

Válasz Dr. Miklósi Ádám, az MTA doktora opponensi véleményére

Nagyon köszönöm Dr. Miklósi Ádámnak a disszertációm alapos bírálatát, az ebben szereplő gondolatébresztő kérdéseit és kritikáit, valamint azt, hogy értekezésemet pozitívan értékelte. Kérdéseire és kritikáira az alábbiakban válaszolok.

1. „Nagyon hiányzik egy egységes áttekintő, összefoglaló jellegű tanulmány, amely a címnek megfelelően vezeti be az olvasót a témába, és amely rámutatott volna arra, hogy miért éppen ezek a kérdések a legizgalmasabbak a madár-viselkedésokológia területén.” ... „Ugyanígy nagyon hiányzik egy kitekintő tanulmány, amelyben a jelölt egységes keretben tárgyalja az eredményeit, és rámutat arra, hogy az adott problémakör milyen mértékben tekinthető megoldottnak, illetve milyen újabb problémák merültek fel.”

Egyetértek a bíráló mindkét kritikájával. A bírálatokra adott válaszokban igyekeztem ezeket a hiányosságokat legalább részben pótolni.

2. „Kérdés: Vajon miképp értékeli a jelölt a 2001-es eredményeket az újabb publikációk fényében?”

A poliandria és a hozzá kapcsolódó adaptációk régóta érdeklik a szaporodási rendszerek evolúciójával foglalkozó kutatókat (Darwin 1871). A poliandria néhány evolúciós következménye szembeűnő (pl. fordított méretbeli dimorfizmus, fordított ivari szerepek az utódgondozásban), azonban a finomabb változások igazolása nehezebb. Az 1990-es években új statisztikai módszerek révén lendületet kapó összehasonlító módszerek jó lehetőséget kínáltak ilyen típusú kutatásokra, ezt használtuk ki a tojásméret csökkenésének vizsgálatában.

Vizsgálatunk megjelenése óta a témában több új eredmény látott napvilágot, ilyenek a bíráló által idézett cikkek is, melyek az inkubációs képesség tojásméretet/fészekaljméretet limitáló hatásával foglalkoznak. Lengyel és munkatársai (2009) valamint Lislevand és Thomas (2006) eredményei arra utalnak, hogy a szülők korlátozott kotlási képessége valóban szerepet játszhat a partimadarak tojásméretének/fészekaljméretének evolúciójában, így a poliandriás fajok kisebb tojásméretének kialakulásában is. Ez továbblépés a korábbi vizsgálatokhoz (pl. az értekezésben szereplő 2001-es cikkünkhöz) képest, amelyek nem tudták kimutatni a kotlási képesség limitáló hatását.

Ugyanakkor nem jelenti azt, hogy a tojásrakás energetikai költségének csökkenése irányába ható szelekció nem járulhatott hozzá a poliandriás fajok tojásméret csökkenéséhez. Egyrészt, a kétféle mechanizmus párhuzamosan, akár egymás hatását erősítve is okozhatja a poliandriás fajok tojásméret csökkenését. Másrészt, ahogy azt Lislevand és Thomas (2006) is írja, a nagyobb ivari dimorfizmus nem csak a hímek kisebb kotlási képességét jelzi, hanem a tojók közötti intenzívebb szexuális versengést is, ami viszont együtt járhat a sikeres tojók által lerakott fészekaljak számának növekedésével. Ha ez így van (amit egyelőre nem teszteltek), akkor a Lislevand és Thomas által talált, dimorfizmus és tojásméret közötti korrelációt a tojásrakási költség csökkenéséből származó előny is magyarázhatja. A kérdés eldöntéséhez tehát olyan vizsgálat szükséges, amelyben a tojók által egymásután lerakott fészekaljak számát is figyelembe veszik.

3. „Kérdés: Vajon a szexuális szelekció evolúciójának szempontjából mi lehet a jelentősége annak, hogy erős kölcsönhatás (visszacsatolás) mutatható ki jelleg és a viselkedés között?”

A melanin-alapú tollazati jelzések ivari szelekcióban betöltött funkciója ma már vitathatatlan. Azonban az is egyre inkább kiderül, hogy a melanin jelzések kialakítását szabályozó mechanizmusok jóval összetettebbek, mint ahogy azt korábban gondoltuk, részben a kapcsolatok bonyolultsága (pl. a melanin és tesztoszteron (T) közötti kétirányú kapcsolat) részben a szabályozásban résztvevő újabb komponensek felbukkanása (pl. stresszhormonok) miatt (McGraw 2008, Rubenstein és Hauber 2008).

Melanin-alapú tollmintázatokkal végzett komparatív vizsgálataink az elsők között voltak, amelyek megerősítették ezen jellegek ivari szelekciós funkcióit és kapcsolatukat a vedlés alatti T szinttel (értekezés 4. és 5. fejezetei). Egyetértek a bíráló azon kritikájával, hogy az eredmények értelmezésében nagyobb hangsúlyt kellett volna kapnia a rendszer plasztikusságának, például a fordított irányú vagy kétirányú viselkedés – ornament és T – ornament kapcsolatok lehetőségének. A melanin-alapú színezet és a viselkedés közötti visszacsatolás például azt is eredményezheti, hogy a színezetre ható szelekció egyben a kérdéses faj vagy populáció agresszív és/vagy szexuális viselkedésének megváltozásához vezethet, tehát a valamilyen okból melanizáltabbá váló fajoknál intenzívebbé válhat az udvarlás vagy a küzdelem. Másrészt a tesztoszteron termelés és melanin-alapú színezet között kimutatott kétirányú kapcsolat (Safran et al. 2008) pozitív visszacsatolást eredményezhet, ami felgyorsíthatja a melanizáltság evolúcióját. Ezeket az ötleteket mindenképpen érdemes volna olyan összehasonlító módszerekkel is tesztelni, amelyekben lehetőség van a kapcsolatok irányultságának vizsgálatára (un. direkcionális tesztek). Emellett a T szerepének vizsgálatát ki lehetne egészíteni a stresszhormonok hatásának vizsgálatával is, amiről ma már szintén sok madárfajnál van adat.

4. „Kérdés: Van-e arra adat verebeknél vagy rokon madaraknál, hogy a bátrabb egyedek egyben dominánsabbak-e, és vajon ezek a jellegek milyen mértékben befolyásolják a potyázást, illetve a potyatúrést? Milyen mértékben függhet mindez a faj szociális szerkezetétől?”

A szociális táplálkozási taktikák (keresés, potyázás) használata az állatvilág legkülönbözőbb csoportjaiban előfordul. Számos modell készült a kereső-potyázó rendszerek stabilitásának tisztázására, és a korábbi kísérletes munkák főként ezeket tesztelték (Giraldeau és Caraco 2002). Vizsgálataink idején keveset lehetett tudni arról, hogy az egyedeknek milyen tulajdonságai befolyásolják a taktikák használatát, ez vezetett bennünket a dominancia, kondíció és a rokonsági viszonyok hatásainak kutatásához. Egy értekezésben nem szereplő vizsgálatunkban a különböző tényezők együttes hatását is teszteltük és kimutattuk, hogy a kondíció romlása növeli a domináns egyedek potyázási gyakoriságát, azonban nincs jelentősen hatással a szubordinánsok taktika használatára (Lendvai et al. 2006).

A bíráló kérdéséhez kapcsolódik egy közelmúltban végzett kísérletsorozatunk, amiben vizsgáltuk a verebek személyiség jellemzőit, ami a „bátorság” kétféle mérését is magában foglalta (Bókony, Kulcsár, Seress és Liker, publikálatlan adatok). Egyrészt egyedi tesztekben mértük a madarak új tárgyakkal és új táplálékkal szemben mutatott reakcióját, másrészt mértük egy szimulált ragadozó támadásra adott félelmi reakciójukat. Mind a neofóbia mind a ragadozó veszéllyel szembeni reakció konzisztens volt egyeden belül, tehát személyiség jellemzőként lehet értelmezni ezeket a viselkedési változókat (Réale et al. 2007). Azonban az ilyen módon mért bátorság nem korrelált a madarak csapatokban mért dominancia rangjával.

Ezt a konklúziót erősíti egy frissen publikált vizsgálat is, amelyben nem találtak kapcsolatot hím verebek exploratív viselkedése és vérplazma T szintje között (Mutzel et al. 2011).

Arra vonatkozóan nincsenek eredményeink, hogy verebeknél a fenti személyiség jegyek befolyásolják-e a potyázó viselkedést. Tudomásom szerint mindössze két közelmúltban publikált vizsgálatban tesztelték a személyiség jegyek és a potyázás kapcsolatát. Az egyik a bíráló által is idézett vizsgálat (Kurvers et al 2010) amelyben azt találták, hogy a neofóbia tesztben félénkebb apácaludak (*Branta leucopsis*) többet potyáznak a bátrabb egyedeknél. Ezzel ellentétben David és munkatársai (2011) zebraapintyeknél (*Taeniopygia guttata*) kimutatták, hogy az exploratívabb egyedek potyáztak többet, azonban ez az összefüggés kontextus-függő volt.

A dominancia rang elsősorban azokban a szociális rendszerekben befolyásolhatja a táplálkozási taktika használatát, ahol a táplálékért folyó versengés agresszív, és az egyedek nem osztják meg a társakkal a megszerzett táplálékfoltot; ez a rendszer jellemző a verebekre, ahol a domináns egyedek gyakrabban potyáznak, mint a szubordinánsok. Más fajokban, ahol kevesebb az agresszív interakció a táplálkozás során és az egyedek gyakran megosztják a táplálékfoltot, ott a dominanciának kisebb vagy más szerepe lehet a taktika meghatározásában. A csapatok összetételének állandósága szintén fontos lehet, mivel stabil dominancia hierarchia leginkább a stabil összetételű csoportokban alakulhat ki. A személyiségjegyek (bátorság, neofóbia, exploráció) és a táplálkozási taktika kapcsolatáról egyelőre túl keveset tudunk ahhoz, hogy e kapcsolat szociális rendszerektől való függését megjósolhassuk.

5. „Kérdés: Van-e mód a két eredmény harmonizálására, azaz létezik-e kielégítő magyarázat az esetleges ellentmondásokra?”

Házi verebeknél a hímek fekete torokfoltja a legtöbbet vizsgált státuszjelzés, azaz a verekedési sikert és dominancia rangot jelző tulajdonság. Több korrelatív és kísérletes vizsgálat számos populációban megerősítette, hogy a torokfolt mérete jól prediktálja a hímek rangját a csapatokban (Anderson 2006). A bíráló által idézett vizsgálat (Laucht et al. 2010) ezzel szemben azt sugallja, hogy nem a begyfolt, hanem a csőr színe (ami halványsárga és fekete között változik) jelezheti megbízhatóan a hímek kompetitív képességét, mivel ez a tulajdonság (és nem a torokfolt) korrelált szorosán fogságban tartott hímek alap T szintjével. A vita véleményem szerint nyitott, a következő okok miatt:

(1) Ahogy azt Laucht és munkatársai is elismerik, a torokfolt és az alap T szint közötti kapcsolat hiánya nem jelenti azt, hogy a torokfolt nem jelezhet valamilyen más, az agresszió és dominancia rang szempontjából fontos(abb) hormonális tulajdonságot a hímekről. Ilyen lehet például az agresszív interakciókat megelőző vagy azok alatt kialakuló maximális T szint mértéke vagy ennek elérési gyorsasága, amit sem ebben sem más vizsgálatban nem mértek.

(2) Elképzelhető, hogy a hímek kompetitív képessége nem csak (vagy nem elsősorban) a T szinttől függ, hanem más morfológiai/fiziológiai tulajdonságuktól is, és a torokfolt ezen tulajdonságok valamelyikéről szolgáltat információt. Ezzel összhangban egyes vizsgálatokban pozitív korrelációt találtak például a kondíció és a torokfolt mérete között (Nakagawa et al. 2007), illetve a T és a torokfolt független dominancia hatását is kimutatták (bár utóbbit csak szaporodási időszakban; Buchanan et al. 2010). Lehetséges, hogy a kétféle jelzés (torokfolt, csőrszín) egymást megerősítve vagy kiegészítve jelzi a hímek kompetitív képességét. A verebek egy másik feltűnő színezeti tulajdonságának, a szárnycsíknak a vizsgálata során például kimutattuk, hogy a torokfolt mérete szorosán korrelált a hímek verekedési sikerével, a szárnycsík kontrasztossága pedig a védekezési sikert prediktálta (Bókonyi et al. 2006).

(3) Bár Laucht és munkatársai felvetik a csőrszín státuszjelző szerepének lehetőségét, egyelőre nincs tudomásom olyan vizsgálatról, ami ezt igazolta.

A vita feloldásához mindkét jelzés funkciójának finomabb felbontású vizsgálata (pl. az agresszivitás mely aspektusait jelezhetik), valamint hormonális hátterük (pl. a gyors T változáshoz való viszonyuk) további tesztelése szükséges.

6. „... felmerül a kérdés, vajon más fajokban mennyire erős ez a kapcsolat, azaz vannak-e erre pozitív eredmények madarakban?”

Kurt 2005-ös vizsgálatban azt találta, hogy a nagyobb torokfoltú hím verebek az etetőkön elkerülték a táplálék közelében elhelyezett kígyó makettet, míg a kisebb torokfoltú hímek többet táplálkoztak a kockázatosabb helyeken. A szerző ebből arra következtetett, hogy a szubordináns, kisebb torokfoltú madarakat a domináns, nagyobb torokfoltú hímek kiszorítják a kevésbé kockázatos helyekről, *tehát véleménye szerint a kockázatvállalásban talált különbség nem a színezet, hanem a dominancia viszonyok következménye.* A vizsgálattal kapcsolatban meg kell jegyezni, hogy (i) nem volt kontroll kezelés (semleges, „nem ragadozó” stimulus az etetőknél), így nem lehet tudni, hogy a domináns madaraknál tapasztalt reakció valóban ragadozó elkerülés vagy éppen neofóbia eredménye volt-e, valamint (ii) a kígyók feltehetőleg ritkán támadnak kifejlett verebekre és nem ismert, hogy a madarak elleni esetleges támadásaik során a préda színezete befolyásolja-e számukra a detektálhatóságot (mint ahogy ez a ragadozó madarak esetében feltételezhető).

Egy másik vizsgálatban hasonló eredményeket kapott Slotow és Rothstein (1995) az észak-amerikai koronás verébsármányok (*Zonotrichia leucophrys*) esetében, ahol a fehér koronájú domináns egyedek kiszorították a biztonságosabb helyekről a sötétebb fejű (melanizáltabb) szubordináns madarakat; a szerzők itt is a dominancia viszonyokkal, nem pedig a színezet különbségével értelmezik az eltérő kockázatú helyek használatát. Nem tudok olyan vizsgálatról melanin színezeti jelzések esetében, amelyik egyértelműen igazolta volna, hogy a feltűnőbb színezetű madarak kisebb kockázatvállalást mutatnak (dominancia rangtól függetlenül), mint a kevésbé feltűnőek.

Az értekezésben szereplő saját vizsgálatunkban nem lehetett dominancia hatást felfedezni: (i) az etetők egy részénél közvetlenül tudtuk mérni egyedileg jelölt madarak verekedési sikerét (ami szorosan korrelál a dominancia ranggal), és ez nem függött össze a kockázatvállalással, illetve (ii) nem találtunk kapcsolatot a színezet és a kockázatvállalás között akkor sem, ha az elemzésben a madarak verekedési sikerére kontrolláltunk.

Végül megjegyzendő, hogy a predációs költség tesztelésének a kockázatvállalás mérése csak az egyik lehetséges módja. Más fajokon és más módszerekkel esetenként kimutatták a melanin jelzések predációt növelő hatását, azonban az eredmények gyakran még egy fajon belül is ellentmondásosak (pl. örvös légykapókon végzett vizsgálatok némelyike igazolta, mások cáfolták az elképzelést; áttekintés: Götmark 1999). Házi verebeken Moller (1989) azt találta, hogy egyes időszakokban/korcsoportokban a nagyobb torokfolt nagyobb mortalitással társult, azonban eredményei nagyon kis mintaszámon alapultak. Ezzel szemben Jensen és munkatársai (2004) egy norvégiai populáción végzett hosszú távú vizsgálatban hozzánk hasonlóan nem találtak összefüggést a hímek élettartama és színezete között.

7. „Kérdés: Van-e arra adat, hogy madarak esetében milyen nagyságrendű méretkülönbségnél, várható különbség a kompetitív képességekben? Van-e ehhez kapcsolható adat verebek esetében, illetve elképzelhető-e, hogy a testméret mellett más tényezők (pl. személyiségjellegek, pl. bátorság) lényegesebb hatással bírnak.”

Egyik vizsgálatunkban (értekezés 10. fejezete) kimutattuk, hogy a nőstény verebek testtömege szorosan korrelált dominancia rangjukkal ($r= 0.82$); ebben a vizsgálatban a 10 madár

tömegkülönbsége kb. 6 grammos tartományt fogott át (értekezés 24B. ábrája). A verebekhez hasonló méretű észak-amerikai házi pirókoknál (*Carpodacus mexicanus*) a győztes és vesztes nőtények közötti átlagos tömegkülönbség 1.2g volt (Jonart et al. 2007). Mindkét adat arra utal, hogy a vidéki és városi verebek átlagos tömege közötti különbség abban a tartományban lehet (1.5g a legjobban különböző populációk között), ami már befolyásolhatná a tojók közötti küzdelem kimenetelét (hímeknél a tömegnek nem volt hatása a dominancia rangra). Mivel azonban egyik nemnél sem találtunk különbséget a vidéki és városi madarak kompetitív képességei között, ezért egyetérttek a bírálóval abban, hogy más tényezők jelentősebb szereppel bírhattak a dominancia viszonyok meghatározásában, amilyen például az agresszivitás vagy a tapasztalat. Ahogy azt a 4. kérdésre adott válaszban is írtam, az általunk vizsgált személyiség jellegek nem függték össze a dominanciaranggal.

8. „Kérdés: A csoportméret és az innovációs képesség összefüggésével kapcsolatban elképzelhető-e, hogy valójában a szociális tolerancia megnövekedése a valódi háttérváltozó?”

Egy főemlősökön végzett vizsgálatban (Hare et al. 2007) azt találták, hogy a szociálisan toleránsabb páviánok sikeresen oldottak meg egy kooperatív táplálkozási problémát (két egyed együttműködését igénylő etető kinyitását), mint az egymással agresszívebb csimpánzok. Verebeken végzett problémamegoldási vizsgálatunkban azonban nem kooperatív feladatot használtunk, tehát az egyedeknek önállóan kellett kinyitni az etetőket. Emellett madaraknál, így a verebeknél is, az agresszív interakciók száma általában nő a csoportmérettel, tehát feltehetőleg nem alakul ki megnövekedett szociális tolerancia a nagyobb csapatokban. Így, habár vizsgálatunkban ezt közvetlenül nem teszteltük, nem tartom valószínűnek, hogy a nagyobb csapatok sikeressége a megnövekedett szociális toleranciával magyarázható.

Hivatkozások

- Anderson, T.R. 2006. *Biology of the ubiquitous house sparrow: from genes to populations*. Oxford University Press.
- Bókony, V. et al. 2006. Multiple cues in status signalling: the role of wingbars in aggressive interactions of male house sparrows. *Ethology* 112, 947–954.
- Buchanan, K. et al. 2010. Does testosterone determine dominance in the house sparrow *Passer domesticus*? An experimental test. *Journal of Avian Biology* 41, 445–451.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (1st ed.). London, John Murray.
- David, M. et al. 2011. Personality affects zebra finch feeding success in a producer–scrounger. *Animal Behaviour* 82, 61–67.
- Giraldeau, L.-A. és Caraco, T. 2000. *Social foraging theory*. Princeton, New Jersey.
- Götmark, F. 1999. The importance of non-reproductive functions of bird coloration, especially antipredator adaptations. In: Adams, N. & Slotow, R. (szerk.) *Proceedings of the 22th International Ornithological Congress*, BirdLife South Africa, pp. 1706–1718.
- Hare, B. et al. 2007. Tolerance Allows Bonobos to Outperform Chimpanzees on a Cooperative Task. *Current Biology* 17, 619–623.
- Jensen, H. et al. 2004. Lifetime reproductive success in relation to morphology in the House Sparrow (*Passer domesticus*). *Journal of Animal Ecology* 73, 599–611.
- Jonart, L.M. et al. 2007. Fighting ability and motivation: determinants of dominance and contest strategies in females of a passerine bird. *Animal Behaviour*, 74, 1675–1681.
- Kurvers et al. 2010. The effect of personality on social foraging: shy barnacle geese scrounge more. *Proc. R. Soc. B* 277, 601–608.
- Kurt, T.D. 2005. Differences in badge sizes of male house sparrows at food sources of high and low risk. *J. Young Investigators*, 13, 6.
- Lendvai, Á.Z. et al. 2006. The effects of energy reserves and dominance on the use of social-foraging strategies in the house sparrow. *Animal Behaviour* 72: 747–752.

- Lislevand, T. és Thomas, G.H. 2006. Limited male incubation ability and the evolution of egg size in shorebirds. *Biol. Lett.* 2, 206–208.
- Laucht et al. 2010. Bill color, not badge size, indicates testosterone-related information in house sparrows. *Behav Ecol Sociobiol* 64, 1461–1471
- Lengyel e al. 2009. Clutch size determination in shorebirds: revisiting incubation limitation in the pied avocet (*Recurvirostra avosetta*). *Journal of Animal Ecology*, 78, 396–405.
- McGraw, K.J. 2008. An update on the honesty of melanin-based color signals in birds. *Pigment Cell Melanoma Res.* 21, 133–138
- Møller, A.P. 1989. Natural and sexual selection on a plumage signal of status and on morphology in House Sparrows, *Passer domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology* 2, 125–140.
- Mutzel, A. et al. 2011. Circulating testosterone levels do not affect exploration in house sparrows: observational and experimental tests. *Animal Behaviour* 81, 731–739
- Nakagawa et al. 2007. Assessing the function of house sparrows' bib size using a flexible meta-analysis method. *Behav Ecol* 18, 831–840.
- Réale, D. et al. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82, **291–318**.
- Rubenstein, D.R. és Hauber, M.R. 2008. Dynamic feedback between phenotype and physiology in sexually selected traits. *TREE* 23, 655–658.
- Safran et al. 2008. Sexual signal exaggeration affects physiological state in a social vertebrate. *Curr. Biol.* 18, 461–462.
- Slotow, R. & Rothstein, S.I. 1995. Importance of dominance status and distance from cover to foraging white-crowned sparrows: An experimental analysis. *Auk* 112, 107–117.

Veszprém, 2011. június. 21.

Liker András