

## Válasz Prof. Török János, az MTA doktora opponensi véleményére

Köszönöm Prof. Török Jánosnak disszertációm nagyon alapos bírálatát, a vizsgálatokkal kapcsolatban felvetett kérdéseit, a kisebb de valójában fontos részletekre is kiterjedő megjegyzéseit, valamint azt, hogy értekezésem tartalmát pozitívan értékelte. Kérdéseire és megjegyzéseire az alábbi válaszokat adom.

**1. „Személy szerint megnyugtatónak találtam volna egy, a szociális viselkedésre vonatkozó, általános, vagy akár speciális definíciót, még akkor is, ha az nem tökéletes. Hiszen a Bevezető 3. bekezdésében azt olvashatjuk, hogy az ivaros szaporodásnál a szaporodás körüli viselkedések a *leggyakoribb szociális interakciók* közé tartoznak. Ennek ellenére a dolgozat illetően cikkei nem a második, a *szociális viselkedés* címet viselő részben található, hanem az elsőben, amely azt implikálja, hogy ezek mégsem szociális viselkedési formák.”**

Egy általános definíció szerint a szociális viselkedés „olyan interakció azonos fajú egyedek között, amelynek hatása van a résztvevő felek rátermettségére” (Székely et al. 2010, *Social Behaviour*, Cambridge University Press). Ebben az értelemben a szaporodással kapcsolatos viselkedésformák (párválasztás, utódgondozás) is szociális viselkedésnek tekinthetők, amint azt a fent idézett, a téma legújabb összefoglalását adó kötet párválasztással, utódgondozással és szülői konfliktussal foglalkozó fejezetei is jelzik. A bírálónak igaza van abban, hogy az értekezés részekre tagolása során nem igazodtam következetesen ehhez a szemlélethez. Ennek az volt az oka, hogy a tartalmilag közel álló vizsgálatok külön részekbe történő csoportosításával igyekeztem áttekinthetőbbé tenni az értekezést. Szerencsésebb lett volna pontosabb címeket adni az egyes részeknek, pl. a második résznél utalni lehetett volna arra, hogy ebben a nem-reproduktív csapatokban végzett vizsgálatok szerepelnek.

**2. „Ugyanakkor meg kell említeni, hogy a munkát lezáró 3 oldalas *Összegzés* nem ad elég teret a vizsgált területek eredményeinek valóban áttekintő és esetleg a jelenlegi állásfoglalások, ideák fényében átértelmezett értékeléséhez. Az angol cikkek magyar nyelvre történő egyszerű átültetése mellet pluszként jelenhetett volna meg ez az áttekintő „naprakész értékelés” a lezáró fejezetben.”**

A bírálónak igaza van abban, hogy az értekezés összegzésében nem értékeltem részletesen a cikkek megjelenése óta napvilágot látott újabb eredményeket, véleményeket, ami teljesebbé tehetné volna ezt a részt. A bírálatokra adott válaszokban igyekeztem ezt legalább részben pótolni.

**3. „Talán a bevezetés második bekezdésében a múlt idő használata pontosabban írná le azt a szituációt, hogy a fajok közötti mostani mintázat egy korábbi szelekciós folyamat eredményeként keletkezett. (Ettől még most is folyhat a szelekció.) Sőt talán a vizsgált tulajdonságoknál azt sem tudjuk, hogy most is változó/alakuló bélyegekről van-e szó, vagy a korábbi adaptációk most „rigid” kényszerként jelenítődnek meg.”**

Egyetértek a bírálóval abban, hogy nem tudjuk, hogy a tojásméret fajok közötti változatosságában jelenleg látott mintázat múltbeli vagy jelenleg is folyó szelekció eredménye-e. Azért használtam jelen időt, mert a szelekció jelenleg is folyhat.

**4. „Gondolom szőrszálhasogatás lenne olyan kérdéseket is feltenni, hogy 71 (ez látható az 1. ábra) vagy 72 (ez található a szövegben) fajt vizsgáltak valójában.”**

Az 1. ábrán is 72 faj látható (14 fajpár esetében a közös genus név jelöli a törzsfán a helyüket).

**5. „Viszont azt megkérdezem, hogy ebben a vizsgálatban a madarak méretét miért a szárnymérettel becsülték, hiszen a többi fejezetben (a 11. fejezetet kivéve) a testtömeg és/vagy a csúdhossz alapján történt a becslés? A szárnyhossz fajok között és populációk között is erősen változik a vonulási távolság és útvonal függvényében, de a populáción belül is az egyedek között (pl. korcsoportok) is jelentős különbség lehet. Még érdekesebb, hogy mivel a tojásméretetek erősen függnének a tojómadarak méretétől, és így helyesen kontrolláltak a tojó-testméretre (páros összehasonlításoknál), de itt nem a szárnyhosszt használták méretbecslésre és nem is a csúdhosszt, hanem a testtömeget.”**

Az elemzések idején a szárnyméretről pontosabb adatokkal rendelkezünk, mint a szaporodási időszak alatti testtömegről. Egyetértek a bírálóval abban, hogy a szárnyhossz erősen változhat a fajok vonulási távolságával, azonban a testtömeg is jelentősen változik pl. a szaporodási és vonulási időszakok között. Lislevand és Thomas (2006) későbbi elemzésében a tojók testtömegére kontrollálva is kimutatta a poliandriás fajok kisebb tojásméretét (Table 1, model 2), tehát vizsgálatunk fő eredményét nem befolyásolta a szárnyhossz használata. Vizsgálatunkban végig a szárnyhosszat használtuk a madarak testméretének jellemzésére, és a páros összehasonlításokban is a szárnyhosszra és nem a testtömegekre kontrolláltunk („A tojásméretetek elemzését a tojók testméretére kontrollált relatív tojástömegekkel végeztük (tojástömeg – tojó testméret közötti lineáris regresszióból számolva; ...”, értekezés 16. oldal, 2. bekezdés). A cikk magyar fordításában helyenként a testméret kifejezést használtam a szárnyhossz szinonimájaként, ami talán nem volt szerencsés, és megtéveszthette a bírálót.

**6. „Vajon a sok „kicsi” tojás előállítás valóban költségspórolást jelent a kevesebb nagyobb tojás előállításához képest? Ráadásul ez a párosodási rendszer, melyet egyben egyszülős utódgondozás jellemez, olyan környezetben fordul elő, ahol mind a tojás előállításához, mind a fiókák neveléséhez általában bőségesen áll rendelkezésre táplálék.”**

Mivel poliandriában a tojók között intenzív verseny folyik a párszerzésért, ezért a sikeres tojónak *relatíve rövid idő alatt kell több fészekaljnyi tojást lerakni*. A „költségspórolási” elképzeléssel összhangban ezt könnyebb (kisebb költség mellett lehet) megtenni, ha az egyes tojások mérete kisebb. A spórolást egy nagyobb tojást rakó (abból is több fészekaljat produkáló), ugyanahhoz a fajhoz tartozó versenytársaéhoz viszonyítva értjük, nem pedig egy olyan faj tojóihoz képest, amelyek kevesebb de nagy tojást raknak. Abban egyetértek a bírálóval, hogy a poliandriás fajok gyakran szaporodnak táplálékban gazdag környezetben. Azonban a sikeres tojók által egymásután lerakott akár 3-4 fészekalj még egy ilyen élőhelyen

is megerőltető lehet. Tehát a „spóroló” tojók gyorsabb tojásrakási képességük vagy jobb túlélésük miatt feltehetőleg a táplálékban gazdag környezetben is előnyt élveztek/élveznek a nagyobb tojást rakó versenytársaikhoz képest.

**7. „A fészekaljméret nem különbözött a csoportok között, ismert fiziológia kényszerek miatt, de emlékeim szerint a szezononkénti fészekalj szám (mely releváns változónak tűnik) nem szerepelt az analízisben. A konklúzió szerint az eredmények alátámasztották a korábban kapott eredményeket, így adódik az a kérdés is, hogy a filogenetikai kontroll alkalmazása hogyan járult hozzá a mintázat mélyebb megismeréséhez.”**

Egyetértek a bírálóval abban, hogy a szezononkénti fészekaljszám elemzése kívánatos lett volna, azonban sok partimadár faj esetében nem rendelkezünk erről megbízható adattal.

A vizsgálat két területen járult hozzá a mintázat mélyebb megismeréséhez. Egyrészt filogenetikai kontroll nélkül a komparatív elemzések téves eredményeket adhatnak (ahogy erről az értekezés 15. oldalán szó esik), és ez volt az első vizsgálat, ahol ezt háromféle módszer alkalmazásával megtettük. Másrészt több alternatív hipotézist is vizsgáltunk a poliandriás fajok tojásméret változásával kapcsolatban, ami kiszélesítette a téma korábbi kutatási perspektíváját (lásd pl. Lislevand és Thomas 2006-os vizsgálatát), ami addig főként a tojásrakási költség csökkenésére fókuszált.

**8. „Az, hogy ennyire ivarfüggőek az egyes változók, illetve az, hogy ha a hímeket nézzük, akkor erős korreláció lehet a második és harmadik változó között, valamint az, hogy az utóbbi két változó minden típusú párosodási rendszernél előfordulhat, de eltérő intenzitással nem befolyásolta-e az eredményeket?”**

A vizsgálat fő eredménye az volt, hogy a mortalitás ivari különbsége kapcsolatban áll a párszerzésért folyó versengés és az utódgondozás intenzitásának ivari különbségével, ahol a párszerzésért folyó versengést a tojók és hímek szociális párzási rendszere jellemezte. Mivel mind a szociális párzási rendszer mind az utódgondozás hasonló módon értelmezhető és mérhető mindkét ivar esetében, ezért nem valószínű, hogy a vizsgálat fő konklúzióját a változóknak a bíráló által említett ivarfüggősége befolyásolta volna. Abban egyetértek a bírálóval, hogy az ivari szelekció intenzitását becsülő másik két változó esetében problémát jelentett a változók közötti szoros korreláció (pl. hereméret és párkapcsolaton kívüli utódok aránya között, valamint mindkettő korrelációja a szociális párzási rendszerrel), ami megnehezíti független hatásaik kimutatását. Továbbá, ahogy azt a cikkben is leírjuk, az EPF esetében kis mintaszámmal kellett dolgoznunk, ami szintén csökkentette a tesztek erejét (értekezés 26. oldal, 4. bekezdés). Egy nagyobb adatbázison, esetleg a fenti problémákat jobban kezelő statisztikai módszerrel végzett elemzés esetén látnék arra esélyt, hogy egyértelműbb eredményt kapjunk a kérdéses változók hatásáról.

**9. „Hackett 2008-as Science cikkét olvasva felmerülhet a kérdés, hogy ha nem Sibley molekuláris törzsfáját, hanem az azóta eltelt 20 év vizsgálatai alapján készített újabb törzsfákat használnánk (pl. Livezey, Zusi 2007, mely 61 filogenetikai kategóriát tekintve 36-ban eltér Sibley besorolásaitól, Hackett 2008) mennyiben kapnánk más mintázatot?”**

Ahogy a bíráló is megjegyzi, ez a kérdés az elemzések megismétlése nélkül megválaszolhatatlan. Annyit reagálnék rá, hogy Bennett és Owens (2002) a madarak

szaporodási rendszerének témájában végzett eddigi legalaposabb összehasonlító vizsgálatsorozatban az elemzéseket elvégezte a Sibly-féle molekuláris törzsfával és a Cracraft-féle, az előbbitől igen eltérő morfológiai-alapú törzsfával is. A kétféle törzsfával kapott eredményeik általában konzisztensek voltak. Persze lehetne ellenpéldákat is idézni.

**10. „Érdekes a cikk bevezetőjéből kitűnő látásmód is. Ligon könyvében a szexuális szelekciót, az utód gondozást és a szaporodási rendszereket odavissza mutató nyilakkal köti össze, vizuálisan is reprezentálva, hogy ebben a rendszerben a „mi mit határoz meg” és „mi okoz mit” látásmód nem használható, mert ezek a folyamatok nem választhatók el egymástól.”**

Teljesen egyetértek a bírálóval abban, hogy a vizsgált változók közötti kapcsolatok nem feltétlenül egyirányúak, pl. nem csak az ivari szelekció intenzitása hathat a mortalitásra, hanem ennek fordítottja is lehetséges. Mivel korrelatív vizsgálatot végeztünk, ez alapján nem dönthető el, hogy melyik irányba (vagy esetleg mindkét irányba) mutatnak a kapcsolatokat jelző nyilak. Az eredeti cikkben tárgyaltuk a kétirányú kapcsolatok lehetőségét is (Liker és Székely 2005, 895. oldal, jobb hasáb, 2. bekezdés) – ez a rész sajnos nem szerepel az értekezésbe került rövidített fordításában.

**11. „És végül az 1. táblázat adatszámán kapcsán felmerült bennem, hogy ha a Kis-Balaton madár-együttesét a szaporodási rendszerük alapján szeretnénk jellemezni, akkor az eddig látott kb.120 költő és még 100 nem költő madárfajból kiválasztva két fajt, vajon sikerrel járnánk-e, mivelhogy a táblázatban szereplő adatszám kb. ekkora hányadát (1%) teszi ki a jelenleg ismert durván 10 ezer madárfajnak?”**

A vizsgálatban igyekeztünk felhasználni az összes olyan madárfaj adatát, amelyekről 2004-ig jó minőségű, ivar-specifikus mortalitási adat állt rendelkezésre, és kiemelt figyelmet fordítottunk a poligin és poliandriás fajok, illetve az egyszülős gondozású fajok adatainak felkutatására. Így, bár az összeshez képest a vizsgált fajszám valóban nem nagy (194), a vizsgálatban használt minta véleményem szerint elfogadhatóan reprezentálta a madarak szaporodási rendszerének változatosságát, adva hogy a madárfajok több mint 85%-a monogám és biparentális rendszerben szaporodik (Bennett és Owens 2002).

**12. „A kiválóan felépített elemzésnél szemet szúr, hogy a klimatikus viszonyokra vonatkozó predikciók eléggé elnagyoltak. A fajok jelenlegi áréájának kialakításában számos tényező játszott szerepet.”**

A vizsgálat idején nem álltak finomabb felbontású adatok a rendelkezésünkre a fajok elterjedési területének klimatikus viszonyairól. A vizsgálat ebből származó korlátait cikkünkben is említettük és az értekezésben is szerepel (34. oldal, 2. bekezdés). Jelenleg tervezzük olyan vizsgálatok elvégzését, amelyekben a klimatikus viszonyokat explicit módon, pl. az elterjedési terület átlaghőmérsékletével és csapadékmennyiségével fogjuk jellemezni.

**13. Az irodalomban eléggé elterjedt a szülői konfliktus kifejezés, amit itt a címben is megtalálunk, kérdésem az lenne, hogy miért nem hívják ezt szülői kooperációnak?**

A cikkben a szülők közötti érdekellentét mértékét befolyásoló tényezők (pl. párszerzési esély) vizsgálatán volt a hangsúly, ezért szerepelt a címben és a cikk szövegében a szülői konfliktus

kifejezés. Tapasztalatom szerint a szakirodalomban a kooperáció és a konfliktus kifejezéseket egyaránt használják a szülők utódgondozásban való szerepvállalásának megragadására, nagyobb fokú kooperációt (és kisebb mértékű érdekellentétet) feltételezve azoknál a fajoknál, ahol mindkét szülő hasonló mértékben vesz részt a gondozásban.

**14. „Mit gondol a jelölt, mennyiben kell átértékelni (vagy csak átfogalmazni) az 5. fejezet következtetéseit Safran által végzett kutatások tükrében? És még egy rövid kérdés, mit jelent az őszinte és mit jelenthet a megbízható jelzés (49. oldal) a cikkben bemutatott szignalizációs rendszerben (lásd még 101. oldal)?”**

Az általunk végzett korrelatív elemzéssel nem igazolható a vizsgált változók közötti oksági viszony iránya (azaz  $T \rightarrow \text{melanin}$ ,  $\text{melanin} \rightarrow T$ , vagy mindkettő). Ezért egyetértek a bíráló azon kritikájával, hogy az eredmények értelmezésében nagyobb hangsúlyt kaphatott volna a rendszer plasztikussága, tehát hogy a vedlés alatti T szint evolúciós (fajok közötti) növekedése nem csak oka, hanem következménye is lehet a melanizáltság evolúciós növekedésének. Az ötletet érdemes volna olyan összehasonlító módszerekkel tesztelni, amelyekben lehetőség van a kapcsolatok irányultságának megállapítására (un. direkcionális tesztek). Emellett a T szerepének vizsgálatát ki kellene egészíteni a stresszhormonok hatásának vizsgálatával is, amiről ma már szintén sok madárfajnál van adat.

Az őszinte és megbízható jelzés kifejezéseket az értekezésben egymás szinonimáiként használtam (az tekinthető őszinte jelzésnek, ami megbízható információt közvetít a jelzést adó állapotról, „minőségéről” vagy szándékáról a fogadónak). A cikkben vizsgált taxonoknál a melanin színezet a tesztoszteron-függés miatt lehet megbízható jelzés a kompetíciós képességről.

**15. „Az eltérés okát abban látták, hogy ők több táplálékot biztosítottak a madaraknak és „ezért intenzívebb volt a verseny” a verebek között. Általában azt gondoljuk, hogy a készletek szűkössége eredményez intenzívebb versenyt, minek köszönhető az itteni fordított feltételezés?”**

Barnard és Sibly (1981) vizsgálatukban egyetlen lisztkukacot rejtettek el az etető egy-egy lyukába, így azok egy nagyon gyorsan kimerülő táplálékfoltot alkottak, amit, miután a kereső egyed megtalálta és lenyelte a lisztkukacot, nem volt érdemes tovább védeni illetve érte küzdeni. Ezzel szemben saját vizsgálatunkban kb. 30 szem kölest rejtettünk az etető egy-egy lyukába, amit a madarak csak hosszabb idő alatt tudtak kimeríteni, így érdemes volt a megtalált táplálékfoltoknál versengeni.

**16. Vajon miért éri meg egy jó táplálékkereső egyednek, hogy folyamatosan kihasználják, és miért nem hagyja el a csoportot? Milyen költség írhatja felül azt a táplálkozási veszteséget, mely nagyobb testtömeget, jobb kondíciót és esetleg a speciális tápanyagok felvétele révén jobb egészségi állapotot is eredményezhetne?**

A csapatosságnak számos előnye ismert, ilyenek a ragadozóktól való védettség, a jó táplálkozó, ivó, pihenő stb. helyekről szereshető információ, vagy, amint azt éppen saját vizsgálatunk igazolta, az innovatív csapattársak sikeréből származó nyereség. Ezek az előnyök felülmúlhatják a társak potyázása miatt elvesztett táplálék értékét, ezért az egyed számára jobban megérheti a csapatos táplálkozást választani a magányossal szemben. Egy ennél specifikusabb magyarázat szerint, a szubordináns, potyázásnak leggyakrabban áldozatul

eső csapattagok számára a jobb minőségű táplálkozó helyekhez való hozzáférés jelentheti azt az előnyt, ami megéri a toleranciát (un. „shepherd” hipotézis, amit eredetileg a dominancia jelzések magyarázatára javasoltak; Rohwer és Ewald 1981). Az elképzelés szerint a dominánsok a gazdag táplálkozó helyekről azért nem zárják ki a sikeresen kereső szubordináns egyedeket, mivel potyázás révén így könnyebben jutnak táplálékhoz, a szubordinánsokat pedig a táplálékhiány kárpótolja a potyázók által okozott veszteségért. Végezetül főemlősök esetében javasolták azt az elképzelést, mely szerint stabil csapatokban a potyázással szembeni tolerancia egyfajta reciprok altruista mechanizmuson keresztül működhet: a kereső számára a potyázó egyed egy másik alkalommal viszonzhatja a toleranciát, amikor esetleg az utóbbi keresés sikeresebben (Blurton-Jones 1984). A különböző ökológiai viszonyok között élő fajoknál eltérhetnek azok az előnyök, amelyek révén az egyedek kompenzálhatják a potyázás okozta költséget. Nem ismerek olyan vizsgálatot, amelyben célzottan tesztelték volna, hogy házi verebeknél (vagy más rokon madárfajnál) a fenti elképzelések közül melyik magyarázza a potyázással szembeni toleranciát.

**17. „A 7. és 8. fejezetben bemutatott táplálkozási taktikák mennyire konzisztensek egyedeken belül, esetleg a személyiség (melyet mostanában a legkülönbözőbb állatfajokon vizsgálják) részeként értelmezhető-e? Különösen érdekes lenne megtudni, hogy ezek a taktikák milyen rátermettség hatással bírnak, milyen vizsgálatokkal lehetne összekapcsolni a rövid idejű táplálékkeresési viselkedés varianciáját egy hosszabb idejű (akár élettartam alatti) szaporodási siker vizsgálattal?”**

Formálisan egyik vizsgálatunkban sem teszteltük a potyázó viselkedés egyedeken belüli konzisztenciáját. A verebek gyakran váltakozva használták a két taktikát, azonban nagy egyedek közötti különbség volt a potyázás gyakoriságában (a táplálékfoltok 0-47 %-át szerezték így; értekezés 6. fejezete). A sokat potyázó egyedek a táplálkozási kísérletek legtöbb ismétlésében így viselkedtek. Hasonló időbeli konzisztenciát tapasztaltak a potyázó taktika használatában zebra-pintyknél (Beauchamp 2001), karibi csirögéknél (*Quiscalus lugubris*) pedig szoros egyedeken belüli korrelációt ( $r=0.84$ ) találtak két kísérleti helyzetben mutatott potyázási gyakoriságok között (Morand-Ferron et al. 2007). Ezek a megfigyelések arra utalnak, hogy a szociális táplálkozási taktika használat a személyiség részeként is értelmezhető (elfogadva az időbeli/helyzetek közötti konzisztenciát a személyiség jellegek kritériumaként; Réale et al. 2007). A konzisztencia mellett azonban ugyanilyen nyilvánvaló a taktika használat flexibilitása is, amit pl. az ökológiai körülmények és az egyed állapotának jelentős hatása is jelez (értekezés 7. és 8. fejezetei).

A taktikák rátermettségi hatásainak tesztelésére használható módszer lehet az, amit pl. a személyiség jegyek vizsgálatában alkalmaznak: fogságban vagy terepen rövid tesztekben tipizálják az egyed viselkedését, majd a szabadon engedett vagy fogságban szaporodó egyedeknek mérik a szaporodási sikerét és/vagy túlélését (Dingemanse et al. 2004). Ilyen vizsgálatot tudomásom szerint a táplálkozási taktika használatával kapcsolatban eddig nem végeztek.

**18. „Személyes érdeklődés: ez azt jelenti, hogy egy 2,5cm átmérőjű lukból két egyed felváltva csipdesi fel a magokat?”**

Igen, időnként két egyed agresszió nélkül táplálkozott egy lukból. Emellett ebbe a viselkedési kategóriába tartoztak a gyors, egy-egy kölesszem megszerzésére irányuló potyázások is, amikor sem a potyázó sem a kereső madár nem támadott a másikra.

**19. „Az ivarok közötti eltérés visszavezethető-e az ivarok eltérő születési diszperziójára és arra a tényre, hogy a városi csapatokban tapasztalt rokonsági fok eleve alacsonyabb (előző fejezet)?”**

Igen, az egyik lehetséges ok az ivarok eltérő diszperziós viselkedése lehet. A házi verebeknél a tojók gyakrabban telepednek meg távolabb a szülő kolóniától, mint a hímek (Anderson 2006), ami miatt kisebb eséllyel találkozhatnak közeli rokonokkal a csapatokban. Ezért a hímeknél erősebb szelekció hathat a rokonok kihasználásának elkerülésére, ami magyarázhatja a nem-agresszív potyázás csökkenését. Azonban ahogy a cikkben is írtuk, ez az elképzelés valószínűleg nem ad teljes magyarázatot az ivarok eltérő viselkedésére, mivel a vadon élő csapatok rokonsági vizsgálata nem igazolta, hogy jelentős eltérés lenne a hímek és a tojók között a csapaton belüli rokonok számában (értekezés 8. fejezete).

**20. „A diszkusszió 4. bekezdésében található „rátermetség veszélyeztetéssel” kapcsolatban felmerül a kérdés, hogy a potyázás és annak egyeden belüli varianciája hogyan hat az egyed rátermetségére (pl. LRS-sel becsülve), és rokonokkal szembeni viselkedés vajon az egyed rátermetségében milyen mértékű mérhető változást okozhat?”**

A kérdés annak kapcsán merült fel, hogy véleményünk szerint a szubordinánsok számára a rokon segítség költségesebb lehet, mint a dominánsok számára, mivel minden altruista döntés saját közvetlen rátermetségüket veszélyeztetheti. Sajnos nem rendelkezünk semmilyen adattal a potyázás rátermetségi következményeiről, sem házi verebeknél sem más vizsgált madárfajnál. Véleményünk azon a feltételezésen alapul, hogy bizonyos időszakokban, pl. hideg és táplálékban szegény napokon a kistestű énekesmadarak, és különösen a szubordináns egyedek, erősen táplálék-limitáltak lehetnek (pl. Jansson et al. 1981), amikor viszonylag kis mennyiségű plusz vagy éppen elvesztett táplálék is jelentősen befolyásolhatja az egyedek túlélési képességét, ez pedig alapvetően meghatározza jövőbeli rátermetségüket. E feltételezés igazoláshoz valóban mérni kellene a potyázással szerzett/az miatt elvesztett táplálék rátermetségi hatását.

**21. „Vajon jóval távolabbi etetőknél mennyire csökkenne le a kockázatvállalási kedv, illetve pl. egy 15m-re lévő etetőnél a viselkedésváltozás kapcsolódna-e a színezeti varianciához?”**

Egy ilyen kísérleti elrendezés nyilvánvalóan megnövelné a helyek közötti különbséget a kockázatosságban, és – amennyiben kivitelezhető – esetleg felfedhetne olyan különbséget is a különböző színezetű egyedek kockázatvállalásában, amit az általunk használt mérésékeltebb kezelés nem tudott kimutatni. A kísérletben használt bokor-etető távolság korábbi hasonló vizsgálatok tapasztalatán alapult (Slotow és Rothstein 1995, Barta et al. 2004), és kompromisszumot jelentett aközött, hogy egyrészt ténylegesen növelje a predációs kockázatot, másrészt a madarak megfelelő mértékben használják is az etetőt. Tapasztalatunk szerint a búvóhelytől ennél nagyobb távolságra (pl. 10-15m-re) kirakott etetőt a házi verebek ritkán használnák, ezért egy ilyen kezelés jelentősen csökkentené az azonosított egyedekről gyűjthető megfigyelések számát, ezzel pedig a tesztek erejét.

**22. „A kísérletben használt maximális 6 egyedből álló csapatok valójában kicsinek minősülnek, pl. Budapest számos pontján megfigyelhető több tucat verebet magába foglaló csapatokhoz képest. Ezek a nagyobb csapatok vajon hány innovatív egyedet tartalmazhatnak, ama meglepő eredmény tükrében,**

**hogy a nagyobb csapatok méretükhöz képest aránytalanul sikeresebbek voltak a tesztekben.”**

Nem tudjuk, hogy az „innovatív” egyedek mennyire gyakoriak a verebeknél (valójában az sem egyértelmű, hogy melyik egyedet tekinthetjük „innovatívnak” – ez függhet pl. a probléma típusától), de a nagyobb méretű csapatokban feltehetőleg több olyan egyed is lehet, aki egy adott problémát képes megoldani, mint a kisebb csapatokban. A csapatok problémamegoldási sikere (pl. a megoldáshoz szükséges idővel mérve) azonban egy határon túl nem feltétlenül nő a csoportmérettel. Embereknél pl. a 3, 4 és 5 személyből álló csoportok jelentősen sikeresebbek voltak bizonyos logikai feladatok megoldásában, mint az egyedül dolgozó személyek, azonban a 3 fős és ennél nagyobb csapatok sikere már nem különbözött jelentősen egymástól (Laughlin et al. 2006). Verebeknél egyelőre nem ismert (és tudomásom szerint más állatoknál sem), hogy a csapatméret további növelésével hogyan változik a problémamegoldási siker.

**23. „Persze elképzelhető, hogy fennmarad egy populáció akkor is, ha az utódok rossz minőségűek, vagyis a rátermettségük kicsi. Például akkor, ha metapopulációs rendszerben ezt a nyelő populációt egy jó minőségű egyedeket termelő populáció táplálja. Kérdés, hogy ez a házi verébnél (pontosabban annak számos urbánus populációjánál) mennyire reális lehetőség? Persze más a helyzet, ha nem minőségről, csak mondjuk, kisebb tömegről van szó, akkor lehet számos olyan tulajdonság ami „jó minőségűvé” teheti az egyes egyedeket.”**

Újabb vizsgálataink a második lehetőséget erősítették meg, vagyis azt, hogy a városi madarak kisebb testtömege nem párosul „gyengébb minőséggel”. Erre legközvetlenebbül az a tény utal, hogy vadon élő madarak esetében nem találtunk különbséget a vidéki és szuburbán párok szaporodási erőfeszítésében (fészekaljak száma, fészekaljméret, kelési siker). Habár a kirepülési siker és fiókák kirepülés előtti tömege kisebb volt a szuburbán helyen, ez nagy valószínűséggel a kedvezőtlen fiókatáplálék következménye: a szülők a két élőhelyen hasonló gyakorisággal etettek, azonban a fiókák számára fontos nagyméretű rovarokból kevesebbet hordtak a szuburbán fészkeknél (Seress et al. kézirat). Emellett a felnőtt madarak stresszhormon-szintje és más élettani és színezeti tulajdonságai is arra utalnak, hogy a kisebb testtömeg nem jár együtt rosszabb élettani kondícióval az urbanizált területek madarainál (Bókony et. al. kézirat). Összességében ezek az eredmények nem támasztják alá a „hitelkártya-hipotézis” városi populációk egyedeinek minőségére és szaporodási befektetésére vonatkozó predikcióit.

**24. „A legurbanizáltabb populációban (Budapest belváros) 5 %-kal kisebb tömegű verebek éltek, mint a Hortobágyon. Egy emberhez szorosan kötődő faj esetében nem arról van-e szó, hogy a hortobágyiak valami miatt nagyobbak, mint a normál városiak?”**

A változás iránya nem ismert (városiak mérete csökkent, vagy a vidékieké nőtt), azonban a bíráló ötlete érdekes, mivel a házi verebeknél valóban feltételezhető, hogy a nagyobb emberi települések irányából (ahol a nagyobb verébpopulációk találhatóak) terjedtek/terjednek a madarak a vidéki élőhelyekre. Erre utal az a megfigyelés is, hogy Észak-Amerikában a farmokra betelepített verebek kezdetben a közeli városokba vándoroltak, egészen addig, amíg a városi élőhelyek telítődtek, és csak ezután jelentek meg stabil állományok a farmokon



(Summers-Smith 1963). Ha ez a terjedési irány Európában is jellemző, akkor lehetséges, hogy a kisebb városi madarak állnak közelebb a házi verebek „eredeti méretéhez”.

**25. Legérdekesebb az lenne, ha tudnánk, hogy ez a tömegkülönbség a rátermettség-hatás (amelynek magyarázó tényezői, jelentősen eltérhetnek a Budapest és Hortobágy esetében) tekintetében mit jelent (a kisebb tömeg például nem volt releváns a táplálkozási hatékonyságban, ami általában rátermettség-komponens, lásd még következő vizsgálat)?**

Ahogy 23. pont válaszában írtam, vadon élő verebeknél úgy tűnik, hogy a vidéki és szuburbán helyek között a madarak nem különböznek a szaporodási befektetésben és a fészkek kelési sikerében, viszont a kedvezőtlenebb táplálékviszonyok miatt a szuburbán párok végül kevesebb fiókát tudnak felnevelni. Egy másik, fogságban végzett vizsgálatunkban azonos körülmények között tartott vidéki és városi eredetű madarak azonos szaporodási sikert értek el és azonos méretű és tömegű fiókákat produkáltak, a szülők közötti testtömeg különbségek ellenére is (Seress et al. kézirat). Eddigi eredményeink alapján tehát azt gyanítjuk, hogy a felnőtt verebek élőhelyek közötti tömegkülönbsége közvetlenül nem befolyásolja szaporodási sikerüket. A rátermettség-hatás pontosabb megítéléséhez a tömegkülönbség mortalitási hatásait is ismerni kellene, erről azonban nincsenek adataink.

**26. „Másképp az is érdekes, hogy az urbanizáció mértékét a zöld és nem zöld (épület, nagy épület, út) területekből számították, nem pedig a zajártalomból, a nitrogén-oxidok koncentrációjából, potenciális betegítő ágensek légköri/talajbeli mennyiségéből, vagy a nehézfémek légköri mennyiségéből esetleg más „urbánus változókból” .... „Nem tudjuk, hogy az „emberi hatás” valójában, mely változókkal írható le a különböző fajoknál, de én úgy gondolom, hogy integrált hatásként megjelenő környezet szennyezésünk relevánsabb lehet a négyzetméterben számolt betonnál. „**

Egyetérték a bírálóval abban, hogy a zaj, szennyezőanyagok és egyéb környezeti ártalmak figyelembe vétele fontos lenne az élőhely urbanizáltságának mérésénél, mivel lényeges hatásaik lehetnek az ott élő szervezetekre. Az általunk használt „urbanizációs indexet” a kényszer szülte, pl. a bíráló által is javasolt környezeti ártalmakra vonatkozó adatok hiánya. Egyes vizsgálati területeinkre talán fellelhető lenne az adatok némelyike, de eddigi ilyen irányú kísérleteink (pl. Veszprém és környékére vonatkozó légszennyezettségi adatok beszerzése) nem jártak sikerrel. Ezért választottuk a légi felvételek alapján jól pontozható növényzeti és beépítettségi változókat, amelyeket valamennyi vizsgálati területünk esetében azonos módszerrel tudunk mérni. Az általunk használt index hiányosságai ellenére a gyakorlatban használhatónak tűnik, jól magyarázza pl. a felnőtt madarak morfológiai variációját (értekezés 13. fejezete). Ez alapján úgy gondolom, hogy az index révén sikerült megfognunk az urbanizáció hatásainak egyik olyan oldalát, amely a verebek szempontjából fontos. Az általunk mért beépítettség, utak sűrűsége stb. feltehetőleg a hiányolt urbanizációs változókkal (zaj, légszennyezés) is korrelál. Ennek ellenére érdekes lenne olyan változókkal is megismételni az elemzéseinket, amelyek közvetlenül mérik az élőhely-urbanizáció más jellegzetességeit (pl. szennyezőanyagok mennyiségét).

#### **Hivatkozások**

Anderson, T.R. 2006. Biology of the ubiquitous house sparrow: from genes to populations. Oxford University Press.

- Barnard, C.J. és Sibly, R.M. 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour* 29, 543–550.
- Barta, Z. et al. 2004. The effects of predation risk on the use of social foraging tactics. *Animal Behaviour* 67, 301–308.
- Beauchamp, G. 2001. Consistency and flexibility in the scrounging behaviour of zebra finches. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 540-544.
- Bennett, P.M. és Owens, I.P.F. 2002. Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction. Oxford University Press.
- Blurton-Jones, N.G. 1984. A selfish origin for human food sharing: Tolerated theft. *Ethology and Sociobiology*, 5, 1-3.
- Bókony V. et al. Kézirat. Different effects of urbanization on body mass and condition-dependent traits in house sparrows (*Landscape and Urban Planning*, benyújtva).
- Dingemanse, N.J. et al. 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271, 847–852.
- Jansson, C. et al. 1981. Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp. *Oikos* 37, 313-322.
- Laughlin, P.R. et al. 2006. Groups Perform Better Than the Best Individuals on Letters-to-Numbers Problems: Effects of Group Size. *Journal of Personality and Social Psychology*, 90, 644–651.
- Lislevand, T. és Thomas, G.H. 2006. Limited male incubation ability and the evolution of egg size in shorebirds. *Biol. Lett.* 2, 206–208.
- Morand-Ferron et al. 2007. Wild Carib grackles play a producer–scrounger game. *Behavioral Ecology* 18, 916-921.
- Réale, D. et al. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 82, **291–318**.
- Rohwer, S. és Ewald, P.W. 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signalling system. *Evolution* 35, 441–454.
- Safran et al. 2008. Sexual signal exaggeration affects physiological state in a social vertebrate. *Curr. Biol.* 18, 461-462.
- Seress G. et al. Kézirat. Urbanization, nestling development and reproductive success in a moderately declining house sparrow population. (*Journal of Avian Biology*, benyújtva)
- 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.
- Summers-Smith, J.D. 1963. *The House Sparrow*. W Collins & Sons, London.
- Székely, T. et al. 2010. *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge Univ. Press.

Veszprém, 2011. június. 21.

Liker András