

AKADÉMIAI DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

MADARAK EVOLÚCIÓS ÖKOLÓGIAI KUTATÁSA:
SZEXUÁLIS SZELEKCIÓ, SZOCIÁLIS VISELKEDÉS,
ÉS AZ URBANIZÁCIÓ HATÁSAI

Liker András, PhD
Pannon Egyetem, Limnológia Tanszék

Veszprém
2010.

I. A kutatások háttere és célkitűzései

A legtöbb állatfajnál megtalálható a csoportosság, a szocialitás valamilyen formája, ezért az egyedek körül jelenlevő, velük gyakorta kölcsönhatásba kerülő fajtársakat a környezet egyik legfontosabb elemének tekintjük, ami ugyanúgy alakítja tulajdonságaikat, mint a környezet többi része – a ragadozók, a paraziták, vagy az élőhely táplálékeloszlása. Azt várhatjuk tehát, hogy az állatok anatómiai, fiziológiai és viselkedési tulajdonságainak egy jelentős része a fajtársak közötti interakciókból eredő kihívásokra adott evolúciós válasz vagy megoldás. Az értekezésben azoknak a kutatásoknak a fontosabb eredményeit foglalom össze, amelyekben a szocialitáshoz valamilyen formában köthető tulajdonságokat, ezek evolúcióját, ökológiai viszonyokkal való kapcsolatát vizsgáltam.

(a) Szexuális szelekció

Ivaros szaporodás esetében általában szükség van a partnerek találkozására, így a párkeresés, udvarlás, párkapcsolat kialakítása és fenntartása, vagy a riválisok kizárása a fajon belüli szociális interakciók leggyakoribb formái közé tartoznak. A párszerzés az egyed életének kritikus pontja, hiszen e nélkül tulajdonságai – általában – nem jutnak át a következő generációba, azaz evolúciós értelemben sikertelen marad. A párszerzés sikerén keresztül megvalósuló szelektív folyamat a szexuális szelekció, aminek jelentős hatása van az élőlények legkülönbözőbb tulajdonságaira, a genom szerveződésétől a szociális viselkedésig és a populációs folyamatokig.

Az értekezés első részében madarakon végzett filogenetikai összehasonlító vizsgálatokat mutatok be, amelyekben a párszerzésért folyó versengés szerteágazó evolúciós hatásait kutattuk. Vizsgáltuk a szexuális szelekció kapcsolatát a poliandriás partimadarak tojásméretével (1. vizsgálat), az ivar-specifikus mortalitással (2. vizsgálat), és az ivarok közötti utódgondozási konfliktus erősségével (3. vizsgálat). Két további komparatív vizsgálatban a madarak melanin-alapú színezeti jelzéseivel foglalkozom: a partimadarak példáján illusztrálom e színezet-típus párszerzésben betöltött szerepét (4. vizsgálat), majd egy olyan vizsgálatot ismertetek, amelyben különböző madárcsoportok esetében teszteltük, hogy a melanin-alapú színezet fajok közötti változatossága miként kapcsolódik egy ivari hormon, a tesztoszteron koncentrációjának fajok közötti variabilitásához (5. vizsgálat).

(b) Szociális viselkedés

A szociális interakciók legváltozatosabb formában a tartósan társas kapcsolatban élő, például csoportokat alkotó fajoknál vannak jelen, és nem korlátozódnak a szaporodási viselkedésre. Ma már világos, hogy a komplex szociális viselkedés nemcsak az emberre és emlős rokonaira jellemző. Például a személyes interakciók alapját képező egyedfelismerés képességét az utóbbi évtized kutatásai a rovaroknál is igazolták, madarak esetében pedig egyre több eredmény bizonyítja az egyedek közötti szociális viszonyok kifinomult szabályozását és az ezek alapját adó, néha meglepő kognitív képességeket. Az állatok egyes szociális döntései tehát hatékonyan vizsgálhatók egyszerűnek tűnő társas viszonyok között is. Az értekezés második részében egy ilyen rendszer, a házi verebek téli csapatai állnak a középpontban, ami jól vizsgálható modellje a gerinces állatok néhány általános szociális viselkedésformájának.

Az értekezésben elsőként azokat a vizsgálatokat ismertetem, amelyben a társak kihasználásának egy gyakori, számos állatcsoportban megtalálható formáját, a táplálkozó csapatokban előforduló potyázó viselkedést kutattuk. Vizsgálatainkban arra kerestük a választ, hogy az egyedi tulajdonságok, amilyen a csapaton belüli dominancia rang és a kondíció, hogyan befolyásolják a potyázó taktika használatát (6. és 7. vizsgálat). Mivel az egyedek közötti rokonsági viszonyok is befolyásolhatják a szociális interakciók költségét és nyereségét, ezért molekuláris genetikai módszerekkel vizsgáltuk vadon élő házi veréb csapatok rokonsági szerkezetét (8. vizsgálat) és teszteltük, hogy a rokonokkal szembeni megkülönböztetett viselkedés előfordul-e ilyen egyszerű szociális rendszerekben. Utóbbi kérdést ismét a táplálékkereső taktika használata, valamint az agresszív interakciók esetében vizsgáltuk (9. vizsgálat). A következő két fejezet a házi verebek egyik sokat kutatott agresszív kommunikációs jelzésével, a hímek melanin-alapú fekete torokfoltjával foglalkozik: elsőként ismertetem a jelzés interszexuális agresszióban betöltött szerepére vonatkozó eredményeinket (10. vizsgálat), majd bemutatok egy terepi vizsgálatot, amelyben a jelzés feltételezett predációs költségét teszteltük (11. vizsgálat). Végül egy olyan vizsgálatot ismertetek, amelyben elsőként teszteltük kísérletesen a csapatos életmód egyik fontos, korábban kevésbé kutatott előnyét, a problémamegoldás sikerének növekedését (12. vizsgálat).

(c) Az élőhely-urbanizáció hatásai

A házi verebek feltehetőleg több ezer éve az ember közelében élnek, ma világszerte ez az egyik leggyakoribb városi madárfaj. Ez jó lehetőséget ad arra, hogy a természetvédelmi szempontból egyre fontosabbá váló urbanizációs hatásokat a faj különböző populációinak összehasonlításával vizsgáljuk. Habár a városi madarak kutatása intenzíven folyik, még ma is keveset tudunk arról, hogy az urbanizáció milyen hatással van az egyedi tulajdonságokra, beleértve a viselkedést is. Az értekezés harmadik részében két, ezzel a témával foglalkozó vizsgálatot ismertetek. Az elsőben egy több mint 10 éves adatsor segítségével azt kutattuk, hogy hogyan változik a madarak testtömege, mérete és kondíciója az urbanizációs gradiens mentén (13. vizsgálat). A másodikban arra kerestük a választ, hogy az eltérő urbanizáltságú helyek madarai közötti kondícióbeli különbségek kapcsolatban vannak-e az egyedek kompetitív képességének különbségeivel, amit a társakkal folytatott versengés különböző típusainak elemzésével vizsgáltunk (14. vizsgálat).

II. A kutatás módszerei

(a) Filogenetikai összehasonlító vizsgálatok

Az 1-5. összehasonlító vizsgálatokhoz publikált adatokat gyűjtöttünk a madárfajok ($n=72-194$) morfológiai, viselkedési, ökológiai és életmenet tulajdonságairól (pl. tojásméret, testtömeg, párzási és utódgondozási viselkedés, mortalitási ráta, színezet, vérplazma tesztoszteron koncentrációja). A vizsgált evolúciós hipotéziseket a fajok különböző csoportjainak összehasonlításával, a tulajdonságaik közötti korrelációk elemzésével, valamint a tulajdonságok evolúciós változásainak rekonstrukciójával teszteltük. A vizsgálatokban a következő összehasonlító módszereket használtunk a fajok közötti filogenetikai kapcsolatokat kontrollálására:

Páros összehasonlítások. A fajok törzsfajlódási kapcsolatát reprezentáló törzsfák alapján közeli rokon fajpárokat választottunk, amelyek az egyik tulajdonságukban (pl. párzási rendszerükben) eltérőek. Ezután standard statisztikai módszerekkel teszteltük, hogy a vizsgálandó tulajdonságban (pl. tojásméretben) van-e különbség az első tulajdonság alapján definiált csoportok között.

Független kontrasztok vizsgálata. A tulajdonságok közötti korrelációk számításához a rokon taxon-párok (egy elágazási pontból kiinduló testvér-taxonok) különbségeit használtuk, mivel a szétválás után kialakult különbségek (kontrasztok) független evolúciós eseményeknek tekinthetők. Az elemzésekhez a független kontrasztokat a CAIC 4.0 programmal számítottunk, majd origón átvezetett lineáris regresszióval teszteltük a vizsgált változók közötti kapcsolatot.

PGLS (Phylogenetic Generalized Least Squares) modellek. A vizsgálatok egy részében PGLS modellekkel végeztünk filogenetikailag kontrollált többváltozós elemzéseket. A PGLS módszer általánosabb keretet biztosít a fajok közötti különbségek vizsgálatára, mint a független kontraszt módszer, és flexibilisebb modellépítést tesz lehetővé (pl. lehetőséget ad faktor-jellegű változók hatásainak a tesztelésére).

Tulajdonság rekonstrukció és az evolúciós változások irányának vizsgálata. A tulajdonság rekonstrukciókat a MacClade 3.04 program segítségével végeztük (1. vizsgálat). A partimadarak párzási rendszerének evolúciós változásait rendezetlen (Fitch-féle) parszimónia módszerrel, a folytonos változókkal leírt tulajdonságok változásait lineáris parszimónia módszerrel számítottuk. Az evolúciós változások irányát az ún. közös eredet tesztel vizsgáltuk. Ehhez összegeztük a poliandriás fejlődési ágak mentén a tulajdonságok rekonstruált változásának mértékét és irányát, majd teszteltük, hogy ez eltért-e a random változás alapján várt értéktől.

(b) Házi verekben végzett megfigyelések és kísérletek

A madarak szociális táplálkozását, dominancia viszonyait és kompetitív képességeit fogságban tartott csapatokban vizsgáltuk. A csapatok általában 15-20 egyedből álltak, ami hasonló a verek természetes körülmények közötti csapatméretéhez. Az egyedek viselkedési tulajdonságainak mérése megfigyeléses adatgyűjtés és különböző szituációkban készített videofelvételek elemzése alapján történt (pl. az agresszív interakciók száma és sikere, a kereső és potyázó táplálkozási taktikák használatának gyakorisága, táplálkozási siker, táplálkozási probléma megoldásának sikere).

A táplálkozási taktikák gyakoriságának méréséhez speciális etetőtáblákat használtunk, amin táplálékfoltokat rejtettünk el. A tesztekben a madarak kétféle taktikát használtak: keresést, amikor az egyed maga kutatta fel a táplálékot, valamint potyázást, amikor mások által felfedezett táplálékfoltot használt. A kondíció és a táplálkozási taktika használat kapcsolatát egy kísérletben teszteltük, amelyben a kondíció megváltoztatásához az alanyokat éjszaka ventilátorral hűtöttük, és másnap vizsgáltuk táplálkozási viselkedésüket (7. vizsgálat). Az egyedek közötti rokonság viselkedési hatásait olyan csapatokban kutattuk, amelyek részben ismert rokonságú (fészekalj-testvérek, szülő-utód) madaraktól álltak (9. vizsgálat). Ezekben a csapatokban a madarak közötti rokonságot molekuláris genetikai módszerrel is becsültük (lásd alább). A csapatméret hatását a problémamegoldási sikerre kis és nagy csapatok (2 illetve 6 egyed) összehasonlításával teszteltük (12. vizsgálat). A kísérletben a madarak olyan etetőn táplálkoztak, amelyet csak egy új technikával (fedők elmozgatásával) tudtak kinyitni. Ebben a szituációban mértük a problémamegoldás gyakoriságát és gyorsaságát. A vidéki és városi madarak kompetitív képességeit többféle teszt helyzetben mértük,

amelyek a táplálkozási versengés különböző típusait modellezték (agresszív és nem-agresszív versengés, táplálék felderítés hatékonysága; 14. vizsgálat).

Egy vadon élő házi veréb populációban vizsgáltuk a csapatok rokonsági szerkezetét (8. vizsgálat). Két télen öt verébcsapat 188 jelölt egyedéről gyűjtöttünk megfigyeléseket, ezek alapján meghatároztuk a madarak közötti asszociáltságot, az egyedek preferált tartózkodási helyét, és csapatok közötti mozgásaik gyakoriságát. Ezeket az adatokat vetettük össze a madarak genotipizálásával becsült rokonsági viszonyokkal.

Ugyancsak vadon élő madarak vizsgálatával teszteltük a színezeti tulajdonságok predációs költségét (11. vizsgálat). Egyedileg jelölt madaraknak vizsgáltuk a kockázatvállaló viselkedését valamint az egyik vedléstől a következő vedlésig tartó túlélését. A madarak kockázatvállalását olyan kísérletben teszteltük, amelyben a táplálkozóhely távolságát változtattuk a ragadozók ellen menedéket nyújtó bozótoktól, majd az egyedek kockázatvállalását összevetettük digitális fotókról mért színezeti tulajdonságaikkal (torokfolt méret, szárnycsík mérete és feltűnősége). A madarak túlélését jelölés-visszafogási adatokon alapuló modellekkel vizsgáltuk, amelyek kovariánsként tartalmazták a színezeti változókat.

Az élőhely-urbanizáció kapcsolatát a madarak méretével és kondíciójával több mint 1000 egyed adatának elemzésével teszteltük, amelyeket hét, különböző urbanizáltságú területen fogtunk be és mértünk le. Az élőhelyek urbanizáltságának fokát a beépített illetve a növényzettel borított területrészek aránya, valamint az utak mennyisége alapján becsültük. Az elemzésekben többváltozós statisztikai módszerekkel kontrolláltunk azokra a hatásokra (pl. ivar, év, szezon, napszak), amelyek szintén befolyásolhatták a madarak vizsgált morfológiai tulajdonságait.

(c) Házi verebeken végzett molekuláris genetikai vizsgálatok

A genetikai elemzésekhez a madaraktól gyűjtött vérmintákat használtuk. A genotipizálást standard PCR reakción alapuló módszerrel végeztük, amelyben hét, erősen polimorf mikroszatellit markert vizsgáltunk. A genetikai adatokból maximum likelihood eljárással becsültük a madarak közötti rokonsági koefficienseket, valamint a diádokat (egyed-párokat) rokonsági osztályokba soroltuk (nem-rokon, féltestvér, testvér, szülő-utód). Az így kapott csoportosítás nagy pontossággal tükrözte a madarak tényleges rokonsági viszonyait, amit az ismert rokonságú madarak genetikai módszerekkel becsült rokonsági adataival igazoltunk.

III. A tudományos eredmények rövid összefoglalása

(a) Szexuális szelekció

A szociális poliandria (1. vizsgálat) a gerinces állatok körében a legritkább párzási rendszer típus. A korábbi kutatások megmutatták, hogy poliandriában a nőstények intenzíven versengenek a párokért, ami együtt jár morfológiai (pl. fordított ivari dimorfizmus) és viselkedési változásokkal (pl. fordított utódgondozó szerepek). Vizsgálatunk ezt kiegészítette azzal, hogy elsőként igazolta filogenetikailag kontrollált elemzésekkel a tojásméret csökkenését a poliandriás fajokban. A tojásrakási költség csökkenése valószínűleg segíti e fajok nőstényeit a gyorsabb párszerzésben, valamint növelheti túlélésüket. Elemzéseink ez mellett kizártak olyan alternatív

mechanizmusokat, amelyek hasonló változásokhoz vezethetnek a tojásméretben. Érdemes megjegyezni, hogy bár a tulajdonság-rekonstrukciók eredményét számos módszertani probléma miatt óvatossággal kell kezelni, az általunk kimutatott tojásméret csökkenéssel megegyező mértékű csökkenést prediktált egy későbbi elméleti vizsgálat, ami alátámasztja elemzésünk konklúzióit.

A madarak ivar-specifikus mortalitási különbségeit kutató korábbi vizsgálatok elsősorban az utódgondozási különbségekre fókuszáltak, és a tojók intenzívebb gondozásban látták a madarakra jellemző nagyobb nőstény mortalitás magyarázatát. Vizsgálatunkban igazoltuk, hogy a párszerzési versengés szintén alapvető hatással van az ivarok mortalitási különbségére, növelve az intenzívebben versengő ivar mortalitási rátáját, és hogy ez a hatás legalább annyira meghatározó (vagy erősebb), mint az utódgondozásé (2. vizsgálat). Továbbá kimutattuk, hogy az ivar-specifikus mortalitás fajok közötti változatossága a hímek közötti párzási versengés és a hím gondozás intenzitásának változatosságával van kapcsolatban, míg a tojók ugyanezen tulajdonságai nem befolyásolták a mortalitási különbségeket. Mivel elemzésünk nagy mintaszámon és taxonómiaiilag változatos madárcsoportok adatain alapult, ezért a szexuális szelekció és a gondozás mortalitási költségeinek általános meglétét igazolja.

A 3. vizsgálatban a korábbiaknál nagyobb taxonómiai mintán igazoltuk, hogy a hímek és nőstények utódgondozási intenzitása között negatív korreláció van, ami arra utal, hogy a madárfajok körében jelenleg megfigyelhető gondozási mintázatok az ivarok közötti konfliktusból származó „evolúciós kötélhúzás” eredményei lehetnek. Vizsgálatunk általános, és a madarak szaporodási rendszereinek szempontjából fontos konklúziója, hogy a szelekció elsősorban a hímek viselkedésére hatva eredményezhet intenzívebb utódgondozást. Megmutattuk továbbá, hogy a konfliktus intenzitását (a nemek gondozási különbségével mérve) jelentősen befolyásolja a fiókák fejlődési módja és a szülők párszerzési esélye. Ugyanakkor eredményeink nem igazolták a fészkelés klimatikus körülményeinek hatását.

A madarak melanin-alapú színezeti jelzéseivel foglalkozó összehasonlító vizsgálatunk az elsők között voltak, amelyek ennek a jelzés-típusnak a funkcióját kutatták. Egyik fontos eredményünk annak kimutatása volt, hogy a partimadarak *Charadriida* csoportjában a nászrepülő fajok tollazata melanizáltabb, mint a földön udvarló fajoké (4. vizsgálat). Valószínű, hogy a melanizált tollazat növeli a légi display-viselkedések feltűnőségét (mivel erős kontrasztot ad az égbolt háttérével), így ez a színezet-típus szexuális szelekció révén is evolválódhat. Másik összehasonlító vizsgálatunkban igazoltuk, hogy egyes madárcsoportokban a hím melanizáltság és e színezet-típus ivari dikromatizmusának fajok közötti változatossága pozitívan korrelál a fajra jellemző, vedlés alatti tesztoszteron szinttel (5. vizsgálat). A melanin jelzések és a tesztoszteron közötti kapcsolat megismerése fontos lépést jelent annak tisztázása felé, hogy e színezet-típushoz miért kötődik gyakran agresszív, státuszjelző funkció.

(b) Szociális viselkedés

Két szociális táplálkozási modell házi veréb csapatokban végzett tesztelésével kimutattuk, hogy az egyedek táplálékkereső döntéseit (keresés illetve potyázás) a fenotípusos tulajdonságok (dominancia rang) és a belső állapot (energiatartalékok mennyisége) a modellek által jósolt módon befolyásolják: a domináns illetve a rosszabb kondíciójú madarak gyakrabban használják a potyázó taktikát, mint a szubordinánsok és a jó kondíciójú egyedek (6. és 7. vizsgálat). Igazoltuk továbbá, hogy a potyázó taktika sikeressége kisebb variációjú, azaz e taktika használatával az egyedek csökkenthetik annak kockázatát, hogy nem találnak elegendő táplálékot (7. vizsgálat). Ez

magyarázhatja, hogy a gyengébb kondíciójú madarak – amelyek számára a sikertelen táplálkozás nagyobb túlélési kockázattal jár – gyakrabban használják a potyázó taktikát.

Elsőként kutattuk molekuláris genetikai módszerekkel a vadon élő verébcsoportok rokonsági szerkezetét (8. vizsgálat). Vizsgálatunkból kiderült, hogy a csapatokban az egyedek általában nem rokonai egymásnak, azonban szinte minden madár rendelkezik néhány közeli rokon csapatárral, akiket – a fogságban tartott csapatok eredményei szerint – képesek felismerni. A különböző rokonságú csapatársak közti interakciók vizsgálata megmutatta, hogy egyes szociális viselkedések esetében a verebek megkülönböztetett módon kezelik rokonaikat (pl. ritkábban használják ki őket potyázás révén), míg más viselkedésformák esetében (pl. agresszió) ilyen különbséget nem találtunk (9. vizsgálat). Ez egyrészt azon kevés eredmények egyike, amelyek arra utalnak, hogy a rokonszelekció a nem-szaporodó madárcsoportok esetében is működhet. Másrészt a verebek csapatos táplálkozásával kapcsolatos vizsgálataink jól illusztrálják, hogy az egyed szociális döntéseire egyaránt hatással vannak a környezeti tényezők (pl. predáció; az értekezésben nem szerepel), az egyed saját tulajdonságai (dominancia, kondíció) és a csapatársak tulajdonságai (rokonság), valamint az ezek közötti interakciók is (pl. a dominancia és a kondíció esetében; az értekezésben nem szerepel).

A házi verebek szociális viselkedésének egyik legtöbbet vizsgált eleme az agresszió, a dominancia hierarchia, és az ehhez kapcsolódó státuszjelzések. Az értekezésben szereplő vizsgálatban kimutattuk, hogy a hímek torokfolt méretének nemcsak a hímek közötti, hanem a hím-tojó interakciókban is státuszjelző funkciója lehet (10. vizsgálat). A színezeti jelzések – torokfolt méret, szárnycsik méret és feltűnőség – predációs költségének terepen végzett vizsgálata konzisztensen azt mutatta, hogy ezek a színezeti tulajdonságok nem befolyásolták jelentősen a madarak kockázatvállalását és túlélését (11. vizsgálat). Eredményeink arra utalnak, hogy a házi verebek színezeti jelzéseinek megbízhatóságát más mechanizmusok biztosíthatják, amilyen például a torokfolt méretének hormonális kontrollja.

A csapatos élet előnyeinek korábbi kutatásaiban nagyrészt figyelmen kívül hagyták, hogy komplex vagy gyorsan változó környezetben az állatok gyakran kerülhetnek új szituációkba, amikor a csoportok hatékony problémamegoldása előnyt jelenthet. Ezt az elképzelést elsőként teszteltük kísérletesen a madarak esetében (12. fejezet). Kimutattuk, hogy nagyobb csapatokban a házi verebek gyakrabban és gyorsabban oldottak meg egy számukra új táplálkozási feladatot, mint kis csapatokban. A hatékonyabb problémamegoldásból a nagy csapatok „nem-innovatív” tagjai is profitáltak, mivel a társak által elérhetővé tett forrásból hamarabb jutottak táplálékhoz, mint a kis csapatok tagjai. A madarak viselkedésének részletes elemzése alapján úgy véljük, hogy a nagy csapatok sikere nem a neofóbia vagy a ragadozóktól való félelem csökkenésének következménye. Valószínű, hogy ez inkább a nagy csapatok nagyobb egyedi változatosságával lehet kapcsolatban, mivel a nagyobb csapatok nagyobb eséllyel tartalmazhatnak az adott feladat megoldásához megfelelő tapasztalattal illetve képességekkel rendelkező csapattagokat. Ezáltal az olyan fajokban, amelyek a házi verébhez hasonlóan állandóan változó, intenzív emberi hatás alatt álló élőhelyeket foglalnak el, a csapatosság fontos szerepet játszhat a sikeres alkalmazkodásban.

(c) Az élőhely-urbanizáció hatásai

A házi verebek számára urbanizált élőhelyükön bőségesen kínálkozik alkalom az ember által megváltoztatott környezet újdonságaival, a természetestől/természetközeliől különböző ökológiai viszonyokkal való találkozásra. A madarak morfológiai tulajdonságainak vizsgálatával kimutattuk, hogy az urbanizált környezet egyedi szintű

hatásai jelentősek: a városi verebek kisebb méretűek és rosszabb kondíciójúak, mint a vidéki területeken élők (13. vizsgálat). A különbség a legurbanizáltabb (Budapest belváros) és legkevésbé urbanizált (Hortobágy) helyek között a madarak tömegének kb. 5 %-a volt, és a helyek urbanizáltsági különbségei a populációk közötti morfológiai variabilitás 77-84 %-át magyarázták (a zavaró változók hatásának kontrollálása után). A városi és vidéki madarak testtömegbeli különbsége fogságban, több hónapig azonos körülmények között tartott egyedek között is megmaradt. A különböző urbanizáltságú helyek madarainak viselkedési vizsgálata ezzel szemben azt mutatta, hogy az élőhely városiasodása nincs jelentős hatással az egyedek kompetitív képességeire, akár az agresszív versengést, akár a táplálék-kompetíció nem-agresszív formáit tekintjük (14. vizsgálat). Az utóbbi eredmények arra utalnak, hogy a verebek urbanizációs gradiens mentén mutatott morfológiai különbségei nem a felnőtt madarak kompetíciós viszonyaival vagy táplálékellátottságával függenek össze. Valószínűbb, hogy a fiókák kedvezőtlenebb fejlődési körülményei, vagy valamilyen más ökológiai tényezőhöz (pl. az erősebb predációs nyomáshoz) történő adaptáció áll a háttérben. Ennek további vizsgálata izgalmas és a városi madarak természetvédelme szempontjából is fontos kutatási irány.

Az eredmények összegzése pontokba foglalva:

1. Kimutattuk, hogy partimadaraknál a párzási rendszer poliandria irányában történő evolúciós változása együtt jár a tojásméret csökkenésével, ami segítheti a poliandriás fajok nőstényeit a gyorsabb párszerzésben.
2. Összehasonlító elemzéseinkkel igazoltuk, hogy a szexuális szelekció és az utódgondozás intenzitása egyaránt hatással van a madarak ivar-specifikus mortalitási rátájára.
3. Az utódgondozási mintázatok fajok közötti összehasonlításával kimutattuk, hogy a nemek befektetése között negatív korreláció van, és hogy az ivari konfliktus erősségét a párszerzési versengés intenzitása és a fiókák gondozási igénye egyaránt befolyásolja.
4. Kimutattuk, hogy partimadaraknál a melanin-alapú színezet kiterjedtsége összefügg az udvarlási viselkedés típusával, ami arra utal, hogy ez a színezet-típus is szexuális szelekció révén evolválódik egyes madárcsoportokban.
5. A tollazat melanizáltságának fajok közötti összehasonlításával igazoltuk, hogy egyes madárcsoportokban a melanizáltság pozitívan korrelál a vedlési időszakra jellemző vérplazma tesztoszteron koncentrációval.
6. Egy fogságban tartott házi veréb csapatban megmutattuk, hogy a domináns egyedek gyakrabban használják a potyázó táplálékszerző taktikát, mint a szubordináns madarak.
7. Kísérletesen igazoltuk, hogy a rosszabb kondíciójú madarak gyakrabban használják a potyázó taktikát, valamint azt, hogy e taktika révén csökkenthetik táplálkozási sikerük variációját.
8. Vizsgáltuk vadon élő házi veréb csapatok rokonsági szerkezetét, és megmutattuk, hogy a csapatokban a legtöbb egyed nem rokona egymásnak, azonban szinte minden madár rendelkezik 1-2 közeli (legalább unokatestvér szintű vagy közelebbi) rokon csapattárral.
9. Fogságban tartott madarak viselkedési adataival bizonyítottuk, hogy a csapatokban a házi verebek azonosítják közeli rokonaikat.

10. Fogságban tartott madarak viselkedésének elemzésével kimutattuk, hogy a verebek kevesebbet potyáznak közeli rokonaiktól, mint a nem-rokon társaktól, valamint azt, hogy agresszív interakcióik gyakoriságát és intenzitását a rokonság nem befolyásolja.
11. A madarak közötti agresszív interakciók vizsgálatával megmutattuk, hogy a hímek melanin-alapú torokfoltjának mérete nemcsak a hímek közötti, hanem a hím-tojó küzdelmek sikerét is prediktálja, ami a jelzés interszexuális státuszjelző funkciójára utal.
12. Vadon élő házi verebeknél nem találtunk arra utaló eredményt, hogy melanin-alapú és depigmentált színezeti jelzéseik mérete és feltűnősége befolyásolja predációs kockázatvállalásukat vagy túlélésüket.
13. Kísérletesen igazoltuk, hogy a házi verebek nagyobb csapatokban hatékonyabban oldanak meg számukra ismeretlen táplálkozási problémát, mint kis csapatokban. A hatékonyabb problémamegoldásból a nagy csapatok nem innovatív tagja is profitálnak.
14. Több mint 1000 madár adatát elemezve kimutattuk, hogy a házi verebek testtömege, mérete és kondíciója kisebb az urbanizáltabb helyeken, mint a természetközeli területeken. A különbség azonos körülmények között tartott madaraknál is megmaradt.
15. Vizsgálataink nem igazolták, hogy a városi madarak gyengébb kompetitív képességűek, mint a vidéki madarak.

V. A kutatás témaköréből készült publikációk jegyzéke

(a) Az értekezésben felhasznált publikációk:

1. Bókony, V., Kulcsár, A. & Liker, A. 2010. Does urbanization select for weak competitors in house sparrows? *Oikos*. online megjelenés: 2010. január 22., DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17848.x (IF: 2.97)
2. Liker, A. & Bókony, V. 2009. Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 7893-7898. (IF: 9.380)
3. Liker, A., Bókony, V., Kulcsár, A., Tóth, Z., Szabó, K., Kaholek, B. & Péntes, Z. 2009. Genetic relatedness in wintering groups of house sparrows (*Passer domesticus*). *Molecular Ecology*, 18: 4696–4706. (IF: 5.325)
4. Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Szabó, K., Péntes, Z. & Liker A. 2009. Effects of relatedness on social foraging tactic use in house sparrows. *Animal Behaviour* 77: 337–342. (IF: 2.828)
5. Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Szabó, K., Péntes, Z. & Liker A. 2009. Kinship and aggression: do house sparrows spare their relatives? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63: 1189-1196. (IF: 2.917)
6. Liker, A., Papp, Z., Bókony, V. & Lendvai, Á.Z. 2008. Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology* 77: 789–795. (IF: 4.220)
7. Bókony, V., Garamszegi, L.Z., Hirschenhauser, K. & Liker, A. 2008. Testosterone and melanin-based black plumage coloration in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1229–1238. (IF: 2.917)

8. Bókony, V., Liker, A. Lendvai, Á.Z. & Kulcsár, A. 2008. Risk-taking and survival in the House Sparrow *Passer domesticus*: are plumage ornaments costly? *Ibis* 150: 139-151. (IF: 1.443)
9. Olson, V.A., Liker, A., Freckleton, R.P. & Székely, T. 2008. The strength of parental conflict in birds: testing the roles of offspring development, ecology, and mating opportunities. *Proceedings of the Royal Society London B*. 275: 301-307. (IF: 4.248)
10. Liker, A. & Székely, T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59: 890-897. (IF: 4.155)
11. Lendvai, Á., Barta, Z., Liker, A. & Bókony, V. 2004. The effect of energy reserves on social foraging: hungry sparrows scrounge more. *Proceedings of the Royal Society London B*. 271: 2467-2472. (IF: 3.653)
12. Bókony, V., Liker, A., Székely, T. & Kis, J. 2003. Melanin-based plumage colouration and flight displays in plovers and allies. *Proceedings of the Royal Society, London, B* 270: 2491-2497. (IF: 3.544)
13. Liker, A. & Barta, Z. 2002. The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. *Behaviour* 139: 1061-1076. (IF: 1.080)
14. Liker, A., Reynolds, J.D. & Székely, T. 2001. The evolution of egg size in socially polyandrous shorebirds. *Oikos* 95: 3-14. (IF: 2.499)
15. Liker, A. & Barta, Z. 2001. Male badge size predicts dominance against females in house sparrows. *Condor* 103: 151-157. (IF: 1.104)

(b) Az értekezés témájához kapcsolódó további publikációk:

16. Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Szabó, K., Péntes, Z. & Liker A. 2009. Whom do the sparrows follow? The effect of kinship on social preference in house sparrow flocks. *Behavioural Processes*, 82: 173-177. (IF: 1.441)
17. 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? *American Naturalist* 173: 589-598. (IF: 4.670)
18. Kingma, S.A., Szentirmai, I., Székely, T., Bókony, V., Bleeker, M., Liker, A. & Komdeur, J. 2008. Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous penduline tits *Remiz pendulinus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1277-1288. (IF: 2.917)
19. Lendvai, Á.Z., Liker, A. & Barta, Z. 2006. The effects of energy reserves and dominance on the use of social foraging strategies in the house sparrow. *Animal Behaviour* 72: 747-964. (IF: 2.711)
20. Bókony, V., Lendvai, Á.Z. & Liker, A. 2006. Multiple cues in status signalling: the role of wingbars in aggressive interactions of male house sparrows. *Ethology* 112: 947-954. (IF: 2.245)
21. Bókony, V. & Liker, A. 2005. Melanin-based black plumage coloration is related to reproductive investment in cardueline finches. *Condor* 107: 775-787. (IF: 1.337)
22. Barta, Z., Liker, A. & Mónus, F. 2004. The effects of predation hazard on the use of social foraging tactics. *Animal Behaviour* 67: 301-308. (IF: 2.092)
23. Torda, G., Liker, A. & Barta, Z. 2004. Dominance hierarchy and status signalling in captive tree sparrow (*Passer montanus*) flocks. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 50: 35-44. (IF: 0.155)
24. Lendvai, Á., Liker, A. & Kis, J. 2004. Male badge size is related to clutch volume in the Kentish Plover. *Ornis Hungarica* 14: 15-21. (IF: --)

25. Liker, A. 2002. Az állatok jelzésrendszereinek evolúciója. Könyvfejezet, In: Barta, Z., Liker, A. & Székely, T. (szerk) *Viselkedésökológia. Modern irányzatok*. Osiris Kiadó, Budapest, pp. 71 – 96. (IF: --)
26. Liker, A. & Székely, T. 1999. Mating pattern and mate choice in the lapwing *Vanellus vanellus*. *Ornis Hungarica* 8-9: 13-25. (IF: --)
27. Liker, A. & Székely, T. 1999. Parental behaviour in the lapwing *Vanellus vanellus*. *Ibis* 141: 608-614 (IF: 0.941)
28. Liker, A. & Székely, T. 1997. Aggression among female lapwings *Vanellus vanellus*. *Animal Behaviour* 54: 797-802 (IF: 1.897)
29. Liker, A. 1995. Monogamy in precocial birds: a review. *Ornis Hungarica* 5: 1-14. (IF: --)

Liker András

Pannon Egyetem, Mérnöki Kar,
Limnológia Tanszék

8201 Veszprém, Pf. 158.

Telefon: 88 624249

Fax: 88 624747

email: aliker@almos.uni-pannon.hu

honlap: <http://almos.vein.hu/~aliker/Andras.htm>



Pannon Egyetem
Ornitológiai Csoport