakaya, H., Chanson, J., Baillie, J. E. M., Collen, B., Quader, S., Turner, W. R., Amin, R., Stuart, S. N., & Hilton-Taylor, C. (2007). Improvements to the Red List Index. *PLoS ONE*, 2(1), e140. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000140>
- Li, D., Dinnage, R., Nell, L. A., Helmus, M. R., & Ives, A. R. (2020). phyr: An r package for phylogenetic species-distribution modelling in ecological communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(11), 1455–1463. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13471>
- Olah, G., Heinsohn, R., Berryman, A. J., Legge, S. M., Radford, J. Q., & Garnett, S. T. (2024). Biological characteristics of Australian threatened birds. *Emu - Austral Ornithology*, 124(1), 83–92. <https://doi.org/10.1080/01584197.2023.2285821>
- Vaughan, C., Nemeth, N., & Marineros, L. (2003). Ecology and management of natural and artificial Scarlet Macaw (*Ara macao*) nest cavities in Costa Rica. *Ornitologia Neotropical*, 14, 381–396.
- White Jr., T. H., Brown, G. G., & Collazo, J. A. (2006). Artificial cavities and nest site selection by Puerto Rican Parrots: A multiscale assessment. *Avian Conservation and Ecology*, 1(3), 5.

Még egyszer őszintén köszönöm az alapos bírálatot.

Tisztelettel,

Oláh György

Budapest, 2026. június 18.