

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

Akadémiai doktori értekezés

Liker András, PhD
Pannon Egyetem, Limnológia Tanszék

Veszprém
2010

Tartalomjegyzék

BEVEZETÉS.....	7
I. RÉSZ: SZAPORODÁSI RENDSZEREK.....	11
1. A tojásméret evolúciója poliandriás párzási-rendszerű partimadaraknál.....	13
Bevezetés.....	13
Módszerek.....	14
<i>Adatgyűjtés</i>	14
<i>A vizsgált fajok filogenetikai kapcsolatai</i>	14
<i>Filogenetikai összehasonlító módszerek</i>	15
Eredmények.....	17
<i>A tojásrakási költség csökkenése poliandriában</i>	17
<i>A hím méret, a szaporodási időszak és a fészkelési siker vizsgálata</i>	19
Diszkusszió.....	19
2. A szexuális szelekció és az utódgondozás mortalitási költsége természetes madárpopulációkban.....	21
Bevezetés.....	21
Módszerek.....	22
<i>Adatgyűjtés</i>	22
<i>Összehasonlító elemzések</i>	23
Eredmények.....	24
Diszkusszió.....	26
3. Szülői konfliktus vizsgálata madaraknál: a fejlődési mód, a klíma és a párszerzési esély hatásai.....	29
Bevezetés.....	29
Módszerek.....	30
<i>Adatgyűjtés</i>	30
<i>Összehasonlító elemzések</i>	31
Eredmények.....	32
Diszkusszió.....	33
4. A partimadarak melanin-alapú színezetének kapcsolata az udvarlási viselkedéssel.....	35
Bevezetés.....	35
Módszerek.....	37
<i>Színezet mérés és adatgyűjtés</i>	37
<i>Összehasonlító elemzések</i>	38
Eredmények.....	39
<i>Színezet és udvarlási típus</i>	39
<i>A színezet kapcsolata a fészkelési denzitással és az élőhely tulajdonságaival</i>	40
Diszkusszió.....	41
5. A tesztoszteron szerepe a melanin-alapú színezet fajok közötti különbségeinek kialakulásában.....	43
Bevezetés.....	43
Módszerek.....	44
<i>Adatgyűjtés</i>	44
<i>Összehasonlító elemzések</i>	45

Eredmények	46
Diszkusszió	49
II. RÉSZ: SZOCIÁLIS VISELKEDÉS.....	51
6. A dominancia kapcsolata a táplálkozási taktikák használatával házi verebeknél...	53
Bevezetés	53
Módszerek.....	54
<i>A vizsgálat alanyai</i>	54
<i>Viselkedési megfigyelések</i>	54
<i>Az adatok elemzése</i>	55
Eredmények	56
<i>A kereső és potyázó taktika használat gyakorisága</i>	56
<i>Dominancia és potyázás</i>	57
<i>Táplálkozási siker</i>	57
Diszkusszió	58
7. Az éhes veréb többet potyázik mint a jóllakott: a kondíció hatása a táplálkozási taktikák használatára	61
Bevezetés	61
Módszerek.....	62
<i>A madarak tartása</i>	62
<i>A kísérlet menete</i>	63
<i>Az adatok elemzése</i>	63
Eredmények	64
<i>A kezelés hatása a kondícióra</i>	64
<i>A kezelés hatása a potyázás gyakoriságára</i>	65
<i>A táplálkozási siker variabilitása</i>	65
Diszkusszió	66
8. A házi veréb csapatok rokonsági szerkezete	69
Bevezetés	69
Módszerek.....	70
<i>A vizsgálat helyszíne</i>	70
<i>A vizsgált populáció</i>	70
<i>Megfigyelések</i>	71
<i>A madarak kiválasztása az elemzésekhez</i>	72
<i>Genetika elemzések és a rokonság becslése</i>	73
<i>Statisztikai elemzések</i>	73
Eredmények	75
<i>Asszociáció és rokonság</i>	75
<i>Csapaton belüli és csapatok közötti rokonság</i>	76
<i>Csapatok közötti távolság és rokonság</i>	76
Diszkusszió	77
9. A rokonság hatása a szociális viselkedésre házi verebeknél	81
Bevezetés	81
Módszerek.....	82
<i>A vizsgált csapatok</i>	82
<i>Viselkedési megfigyelések</i>	83
<i>Statisztikai elemzések</i>	84
Eredmények	85
<i>Rokonság és potyázás</i>	85
<i>Rokonság és agresszió</i>	88

Diszkusszió	89
10. A hím házi verebek torokfolt méretének iterszexuális státuszjelző funkciója.....	93
Bevezetés	93
Módszerek.....	94
Eredmények	95
<i>A küzdelmek gyakorisága, a hímek és a tojók dominancia rangja</i>	95
<i>A hímek és tojók dominanciával korreláló tulajdonságai</i>	95
<i>Hím-tojó küzdelmek</i>	97
Diszkusszió	98
11. A tollazati jelzések predációs költségének vizsgálata házi verebeken.....	101
Bevezetés	101
Módszerek.....	103
<i>A vizsgálat helye és általános módszerei</i>	103
<i>A színezet mérése</i>	103
<i>A kockázatvállalás mérése</i>	104
<i>A kockázatvállalás elemzése</i>	105
<i>A madarak túlélésének elemzése</i>	106
Eredmények	106
<i>Az etető pozíciójának hatása</i>	107
<i>Színezet és kockázatvállalás</i>	108
<i>Színezet és túlélés</i>	109
Diszkusszió	111
12. A csapatméret hatása egy innovatív táplálkozási probléma megoldási sikerére	113
Bevezetés	113
Módszerek.....	114
<i>A madarak befogása és tartási körülményeik</i>	114
<i>A kísérlet menete</i>	115
<i>Adatfeldolgozás és statisztikai elemzés</i>	116
Eredmények	117
<i>A problémamegoldás sikere</i>	117
<i>A madarak problémamegoldás alatti viselkedése</i>	119
<i>Neofóbia</i>	119
Diszkusszió	121
III. RÉSZ: AZ ÉLŐHELY-URBANIZÁCIÓ HATÁSAI.....	125
13. Sovány városi verebek: a testméret és a kondíció változása az urbanizációs gradiens mentén	127
Bevezetés	127
Módszerek.....	128
<i>Adatgyűjtés a szabadon élő madarokról</i>	128
<i>A fogságban tartott madarak testtömegének vizsgálata</i>	130
Eredmények	131
<i>A szabadon élő madarak testtömege, mérete és kondíciója</i>	131
<i>A fogságban tartott madarak testtömege</i>	134
Diszkusszió	134
14. Vidéki és városi házi verebek kompetíciós képességének vizsgálata	137
Bevezetés	137
Módszerek.....	138
<i>A vizsgálat alanyai</i>	138
<i>Adatgyűjtés a madarak kompetitív képességéről</i>	139

<i>A kompetitív képességet mérő változók</i>	140
<i>Statisztikai elemzések</i>	140
Eredmények	141
<i>Agresszió</i>	142
<i>Nem-agresszív versengés</i>	142
<i>Abszolút táplálkozási ráta</i>	143
<i>Táplálékkeresési siker</i>	143
<i>Testtömeg</i>	143
Diszkusszió	144
ÖSSZEGZÉS.....	145
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	149
IRODALOMJEGYZÉK	151
FÜGGELÉK.....	167

Bevezetés

Időnk nagy részét mások társaságában töltjük. Napközben a munkahelyen vagy az iskolában, máskor a családdal vagy barátokkal vagyunk. Habár dolgaink egy részét ezalatt is magunkban végezzük, szinte folyamatosan figyeljük a körülöttünk tartózkodókat és gyakran együtt csinálunk velük valamit. Közös munka, konfliktusok kirobbanása és megoldása, gyereknevelés – az interakcióknak ezernyi formája van, amelyek beleszövődnek napjainkba. Néha jelentéktelenek, máskor fontos dolgok múlnak rajtuk.

Az ember talán szélsőségesen társas lény, azonban a legtöbb állatfajnál szintén megtalálható a csoportosság, a szocialitás valamilyen formája. Ma már nem tűnik túlzásnak, hogy 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 éppen az élőhely hőmérséklete és táplálékeloszlása (Wilson 1975). Ez a felismerés jelen volt már Darwin (1859) evolúciós elméletében is, hiszen a természetes szelekció működésének egyik feltétele a populáció tagjai közötti versengés: a futás gyorsasága, a táplálékszerzés hatékonysága vagy a felnevelt utódok száma a fajtársak teljesítményéhez képest mérettetik meg. Azonban a szociális környezet ennél közvetlenebbül is hat: az állatok anatómiai, fiziológiai és viselkedési tulajdonságainak egy jelentős része a fajtársak közötti interakciókból eredő kihívásokra adott evolúciós válasz vagy megoldás. Azaz: a versenyben az egyedek nem csak a „versenypálya” fizikai vagy ökológiai tulajdonságaihoz alkalmazkodnak – a sikerhez ugyanolyan fontos, hogy képesek legyenek a versenytársak pontos megfigyelésére és felmérésére, a velük folytatott kommunikációra és együttműködésre, vagy éppen erőfeszítésük kihasználására. Kutatói pályafutásom nagy részében ilyen, a szocialitáshoz valamilyen formában köthető tulajdonságokat, ezek evolúcióját, ökológiai viszonyokkal való kapcsolatát vizsgáltam. Ezeknek a munkáknak a fontosabb eredményeit foglalom össze ebben az értekezésben.

Ivaros szaporodás esetében – még az amúgy magányos életmódú állatoknál is – 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 nem jutnak át a következő generációba, azaz evolúciós értelemben sikertelen marad (kivéve azokat a fajokat, ahol a rokonok segítése révén is növelhető a rátermettség). A párszerzés sikerén keresztül megvalósuló szelekciós folyamatot elsőként Darwin (1871) írta le, és szexuális szelekció néven különítette el a szelekció más formáitól. Habár Darwin ezen elméletét, különösen a párválasztáson keresztül megvalósuló szelekcióét, sokáig kritizálták és elutasították (áttekintés: Andersson 1994), mára a szexuális szelekció kutatása az evolúcióbiológia egyik fontos területe lett. Széles körben elfogadottá vált, hogy a szexuális szelekció az evolúció egyik fontos mechanizmusa, ami hatással van az élőlények legkülönbözőbb tulajdonságaira, a genom szerveződésétől a szociális viselkedésig és a populációs folyamatokig (Dorus et al. 2006, Danchin et al. 2008, Székely et al. 2010). Az értekezés első részét alkotó összehasonlító vizsgálatok a párszerzésért folyó versengés szerteágazó evolúciós hatásait kutatják. Az első három fejezetben a szexuális szelekció kapcsolatát vizsgálom a tojásmérettel (1. fejezet), az ivar-specifikus mortalitással (2. fejezet), és az ivarok közötti utódgondozási konfliktus erősségével (3. fejezet). Két

további komparatív vizsgálatban a madarak melanin-alapú színezeti jelzéseivel foglakozom: a partimadarak példáján illusztrálom e színezet-típus párszerzésben betöltött szerepét (4. fejezet), 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. fejezet).

A szociális interakciók legváltozatosabb formában a tartósan társas kapcsolatban élő, például csoportokat alkotó fajoknál vannak jelen, és nem korlátozódnak a szaporodási viselkedésre. Legalaposabban talán a főemlősöket ismerjük ebből a szempontból: sok fajon végeznek hosszútávú kutatásokat a szociális viszonyok feltárása, valamint az ezeket befolyásoló ökológiai tényezők és egyedi tulajdonságok megismerése céljából (de Waal & Tyack 2003). Azonban ma már világos, hogy a komplex szociális viselkedés nem korlátozódik az emberre és emlős rokonaira. Például a személyes interakciók alapját képező egyedfelismerés képességét az utóbbi évtized kutatásai a rovaroknál is igazolták (Tibbetts 2002), madarak esetében pedig egyre több eredmény bizonyítja az egyedek közötti szociális viszonyok kifinomult szabályozását és az ezek alapját adó, néha meglepő kognitív képességeket (Dally et al. 2006, Danchin et al. 2008). 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. Egy verébcsoport mindennapos szociális interakcióiból persze számos olyan elem hiányzik, ami izgalmassá teszi a csimpánzok, hiénák vagy delfinek kutatását (pl. az egyedek közötti együttműködés a dominancia küzdelmekben vagy a territórium védelmében; de Waal & Tyack 2003), azonban jól vizsgálható modellje a gerinces állatok néhány általános viselkedésformájának. Az értekezésben elsőként azokat a vizsgálatainkat ismertetem, amelyben a társak kihasználásának egy gyakori, számos állatcsoportban előforduló formáját, a potyázó viselkedést kutattuk: csapatos táplálkozás közben az egyed számára lehetőség van a táplálékkeresés költségeinek csökkentésére, ha a mások által felfedezett táplálékfoltokat használja. 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. fejezet). 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. fejezet), és teszteltük, hogy a rokonokkal szembeni megkülönböztetett viselkedés előfordul-e ilyen egyszerű szociális rendszerekben. Utóbbi kérdést szintén a táplálékkereső taktika használata, valamint az agresszív interakciók esetében vizsgáltuk (9. fejezet). Az ezután 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. fejezet), majd bemutatok egy terepi vizsgálatot, amelyben a jelzés feltételezett predációs költségét teszteltük (11. fejezet). A második rész végén egy olyan vizsgálatot ismertetek, amelyben elsőként teszteltük kísérletesen a csapatos életmód egyik fontos, eddig kevésbé kutatott előnyét, a problémamegoldás sikerének növekedését (12. fejezet).

A házi verebek feltehetőleg több ezer éve az ember közelében élnek (Anderson 2006), ma világszerte ez az egyik leggyakoribb urbanizálódott madárfaj. Az urbanizáció nagyon különböző fokozatait képviselő élőhelyeken előfordul, a természetközeli tanyáktól a nagyvárosok belsejéig. 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 nagyon keveset tudunk arról, hogy az urbanizáció milyen hatással van az egyedek tulajdonságaira, beleértve a viselkedést is (Shochat et al. 2006). 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. fejezet). 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 változatainak elemzésével vizsgáltunk (14. fejezet).

Amint az látható, az értekezésben szereplő összes kutatás másokkal közösen dolgozva-gondolkozva született. Legtöbbjüknél szerepem volt a probléma felvetésében, a vizsgálatok megtervezésében és tényleges megvalósításában, azonban sok esetben társszerzőim végezték a munka jelentős részét. Legtöbbjük tanítványaim közül került ki – velük közösen találtuk ki a kísérleteket és a komparatív elemzéseket, amit azután doktori kutatásuk keretében valósítottak meg. Ezekben a munkákban természetesen Ők a publikációk első szerzői.

I. rész

Szaporodási rendszerek

1. fejezet

A tojásméret evolúciója poliandriás párzási-rendszerű partimadaraknál¹

Bevezetés

A szociális poliandriában szaporodó partimadaraknál (*Charadrii* alrend) a tojók több hímekkel párosodnak és egymás után több fészekaljra raknak egyetlen szaporodási időszakon belül (Erckmann 1983, Oring 1986). Ezeknél a madaraknál a párszerzés, és ezáltal a szaporodási siker egyik fontos meghatározója, hogy a tojók milyen gyorsan képesek új fészekaljakat produkálni. A vékonycsőrű víztaposó (*Phalaropus lobatus*) esetében például a tojók között intenzív versengés van a szabad hímek megszerzéséért, és általában hét napon belül megkezdik második fészekaljuk lerakását egy új párral (Reynolds 1987). Több fészekalj lerakása energetikailag és fiziológiailag megterhelő a madarak számára (Ricklefs 1974, 1977), ezért várható, hogy poliandriában szelekció hat az egyes fészekaljak tojásrakási költségének csökkentésére.

A korábbi kutatások három lehetőséget vetettek fel, amelyek révén a tojók csökkenthetik tojásrakás költségét (Ross 1979):

1. Poliandriában a tojó madarak kisebb tojásokat rakhatnak, mint más szaporodási rendszerek esetében.
2. A szelekció nagyobb testméretet eredményezhet a poliandriás fajok tojóinál, ezáltal csökken a tojásrakás relatív költsége (a tojó anyag- és energiaforgalmának relatíve kisebb részét kell tojástermelésre fordítani).
3. Poliandriában a tojók flexibilisen alakítják párzási és tojásrakási viselkedésüket, például a tojásrakásra fordítható források lokális mennyiségének függvényében döntenek az újabb fészekaljak lerakásáról.

58 partimadár faj összehasonlító vizsgálata során Ross (1979) azt találta, hogy a tojásméret csökkenése és a tojó testméret növekedése is jellemző a poliandriás fajokra. Azonban vizsgálatában a fajokat külön adatpontokként elemezte, ami statisztikailag nem elfogadható (Harvey & Pagel 1991; lásd alább). Ezenkívül figyelmen kívül hagyta, hogy a tojásméret változása nem csak a poliandria magas tojásrakási költségével függhet össze, hanem több más alternatív mechanizmus következménye is lehet:

1. A hímek testméretének hatása: A tojók a hímek relatív testméretéhez igazíthatják a tojások méretét, mivel sok partimadárnál – különösen szociális poliandriában – a hímek jelentős mértékben részt vesznek a kotlásban, és a fészekalj teljes méretéhez (pl. össztömegéhez) viszonyított méretük befolyásolhatja a kotlás hatékonyságát. A hipotézis alapján várható, hogy (i) a relatív (tojók méretéhez viszonyított) tojásméret növekszik a hímek méretével, és (ii) ez a kapcsolat erősebb a hím gondozású

¹Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Liker, A., Reynolds, J.D. & Székely, T. 2001. The evolution of egg size in socially polyandrous shorebirds. *Oikos* 95: 3-14.

poliandriás fajokban, mint azoknál a fajoknál, ahol a tojók is részt vesznek a kotlásban.

2. A szaporodási időszak hosszának hatása: A hosszabb fészkelési időszak – pázási rendszertől függetlenül – lehetőséget teremt arra, hogy a tojók több fészkaljat rakjanak, pl. első költésük sikeres felnevelését követően. A fészkelési időszak hosszának növekedésével tehát nőhet a lerakott tojások száma, ami a tojásrakás költségének csökkentése irányában hathat.
3. A fészkalj predáció hatása: A gyakori fészkalj pusztulás növeli annak a kényszerét, hogy a tojónak új fészkaljat kelljen rakni, tehát ez az ökológiai tényező hasonlóan befolyásolhatja a tojásméret evolúcióját, mint az előző pontban a szaporodási időszak hosszának növekedése.

Vizsgálatunkban filogenetikai összehasonlító módszerekkel elemeztük, hogy a poliandriás pázási rendszerrel valóban együtt járnak-e azok a szaporodásbiológiai és morfológiai változások, amelyeket Ross (1979) fajszintű eredményeivel kimutatott. A tojásméret és a tojó testméret mellett a fészkaljméret fajok közötti változatosságát is vizsgáltuk, mivel ebben a tulajdonságban is jelentős különbségek figyelhetők meg a partimadarak körében (1-4 tojás/fészkalj; Maclean 1972), és a tojásrakás költsége a fészkaljméret redukciójával is csökkenthető. Ezenkívül teszteltük, hogy a fentebb felsorolt alternatív mechanizmusok közül melyek befolyásolják a tojásméret evolúcióját.

Módszerek

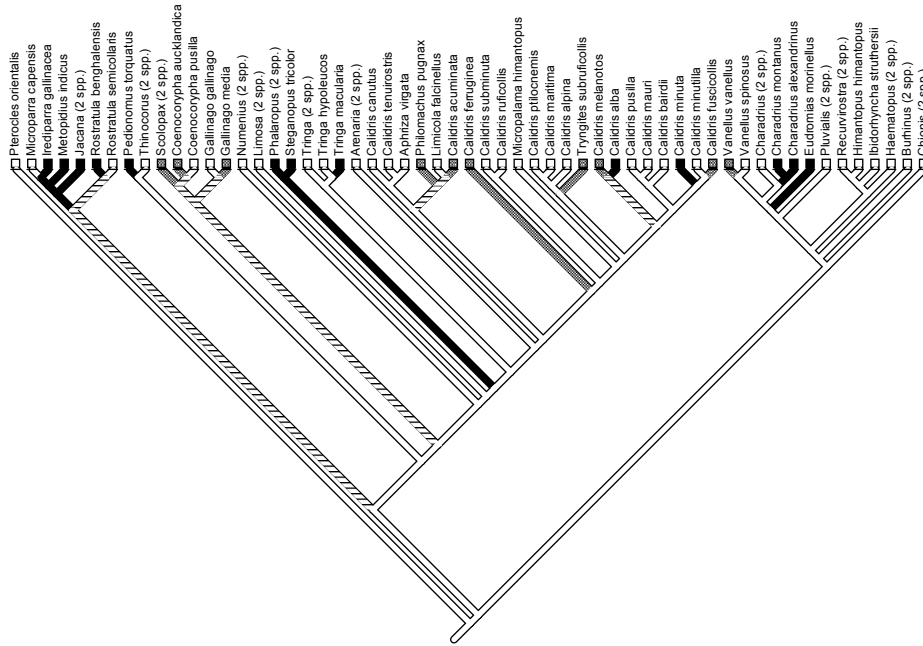
Adatgyűjtés

A vizsgálatban 72 partimadár faj adatait elemeztük. A szakirodalomból rendelkezésre álló információk alapján minden faj esetében megállapítottuk az átlagos tojásméretet (friss tömeg; g), a fészkaljméretet (tojásszám/fészkalj), a hím és a tojó testméretét (szárnyhossz; mm), a fészkelési időszak hosszát (a tojásrakás előfordulásának hossza az év során; nap), és a fészkek kelési sikerét (kikelt tojások aránya). A fajok szaporodási rendszerét a következő három csoportba soroltuk: (1) szociális monogámia, ha tipikusan egy hím és egy tojó alkot párkapcsolatot a szaporodás során; (2) szociális poliandria, ha a tojók rendszeresen egynél több hímekkel állnak párba (akár egyidejűleg, akár egymás után) egyetlen fészkelési időszakon belül, míg a hímek egyetlen szociális párral szaporodnak; (3) szociális poligínia, ha a hímek egynél több nősténnyel szaporodnak egy időszakon belül, míg a tojók egy hímekkel állnak párba. Az ún. ismételt fészkaljú fajokat (double clutching; *Calidris alba*, *C. minuta*, *Charadrius montanus*) szintén a poliandriás fajok közé soroltuk, mivel a tojó ezeknél a fajoknál is több fészkaljat rak gyors egymásutánban, habár a második fészkalját egyedül gondozza. (Az adatokat és forrásaikat az eredeti cikk függeléke tartalmazza).

A vizsgált fajok filogenetikai kapcsolatai

Az elemzésekben a fajok filogenetikai kapcsolatait nagyrészt egy korábban publikált partimadár törzsfá alapján vettük figyelembe (Székely et al. 2000), amit néhány faj esetében kiegészítettünk más filogenetikai vizsgálatok eredményeivel (Székely & Reynolds 1995, Joseph et al. 1999, Whittingham et al. 2000). Vizsgálatunk idején a

Calidrine partfutók filogenetikai kapcsolatai vitatottak voltak, ezért az e csoportba tartozó fajok az elemzésekben egyrészt a Baker (1992) által javasolt törzsfával (BAK), másrészt Borowik és McLennan (1999) maximum parsimónia (BMP) és maximum likelihood (BML) törzsfáival szerepeltek. Az összes elemzést megismételtük mind a három *Calidrine* törzsfá használatával. A vizgálatban használt törzsfá topológiáját az 1. ábra mutatja.



1. ábra A vizgálatban szereplő partmadarak filogenetikai kapcsolatai és pázrasi rendszerük evolúciós változásai. Az üres (mintázat nélküli) ágak szociális monogámiát, a szürke ágak poliginiát, a fekete ágak poliandriát jelölnek; a csíkozott ágak esetében bizonytalan a pázrasi rendszer. A pázrasi rendszerek evolúciós változásait Fitch-féle rendezetlen parsimónián (unordered parsimony) alapuló tulajdonság rekonstrukcióval határoztuk meg. A törzsfán a *Calidrine* partfutók Borowik és McLennan (1999) maximum parsimónia módszerrel kapott (BMP) kapcsolatai szerepelnek.

Filogenetikai összehasonlító módszerek

A fajok között végzett összehasonlítás az evolúciós vizsgálatok egyik széles körben használt módszere, például Darwin is gyakran alkalmazta evolúciós elméleteinek alátámasztására (Darwin 1859, 1871). Korábban az ilyen típusú összehasonlításokban a fajokat statisztikailag független adatpontoknak tekintették, azonban a közöttük lévő törzsfajlódási kapcsolatok miatt ez nincs így. A közeli közös őstől származó fajok sok tulajdonságukban megegyezhetnek pusztán azért, mert a tulajdonságok már az ősből kialakultak – tehát egy tulajdonság megléte nem tekinthető minden faj esetében független, a környezethez történő adaptációt segítő evolúciós eseménynek (Harvey & Pagel 1991). Ezért a fajszerű elemzések téves eredményekre vezethetnek, például ha kapcsolatot keresünk egy ökológiai tényező és egy morfológiai tulajdonság fajok közötti változatossága között. E probléma kiküszöbölésére számos statisztikai megoldás született, amelyeket ma összefoglalóan filogenetikai összehasonlító módszereknek

nevezünk (áttekintés: Harvey & Pagel 1991, Harvey & Nee 1997). Jelen vizsgálatunkban az adatok értékelésére háromféle összehasonlító módszert használtunk, amelyek figyelembe veszik a fajok közötti filogenetikai kapcsolatokat:

Páros összehasonlítások. A komparatív módszerek közül ez a legegyszerűbb, éppen ezért ennek alkalmazása támasztja a legkevesebb biológiai és statisztikai feltételt (Harvey & Pagel 1991, Harvey & Nee 1997). A módszer lényege, hogy két tulajdonság közötti kapcsolatot úgy vizsgálunk, hogy olyan közeli rokon fajpárokat választunk a törzsfa alapján, amelyek az egyik tulajdonságukban (pl. párzási rendszerükben) eltérőek. Ezután statisztikailag teszteljük, hogy a másik vizsgálandó tulajdonságban (pl. tojásméretben) van-e különbség az első tulajdonság alapján definiált csoportok között. Vizsgálatunkban (i) poliandriás és (ii) nem-poliandriás (monogám és poligín) partimadár faj- vagy fajcsoport-párokat választottunk ki a törzsfa alapján, és teszteltük, hogy van-e különbség e két taxon-csoport között a tojásméretben, fészekaljméretben és a tojók testméretében. Fajok helyett akkor használtunk fajcsoportokat, ha egy összehasonlításban több fajt lehetett felhasználni a pár valamelyik tagjaként (mivel azonos filogenetikai kapcsolat fűzte őket a pár másik tagjához). Fajcsoportok esetében a csoportba tartozó fajok átlagát (pl. átlagos tojásméret) használtuk az elemzésekben. Az összehasonlításokban használt faj- és fajcsoport-párokat az eredeti cikk függeléke tartalmazza. A tojásméretet elemzését a tojók testméretére kontrollált relatív tojástömegekkel végeztük (tojástömeg – tojó testméret közötti lineáris regresszióból számolva; kontrollálatlan tojástömegekkel minden esetben hasonló eredményeket kaptunk). Mivel elméleti alapon és a korábbi eredmények (Ross 1979) alapján is iránnyal rendelkező különbségeket vártunk, ezért az elemzésekben egyoldalú statisztikai tesztet használtunk (Motulsky 1995).

Tulajdonság rekonstrukció és az evolúciós változások irányának vizsgálata. Az elemzések másik csoportjában rekonstruáltuk a partimadarak párzási rendszerében, tojás- és fészekaljméretében valamint a tojók testméretében történt evolúciós változásokat, majd az un. közös eredet teszt (common origins test; Lindenfors & Tullberg 1999) segítségével vizsgáltuk, hogy a poliandriás párzási rendszer kialakulását követően a vizsgált tulajdonságok a prediktált módon változtak-e (pl. csökkent-e a tojásméret). A tulajdonság rekonstrukciókat a MacClade 3.04 program segítségével végeztük (Maddison & Maddison 1992). A párzási rendszer evolúciós változásait 3-állapotú Fitch-féle rendezetlen parszimónia (unordered parsimony) módszerrel, a többi (folytonos változókkal leírt) tulajdonság változásait lineáris parszimónia (linear parsimony) módszerrel számítottuk (Maddison & Maddison 1992). A közös eredet teszthez összegeztük az egymástól függetlenül kialakult poliandriás fejlődési ágak mentén a vizsgált tulajdonságok változásának mértékét és irányát (ami az elágazási pontok értékeiből számított előjeles különbségek összege), majd teszteltük, hogy az összegzett változások értéke eltér-e nullától (random változás alapján várt érték; a módszer részletes leírását Lindenfors & Tullberg 1999-es cikke tartalmazza). Ezekben a statisztikai tesztekben a független eredetű poliandriás fejlődési ágak szerepeltek mintavételi egységként.

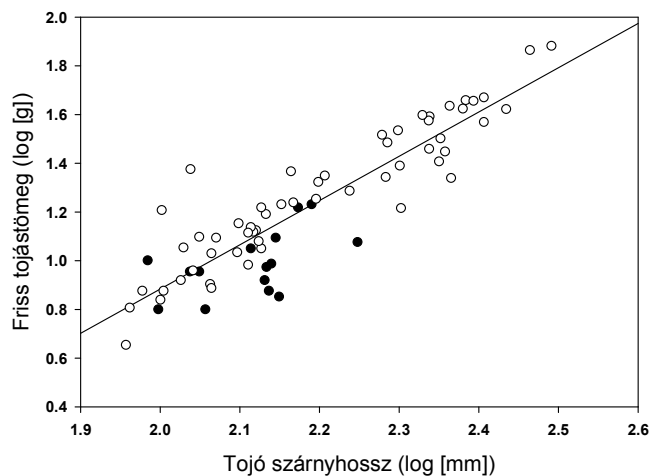
Független kontrasztok vizsgálata. Ez az egyik legelterjedtebb összehasonlító módszer két változó közötti korreláció filogenetikailag kontrollált vizsgálatára. A módszer lényege, hogy a korreláció számításához nem a fajok értékeit, hanem egymáshoz közeli rokon taxon-párok (egy elágazási pontból kiinduló testvér-taxonok) különbségeit használjuk (Felsenstein 1985), mivel a taxon-párok szétválása után kialakult

tulajdonság-különbségek (kontrasztok) független evolúciós eseményeknek tekinthetők. Ezt a módszert alkalmaztuk annak elemzésére, hogy a tojásméret evolúciós változása kapcsolatban van-e a hímek testméretével, a fészkelési időszak hosszával és a fészkek kelési sikerével. Az elemzésekhez a fenti tulajdonságok független kontrasztjait a CAIC 4.0 program „CRUNCH” eljárásával számítottunk ki (Purvis & Rambaut 1995), majd origón átvezetett lineáris regresszióval teszteltük a tojásméret kontrasztok és a magyarázó változók kontrasztjai közötti kapcsolatot (Harvey & Pagel 1991). A kontrasztok számításához a fentebb ismertetett törzsfát használtuk, egységnyi ághosszokat feltételezve, mivel a tényleges ághosszak a legtöbb esetben nem ismertek (Reynolds & Székely 1997, Székely et al. 2000). A kontrasztok számítása előtt az adatokon logaritmus transzformációt végeztünk. Mivel mindegyik elemzés esetében határozott irányú változást kívántuk vizsgálni (tojásméret nő a hímek méretével, illetve csökken a szaporodás hosszával és a fészkek pusztulási gyakoriságának növekedésével), ezért egyoldali tesztet használtunk. A kontrollálatlan és a tojók testméretére kontrollált tojástömegekkel végzett elemzések konzisztens eredményeket adtak, ezért ebben az összefoglalóban csak az utóbbiak kerülnek bemutatásra.

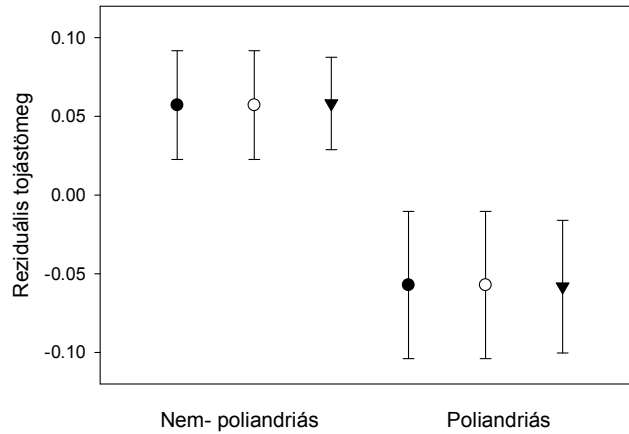
Eredmények

A tojásrakási költség csökkenése poliandriában

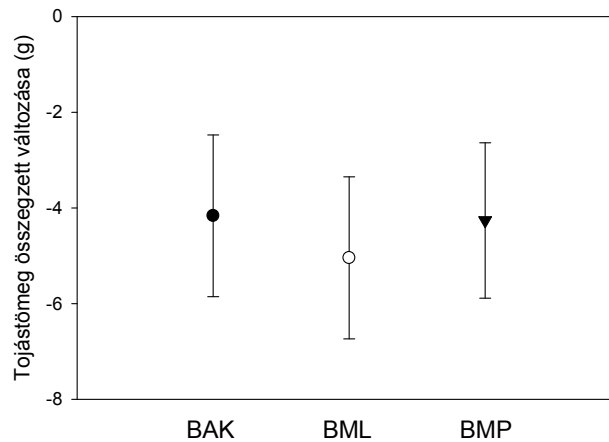
A poliandriás párzási rendszerű fajoknál átlagosan kisebb tojásméretet találtunk, mint a nem-poliandriás fajoknál. A tojásméret fajszintű változatosságát a 2. ábra mutatja: látható, hogy a tojástömeg a poliandriás fajok többségében kisebb, mint ami tojók testmérete alapján várható. A páros összehasonlításokban a tojók méretére kontrollált relatív tojástömeg minden esetben kisebb volt a poliandriás taxonokban, mint a nem-poliandriás taxonok esetében (3. ábra; egyoldali páros t -próbák: BMP: $t= 2.44$, $df= 9$, $P= 0.02$; BML: $t= 2.09$, $df= 8$, $P= 0.03$; BAK: $t= 2.09$, $df= 8$, $P= 0.03$).



2. ábra A tojásméret és a tojók testmérete közötti kapcsolat partimadaraknál ($n= 72$ faj). A poliandriás fajokat a kitöltött fekete körök jelzik. A fajok regressziós egyeneshez képest elfoglalt helyzete jelzi, hogy a tojók testméretéhez képest kisebb (egyenes alatti körök) vagy nagyobb a tojásméret.



3. ábra Relatív (tojók méretére kontrollált) tojástömeg poliandriás és nem-poliandriás taxonok esetében (átlag \pm SE). Az ábra a páros összehasonlításokban szereplő taxonok értékeit mutatja. Az ábrán külön szerepelnek a *Calidrine* partfutók három különböző törzsfájával kapott eredmények (BAK: kitöltött fekete kör, $n=9$ taxon-pár; BML: üres kör, $n=9$; BMP: háromszög, $n=10$).



4. ábra A tojásméret (friss tömeg) összegzett változása a poliandria megjelenése után (átlag \pm SE). Az ábrán külön szerepelnek a *Calidrine* partfutók három különböző törzsfájával kapott eredmények (BAK: $n=7$ poliandriás fejlődési ág adata; BML: $n=7$; BMP: $n=8$). A változás átlagos értéke minden esetben szignifikánsan kisebb, mint nulla (random tojásméret változás esetében várt érték).

A párzási rendszer evolúciós változásainak rekonstrukciója azt mutatta, hogy a vizsgált csoport ősi párzási rendszer típusa a monogámia, és – attól függően, hogy melyik törzsfő reprezentálja pontosabban a filogenetikai kapcsolatokat – 7-9 független esetben alakult ki poliandria (1. ábra). A közös eredet teszt megerősítette a páros összehasonlításokban kapott eredményeket: a poliandria kialakulása után szignifikánsan csökkent a tojásméret (4. ábra; egyoldalú egymintás t -próbák; BMP: $t=2.63$, $df=7$, $P=0.02$; BML: $t=2.98$, $df=6$, $P=0.01$; BAK: $t=2.46$, $df=6$, $P=0.02$).

A fészekaljméret nem különbözött az eltérő párzási rendszerű fajok között (poliandria: 3.7 ± 0.1 tojás/fészekalj, nem-poliandriás párzási rendszer: 3.5 ± 0.2 tojás/fészekalj; páros összehasonlítás: $t = 0.63-0.71$, $P = 0.73-0.75$; közös eredet teszt: $t = 1.02-1.77$, $P = 0.06-0.17$, a törzsfától függően). A várakozással ellentétben a tojók testméretében sem találtunk különbséget a párzási rendszerek között (poliandria: 128.1 ± 6.4 és 131.2 ± 6.2 mm között, nem-poliandriás párzási rendszer: 134.2 ± 12.8 és 135.3 ± 14.2 mm között, a törzsfától függően; páros összehasonlítás: $t = 0.29-0.5$, $P = 0.61-0.69$; közös eredet teszt: $t = 0.98-1.48$, $P = 0.82-0.91$).

A hím méret, a szaporodási időszak és a fészkelési siker vizsgálata

Eredményeink nem támasztották alá a hím méret hatását: a relatív tojásméret nem volt kapcsolatban a hím testmérettel sem a poliandriás (kontrasztokkal végzett lineáris regresszió: $r^2 = 0.003-0.01$, $P = 0.75-0.84$, $n = 12-13$) sem a nem-poliandriás fajok esetében ($r^2 = 0.0001-0.0004$, $P = 0.55-0.95$, $n = 50-55$). A relatív tojásméret szintén nem függött a fészkelési időszak hosszától ($r^2 = 0.0001-0.0005$, $P = 0.52-0.57$, $n = 59-64$) illetve a fészkek kelési sikerétől ($r^2 = 0.044-0.078$, $P = 0.25-0.39$, $n = 18$).

Diszkusszió

Eredményeink alátámasztják, hogy poliandriás párzási rendszerű partimadaraknál a tojók kisebb méretű tojásokat raknak, mint a monogám és poligin fajoknál. Egyrészt, a páros összehasonlítások megmutatták, hogy a közeli rokon, eltérő párzási rendszerű fajpárok közül a poliandriás fajok tojásméretei a kisebbek. Másrészt, a tojásméret evolúciós változásainak rekonstrukciójával szintén kimutatható a méretcsökkenés a poliandriás fejlődési ágak esetében. A poliandriás partimadarak tojásméret csökkenését korábban már többen felvetették (pl. Oring & Knudson 1972, Parmelee & Payne 1973, Graul 1974, Jenni 1974, Hildén 1975, Ross 1979), azonban vizsgálatunk volt az első, amely az elképzelést filogenetikai összehasonlító módszerek alkalmazásával igazolta.

A vizsgálat eredménye összhangban van azzal az elképzeléssel, hogy a poliandriás fajok nőstényei a kisebb méretű tojások révén csökkenthetik a tojásprodukciónak jelentős energetikai és fiziológiai költségeit. A tojásrakás költségének csökkentése többféle módon növelheti a tojók rátermettségét. Egyrészt csökkentheti a tojások létrehozásához szükséges időt, azaz képessé teheti a tojásokat arra, hogy rövidebb időközönként tudjanak új párt szerezni és azzal újabb fészekaljat rakni. Mivel poliandriában a párokért való versengés a nőstények között igen intenzív lehet (Reynolds 1987, Andersson 1994), a gyors párszerzés jelentősen növelheti a szaporodási sikert. Másrészt, az energetikai és fiziológiai költségek redukciója növelheti a tojók túlélési esélyeit (Monaghan & Nager 1997).

Eredményeink nem igazolták, hogy a poliandriás partimadaraknál más adaptációk is kialakultak a tojásrakási költség csökkentésére. A fészekaljméret nem különbözött az eltérő párzási rendszerű csoportok között. Ellentétben Ross (1979) vizsgálatával, arra sem találtunk bizonyítékot, hogy a poliandriás tojók testmérete nagyobb, mint a monogám vagy poligin fajoknál. Az eredmények különbözőségét magyarázhatják egyrészt módszertani különbségek: Ross vizsgálatában kisebb mintaszámmal dolgozott és nem használt filogenetikai kontrollt. Másrészt Ross arra alapozta elképzelését, hogy elemzéseiben nagyobb relatív tojásméret csökkenést talált a

tojók méretéhez képest, mint a hímek méretéhez képest. Ez azonban nem szükségszerűen jelez tojó méretnövekedést, hanem értelmezhető a poliandriás fajok hímjeinek evolúciós méretcsökkenésével is. Egyes eredményeink (az értekezésben nincs részletezve) valóban a hím testméret csökkenését jelzik a poliandriás fejlődési ágakban.

Elemzéseink nem támasztották alá, hogy a tojásméret csökkenést a bevezetőben ismertetett alternatív mechanizmusok jelentősen befolyásolnák. A tojások mérete nem függött össze a hímek testméretével, ami arra utal, hogy a hímek kotlási hatékonysága nem jelentős tényező a partimadaraknál a tojásméret evolúciójában. A vizsgált környezeti változók (fészkelési időszak hossza, fészkek kelési sikere) szintén nem mutattak korrelációt a tojásmérettel, annak ellenére, hogy potenciálisan befolyásolhatják az újrafészkelés gyakoriságát. Ennek oka részben az lehet, hogy a legtöbb partimadár esetében ezek az ökológiai tényezők nagy földrajzi és időbeli (pl. évek közötti) változatosságot mutatnak, ezáltal kevésbé konzisztens szelektív erőként működhetnek, mint a szaporodási rendszerrel szorosan összefüggő párszerzési versengés.

2. fejezet

A szexuális szelekció és az utódgondozás mortalitási költsége természetes madárpopulációkban²

Bevezetés

A hímek és nőtények mortalitási rátája sok állatfajban különböző. Például a legtöbb emberi populációra a férfiak nagyobb mortalitása jellemző, hasonlóan az emlősök nagy részéhez (Promislow 2003). Ennek következtében férfiak átlagos élettartama egyes népségekből akár 10-15 évvel rövidebb, mint a nőké (Maklakov 2008). A mortalitás ivari különbségét általában a nemek eltérő reprodukzív befektetésére vezetik vissza (Trivers 1972, Promislow 1992, 2003, Owens & Bennett 1994, Moore & Wilson 2002). Egyrészt, a párokért való versengés idő- és energiaigényes tevékenység, ami gyakran együtt jár a predációs kockázat növekedésével is (áttekintés: Andersson 1994, Roff 2002). Ezért várható, hogy az intenzív szexuális szelekció növeli a felnőttkori mortalitást, ami különösen a hímek esetében lehet gyakori (Tufvesson et al. 1999, McElligott & Hayden 2000). Másrészt az utódok gondozása is hasonló hatású lehet a szülők számára (Clutton-Brock 1991, Roff 2002), ami sok állcsoportban a nőtények esetében lehet jelentősebb. Tehát azt várhatjuk, hogy a szaporodás e két fontos komponense, a párszerzési versengés és az utódgondozás, biológiai értelemben vett költségeket ró az egyedekre: az aktuális szaporodási siker érdekében megnövelt udvarlási vagy gondozási intenzitás csökkenti a jövőbeni túlélés esélyét, ezzel a későbbi szaporodás lehetőségét is.

A szexuális szelekció és az utódgondozás mortalitási költségeit többen kutatták komparatív módszerekkel, azonban ezek a vizsgálatok ellentmondásos eredményekre vezettek. A vizsgálatok egy része igazolta, hogy a hímek közötti párzási versengés nagyobb hím mortalitással jár együtt egyes emlős és madár csoportokban (Promislow 1992, Promislow et al. 1992, 1994, Moore & Wilson 2002). Ezzel ellentétben Owens és Bennett (1994) vizsgálata nem igazolta madaraknál a szexuális szelekció mortalitási hatását, azonban kimutatta, hogy az utódgondozás intenzitásának ivari különbsége kapcsolatban van a mortalitás ivari különbségével. Ez alapján Owens és Bennett (1994) arra következtettek, hogy – legalábbis a madaraknál – a szaporodási költségek elsősorban az utódgondozáshoz köthetők, és ehhez képest a szexuális szelekció mortalitási következményei kevésbé jelentősek. A fenti vizsgálatok megállapításait a párszerzési versengés és az utódgondozás ivari különbségeinek vizsgálatára alapozták (azaz magyarázó változók e tulajdonságok hím – nőtény különbségei voltak). Ezért

²Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Liker, A. & Székely, T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59: 890-897.

eredményeik nem adnak felvilágosítást arról, hogy a mortalitási különbségeket főként a hímeket vagy nőstényeket érintő költségek generálják-e.

Ebben a vizsgálatban az volt a célunk, hogy a korábbiaknál részletesebb elemzéseket végezve pontosabb képet kapjunk a mortalitás ivari különbségének eredetéről. Vizsgálatunkat madarakon végeztük, amelyek ideálisak egy ilyen kutatás céljára, mivel sok faj esetében rendelkezünk ivar-specifikus mortalitási adatokkal vadon élő populációkból, és részletes ismereteink vannak számos faj/csoport párzási és utódgondozási viselkedéséről. Ez mellett a madarak szaporodási rendszerei rendkívül változatosak: előfordul monogámia, poliginia és poliandria, valamint az utódgondozás számos különböző változata (Lack 1968, Clutton-Brock 1991). Az összehasonlító vizsgálatok szempontjából szintén előnyös, hogy madarak esetében rendelkezünk egy átfogó molekuláris törzsfával (Sibley & Ahlquist 1990).

A vizsgálatban elsőként azt teszteltük, hogy a mortalitás ivari különbsége növekszik-e (i) a párzási versengés és (ii) az utódgondozás ivari különbségének növekedésével: amennyiben a szaporodási viselkedés ezen komponensei költségesek, ivari különbségük növekedésével a mortalitási különbség megfelelő irányú növekedését is várjuk. Ezt követően a párzási és gondozó viselkedés hatásait külön vizsgáltuk a hímek és tojók esetében, hogy eldönthessük, melyik ivar költségei alakítják elsődlegesen a mortalitási különbségeket. Az utódgondozás esetében külön vizsgáltuk a madarakra jellemző gondozás két fő szakaszát, a fiókák kelése előtti és utáni időszakot. Mivel a párzási és utódgondozási viselkedés fajok közötti változásai egymással is kapcsolatban vannak, ezért többváltozós komparatív elemzéseket végeztünk hatásaik különválasztására.

Módszerek

Adatgyűjtés

Publikált vizsgálatokból 194 faj (12 rend és 41 család) esetében gyűjtöttünk ivar-specifikus felnőttkori mortalitási adatokat, amely madarak esetében a legnagyobb ilyen jellegű adatbázis (az adatok forrásait az eredeti cikk elektronikus függeléke tartalmazza). Kizárólag természetes körülmények között végzett vizsgálatok eredményeit használtuk fel, amelyekben a hímek és nőstények éves mortalitási rátáit ugyanabban a populációban és azonos módszerrel mérték. Az adatgyűjtés során előnyben részesítettük a jelölés-visszafogás módszerekkel becsült mortalitási adatokat, azonban más módszerekkel végzett (pl. gyűrűzési megkerülések elemzésén vagy visszatérési gyakoriságon alapuló) vizsgálatok eredményét is felhasználtuk, ha egy fajnál nem találtunk jelölés-visszafogáson alapuló adatot. Madaraknál a visszafogási valószínűségben nem mutatható ki konzisztens ivari különbség (Martin et al. 1995), így nem valószínű, hogy a felhasznált adatok emiatt torzítottak. Az elemzések előtt a mortalitási adatokon logaritmus transzformációt végeztünk.

A párszerzési versengés és az utódgondozás intenzitásáról szintén publikált forrásokból gyűjtöttünk adatokat. A szexuális szelekció intenzitását három változóval jellemeztük: (1) a szociálisan poligám (azaz poligin vagy poliandriás párkapcsolattal rendelkező) egyedek arányával, külön a hímek és tojók esetében; (2) a hímek hereméretével (Dunn et al. 2001); valamint (3) a páron kívüli megtermékenyítésből származó (extra-pair fertilisation; EPF) utódok arányával (Griffith et al. 2002). A szociális poligámia gyakoriságánál az átlagos értéket használtunk, ha több populációból

volt adat, valamint az egyidejű és szekvenciális poligámiát összevontan kezeltük. Monogámnak (0% poligámia) tekintettük azokat a fajokat, amelyekben nem mutattak ki poligámiát. 35 elsődlegesen monogám fajban az irodalmi források szerint a poligámia „néhány esetben” előfordul, azonban pontos gyakorisága nem ismert. Ezeknél a fajoknál a poligámiát 0.1 %-nak tekintettük, mivel azoknál az „esetenként poligám” fajoknál, ahol gyakorisági adatokkal is rendelkezünk, ehhez közeli értékeket találtak (pl. szén cinege *Parus major*: 0.07%, karvaly *Accipiter nisus*: 0.1%; Dhont 1996, Newton 1986). Eredményeink nem változtak, ha ezeket a fajokat kizárólag monogámnak vettük. A lek párzási rendszerű fajok hímjeit 100 %-ban poliginnek vettük, mivel madaraknál feltehetőleg a lek rendszerekben legintenzívebb a hímek közötti párszerzési versengés (Payne 1984, Ligon 1999). Az adatokon minden változó esetében logaritmus transzformációt végeztünk.

Az utódgondozási intenzitás értékeléséhez a következő öt viselkedésformát vettünk figyelembe: fészeképítés, kotlás, fióka melengetése és etetése, ragadozó elleni védelem. Az hímek és tojók részvételét külön pontoztuk az öt viselkedés esetében, egy négyértékű skála alapján (0: nem gondoz; 1: a gondozás 1-33 %-át végzi; 2: a gondozás 34-66 %-át végzi; 3: a gondozás 67-100 %-át végzi). Pl. 100% tojó kotlás esetében a tojó pontja 3, a hímé 0. Ahol számszerű adat nem állt rendelkezésünkre, viszont értékelhető szóbeli leírás igen, ott ez alapján végeztük el a pontozást (pl. „a kotlás legnagyobb részét a tojók végzik” típusú információ alapján a tojó kotlási pontját 3-nak, a hímét 1-nek értékeltük; Owens & Bennett 1994). Az így kapott pontokat összegeztük (i) a kelés előtti időszakra (fészeképítés + kotlás; max. 6 pont) valamint (ii) a kelés utáni időszakra (fióka melengetés + etetés + védelem; max. 9 pont). A teljes gondozási időszakra kapott pontok (kelés előtti és utáni gondozás összege) jól egyeztek az utódgondozási intenzitás más módszerrel – a gondozás hossza alapján – végzett becslésével (hímek: $r_s = 0.533$, $P = 0.023$; tojók: $r_s = 0.837$, $P < 0.001$; $n = 17$ faj, Székely & Reynolds 1995 és Székely T. publikálatlan adatainak felhasználásával).

Az elemzésekben a szexuális szelekció és a gondozás intenzitása mellett figyelembe vettük a következő változókat, amelyek befolyásolhatják a mortalitást: hímek és tojók testmérete (átlagos tömeg, g), fekunditás (átlagos fészekaljméret \times fészekaljak száma/év), fióka fejlődési típusa (0: fészekhagyó, 1: köztes típusú, 2: fészeklakó), földrajzi elterjedés fészkeléskor (0: arktikus vagy antarktikus, 1: északi vagy déli mérsékelt öv, 2: trópusi). A testtömeg és fekunditás adatokon logaritmus transzformációt végeztünk.

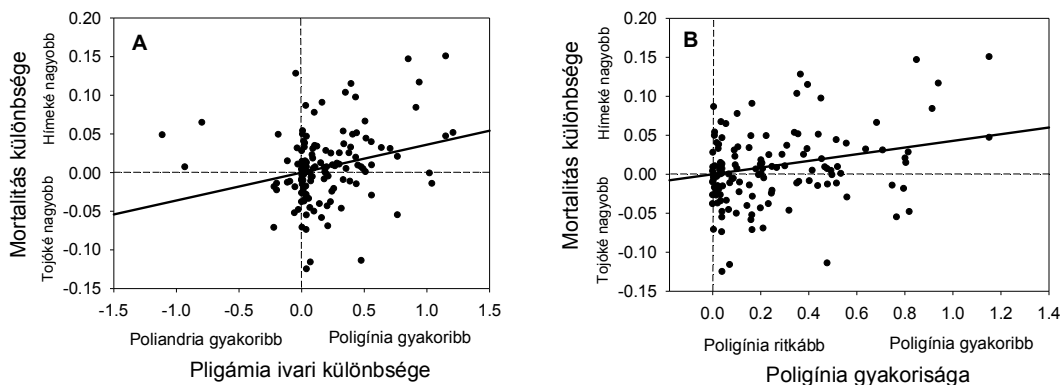
Összehasonlító elemzések

A statisztikai elemzésekben a független kontraszt módszert használtuk a fajok közötti filogenetikai kapcsolatok figyelembevételére (Felsenstein 1985; a módszer lényegének leírása az értekezés 1. fejezetében található). A kontrasztokat a CAIC 2.6 programmal számítottuk (Purvis & Rambaut 1995). A kontrasztok számításához használt törzsfán a nagyobb taxonómia egységek (rendek, családok) filogenetikai kapcsolatait Sibley és Ahlquist (1990) molekuláris törzsfája szerint adtuk meg, a fajszintű kapcsolatok meghatározáshoz pedig más vizsgálatok eredményeit is felhasználtuk (a részletes törzsfá az eredeti cikk elektronikus függelékében található). Az elemzésekben az ághosszakat egységnyinek tekintettük. A különböző változóknál az ivari különbségeket úgy számítottuk ki, hogy a hím tulajdonságra számolt kontraszt értékéből kivontuk a nőstény tulajdonságra számolt kontraszt értékét; pl. a mortalitási különbség esetében: $\log_{10}(\text{hím mortalitás})$ kontraszt – $\log_{10}(\text{tojó mortalitás})$ kontraszt. A mortalitás kapcsolatát a szexuális szelekció és a gondozás intenzitásával többváltozós módszerrel

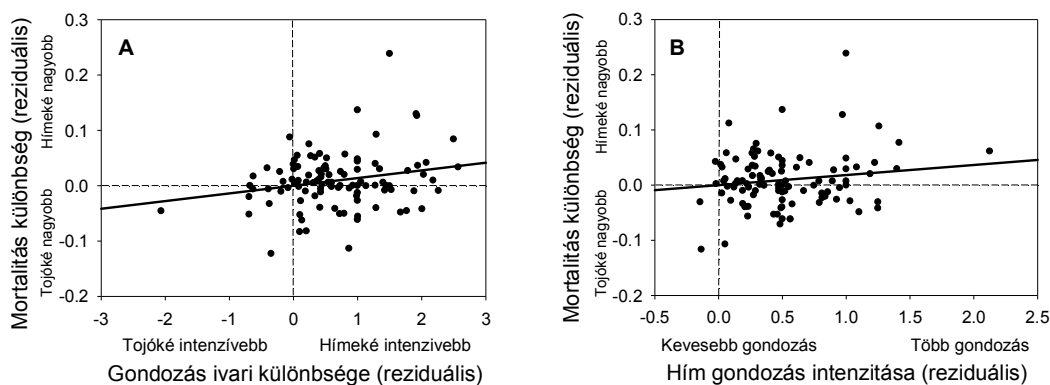
(a zavaró változók hatásait is figyelembe véve) vizsgáltuk, origón átvezetett lineáris regressziós modellek alkalmazásával (Harvey & Pagel 1991, Garland et al. 1992). A mortalitás ivari dimorfizmusát (függő változó) elsőként a szexuális szelekció és a gondozás intenzitásának ivari dimorfizmusával vetettük össze (1. modell). Ezt követően külön vizsgáltuk a hímek (2. modell) és a nőstények (3. modell) esetében, hogy az adott ivarnál becsült szexuális szelekciós és gondozási intenzitás (tehát nem ezek ivari különbsége) kapcsolatban van-e a mortalitási különbséggel. Az elemzések statisztikai tulajdonságainak (a reziduálisok eloszlásának) javítása céljából a tesztekből kihagytuk azokat a kontrasztokat, amelyek az adott teszt magyarázó változója esetében zéró értékkel rendelkeztek (Owens & Bennett 1997; a mintaszámok ezért kisebbek, mint a fajok száma alapján várt maximális kontraszt-szám), és az ábrákon is ezekkel az adatokkal szerepelnek az eredmények; a vizsgálat konklúziói azonban nem változtak, ha az összes kontraszt szerepelt az elemzésekben.

Eredmények

A tojó madarak átlagos éves mortalitása (0.364 ± 0.01) szignifikánsan magasabb a hímek mortalitásánál (0.328 ± 0.01 ; páros Wilcoxon teszt, $Z= 6.134$, $n= 194$ faj, $P< 0.001$). A mortalitás ivari dimorfizmusát (i) a szexuális szelekció és (ii) az utódgondozás ivari dimorfizmusának növekedésével (1. táblázat, 1. modell; 5A és 6A ábrák): például a tojókhöz viszonyítva gyakoribb hím poligámia (vagy intenzívebb hím gondozás) irányában bekövetkezett evolúciós változásokat a nagyobb hím mortalitás irányába történő változások kísérik. A szexuális szelekció intenzitását mérő változók közül ezt a kapcsolatot a poligámia gyakorisága és – marginálisan nem szignifikáns trend szinten – a hímek heremérete mutatta. Az utódgondozás két időszak között csak a kelés utáni gondozás intenzitása mutatott kapcsolatot a mortalitás dimorfizmusával.



5. ábra A mortalitás ivari különbségének kapcsolata a (A) poligámia gyakoriságának ivari különbségével, és (B) a hím poligínia gyakoriságának változásával. Az ábrán kontrasztok, valamint illusztrációs céllal a kétváltozós lineáris regresszió egyenesei szerepelnek.



6. ábra A mortalitás ivari különbségének kapcsolata a (A) kelés utáni gondozás ivari különbségével, és (B) a kelés utáni hím gondozás intenzitásával. Az ábrán reziduális kontrasztok, valamint illusztrációs céllal a kétváltozós lineáris regresszió egyenesei szerepelnek. A reziduális kontrasztokat a poligámia gyakoriságának hatására kontrollálva számítottuk.

1. táblázat A mortalitás ivari különbségének kapcsolata a szexuális szelekció és az utódgondozás intenzitásával madaraknál. A táblázat a független kontrasztok regressziós elemzésének végső modelljeit mutatja. Az 1. modell a szexuális szelekció és a gondozás ivari különbségét, a 2. modell ugyanezen változók hímekre számolt kontrasztjait, a 3. modell pedig tojókra számolt kontrasztjait tartalmazta kiindulási változóként. A kezdeti modellekben a többi magyarázó változó is szerepelt (kivéve: fekunditás és tojó testméret [2. modell], hereméret és hím testméret [3. modell]). A nem szignifikáns hatásokat egyenkénti kiléptetéses (backward stepwise) módszerrel elimináltuk. A táblázatban a parciális regressziós koefficiensek (r_p) és az ezekhez tartozó P értékek szerepelnek. A modellből kizárt változók a táblázat lábjegyzetében vannak felsorolva.

Prediktor változók	r_p	P
1. modell ¹		
poligámia gyakoriság ivari különbsége	0.300	0.014
kelés utáni gondozás ivari különbsége	0.259	0.027
hereméret	0.208	0.063
testméret ivari dimorfizmusa	-0.307	0.009
2. modell ²		
hím poligínia gyakorisága	0.270	0.013
kelés utáni hím gondozás intenzitása	0.259	0.017
3. modell ³ -		

¹ 1. modell: $r^2=0.139$, $n=95$ kontraszt, $P=0.008$. Kizárt változók: kelés előtti gondozás ivari különbsége, hím testméret, fekunditás, földrajzi elterjedés, fióka fejlődési típus.

² 2. modell: $r^2=0.088$, $n=95$ kontraszt, $P=0.014$. Kizárt változók: kelés előtti hím gondozás, hereméret, hím testméret, földrajzi elterjedés, fióka fejlődési típus.

³ 3. modell: egyetlen vizsgált változó sem mutatott szignifikáns kapcsolatot a mortalitás ivari különbségével.

A fenti kapcsolatok többféle módon létrejöhetnek: a szexuális szelekció és gondozás költsége jelen lehet mindkét ivarnál, vagy csak az egyikre korlátozódhat. Az ivarspecifikus elemzések azt mutatták, hogy a mortalitás ivari különbsége nő, ha a hímek ivari versengésének és kelés utáni gondozásának intenzitása növekszik (1. táblázat, 2. modell; 5B és 6B ábrák). A tojók ugyanezen szaporodási tulajdonságainak változása

azonban nem függött össze a mortalitás dimorfizmusának változásaival (poliandria gyakorisága: $r= 0.081$, $P= 0.470$, kelés utáni gondozás intenzitása: $r= -0.051$, $P= 0.671$, $n= 97$ kontraszt).

A többi ökológiai és életmenet változó általában nem mutatott kapcsolatot a mortalitás ivari különbségével. Egyedül az 1. modellnél kaptunk szignifikáns eredményt a testméret ivari dimorfizmusának hatására (1. táblázat).

Diszkusszió

Eredményeink igazolták, hogy a madarak szaporodási viselkedésének két fontos komponense, a párszerzésért folytatott versengés és az utódgondozás, költséges a felnőttkori mortalitási ráta növelése révén. A többváltozós elemzések eredménye azt mutatja, hogy e két szaporodási viselkedésnek egymástól független hatásai (is) vannak. Mivel elemzéseinkben kontrolláltunk több olyan életmenet-tulajdonságra és ökológiai tényezőre, amelyek jelentősen befolyásolják a madarak mortalitását (Sæther 1989, Johnston et al. 1997, Nager et al. 2001, Bennett & Owens 2002, Roff 2002) ezért valószínű, hogy eredményeink a szaporodási viselkedés és a mortalitás tényleges kapcsolatát tükrözik.

A mortalitás ivari különbsége a szexuális szelekció intenzitását mérő változók közül a poligámia gyakoriságával mutatta a legerősebb kapcsolatot, míg a spermium-kompetíció intenzitását mérő változók (hereméret, EPF gyakoriság) esetében nem kaptunk konzisztens eredményt. Ez alátámasztja Trivers (1972) véleményét, miszerint a párkapcsolaton kívüli megtermékenyítésen keresztül folyó versengés mortalitási költsége kevésbé lehet jelentős a szexuális kompetíció más formáihoz képest. (Megjegyzendő azonban, hogy az EPF gyakoriság esetében alacsonyabb mintaszámokkal kellett dolgoznunk, ami csökkentette a tesztek erejét). A poligámia fokának növekedésével számos olyan párszerző viselkedés intenzívvé válik, ami magyarázhatja a poligám ivar mortalitásának növekedését (pl. fizikai küzdelem, udvarlási viselkedésformák gyakorisága, jelzések feltűnősége stb.). Például a madarak színezete és mortalitása közötti kapcsolat komparatív vizsgálatának eredményei konzisztensek egy ilyen mechanizmussal (Promislow et al. 1992, 1994, Huhta et al. 2003). Ugyancsak fontos lehet a parazita fertőzöttség hatása, amit – legalábbis emlősöknél – alátámaszt a poligin fajoknál talált magasabb parazita prevalencia (Moore & Wilson 2002).

Vizsgálatunk csak a kelés utáni utódgondozó viselkedések esetében mutatott ki összefüggést a mortalitással. Ez kapcsolatban lehet azzal, hogy ezen viselkedésformák (pl. a fiókák ragadozó elleni védelme, ami sok fajnál igen intenzív) nagyobb kockázattal járnak, mint az általunk figyelembe vett kelés előtti gondozási formák (fészeképítés, kotlás). Owens és Bennett (1994) eredményei szintén arra utalnak, hogy a különböző utódgondozási formák mortalitási költsége eltérő.

A hímek és nőstények viselkedésének külön végzett elemzése azt mutatta, hogy a mortalitás ivari különbségének fajok közötti változatosságát elsősorban a hímek párszerzési versengésének és utódgondozásának változásai magyarázzák. Ennek oka egyelőre nem világos. Lehetséges, hogy e viselkedésformák költsége ténylegesen jelentősebb a hímek esetében, pl. mivel a hímek intenzívebben végzik ezeket, vagy érzékenyebbek energetikai és/vagy élettani következményeikre. Másrészt lehetséges, hogy a hímek esetében nagyobb a fajok közötti változatosság (lásd az értekezés 3. fejezetének eredményeit), ami segíthette a mortalitási hatások kimutatását.

Vizsgálatunk az eddigi legátfogóbb, nagyrészt modern mortalitás-becslő technikákon alapuló mintán megerősítette azt a korábbi eredményt, hogy madaraknál a tojók átlagos felnőttkori mortalitása nagyobb, mint a hímeké (Lack 1968, Promislow et al. 1992, Owens & Bennett 1994). Ezt általában azzal magyarázták, hogy a legtöbb madárfajban a tojók gondoznak többet (pl. Bennett & Owens 2002). Legalább két okból nem értünk egyet ezzel a magyarázattal. Egyrészt, komparatív elemzésünk nem igazolta az utódgondozás intenzitása és a mortalitás közötti kapcsolatot a tojók esetében (lásd előző bekezdést). Másrészt az emlősöknél főként vagy kizárólag a nőtények gondoznak, ennek ellenére a magasabb hím mortalitás az általános (pl. Promislow 1992, Moore & Wilson 2002). A madarak és emlősök ellentétes ivar-specifikus mortalitási mintázata legalább két hipotézissel konzisztens. Egyrészt, a különbség oka lehet a hímek közötti szexuális versengés intenzitásának különbözősége: a legtöbb madárfaj szociálisan monogám, ezért a szexuális versengés intenzitása feltehetően kisebb, mint az emlősöknél, ahol a legtöbb faj esetében a hímek poligínek. Ezzel az elképzeléssel összhangban van az tény is, hogy egyes poligín madárfajokra az emlősökre emlékeztető mortalitási mintázat (azaz alacsonyabb hím túlélés) és nőtények irányába eltolt ivararány jellemző (Mayr 1939, Lack 1968). A másik elképzelést Trivers (1985) vetette fel: szerinte a heterogametikus ivar (madaraknál a tojók, emlősöknél a hímek) esetében a káros recesszív mutációk kifejeződésének esélye nagyobb, mint a homogametikus ivar esetében, ami növelheti az előbbieket relatív mortalitását („unguarded X chromosome” hipotézis). Habár ez az elképzelés jól illik a madarak és emlősök esetére, explicit tesztelése (pl. eltérő ivari kromoszóma rendszerű csoportok összehasonításával) egyelőre még várat magára.

3. fejezet

Szülői konfliktus vizsgálata madaraknál: a fejlődési mód, a klíma és a párszerzési esély hatásai³

Bevezetés

A szülők az utódok gondozása révén növelni tudják azok túlélési esélyeit. Az ivarok evolúciós érdeke azonban gyakran különböző a szaporodás során (Trivers 1972, Parker 1979, Chapman et al. 2003, Arnqvist & Rowe 2005). Amíg a gondozás előnyei közösek a partnerek számára (a felnevelt utódok révén szerzett fitnesznyereség), addig a szaporodás költségeit egyedileg viselik (lásd pl. az értekezés 2. fejezetét; Lessells 1999, Balshine et al. 2002). Ennek következtében mindegyik szülő számára előnyös, ha a partner végzi az utódgondozás nagyobb részét (Houston et al. 2005). Ez a konfliktus „evolúciós kötéllhúzás” eredményez a hímek és nőstények között (ki gondozzon többet?), aminek eredményeképpen negatív korrelációt várunk a hímek és nőstények utódgondozási befektetése között: ahol sokat gondoz a nőstény, keveset gondoz a hím (Houston & Davies 1985, Arnqvist & Rowe 2005, Thomas et al. 2007). Annak feltárása, hogy milyen tényezőktől függ a szülők közötti konfliktus intenzitása és megoldása, fontos lépést jelent az utódgondozási és párzási rendszerek evolúciójának megértése felé (Reynolds 1996, Székely et al. 2000).

Madaraknál az utódok által igényelt gondozás intenzitása az egyik legfontosabb tényező, ami szülők közötti konfliktust befolyásolhatja (Silver et al. 1985, Starck & Ricklefs 1998). A szükséges gondozás intenzitása és hossza nagyban függ a fiókák fejlődési típusától (Lack 1968, King 1974, Bennett & Owens 2002): a fészekhez kötött, önálló helyváltoztatásra és táplálkozásra képtelen fészeklakó fiókák jóval több gondozás igényelnek, mint az önállóan mozgó és táplálkozó fészekhagyó fiókák. Ezért azt várhatjuk, hogy a fészeklakó fajoknál a szülők általában együttműködnek a gondozás során (mivel mindkettőjük munkája szükséges a sikeres szaporodáshoz), míg a fészekhagyó madaraknál valamelyik ivar beszüntetheti a gondozást és új pár szerzésére fordíthatja idejét – tehát a fészekhagyó madaraknál várhatóan erősebb a szülők közötti konfliktus, mint a fészeklakóknál (Orians 1969, Temrin & Tullberg 1995).

A fizikai és szociális környezet ugyancsak hatással lehet a konfliktus intenzitására. A szaporodás alatti körülmények, pl. a fészkelőterület klímája, jelentősen befolyásolhatja a szülők együttműködésének mértékét: például hidegebb környezetben mindkét szülő gondozására szükség lehet a tojások és fiókák melegen tartásához, míg enyhébb klimatikus viszonyok között ezt egy szülő is elláthatja. A szociális környezet

³Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: 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.

legnyilvánvalóbban a párszerzési esélyen keresztül befolyásolhatja a konfliktus mértékét (Keenleyside & Mackereth 1992, Ahnesjö 1995, Balshine-Earn 1997, Balshine-Earn & Earn 1998, McNamara et al. 2000, Barta et al. 2002): ha például valamelyik ivar tagjai között a populációban sok párnélküli, szaporodóképes egyed van, akkor a másik ivar egyedeinek evolúciós értelemben megérheti az utódgondozás helyett párszerzésbe allokálni szaporodási erőfeszítésüket. (Természetesen az utódgondozás csökkentése csak akkor lehetséges, ha a partner képes/hajlandó a gondozás átvállalására). Ezért erősebb szülői konfliktust várunk azokban a fajokban, ahol valamelyik ivar egyedei számára az újrapárosodás esélye nagy.

Ebben a vizsgálatban 193 madárfaj adatait elemeztük, hogy miként befolyásolja a fiókák fejlődési módja, a fészkelőterület klímája, és a párszerzési esély az utódgondozás mintázatát. Filogenetikai összehasonlító módszerrel teszteltük, hogy (i) milyen kapcsolat van a hímek és nőtények utódgondozási intenzitása között, valamint azt, hogy (ii) a fenti tényezők hogyan befolyásolják a szülői konfliktus intenzitását, amit a hím és nőtény gondozás különbségével mértünk. Ugyancsak vizsgáltuk, hogy e három tényező milyen interakciókon keresztül hat a gondozásra.

Módszerek

Adatgyűjtés

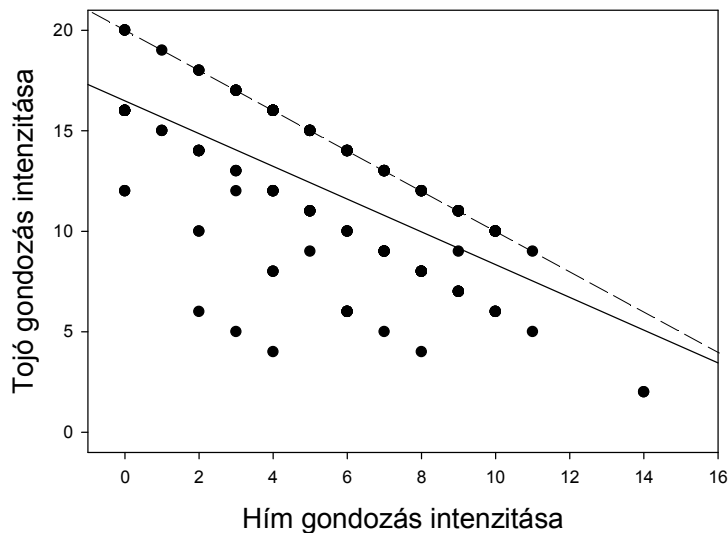
Az elemzések egy korábbi vizsgálatunkban létrehozott adatbázison alapultak (Liker & Székely 2005; 2. fejezet), amelyből 193 faj utódgondozási és párszerzési viselkedésének adatát használtuk fel (az adatok forrásait a fenti cikk elektronikus függelék tartalmazza). Az utódgondozó viselkedés intenzitásának pontozására a 2. fejezetben bemutatott módszer módosított változatát használtuk. Az utódgondozást öt komponensre bontottuk fel (fészkeképítés, kotlás, fióka melengetése és etetése, ragadozó elleni védelem), és a korábbi vizsgálatához hasonlóan ezen viselkedések esetében pontoztuk a hímek és tojók részvételét, egy ötértékű skála alapján (0: nem gondoz; 1: a gondozás 1-33 %-át végzi; 2: a gondozás 34-66 %-át végzi; 3: a gondozás 67-99 %-át végzi; 4: a gondozás 100 %-át végzi). A maximális intenzitású gondozás pontszáma tehát mindkét ivar esetében 20 volt. A tojó és hím összesített gondozási intenzitása maximálisan szintén 20 pont lehetett, azonban ennél kisebb értéket is felvehetett, ha valamelyik gondozási forma (pl. fiókaetetés) nem fordul elő a fajnál. Az ivar-specifikus pontokból számoltuk a gondozás ivari különbségét (hím pontok – tojó pontok). A párszerzési esély mérésére a poligámia gyakoriságát használtuk, melyeket tojók és hímek esetében külön határoztunk meg. A poligámia gyakorisága alapján a fajokat öt csoportba soroltuk: 0: nincs poligámia, 1: ritka poligámia (0.1-1%), 2: nem gyakori poligámia (1-5 %), 3: közepesen gyakori poligámia (5-20%), és 4: gyakori poligámia (>20%). A kategóriákba sorolást azért alkalmaztuk, mivel egyes „ritkán poligám” fajokban nem volt pontos adat a poligámia gyakoriságára (2 fejezet).

A fajok fiókák fejlődési módja szerinti csoportosításánál Temrin és Tullberg (1995) felosztását követtük, és két csoportot különböztettünk meg: fészeklakókat (helyhez kötött, csupasz vagy pehelytollas fióka; a 2. fejezetben használt átmeneti csoportot ide soroltuk) és fészekhagyókat (mobilis, pehelytollas fióka). A fészkelőterület klimatikus körülményeit az Orme és munkatársai (2005) által használt elterjedési térképek alapján határoztuk meg: kiszámítottuk, hogy az elterjedési terület mekkora része esik trópusi vagy szubtrópusi (0-30°), mérsékelt (30-60°), vagy sarki

(60-90°) klimatikus zónába, majd a fajokat három csoportba soroltuk aszerint, hogy melyik klimatikus zónába van a legnagyobb része az elterjedési területnek. Hasonló, elterjedésen alapuló besorolásokat gyakran használnak a klimatikus viszonyok jellemzésére, mivel általánosságban a sarkok felé haladva rövidül a szaporodási időszak és a klíma egyes aspektusai (pl. hőmérséklet) kevésbé kedvezőek a madarak szaporodása szempontjából, mint a trópusi területeken.

Összehasonlító elemzések

Az adatokon kétfajta elemzést végeztünk. Az elsőben azt vizsgáltuk, hogy van-e valamilyen általános kapcsolat a hím gondozás intenzitása és a tojó gondozás intenzitása között a vizsgált fajok körében. Ebben az elemzésben a hím gondozás volt a modell függő változója, a tojó gondozás pedig a magyarázó változó. A második elemzésben a fióka fejlődési mód, a klíma és a párszerzési esély gondozási mintázatokra gyakorolt hatását teszteltük. Ebben a modellben a gondozás ivari különbsége volt a függő változó (a pozitív értékek intenzívebb hím gondozást, a negatív értékek intenzívebb tojó gondozást jelentenek), a hím és tojó poligámia gyakoriságok kovariánsként, a fióka fejlődési típus és a klimatikus besorolás pedig faktorként szerepeltek; a faktorok és a kovariánsok közötti kétutas interakciók szintén szerepeltek a modellben. A filogenetikai kapcsolatokra kontrollált összehasonlító elemzéseket PGLS (Phylogenetic Generalized Least Squares) módszerrel végeztük, amely általánosabb keret biztosít a fajok közötti korrelatív vizsgálatok számára, mint a független kontraszt módszer (utóbbi a PGLS egyik speciális esete), és flexibilisebb modellépítést tesz lehetővé (Pagel 1999, Freckleton et al. 2002). Az elemzésekhez a 2. fejezetben bemutatott törzsfát használtuk.



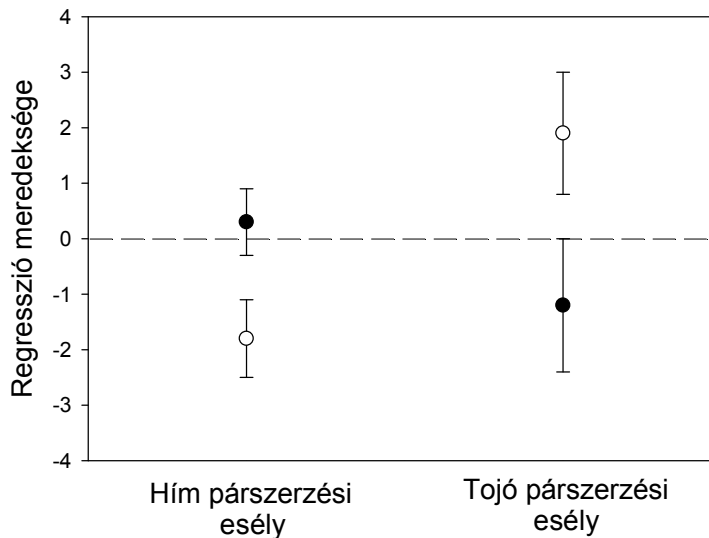
7. ábra A hím és tojó gondozási intenzitása közötti kapcsolat madaraknál. Az adatpontok egy vagy több (azonos értékkel szereplő) fajt jelentenek. A folytonos vonal a regressziós egyenes, a szaggatott vonal a maximális hím+tojó gondozási intenzitást reprezentálja, azaz amikor az egyik ivar teljesen kompenzálja a másik ivar gondozásában bekövetkezett változást.

Eredmények

A hím és tojó gondozás intenzitása között negatív korrelációt találtunk, azaz azokban a fajokban, ahol a hímek keveset fektettek a gondozás különböző formáiba, ott a tojó gondozás intenzívebb volt, és *vice versa* ($F_{1,192} = 83.93$, $P < 0.0001$; 7. ábra). E kapcsolat elsősorban a hím gondozás változatosságában gyökerezik: a hímek gondozási intenzitásának fajok közötti varianciája nagyobb volt, mint a tojóké (filogenetikailag kontrollált variancia arány teszt: $F_{192,192} = 1.349$, $P < 0.02$). Ez mellett a hímek és tojók által együttesen elért, összesített gondozás intenzitása szorosabban korrelált a hím gondozás intenzitásával ($r = 0.612$, $n = 193$, $P < 0.0001$), mint a tojó gondozás intenzitásával ($r = 0.260$, $n = 193$, $P < 0.001$). Ennek az volt a fő oka, hogy sok fajnál a hímek nem vesznek részt bizonyos gondozási formákban.

Mi határozza meg az ivarok egymáshoz viszonyított gondozási intenzitását? Az utódgondozás ivari különbsége szoros kapcsolatot mutat mindkét ivar párszerzési esélyével (2. táblázat), és amint a szignifikáns interakciók jelzik, e kapcsolat különbözik az eltérő fióka fejlődési típusú csoportok között (mindkét ivar esetében). A fészekhagyó fajoknál – a várakozásnak megfelelően – mindkét ivar esetében csökkent a gondozás intenzitása a párszerzési esély növekedésével (8. ábra); ezzel ellentétben a fészeklakó fajok hímjeinél ez a kapcsolat nem volt szignifikáns, míg a tojók esetében egy marginálisan szignifikáns ellentétes irányú kapcsolatot találtunk.

A fióka fejlődési típusnak és a klímának önmagában nem volt hatása a gondozás ivari különbségére. A klíma a hím párszerzési eséllyel mutatott egy gyengén szignifikáns interakciót.



8. ábra Az utódgondozás ivari különbségének kapcsolata a hím és tojó párszerzési eséllyel fészekhagyó (üres körök) és fészeklakó (kitöltött körök) madarak esetében. A körök a lineáris regressziós kapcsolat meredekségét mutatják, a hibahatárok a 95 %-os konfidencia intervallumot jelzik. Hímek esetében negatív, tojók esetében pozitív meredekség jelzi, ha az adott ivar gondozási intenzitása csökken a párszerzési esély növekedésével.

2. táblázat A fióka fejlődési típus, a klíma és a párszerzési esély kapcsolata a gondozás ivari különbségével (függő változó). PGLS modell, a hatások és interakciók tesztelése szekvenciálisan történt ($n=193$ faj).

Prediktor	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
Hím párszerzési esély (HPE)	1	120.86	120.86	149.39***
Tojó párszerzési esély (TPE)	1	18.49	18.49	22.85***
Fióka fejlődési típus (F)	1	1.17	1.17	1.44
Klíma (K)	2	3.39	1.70	2.09
HPE × F	1	18.02	18.02	22.28***
HPE × K	2	5.75	2.87	3.55*
TPE × F	1	32.39	32.39	40.03***
TPE × K	2	0.28	0.14	0.17
Hiba	183	148.05	0.81	

* $P < 0.05$, *** $P < 0.001$

Diszkusszió

Eredményeink igazolták, hogy a hímek és nőtények utódgondozási intenzitása között negatív korreláció van a madárfajok nagy taxonómiai változatosságot átfogó mintájában. Ez összhangban van azzal a hipotézissel, hogy a fajok körében jelenleg látható gondozási mintázat az ivarok közötti konfliktusból származó „evolúciós kötélhúzás” eredménye, amely során egyik vagy másik ivar a partner rovására csökkenti utódgondozási ráfordítását. Reynolds és Székely (1997) valamint Thomas és Székely (2005) hasonló eredményeket kapott partimadarakon (*Charadrii* alrend) végzett vizsgálataikban. Az eredményekből úgy tűnik, hogy a két szülőből származó összesített utódgondozás intenzitása elsősorban a hímek részvételén múlik, amely egyúttal variábilisabb is, mint a tojó gondozás. E különbséget a korábbi elméleti munkák prediktálták (Trivers 1972, Clutton-Brock 1991, Queller 1997), azonban ez az első vizsgálat, ami madaraknál igazolta meglétét. Ezen ivari különbség arra is utal, hogy a szelekció madaraknál elsősorban a hímek gondozására hatva eredményezhet intenzívebb utódgondozást.

Vizsgálatunk egyik legfontosabb eredménye, hogy az ivari konfliktus intenzitása (a gondozás ivari különbségével mérve) erősebbé válik akkor, ha valamelyik ivar esetében nő a párszerzés esélye, és hogy ez a kapcsolat függ a fiókák fejlődési módjától. Ahogyan várható, a párszerzési esély csak akkor befolyásolja a szülők gondozási szerepvállalását, ha a fiókák felnevelési esélye valamelyik szülő csökkentett gondozása mellett is elég nagy, tehát elsősorban a mobilis és önállóan táplálkozó fiókájú fészekhagyó fajokban. Az eredményekből úgy tűnik, hogy a hímek és tojók – legalábbis a fészekhagyó fajokban – azonos stratégiát követnek a párszerzési esély növekedésére adott reprodukív döntéseikben (azaz csökkentik gondozásukat).

A fészeklakó és fészekhagyó fajok hímjei és nőtényei egyaránt változatosságot mutatnak a gondozás intenzitásában, de úgy tűnik, hogy e változatosság nem teljesen azonos fajok közötti különbségeken alapul. Például az eltérő fejlődési módú csoportok, vagy az ivarok különbözhetnek abban, hogy milyen gondozási viselkedésekbe fektetnek maximális erőfeszítést, és hogy mennyire konzisztens a gondozás intenzitása a szaporodás különböző fázisaiban (pl. a fiókák kelése előtt és után). Ezek a különbségek potenciálisan befolyásolhatják a gondozás és a poligámia közötti kapcsolatot, például azáltal, hogy behatárolják, hogy egy egyed mikor próbálkozhat új párok keresésével (Ketterson & Nolan 1994, Schwegmeyer et al. 1999). Az újrapárosodás időzítésének

ilyen limitáltsága azután hatással lehet arra, hogy az egyedek a poligámia milyen változataiban szaporodnak, pl. különbségeket okozhatnak az ivarok vagy a fejlődési típusok között a szimultán és szekvenciális poligámia, vagy a párkapcsolaton kívüli párzások előfordulási gyakoriságában. Talán ilyen különbségek magyarázzák, hogy a fészeklakó fajoknál a tojók inkább növelni látszottak gondozásukat a párszerzési esély növekedésével. Ha a fészeklakóknál a párkapcsolaton kívüli párzások gyakorisága is nő a poliandria gyakoriságával, akkor a hímek az apaság csökkenő biztonsága miatt kevesebbet gondozhatnak ezekben a fajokban (Møller & Birkhead 1993, Whittingham & Dunn 1998, Fishman & Stone 2004).

Érdekes módon a gondozási mintázat nem volt szoros kapcsolatban a fészkelési terület klimatikus viszonyaival. Ez egyrészt arra utalhat, hogy az ökológiai viszonyok kevésbé jelentős hatással vannak a szülői konfliktusokra, mint a szociális környezet, amint azt egyes kutatók feltételezik (pl. Arnqvist & Rowe 2005). Másrészt lehetséges, hogy az általunk használt megközelítéssel nem sikerült kellőképpen érzékenyen megfogni az ökológiai környezet változatosságát. A későbbi vizsgálatokban érdemes lenne specifikusan tesztelni a szaporodási rendszerek szempontjából lényeges ökológiai változók hatásait, amilyen pl. az élőhely típusa (Verner & Willson 1966) és átlaghőmérséklete (Ahnesjö 1995), a szaporodáshoz szükséges erőforrások mennyisége és eloszlása (Orians 1969, Emlen & Oring 1977, Ahnesjö et al. 2001), valamint az utódok értékét befolyásoló fészekalj és fióka predáció kockázata (Kosztolányi et al. 2006).

Mit mondhatunk ezen eredmények alapján a szülői konfliktus és a szexuális szelekció viszonyáról? Úgy tűnik, hogy e két jelenség egymással együtt jár, és legalább részben ugyanazok a tényezők irányítják intenzitásukat. A szülői konfliktus intenzitása akkor a legnagyobb, ha a két ivar érdeke leginkább eltér abban, hogy mennyit fektessenek a gondozásba. Ez akkor fordul elő, ha a párszerzés relatív nyeresége legalább az egyik (esetenként mindkét) ivar számára nagy, azaz megéri a gondozást csökkenteni. Ebben a helyzetben a szexuális szelekció intenzitásának növekedése is várható: ha valamelyik ivar egyedei fokozott mértékben a párkeresésbe fektetnek, ez növelni fogja a párzási versengés erősségét. Tehát mind a szülői konfliktust, mind a szexuális szelekció erősségét a gondozás/párkeresés alternatívák relatív nyereségei határozzák meg. Így azok az ökológiai és szociális tényezők, amelyek a gondozás nyereségét csökkentik (pl. utód kisebb igénye) és a párkereső viselkedés nyereségét növelik (pl. szabad partnerek gyakorisága) a szülői konfliktus és a szexuális szelekció intenzitását egyaránt fokozzák. Maximális intenzitásuk azokban a fajokban várható, ahol a gondozás beszüntetésének kis költsége és párkeresés potenciálisan nagy nyeresége együtt jár – amint azt vizsgálatunkban a gondozási típus és párszerzési esély együttes hatása is jelzi.

4. fejezet

A partimadarak melanin-alapú színezetének kapcsolata az udvarlási viselkedéssel⁴

Bevezetés

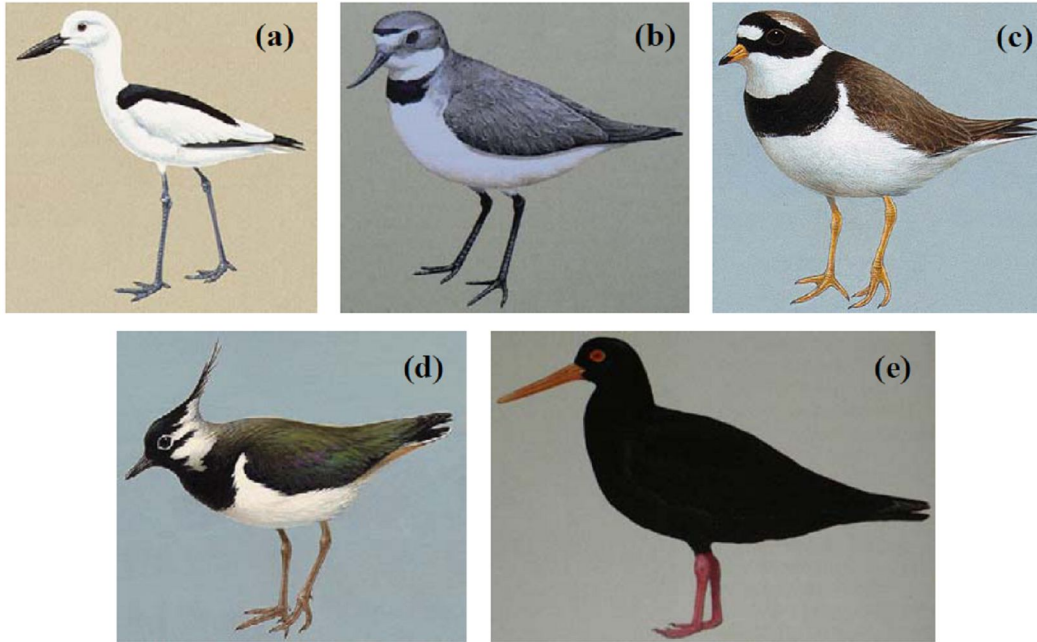
A tollazat melanin-alapú színezete gyakori a madarak körében (Andersson 1994, Savalli 1995). Két fő típusát az eumelanin által kialakított fekete-sötétbarna színek, és a feomelanin általa létrehozott vöröses-sárgásbarna színek alkotják (Jawor & Breitwisch 2003). Gyakorisága ellenére adaptív értékéről, fajok közötti változatosságának okairól keveset tudunk. A madarak más színezeti típusainak, pl. a karotin-alapú és a strukturális színeknek az evolúciója jobban ismert: mindkettő esetében az ivari dikromatizmus (a hímek és tojók különbsége az adott színezet intenzitásában és/vagy kiterjedtségében) fajok közötti változatossága szoros kapcsolatot mutat a szexuális szelekció intenzitásával (Owens & Hartley 1998, Badyaev & Hill 2000), tehát párszerzéshez kapcsolódó funkcióval rendelkeznek. A pigmentálatlan, fehér tollazat kiterjedtsége ezzel szemben a csapatos életmódhoz kapcsolódik (Brooke 1998, Beauchamp & Heeb 2001). Összességében a korábbi összehasonlító vizsgálatok eredményei arra utaltak, hogy a melanin színezet kialakulásában a szexuális szelekció feltehetőleg nem játszik jelentős szerepet (Owens & Hartley 1998, Badyaev & Hill 2000).

A partimadarak körében a lilék és rokon fajaik (*Charadriida* csoport) kiváló lehetőséget kínálnak a melanin-alapú színezet kutatására, mivel rendkívül nagy változatosságot mutatnak e színezeti elemek előfordulásában. A fajok tollazatának melanizáltsága a fehértől (teljesen pigmentálatlan) a teljesen feketéig terjed (9. ábra). A liléknél a fekete színezet leggyakrabban a fejen és a begyen fordul elő (pl. folytonos sáv vagy szimmetrikus foltok formájában), és általában a szaporodási időszakot megelőző vedlés alatt alakul ki (del Hoyo et al. 1996). Ez az időzítés arra utal, hogy a melanin színezet funkciója kapcsolatban van a madarak szaporodásával. Vizsgálatunk célja ennek a funkciónak a tisztázása volt. Specifikusan a lilék és a rokon fajok fekete színezetére fókuszáltunk, és három hipotézist teszteltünk:

1. Szexuális szelekció. A melanin-alapú színezet befolyásolhatja a párszerzés sikerét, például a hímek közötti versengés vagy a párválasztás sikerén keresztül. Egyes partimadaraknál ismert, hogy a nőstények előnyben részesítik a nagyobb kiterjedésű fekete színezettel rendelkező hímeket (pl. az aranylile *Pluvialis apricaria* és a havasi lile *Eudromias morinellus* esetében; Edwards 1982, Owens et al. 1994). Egyes kutatók szerint a lilék begyfoltjai felerősítik, feltűnőbbé teszik az udvarlási viselkedésüket (Graul 1973). A csoportba tartozó fajok különböznek abban, hogy a

⁴Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: 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.

hímek milyen módon igyekeznek a tojók figyelmét felkelteni: például az ugartyúk és gulipánok a földön udvarolnak, míg a bóbicek és csigaforgatók gyakori nászrepüléseket végeznek, amik feltűnő akrobatikus elemeket tartalmazhatnak (Jehl & Murray 1986, Figuerola 1999, Székely et al. 2000). Mivel a fekete, fényelnyelő tollazat különösen feltűnő az égbolt fényes háttére előtt (Walsberg 1982), ezért várható, hogy a nászrepülő fajok esetében a hímek feketébbek, illetve e fajoknál a melanin dikromatizmus is erősebb, mint a földön udvarló fajoknál.



9. ábra A melanin-alapú színezet változatosságának néhány példája a *Charadriida* csoportba tartozó partimadarak köréből. (a) A gémlile (*Dromas ardeola*) és (b) a ferdecőrű lile (*Anarhynchus frontalis*) földön udvarló fajok, míg (c) a parti lile (*Charadrius hiaticula*), (d) a bóbice (*Vanellus vanellus*), és (e) az afrikai fekete csigaforgató (*Haematopus moquini*) nászrepülést végeznek (utóbbi kettő akrobatikus elemeket is tartalmaz). A képek forrásai: a, c & d: Perrins (1998), b & e: del Hoyo et al. (1996).

2. Territórium védelem. A fekete színezet jelezheti a madarak kompetitív képességét (pl. agresszivitását) a fészkeléshez szükséges territórium védelme során. Úgy tűnik, hogy a hím aranylilék például ilyen státuszjelzőként (is) értékelik a rivális hímek színezetét a territóriális küzdelmekben (Edwards 1982). A kőforgatóknál azt találták, hogy a fejen és begyen előforduló fekete mintázat szerepet játszik az egyedfelismerésben, és az ismeretlen egyedek megjelenése fokozott agresszivitást vált ki a territóriumok tulajdonosaiból (Whitfield 1986). Mivel a szociális interakciók (beleértve a territóriumot védő agressziót) gyakoribbá válnak az egyedsűrűség növekedésével (Bukacinska & Bukacinski 1993, Hötker 2000), ezért ez a hipotézis kiterjedtebb fekete színezetet prediktál a nagy denzitásban fészkelő fajoknál.
3. Álcázás. A melanizált tollazat kialakulhat természetes szelekció révén is, például ha csökkenti a kotló madár feltűnőségét a ragadozók számára. A lilék és rokonaik a földön fészkelnek, általában nyílt környezetben, így a kotló szülő rejtőszíne

megvédheti attól, hogy felfedezzék. Ennek a hipotézisnek két predikcióját vizsgáltuk: (i) a sötétebb aljzaton fészkelő fajoknál kiterjedtebb fekete színezetet várunk, mint a világos aljzaton fészkelőknél; (ii) a zártabb, növényzettel jobban borított környezetben fészkelő fajoknál sötétebb tollazatot várunk, mint a nyílt helyen fészkelőknél, mivel a melanizált tollazat kevésbé kontrasztos a sötét, árnyékolt környezettel (Bennett & Owens 2002).

A fenti hipotéziseket filogenetikai összehasonlító módszerekkel teszteltük. Vizsgálatunkban a lilék és rokonaik fején és begyén található melanin-alapú fekete színezettel foglalkoztunk, mivel leggyakrabban ezeken a testtájakon fordul elő. A szexuális szelekciós hipotézis a hím színezetben és a dikromatizmus mértékében is különbséget prediktál, ezért mindkét tulajdonságot vizsgáltuk. A másik két hipotézis esetében a tojók és a hímek melanizáltságát vizsgáltuk, mivel a legtöbb vizsgált faj esetében mindkét ivar részt vesz a territórium védelmében és a kotlásban.

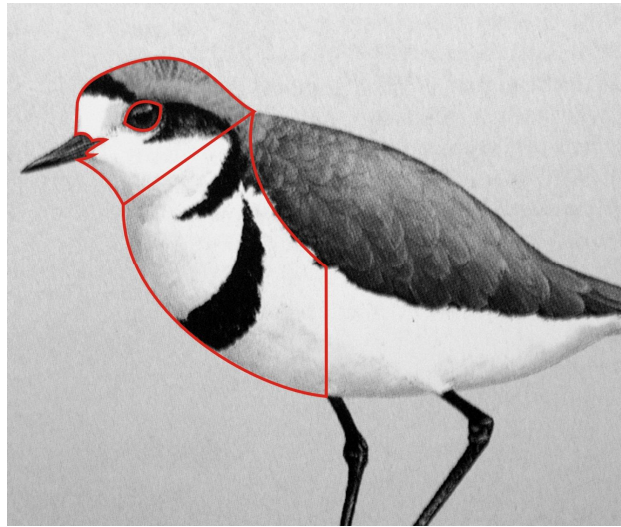
Módszerek

Színezet mérés és adatgyűjtés

A madarak tollazatának melanizáltságát három kézikönyv színes ábráin mértük (Hayman et al. 1986, Marchant & Higgins 1993, del Hoyo et al. 1996). A madarakat oldalról ábrázoló rajzokat digitalizáltuk, majd a Scion Image program (Scion Corporation 2000) segítségével lemértük a frontális testrészén található fekete foltok kiterjedtségét (10. ábra). Ha több elkülönült folt volt a madáron, ezek területét összegeztük. Végül kiszámítottuk a színezet melanizáltságát, ami a fekete terület aránya a frontális testtáj teljes területéhez képest. A nem-irizáló fekete tollazat általában nem ver vissza fényt az UV tartományban (Bennett et al. 1994; partimadaraknál: T. Székely & I. C. Cuthill, publikálatlan adat), ezért a rajzok valószínűleg jól tükrözik ennek a színezettípusnak a madarak számára látható kiterjedtségét. A színezet mérése jól ismételhető volt különböző mérő személyek és különböző ábrák között egyaránt (nincs bemutatva), valamint jól korrelált kitömött madarak fotóin végzett mérésekkel ($r=0.938$, $n=11$ faj, $P<0.001$). Az oldalról ábrázolt rajzok mérései szintén szorosan korreláltak a szemből készített ábrázolások melanizáltságával ($r=0.948$, $n=9$ faj, $P<0.001$). A melanin dikromatizmust $\log(\text{hím melanizáltság} + 1) - \log(\text{tojó melanizáltság} + 1)$ módon számoltuk.

Publikált adatokat használtunk az udvarlási viselkedés típusának, a fészkelési egyedsűrűségnek, a fészek aljzat színének és a környezet növényzeti borítottságának meghatározására (e.g. Hayman et al. 1986, Marchant & Higgins 1993, del Hoyo et al. 1996, Perrins 1998, Székely et al. 2000). A hímek udvarló viselkedését három csoportba soroltuk (Székely et al. 2000): (1) kizárólag földön udvarol (ground display), (2) nem akrobatikus nászrepülés van, és (3) akrobatikus nászrepülés van. Az fészkelési denzitás alapján a fajokat a következőképpen pontoztuk: (1) magányosan fészkelő, (2) magányosan vagy kisebb, laza csoportokban fészkel, (3) általában laza kolóniákban fészkel, (4), nagy, laza vagy sűrű kolóniákon költ, (5) általában nagy és sűrű kolóniákon költ. A fajok egy részéről kvantitatív denzitási adatot is gyűjtöttünk (fészek/ha), ez szorosan korrelált a fenti pontozással (Spearman rang korreláció, $r_s=0.838$, $n=15$ faj, $P<0.001$). A fészek aljzat színét és a borítottságot három személy pontozta, a faj ismerete nélkül, a szakirodalomból származó leírások alapján, random sorrendben. Az

aljzat sötétségét a következő skálán pontoztuk: (1) egységesen világos, pl. homok, (2) nagyrészt világos, sötét foltokkal, pl. száraz iszap, (3) hasonló arányban sötét és világos részek, pl. kavics, (4) főleg sötét, világos foltokkal, pl. tundrai területek, (5) egységesen sötét, pl. sötét kővel borított terület. A borítottság méréséhez a következő pontozást használtuk: (1) csupasz talaj, (2) nagyon rövid és ritka növényzet, (3) összefüggő rövid fű, (4) összefüggő füves terület kevés bozóttal vagy más sűrűbb vegetációval, (5) takarásban lévő fészkelőhely, pl. erdő. Az elemzésekben a három pontozó átlagait használtuk; a pontszámok mindkét változónál jól ismételhetőek voltak (aljzat szín: $r=0.714$, $F_{83,168}=3.316$, $P<0.001$; borítás: $r=0.886$, $F_{82,166}=6.506$, $P<0.001$). A teljes adatsort és az adatok forrásait az eredeti cikk elektronikus függeléke tartalmazza.



10. ábra A lilék melanin-alapú színezetének mérése. A fekete színű területeket a piros vonallal definiált frontális testtájón mértük. A melanizáltság számításához a különálló fekete foltok területének összegét használtuk. Ábra forrása: del Hoyo et al. (1996).

Összehasonlító elemzések

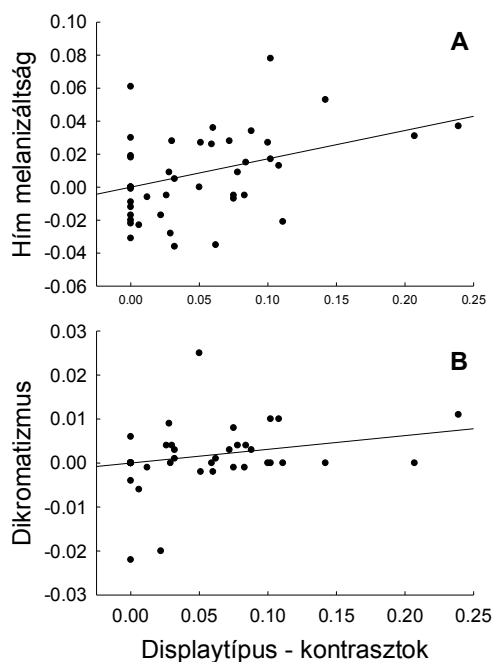
Az adatok elemzéséhez páros összehasonlításokat és független kontrasztokkal végzett regressziót használtuk (lásd 1. fejezet). Az elemzések előtt az adatokon logaritmus transzformációt végeztünk. A kontrasztok számításához egy – a vizsgálat idejében még publikálatlan – „supertree” módszerrel készült törzsfát használtunk (Thomas et al. 2004), amelyen 101 *Charadriida* csoportba tartozó faj szerepelt. A kontrasztokat a CAIC 2.6 programmal számítottuk (Purvis & Rambaut 1995). A függő és magyarázó változók kontrasztjai közötti kapcsolatot az origón átvezetett lineáris regressziókkal teszteltük (Harvey & Pagel 1991; Garland et al. 1992). A magyarázó változók hatását külön-külön valamint egy többváltozós modellben együtt is vizsgáltuk. Utóbbinál a nem szignifikáns változókat egyenkénti kiléptetéssel elimináltuk. A páros összehasonlítások fajpárjait az eredeti cikk függeléke tartalmazza. A csoportok közötti különbséget páros Wilcoxon teszttel vizsgáltuk. A testméret sem a hímek ($r=0.090$, $F_{1,90}=0.743$, $P=0.391$) sem a tojók melanizáltságával nem volt kapcsolatban ($r=0.113$, $F_{1,92}=1.196$, $P=0.277$), így a testméretet nem tekintettük zavaró változónak és nem vontuk be az

elemzésekbe. A mintaszámok különböznek az elemzések között, mivel nem minden faj esetében találtunk adatot az összes változóra.

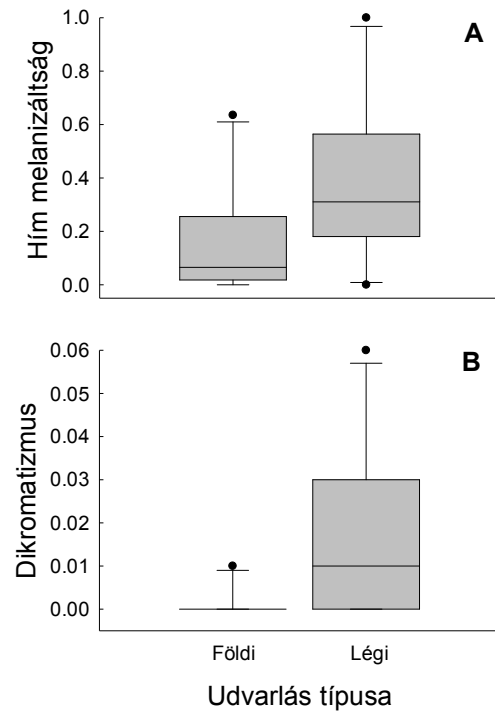
Eredmények

Színezet és udvarlási típus

A hímek tollazata melanizáltabb volt (medián: 0.152; alsó és felső kvartilis: 0.035 – 0.390) mint a tojóké (0.107; 0.011 – 0.356; páros Wilcoxon teszt: $Z = -3.939$, $n = 101$ faj, $P < 0.0005$). A kontrasztokkal végzett elemzésben a hímek melanizáltsága nőtt a nászrepülő fajok irányába (3. táblázat, 11A ábra). A kapcsolat megmaradt, ha az elemzést a földön udvarló és a nem akrobatikus nászrepülő fajokra szűkítettük, viszont eltűnt, ha a földön udvarló fajokat kizártuk és csak a másik két csoport fajait vizsgáltuk (3. táblázat). Ez arra utal, hogy a színezetben a fő különbség a földön udvarló és nászrepülő fajok között található, és a nászrepülés típusának nincs jelentős hatása. Ugyanezt az eredményt kaptuk a fajok páros összehasonlításával is: a nászrepülő fajok hímjei melanizáltabbak voltak, mint a földön udvarló fajok hímjei ($Z = -2.395$, $n = 10$ taxon-pár, $P = 0.017$; 12A ábra). Az udvarló viselkedés típusa hasonló kapcsolatot mutatott melanin dikromatizmussal is (3. táblázat, 11B és 12B ábrák; a páros összehasonlítás eredménye: $Z = -1.992$, $n = 10$ taxon-pár, $P = 0.046$).



11. ábra A hím udvarlási típus kapcsolata (A) a hím melanizáltsággal és (B) a melanin dikromatizmussal partimadaraknál. Az ábrákon a független kontrasztok értékei szerepelnek, a dikromatizmus a hím és tojó kontrasztok különbsége. A statisztikai eredményeket a 3. táblázat tartalmazza (1. modell).



12. ábra Földön udvarló és nászrepülő taxon-párok (A) hím melanizáltságának és (B) dikromatizmusának összehasonlítása. Az összehasonlítások statisztikai eredményei a szövegben találhatóak.

3. táblázat A hím melanizáltság és a melanin dikromatizmus kapcsolata az udvarlási viselkedés típusával. A táblázat a kontrasztokkal végzett lineáris regressziók eredményeit mutatja.

Prediktor:	Hím melanizáltság			Melanin dikromatizmus		
	<i>r</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Hím udvarlási típus ¹	0.483	13.107	0.001	0.331	5.282	0.027
Hím udvarlási típus akrobatikus fajok kizárva ²	0.383	5.672	0.023	0.336	4.19	0.049
Hím udvarlási típus földön udvarló fajok kizárva ³	0.211	1.170	0.290	0.098	0.243	0.626

¹*d.f.*= 1,43, ²*d.f.*= 1,33, ³*d.f.*= 1,25

A színezet kapcsolata a fészkelési denzitással és az élőhely tulajdonságaival

A fészkelési denzitás nem korrelált a melanizáltsággal (független kontrasztokkal végzett elemzés, hímek: $r = 0.161$, $F_{1,71} = 1.884$, $P = 0.174$; tojók: $r = 0.177$, $F_{1,71} = 2.286$, $P = 0.135$). A rokon taxonok közötti páros teszt megerősítette ezt az eredményt (hímek: $Z = -0.322$, $n = 21$, $P = 0.748$; tojók: $Z = -0.241$, $n = 21$, $P = 0.809$).

Szintén nem találtunk összefüggést a melanizáltság és a fészkelőhely tulajdonságai között. A kontrasztokon végzett elemzésekben sem az aljzat színe (hímek: $r = 0.007$, $F_{1,93} = 0.005$, $P = 0.944$; tojók: $r = 0.056$, $F_{1,93} = 0.295$, $P = 0.588$) sem a

borítottság nem korrelált a melanizáltsággal (hímek: $r = 0.048$, $F_{1,93} = 0.218$, $P = 0.641$; tojók: $r = 0.032$, $F_{1,93} = 0.096$, $P = 0.758$). A páros összehasonlítások azonos eredményeket adtak (aljzat színe, hímekek: $Z = -0.710$, $n = 34$, $P = 0.478$, tojók: $Z = -1.018$, $n = 34$, $P = 0.309$; borítottság, hímekek: $Z = -0.920$, $n = 34$, $P = 0.357$, tojók: $Z = -0.767$, $n = 34$, $P = 0.443$).

Végezetül többváltozós regressziós elemzést végeztünk a független kontrasztokon úgy, hogy a kezdeti modellekben mindegyik magyarázó változó szerepelt (hím udvarlás típusa, fészkelési denzitás, fészkelőhely aljzat színe és borítottsága). A végső modell megerősítette, hogy egyedül a hím udvarlási típus magyarázza szignifikánsan a hím melanizáltság illetve a melanin dikromatizmus fajok közötti változatosságát, míg a többi változó – a fenti kétváltozós elemzésekkel összhangban – nem mutatott kapcsolatot a színezettel (4. táblázat).

4. táblázat A hím melanizáltság és a melanin dikromatizmus többváltozós elemzésének eredménye. Kontrasztokon végzett, origón átvezetett többváltozós regresszió, egyenkénti kiléptetéssel.

	Hím melanizáltság ¹		Melanin dikromatizmus ²	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Végső modell:				
Hím udvarlási típus	0.411	0.009	0.361	0.024
A modellből kizárt változók:				
Fészkelési denzitás	-0.163	0.330	-0.066	0.695
Aljzat szín	-0.133	0.426	-0.061	0.717
Borítottság	-0.160	0.338	0.028	0.866

¹Végső modell: $F_{1,37} = 7.510$

²Végső modell: $F_{1,37} = 5.549$

Diszkusszió

Elemzéseink konzisztensen azt mutatják, hogy a levegőben udvarló (nászrepülő) lilék és rokon fajaik melanizáltabbak, mint a földön udvarló fajok. Ez az eredmény arra utal, hogy a frontális testrészt melanin színezete – legalább részben – szexuális szelekció eredménye. Több partimadár fajnál kimutatták, hogy a nászrepülés szexuális jelzés, minősége befolyásolja a hímekek párszerzési sikerét (pl. Grønstøl 1996, Blomqvist et al. 1997), így a légi udvarlás megjelenéséhez kapcsolódó színezetváltozás, amit komparatív tesztejünk jeleznek, feltehetőleg szintén az udvarló viselkedés sikerét növelő adaptáció.

Milyen előnye származhat a nászrepülő hímekeknek tollazatuk melanizáltságából? Amint a bevezetőben írtuk, a fekete tollazat feltűnőbbé teheti a repülő madarat (és nászrepülését), mivel az égbolt háttérével erős kontrasztot ad (Walsberg 1982). Több vizsgálat is kimutatta a fényviszonyok madarak színezetére gyakorolt hatását, és ezen kutatások egyik fő eredménye éppen arra utal, hogy a színezeti jelzések gyakran maximális kontrasztot hoznak létre a tollazat és a környezet között (Marchetti 1993, Endler & Thery 1996, McNaught & Owens 2002). A zárt, árnyékos helyen udvarló fajok például főként hosszabb hullámhosszú színjelzésekkel rendelkeznek (naracs,

vörös; McNaught & Owens 2002), vagy több világos foltot viselnek a tollazaton (Marchetti 1993), mint a jobban megvilágított helyen udvarló fajok. Egy fényes vizuális környezettel, amelyet az égbolt háttere biztosít, a maximális fényelnyelést biztosító felületek adják a legnagyobb kontrasztot. Szintén összhangban van ezzel az elképzeléssel az a tény, hogy azok a partimadár fajok, ahol a nőstények igazoltan előnyben részesítik a melanizáltabb hímeket, nászrepülnek (aranylile és a havasi lile; Edwards 1982, Owens et al. 1994). Dale (2002) a miénkhez hasonló kapcsolatot talált túzokoknál (*Otididae*) a melanizáltság és a levegőben végzett udvarló viselkedés között, azonban ez az eredmény további megerősítésre vár filogenetikai kontrollal végzett elemzésekkel is.

A tollazat melanizáltsága nem csak szexuális szelekciós előnyön keresztül kapcsolódhat a nászrepüléshez. Kimutatták például, hogy a tollakba épülő melanin erősíti azok szerkezetét, növeli kopással szembeni ellenállásukat (Bonser 1995). Ha a nászrepülés jobban igénybe veszi a tollakat, mint a földön végzett udvarlás, akkor a nászrepülő hímekben ezen ok miatt is melanizáltabb tollazat szelektálódhat. Azonban két tény kétségessé teszi ennek a mechanizmusnak a jelentőségét: egyrészt, a nászrepülés elsősorban az evezőtollakat veszi igénybe, mi pedig a frontális testrész kontúrtollainak színezetét vizsgálatuk; másrészt a földön udvarló fajok gyakran végeznek olyan viselkedéseket, amely során frontális testtájuk tollait a talajhoz nyomják vagy dörzsölik (pl. fészekkaparó display) – ez inkább a földön udvarló fajok begytollainak fokozottabb igénybevételét valószínűsíti.

Eredményeink nem támasztatták alá a két alternatív hipotézis predikcióit. Elemzéseink egyrészt nem utalnak arra, hogy a lilék fekete begy és fejmintázata agresszív jelzés lenne, mivel nem kaptunk összefüggést a fészkelési egyedsűrűség és a melanizáltság között. Ez némileg meglepő, hiszen például az énekesmadaraknál (*Passeriformes*) a melanin jelzések leggyakrabban igazolt funkciója a státuszjelzés, azaz az egyed várható verekedési sikerének, agresszivitásának jelzése (áttekintés: Jawor & Breitwisch 2003). Habár egyes partimadaraknál a melanin színezetnek lehet státuszjelző vagy a territorialitáshoz kapcsolódó egyedfelismerést segítő funkciója (Edwards 1982, Whitfield 1986), ez egyrészt nem feltétlenül általános, másrészt nem eredményezi szükségszerűen a melanizáltság növekedését, például mivel mind a státuszjelzés mind pedig az egyedfelismerés szempontjából fontosabb a jelzés variabilitása, mint a mérete (adva, hogy ezek az interakciók általában kis térbeli távolságon belül történnek).

Vizsgálatunk ugyancsak nem támogatta az álcázási hipotézist: a melanizáltság sem az aljzat színezetével sem a fészkek helyének növényzeti borítottságával nem volt kapcsolatban egyik típusú elemzésben sem. E kapcsolat hiányát magyarázhatja, hogy a partimadarak általában nyílt helyen fészkelnek, így a kótló madarak és fészkek ragadozókkal szembeni biztonságát elsősorban az segítheti, ha a szülő időben, nagy távolságról észreveszi a ragadozót és távozik a fészkek közeléből (a partimadarak tojásai színezetük révén jól álcázottak). Itt két dolgot meg kell azonban jegyeznünk, ami téma további kutatására ösztönözhet. Jelen vizsgálatunkban kizárólag a frontális testtáját vizsgáltuk, azonban az álcás szempontjából ugyanennyire fontos (vagy fontosabb) lehet a hát és a szárnyak színezete. Másrészt kutatásunk csak az aljzat színével foglalkozott, de talán fontosabb a fészkek környezetének mintázata, foltossága. Graul (1973) például felvetette, hogy a *Charadrius* nemzetségbe tartozó lilék begyen található fekete csíkjai és foltjai un. diszruptív mintázatot hoznak létre, azaz „feloldják” a madár körvonalát, és ez különösen jó álcázást biztosít egy világos és sötét foltokból álló környezetben, amilyen a kavicsos vagy köves aljzat. Ezeket a lehetőségeket is érdemes volna komparatív módszerrel célzottan tesztelni.

5. fejezet

A tesztoszteron szerepe a melanin-alapú színezet fajok közötti különbségeinek kialakulásában⁵

Bevezetés

Amint az előző fejezetben láttuk, a madarak színezeti jelzései gyakran a szexuális szelekcióhoz kapcsolódnak, például a párválasztásban vagy az ivaron belüli szexuális versengésben van jelentőségük (Andersson 1994, Hill 2006, Senar 2006). Habár a színezet funkcióját egyre több színezet-típus és madárcsoport esetében ismerjük, a kialakításukban szerepet játszó folyamatokról jóval kevesebbet tudunk. A színezet kialakulását kontrolláló mechanizmusok ismerete ugyanakkor elengedhetetlen annak megértéséhez, hogy milyen módon társulhat adott információ (pl. a partner minőségéről) egy adott jelzéshez. Például nem könnyű belátni, hogy miért érdemes az észak-amerikai házi pirók (*Carpodacus mexicanus*) tojóknak minél élénkebb vörös színű hímeket választani párnak, ha nem tudjuk, hogy a hím pirókok színét karotin pigmentek adják, aminek tollba kerülő mennyisége érzékenyen változik a hímek kondíciójával (Hill & Montgomerie 1994) és parazitáltságával (Brawner et al. 2000, McGraw & Hill 2000). Ezek a mechanizmusok biztosítják, hogy a színezeten keresztül a tojók információt gyűjthetnek a potenciális partnerek minőségéről.

A melanin-alapú színezetnek két fő szignálfunkciója ismert: az agresszivitást, dominancia státuszt jelző szerepét több faj esetében igazolták (áttekintések: Hill 2006, Senar 2006; értekezés 10. fejezete), valamint néhány madárcsoport esetében a párszerzésben betöltött funkcióját is kimutatták (4. fejezet). A szabályozó mechanizmusok ennél a színezet típusnál egyelőre nem világosak: a fajok egy részében a tollazat melanizáltsága erős genetikai kontroll alatt áll (Roulin & Dijkstra 2003), míg más madaragnál a környezet (pl. fiókakori táplálék) hatása jelentős (Griffith et al. 1999, Fargallo et al. 2007a). Az eddigi kutatások általában nem igazolták a melanin jelzések kondíció-függését (Hill & Brawner 1998, McGraw & Hill 2000, McGraw et al. 2002, Poston et al. 2005). Ugyanakkor néhány vizsgálatban kimutatták összefüggését az ektoparazitákkal szembeni rezisztenciával (Roulin et al. 2001, Fitze & Richner 2002). Ezek az eredmények eddig kevés fogódzót adtak annak megértéséhez, hogy milyen mechanizmusok biztosítják a kapcsolatot a tollazat melanizáltsága és a madarak kompetitív képessége között (akár a párszerzés akár a dominancia küzdelmek esetében).

A kapcsolat lehetséges mediátorai közé tartoznak a hím nemi hormonok, ezek közül is elsősorban a tesztoszteron (T; T-reguláció hipotézis; Jawor & Breitwisch 2003).

⁵ Átirva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Bókonyi, V., Garamszegi, L.Z., Hirschenhauser, K. & Liker, A. 2008. Testosterone and melanin-based black plumage coloration: a comparative study. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1229–1238.

Hím madaraknál a kísérletesen megnövelt (vérben jelenlévő) T koncentráció az agresszió fokozódását eredményezi (Wingfield et al. 1987); az összehasonlító vizsgálatok pedig igazolták, hogy a magas T szint kialakulása fiziológiai alapot biztosít az intenzív szexuális versengés evolúciójához (Hirschenhauser et al. 2003, Goymann et al. 2004, Garamszegi et al. 2005). A magas T szint ez mellett elősegítheti a melanin színezet létrehozását: a tesztoszteron melanocita működést és melanin beépülést szabályozó szerepét számos vizsgálat igazolta (pl. Haase & Schmedemann 1992, Haase et al. 1995, Evans et al. 2000, Peters et al. 2000, Buchanan et al. 2001, González et al. 2001; áttekintések: Hill & McGraw 2003, Jawor & Breitwisch 2003, McGraw 2006). Tehát lehetségesnek tűnik, hogy a melanin jelzések intenzitása és a madarak hormonális profilja kapcsolatosan változik, ezáltal a melanin színezet megbízható információt hordozhat a kompetitív képességről. E kapcsolatot kísérletesen igazolták házi verebeknél (*Passer domesticus*), ahol a vedlés előtt megnövelt T szint nagyobb méretű melanin jelzés (fekete torokfolt) kialakulását eredményezte (Buchanan et al. 2001), ugyanakkor a torokfolt agresszív jelzésként szolgál a fajnál (lásd 10. fejezet). Vajon a verebek torokfoltja csupán egyedi eset, amelyre a T-regulációs hipotézis alkalmazható, vagy e mechanizmus érvényességi köre más fajokra, csoportokra is kiterjed?

A hipotézis általánosíthatóságának megítélését könnyebbé teszi, ha fajok közötti összehasonlítással is tesztelik (Harvey & Pagel 1991), azonban ilyen vizsgálatot eddig nem végeztek. Ebben a vizsgálatban elsőként teszteltük komparatív módszerrel a T-regulációs hipotézis egyik predikcióját: a fajok vedlés alatti T szintjének fajok közötti változásával párhuzamosan változnie kell a tollazat melanizáltságának. Mivel a násztollazat kialakításának hormonális szabályozása eltérő a különböző madárcsoportokban (Kimball & Ligon 1999, Kimball 2006), ezért elsősorban azoknál várható a prediktált kapcsolat megléte, ahol a hím tollazat kialakulása androgén-függő (pl. partimadarak, varjúfélék; lásd alább). Az olyan fajoknál viszont, ahol a hím tollazat kialakulása független a hím nemi hormonoktól, a kapcsolat megléte nem valószínű (pl. paleognath futómadarak, lúdfélék, szövőmadarak). Ennek megfelelően ezeket a csoportokat külön vizsgáltuk.

Módszerek

Adatgyűjtés

A vizsgálatba minden olyan madárfajt bevontunk, amiről megfelelő hormonális adatot találtunk. A fajok vedlési stratégiájától függően kétféle adatot használtunk a vedlési T szint becslésére, mivel a tényleges vedlés alatti T szintről kevés faj esetében találtunk publikált adatot. Azoknál a fajoknál, amelyek násztollazatukat a fészkelést követő vedlés során fejlesztik, a fészkelési időszakon kívül mért alap T szintet használtuk (ezeknél a fajoknál a vedlés alatti és az alap T szint nagyon hasonló, egyes fajoknál azonos; Wingfield et al. 1990). A fajok másik részében, amelyek a szaporodást megelőzően, már a fokozódó T termelés ideje alatt vedlik násztollazatukat (Wingfield et al. 1990), a fészkelést megelőző időszak maximális T szintjét használtuk. Ezek az alap és maximum T értékek jól korreláltak a vedlés alatti T szinttel azoknál a fajoknál, ahol erre vonatkozóan volt adat ($r = 0.62$, $P = 0.003$, $n = 21$). Kizárólag vérplazmából mért T koncentrációkkal (ng/ml) dolgoztunk, egy fajt (*Picoides pubescens*) kivéve, ahol ürülékből mért T-ből számoltuk ki a plazma T koncentrációt a fajra meghatározott kalibrációs egyenlet alapján (Kellam et al. 2004). A korábbi komparatív vizsgálatok

igazolták, hogy ezek a T szintek faj-specifikusak és jól ismételtető értékekkel rendelkeznek (pl. Garamszegi et al. 2005). A szakirodalomban 2006. december 31-ig publikált összes megfelelő T adatot felhasználtuk az adatbázis összeállításához (133 faj; a felhasznált adatokat és forrásait az eredeti cikk elektronikus függeléke tartalmazza).

A tollazat melanizáltságát nászszínezetű madarak digitalizált illusztrációiról mértük, a frontális testtájon, a 4. fejezetben leírt módon (Bókonyi et al. 2003; Bókonyi & Liker 2005). A melanizáltságot a fekete színű területek arányával jellemeztük, a frontális testtáj teljes területéhez viszonyítva. A feketétől eltérő más, melanin pigmentek által (is) létrehozható színekkel nem foglalkoztunk, mivel ezeknél a pigment típusának meghatározása kevésbé megbízható (McGraw et al. 2004), illetve a feomelaninok által létrehozott színek hormonális szabályozása eltérő lehet az eumelanin-alapú színekétől (Haase et al. 1995, Roulin et al. 2004, Fargallo et al. 2007b). Vizsgálatunkban a frontális testtáj fekete színezetére fókuszáltunk, mivel nagy fajok közötti változatosságot mutat, és valószínűleg ezek a színezeti jelzések funkcionálnak leggyakrabban státuszjelzőként (Senar 2006).

A T szintet és a melanizáltságot is számos tényező befolyásolja, amelyek torzíthatják vagy elfedhetik a vizsgálni kívánt változók kapcsolatát. Ilyenek pl. a párzási rendszer, az utódgondozás, és a földrajzi elterjedés. Ezek hatásainak figyelembevételéhez adatot gyűjtöttünk a poligínia gyakoriságára (%), a hímek költésben és fiókaetetésben való részvételére (%), és a fészkelési elterjedés középpontjának földrajzi szélességére (hasonló módszerekkel, mint amelyeket 2. és 3. fejezetekben bemutattunk). A T szint összefüggést mutat a párkapcsolaton kívüli utódok gyakoriságával is (Garamszegi et al. 2005), erre azonban kevés faj esetében találtunk adatot, ezért nem vettük figyelembe az elemzésekben. A testméretre nem kontrolláltunk, mivel nem függ össze a melanizáltsággal (4. fejezet), illetve a jelen adatsor esetében a méretbeli dimorfizmus nem korrelált a T szinttel sem ($r=0.03$, $P=0.834$, $n=72$).

A fajokat a hím nászszínezet és az ivari dikromatizmus kialakulásának feltételezett hormonális kontrollja alapján a következő csoportokba soroltuk (Kimball 2006): (1) ösztrogén-függő: *Struthioniformes*, *Galliformes* és *Anseriformes*; (2) androgén-függő: *Charadriiformes* és a *Passeriformes* *Corvida* kládja (pl. lugasépítő madarak, gébicsek, varjak); (3) genetikai kontroll vagy luteinizáló hormon (LH) függő: a *Passeriformes* *Passeroidea* kládja (pl. légykapók, pintyék, verebek); (4) azon fajok, amelyekről nem rendelkezünk információval (ezeket külön nem elemeztük). A 2. csoportnál külön kezeltük a *Charadriiformes* és a *Corvida* csoportokat, mivel filogenetikailag távoliak, és a T-függés sokkal jobban alátámasztott az előbbiben, mint az utóbbiban (Kimball 2006).

Összehasonlító elemzések

Az összehasonlító elemzéseket a fajok filogenetikai kapcsolatait figyelembe vevő PGLS módszerrel végeztük (lásd 3. fejezet). Az elemzésekben az adatok filogenetikai függőségének fokát (λ) a modellekből határoztuk meg és az adatokhoz legjobban illeszkedő értéket használtuk (Freckleton et al. 2002). Az elemzésekhez Sibley és Ahlquist (1990) molekuláris törzsfáját használtuk, amit egyes fajok esetében kiegészítettünk újabb filogenetikai vizsgálatok eredményeivel (lásd az eredeti cikk elektronikus függelékét). Mivel az énekesmadarak (*Passeriformes*) filogenetikai kapcsolatainak újabb vizsgálata a Sibley és Ahlquist (1990) törzsfától jelentősen eltérő eredményeket adott (Barker et al. 2004), ezért az összes elemzést megismételtük úgy, hogy az énekesmadarakat ezen újabb törzsfá szerinti reprezentáltuk. A kétféle törzsfával

kapott eredmények konzisztensek voltak, ezért itt csak az előbbi (Sibley & Ahlquist 1990) törzsfával kapott eredmények szerepelnek.

Az elemzéseket az **R** statisztikai programmal végeztük, R. Freckleton (University of Sheffield) kódját használva a PGLS eljáráshoz. Az elemzések előtt a T adatokon logaritmus, a melanizáltság, poligínia és kotlási adatokon arcsin-négyzetgyök transzformációt végeztünk. A melanin dikromatizmust a hím és tojó melanizáltság közötti regresszió reziduálisaiként számítottuk. Az elemzéseket többváltozós PGLS modellekkel végeztük, amelyekben a színezet (hím melanizáltság vagy dikromatizmus) volt a függő változó, a T szint, poligínia, utódgondozás és a földrajzi szélesség pedig magyarázó változóként szerepeltek (kivételek: fióka etetés kihagyva a fészekhagyó csoportok esetében; poligínia és kotlás kihagyva a *Corvida* csoport esetében, ahol minden faj monogám és – egy faj kivételével – a hímek nem kotlanak). A nem szignifikáns változókat egyenkénti kiléptetéssel elimináltuk a modellekből (Grafen & Hails 2002). Az elemzéseket megismételtük az egyszínű fekete fajok kizárásával is, mivel az egyöntetű fekete tollazat és a melanizált foltok szignál funkciója különböző lehet. Például a teljesen fekete tollazat alapul szolgálhat a szexuálisan szelektált irizáló strukturális színeknek (pl. lugasépítő madarak és seregélyek; Bennett et al. 1997, Doucet et al. 2006), azonban nem teszi lehetővé a melanizáltság olyan (pl. méretbeli) változatosságát, ami az eddig vizsgált státuszjelzési rendszerekre jellemző.

A mintaszámok az egyes tesztekben különbözőek, mivel nem minden faj esetében találtunk adatot az összes változóra. A kapcsolatok erősségét a korrelációs koefficienssel (r), mint a korrelációs hatásméret (effect size) mértékével jellemeztük (Cohen 1988), és számítottuk a hozzátartozó 95 %-os konfidencia tartományokat. Mivel a PGLS módszernél nincs lehetőség a filogenetikailag kontrollált értékek megjelenítésére, ezért az ábrákon a fajok adatai szerepelnek.

Eredmények

Az összes faj adatának együttes elemzésben nem kaptunk kapcsolatot a T és a melanizáltság között; az egyszínű fekete fajok kizárása után a T szint emelkedésével nőtt a melanin színezet ivari dikromatizmusa (5. táblázat).

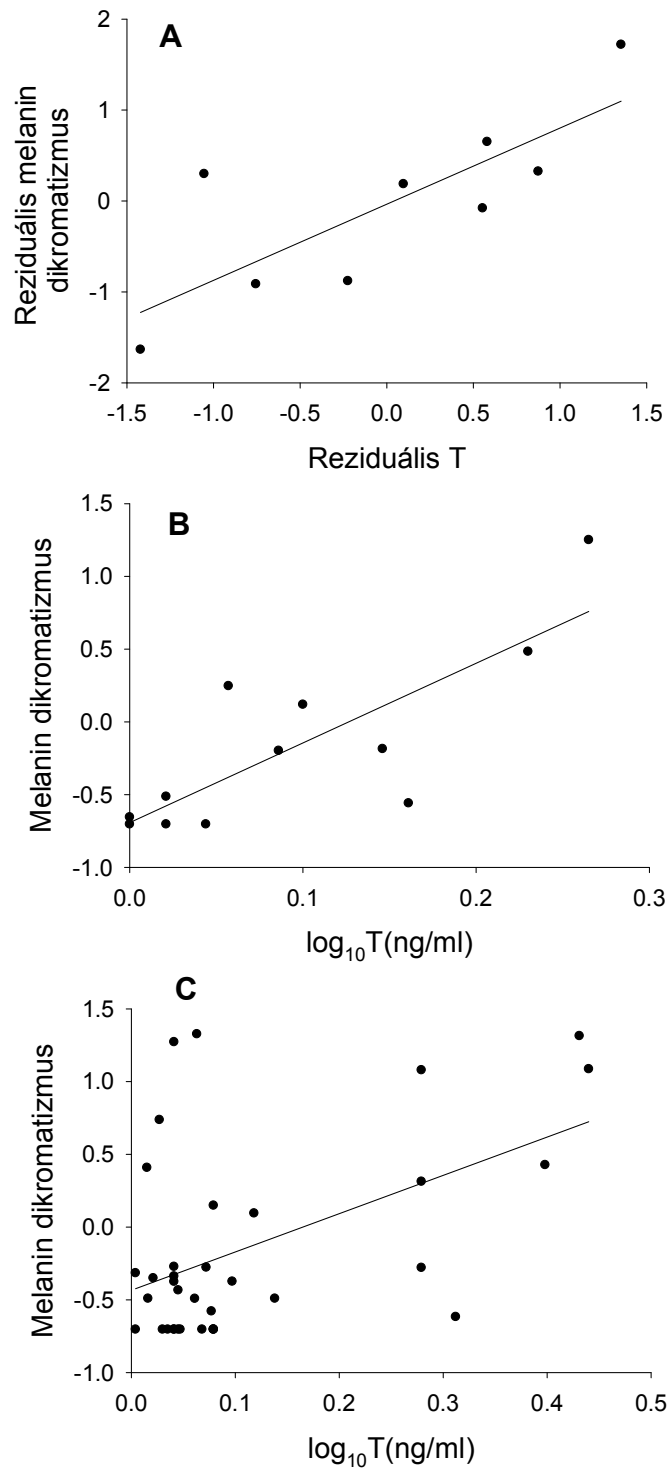
A csoportok külön történő elemzésekor az ösztrogén-függő színezetű rendek (*Struthioniformes*, *Galliformes* és *Anseriformes*) esetében nem találtunk kapcsolatot a T szint és a színezeti változók között. Azonban az androgén-függő csoportokban (*Charadriiformes* és *Corvida*) a hím melanizáltság és a dikromatizmus is pozitívan korrelált a T szinttel (5. táblázat). A *Charadriiformes* rend esetében a hatásméret alapján a T hatása közepes/erős volt a hím melanizáltságra és a dikromatizmusra egyaránt ($r > 0.8$ minden esetben; 13A ábra). Hasonlóan, a *Corvida* klád esetében is mindkét színezeti változó pozitívan korrelált a T szinttel ($r > 0.7$ minden esetben; 13B ábra).

A *Passeroida* csoport esetében nem találtunk kapcsolatot a hormon szintek és színezet között, ha minden faj adatát használtuk az elemzésben. Azonban mindkét színezeti változó szignifikáns (közepes hatásméretű, $r > 0.3$) pozitív korrelációt mutatott a T szint változással, ha a teljesen fekete színű fajok kizárásával végeztük az elemzéseket (5. táblázat; 13C ábra).

5. táblázat A hím melanizáltság és a melanin dikromatizmus kapcsolata a T szinttel, a párszerzési és utódgondozó viselkedéssel, valamint a földrajzi elterjedéssel a különböző madárcsoportokban. A táblázat a többváltozós PGLS modellek végső eredményeit mutatja. A táblázatban megadott értékek a korrelációs hatásnagyságok (r), valamint zárójelben közöljük a koefficiensek 95 %-os konfidencia intervallumának alsó és felső értékeit. A mintanagyságokat (n) külön adjuk meg a modellek két típusára (hím melanizáltság, melanin dikromatizmus). Azoknál a modelleknél, amelyekben egyedül a T szint maradt a végső modellben szignifikáns prediktorként, a változóknál „csak T” megjegyzés szerepel. Az androgén-függő tollazati dimorfizmussal rendelkező csoportokat vastagon szedett név jelöli. A „nem fekete fajok” azok, amelyek melanizáltsága <100%; a *Charadriiformes* csoportban nem volt 100% melanizáltságú faj; a *Corvida* csoportban a hím melanizáltság esetében egyetlen magyarázó változó sem maradt a végső modellben.

	n		Hím melanizáltság		Melanin dikromatizmus
<i>Összes faj</i>					
minden faj	120; 120	poligínia	0.29 (0.12, 0.45)***	poligínia	0.46 (0.30, 0.59)****
nem fekete fajok	105; 86	poligínia	0.19 (-0.01, 0.36)*	T	0.23 (0.02, 0.42)**
				kotlás	-0.36 (-0.53, -0.16)****
<i>Ösztrogén-függő rendek</i>					
minden faj	15; 15	poligínia	0.79 (0.48, 0.92)****	poligínia	0.77 (0.45, 0.92)****
		kotlás	-0.55 (-0.82, -0.07)**	földrajzi elterjedés	0.55 (-0.08, 0.82)**
nem fekete fajok	13; 13	földrajzi elterjedés	0.70 (0.25, 0.90)***	földrajzi elterjedés	0.51 (-0.06, 0.83)*
<i>Charadriiformes</i>					
minden faj	9; 9	T	0.80 (0.28, 0.96)**	T	0.83 (0.37, 0.96)**
		földrajzi elterjedés	0.83 (0.36, 0.96)**	kotlás	-0.87 (-0.97, -0.48)***
<i>Corvida</i>					
minden faj	8; 12	T	0.88 (0.48, 0.98)***	csak T	0.76 (0.33, 0.93)***
		fiókaetetés	0.81 (0.26, 0.97)**		
nem fekete fajok	-; 11	-		csak T	0.72 (0.20, 0.92)**
<i>Passeroidea</i>					
minden faj	34; 44	poligínia	0.52 (0.22, 0.73)***	poligínia	0.40 (0.12, 0.62)***
		fiókaetetés	0.34 (0.003, 0.61)*		
nem fekete fajok	37; 37	csak T	0.36 (0.04, 0.61)**	csak T	0.49 (0.20, 0.71)***

* $P < 0.1$ (marginálisan nem szignifikáns), ** $P < 0.05$, *** $P < 0.01$, **** $P < 0.001$



13. ábra A T szint és a melanin színezet ivari dimorfizmusa (dikromatizmus) közötti kapcsolat madaraknál: (A) *Charadriiformes*, (B) *Corvida*, (C) *Passeroidea*, a teljesen fekete tollazatú fajok kizárásával. Az ábrák adatpontjai fajokat reprezentálnak, a *Charadriiformes* esetében az értékek a poligínia gyakoriságára kontrollált reziduálisok.

Diszkusszió

Vizsgálatunkban elsőként teszteltük fajok közötti összehasonlítással a T-reguláció hipotézist (Jawor & Breitwisch 2003). Eredményeink azt mutatják, hogy a hipotézis által prediktált módon egyes madárcsoportokban a vedlés alatti T szint pozitívan korrelál a madarak tollazatának melanizáltságával. Azaz, a tipikusan magasabb vérplazma T szint mellett násztollazatot vedlő fajoknál a fekete színezet kiterjedtsége nagyobb. E kapcsolat kontextus-függő: egyrészt függ a nászszínezet kialakulást befolyásoló hormonális szabályozástól, másrészt a melanizáltság típusától (teljesen fekete tollazat *versus* részlegesen fekete tollazat). A rendelkezésre álló adatok limitáltsága miatt egyes elemzésekben viszonylag kis mintaszámokkal kellett dolgoznunk, azonban a korrelációs hatásnagyságok alapján a színezet és T szint közötti kapcsolat legalább közepesen erős ($r > 0.3$; Cohen 1988), ami valószínűleg evolúciós értelemben is fontos összefüggést jelez (Møller & Jennions 2002).

Eredményeink a *Charadriiformes*, *Corvida* és – a nem teljesen fekete fajokra korlátozottan – a *Passeroidea* csoportokban igazolták a T és a melanin színezet közötti kapcsolatot. Ezeknél a taxonoknál tehát valószínűsíthető, hogy a melanin színezet a tesztoszteron-függés miatt megbízható információt közvetíthet a kompetíciós képességről. Madaraknál eddig a *Passeroidea* fajok köréből mutatták ki legnagyobb számban a státuszjelzéseket, amelyek legnagyobb része a frontális testtájon elhelyezkedő fekete toll-terület, amelyek nagyobb mérete jelzi a magasabb dominancia rangot (áttekintés: Senar 2006).

Az általunk kimutatott kapcsolat kialakulására alternatív magyarázat lehet az, hogy a színezet és a fajra jellemző hormonális profil változásának hátterében olyan tényező áll, amely mindkét tulajdonságra hatással van. Ilyen lehet a párszerzési versengés erőssége: az intenzív párzási kompetíció például magas alap T szinteket eredményez a poligín fajoknál, míg a monogám taxonokban a T szint csak akkut versengési helyzetekben növekszik (Wingfield et al. 1990, Hirschenhauser et al. 2003). A maximális T szint ugyancsak magas azokban a taxonokban, ahol gyakori a páron kívüli párzások előfordulása (intenzív spermium kompetíció; Garamszegi et al. 2005), illetve rövid a szaporodási időszak (Goymann et al. 2004). Összehasonlító vizsgálataink szintén igazolták a tollazat melanizáltságának kapcsolatát az udvarlási viselkedés, a poligínia és az utódgondozás evolúciós változásaival (Bókonyi et al. 2003, Bókonyi & Liker 2005, jelen vizsgálat). Az itt bemutatott elemzésekben azonban többváltozós módszerekkel kontrolláltunk a poligámia és az utódgondozás változatosságára, tehát a T szint és a melanizáltság kapcsolata nem lehet ezen változók hatásának mellékterméke (ugyanakkor, mint minden korrelatív vizsgálat esetében, nem zárható ki, hogy valamilyen általunk figyelembe nem vett tényező hatása befolyásolta az eredményeket).

Eredményeink megbízhatóságát erősíti, hogy a legszorosabb kapcsolatot a vedlés alatti T szint és a tollazat melanizáltsága és dikromatizmusa között azokban a csoportokban kaptuk (*Charadriiformes*, *Corvida*), ahol a tollazat színezetének szabályozása mai ismereteink szerint androgén-függő (Kimball & Ligon 1999, Kimball 2006). A partimadaraknál eddig kevés esetben vizsgálták a melanin-alapú színezett státuszjelző funkcióját, de annál a két lile fajnál ahol tesztelték, ott a fekete mintázat kiterjedtsége kapcsolatban volt az egyedek kompetitív képességével (Edwards 1982, Lendvai et al. 2004). Vizsgálatunk alapján azt prediktáljuk, hogy ezeknek a jelzéseknek a szabályozásában a vedlés alatti T szint szerepet játszik. A *Corvida* csoportban a színezet hormonális szabályozása kevésbé alaposan kutatott, de legalább egy fajnál (*Mahurus cyaneus*) a hím színezet kialakulása androgén-függő (Peters et al. 2000).

Habár ebben a csoportban eddig nem tesztelték a melanin színezet státuszjelző szerepét, vizsgálatunk eredményei alapján valószínűsíthető ez a funkciója.

A rendelkezésre álló áttekintő munkák szerint – amelyeken vizsgálatunkban a fajok csoportosítása alapult – a *Passeroidea* fajokban az ivari dikromatizmus kialakulása vagy genetikailag meghatározott, vagy LH hatására alakul ki (Kimball & Ligon 1999, Kimball 2006). Utóbbi esetben LH jelenlétében násztollazatot fejleszt a madár, míg hiányában nem, az androgének hatását pedig általában kizárják (Kimball & Ligon 1999). Meglepőnek tűnik ezért, hogy ebben a taxonban is a hipotézis alapján várt kapcsolatot találtunk a T szint és a színezet között. Feltételezhető, hogy a *Passeroidea* fajokban a színezet hormonális szabályozása összetettebb, mint a korábbi vizsgálatok alapján gondolták. Két tény is megerősítik ezt az elképzelésünket. Egyrészt, az egyik legjobban kutatott *Passeroidea* fajnál, a házi verébnél a hím torokfolt mérete függ a vedlés alatti T szinttől (Evans et al. 2000, Buchanan et al. 2001, González et al. 2001), annak ellenére, hogy a színezet ivari különbsége ennél a fajnál is genetikailag meghatározott. Másrészt, ahogy korábban már említettük, ennél a csoportnál mutatták ki leggyakrabban a melanin jelzések státuszjelző funkcióját (Senar 2006). Összehasonlító vizsgálatunk alapján azt várjuk, hogy nemcsak a házi verébnél, hanem más *Passeroidea* fajoknál is összefügg a T szint a melanin státuszjelzés intenzitásával (pl. méretével), ami kapcsolatot teremt a jelzés intenzitása és az egyedek kompetitív képessége között.

II. rész

Szociális viselkedés

6. fejezet

A dominancia kapcsolata a táplálkozási taktikák használatával házi verebeknél⁶

Bevezetés

Madaraknál a csapatos táplálkozás az egyik leggyakoribb helyzet, amikor az egyedek között szociális interakciókra nyílik lehetőség. A csapattársak ekkor együtt keresik táplálékukat egy behatárolt területen, ahol szemmel tarthatják a társak viselkedését, felmérhetik sikerüket és ennek megfelelően alakíthatják saját táplálékszerzési taktikájukat. Ilyen helyzetben a madarak gyakran a következő két taktika valamelyikével próbálkoznak: az egyedek egy része maga kutatja a táplálék helyét (keresők), míg másik részük a társakat figyeli és az általuk felfedezett táplálékból eszik (potyázók), kihasználva mások – gyakran jelentős – táplálékkeresési erőfeszítését (Barnard & Sibly 1981, Giraldeau & Caraco 2000). Ezekben a kereső-potyázó rendszerekben az egyes taktikák nyeresége a társak viselkedésétől is függ (gyakoriság-függő), ezért játékelméleti modellekkel elemezhető leghatékonyabban (Giraldeau & Caraco 2000).

Sok madárfajnál a csapattagok között dominancia hierarchia alakul ki a különböző helyzetekben mutatott agresszió és a verekedési siker eredményeként. Mivel a dominancia rang fontos meghatározója a táplálékhoz történő hozzáférésnek, ezért várható, hogy kapcsolatban van a csapatos táplálkozás során mutatott taktika választással is. A kérdést Barta és Giraldeau (1998) elemezte részletesen egy fenotipikusan limitált kereső-potyázó játszma modellezésével. Feltételezték, hogy a madarak kis csapatokban táplálkoznak, és hogy az egyedek között különbségek vannak a kompetíciós képességben (ami szorosan korrelál a dominancia ranggal). A modell egyik fő predikciója az, hogy a domináns egyedek gyakrabban használják a potyázó taktikát, mint az alárendeltek. Továbbá, a modell azt is jóslja, hogy a domináns, potyázó taktikát használó egyedek táplálkozási sikere nagyobb, mint a főleg kereső taktikát használó szubordinánsoké. Néhány korábbi vizsgálat eredménye alátámasztja az első predikciót, azonban ezek nem tekinthetők a modell megbízható tesztjeinek mivel vagy csak kisszámú madarat vizsgáltak (pl. két-három egyedből álló „csapatokat”; Theimer 1987, Caraco et al. 1989), vagy pedig nem vizsgálták explicit módon a madarak táplálkozási taktikáját (pl. Rohwer & Ewald 1981, Wiley 1991). Ugyanakkor más vizsgálatok nem támogatják a modell predikcióit (Barnard & Sibly 1981, Giraldeau et al. 1990, Biondolillo et al. 1997). A korábbi empirikus eredmények tehát ellentmondásosak, és általánosságban is elmondható, hogy a táplálkozási taktikák

⁶Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Liker, A. & Barta, Z. 2002. The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. *Behaviour* 139: 1061-1076.

fenotipikus limitáltságáról kevés ismerettel rendelkezünk (Giraldeau & Beauchamp 1999).

Ebben a vizsgálatban a dominancia és a táplálkozási taktika közötti kapcsolatot egy fogságban tartott házi veréb (*Passer domesticus*) csapatban teszteltük. A verebek megfelelő alanyok a probléma kutatására, mivel többnyire csapatokban táplálkoznak, gyakran agresszíven küzdenek a megtalált táplálékért és más előnyökért (pl. kedvező pihenőhelyekért, fészekhelyért), és a faj egyedeinél kimutatták a kereső és potyázó taktikák használatát (Barnard & Sibly 1981). Az utóbbi vizsgálatban a várakozással ellentétben azt találták, hogy elsősorban a szubordináns madarak próbálkoztak a potyázó taktikával. Ennek oka részben az lehetett, hogy a felkínált táplálékolt kevés táplálékot (1 lisztkekacot) tartalmazott, amit a madarak nem védtek és megszerzésére ritkán alkalmazták a potyázás agresszióval társuló formáját. Vizsgálatunkban arra kerestük a választ, hogy miként változik a dominancia és a taktika használat közötti kapcsolat más táplálékeloszlási viszonyok mellett, pl. ha nagyobb mennyiségű táplálékot tartalmazó táplálékoltokat kínálunk a madaraknak. A vizsgálat során igyekeztünk a Barta és Giraldeau (1998) modelljében feltételezett körülményeket biztosítani, és teszteltük a modell mindkét fentebb említett predikcióját.

Módszerek

A vizsgálat alanyai

A vizsgálatot 10 hímől és 5 tojóból álló csapatban végeztük. Az egyedszám a táplálkozó csapatok természetes mérettartományába esett (pl. Barnard 1980, Elgar & Catterall 1981), és ugyancsak összevethető volt a modellben használt csapatméretekkel (maximum 20 egyed; Barta & Giraldeau 1998). A madarakat a Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Karának üllői Kísérleti Telepén fogtuk be 1999. októberében, majd a SZIE ÁOK kampuszán (Budapesten) található beltéri röpdében (3m × 4m × 2m) tartottuk a vizsgálat végéig. A röpdében pihenőfát, itatót és homokfürdőt helyeztünk el a madarak számára. A madarakat egy 1.2m × 1.2m méretű bútorlap lemezen (továbbiakban „tábla”) etettük, amibe 144 darab, 2.5cm átmérőjű és 1.2cm mély lyukat fűrtünk egy 12 × 12-es négyzetrács mentén. A táplálékot (magkeverék) és a vizet *ad libitum* kapták az állatok a megfigyelések között, és ugyancsak elláttuk őket az emésztésüket segítő finom szemcséjű kavicssal. A röpdék megvilágítása 10:14 órás világos:sötét periódusokkal történt. A madarakat a vizsgálat után, 1999. decemberében, a fogás helyén szabadon engedték.

Viselkedési megfigyelések

A madarakat egyedi azonosítás céljából egy alumínium és három darab színes műanyag gyűrűvel láttuk el, valamint fej- és faroktollaikon kis fehér vagy vörös festékpöttyökkel jelöltük. A madarak viselkedéséről 20 megfigyelési napon gyűjtöttünk adatot, 1999. október 18. és december 9. között. A megfigyelési napok előtti estén eltávolítottuk a röpdéből a táplálékot. Másnap az első megfigyelés megkezdése előtt vörös kölest helyeztünk az etető táblán 12 random módon kiválasztott lyukba (kb. 30 szemet lyukanként), majd ezt követően videofelvételen rögzítettük a madarak viselkedését. Általában 5-8 megfigyelést (továbbiakban „menet”) végeztünk gyors egymásutánban, amelyeket néhány perces szünetek választottak el, ami alatt az etető más, szintén

random kiválasztott lyukaiba újabb adag magot helyeztünk el (a madarak a menetek végére általában elfogyasztották a felkínált táplálékot). A madarak rendszerint a mag behelyezését követően egy percen belül táplálkozni kezdtek az etetőn. Minden menetben egy random kiválasztott egyed viselkedést rögzítettük, közeli felvétellel követve a madár mozgását az etetőn, amelyen a vizsgálni kívánt viselkedéselemek jól felismerhetőek voltak. A felvétel a madár etetőre történő érkezésétől az etető elhagyásáig tartott (átlag \pm SE időtartam: 152.6 ± 3.8 mp, $n= 142$ menet). Minden madárról 8-11 (9.5 ± 0.2), különböző napon rögzített felvétel készült.

Az adatok elemzése

A taktika meghatározásához a videofelvételeken megfigyelhető táplálkozási eseményeket két csoportra osztottuk: vagy keresésnek vagy potyázásnak tekintettük. Potyázásnak tekintettük a táplálkozási eseményt, ha a fokális madár olyan lyukból evett, amelynél más egyed táplálkozott a fokális egyed érkezése pillanatában. A potyázás más formáival (pl. area copying: keresés táplálkozó csapattárs közelében) nem foglalkoztunk, azonban a fenti értelemben vett potyázások esetében feljegyeztük, hogy kísérte-e agresszió vagy sem (agresszív és nem-agresszív potyázások). Keresésnek tekintettük a táplálkozási eseményt, ha a madár olyan lyuknál kezdett el táplálkozni, amelynek közelében 10 cm-en belül nem volt másik egyed.

A videofelvételekről a következő táplálkozási változókat határoztuk meg minden egyed mindegyik menete esetében. (1) Számítottuk a potyázási arányt, ami nem más, mint a potyázással szerzett lyukak száma osztva az összes táplálkozási esemény számával. (2) Kiszámoltuk a potyázási próbálkozások rátáját, ami a fokális madár más táplálkozó madarak elleni támadásszáma (azaz a táplálékfolt megszerzésére tett próbálkozások száma) osztva a madár által táblán töltött idővel. (3) A madarak táplálkozási sikerét a táplálkozási rátával jellemeztük, ami nem más, mint a menet során megfigyelt csipentések száma osztva a táblán töltött idővel (a különböző taktikákat együtt kezeltük). (4) A taktikák sikerének összehasonlítására számítottuk, hogy egy potyázási vagy keresési esemény révén (azaz egy lyukból) az egyedek átlagosan mennyi táplálékhoz jutottak (pl. a potyázásokkal szerzett magok összes számát osztottuk a potyázással szerzett lyukak számával).

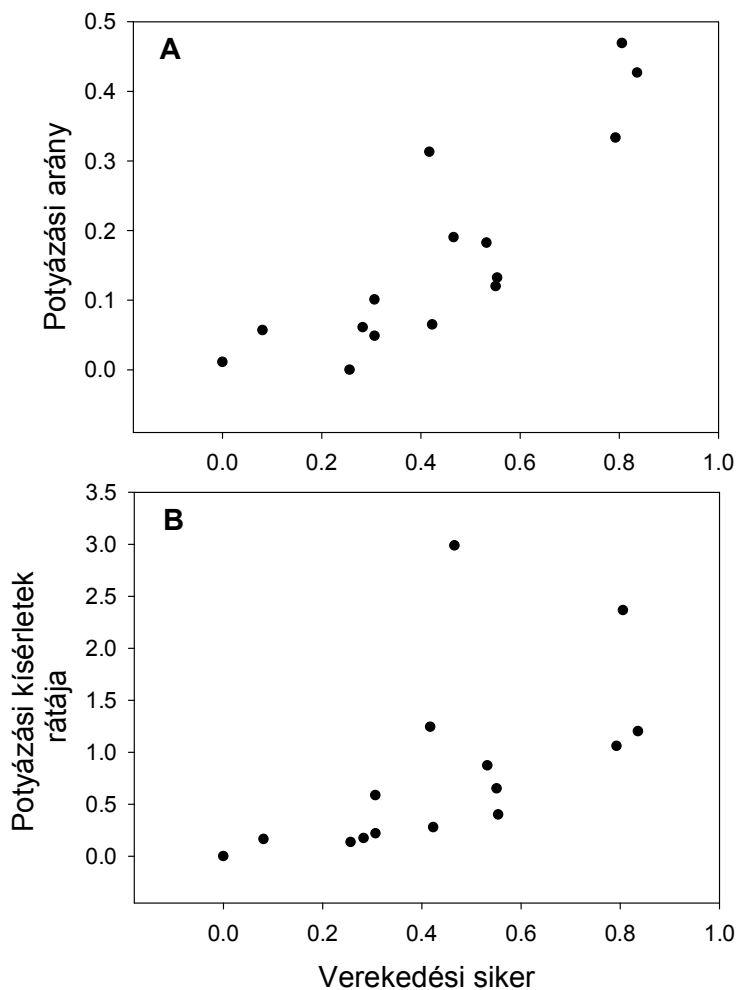
A madarak kompetitív képességét két változóval mértük. (1) A verekedési sikerrel: ez az egyed megnyert verekedéseinek száma osztva az összes verekedés számával, amiben az egyed részt vett; nyertesnek tekintettük az egyedet, ha a konfliktusban egyértelműen az ellenfele fölé került, pl. sikerült elzavarnia a tápláléktól (Liker & Barta 2001; 10. fejezet). (2) A védekezési sikerrel: ez a megnyert küzdelmek aránya volt azon verekedésekben, amelyet a fokális egyed *ellenfelei* kezdeményeztek. A verekedési siker házi verebeknél szorosan korrelál a madarak csapaton belüli dominancia rangjával (Liker & Barta 2001).

Spearman rang korrelációt (r_s) használtunk a változók közötti kapcsolatok tesztelésére, amelyekben az egyedeket tekintettük független adatpontoknak. Az egyedek viselkedésének jellemzésére a különböző menetekben mért viselkedési adatok átlagát használtuk. Többszörös összehasonlítások esetén Bonferroni eljárást használtunk a szignifikancia szintek korrekciójához (Motulsky 1995). A menetek során három alkalommal becsültük az etetőn tartózkodó egyedszámot. Mivel ebben nem találtunk különbséget a különböző madarak megfigyelései között (11.0 ± 0.2 madár; Kruskal-Wallis test, $\chi^2 = 18.2$, $df = 14$, $P = 0.20$), ezért ezt a változót a további elemzésekben nem használtuk.

Eredmények

A kereső és potyázó taktika használat gyakorisága

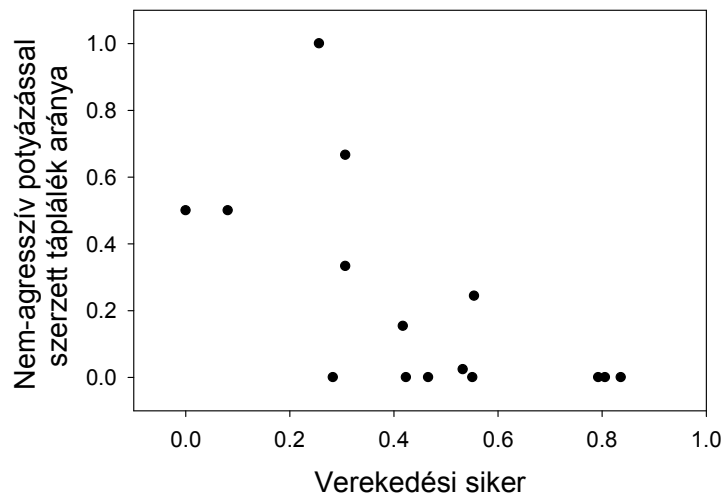
A madarak mindkét táplálkozási taktikát gyakran használták (menetenkénti átlagok, keresés: 7.0 ± 0.4 lyuk, potyázás: 1.3 ± 0.2 lyuk, $n=142$ menet). A legtöbb potyázás agresszív módon történt, azaz a potyázó egyed megtámadta a lyuknál tartózkodó madarat, és elzavarta a tápláléktól. A nem-agresszív potyázás ritka volt, ekkor a potyázó egyed általában egyetlen gyors csippenéssel próbált magot szerezni a másik madár által védett lyukból. Utóbbi módon a potyázással szerzett táplálék 4.7 %-ához jutottak a madarak. A legtöbb egyed mindkét taktikát használta, azonban az egyedek között jelentős különbség volt a két taktika előfordulási gyakoriságában (14A ábra): a potyázással megszerzett lyukak aránya 0 és 47% között változott (átlag \pm SE: $16.7 \pm 3.9\%$, $n=15$). A hímek és tojók között nem volt szignifikáns különbség a potyázás arányában (hímek: $20.6 \pm 5.4\%$, tojók: $9.1 \pm 2.5\%$, Mann-Whitney U-teszt: $U=15.0$, $P=0.22$, $n=15$).



14. ábra A verekedési siker kapcsolata (A) a potyázási aránnyal és (B) a potyázási próbálkozások rátájával házi verebeknél (a statisztikai eredmények a szövegben találhatóak).

Dominancia és potyázás

A madarak közötti kompetitív különbség a potyázási arány varianciájának jelentős részét magyarázta. A verekedési siker szoros pozitív korrelációt mutatott a potyázási aránnyal ($r_s = 0.86$, $P < 0.001$; 14A ábra). Mivel a verekedési és potyázási adatok azonos megfigyelésekben lettek mérve, ezért további elemzést végeztünk, amiben az adatok függőségét csökkentettük. Ehhez random módon két részre osztottuk minden egyed megfigyeléseit (különböző napokon felvett meneteit), és az egyik feléből számítottuk a verekedési sikert, a másikkól a potyázási arányt, majd – az összes egyed ilyen módon számolt adatait használva – számítottuk a korreláció értékét. 1000 ismétlést végezve a medián korrelációs koefficiens értéke $r_s = 0.69$ volt (medián $P = 0.005$). Tehát a dominancia és a potyázási arány közötti korreláció nem az adatok függőségének a mellékterméke volt. A verekedési siker ugyancsak szignifikánsan korrelált a potyázási próbálkozás rátájával (teljes adatsorból számítva: $r_s = 0.77$, $P = 0.001$, 14B ábra; a kettéosztott adatsorból számolva, medián $r_s = 0.66$, medián $P = 0.009$). Az utóbbi eredmény azt jelzi, hogy a domináns madarak nem csupán sikeresebben potyáztak, hanem gyakrabban is próbálkoztak ezzel a taktikával a szubordinánsokhoz képest. Az ivarok között nem volt szignifikáns különbség a verekedési sikerben (hímek: $49.6 \pm 8.6\%$, tojók: $33.0 \pm 7.5\%$, Mann-Whitney U-teszt: $U = 16.0$, $P = 0.27$, $n = 15$). A védekezési siker hasonló kapcsolatot mutatott a taktika használattal (potyázási arány: $r_s = 0.65$, $P = 0.009$; potyázási próbálkozások rátája: $r_s = 0.51$, $P = 0.054$; utóbbi eredmény nem szignifikáns Bonferroni korrekció után, ahol a kritikus $\alpha = 0.0127$).



15. ábra A verekedési siker kapcsolata nem-agresszív potyázással szerzett táplálék arányával (a potyázással szerzett összes táplálékhoz viszonyítva; a statisztika a szövegben található).

Táplálkozási siker

A táplálkozási ráta tendencia-szerűen nőtt a potyázási aránnyal ($r_s = 0.53$, $P = 0.044$; Bonferroni korrekció alapján a kritikus $\alpha = 0.0253$), azonban nem volt kapcsolatban a verekedési sikerrel ($r_s = 0.39$, $P = 0.16$). A kétféle taktikával szerzett lyukak között nem

volt különbség az átlagos lyukankénti csippentés számban (keresés: 6.2 ± 0.7 , potyázás: 8.1 ± 1.1 ; páros Wilcoxon teszt, $Z = 1.35$, $P = 0.18$, $n = 14$; egy hímét kizártunk az összehasonlításból, mivel kizárólag a kereső taktikát használta). A nem-agresszív potyázással szerzett magok aránya a potyázással szerzett magok teljes mennyiségéhez képest csökkent az egyedek verekedési sikerének növekedésével ($r_s = -0.69$, $P = 0.005$; 15. ábra), tehát elsősorban a szubordináns csapattagok szereztek táplálékot ilyen módon, az agresszív interakciók elkerülésével.

Diszkusszió

Vizsgálatunkban szoros kapcsolatot találtunk a madarak kompetitív képessége és a táplálkozási taktika használat között: a domináns madarak gyakrabban használták a potyázó taktikát, mint a szubordinánsok. A házi verebek esetében ez az eredmény nem meglepő, mivel a potyázások legnagyobb része agresszióval jár, azaz a potyázó madár elzavarja a csapatársat a táplálékfolttól. Eredményeink szerint a szubordináns madarak nem csak kevésbé sikeresek a potyázásban, hanem ritkábban is próbálkoznak ezzel a taktikával, ezáltal elkerülhetik a fölösleges – valószínűleg sikertelen – potyázási kísérletekkel járó kockázatot (pl. sérülés, idővesztés). Eredményeink ellentmondanak Barnard és Sibly (1981) korábbi vizsgálatának, amelyben elsősorban a szubordináns madarak használták a potyázó taktikát. Véleményünk szerint a különbséget főként a versengés tárgyát képező táplálékfoltok különbözősége okozta. Barnard és Sibly (1981) vizsgálatában a madarak olyan foltok után kutattak az etetőlátnál, amelyek egyetlen lisztkukacot tartalmaztak, a jelen vizsgálatban viszont nagyobb mennyiségű magot tartalmaztak. Mivel utóbbi gazdagabb táplálékforrást jelent, az általunk használt kísérleti elrendezés intenzívebb versengést indukált a madarak között, amit gyakrabban kísért agresszió. Másrészt a nem-agresszív potyázás esetünkben is elsősorban a szubordinánsokra volt jellemző, tehát az utóbbi taktika különböző gyakorisága is hozzájárulhatott a két vizsgálat eltérő konklúziójához.

Más énekesmadarakhoz hasonlóan (pl. Giraldeau et al. 1994, Giraldeau & Livoreil 1998) a verebek is flexibilisek a taktika használatban. Egy madár kivételével az összes egyed használta mindkét taktikát, a dominánsok esetében pedig egyfajta váltakozást figyeltünk meg a főként kereséssel és a főként potyázással töltött időszakok között (publikálatlan megfigyelések). A potyázó taktika használatának gyakorisága fokozatosan nőtt az egyedek verekedési sikerével, amit Barta és Giraldeau (1998) modellje olyan csapatok esetében prediktál, amelyekben nincsenek extrém kompetitív különbségek az egyedek között. Ez megfelel annak, amit a vizsgált csapat összetétele alapján várunk, hiszen a madarak között valószínűleg jelen voltak a populáció különféle korú és kondíciójú egyedei, amelyek a kompetíciós képesség különböző fokait reprezentálhatták, így extrém kompetíciós különbség feltehetőleg csak viszonylag kevés egyed-pár esetében fordult elő.

Elemzéseink nem igazolták meggyőzően Barta és Giraldeau (1998) modelljének azt a predikcióját, miszerint az egyedek táplálkozási sikere nő a potyázási gyakoriság növekedésével, bár egy ilyen irányú tendencia megfigyelhető volt az eredményekben. Megjegyzendő, hogy a modell egyértelmű kapcsolatot e két változó között csak az olyan csapatokban prediktál, ahol nagyok az átlagos kompetíciós különbségek. Másrészt a földön táplálkozó madarak esetében a dominánsok táplálkozási előnye nagyban függ a táplálékeloszlástól, és legkifejezettebb a nagyon „foltos” és koncentrált (gazdag foltokból álló) eloszlás esetében (Rohwer & Ewald 1981, Theimer, 1987).

Várákosunk, hogy a domináns és szubordináns egyedek táplálkozási sikerének különbsége a házi verebek esetében is kifejezettebbé válik, ha a madarakat az általunk használnál még koncentráltabb (kevesebb számú, több magot tartalmazó) táplálékfoltokat tartalmazó környezetben vizsgálják.

Egy látszólagos különbség Barta és Giraldeau (1998) modelljének feltételezései és az általunk vizsgált rendszer között, hogy a modell a foltból szerzett táplálék rész nagyságát a kompetíciós képességgel arányosnak tételezi fel, míg a verebek esetében a potyázó madár általában elúzi a társat a folttól, azaz inkább egy „mindent vagy semmit” szabály látszik érvényesülni. Azonban a modell szempontjából mindegy, hogy az egyedek részesedésüket együtt vagy egymás után táplálkozva szerzik. Mivel az általunk vizsgált rendszerben a kompetitív egyedek tovább tudnak a foltból táplálkozni (nehezebb őket elúzni), ezért a foltok dominanciával arányos felosztása esetünkben is érvényesülhetett. Ezzel ugyancsak összhangban van az a megfigyelésünk, hogy egy-egy foltnál egymás után több egyed is táplálkozott.

A fenotipikusan limitált modell tesztelése mellett vizsgálatunk néhány általánosabb tanulsággal is szolgált a kereső-potyázó rendszerek működéséről. Először is, egyértelműen megmutatta, hogy az agresszív potyázás a csapattársak kihasználásának elsődleges módja lehet egyes csapatosan táplálkozó fajok esetében. Ez rámutat az eddigi modellek egyik fontos hiányosságára, nevezetesen arra, hogy a legtöbb elméleti vizsgálatban az egyedek agresszív interakciók nélkül táplálkoznak (Giraldeau és Beauchamp 1999). Másodszor, a dominancia és a potyázás kapcsolata felveti annak a lehetőségét, hogy a csapatokban a dominánsok „táplálék felderítőként” használhatják a szubordináns egyedeket („shepherd” hipotézis; Rohwer & Ewald 1981). Az elképzelés szerint a dominánsok a gazdag táplálkozó helyeken tolerálják (nem zárják ki a táplálék közeléből) a sikeresen kereső szubordináns egyedeket, és az utóbbiak ebből származó előnyük miatt jelzik szubordináns státuszukat. A hipotézist eddig alig tesztelték (Rohwer & Ewald 1981). Adva, hogy a házi verebeknél a hímek színezetükkel jelzik dominancia rangjukat (értekezés 10. fejezete), a verébcapatok megfelelő rendszerek lehetnek ennek az érdekes, a szociális táplálkozást és a kommunikációt összekapcsoló ötletnek a további vizsgálatára.

7. fejezet

Az éhes veréb többet potyázik mint a jóllakott: a kondíció hatása a táplálkozási taktikák használatára⁷

Bevezetés

Az előző fejezet bemutatta a házi verebek csapatos táplálkozásának néhány alapvonását, és a taktika használat kapcsolatát az egyedek dominancia rangjával. Vajon a madaraknak milyen más tulajdonságai befolyásolják azt, hogy milyen taktikával keresik táplálékukat csapattársaik körében? Az újabb modellek szerint az egyedek állapota, például a kora, mérete, energiatartalékainak mennyisége vagy parazitáltsága jelentősen befolyásolja, hogy az egyed számára milyen viselkedési opciók választhatók egy adott helyzetben, és hogy ezek milyen következményekkel járnak (Gross 1996, Houston & McNamara 1999). Következésképpen az állatok belső állapota fontos meghatározója lehet az alternatív viselkedési taktikák közötti választásnak is (Houston & McNamara 1987, 1988, 1999). Ezen elképzelés kísérletes kutatása azonban még mindig ritka.

A madarak csapatos táplálkozási taktikáinak eddigi vizsgálata azt sugallja, hogy a potyázás gyakorisága egyrészt függ az ökológiai viszonyoktól (pl. táplálékeloszlás, Koops & Giraldeau 1996; predációs veszély, Barta et al. 2004), másrészt kapcsolatban van bizonyos fenotipikus tulajdonságokkal (pl. kor, Steele & Hockey 1995; dominancia rang, 6. fejezet). Arról azonban szinte semmit nem tudunk, hogy a gyorsan változó állapotváltozók hogyan befolyásolják a táplálkozási taktikák használatát.

Széles körben elfogadott, hogy az energiatartalékok mennyisége az egyik legalapvetőbb állapotváltozó, ami az egyedek viselkedésére hatással van. Egy állapotfüggő dinamikus játékelméleti modellben Barta és Giraldeau (2000) az állatok energiatartalékainak függvényében vizsgálta a potyázás gyakoriságát. A modell azt prediktálja, hogy az energiatartalékok kritikus csökkenése esetén (amikor az egyed közel kerül az éhenhaláshoz), a kockázatkerülő taktika az optimális, vagyis az, amelyik révén megbízhatóbban szerezhető legalább annyi táplálék, ami az éhhalál elkerüléséhez elegendő. A szociális táplálkozás kockázat-érzékeny (risk-sensitive) modelljei szerint a potyázás ilyen kockázat csökkentő taktika, mivel általa az egyedek csökkenthetik táplálkozási sikerük varianciáját (Caraco & Giraldeau 1991, Barta & Giraldeau 2000). Ebből következően Barta és Giraldeau (2000) modellje azt jósolja, hogy a kora reggeli első táplálkozás során a csekély energiatalékkal rendelkező madarak nagyobb gyakorisággal potyáznak, mint a magasabb energiatalékkal rendelkező csapattársaik. Fontos megjegyezni, hogy ez a predikció különbözik az „energiaháztartás” szabálytól

⁷Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: 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.

(energy budget rule; Stephens 1981), ami nem számol az egyedek közvetlen éhenhalási kockázatával, és kockázat-követő (risk-prone) viselkedést jósol abban az esetben, ha az egyed napi energiamérlege deficités (pl. kevés tartalékkal rendelkezik).

Ebben a vizsgálatban kísérletesen teszteltük, hogy az energiatartalékok mennyiségének hogyan befolyásolja a házi verebek szociális táplálkozási taktika használatát. A madarak energiatartalékainak megváltoztatása céljából a kísérletben erős éjszakai szél hűtő hatását szimuláltuk. Barta és Giraldeau (2000) modellje alapján azt vártuk, hogy a csökkentett kondíciójú madarak reggeli első táplálkozásuk során többet potyáznak, mint a kontroll madarak. Ez mellett teszteltük a modellnek azt az alapfeltevését is, hogy a potyázás kockázatkerülő taktika, azaz megbízhatóbban (kisebb varianciával) biztosít legalább kis mennyiségű táplálékot, mint a kereső taktika.

Módszerek

A madarak tartása

A vizsgálathoz 88 házi verebet fogtunk be Budapesten 2001. november 8. és 2002. február 10. között. A madarakat négy csapatba osztottuk, amelyek kezdetben 22 egyedből álltak. Mivel néhány madár elpusztult a tartás során, ezért a kísérlet alatti tényleges egyedszám 19, 22, 22 és 21 egyed volt; az ivararány közelítőleg kiegyenlített volt (hím:tojó arány: 10:9, 13:9, 11:11 és 12:9). A befogást követően mértük a madarak testtömegét (± 0.1 g), csüdjük (± 0.1 mm) és szárnyuk hosszát (± 1 mm), valamint mindegyik madarat meggyűrűztük egy számozott alumínium és három színes műanyag gyűrűvel. A megfigyelések alatti egyedi azonosítás megkönnyítése céljából a madarak fej- és faroktollaira apró színes festékpöttyöket is festettünk. A kísérlet után a madarakat a fogás helyén szabadon engedték. Az elengedett madarak jó kondícióban voltak, és feltételezhetően visszaintegrálódtak a helyi kolóniákba, amit az is igazolt, hogy később gyakran visszaláttuk őket a fogási helyek környékén (Lendvai Á., személyes megfigyelés). A kísérletet a Duna-Ipoly Nemzeti Park engedélyezte (847/3/2003).

A mérések után a madarakat beltéri „szoktató” röpdékben tartottuk ($2\text{m} \times 3\text{m} \times 2\text{m}$), ahol legalább egy hétig maradtak, hogy alkalmazkodhassanak a kísérleti körülményekhez. A szoktatási időszakot követően a csapatot a „teszt” röpdébe ($3\text{m} \times 4\text{m} \times 2\text{m}$) helyeztük át; ugyanekkor újabb madarakat fogtunk be a következő csapathoz, amelyeket a „szoktató” röpdében tartottunk. Minden adatgyűjtést a teszt röpdében végeztünk, ahol a madarak összesen két hetet töltöttek. A röpdék egymástól úgy voltak elválasztva, hogy a különböző csapatok tagjai egymással nem kerülhettek kapcsolatba.

A madarak tartási körülményei hasonlóak voltak a 6. fejezetben leírtakhoz. A röpdéket naponta 9 órán át mesterséges fénnel megvilágítottuk, bennük ülőfákat és kis alvó dobozokat helyeztünk el a madarak számára pihenő és alvóhelynek. A madarak a vizsgálat során *ad libitum* kaptak vizet és emésztést segítő apró szemcséjű kavicsot, valamint vitamint, amit a vízhez keverve adtunk. A madarakat egy $1.2\text{m} \times 1.2\text{m}$ méretű bútorlap lemezen (etetőtábla) etettük, amibe 144 darab, 2.5cm átmérőjű és 1.2cm mély lyukat fűrtünk egy 12×12 -es négyzetrács mentén. Etetőanyagunk magkeveréket használtunk. A madarak az akklimatizációs időszak alatt hozzászoktak az etetőtábla használatához.

A kísérlet menete

A kísérlet mindegyik csapat esetében két részből állt. Az első héten adatot gyűjtöttünk a madarak verekedési sikeréről. Erre azért volt szükség, mivel a taktika használat a verebekenél dominancia-függő (6. fejezet), és ezt a hatást úgy mérsékeljük, hogy csak a közepes rangú madarakat használtuk a kísérletben. A megfigyelések alatt feljegyeztük a páros küzdelmek kimenetelét (összesen 1695 verekedés; átlag \pm SE: 423 ± 48 verekedés csapatonként), majd ezekből az adatokból számítottuk a madarak verekedési sikerét (megnyert verekedések száma osztva az egyed összes verekedéseinek számával). A madarakat sikerük alapján sorrendbe állítottuk, majd mindegyik csapatból kiválasztottuk a rangsor közepén álló 10 egyedet, amelyekkel azután a kísérlet további részében dolgoztunk.

A kísérlet második hetében végeztük a kondíció manipulációt és a táplálkozási viselkedés megfigyelését. A megfigyelés előtti este az összes madarat megfogtuk, a táplálékot eltávolítottuk a röpdéből. A 10 közepes rangú egyedet külön-külön kalitkában ($0.3 \times 0.6 \times 0.4$ m) helyeztük el az éjszakára, a többi egyedet pedig visszaengedtük a röpdébe, utóbbiak alkották az ún. „magot” (core flock; Giraldeau et al. 1994). A kalitkába helyezéskor mértük a madarak testtömegét (± 0.1 g), majd mindegyik egyedet random módom a hűtött vagy a kontroll csoportba soroltuk (5-5 madár/csoport). A hűtött csoport kalitkái mellé egy-egy ventillátort helyeztünk, amelyek egész éjszaka működtek (erős szélben töltött éjszakázást szimulálva). A kontroll csoport kalitkáihoz nem raktunk ventillátort. A kalitkák között elhelyezett nagy terelőlapok megakadályozták, hogy az áramló levegő a kontroll madarakra is hatással legyen; mivel az összes kalitka egy helyiségben volt, a zaj okozta zavarás nem különbözött a két csoport között. A kísérletre használt szoba hőmérséklete a kezelés alatt $12-16$ °C között változott. A szél hatása szignifikánsan csökkenti a kistestű madarak testfelszíni hőmérsékletét és fokozza metabolikus rátájukat (Bakken & Lee 1992, Wolf & Walsberg 1996, Zerba et al. 1999), ezáltal sikeresen alkalmazható az éjszakai anyagcsere manipulálására (Witter et al. 1994, Cuthill et al. 2000). Az alternatív kezelésként felmerülő táplálék-megvonást azért nem használtuk, mert a felvehető táplálékmennyiségen kívül a táplálék kiszámíthatóságát is megváltoztatja (Cuthill & Houston 1997, Houston & McNamara 1999, Cuthill et al. 2000), amit ebben a kísérletben nem vizsgáltunk.

A következő reggelen a világítás bekapcsolása előtt egy órával a kalitkából a madarakat visszaengedtük a röpdébe, és a világítás bekapcsolásáig pihenni hagytuk. A megvilágítás kezdetekor az etetőtábla 12 random kiválasztott lyukába kölest tettünk (kb. 120 mag/lyuk). Ezután két szinkronizált videokamerával filmeztük az etetőre érkező madarak táplálkozási viselkedését a kezdéstől számított öt percig (ezalatt a madarak elfogyasztották a felkínált magot). Az egyik, fix beállítású kamera a teljes etetőt vette, így ezen a felvételen követhető volt valamennyi madár táplálkozási viselkedése. A másik kamerát a megfigyelő kezelte és közeli felvételeket készített a madarokról az egyedi azonosításhoz. Mivel a kamerák szinkronizáltnak működtek ezért a közeli képek segítségével lehetséges volt a madarak azonosítása a teljes etetőről készült felvételeken is, így viselkedésüket végig tudtuk követni a kísérlet teljes időtartama alatt.

Az adatok elemzése

A négy csapatból összesen 40 közepes rangú madár viselkedését elemeztük (20 hűtött, 20 kontroll). Az összes madár esetében feljegyeztük, hogy mikor érkezett a táblára és hogy mennyi időt töltött rajta. A 6. fejezetben ismertetett módon a táplálkozási

eseményeket két csoportra, keresésre és potyázásra, osztottuk, majd ebből számítottuk a potyázási arányt (potyázások száma osztva az összes táplálkozási esemény számával). A videofelvételekről ugyancsak meghatároztuk potyázási próbálkozások számát, amin az agresszív és nem-agresszív (lásd 6. fejezet) potyázási kísérletek együttes számát értettük, amelyben a madarak nem jártak sikerrel (nem szereztek táplálékot). Hasonló módon megállapítottuk a keresési kísérletek számát is, ami azon lyukak száma volt, amelyeket a madarak táplálékért kutatva átvizsgáltak (pl. jellegzetes, félrefordított fejtartással egyértelműen belenéztek, vagy beledugták a fejüket). Eztán számítottuk a potyázási kísérletek arányát, ami nem volt más, mint a potyázási kísérletek száma osztva a potyázási és keresési kísérletek együttes számával. Mértük a madarak táplálkozási rátáját, amit úgy számítottunk, hogy a csippentések összes számát osztottuk az etetőn töltött idő hosszával (a potyázással és kereséssel szerzett táplálékot összevontan kezeltük ebben a változóban).

A két táplálkozási taktika variabilitásának és sikerének összehasonlításához minden táplálkozási eseménynél rögzítettük a következő változókat: (1) a táplálékfelt megszerzésének módját, (2) a folttalálási időt, ami az előző folt elhagyásától a következő táplálkozási esemény megkezdéséig eltelt idő; az első táplálékfelt esetében ezt az etetőre való érkezéstől számoltuk, (3) a foltban töltött időt, ami a lyuk megszerzéstől az elhagyásáig tartott, (4) a táplálékfeltban elfogyasztott magok számát. Ezekből számoltuk a folt táplálkozási rátát, ami nem más, mint a foltbeli csippentések száma osztva a folttalálási idő és a foltban töltött idő összegével (Stephens & Krebs 1986). Meg kell jegyeznünk, hogy ez a számítási mód azt feltételezi, hogy a madarak csak közvetlenül a folt elhagyása után változtattak taktikájukon. A folt táplálkozási ráta egyeden belüli variabilitását az átlagos folt táplálkozási rátától való abszolút eltérésként számoltuk, amihez az egyed belül kiszámítottuk az átlagos folt táplálkozási rátákat, a két taktikára külön. A folttalálási idő variabilitását hasonlóan számítottuk. A különbségeken logaritmus transzformációt végeztünk és paraméteres tesztekkel elemeztük. A taktikák sikerének összehasonlítására a taktikák egyeden belüli átlagos folt táplálkozási rátáit vetettük össze.

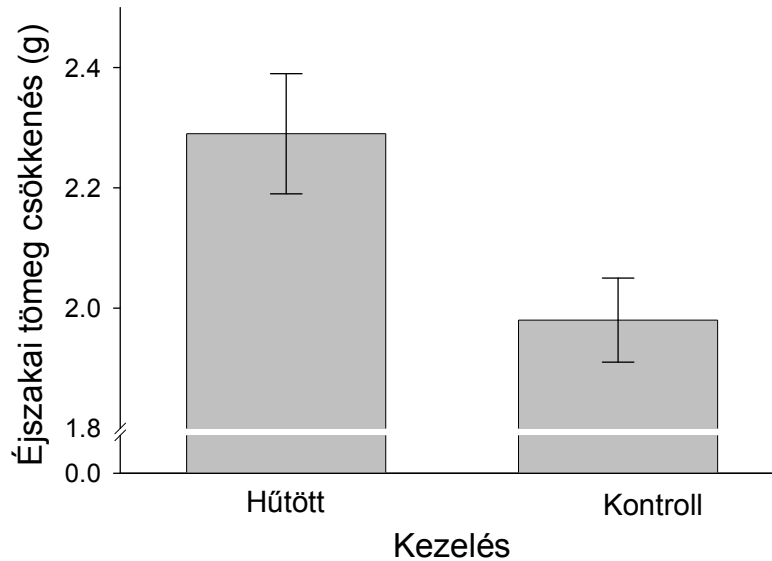
A biometriai változók elemzését MANOVA modellekkel végeztük, amelyekben a kezelés fix faktorként, a csapatok random faktorként szerepeltek. A testtömeg változást hasonló felépítésű ANOVA modellel elemeztük. A táplálkozási viselkedés adatokat lineáris kevert modellekkel elemeztük (az **R** statisztikai számítási környezet `lme` függvényével; Pinheiro & Bates 2000), amelyekben a csapat szerepelt random faktorként. Ahol a változók eloszlása nem tette lehetővé az `lme` függvény használatát, ott a `glm` függvényt használtuk binomiális hibaeloszlással. A csapat hatása semelyik elemzésben nem volt szignifikáns, ezért a statisztikai eredményeket erre a változóra vonatkozóan nem közöljük. Egy madár nem táplálkozott a kísérlet során ezért kihagytuk az elemzésekből. A szövegben végig kétoldalú valószínűségeket és átlag \pm SE értékeket adunk meg.

Eredmények

A kezelés hatása a kondícióra

A hűtött és kontroll madarak nem különböztek a megfogáskor mért testméretükben (csüd hossz, szárny hossz és testtömeg; MANOVA, kezelés: Wilk $\lambda = 0.965$, *d.f.* = 33, $P = 0.752$) és a verekedési sikerükben (ANOVA, kezelés: $F_{1,35} = 0.194$, $P = 0.663$). A

kezelés előtti estén mért tömegben szintén nem volt különbség a két csoport között ($F_{1,35} = 1.501$, $P = 0.312$). A hűtött madarak éjszakai tömegcsökkenése azonban nagyobb volt, mint a kontroll madaraké ($F_{1,35} = 8.019$, $p = 0.008$; 16. ábra).



16. ábra A hűtött és a kontroll madarak éjszakai testtömeg változása (átlag \pm SE, $n = 20$ mindkét csoportban)

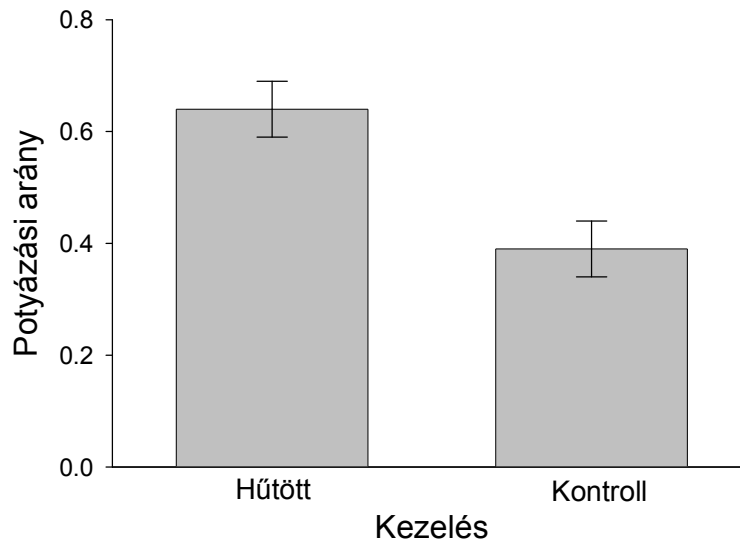
A kezelés hatása a potyázás gyakoriságára

A hűtött csoportban a madarak nagyobb arányban használták a potyázó taktikát, mint a kontroll madarak ($F_{1,34} = 13.288$, $P = 0.001$; 17. ábra). A potyázási kísérletek aránya szintén nagyobb volt a hűtött madarak esetében (hűtött: 0.15 ± 0.03 , kontroll: 0.12 ± 0.04 ; 'glm' binomiális hibaeloszlással: $F_{1,34} = 10.102$, $P = 0.001$). A taktikák használata nem volt kapcsolatban a kezelés előtti verekedési sikerrel (ANOVA, verekedési siker kovariánsként a modellben: $F_{1,33} = 0.012$, $P = 0.915$). A kezelés sem a csipentések összes számát (hűtött: 69.05 ± 9.21 , kontroll: 69.65 ± 8.38 ; $F_{1,35} = 0.002$, $P = 0.963$) sem a táplálkozási rátát nem befolyásolta (hűtött: 0.35 ± 0.04 , kontroll: 0.38 ± 0.03 ; $F_{1,35} = 0.382$, $P = 0.541$). A két csoport madarai szintén nem különböztek a megtalált foltok számában (hűtött: 6.35 ± 0.69 , kontroll: 6.75 ± 0.81 ; $F_{1,35} = 0.152$, $P = 0.699$). A hűtött és kontroll madarak etetőre érkezési ideje és etetőn töltött ideje hasonló volt ($P > 0.6$ mindkét esetben).

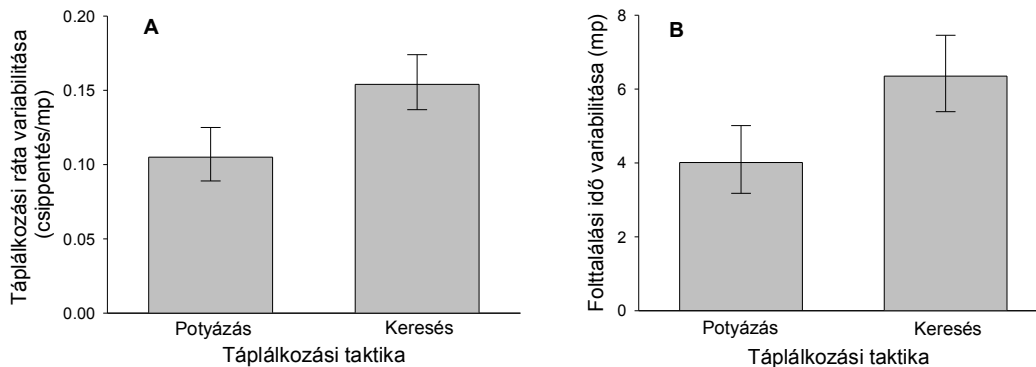
A táplálkozási siker variabilitása

A folt táplálkozási ráták variációját kisebb volt a potyázás esetében, mint a keresésnél ($F_{1,24} = 5.073$, $P = 0.034$, 18A ábra). A folttalálási idő variabilitása szintén a potyázás esetében volt kisebb ($F_{1,23} = 4.429$, $P = 0.046$, 18B ábra). A két taktika között azonban nem találtunk különbséget az átlagos folt táplálkozási rátában (átlag \pm SE, -SE; potyázás: 0.32 ± 0.04 , -0.03 , keresés: 0.30 ± 0.03 , -0.96 ; $F_{1,33} = 0.372$, $P = 0.546$) és az

átlagos folttalálási időben (potyázás: 7.24 ± 0.97 , -0.86 , keresés: 8.31 ± 0.86 , -0.78 ; $F_{1,33} = 1.198$, $P = 0.282$).



17. ábra A hűtés hatása a potyázási arányára (átlag \pm SE, $n = 19$ hűtött és 20 kontroll egyed)



18. ábra Egyeden belüli variancia (A) a folt táplálkozási rátában és (B) a folttalálási időben a táplálékfolt megtalálásához használt taktika függvényében (átlag \pm SE).

Diszkusszió

Vizsgálatunkban kísérletesen teszteltük, hogy az energiatartalékok mennyisége hogyan befolyásolja a madarak táplálkozási taktika használatát. Eredményeink azt mutatják, hogy a madarak erős viselkedési választ adtak a kondíció csökkenésre: a kísérletben

hűtött madarak csaknem megkétszerezték a potyázó taktika használatának gyakoriságát a kontroll madarakhoz képest. Ez az eredmény alátámasztja azt az elképzelést, hogy a belső állapotváltozók nemcsak a magányos egyed alternatív viselkedésmódok közötti döntését befolyásolják (pl. Thomas 2002a,b, Thomas & Cuthill 2002), hanem szociális kontextusban is fontosak. Szintén kimutattuk, hogy a potyázással szerzett táplálékfoltok megtalálási ideje illetve a foltban elért táplálkozási ráták varianciája kisebb, mint a kereséssel szerzett foltok esetében, ami alátámasztja, hogy a potyázás kockázatkerülő taktika a kereséshez képest. A vizsgálat mindkét fenti eredménye összhangban van Barta & Giraldeau (2000) modelljének predikcióival.

A taktikák folttalálási idejének és táplálkozási rátájának varianciájában talált különbségekkel ellentétben a taktikák átlagos sikere (azaz az átlagos folttalálási idő és táplálkozási ráta) nem különbözött. Mivel a potyázás hasonló táplálkozási nyereséggel járt, mint a keresés, a két kísérleti csoport sem különbözött a táplálkozási sikerben. Ez azt mutatja, hogy a potyázás használatával az alacsony energiatartalékkal rendelkező madarak úgy képesek csökkenteni a táplálékszerzés varianciáját, hogy közben nem kényszerülnek energia felvételi rátájuk csökkentésére. Ha ez így van, miért nem igyekszik minden csapattárs potyázni? Ennél a pontnál fontos megjegyezni, hogy a potyázás nyeresége gyakoriság-függő, azaz magas akkor, ha kevés egyed potyázik, és alacsony, ha sokan próbálkoznak ezzel a taktikával (Barnard & Sibly 1981); ez megakadályozza a potyázó taktika nagyon gyakori használatát. Mivel a táplálkozási siker varianciájának csökkentése csak az alacsony tartalékú madarak számára fontos, az elegendő tartalékkal rendelkező csapattagok kényszerítve lehetnek a kereső taktika használatára (fenotipikusan limitált játszók; Parker 1982). Szintén fontos megemlíteni, hogy a házi verebek a potyázások nagy részében agresszívan küzdenek a táplálékfoltért, ezért a potyázásnak lehetnek költségei, például sérülés révén (6. fejezet). Azok a madarak, amelyek elegendő tartalékkal rendelkeznek, elkerülhetik ezeket a költségeket a kereső taktika használatával. Továbbra sem világos azonban, hogy mi tartja ezt a kereső-potyázó rendszert egyensúlyi helyzetben. Eredményeink azt mutatják, hogy az energetikai tényezők szerepe fontos, azonban a táplálékért folytatott gyakori küzdelmek az agresszió költségének jelentős szerepére utalnak. Ezt a kérdést olyan kísérletek tisztázhatják, amelyekben a kondíció mellett a dominancia is kontrollálva van.

Meg kell jegyeznünk, hogy a fenti eredményeket olyan csapatok esetében kaptuk, amelyekben csak néhány egyed kondíciója csökkent nagyobb mértékben. Nem tudni, hogy a táplálkozási siker varianciájának csökkentése a potyázáson keresztül hasonlóan működik-e olyan csapatokban, ahol a madarak nagy részének drasztikusan csökken a tartaléka az éjszaka során, amint ez feltételezhető a kistestű énekesmadarak téli csapataiban. A reggeli energiatartalékok mennyisége azonban ezekben a csapatokban is változatos (pl. Broggi et al. 2003), mivel a madarak egyrészt különböző mennyiségű tartalékkal kezdik az éjszakát, másrészt az éjszakázó helyek védettsége eltérő lehet. Szintén megjegyzendő, hogy eredményeink csak a közepes rangú madarakra érvényesek, és nem tudni, hogy az alacsony vagy magas rangú egyedek ettől eltérő taktika használatával reagálnak-e a kondíció csökkenésre.

Mivel a csapatos táplálkozási szituációban az egyedek sikere a társak viselkedésétől (is) függ (Maynard Smith 1982, Giraldeau & Caraco 2000), a természetes szelekció előnyben részesítheti azokat az egyedeket, amelyek gyorsan képesek saját viselkedésüket a társak viselkedésének megfelelően változtatni. Ahhoz, hogy ezt hatékonyan meg tudják tenni, szükséges a társak viselkedésének figyelemmel követése. A darvak (*Grus grus*) esetében például, ahol a madarak gyakran kihasználják a társak által megtalált táplálékfoltokat, az agresszíven potyázó egyedek a támadás előtt növelik a figyellel töltött időt, valószínűleg azért, hogy felmérjék a szomszédos madarak

táplálkozási sikerét. Ennek következtében a potyázó darvak azoknak a szomszédoknak a táplálkozóhelyét szerzik meg, amelyeknek a táplálkozási sikere előzőleg az átlagosnál nagyobb volt (Bautista et al. 1998). A madarak a viselkedésen kívül a társak más tulajdonságait is figyelhetik: pl. a társak kondíciójának felmérése hasznos lehet várható táplálékszerzési taktikájuk prediktálásában már táplálkozás megkezdése előtt. A madaraknál a kondíció befolyásolja például a repülési képességet (Witter et al. 1994), így az egyedek ennek megfigyelésén keresztül információt szerezhetnek a társak energiatartalékairól.

Összességében vizsgálatunk az első kísérletes munka, amely igazolta, hogy az egyedek kondíciója jelentősen befolyásolja az alternatív táplálkozási taktikák használatát. A dominancián alapuló rendszerek esetében további vizsgálatok szükségesek a kondíció és a dominancia hatásainak finomabb elkülönítésére.

8. fejezet

A házi veréb csapatok rokonsági szerkezete⁸

Bevezetés

A csapatosan élő állatoknál a csoport tagjai közötti rokonsági viszonyok alapvető hatással lehetnek a szociális interakciók nyereségére és költségeire, pl. a rokonszelekció révén (Hamilton 1964, Wilson 1975, Krause & Ruxton 2002). Az egyed összesített rátermettségének (inclusive fitness) növekedése, amely magában foglalja a rokonok sikeréből származó genetikai előnyt is, sok esetben magyarázhatja a rokonokkal szembeni megkülönböztetett viselkedés kialakulását. Ilyenek például a rokonoknak történő segítségnyújtás az utódnevelés alatt (Russell & Hatchwell 2001, Baglione et al. 2003), egyes madárfajoknál a rokon hímek közös udvarlása a dűrgőhelyeken (Petrie et al. 1999, Shorey et al. 2002, Krakauer 2005), a fokozott ragadozó figyelő viselkedés közeli rokonok jelenlétében (Dunford 1977), valamint a rokon és nem-rokon egyedek eltérő kihasználása csapatos táplálkozás során (Ha et al. 2003; 9. fejezet). Ezért fontos megismerni a csapatos állatok szociális közösségeinek genetikai szerkezetét ahhoz, hogy reális képet alkothassunk a szociális interakciókból származó valódi előnyökről.

Az utóbbi évtizedek molekuláris biológiai módszerei forradalmasították a rokonság természetes körülmények között végzett vizsgálatát (pl. Avise 2004). Madaraknál a rokonsági viszonyokat leggyakrabban a szaporodás során vizsgálták, például kooperatív fészkelő csoportokban (lásd a fenti példákat), vagy egy nagyobb szaporodó populáción belül (pl. Foerster et al. 2006, Lebigre et al. 2008, Szulkin & Sheldon 2008). Eddig kevés vizsgálatban kutatták a rokonságot nem-szaporodó szociális csoportokban, habár ezeknek az ismerete ugyanolyan érdekes, mint az előbbieké. A csapatosság gyakori a vándorló és telelő madaraknál, még az olyan fajok esetében is, amelyek fészkeléskor nem csoportosak (pl. Ekman 1989). A nem-szaporodó csoportokban is gyakoriak a szociális interakciók, amilyenek például a táplálékért vagy búvóhelyek megszerzéséért folyó harcok, a társak táplálékforrásainak kihasználása, a ragadozó figyelése és a társak figyelmeztetése (Elgar 1989, Giraldeau & Caraco 2000, Krause & Ruxton 2002; pl. 6. és 7. fejezetek). A fenti interakciók mindegyike a csapattársak érdekei közötti konfliktussal járhat, ezért a rokonok jelenléte alkalmat teremt a rokonok irányában megkülönböztető (pl. ezeket segítő) viselkedésmódok kialakulására.

Ebben a vizsgálatban a házi verebek táplálkozó csapatainak genetikai szerkezetét kutattuk. A verebek rendkívül szociális madarak, az őszi és téli időszakban is csapatosan élnek táplálkozó és éjszakázó helyeik közelében. Nem-szaporodó egyedekből álló – gyakran fogságban tartott – csapataikat gyakran használják modell rendszerként a különféle szociális viselkedésformák vizsgálatához (pl. agresszió és

⁸Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: 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.

státuszjelzések: Møller 1987, Bókony et al. 2006, Nakagawa et al. 2007, 10. fejezet; szociális táplálkozás: 6. és 7. fejezetek; problémamegoldás: 12. fejezet). Annak ellenére, hogy faj viselkedését ennyire intenzíven kutatják, a vadon élő csapatok rokonsági szerkezetét nem ismerjük.

A házi verebek gyakran az egész szaporodáson kívüli időszakot ugyanannak a néhány táplálkozó és pihenőhelynek a környékén töltik, és ezekhez a helyekhez éveken keresztül ragaszkodnak (pl. vizsgálati területünkön ismerünk 5-10 éve használt gyülekező és táplálkozó helyeket; Liker A. és Bókony V. publikálatlan adat). A verébcapatok összetételének állandóságát eddig nem vizsgálták, azonban valószínű, hogy ez bizonyos határok között változhat; erre utal például, hogy a madarak egy része több táplálkozó helyet is felkeres, ahol a társak is mások lehetnek (Beer 1961). Másrészt a házi verebek nagyon kis mozgáskörzetű madarak (Summers-Smith 1963, Anderson 2006), ami növelheti a szociális szerveződés stabilitását, mivel az egy környéken élő madarak jelentős része rendszeresen ugyanazokat a gyülekező és táplálkozó helyeket látgathatja. Mivel az öreg madarak és a fiatalok diszperziója szintén kismértékű (Summers-Smith 1963, Altwegg et al. 2000, Anderson 2006; de lásd Fleischer et al. 1984), ezért várható, hogy a rokon egyedek gyakran ugyanannak a csapatnak a tagjaiként táplálkoznak vagy éjszakáznak.

Vizsgálatunkban nagyszámú házi veréb jelölése és megfigyelése révén adatokat gyűjtöttünk a vadon élő csapatok összetételéről, és molekuláris genetikai módszerekkel elemeztük a csapattársak rokonsági viszonyait. Három specifikus kérdést vizsgáltunk: (1) A madarak együttes előfordulásának gyakorisága (asszociáltsága) kapcsolatban van-e rokonsági viszonyukkal? (2) Közelebbi rokonok-e a rendszerint azonos csapatban táplálkozó madarak, mint a különböző csapatokban tartózkodók? (3) Változik-e a különböző csapatokhoz tartozó madarak közötti rokonsági fok a csapatok távolságának növekedésével? Mivel a tojó házi verebek nagyobb távolságokra vándorolnak a születés helyétől, mint a hímek (Altwegg et al. 2000), ezért a fenti kérdéseket a két ivar esetében külön is megvizsgáltuk.

Módszerek

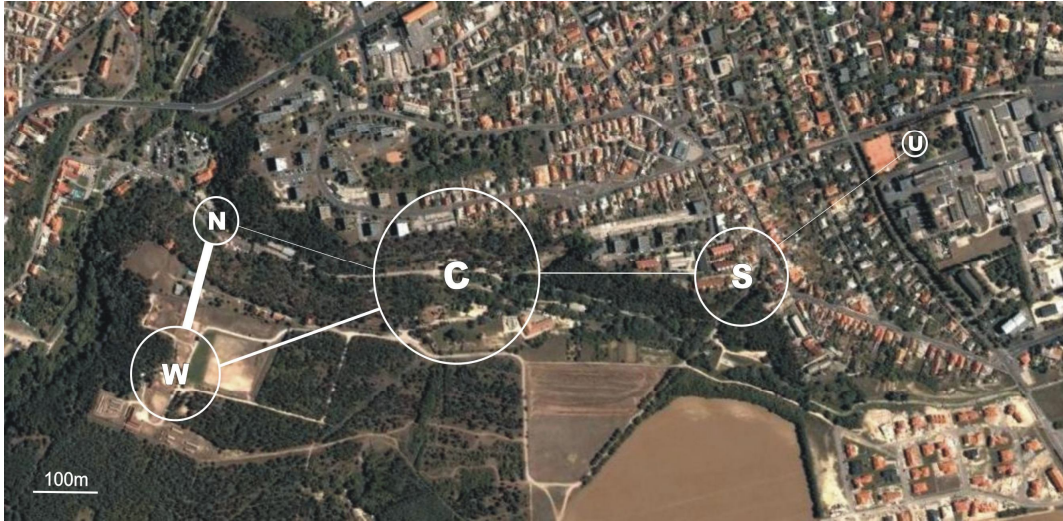
A vizsgálat helyszíne

A terepi adatgyűjtést Veszprémben (É 47°05', K 17°54') végeztük, a Kittenberger Kálmán Növény- és Vadasparkban (továbbiakban „állatkert”) és környékén. Négy vizsgálati hely az állatkert területén illetve közvetlen közelében helyezkedett el (N: északi hely, W: nyugati hely, C: központi hely, S: déli hely), míg az ötödök valamivel távolabb, a Pannon Egyetem kampuszának parkjában volt (U: egyetemi hely; 19. ábra). Mindegyik helyen található olyan bokorcsoport, amit a verebek rendszeresen használnak gyülekezőhelynek, illetve nyílt terület, ahol táplálkozhatnak. A helyek közötti távolság 229 – 1225 m között változott (átlag \pm SE: 669 ± 111 m), az egyes helyeket erdőrészek (általában feketefenyő *Pinus nigra*) vagy beépített területek választják el egymástól (19. ábra).

A vizsgált populáció

A terepi adatgyűjtést 2004. és 2006. között végeztük, ami magában foglalta a madarak jelölését és ezt követő megfigyelését, valamint a vérminták gyűjtését. A házi verebek

egész évben a területen tartózkodnak; >50 pár fészkel az állatkert területén természetes helyeken és fészekodúkban, az őszi időszakban a fiókák kirepülését követően pedig több száz madár található a területen (Bókonyi et al. 2008). Szintén fészkelnek – feltehetőleg kis számban – az egyetemi kampusz területén és a környező épületeken, ősszel és télen pedig kis csapatokban (10-50 egyed) figyelhetők meg ezen a helyen. 2006-ban becsültük a megfigyelések alatt jelenlevő madarak maximális számát, ezek medián értékei az egyes helyeken a következők voltak: N: 21, W: 32, C: 100, S: 65, U:12.



19. ábra A vizsgált csapatok elhelyezkedése a veszprémi állatkertben és környékén. A körök középpontja jelöli az etetők helyét, a körök mérete a helyhű madarak számával, a köröket összekötő vonalak vastagsága a helyek között mozgó madarak (ingázók) számával arányos (2006-os adatok).

Az öreg madarak legnagyobb részét ősszel és tél elején (2004. és 2005. szeptember – december eleje) fogtuk meg függönyhálókkal a vizsgálati helyeken, a megfigyelések megkezdése előtt. Ebben az időszakban a fogásokat hetente 1-2 napon végeztük. 2004-ben két helyen (W és C) fogtunk madarakat, míg 2005-ben mind az öt helyen. 2005-ben az állatkertben fészkelő öreg madarakat is jelöltük, amelyeket a fészekodúkban fogtunk meg. Ebben az évben jelöltük a fiókákat is, amelyeket 9-11 napos korban gyűrűztünk. Minden madarat egy számozott és három, egyedi kombinációjú színes gyűrűvel láttunk el, ami a szabadon mozgó madarak azonosítását biztosította. Minden jelölt madártól kis mennyiségű vért vettünk a szárnyvénából, amit a genetikai elemzésekig Queen lízispufferben tároltunk (Dawson et al. 1998). A 2005-ös megfigyelési időszak kezdetéig 410 madarat jelöltünk meg, a 2006-os megfigyelési időszak elejére pedig a területen gyűrűzött madarak kumulatív száma 1244 volt.

Megfigyelések

A 2005-ös megfigyelési időszakban két helyen (W és C) etettük a madarakat és itt végeztük a megfigyeléseket. 2006-ban mind az öt helyen etettünk és megfigyeltünk. Mindegyik helyen egy dűcetetőn etettük a madarakat, ami a gyülekezőhelyül szolgáló bozót közelében volt. Az etetéshez magkeveréket használtunk. 2005-ben a dűcetetőn kívül egy-egy földre helyezett táblán is etettünk (W és C helyek), ugyanazzal a

magkeveréssel, mint amit a dúcetetőkből kihelyeztünk. A C helyen, 70 méterre az etetőtől, ugyanazok a madarak rendszeresen táplálkoztak az állatkert mosómedvéinek (*Procyon lotor*) kihelyezett etetődobozokból is, ezért itt is rendszeresen megfigyeléseket végeztünk, és az itt gyűjtött adatokat összevontan kezeltük a C hely adataival. Az etetőkön folyamatosan biztosítottuk a táplálékot, amit néhány héttel a megfigyelések előtt kezdtünk és a megfigyelések végéig folytattunk. A mosómedvék etetőjén egész évben volt táplálék.

A megfigyeléseket 2005-ben január 5. és február 11. között, 2006-ban január 11. és február 3. között végeztük. Mindkét időszakban hideg időjárás volt, gyakori havazással, ezért a verebek folyamatosan használták az etetőket. 2005-ben a W helyen 20, a C helyen 40 megfigyelést végeztünk (20 a madáretetőn, 20 a mosómedvék etetőjén). 2006-ban az egyes helyeken a megfigyelések száma a következő volt: N: 13, W: 10, C: 22 (10 a madáretetőn, 12 a mosómedve etetőn), S: 14, U: 10. A megfigyeléseket távoli rejtekhelyekről végeztük 20-60 × nagyítású teleszkópokkal. A megfigyelések általában 60 percesek voltak, néhány esetben azonban rövidebbek a kedvezőtlen időjárás vagy az állatkertben folyó munkák miatt. Az egyes helyek ismételt megfigyeléseit általában különböző napokon végeztük, és egy napon belül legtöbbször az összes helyet megfigyeltük. Néhány esetben egy napon két megfigyelést is végeztünk ugyanazon a helyen, ekkor legalább egy óra szünet volt a megfigyelések között. Minden egyes megfigyelés alatt feljegyeztük az adott hely etetőjén és közelében (pl. bokron, etető alatt a talajon) egyértelműen azonosított verebek színes gyűrű kódját és ivarát. Ez mellett 2005-ben a C hely mosómedve etetőinél közeli videofelvételeket is készítettünk (Bókony et al. 2008; 11. fejezet), amelyekről szintén azonosítottuk a gyűrűzött madarakat, és ezeket az adatokat hozzáadtuk a C hely többi megfigyeléséhez. Meg kell jegyeznünk, hogy a megfigyelések során nem mindig tudtuk az adott helyen előforduló összes madarat azonosítani, mivel esetenként egyszerre sok madár tartózkodott az etetőn, de csak rövid ideig. A vizsgálat két éve során 436 egyedről összesen 5220 visszalátási adatot gyűjtöttünk (külön számolva a madarak többszörös azonosítását egy megfigyelésen belül).

A madarak kiválasztása az elemzésekhez

A csapatok összetételének vizsgálatához és a genetikai elemzésekhez azoknak a madaraknak az adatait használtuk, amelyeket legalább 3 független megfigyelésben visszaláttunk, egy adott éven belül (egy megfigyelésen belüli ismételt visszalátást egy adatnak vettünk, és az éveket külön kezeltük). A kiválasztott madarak fenti értelemben vett átlagos megfigyeléseinek a száma (\pm SE) 2005-ben 11.5 ± 4.4 ($n=79$ egyed), 2006-ban 4.9 ± 1.7 ($n=128$) volt. A teljes egyedszám, ami a genetikai és statisztikai elemzésekben szerepet 188 volt (mivel 19 madár mind a két év elemzéseiben szerepelt).

Az elemzések egyik részében a madarakat két csoportra osztva kezeltük. Az egyik csoportba a „helyhű” madarak (core flock) tartoztak, amelyeket összes megfigyelésükben ugyanazon a helyen láttunk (2005: 66 madár, 2006: 103 madár). A másik csoportba az „ingázók” kerültek, amelyeket egynél több helyen figyeltünk meg (2005: 13 madár, 2006: 25 madár; 19. ábra). A fenti csoportosítás az adott éven belüli megfigyelések alapján történ. Megjegyzendő, hogy a legtöbb ingázónak volt egy preferált helye, ahonnan a megfigyeléseinek nagy része (3-17) származott, és ezen kívül 1 vagy 2 alkalommal láttuk más helyen. A helyhű egyedek száma szorosan korrelált a maximális csapatméretekkel (lásd fent; Pearson korreláció: $r=0.94$, $P=0.0195$, $n=5$ hely, 2006-os adatok).

Genetika elemzések és a rokonság becslése

A DNS kivonását a tárolt mintákból standard fenol-kloroform módszerrel vagy Qiagen DNeasy Tissue Kit (QIAGEN, Hilden, Germany) alkalmazásával végeztük a gyártó utasításai szerint. Hét erősen polimorf mikroszatellit lokuszt használtunk a madarak genotipizálására (lokuszonként 17.4 ± 0.7 allél; lokuszok: *Pdo1*, *Pdo2*, *Pdo3*, [Neumann & Wetton 1996], *Pdo5* [Griffith et al. 1999], *Pdo8* [Griffith et al. 2007], *McyU4* [Double et al. 1997]; az allélok méretét és számát, valamint az allélgyakoriságokat az 1. függelék tartalmazza). A markerekhez készített primer-párok (Sigma-Aldrich, Budapest) egyik tagja fluoreszcens festékkel volt jelölve a DNS 5'-végén (HEX, JOE vagy FAM-6 festékek; Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). A PCR reakcióhoz 100 ng templát DNS-t, 0.5 μ M primert, 0.2 mM dNTP-t, 2 mM $MgCl_2$ -t, 1 egység Taq DNS polimerázt (Fermentas AB, Vilnius, Lithuania) és 10X Taq puffert használtunk 25 μ l végső mennyiségben. Az allélméret meghatározást ABI Prism 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) szekvenátor segítségével végeztük (Biomi, Gödöllő) ROX-labelled ILS-600 belső standardot használva (Promega, Madison, WI, U.S.A.), ennek eredményét GeneScan program segítségével értékeltük (Applied Biosystems).

Az ML-Relate programot (Kalinowski et al. 2006) használtuk a madarak közötti rokonsági koefficiensek (R) maximum likelihood eljárással végzett becslésére, valamint az egyes diádok (egyed-párok) rokonsági osztályokba sorolására. Ez a módszer alkalmas a null-allélok figyelembevételére, ami nagy gyakorisággal fordult elő két lokusz esetében (*Pdo2*: 0.27, *Pdo8*: 0.26; 1. függelék), és ez mellett az általunk használt genetikai adatokból pontosabb becslést ad, mint a jelenleg rendelkezésre álló többi módszer (Milligan 2003). A becsléseket úgy végeztük, hogy az összes egyed adatát egyetlen populációként kezeltük, mivel nem volt előzetes adatunk a vizsgált populáció genetikai szerkezetéről. A rokonsági csoportokba történő besoroláshoz a program segítségével minden diád esetében számítottuk négy gyakori rokoni kapcsolat valószínűségét: NR: nem-rokon, FT: féltestvér, T: testvér, és SU: szülő-utód (más rokonsági kategóriák valószínűségét a program nem számolta), majd ez alapján a legnagyobb valószínűségű csoportba soroltuk a diádot (Kalinowski et al. 2006). Az elemzésekben az FT, T és SU kapcsolatokat „közeli rokon” csoportként összevontan kezeltük, míg a többi diád a nem-rokon csoportot alkotta. Az így kapott csoportosítás elfogadható pontossággal tükrözte a madarak tényleges rokonsági viszonyait, amit az ismert származású madarak (szaporodási időszakból ismert tényleges szülő-utód és fészekalj-testvér párok) genetikai módszerekkel becsült rokonsági adatai igazoltak: a maximum likelihood besorolással közeli rokonnak kapott diádok 85.4 %-a, a nem-rokonnak kategorizált diádoknak pedig 89.9 %-a felelt meg a tényleges (pedigré alapján ismert) rokonsági viszonyoknak ($n=1225$ diád). Továbbá a pedigré alapján ismert közeli rokon (szülő-utód illetve testvér) diádok becsült átlagos rokonsági koefficiense 0.423 ± 0.032 ($n=48$ diád), míg a nem-rokon diádokra (eltérő szülők fiókái között) becsült rokonsági koefficiens értéke 0.042 ± 0.002 ($n=1177$ diád) volt, ami közel esik az e csoportok esetében várható értékekhez.

Statisztikai elemzések

Az elemzések első részében az összes madár visszalátási adatai alapján félig súlyozott asszociációs indexeket (half-weighted association; A) számítottunk minden lehetséges diád esetében (Cairns & Schwager 1987). A számítást a SOCPROG 2.3 programmal végeztük (Whitehead 2007), a megfigyeléseket tekintve mintavételi egységnek ($n=60$ és 69 egység 2005-ben és 2006-ban). A félig súlyozott asszociációs index azoknak a

megfigyeléseknek az arányát adja meg, amelyben a vizsgált diád két tagja együtt fordult elő. Értéke akkor legkisebb ($A=0$), ha a két egyed sohasem fordult elő azonos megfigyelésben (pl. mindig különböző helyeken voltak megfigyelve), és akkor maximális ($A=1$), ha kizárólag azonos megfigyelésekben fordultak elő (azaz mindig ugyanazon a helyen és ugyanakkor). Az indexeket a két évre külön számoltuk. A rokonsági fok (R) és az asszociációs index (A) közötti korreláció elemzésével vizsgáltuk, hogy a madarak táplálkozó csapatokban való együttes előfordulása kapcsolatban volt-e a köztük lévő rokonsággal. Az R és A diadikus értékeit tartalmazó mátrixok közötti korrelációt Mantel randomizációs eljárással teszteltük (10000 permutációval), amit szintén a SOCPROG programmal végeztünk. A két év adatait külön elemeztük, valamint a diádok ivara alapján is külön elemzéseket végeztünk (hím-hím, tojó-tojó, hímtójtó). Végül külön tesztekben vizsgáltuk az egyes helyek helyhű madarait (az ingázókat kizártuk ezekből az egy-egy helyre korlátozódó elemzésekből).

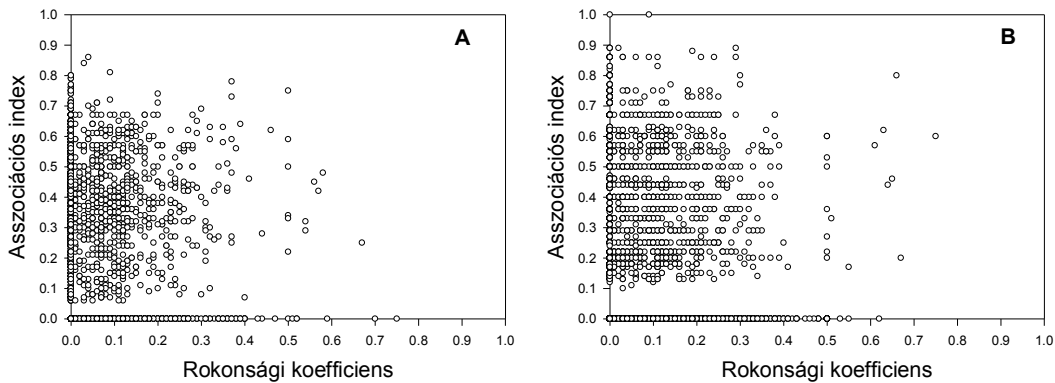
Az elemzések másik részében kizárólag a helyhű madarakkal foglalkoztunk, és azt vizsgáltuk, hogy az egy csapatba tartozó (azaz kizárólag ugyanazt a helyet, pl. C-t használó) egyedek közötti rokonsági koefficiensek eltérnek-e ugyanezen csapat egyedeinek más csapatok egyedeivel kapott rokonsági értékektől (pl. C *versus* az összes többi hely). Az elemzéseket csapatonként külön végeztük, és különböző csapathoz tartozónak tekintettük az összes, nem a fokális csapatban rezidens madarat (azaz összevontuk a többi csapat egyedeit). A csapaton belüli és csapatok közötti rokonsági koefficiensek értékét randomizált Mann-Whitney teszttel hasonlítottuk össze (10000 permutációt végezve). Az összehasonlítást megismételtük egy másik formában is: ekkor minden egyed esetében kiszámoltuk, hogy (i) a csapattársak mekkora hányadával közeli rokon (FT, T vagy SU) a fokális egyed, illetve (ii) az összes többi (más csapatokhoz tartozó) madár között milyen arányban vannak közeli rokonai. A csapaton belüli és kívüli közeli rokon arányokat randomizált páros Wilcoxon teszttel hasonlítottuk össze (10000 permutációt végezve), amelyben az egyedek voltak az adatpontok. A két évet külön elemeztük, és az éveken belül mindegyik csapatra külön elemzést végeztünk. Az elemzéseket az **R** statisztikai számítási környezetben végeztük (R Development Core Team 2008).

Végezetül vizsgáltuk, hogy a csapatok közötti távolság korrelál-e a csapatok madarai közötti rokonsági fokkal (csak a helyhű madarak adatait használva). Minden helyhű madarat egyetlen térbeli ponthoz rendeltünk (az etető helyéhez). Az egy csapatba tartozó madarak távolságát 0-nak vettük, míg a különböző csapatokhoz tartozó madarak közötti távolságot az etetők közötti távolsággal vettük egyenlőnek. Ugyanazt a távolságot használtuk egy adott csapat-pár mindegyik diádjára esetében. Ebben az elemzésben csak a 2006-os adatokat használtuk, így az öt csapat térbeli elhelyezkedése alapján tíz különböző távolságot használtunk. A távolság és a rokonsági fok diadikus mátrixai közötti korrelációt Mantel randomizációs eljárással teszteltük (10000 permutációval), amit a SOCPROG programmal végeztünk. Elsőként együtt elemeztük az összes diád adatát, majd ivar-specifikus elemzéseket végeztünk (hím-hím, tojó-tojó, hímtójtó). A térbeli elemzést kiegészítettük az ivar-specifikus diszperzió vizsgálatával, amihez az átlagos korrigált „assignment” indexet (mAIc) használtuk (Goudet *et al.* 2002), amit az Fstat 2.9.3.2 programmal számítottunk (10000 randomizációt végezve; Goudet 1995). Az egyik ivar szignifikánsan alacsonyabb mAIc értéke azt jelzi, hogy a diszperzió az adott ivarnál jelentősebb. Jelenleg ez a leghatékonyabb módszer az ivar-specifikus diszperzió genetikai adatokkal történő tesztelésére (Goudet *et al.* 2002).

Eredmények

Asszociáció és rokonság

2005-ben nem volt kapcsolat a madarak közötti rokonság foka és a megfigyelések alatti asszociáltság között (6. táblázat, 20A ábra). 2006-ban szignifikáns pozitív korrelációt kaptunk a rokonság és az asszociáltság között a teljes (nem ivar-specifikus) adatsor esetében (6. táblázat), azonban a korreláció értéke alacsony volt ($r=0.02$; 20B ábra) és a szignifikancia megszűnt, ha a szignifikancia szintet a többszörös összehasonlítások miatt korrigáltuk. Az ivar-specifikus diádok esetében nem találtunk szignifikáns korrelációt a két változó között (6. táblázat).



20. ábra A rokonsági koeficiens és az etetőhelyeken megfigyelt asszociáltság közötti kapcsolat házi verebeknél (A: 2005, B: 2006). Az adatpontok diádokat jelentenek, a statisztikai elemzés eredményei a 6. táblázatban találhatóak.

6. táblázat A páronkénti rokonsági koeficiensek (R) és az etetőhelyeken megfigyelt asszociáltság (A) közötti korrelációk. Az összes, a hím-hím, a tojó-tojó és a tojó-hím diádok elemzéseiben valamennyi (helyhú + ingázó) egyed adatát használtuk, a csapatok külön végzett elemzéseiben csak a helyhú madarak adatai szerepeltek (az N, S és U csapatról csak 2006-ban gyűjtöttünk adatot). A táblázat a korrelációs koeficienseket (r) és az ezekhez tartozó P értékeket mutatja (a SOCPROG program által számított egyoldalú tesztek eredménye). A szignifikancia szinteket szekvenciális Bonferroni eljárással korrigáltuk (korrigált α , 15 teszt esetére).

Minta	2005			2006		
	n (diád)	r	P	n (diád)	r	P (korrigált α)
Összes diád	79 (6162)	-0.003	0.539	128 (16256)	0.022	0.034 (0.0017)
Hím-hím diádok	44 (1892)	0.018	0.270	63 (3906)	0.031	0.092
Tojó-tojó diádok	35 (1190)	-0.077	0.969	65 (4160)	0.037	0.051 (0.0018)
Hím-tojó diádok	79 (1540)	0.018	0.167	128 (4095)	0.012	0.102
W csapat	16 (240)	0.035	0.356	22 (462)	0.056	0.239
C csapat	50 (2450)	-0.001	0.500	41 (1640)	0.032	0.189
N csapat	-	-	-	11 (110)	0.035	0.395
S csapat	-	-	-	23 (506)	-0.021	0.635
U csapat	-	-	-	6 (30)	-0.495	0.972

Csapaton belüli és csapatok közötti rokonság

A helyhű egyedek csapaton belüli átlagos rokonsága alacsony volt, és a legtöbb esetben nem különbözött a csapatok közötti rokonsági koefficiensek átlagos értékétől (7. táblázat). Habár egyes csapatok esetében szignifikáns különbségeket kaptunk, ezek a hatások nem voltak erősek és nem voltak konzisztensek sem a különböző helyek között (pl. N és C 2005-ben), sem egy helyen belül a két év során (pl. C hely). Egyetlen különbség sem maradt szignifikáns, ha a szignifikancia szintet az összehasonlítások száma alapján korrigáltuk. Hasonló eredményeket kaptunk, ha az ivar-specifikus diádokat külön elemeztük (nincs bemutatva). A rokonsági koefficiensek varianciája alacsony volt (összevont adatok: 0.008; az egyes helyeken belül számolva: 0.003 – 0.013).

Megegyező eredményt kaptunk a közeli rokon egyedek arányának elemzéseiben is. A legtöbb madárnak volt legalább egy közeli rokona a csapaton belül (96%) és a csapaton kívül is (97%). A rokonok átlagos aránya a csapaton belül 0.143 ± 0.006 (0 – 0.439), a csapaton kívül 0.149 ± 0.006 (0 – 0.500) volt. A közeli rokonok csapaton belüli és kívüli aránya a legtöbb hely esetében nem különbözött (8. táblázat). Az ivar-specifikus diádok elkülönített elemzése ezzel megegyező eredményeket adott (nincs bemutatva).

7. táblázat A csapaton belüli és a csapatok közötti diádok rokonsági koefficienseinek (R, átlag \pm SE) összehasonlítása. Az elemzésben csak a helyhű madarak adatai szerepelnek. A táblázatban a kétoldalú randomizált Mann-Whitney tesztek eredménye van megadva (*P*), a szignifikancia szinteket szekvenciális Bonferroni eljárással korrigáltuk (7 teszt esetére). *n* az adott csapaton belüli helyhű egyedek száma, a zárójelben megadott mintaszámok a csapaton belüli és csapatok közötti diádok számát jelentik.

Minta	<i>n</i> (diád)	Csapaton belüli R	Csapatok közötti R	<i>P</i> (korrigált α)
2005				
W csapat	16 (120, 800)	0.066 ± 0.009	0.058 ± 0.003	0.220
C csapat	50 (1225, 800)	0.050 ± 0.003	0.058 ± 0.003	0.029 (0.0085)
2006				
W csapat	22 (231, 1782)	0.072 ± 0.007	0.053 ± 0.002	0.046 (0.0127)
C csapat	41 (820, 2542)	0.060 ± 0.003	0.053 ± 0.002	0.020 (0.0073)
N csapat	11 (55, 1012)	0.045 ± 0.012	0.062 ± 0.003	0.031 (0.0102)
S csapat	23 (253, 1840)	0.053 ± 0.005	0.054 ± 0.002	0.396
U csapat	6 (15, 582)	0.034 ± 0.014	0.057 ± 0.004	0.595

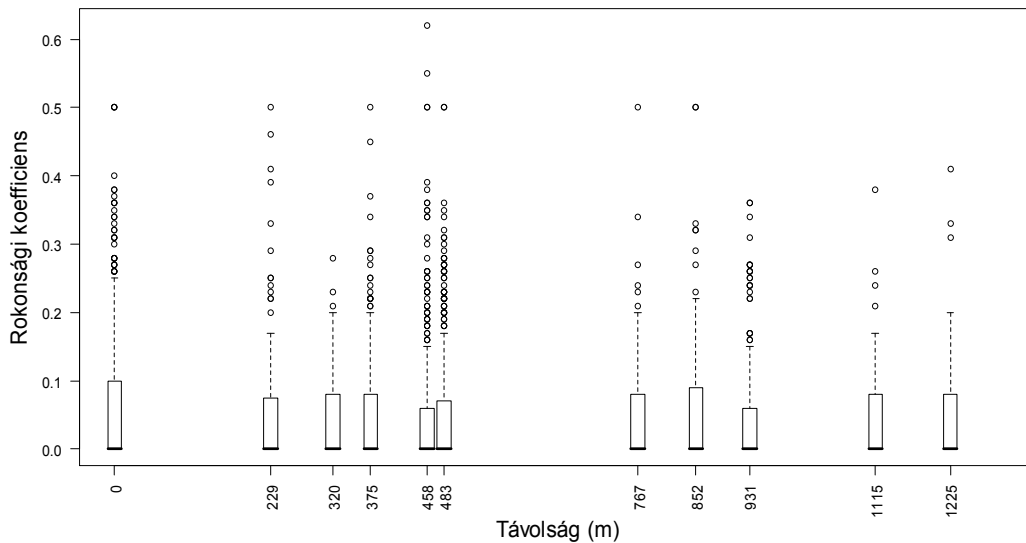
Csapatok közötti távolság és rokonság

A madarak közötti rokonsági fok nem volt kapcsolatban a csapatok távolságával sem az összevont adatsor esetében ($r = -0.009$, $P = 0.718$, $n = 103$ egyed; 21. ábra), sem az ivar-specifikus diádok külön végzett elemzésében (hím-hím: $r = 0.007$, $P = 0.427$, $n = 50$; tojó-tojó: $r = 0.023$, $P = 0.203$, $n = 53$; hí-m-tojó: $r = -0.035$, $P = 0.748$, $n = 103$).

Az ivar-specifikus diszperzió két év összevont adatain történt tesztelésekor a tojók esetében alacsonyabb mAIC értéket (-0.312) kaptunk, mint a hímek esetében (0.328), a különbség marginálisan nem-szignifikáns volt ($P = 0.068$, $n = 81$ tojó, 77 hím). Ha a két évet külön elemeztük, a különbség iránya azonos maradt a fentivel, nem volt szignifikáns 2005-ben (-0.302 vs. 0.268 , $P = 0.200$, $n = 31$ tojó, 35 hím), viszont szignifikáns volt 2006-ban (0.392 vs. 0.416 , $P = 0.041$, $n = 53$ tojó, 50 hím).

8. táblázat A közeli rokon egyedek aránya a csapatokon belül és a csapatokon kívül (átlag \pm SE). Az elemzésben csak a helyhű madarak adatai szerepelnek. A táblázatban a kétoldalú randomizált páros Wilcoxon tesztek eredménye van megadva (P), a szignifikancia szinteket szekvenciális Bonferroni eljárással korrigáltuk (7 teszt esetére). n az adott csapaton belüli helyhű egyedek száma.

Minta	n	Közeli rokonok aránya a csapaton belül	Közeli rokonok aránya a csapaton kívül	P (korrigált α)
2005				
W csapat	16	0.141 \pm 0.018	0.145 \pm 0.012	0.811
C csapat	50	0.126 \pm 0.005	0.145 \pm 0.015	0.477
2006				
W csapat	22	0.194 \pm 0.022	0.148 \pm 0.010	0.081
C csapat	41	0.164 \pm 0.011	0.145 \pm 0.011	0.116
N csapat	11	0.116 \pm 0.018	0.176 \pm 0.013	0.011 (0.0073)
S csapat	23	0.132 \pm 0.016	0.157 \pm 0.011	0.180
U csapat	6	0.056 \pm 0.035	0.155 \pm 0.020	0.093



21. ábra A madarak közötti rokonsági fok a csapatok közötti távolság függvényében (2006-os év adatai). Az egy csapatba tartozó madarak 0m távolsággal szerepelnek az ábrán, a többi távolság adat a vizsgált öt csapat között páronként mért távolságot mutatja (a statisztikai elemzések eredménye a szövegben található). A boxplotokon a vastag vonal a medián, a doboz az interkvartilis terjedelem, a körök a kiugró értékek ($>$ felső kvartilis + $1.5 \times$ interkvartilis terjedelem).

Diszkusszió

Jól ismert, hogy a házi verebek kis mozgáskörzetű madarak. Az öreg madarak, miután megtelepedtek egy fészkelőhelyen, az év nagy részében kis területen belül tartózkodnak (Summers-Smith 1963, Perrins 1998, Anderson 2006). A fiatal madarak függetlenné válásuk utáni diszperziója (natal dispersal) ugyancsak kis távolságra történik, azonban a populációk különböznek ebben. Például egy norvégiai szigetvilágban fészkelő metapopulációban a fiatalok diszperziója kis gyakoriságú volt, a tojóknek 9.6 %-a a

hímeknek pedig 5.7 %-a telepedett meg másik szigeten (Altwegg *et al.* 2000). Egy észak-amerikai mezőgazdasági területen végzett vizsgálatban viszont jóval gyakoribb elvándorlást találtak: a szomszédos (általában 1 km-en belül található) kolóniákra a fiatal tojók áttelepülése 52 %, a hímek áttelepülése 27 % volt (Fleischer *et al.* 1984). A több földrajzi régióból származó gyűrűzési adatok általánosságban azt mutatják, hogy a fiatal házi verebek többsége a születési hely közelében ($2 >$ km) telepszik le, és jelentős részük a születési kolónián maradhat (Anderson 2006). Az elvándorlás kis távolsága (illetve gyakran teljes hiánya) alapján azt várhatjuk, hogy a madarak jelentős része a rokonaival egy területen él, így a gyülekező és táplálkozó helyeken megfigyelhető csapatokban gyakori a rokonok együttes jelenléte.

Eredményeink nem támogatták ezt a predikciót: a vizsgált helyeken együtt táplálkozó házi verebek átlagos rokonsági koefficiense illetve a közeli rokon csapattársak aránya egyaránt alacsony volt. Ez több tényező következménye lehet. Egyrészt, az általunk vizsgált térbeli skálán a fiatal madarak diszperziója jelentős lehet, ami a terület különböző részein születő madarak keveredését és a rokonok különválását eredményezheti. A mi eredményeinkhez hasonlóan Fleischer (1983) nem talált genetikai differenciálódást az általa tanulmányozott nagy diszperziós rátájú populáció kolóniái között. Másrészt, a téli csapatok egyedei is gyakran változtathatják táplálkozó helyüket, ami szintén a madarak keveredéséhez vezet. A vizsgált periódusokban a verebeknek legalább 16.5 %-a fordult elő egynél több helyen, és ez az arány valószínűleg jóval magasabb a teljes őszi-téli időszakra nézve. Úgy véljük, hogy a helyek közötti mozgások általunk kapott gyakorisága nem a vizsgálati rendszer műterméke, amit pl. a mesterségesen fenntartott etetőhelyek közelsége okozott. Nagy populációsűrűségű helyeken a természetes gyülekező és táplálkozó helyek gyakran hasonló közelségben találhatóak, pl. az általunk használt öt helyből négyet a vizsgálat megkezdése előtt is használtak a madarak. Végezetül, a házi verebek éves mortalitási rátája magas, öreg madarak esetében 50% körüli (Anderson 2006), ami csökkentti annak a valószínűségét, hogy az egy csapatban tartózkodó rokon diádok mindkét tagja hosszú ideig életben maradjon.

Vizsgálatunkban nem találtunk konzisztens különbséget a hímek és tojók között a csapattársakhoz fűződő rokonságban. Ez az eredmény meglepő, hiszen az ivarok eltérő diszperziója jól ismert más populációkból (Fleischer *et al.* 1984, Altwegg *et al.* 2000), és a veszprémi populáció esetében végzett elemzéseink is erre utalnak. Úgy gondoljuk, hogy a vizsgálat kis térbeli skálája (a csapatok közötti maximális távolság 1.2 km) miatt lehetséges, hogy a csapatok közötti gyakori mozgások hatása elfedi a diszperzió ivari különbségéből származó esetleges hatásokat. Másrésztől ivar-specifikus tesztheinkben a mintaszámok gyakran alacsonyak voltak (különösen a helyek szétválasztott elemzéseiben), ami csökkentette a tesztek erejét. Mindazonáltal a konzisztensen alacsony csapaton belüli és csapatok közötti rokonsági koefficiensek alapján nem tűnik valószínűnek, hogy a hímek és tojók csapattársakhoz fűződő rokonsági viszonyai jelentősen különbözzenek.

Más madárfajok táplálkozó csapatainak vizsgálata a miénkhez hasonló eredményeket adott. Például a hollók (*Corvus corax*) és a pávaszemes hangyásmadarak (*Phaenostictus mcleannani*) esetében is ritkák voltak a közeli rokonok a csapatokban, és a csapaton belüli és csapatok közötti átlagos rokonsági fokok nem különbözött (Parker *et al.* 1994, Chaves-Campos & DeWoody 2008). Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a madarak táplálkozáshoz szerveződő csapatai általában – vagy legalábbis gyakran – nem rokon egyedekből állnak össze, ellentétben a szaporodó csoportok esetében tapasztalt rokonsági viszonyokkal (pl. a kooperatívan fészkelő fajoknál, lásd a bevezetésnél). Ennek egyik oka az lehet, hogy az indirekt genetikai előnyök

megszerzésére (pl. rokon segítség révén) valószínűleg nagyobb az esély a szaporodó, mint a nem-szaporodó csoportokban, ezért az előbbieket esetében erősebb szelekció irányulhat a társak rokonsági-alapú megválasztására. Másrészt a csoportméret általában nagyobb a táplálkozó csapatok esetében (verebeknél ez több mint száz madár is lehet), az átlagos rokonsági fok pedig madaraknál és emlősöknél gyorsan csökken a csoportmérettel (Lukas et al. 2005).

Vizsgálatunk azt mutatta, hogy az alacsony átlagos rokonsági fok ellenére minden madárnak volt néhány közeli rokona a csapatokban. A helyű madarak esetében ez azt jelentette, hogy minden 10 csapattárs között legalább 1-2 féltestvér-szintű vagy közelebbi rokonuk volt. A közeli rokonok jelenléte alkalmat teremhet a rokonok közötti megkülönböztetett viselkedésformák kialakulására. Ezzel összhangban, amint azt a következő fejezetben látni fogjuk, a házi verebek felismerik a rokon csapattársakat és bizonyos szociális interakcióikban eltérően bánnak velük, mint a nem-rokon egyedekkel (Tóth et al. 2009). Ez arra utal, hogy a rokonszelekció a nem-szaporodó csapatok esetében is működhet, még akkor is, ha mindössze néhány rokon van jelen a nem-rokon csapattársak tömegében.

9. fejezet

A rokonság hatása a szociális viselkedésre házi verebeknél⁹

Bevezetés

Az előző fejezetben láttuk, hogy a vadon élő házi veréb csapatokban az egyedeknek általában néhány közeli rokona is jelen van. Ez alkalmat teremt arra, hogy a madarak szociális interakcióik során növeljék rokonaik sikerét, és ezáltal saját összesített rátermettségüket. A következőkben a csapatos táplálkozás és az agresszív viselkedés kapcsán azt vizsgáljuk, hogy a verebek valóban eltérően viselkednek-e rokonaikkal szemben a nem-rokon csapattagokhoz képest.

A 6. és 7. fejezetekben bemutattuk, hogy a házi verebek csapatos táplálkozásuk során a kereső vagy a potyázó taktikát használják a táplálékfoltok felderítésére. A potyázás révén lehetőség van a társak erőfeszítésének önző kihasználására, ami feltehetőleg költséges a kihasznált egyedek számára, hiszen táplálkozási sikerüket csökkentheti. Hogyan befolyásolja a csapattársak közötti rokonság a potyázás költségeit és előnyeit az interakcióban részt vevő két fél szempontjából? Hamilton (1964) rokonszelekción elmélete általánosságban azt prediktálja, hogy ha az egyedek közötti rokonsági fok és a segített egyed nyereségének szorzata nagyobb, mint a segítő egyed költsége, akkor rokonokat preferáló viselkedésformák kialakulása várható. Ezt a megközelítést sikeresen alkalmazták különböző szociális viselkedésformák magyarázatára mind a szaporodó csoportok esetében (pl. Queller & Strassmann 1998, Komdeur 1994), mind szaporodáson kívüli kontextusban (Grant Hokit & Blaustein 1997, Sklepkovych 1997, Hatch & Lefebvre 1997, Rossiter et al. 2002). A potyázó viselkedés esetében Hamilton elmélete alapján két alternatív predikció tehető, a viselkedéshez kapcsolódó költség/nyereség viszonytól függően: (i) ha potyázás költsége nagy a kihasznált egyed számára, a madarak segíthetik rokonaikat azáltal, hogy inkább a nem-rokon egyedektől potyáznak (azaz csökkentik a rokonokra irányuló potyázást); (ii) ha a potyázás nyeresége nagy a potyázó egyed számára, akkor a madarak gyakrabban engedhetik potyázni rokonaikat az általuk talált foltból (azaz a rokonoktól történő potyázás gyakorisága lesz nagyobb). A rokonszelekción hiányában nem várunk különbséget a rokonokra illetve nem-rokonokra irányuló potyázások gyakoriságában.

A rokonszelekción hatását a szociális táplálkozási taktikák használatára tudomásunk szerint eddig csak két vizsgálatban tesztelték madarak esetében, és ezeknek a vizsgálatoknak az eredményei is ellentmondásosak. Hatch és Lefebvre (1997) a

⁹Átírva és rövidítve az alábbi cikkek alapján: 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; 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.

kacagó gerléknél (*Streptopelia risoria*) azt találta, hogy a fiatal gerlék gyakrabban ettek – agresszió nélkül – a testvérek és a szülők által talált táplálékfoltokból, mint a nem-rokon madarak által talált foltokból. Azonban ezt az eredményt a szerzők a szociális tanulás eltérő lehetőségével értelmezték, és nem a rokonszelekció hatásaként. Egy másik vizsgálatban Ha és munkatársai (2003) az amerikai varjú esetében (*Corvus caurinus*) kimutatták, hogy a madarak ritkábban használták a potyázás agresszív formáját rokonaikkal szemben, mint a nem-rokon egyedek ellen, habár a potyázás összesített gyakoriságában nem volt különbség a két csoport között. A szerzők szerint a rokonszelekció révén elért indirekt nyereségek ennél a fajnál szerepet játszhatnak a rokonokkal szembeni eltérő viselkedés kialakulásában, azonban a fajra jellemző kooperatív fészkelés és a hosszú utódgondozás megnehezíti eredményeik egyértelmű értelmezését (Verbeek & Butler 1999).

A házi verebek másik gyakori szociális viselkedésformája az agresszív versengés, amit a táplálékszerzésen kívül más erőforrások (pl. pihenő vagy éjszakázó hely, porfürdő, potenciális fészekhely) megszerzésére is gyakran használnak a nem-szaporodó csapatok tagjai. Az agresszió költséges a megtámadott egyed számára, hiszen csökkentheti a hozzáférést ezekhez az erőforrásokhoz, sérülést okozhat, valamint a sikertelen küzdelem csökkentheti az egyed pozícióját a csapat dominancia hierarchiájában. A rokonszelekció elmélete alapján ezért a rokonok között kevesebb és/vagy kisebb intenzitású agresszivitást várunk, mint a nem-rokon egyedek között (Hamilton 1964). E várakozásnak megfelelően számos gerinces állat esetében kimutatták a rokonokkal szembeni csökkent agressziót (madarak: Butovskaya 1993, Sklepkovych 1997, Ensminger & Meikle 2005), amit egyes kísérletekben a rokonfelismerés kritériumaként is használtak (pl. Holmes 1986, Walls & Roudebush 1991). Ennek ellenére a csökkentett agresszió indirekt nyereségét ritkán igazolták a madarak esetében, mivel az ilyen viselkedés sok esetben értelmezhető a hosszútávú utódgondozás hatásaként is, pl. ha a különbséget a saját utód illetve a nem-rokon fiatalokkal szembeni agresszió között mutatják ki (Ekman et al. 1994, Hatch & Lefebvre 1997, Pravosudova et al. 2001).

A rokonszelekciós elmélet fenti, a táplálkozási taktikák használatára és az agresszió intenzitására adott predikcióit házi verebek esetében eddig nem tesztelték. Fogságban tartott, nem-szaporodó csapatokban vizsgáltuk, hogy a verebek eltérően viselkednek-e rokonaikkal szemben a nem-rokon egyedekhez képest, és hogy a különbségek értelmezhetők-e a rokonszelekció hatásaként.

Módszerek

A vizsgált csapatok

A vizsgálatban szereplő madarakat a veszprémi állatkertben fogtuk meg 2005. és 2006. őszén. Mivel mindkét évben gyűrűztük az állatkert területén fészkelő öreg madarakat és fiókáikat, ezért sok egyed esetében közvetlen információkkal rendelkezünk a rokonsági kapcsolataikról. A megfogott madarakat 2005-ben két csapatra osztottuk, 2006-ban pedig egy csapatot alakítottunk ki belőlük. Mindhárom csapatot úgy állítottuk össze, hogy a madarak egy része ismert szülő-utód vagy testvér rokonsági viszonyban legyen a csapattársak egy részével. A csapatok jellemzőit a 9. táblázat mutatja. A táplálkozási taktika vizsgálatot a 2005-ben tartott két csapat esetében végeztük, az agressziót mind a három csapatban vizsgáltuk. A legtöbb madár a vizsgálat évében kelt fiatal volt (61

madárból 49). A csapatok ivararánya hasonló volt az állatkertben élő populációéhoz (Bókonyi et al. 2008). Megfogáskor mértük a madarak testtömegét (± 0.1 g), csüd hosszát (± 0.1 mm) valamint kis mennyiségű (kb. 100 μ l) vért vettünk a szárnyvénából a genetikai elemzésekhez. A madarakat egy számozott alumínium és három színes műanyag gyűrűvel jelöltük, valamint a fejükre apró festékpöttyöket festettünk a megfigyelések alatti gyors azonosítás elősegítésére.

A madarakat a veszprémi állatkertben található 5m \times 4m \times 3m nagyságú kültéri röpdékben tartottuk. 2005-ben a két csapatot külön röpdékben helyeztük el úgy, hogy a madarak nem láthattak át a másik csapat röpdéjébe. A röpdék berendezése bokrokból, kisméretű alvó dobozokból, itatókból és etetőkből állt. A madarak számára *ad libitum* adtunk vizet, homokot, emésztést segítő kavicsot és vitaminokat (az ivóvízbe keverve). 2005-ben a madarakat a 6. fejezetben leírt, 144 lyukat tartalmazó táblákon etettük. 2006-ban a madarak három 20cm átmérőjű és 9cm mély műanyag tálban kapták táplálékukat, amelyeket 90cm magas oszlopok tetejére erősítettünk. A megfigyeléseket megelőző négy hetes időszakban madarak táplálkozását nem korlátoztuk, folyamatosan elláttuk őket magkeveréssel. Ezalatt a madarak hozzászoktak a röpdék berendezéséhez, és megtanulták használni az etetőket. A madarak testtömege a vizsgálat alatt kis mértékben növekedett (átlag \pm SE, befogás: 27.85 ± 0.19 g; vizsgálat vége: 28.23 ± 0.19 g; páros t-teszt: $t_{60} = -2.93$, $n = 61$, $P = 0.005$). A vizsgálat végén a madarakat szabadon engedték.

A madarak genotipizálását a 8. fejezetben leírt módon végeztük. A csapaton belüli diádok közötti rokonsági koefficiensek számítása valamint a rokoni kapcsolatok csoportokba sorolása (FS, T, SU, NR) az ML-Relate programmal, az ismertetett módon történt.

9. táblázat. A vizsgált verébcsoportok összetétele és a rajtuk végzett vizsgálatok adatai.

	1. csapat	2. csapat	3. csapat
A vizsgálat ideje	2005 október - december	2005 október - december	2006 október - november
Egyedszám	23	21	17
hím	11	14	10
tojó	12	7	7
Egy fészekaljából származó	10	9	10
testvérek száma	(3 diád, 1 tetrád)	(3 diád, 1 triád)	(5 diád)
Potyázások száma:			
összes	166	438	-
egy madárra jutó (átlag \pm SE)	7.90 ± 1.72	19.04 ± 1.80	-
Agresszív interakciók száma:			
összes	788	542	766
egy madárra jutó (átlag \pm SE)	34.26 ± 5.56	25.81 ± 3.95	45.06 ± 6.89

Viselkedési megfigyelések

A madarak megfigyelése a röpdékhez épített megfigyelőbódékból történt, egy irányban átlátszó ablakokon keresztül. A táplálkozási viselkedés vizsgálatát az 1. csapat esetében 2005. november 24-én, a 2. csapat esetében 2005. december 20-án végeztük, a reggeli órákban, két óra táplálékmegvonás után. A megfigyelés kezdetén az etetőtábla 12 random módon kiválasztott lyukába kölest helyeztünk (kb. 120 szemet lyukanként), majd videofelvételen rögzítettük a madarak viselkedését addig, amíg az összes magot

elfogyasztották és az etetőt elhagyták. Ezután a fentivel megegyező módon újabb adag magot raktunk az etetőbe, és folytattuk a madarak filmezését. Az 1. csapat esetében hat ismétlést (menetet) végeztünk (a menetek átlagos hossza: 5.7 ± 0.17 perc; összesített idejük: 34.4 perc), a 2. csapat esetében pedig öt menetről készítettünk felvételt (menetek átlagos hossza: 7.5 ± 1.8 perc; összesített idejük: 37.5 perc). A 7. fejezetben leírt módon két szinkronizált kamerát használtunk a felvételek készítéséhez, az egyik felvételen a madarak azonosítása, a másikon a viselkedésük elemzése történt. A felvételek elemzése szintén a 7. fejezetben ismertetett módon történt: minden madár viselkedését végig követtük az összes felvételen, és a következő változókat rögzítettük: (1) a táplálékfelt megszerzésére használt taktika (keresés, potyázás); (2) potyázások esetében annak típusa (agresszív, nem-agresszív) és a lyukat eredetileg birtokló madár azonosítója; (3) táplálkozási siker: az egyes lyukakból fogyasztott mag mennyisége (csippentések száma).

A madarak agresszív viselkedését egy órás mintavételek alatt figyeltük a vizsgálat időszakában, különböző napszakokban, 8.00 és 17.00 között. A megfigyelések alatt nem korlátoztuk a madarak táplálékát. Minden olyan agresszív interakciót feljegyeztünk (táplálkozás során, itatón, porfürdőzéskor, és a pihenőhelyeken) amikor egyértelműen azonosítani tudtuk mindkét madarat, valamint eldönthető volt, hogy melyik madár kezdeményezte a verekedést és melyik volt a győztes (lásd a 10. fejezetet a verekedési adatok gyűjtésének további részleteiről). Az agressziók intenzitását egy négyfokozatú skálán pontoztuk: 1: kiszorítás – közeledés fizikai kontaktus nélkül; 2: fenyegetés – közeledés felemelt szárnyal (wing display) és/vagy kissé nyitott csőrrel (gaping), fizikai kontaktus nélkül; 3: csípés – rövid csípés az ellenfél testére, jól látható fizikai kontaktussal; 4: harc – hosszabb (pl. több csípésből, ütésből álló) küzdelem. Házi verebek verekedési intenzitásának mérésére hasonló pontozási rendszert használtak pl. Jawor (2000) valamint Hein és munkatársai (2003). A fenti adatokból számítottuk minden madár verekedési sikerét (megnyert agressziók száma osztva az összes agresszió számával), minden ellenfél ellen külön. Az agresszív interakciók kimenetele alapján kiszámítottuk a madaraknak a csapat dominancia hierarchiájában elfoglalt rangját de Vries' (1998) "I & IS" algoritmus szerint (lásd 10. fejezet).

Statisztikai elemzések

A táplálkozási viselkedés elemzéséhez a diádokat a 8. fejezetben leírt módon rokonsági kategóriájuk alapján két csoportba soroltuk: közeli rokonok (FT, T és SU) és nem-rokonok (NR). Ezután azt teszteltük, hogy az egyedek viselkedése különbözik-e a két csoporttal szemben. A vizsgált viselkedési változókat (az agresszív és nem-agresszív potyázások száma, ezen táplálkozási események sikere) úgy számítottuk, hogy egyenként összegeztük az egyes rokonsági csoportokkal szemben mért eseményeket, majd osztottuk az adott egyed esetében az adott rokonsági csoportba tartozó társak számával (tehát pl. az egyed esetében összeadtuk a közeli rokonaira irányuló agresszív potyázásainak a számát, majd ezt elosztottuk a közeli rokonok számával). Az így számolt változók eloszlásának normalizálására Box-Cox transzformációkat végeztünk (Box & Cox 1964). A statisztikai elemzéseket az **R** statisztikai számítási környezetben végeztük, lineáris kevert modellekkel (`nlme` csomag `lme` funkciója; Pinheiro & Bates 2000). A modellekben a rokonsági csoport és a fokális madár ivara fix faktorként, az egyed azonosítója és a csapat random faktorként, az egyed dominancia rangja kovariánsként szerepelt. A kezdeti modellekből a nem szignifikáns változókat egyenkénti kiléptetéssel elimináltuk (Grafen & Hails 2002). A hatásnagyságokat (η^2) a

változók által magyarázott variancia mértékeként számítottuk, 95 %-os konfidencia tartományainkkal együtt (Cohen 1988).

Az agresszív viselkedést kétféle módon elemeztük. Az 1. elemzésben a diádokat a fenti módon két csoportra, közeli rokonokra és nem-rokonokra osztottuk, és az e két csoporttal szembeni agresszív viselkedést hasonlítottuk össze. A 2. elemzésben csak azokkal az egyedekkel foglalkoztunk, amelyeknek legalább egy biztosan ismert testvére is volt a csapatban (a fészkelési adatok alapján). E madarak esetében a csapattársak három csoportját különböztettük meg: (1) testvér, (2) nem-testvér közeli rokon (a genetikai elemzés alapján), (3) nem-rokon (a genetikai elemzés alapján). Azokat a madarakat amelyek valamelyik csoportban nem rendelkeztek csapattárral kizártuk ebből az elemzésből. Az adatokat – a táplálkozási viselkedéshez hasonlóan – az egyes rokonsági csoportokban szereplő madarak számára standardizáltuk, majd normalizálásukra Box-Cox transzformációkat végeztünk. Az elemzéseket lineáris kevert modellekkel végeztük, amelyekben a rokonsági csoport és az ivar fix faktorként, az egyed azonosítója és a csapat random faktorként szerepelt. A kezdeti modellek redukálásához itt is egyenkénti kiléptetést használtunk. A fenti modellek mellett nem-paraméteres tesztekkel vizsgáltuk, hogy a csapatban található közeli rokonok száma (ez 0-tól 6-ig terjedt) valamint a testvérek jelenléte kapcsolatban volt-e a madarak által elért dominancia ranggal.

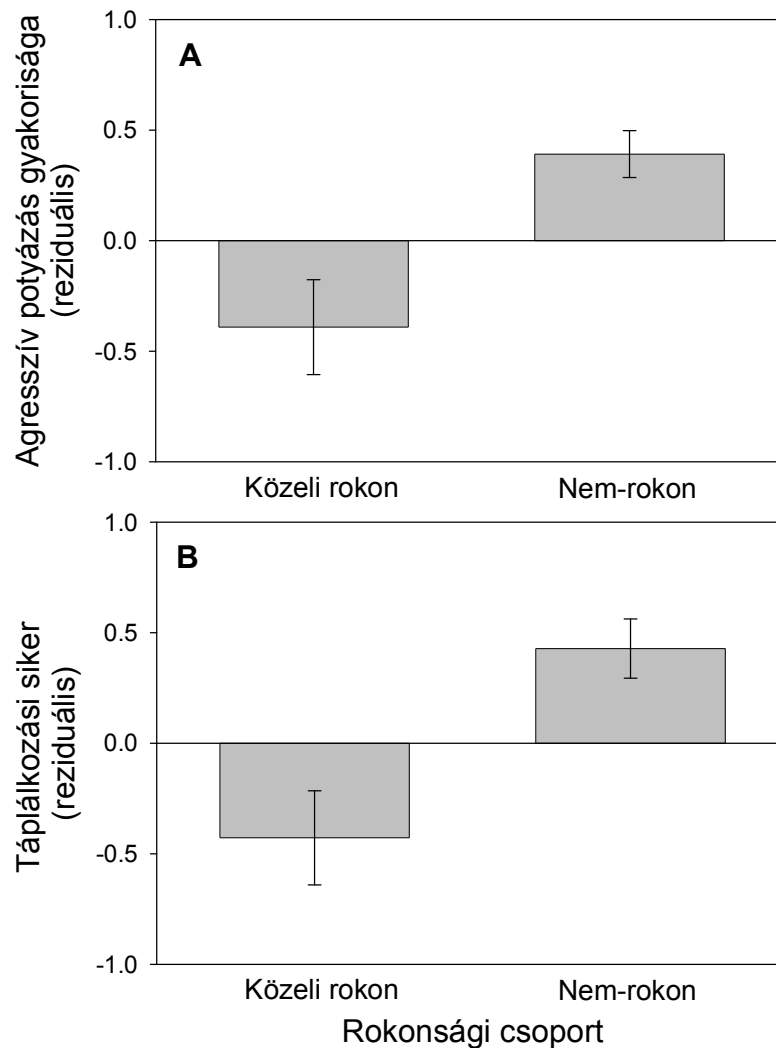
Eredmények

Rokonság és potyázás

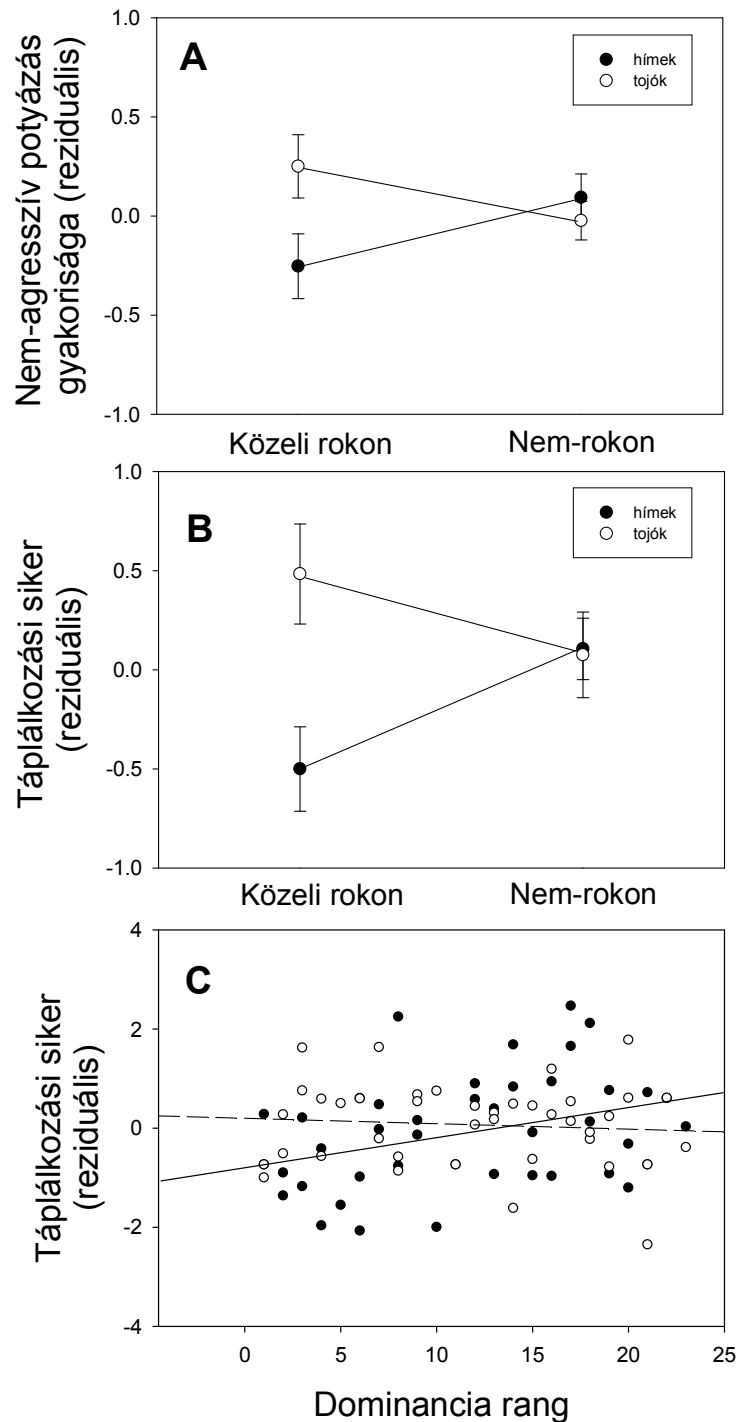
10. táblázat Az egyedek közötti rokonság, a dominancia rang, és a madarak ivarának hatása a potyázó viselkedés gyakoriságára. A táblázat a végső statisztikai modellek eredményét mutatja, külön az agresszív (AP) és a nem-agresszív potyázás (NP) esetében. Azoknál a modelleknél, amelyekben szignifikáns interakciót találtunk két változó között, e változók önmagukban mutatott hatását is feltüntettük. η^2 (CI): hatásnagyság (95 %-os konfidencia tartomány).

Függő változó	Prediktor változó	<i>df</i>	<i>F</i>	η^2 (CI)	<i>P</i>
AP száma:	dominancia rang	1,38	4.70	0.11 (0-0.30)	0.037
	rokonság	1,40	9.16	0.18 (0.02-0.38)	0.004
AP táplálkozási sikere:	dominancia rang	1,38	7.26	0.16 (0.01-0.36)	0.010
	rokonság	1,40	11.97	0.23 (0.04-0.42)	0.001
NP száma:	ivar	1,38	2.00	0.05 (0-0.22)	0.166
	rokonság	1,39	0.36	0.01 (0-0.14)	0.552
	rokonság × ivar	1,39	4.22	0.10 (0-0.29)	0.047
NP táplálkozási sikere:	dominancia rang	1,37	1.60	0.04 (0-0.21)	0.214
	ivar	1,37	7.25	0.16 (0.01-0.36)	0.011
	rokonság	1,38	0.71	0.02 (0-0.16)	0.404
	rokonság ×	1,38	4.85	0.11 (0-0.31)	0.034
	dominancia rang rokonság × ivar	1,38	6.90	0.15 (0.01-0.35)	0.012

A madarak gyakrabban használták az agresszív potyázást a nem-rokon csapatársaik ellen, mint a közeli rokonok ellen, és előbbiektől több táplálékot is szereztek e taktika révén (10. táblázat, 22A és B ábra). A hímeknél hasonló módon megfigyelhető volt az a tendencia, hogy ritkábban használták a nem-agresszív potyázást a rokonaik ellen, viszont a tojóknál ellentétes irányú trendet találtunk; a rokonságnak ezzel megegyező hatása volt a két ivar táplálkozási sikerére is (rokonság \times ivar interakciók, 10. táblázat, 23A és B ábra). A nem-agresszív potyázások sikerét a potyázó madarak dominancia rangja is befolyásolta: a dominánsok kevesebb magot szereztek ezzel a taktikával a rokonoktól, mint a szubordinánsok; a nem-rokonokra irányuló potyázás viszont nem függött a rangtól (rokonság \times dominancia interakció, 10. táblázat, 23C ábra; az ivarok dominancia rangja nem különbözött: t -teszt, $t_{39} = -0.93$, $P = 0.358$).



22. ábra A madarak közötti rokonság hatása (A) az agresszív potyázás gyakoriságára és (B) az e taktikával szerzett táplálék mennyiségére (átlag \pm SE, $n = 41$ madár adata). Az adatok a 10. táblázatban bemutatott modellek dominancia rang hatására kontrollált reziduálisai.



23. ábra A madarak közötti rokonság hatása (A) a nem-agresszív potyázás gyakoriságára, (B) az e taktikával szerzett táplálék mennyiségére, valamint (C) a táplálkozási siker és a dominancia rang közötti kapcsolatra. Az (A) és (B) ábrákon mutatott értékek átlagok \pm SE ($n=24$ hím és 17 tojó madár adata). A (C) ábrán a kitöltött körök (és a folytonos vonal) a rokonok elleni, az üres körök (és a szaggatott vonal) a nem-rokonok elleni potyázások sikerét jelzi, a rang a magasabb értékek irányában csökken (1=legdominánsabb egyed). Az adatok a 10. táblázatban bemutatott modellek reziduálisai, amelyeket a többi változó és interakció hatására kontrollálva számítottunk.

Rokonság és agresszió

Az 1. elemzésben (közeli rokonok és nem-rokonok összehasonlítása) a rokonság nem volt hatással az agresszív viselkedésre egyik ivar esetében sem (11. táblázat). Ezzel megegyezően a 2. elemzésben sem találtunk különbséget az egyes rokonsági csoportokkal (testvérek, nem-testvér közeli rokonok, nem-rokonok) szemben megfigyelt agresszív interakciók gyakoriságában és intenzitásában (12. táblázat); a hímek és a tojók között nem volt különbség az agresszív viselkedés vizsgált változóiban ($P > 0.09$ minden esetben).

Végezetül a madarak dominancia hierarchiában elért rangja nem függött a csapatban található közeli rokonok számától (Spearman rang korrelációk, 1. csapat: $r_s = -0.129$, $P = 0.417$; 2. csapat: $r_s = 0.173$, $P = 0.287$; 3. csapat: $r_s = 0.287$, $P = 0.099$). Ezzel megegyező eredményt kaptunk, ha a legalább egy testvérral rendelkező és a testvérral nem rendelkező madarak dominancia rangját hasonlítottuk össze (Wilcoxon teszt, 1. csapat: $W = 41$, $P = 0.134$; 2. csapat: $W = 71$, $P = 0.287$; 3. csapat: $W = 14$, $P = 0.043$; a 3. csapatnál kapott eredmény nem szignifikáns szekvenciális Bonferroni korrekció után).

11. táblázat A közeli rokonokkal és a nem-rokon madarakkal szembeni agresszió házi verebeknél (átlag \pm SE, 1. elemzés eredményei). η^2 (CI): hatásnagyság (95 %-os konfidencia tartomány).

Függő változó	Közeli rokonnal szemben	Nem-rokonnal szemben	df	F	η^2 (CI)	P
Támadások száma	2.11 \pm 0.27	1.82 \pm 0.19	1,57	0.03	0.001 (0-0.02)	0.867
Verekedések összes száma	4.11 \pm 0.34	3.64 \pm 0.28	1,57	1.87	0.03 (0-0.16)	0.177
Verekedések intenzitása	1.91 \pm 0.05	1.98 \pm 0.03	1,56	1.33	0.02 (0-0.14)	0.254
Verekedési siker	0.55 \pm 0.04	0.55 \pm 0.02	1,55	0.06	0.001 (0-0.04)	0.815

12. táblázat A testvérekkel, a nem-testvér közeli rokonokkal és a nem-rokon madarakkal szembeni agresszió (átlag \pm SE, 2. elemzés eredményei). η^2 (CI): hatásnagyság (95 %-os konfidencia tartomány).

Függő változó	Testvér	Nem-testvér közeli rokon	Nem-rokon	df	F	η^2 (CI)	P
Támadások száma	2.02 \pm 0.38	1.65 \pm 0.27	1.60 \pm 0.23	2, 34	0.54	0.03 (0-0.16)	0.586
Verekedések összes száma	4.43 \pm 0.61	3.28 \pm 0.87	3.32 \pm 0.41	2, 34	2.90	0.15 (0-0.33)	0.069
Verekedések intenzitása	2.04 \pm 0.13	1.84 \pm 0.10	1.91 \pm 0.07	2,30	1.29	0.08 (0-0.26)	0.290
Verekedési siker	0.52 \pm 0.09	0.53 \pm 0.08	0.44 \pm 0.05	2,28	0.76	0.05 (0-0.22)	0.475

Diszkusszió

Vizsgálatunkban azt kutattuk, hogy a nem-szaporodó házi veréb csapatokban milyen hatással van a madarak közötti rokonság két jellemző szociális viselkedésükre, a táplálkozási taktika használatára és az agresszivitásra. Eredményeink szerint a verebek ritkábban használták az agresszív potyázást közeli rokonaikkal szemben, mint a nem-rokon madarakkal szemben, és előbbiektől kevesebb táplálékot szereztek e taktika révén. A nem-agresszív potyázást is befolyásolta a madarak közötti rokonság, a potyázó egyedek ivarának függvényében: a hímek ezt a taktikát is ritkábban használták a rokonaik által talált táplálékforrások kihasználására, mint a nem-rokonokkal szemben, míg a tojók esetében ellentétes tendenciát találtunk. Végezetül kimutattuk, hogy a domináns madarak a szubordinánsoknál kevesebb táplálékot szereztek nem-agresszív potyázással a rokonaiktól, míg a nem-rokonokkal szemben a dominancia rangnak nem volt ilyen hatása. A rokon madarak kihasználásának csökkentése, különösen a hímek és a domináns egyedek esetében arra utal, hogy a házi verebek figyelembe veszik a csapattársakhoz fűződő rokonságot az interakciók ezen típusában.

Mivel a küzdelem költséges a ráfordított energia és a sérülések kockázata tekintetében, az agresszív potyázás valószínűleg nagyobb költséget ró a kihasznált csapattársra (is), mint a nem-agresszív potyázás. Egy további különbség a potyázás két típusa között, hogy agresszív potyázásnál a megtámadott egyed általában elveszíti a táplálékfoltot, míg nem-agresszív potyázásnál a foltnál maradhat és tovább táplálkozhat. Vizsgálatunkban a rokonságnak konzisztensebb, mindkét ivarban érvényesülő hatása volt az agresszív potyázásra mint a nem-agresszív potyázó taktikára. Ez arra utal, hogy a madarak elsősorban akkor bánnak kíméletesebben a rokonaikkal, amikor a viselkedés következménye nagyobb költséget ró a rokonra – amint azt a rokonszelekció alapján várjuk. Az agresszív potyázáshoz kapcsolódó rokon-kímélő viselkedés hasonló ahhoz, amit az amerikai varjak esetében találtak (Ha et al. 2003).

Annak oka egyelőre nem világos, hogy a nem-agresszív potyázás esetében a hím és tojó madarak viselkedése miért mutatott eltérő kapcsolatot a rokonsággal. Ennek egyik lehetséges oka az ivarok eltérő diszperziós viselkedése lehet. A házi verebeknél, ahogy az előző fejezetben bemutattuk, 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. Ez az elképzelés azonban 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 rokonok csapaton belüli számában (8. fejezet).

Egy dominancia hierarchiába szerveződött csapatban az egyedek rangja ugyancsak befolyásolhatja az altruista viselkedés nyereség/költség arányát. A rokon segítség költsége például változhat annak függvényében, hogy az egyed mennyire fér hozzá az erőforrásokhoz. A szubordinánsok számára a rokon segítség költségesebb lehet, mint a dominánsok számára, mivel minden altruista döntés saját közvetlen rátermettségüket veszélyeztetheti – tehát esetükben önzőbb viselkedés várható. Egyelőre nem világos, hogy a dominanciának ez a hatása miért csak a nem-agresszív potyázás esetében érvényesült a vizsgált verébcsoportokban.

Végezetül fontos megemlíteni, hogy a taktika használat vizsgálata során kapott eredményeink alátámasztják valamilyen rokonfelismerő mechanizmus meglétét a házi verebeknél. A rokonfelismerés képessége számos madárfaj esetében bizonyított, és a legtöbb vizsgálat arra utal, hogy ez valószínűleg tanulás révén alakul a korai

életszakaszban (Blaustein et al. 1987, Komdeur & Hatchwell 1999, Sharp et al. 2005). Házi verebeknél ez az első vizsgálat, ami a rokonfelismerést valószínűsíti, kísérletes igazolása további kutatást igényel. Eredményeink alapján a verebek képesek megkülönböztetni közeli rokonaikat a nem-rokon egyedektől. Mivel vizsgálatunkban a közeli rokon egyedek nagy része testvér volt, ezért egyelőre nem dönthető el, hogy a verebek „csak” a fiókakorból ismerős közeli rokonok azonosítására (pl. testvérek, szülők) képesek, vagy valamilyen mechanizmus révén azonosítják korábbról nem ismert rokonaikat is.

A taktika használatával ellentétben vizsgálatunk konzisztensen azt mutatta, hogy a házi verebek általánosságban nem csökkentik agresszivitásukat a rokonokkal szemben. Hamilton (1964) rokonszelekciós elmélete értelmében csak akkor várhatunk rokon segítséget, ha a segítséget kapó egyed nyereségének (b) és a rokonsági foknak (r_{xy}) a szorzata nagyobb, mint a segítő költsége (c ; $r_{xy} \times b - c > 0$). Lehetséges tehát, hogy egyszerűen a nyereség/költség arány túl alacsony a legtöbb agresszió esetében ahhoz, hogy a rokonok kímélése kifizetődő legyen. Ennek több oka lehet. Először is, egy rokon egyed megtámadása a porfürdő vagy a pihenőhely megszerzéséért kis költségű lehet az egyed összesített rátermettsége szempontjából (nem okoz nagy veszteséget a megtámadott egyednek). Ezzel szemben, ahogy a 7. fejezetben is láttuk, a reggeli táplálkozás sikere kritikus lehet az egyedek számára energiatartalékaik feltöltéséhez, ezért ebben az időszakban a potyázás következményei is költségesebbek lehetnek. Itt azt is meg kell jegyeznünk, hogy a táplálkozási kísérletben a madarak táplálékát korlátoztuk (ami növelhette a segítség nyereségét), míg az agresszióról történt adatgyűjtés során a madarak *ad libitum* táplálkoztak. Másrészt, a rokonokkal szemben visszafogott agresszió költséges lehet az altruista egyed számára, ha ezeket az interakciókat a csapattársak megfigyelhetik, és ez alapján módosítják az egyedek kompetitív képességéről alkotott ítéletüket (bystander effect; Coultier et al. 1996, Dugatkin 2001). Egyelőre nem tudni, hogy ez a mechanizmus működik-e a házi verebek esetében, de potenciális hatása jelentős lehet, mivel a verébcapatokban intenzív agresszív versengés folyik, ami feltehetőleg befolyásolja a dominancia rang megtartásának vagy javításának esélyét.

Egy másik lehetséges magyarázattal a rokonszelekció elméletének újabb változatai szolgálhatnak (Taylor 1992a, 1992b, Queller 1994), amelyek szerint a csoporton belül a rokonok közötti versengés csökkentheti vagy teljesen megszüntetheti a rokonok segítségéből származó nyereséget. Az elmélet szerint, ha az egyed rokonsági foka a megsegített rokon versenytársaival (r_{xe}) magas, és/vagy a rokonszelekciós viselkedés növeli a versengés szintjét (d), akkor a rokonnak nyújtott segítség nyeresége csökken vagy megszűnik ($r_{xy} \times b - c - r_{xe} \times d > 0$; West et al. 2002). A verébcapatokban a közeli rokon csapattársak aránya egy átlagos egyed esetében 10-20% körüli (8. fejezet), ami talán elegendő ahhoz, hogy a fenti mechanizmus révén csökkentse a rokon segítség (esetünkben az agresszivitás csökkenésének) nyereségét.

A madarak közötti rokonság ugyancsak nem befolyásolta a verekedési sikert, valamint a rokonok száma nem volt hatással az egyedek dominancia rangjára. A rokon egyedek egymást segítő támogatása az agresszív interakciók során előnyös, mivel növelheti szociális státuszukat és az erőforrásokhoz való hozzájutásukat. Ilyenfajta támogatás ismert egyes főemlősök esetében (áttekintés: Chapais 1992), valamint néhány madárfajnál is (pl. Black & Owen 1989, Weiss & Kotschal 2004). Azonban a támogató viselkedés leggyakrabban a szülő-utód vagy idősebb-fiatalabb testvér diádok között alakul ki, amikor is a támogató egyed jelentősen magasabb dominancia státuszú, mint a támogatott rokon. Mivel vizsgálatunkban a legtöbb közeli rokon diád első éves fiatalokból állt, ezért esetünkben a jelenlévő rokonok talán egyszerűen nem rendelkeztek

kellően magas dominancia státusszal a rokon hatékony segítéséhez. Továbbá a rokonok támogatásának leggyakoribb formája, legalábbis az ebből a szempontból legalaposabban vizsgált emlősöknél, az agresszív interakciókba történő támogató beavatkozás (de Waal & Tyack 2003). Ez viselkedésforma azonban nem jellemző a házi verebek küzdelmeire (a különböző csapatokon végzett vizsgálataink során mindössze egyetlen esetben figyeltük meg konzisztens előfordulását; Liker A. publikálatlan adat).

Összességében eredményeink arra utalnak, hogy a házi verebek felismerik közeli rokonaikat a nem-szaporodó csapatokban, és egyes szociális interakcióikban döntéseiket befolyásolja a társakhoz fűződő rokonságuk. Vizsgálatunk tehát alátámasztja, hogy a madarak esetében a rokonszelekció a szaporodáson kívüli szociális viselkedési döntésekre is hatással lehet. Másrészt arra is felhívja a figyelmet, hogy a rokonság hatása függ az interakciók típusától, és az ebben tapasztalható különbségeket feltehetőleg a szituációkhoz kapcsolódó eltérő nyereség/költség arányok határozzák meg.

10. fejezet

A hím házi verebek torokfolt méretének interszexuális státuszjelző funkciója¹⁰

Bevezetés

A házi veréb csapatok dominancia viszonyait számos vizsgálatban tanulmányozták. E kutatásokból kiderült, hogy a verebek gyakran küzdenek egymással a rendelkezésre álló erőforrásokért, különösen a táplálékért és pihenőhelyekért, és hogy általában eldönthető, hogy a verekedések résztvevői közül melyik egyed domináns a másikkal szemben (Watson 1970, Hegner & Wingfield 1987, Møller 1987). Küzdelmeik kimenetele alapján a csapatok lineáris vagy azt közelítő dominancia rangsorba rendezhetők, gyakran egy despotikus egyeddel a hierarchia csúcsán, amelyik egyértelműen domináns az összes csapattárral szemben és verekedéseinek nagy részét (80-90%) megnyeri (Watson 1970, Møller 1987, Solberg & Ringsby 1997). A dominancia viszonyok kialakulásának időszakában a madarak agresszivitása pozitívan korrelál a vérplazma tesztoszteron koncentrációjával (Hegner & Wingfield 1987). Hímeknél a dominancia rang legjobb prediktora a fekete torokfoltjuk mérete, amelyet aktívan mutogatnak más hímekkel való agresszív interakcióik során (Møller 1987, Veiga 1993).

Ebben a vizsgálatban annak tisztázása volt a célunk, hogy a torokfolt méretét a tojók is figyelembe veszik-e a küzdelmek során, azaz van-e interszexuális státuszjelző funkciója ennek a hím tulajdonságnak. Habár a házi verebek tipikusan vegyes ivarú csapatokat alkotnak, a korábbi dominancia vizsgálatokban vagy kizárták a hím-tojók interakciókat az elemzésekből (Møller 1987), vagy csak hímekből álló csapatokban tesztelték a torokfolt és a dominancia kapcsolatát (Solberg & Ringsby 1997). Tudomásunk szerint a státuszjelzések ivarok közötti jelző szerepét eddig más madaraknál sem kutatták, habár a státuszjelzési hipotézis (Rohwer 1975) alapján a dimorfikus fajok esetében is adaptív lehet a rang interszexuális jelzése illetve a jelzés figyelembe vétele. A házi verebek esetében például a tojók csökkenthetik a fölösleges (nem megnyerhető) küzdelmeik számát, ha döntéseikben figyelembe veszik a hím ellenfél torokfolt méret alapján prediktálható dominancia rangját.

Egy fogságban tartott nem-szaporodó csapat esetében mértük, hogy milyen gyakoriak a hímek és tojók közötti agresszív interakciók, és hogy az ivarok különböznek-e a csapatban elért dominancia rangjukban. A hímek és tojók közötti dominancia viszonyokról a korábbi vizsgálatokban ellentmondásos eredmények születtek. Például Watson (1970) és Møller (1987) vizsgálatai szerint a tojók ritkán vesznek részt a verekedésekben, és a hímek rendszerint dominánsak velük szemben. Ezzel ellentétben Hegner és Wingfield (1987) arról számolt be, hogy az általuk vizsgált csapatok egy részében a tojók dominánsak voltak a hímekkel szemben, míg más

¹⁰Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Liker, A. & Barta, Z. 2001. Male badge size predicts dominance against females in house sparrows. *Condor* 103: 151-157.

csapatokban nem volt ivari különbség. A nemek közötti dominancia tisztázása mellett megismételtük a státuszjelzési hipotézis néhány predikciójának hím verebeken végzett tesztelését (Møller 1987, Solberg & Ringsby 1997), annak kiderítésére, hogy a torokfolt az általunk vizsgált populációban is státuszjelző funkcióval rendelkezik-e. Végezetül teszteltük a státuszjelzés feltételezett interszexuális funkciójának következő két predikcióját: (i) a tojók kevesebb támadást kezdeményeznek a nagyobb torokfoltú hímek ellen, mint a kis torokfoltúak ellen, és (ii) a tojók a verekedésekben gyakrabban meghátrálnak a nagyobb torokfoltú hímek elől, következésképpen az egyes hímek által dominált tojók száma nő a torokfolt méretének növekedésével.

Módszerek

A vizsgált verébcsoport tíz hímből és tíz tojóból állt, amelyeket Budapesten a SZIE ÁOK kampuszán és környékén, két helyről fogtunk be 1997. november és december között. A madarakat egy alumínium és három színes műanyag gyűrűvel jelöltük, mértük a testtömegüket (± 0.1 g), csüd és csőr hosszukat (± 0.1 mm), valamint szárny hosszukat (± 1.0 mm). A madarak súlyát ismételten lemértük a vizsgálat közepén (1998. február) és végén (március). Mértük a hímek torokfoltjának maximális hosszát és szélességét (± 1.0 mm), és ebből a torokfolt területét a körcikk területének képletével becsültük (torokfolt magassága = sugár, szélessége = húr; Veiga 1993). A torokfolt terület becslése jól ismételhető volt („intraclass” korreláció: $r = 0.82$, $F_{1,32} = 10.6$, $P < 0.01$). A hímek átlagos torokfolt területe 302.8 ± 15.8 (SE) mm^2 volt (minimum: 243.1 mm^2 , maximum: 384.4 mm^2).

A csapatot a SZIE ÁOK kampuszán egy beltéri röpdében ($3.6\text{m} \times 4\text{m} \times 3\text{m}$) tartottuk. A röpdé berendezése és a madarak tartási módja hasonló volt a 6. fejezetben leírtakhoz. A megfigyelési időszakok között a madarak korlátozás nélkül táplálkozhattak. A megfigyelések előtt 2-3 órára eltávolítottuk a táplálékot a röpdéből, és a megfigyelés kezdetekor adtunk ismét enni a madaraknak. A tartás során a verebek tömege kis mértékben csökkent (befogás: 27.3 ± 0.4 g; vizsgálat vége: 26.3 ± 0.3 g; páros t -teszt: $t_{19} = 3.68$, $P < 0.01$), ami valószínűleg a melegebb környezet, a kiszámítható táplálék, és/vagy a tartással járó zavarás következménye volt. A madarakat a vizsgálat végén a megfigyelési helyükön elengedtük.

A viselkedési megfigyeléseket 1998. január és március között végeztük, a röpdé falára szerelt egy irányban átlátszó üvegen keresztül. A madarak azonosítására kis nagyítású ($4\times$) binokuláris távcsövet használtunk. A megfigyelések hossza 1-2 óra volt, és reggel 6 és délután 18 óra között, változó időpontban kezdődtek. A csapatban minden olyan agressziót feljegyeztünk, amelyben valamelyik madár egyértelműen megtámadott egy másikat (pl. legalább egyszer megkísérelte megcsípni), mindkét résztvevő azonosítható volt, és eldönthető volt küzdelem kimenetele. Egy madarat akkor tekintettünk győztesnek, ha ellenfele egyértelműen visszavonult (pl. elrepült, elugrott) és átengedte a táplálékot, pihenőhelyet stb. Szintén feljegyeztük, hogy melyik madár kezdeményezte az interakciót. Összesen 44 megfigyelési periódusban végeztünk adatgyűjtést, amelyeknek teljes ideje 57 óra volt.

A verekedések kimenetele alapján meghatároztuk a csapatban a madarak dominancia rangját. Először minden diád esetében eldöntöttük, hogy melyik madár domináns a másikkal szemben (a verekedések $>50\%$ -át megnyerte). A diád dominancia viszonya döntetlen volt, ha a két egyed ugyanannyiszor nyert, illetve ismeretlennek tekintettük a verekedési megfigyelés nélküli diádoknál. A madarak csapaton belüli

dominancia rangját de Vries (1998) "I & IS" módszerével határoztuk meg, ami alkalmas nagy létszámú csapatok egyedeinek sorba rendezésére. Az eljárás algoritmus az inkonzisztens viszonyok számának (I) és összesített „erejének” (IS) minimalizálása révén olyan rang-sorrendet keres, amely a lineáris dominancia hierarchiát legjobban közelíti. A hierarchia linearitásának szignifikanciáját (vagyis azt, hogy szignifikánsan „lineárisabb-e” mint azt az egyedek random sorba rendezése alapján várjuk) de Vries (1995) randomizációs eljárásával teszteltük, amely alkalmas a döntetlen és ismeretlen diádikus dominancia viszonyok kezelésére. 10000 ismétlést használtunk a torzítatlan Landau-féle linearitási index (h') kiszámítására ($h' = 1$ tökéletesen lineáris hierarchiát jelent). A tojók és a hímek dominancia rangját kétmintás randomizációs teszttel hasonlítottuk össze (Manly 1991). A különböző torokfolt méretű hím csoportok között várt és megfigyelt verekedési gyakoriságok összehasonlítására Mantel-féle randomizációs tesztet használtunk 5000 ismétléssel (Manly 1991). Mivel az egyedek rangjának számozása a legdominánsabbtól (1) nőtt a legsubordinánsabb (20) irányába, ezért a dominancia ranggal kapott negatív korrelációk a domináns egyedek nagyobb értékeire (pl. torokfolt méretre) utalnak. Többszörös statisztikai tesztek esetén Bonferroni korrekciót használtunk a teljes szignifikancia szint 0.05 % szinten történő tartására. Az elemzéseket SPSS 7.5. programmal végeztük.

Eredmények

A küzdelmek gyakorisága, a hímek és a tojók dominancia rangja

Összesen 1479 agresszív interakciót figyeltünk meg a csapatban. A hímek és a tojók hasonló számú küzdelemben vettek részt (hímek: 164.5 ± 22.7 , tojók: 134.9 ± 20.9 ; Mann-Whitney U -teszt: $U = 36$, $P > 0.2$, $n_1 = n_2 = 10$). A hímek közötti verekedések száma tendencia-szerűen magasabb volt (10.4 ± 1.5 verekedés/diád, $n = 45$ diád) mint a hím-tojó (7.1 ± 0.7 , $n = 100$ diád) vagy a tojó-tojó verekedések száma (7.1 ± 0.9 , $n = 45$ diád; Kruskal-Wallis teszt: $H_2 = 5.57$, $P = 0.06$).

A dominancia hierarchia linearitása szignifikánsan nagyobb volt a véletlen alapján vártnál ($h' = 0.580$, $P < 0.001$), viszonylag kevés inkonzisztenciával ($I = 19$, $IS = 136$). A legmagasabb rangú madár egy hím volt, amelyik verekedéseinek 92%-át megnyerte. A hímek átlagos dominancia rangja (10.6 ± 1.9) nem különbözött a tojókétól (10.4 ± 2.0 ; kétmintás randomizációs teszt: $P > 0.9$). Az ivarok szintén nem különböztek a verekedés kezdeményezések arányában (hímek: $48.1 \pm 4.3\%$, tojók: $47.8 \pm 4.8\%$, Mann-Whitney U -teszt: $U = 47$, $n_1 = n_2 = 10$, $P > 0.8$). A magasabb dominancia rangú egyedek több verekedést kezdeményeztek (Spearman rang korreláció, teljes csapat: $r_s = -0.80$, hímek: $r_s = -0.82$, tojók: $r_s = -0.89$; $P < 0.01$ minden esetben) és többször nyertek (teljes csapat: $r_s = -0.61$, hímek: $r_s = -0.77$, tojók: $r_s = -0.63$; $P < 0.05$ minden esetben) mint az alacsonyabb rangúak.

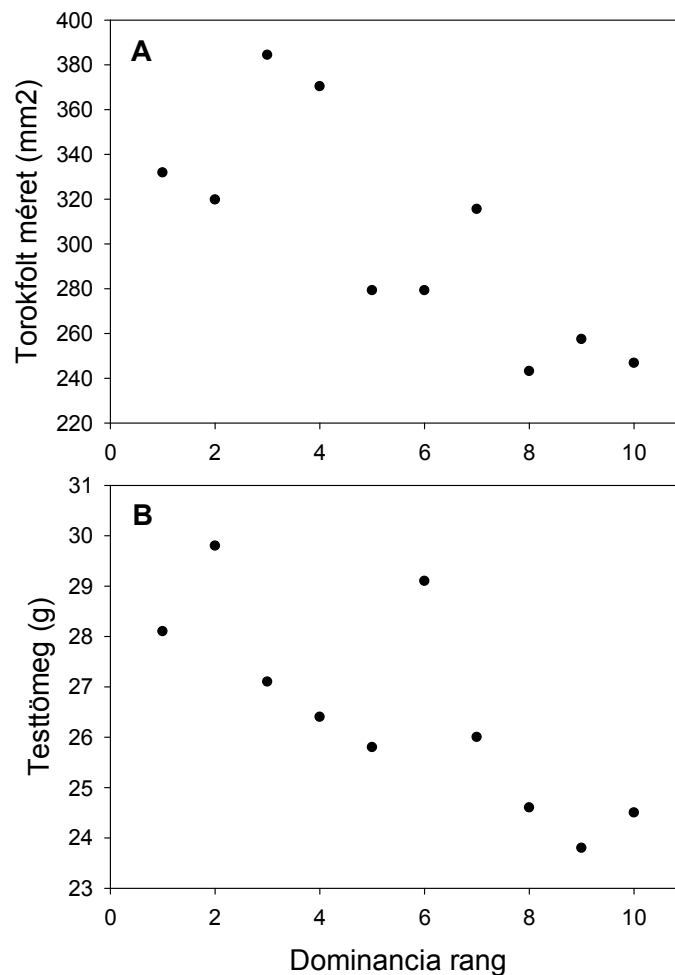
A hímek és tojók dominanciával korreláló tulajdonságai

A hímeknél csak a torokfolt mérete volt kapcsolatban a dominancia ranggal: a nagyobb torokfoltú madarak dominánsabbak voltak a csapatban (13. táblázat, 24A ábra). A hímek által kezdeményezett verekedések aránya pozitívan korrelált a torokfolt mérettel ($r_s = 0.88$, $P < 0.01$, $n = 10$). A verekedések nem azonos gyakorisággal fordultak elő a

különböző torokfolt méretű hímek között: a vártnál több verekedést figyeltünk meg az egymáshoz hasonló torokfolt méretű hímek között (14. táblázat). Meg kell jegyeznünk, hogy a vártnál szintén nagyobb gyakorisággal láttunk verekedéseket a legnagyobb torokfolt különbségű diádoknál, azonban ezt nagyrészt egyetlen, kivételesen sokat (53 esetben) verekedő diád adata okozta.

A tojók esetében a dominancia rang szorosan korrelált a fogáskor mért testtömeggel (24B ábra), azonban nem volt kapcsolatban más morfológiai tulajdonságokkal (13. táblázat). A tojók verekedési gyakorisága nem volt kapcsolatban az ellenfelek közötti testtömeg-különbségekkel (azaz a hasonló tömegűek nem küzdöttek gyakrabban egymással, mint az eltérő tömegűek; tömeg-különbség: ≤ 1.5 g, várt: 113.1 verekedés, megfigyelt: 110 verekedés, $n=15$ diád; tömeg-különbség: > 1.5 g és ≤ 3 g, várt: 98.9 verekedés, megfigyelt: 88 verekedés, $n=15$ diád; tömeg-különbség: > 3 g, várt: 106.0 verekedés, megfigyelt: 120 verekedés, $n=15$ diád; Mantel randomizációs teszt: $\chi^2_3=3.1$, $P>0.7$).

Ha a két ivart együtt kezeltük, egyik morfológiai tulajdonság sem volt kapcsolatban a dominancia ranggal (13. táblázat).



24. ábra A dominancia rang kapcsolata (A) a hímek torokfolt méretével, valamint (B) a tojók befogáskor mért testtömegével.

13. táblázat A dominancia rang és a morfológiai tulajdonságok közötti kapcsolat házi verebeknél (Spearman rang korrelációk). A negatív előjelű korrelációk azt jelzik, hogy a domináns egyedek nagyobb értékkel (pl. tömeggel) rendelkeznek. A szignifikancia szintek korrekciójához Bonferroni módszert használtunk (hímek: 6 összehasonlítás, tojók és teljes csapat: 5 összehasonlítás; * $P < 0.05$ korrekció után).

Változó	Hím ($n=10$)	Tojó ($n=10$)	Teljes csapat ($n=20$)
Torokfolt mérete	- 0.83*	-	-
Szárny hossz	- 0.28	- 0.47	- 0.16
Csüd hossz	- 0.22	- 0.51	- 0.41
Csőr hossz	- 0.59	- 0.43	- 0.55
Testtömeg	- 0.29	- 0.82*	- 0.47
Csapatba helyezés ideje	- 0.29	- 0.42	- 0.33

14. táblázat A küzdelmek gyakorisága a különböző torokfolt méretű hím házi verebek között. A várt verekedések száma az adott torokfolt különbségű diádok arányának (8/45, 9/45, 16/45, 12/45) és az összes hím-hím verekedés számának a szorzata.

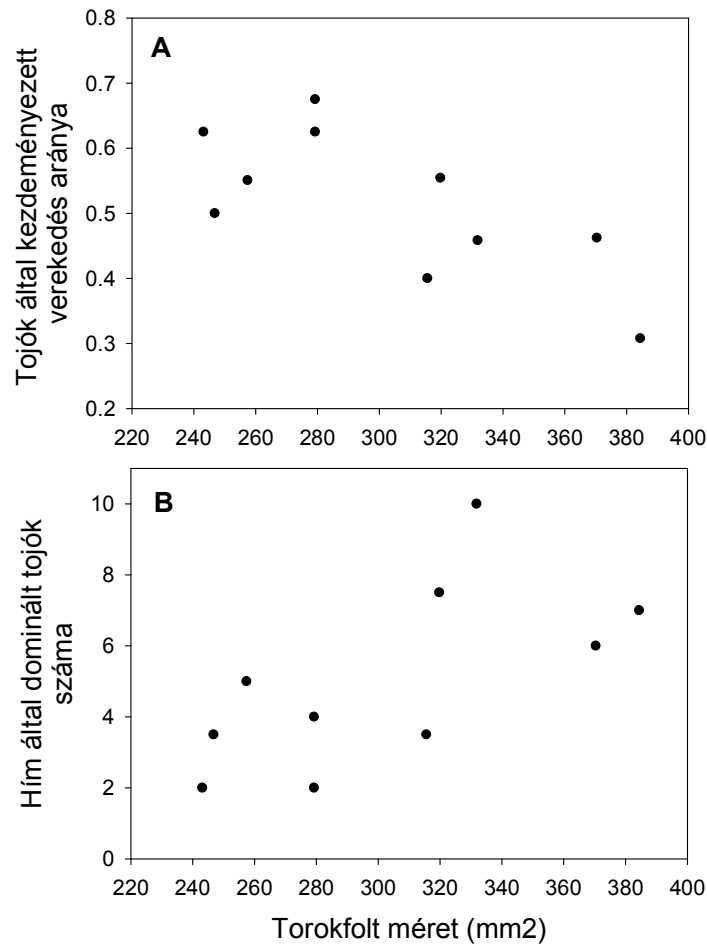
Torokfolt méretének különbsége (mm^2)	Verekedések száma ^a		Diádok száma
	Megfigyelt	Várt	
0-20	125	82.8	8
21-40	38	93.2	9
41-80	132	165.7	16
>80	171	124.3	12
Összesen	466	466	45

^a A várt és megfigyelt verekedések száma szignifikánsan eltért (Mantel randomizációs teszt, $\chi^2_3 = 78.6$, $P < 0.05$). A különbség szignifikáns maradt, ha a >80 mm^2 különbségű csoport extrém diádját (53 verekedés) átlagos verekedési gyakorisággal (10.4) vettük figyelembe a tesztben.

Hím-tojó küzdelmek

Azok a hímek, amelyek más hímekkel szemben sikeresen küzdöttek, szintén sikeresek voltak a tojókkal szemben is: az egyedhez képest szubordináns hímek száma pozitívan korrelált a szubordináns tojók számával ($r_s = 0.68$, $P < 0.05$, $n = 10$). Hasonló, bár nem szignifikáns korrelációt kaptunk a tojók esetében is ($r_s = 0.57$, $P = 0.08$, $n = 10$). A hímek torokfolt mérete a tojókkal szembeni dominancia viszonyait is prediktálta. Egyrészt, a tojók által egy adott hím ellen kezdeményezett verekedések aránya csökkent a hím torokfolt méretének növekedésével ($r_s = -0.65$, $P < 0.05$, $n = 10$; 25A ábra). Másrészt a tojók kisebb arányban nyerték meg a nagyobb torokfoltú hímekkel folytatott küzdelmeiket ($r_s = -0.84$, $P < 0.01$, $n = 10$). Végezetül, a nagyobb torokfoltú hímek több tojóval szemben voltak dominánsak, mint a kisebb torokfoltú hímek ($r_s = 0.77$, $P < 0.01$, $n = 10$; 25B ábra). A hímek testméretei nem voltak kapcsolatban a szubordináns tojók számával ($r_s = 0.3-0.6$, $n = 10$, $P > 0.05$ minden esetben, Bonferroni korrekció után).

A nagyobb tömegű tojók ellen a hímek kevesebb verekedést kezdeményeztek ($r_s = -0.87$, $P < 0.001$, $n = 10$) és küzdelmeiket kisebb arányban nyerték meg ($r_s = -0.76$, $P < 0.02$, $n = 10$) mint a kisebb tömegű tojókkal szemben.



25. ábra A hím torokfolt méret kapcsolta (A) a tojók által kezdeményezett verekedések arányával (az adott hím összes tojók elleni verekedéséhez viszonyítva), valamint (B) a szubordináns tojók számával.

Diszkusszió

A madarak színezeti jelzéseinek szerepét a dominancia rangsor kialakulásában számos faj esetében igazolták (Senar 1999). Ennek egyik legtöbbet vizsgált példája a hím házi verebek a torokfoltja, amelynek hímek közötti státuszjelző funkcióját vadon élő és fogságban tartott madarak esetében is kimutatták (Møller 1987, Veiga 1993, Solberg & Ringsby 1997). E vizsgálatok eredményeivel megegyezően az általunk tanulmányozott verébcsoportban is a torokfolt volt a hímek dominancia rangjának és agresszivitásának legjobb prediktora. Eredményink igazolták a státuszjelzési hipotézisnek azt a predikcióját is, miszerint a verekedések leggyakrabban a hasonló jelzés-intenzitású (azaz hasonló torokfolt méretű) hímek között alakulnak ki, amelyek esetében a torokfolt hasonló kompetitív képességet jelez (Møller 1987).

Korrelatív eredményeink arra utalnak, hogy a hímek státuszjelzéseinek nem csak a hímek közötti, hanem a hím-tojó küzdelmekben is szerepük van. A tojók ritkábban támadták meg a nagy torokfoltú hímeket és kevésbé sikeresen küzdöttek velük, így ezek több tojóval szemben voltak dominánsak, mint a kis torokfoltú hímek. Adva, hogy a

tojók sikere csökkent a hím ellenfél torokfoltjának méretével, a tojók csökkenthették a sikertelen küzdelmekből adódó költségeiket a legagresszívebb, nagy torokfoltú hímek elkerülésével. Természetesen nem zárható ki, hogy a tojók nem a torokfolt méretét mérik fel, hanem más információ alapján döntenek, pl. megfigyelhetik a hímek sikerét más csapattársak ellen folytatott küzdelmeikben. Annak egyértelmű igazolására, hogy a tojók döntését ténylegesen a hím torokfolt mérete befolyásolja, további kísérletes vizsgálatokra (pl. a torokfolt méretének manipulációjára) van szükség.

A tojók dominancia rangjának legjobb prediktora a testtömeg volt. A testtömeget általában a kompetitív képesség (resource holding potential) megbízható prediktorának tekintik, amely szerepet játszhat a dominancia küzdelmek eldöntésében azoknál a fajoknál, ahol nem alakult ki specifikus státuszjelzés (Maynard Smith & Harper 1988). Eredményünk korrelatív természetű, így más magyarázatok is elképzelhetők a kapcsolat értelmezésére. Például számos újabb vizsgálat kimutatta, hogy a madarak testtömeg-szabályozása inkább következménye, nem pedig meghatározója a dominancia rangnak (pl. Ekman & Lilliendahl 1992). Vizsgálatunkban ez kevésbé valószínű, mivel a tojók dominancia rangja a befogáskor (tehát a csapat dominancia-viszonyainak kialakulása előtt) mért tömeggel volt kapcsolatban, továbbá a madarak vizsgálat alatti testtömeg változása nem volt kapcsolatban a ranggal ($r_s = 0.27$, $P > 0.1$), azaz a domináns tojók nagyobb tömegét nem magyarázhatja, hogy a röpdében kapott táplálékhoz jobban hozzáfértek. Meg kell azonban jegyezni, hogy a röpdében domináns tojók befogásuk előtt is dominánsak lehettek, azaz nagyobb tömegüket magyarázhatta a befogás előtti nagyobb táplálkozási siker.

Az általunk vizsgált csapatban a tojók és hímek átlagos dominancia rangja nem különbözött, ami eltér néhány más vizsgálat eredményétől (Watson 1970, Møler 1987). Ennek egyik oka az lehet, hogy a vizsgálatokat különböző időszakokban végezték. A hím dominancia legkifejezettebb az őszi és tél eleji időszakban lehet, amikor a madarak szexuális aktivitása legalacsonyabb, míg később a párok kialakulásának idején a nemek közötti dominancia viszonyok változhatnak. Ezzel összhangban Cink (1977) kimutatta, hogy az általa vizsgált csapatban szeptember-december között hím dominancia, tavasszal (március után) tojó dominancia volt jellemző, január-március között pedig nem volt konzisztens különbség az ivarok között (de lásd a következő vizsgálatokat ettől eltérő eredményekkel: Johnston 1969, Watson 1970, Kalinoski 1975, Hegner & Wingfield 1987, Møller 1987). Másodsor, az erőforrásokhoz történő hozzáférés szintén szerepet játszhat a hímek és tojók közötti interakciók alakulásában. Vizsgálatunkban a tojók nem tudták elkerülni a hímeket a táplálékért folyó küzdelmekben, mivel csak korlátozott számú madár tudott az etetőkről táplálkozni. Kevésbé kompetitív körülmények között a hímek kevesebb időt tölthetnek az etetőn, így a tojóknak lehetősége van akkor táplálkozni, amikor a hímek nincsenek jelen.

Összességében eredményeink igazolták, hogy a hím házi verebek torokfoltja jól prediktálja dominancia rangjukat a természetes viszonyokra jellemző, tojókat is tartalmazó csapatban. A tojók hímekkel szembeni agresszív viselkedése konzisztens azzal, ami a torokfolt interszexuális státuszjelző funkciója alapján várható.

11. fejezet

A tollazati jelzések predációs költségének vizsgálata házi verebeken¹¹

Bevezetés

Az állatok jelzésrendszerei sokféle információt közvetíthetnek egy szociális közösség tagjai között, egyik fontos csoportjukat az egyedi minőséget jelző szignálok alkotják (pl. kompetitív képesség, lásd 10. fejezet; áttekintés: Liker 2002). A minőségjelző szignálok evolúciójának magyarázatában problémát jelent, hogy milyen mechanizmusok biztosítják a jelzés megbízhatóságát. A probléma gyökere abban rejlik, hogy egy nagyobb intenzitású (pl. nagyobb agresszivitást mutató) jelzést fejlesztő egyed előnyt élvez a társakkal szemben (pl. a táplálékhoz való hatékonyabb hozzájutás révén), ezért minden egyed számára a maximális intenzitású jelzés kialakítása jelentené a legelőnyösebb megoldást. Mi akadályozza ezt meg? Másképpen megfogalmazva: mi kényszeríti az egyedeket saját minőségüknek megfelelő, un. őszinte jelezések kialakítására, és védi meg a rendszert a csalóktól? A kérdésre a választ elsőként Zahavi (1975, 1977) hátrányelv (handicap principle) elmélete adta meg: az elképzelés szerint a jelzések megbízhatóságát a kialakításuk vagy fenntartásuk költségessége (egyfajta hátrány, innen az elmélet elnevezése) kényszeríti ki. Ha a jelzés intenzitásával arányosan nőnek a hozzákapcsolódó költségek, akkor csak a legjobb minőségű egyedek képesek rá vagy engedhetik meg a maximális jelzés kialakítását – a gyengébb minőségű egyedek számára a költség nagyobb lenne, mint a jelzéséből származó nyereség. Zahavi elméletét eredetileg a szexuális (pl. párválasztási) jelzések magyarázatára javasolta, azóta azonban általánosan alkalmazzák más minőségjelző szignálok esetében is, és a mechanizmus működését számos elméleti és kísérletes munka igazolta különböző jelzéstípusok és állatcsoportok körében (áttekintés: Kotiaho 2001, Liker 2002).

A madarak színezeti jelzései esetében a megbízhatóságot többféle mechanizmus biztosíthatja, például gyakran feltételezik e jelzések predációs költségét: eszerint a feltűnő, nagy intenzitású szignálok növelik annak az esélyét, hogy viselőjüket a ragadozók felfedezik és megtámadják (Andersson 1994, Kotiaho 2001). Egyes kutatók különösen fontosnak tartják a predációs költség szerepét a melanin-alapú jelzések megbízhatóságának fenntartásában, mivel – ahogy ezt az 5. fejezetben már röviden összefoglaltuk – ezek kondíció-függése kérdéses. Hasonló a helyzet a depigmentált (fehér) tollazati jelzésekkel, amelyek esetében semmilyen produkciós költség nem ismert (pl. Török et al. 2003). A színezet predációs költségét tesztelő vizsgálatok eredményei ellentmondásosak. Például a kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) esetében az egyik vizsgálat szerint a kontrasztos fekete-fehér hím színezet növeli a

¹¹Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: 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.

predációs kockázatot a kevésbé feltűnő (barnább színű) változatokhoz képest, míg mások szerint a ragadozók elkerülik a feltűnő színű hímeket és elsősorban a kevésbé feltűnő színezetűeket támadják meg (áttekintés: Götmark 1999). Egy másik meglepő eredményt hozó vizsgálatban házi galambok (*Columba livia*) esetében azt találták, hogy a ragadozók elkerülik a fehér farkcsikú egyedeket (Palleroni et al. 2005). Saját komparatív vizsgálataink eredményeiből úgy tűnik, hogy a melanin-alapú színezetnek nincs a fészkelés alatt álcázó funkciója sem a partimadarak (4. fejezet) sem a pintyek esetében (Bókony & Liker 2005).

Ebben a vizsgálatban azt teszteltük, hogy a házi verebek színezetének természetes variabilitása kapcsolatban van-e az egyedek terepi körülmények között mutatott predációs kockázattal és túlélésével. A házi veréb ideális modellfaj egy ilyen vizsgálathoz, mivel számos ragadozó elsődleges zsákmánya (pl. Götmark & Post 1996, Baker et al. 2005), és tollzatában melanizált és depigmentált színezeti jelzések is vannak. A hímek fekete torokfoltja az egyik legtöbbet vizsgált melanin-alapú szignál, amelynek intra- és interszexuális jelzőszerepét egyaránt kimatatták (pl. Møller 1987, Griffith et al. 1999, Nakagawa et al. 2007; 10. fejezet). A torokfolt költségessége a számos korábbi vizsgálat ellenére is vitatott (Johnstone & Norris 1993, Buchanan et al. 2003) beleértve a predációs kockázat növelését is. Például Møller (1989) kimutatta, hogy a nagyobb torokfoltú egy évesnél idősebb hímek mortalitása nagyobb, és gyakrabban esnek ragadozók áldozatául, mint a kis torokfoltú madarak. (Meg kell azonban jegyezni, hogy e vizsgálat nagyon kis mintaszámon alapult). Veiga (1995) azt találta, hogy a kísérletesen megnövelt torokfoltú fiatal hímek túlélése alacsonyabb volt a kontroll madarakénál, azonban a különbséget elsősorban a szociális/szexuális kompetíció hatásának, és nem a predációnak tulajdonította. A fentiekkel ellentétben egy hosszútávú vizsgálatban Jensen és munkatársai (2004) nem találtak összefüggést a túlélés és a torokfolt mérete között. A torokfolt mellett a házi verebeknél mindkét ivar rendelkezik feltűnő, részben depigmentált tollakból álló szárnycsíkkal is, ami – korrelatív eredményeink szerint – szintén szerepet játszik az agresszivitás jelzésében (Bókony et al. 2006). A szárnycsík kapcsolatát a predációs kockázattal eddig nem kutatták.

A vizsgálatban a predációs költség hipotézis három predikcióját teszteltük. Először azt vizsgáltuk, hogy a hím és tojó madarak táplálkozás alatti kockázattal kapcsolataiban van-e színezeti jelzések intenzitásával, azaz a feltűnőbb színezettel kockázatkerülőbb viselkedés társul-e. A kockázattal való viselkedést a biztonságos (búvóhelyhez közeli) és kockázatos (búvóhelytől távoli) táplálkozóhelyek választásának gyakoriságával mértük, szabadon élő madarak ismételt megfigyelései során. A kockázatos helyek és szituációk elkerülése a ragadozókkal szembeni stratégia fontos komponense, és a korábbi kutatások szerint az állatok a rájuk irányuló aktuális veszély szintjéhez igazítják viselkedésüket (azaz kisebb veszély esetén kockázattal valóbbak; pl. Godin & Clark 1997, Stankowich & Blumstein 2005, Fernández-Juricic et al. 2006). Mivel a kockázattal való viselkedést számos egyedi tulajdonság és környezeti változó befolyásolhatja, ezért többváltozós elemzésekben, ezekre kontrollálva vizsgáltuk a fenti kapcsolatot. Másodszor, összehasonlítottuk a hímek és a tojók kockázattal való viselkedését: mivel a verebeknél a hímek színezete feltűnőbb (pl. kontrasztosabb szárnycsíkjuk miatt), azt várjuk, hogy a rájuk ható erősebb predációs nyomás kisebb kockázattal való viselkedéshez vezet. Habár az ivarok viselkedése számos ok miatt különbözhet, például hormonális különbségek miatt, ezek jelentősége a téli időszakban – vizsgálatunk idején – feltehetőleg kisebb, mivel ekkor a szexuális hormonok szintje alacsony (Hegner & Wingfield 1987), valamint az ivarok táplálkozási és agresszív viselkedése is hasonló (lásd 6. és 10. fejezeteket). Végezetül fogás-jelölés-visszafogás módszer segítségével

teszteltük, hogy a madarak színezete kapcsolatban van-e rövidtávú túlélésükkel. Habár a mortalitás oka nem feltétlenül a predáció, házi verebeknél valószínűleg ez a tényező a pusztulás egyik leggyakoribb oka (Møller 1989, Götmark & Post 1996, Baker et al. 2005). Ha tehát a feltűnő színezetű madarak nagyobb predációs kockázatnak vannak kitéve, akkor ezeknél alacsonyabb túlélést várunk.

Módszerek

A vizsgálat helye és általános módszerei

A vizsgálatot a veszprémi állatkertben végeztük 2004. szeptember és 2005. szeptember között. A házi verebek egész évben az állatkert területén tartózkodnak, az őszi-téli időszakban a populáció kb. 100-200 egyed. A területen rendszeresen vadásznak ragadozómadarak (pl. karvaly *Accipiter nisus* és héja *Accipiter gentilis*), amelyek verebeket is zsákmányolnak (Liker A. és Bókony V., személyes megfigyelés). Jelentős számú szabadon vadászó házi macska él az állatkertben, valamint esetenként a kifutókban tartott állatok is fognak verebet (pl. hiúz *Lynx lynx*; állatkerti dolgozók személyes közlése).

A vizsgálatához a madarakat függőhálókkal fogtuk be, és valamennyit egy alumínium és három egyedi kombinációjú színes műanyag gyűrűvel jelöltük. A megfigyelések kezdetére (2005. január) 410 madarat jelöltünk meg. Mértük a madarak testtömegét (± 0.1 g), csüd (± 0.1 mm) és szárny hosszát (± 1 mm). A madarak kondícióját a tömeg/(csüd hossz)³ értékével becsültük (eredményeink nem változtak, ha ez helyett a tömeg-csüd hossz regresszió reziduálisaival dolgoztunk). A tömeg és kondíció mérés szignifikánsan ismételhető volt azoknak a madaraknak az adataival, amelyeket többször megfogtunk (Lessells & Boag 1987; tömeg: $r=0.64$, $F_{207,208}=4.48$, $P<0.001$, kondíció: $r=0.63$, $F_{207,208}=4.48$, $P<0.001$).

A színezet mérése

A hímek torokfolt méretét valamint mindkét ivar szárnycsík méretét és feltűnőségét a megfogáskor készített digitális fotókról mértük. A torokfoltot a hátukra fektetett madarakon fotóztuk úgy, hogy csőrüket a testre merőlegesen tartottuk. A szárnycsík fotózásához a szárnyat kifeszített helyzetben tartottuk. A fotókat standard körülmények között, azonos háttér előtt, mesterséges megvilágítással készítettük. A fotókról történő méréseket a Scion Image programmal végeztük; a torokfolt és szárnycsík területét egy minden képen szereplő standard segítségével cm²-ben számoltuk, a szárnycsík feltűnőségét a kis szárnyfedőtollakhoz viszonyított akromatikus kontrasztként mértük (a nagyobb kontrasztú szárnycsíkot feltűnőbbnek tekintettük; a mérések részletei Bókony et al. 2006 cikkében található). Valamennyi mérés szignifikánsan ismételhető volt egy kép többszöri mérése esetében (torokfolt terület: $r=0.99$, $F_{124,250}=283.0$, $P<0.001$; szárnycsík terület: $r=0.99$, $F_{198,398}=766.0$, $P<0.001$; szárnycsík feltűnőség: $r=0.99$, $F_{198,398}=388.0$, $P<0.001$). A szárnycsík változók ismételhetőek voltak a visszafogott madarak ismételt fotózása során is (terület: $r=0.89$, $F_{80,81}=16.6$, $P<0.001$; feltűnőség: $r=0.57$, $F_{80,81}=3.7$, $P<0.001$). A torokfolt terület szignifikánsan nőtt a szezon során (páros t-teszt: $t_{53}=2.76$, $P=0.008$), azonban a különbség kis mértékű volt (átlag \pm SE: 0.19 ± 0.07 cm²). A növekedés oka a szürke (jelzést elfedő) tollvégek kopása, ami a tél végén a legintenzívebb (Møller & Erritzøe 1992); a legtöbb madarat (88%) korábban,

ősszel és tél elején fotóztuk, így az ebből adódó különbségek valószínűleg nem befolyásolták jelentősen méréseinket. A többször mért madarak esetében az összes mérés átlagát használtuk a túlélés becslésnél, míg a 2005. január előtti méréseiket használtuk a kockázatvállalás vizsgálatában (azaz amelyeket a megfigyelések kezdete előtt végeztünk).

A kockázatvállalás mérése

A gyűrűzött madarak megfigyelését 2005. január és február során végeztük. A megfigyelések az állatkert két egymástól távol eső helyén történtek (kb. 500m; a 8. fejezetben megadott W és C helyeken, lásd a 19. ábrát). A madarakat mindkét helyen egy földre helyeztük, 80cm × 80cm méretű etetőtáblán etettük, amelyeknek változtattuk a távolságát a madarak által menedékhelyként használt bozótokhoz képest. A táblákat a megfigyelési időszak előtt kihelyeztük, és rendszeresen magkeveréket helyeztünk rá, így a vizsgálat kezdetére a madarak az etetőre szoktak és rendszeresen használták. A szoktatási időszakban a táblákat a bozót szélétől egy méterre helyeztük el. A C helyen ez mellett megfigyeléseket gyűjtöttünk az etetőtáblától 70 m-re található mosómedve kifutó etetőin is. Itt a madarak a mosómedvék három etetődobozából ettek, az oda kihelyezett táplálékkeverékből. Az etetődobozok 1.2m magas karókra voltak felszerelve, és 0.5, 1.5 és 2m távolságra helyezkedtek el a madarak által használt bozótól. A mosómedvék napközben általában nem használták az etetőket. A W és C helyeket két különböző verébcsoport használta (a kettő közötti váltások ritkák voltak, lásd 8. fejezet), míg a C helyen az etetőtáblán és az etetődobozokon ugyanazok a madarak táplálkoztak.

A vizsgálat alatt a napokat három egyenlő hosszúságú időszakra osztottuk 8-15 óra között. Két megfigyelő egy időben figyelte a két etetőtáblát két időszakban, míg a harmadikban mindkét megfigyelő az etetődobozokat figyelte. A helyek megfigyelési sorrendje random volt, azzal a megkötéssel, hogy mindegyik sorrend ugyanannyiszor fordult elő a vizsgálat során.

Az etetőtáblák helyének változtatását tíz napon végeztük 2005. január 7. és február 10. között. Mindegyik etetőtábla naponta két alkalommal került megfigyelésre, egyszer bozóthoz közeli (0.5m) egyszer pedig távoli (2m) helyzetben (a predációs veszélyt hasonló módon manipulálták pl. Slotow & Rothstein [1995] és Barta et al. [2004] vizsgálataiban). A távolságok sorrendjét randomizáltuk, a megfigyelések között (illetve után) a táblát a bozótól 1m távolságra helyeztük. A megfigyelés elején a táblát a megfelelő távolságra raktuk át, magot tettünk rá, majd 30-60 percig vártunk, amíg a madarak visszatértek az etetőhöz. Ezután 60 percig figyeltük a táplálkozó madarakat egy távoli rejtékhelyről, és teleszkóp segítségével igyekeztünk a lehető legtöbb táplálkozó egyedet azonosítani. A madaraknak feljegyeztük a gyűrűkódját és az ivarát. Minden megfigyelés első 30 percében videofelvételt készítettünk a táblán táplálkozó madarokról (ezeken nem lehetett azonosítani a madarakat).

A mosómedve kifutó etetődobozainál január 5. és február 11. között végeztük a megfigyeléseket. Két etetődobozt a két megfigyelő figyelt, a harmadikról pedig közeli videofelvételt készítettünk. 30 perc után az etetődobozok között változtattuk a megfigyelőt (kamerát), és újabb 30 percig folytattuk az adatgyűjtést. A megfigyelők etetődobozhoz rendelése random módon történt, a vizsgálat alatt egyenlő számban fordult elő minden megfigyelő-doboz kombináció. Az itt készült videókról megbízhatóan lehetett azonosítani a madarakat.

A kockázatvállalás elemzése

Az etető pozíció (közeli/távoli) madarak viselkedésére gyakorolt hatását a videofelvételek elemzésével teszteltük. Ehhez táplálkozási eseményeket különítettünk el, amelyekben legalább egy madár tartózkodott az etetőn. Mindegyik táplálkozási eseménynek mértük a hosszát (másodpercben, az első madár érkezésétől az utolsó távozásáig), és a táblán tartózkodó madarak maximális számát (utóbbival a csapatméretet becsültük). A maximális egyedszámnál rögzítettük a hímek, tojók és nem meghatározható ivarú madarak számát. Ugyancsak feljegyeztük, ha más fajhoz tartozó madár is evett az etetőn, valamint a megfigyelés alatti időjárási viszonyokat (napos, felhős vagy havazás). Az elemzések előtt a táplálkozási események hosszán, a csapatméreten és az ivararány adatokon (tojók aránya a bizonytalan ivarú madarak kizárása után) logaritmus transzformációt végeztünk. Az etetőtáblák adatait a C hely etetődobozaitól elkülönítve elemeztük. Általános lineáris modellekkel vizsgáltuk az etető pozíció (fix faktor) hatását a fenti változókra úgy, hogy a modellekben szintén teszteltük az időjárás, a hely (fix faktorok), valamint a megfigyelés dátumának és kezdetének (kovariánsok) hatását is.

A madarak kockázatvállalását a két változóval becsültük. A három etető helyen (két tábla plusz az etetődobozok) összesen 3650 visszalátási adatot gyűjtöttünk 186 madárról (átlag \pm SE: 19.62 ± 1.54 visszalátás/egyed). Ezekből az adatokból minden egyed esetében meghatároztuk azoknak az egy órás megfigyeléseknek a számát, amelyekben a távoli etetőn evett, és ugyanígy azoknak a számát, amelyekben használta a közeli etetőt. Ebből számítottuk a kockázatos táplálkozás arányát, ami nem más, mint a távoli etetőre kapott megfigyelésszám osztva az egyed összes megfigyelésszámával. Ezt a változót külön számítottuk az etetőtáblák és az etetődobozok adataira. Ez mellett az etetődobozoknál készült videókon mértük az azonosított egyedek etetőn töltött idejét (külön a három doboz esetében), majd ebből számítottuk a kockázatos táplálkozás idejét, ami nem más, mint a két távolabbi etetőn töltött idő osztva az összes etetőn töltött idővel.

Mivel sok egyed esetében a kockázatos táplálkozási arány 0 vagy 100% volt, ezért ennek a változónak a kapcsolatát a színezettel olyan általánosított lineáris modellekkel (GLM) elemeztük, amelyekben binomiális hibaeloszlást és logit link funkciót használtunk (Dalggaard 2002). A zavaró változók figyelembevételére kevert GLM-eket használtunk, amelyekben a megfigyelési periódusokat tekintettük független mintavételi egységeknek, az egyedek pedig random faktorként szerepeltek. A kezdeti modellekbe kovariánsként került be az összes színezeti változó, a szárny hossz, a kondíció, valamint a dátum és a megfigyelés kezdetének ideje. A szárny hosszt azért vettük bele a modellbe, mert házi verebeknél korrelál az egyedek menekülési képességével, így befolyásolhatja a kockázatvállalás mértékét (Moreno-Rueda 2003). Az etetőtáblák adatainak elemzése a fentiekén kívül tartalmazta az időjárás típusát is (fix faktor). A nem szignifikáns változókat egyenkénti kiléptetéssel elimináltuk. Alternatív modellszelekciós eljárásként a különböző színváltozók relatív fontosságát a modellek kis mintaszámra korrigált Akaike Információs Kritériuma (AICc) alapján is összevetettük. Ehhez olyan kevert modelleket építettünk, amelyek a színezeti változók összes kombinációját tartalmazták (plusz a zavaró változókat), majd számítottuk e modellek Akaike súlyát (ω_i). Mivel a két modellszelekciós módszerrel megegyező eredményeket kaptunk, az értekezésben csak az előbbieket mutatom be. A fentiekén túl az etetődobozoknál készített videókról a 10. fejezetben leírt módszerrel adatokat gyűjtöttünk a madarak verekedési sikeréről (dominancia rangot becsülő változó), és az elemzéseket ennek figyelembevételével is elvégeztük.

Az etetődobozokon mért kockázatos táplálkozási idő normál eloszlású volt, ezért kapcsolatát a színváltozókkal Pearson korrelációkkal vizsgáltuk. Mivel erről a változóról csak kevés madár esetében volt adatunk, nem használtunk többváltozós módszereket. Az elemzéseket az **R** statisztikai számítási környezetben végeztük.

A madarak túlélésének elemzése

A túlélés elemzést először a teljes vizsgálati periódusra végeztük el (2004. szeptember – 2005. szeptember), amely során összesen 184 jelölt hím és 144 tojó 1073 „visszafogási” adatát használtuk. Ez magában foglalta az egyedek egy adott napon történt visszalátását vagy tényleges visszafogását (továbbiakban mindkettőt visszafogásként említjük). A visszafogások havonkénti gyakorisággal történtek, ezért az adatok alapján 12 előfordulási alkalmat definiáltunk (az egyed adott hónapban jelen volt/nem volt jelen), majd ez alapján meghatároztuk minden egyed visszafogási történetét (Lebreton et al. 1992). Az adatgyűjtési erőfeszítés intenzitását a havonta visszalátások gyűjtésére és fogásra fordított idő hosszával becsültük (órában kifejezve).

A modellezési eljárást az adatokból konstruált teljesen parametrizált Cormack-Jolly-Seber (CJS) modellel kezdtük (Clobert & Lebreton 1987), amely feltételezi a túlélés és a visszafogási valószínűség időbeli változását. Ezután a modellt a különböző paraméterek és interakcióik eltávolításával egyszerűsítettük. Elsőként a visszafogási paraméter modellezését végeztük, ami során a túlélés értékét konstansnak vettük (Lebreton et al. 1992). Miután a visszafogási valószínűség legparszimónikusabb modelljét megkerestük, elkezdtük a túlélés modellezését, és ennek során a visszafogási valószínűséget nem változtattuk. A túlélés teljes időfüggését és függetlenségét feltételező modellek mellett olyanokat is vizsgáltunk, amelyekben a túlélés szezonálisan változhatott, három időszak között: szaporodáson kívüli (október- március), szaporodási (április-július) és vedlési (augusztus-szeptember). Utolsó lépésként a színváltozókat kovariánsként egyenként hozzáadtuk a legparszimónikusabb modellhez. A fenti elemzéseket megismételtük úgy is, hogy csak a szaporodáson kívüli időszak adatait vettük figyelembe.

A modellszelekciós eljárás a modellek AICc értékein alapult. Ebben a megközelítésben az a statisztikailag legrelevánsabbnak tekintett modell, amelyik a legkisebb AICc értékű (White & Burnham 1999). A modellszelekciót a MARK programmal (White & Burnham 1999), a CSJ modell illeszkedés vizsgálatát (GOF) pedig a U-CARE programmal végeztük (Choquet et al. 2003). A modell leírásokban Φ jelöli a túlélési paramétert, p jelöli a visszafogási paramétert, az alsó indexek pedig a modellstruktúrát adják meg.

Eredmények

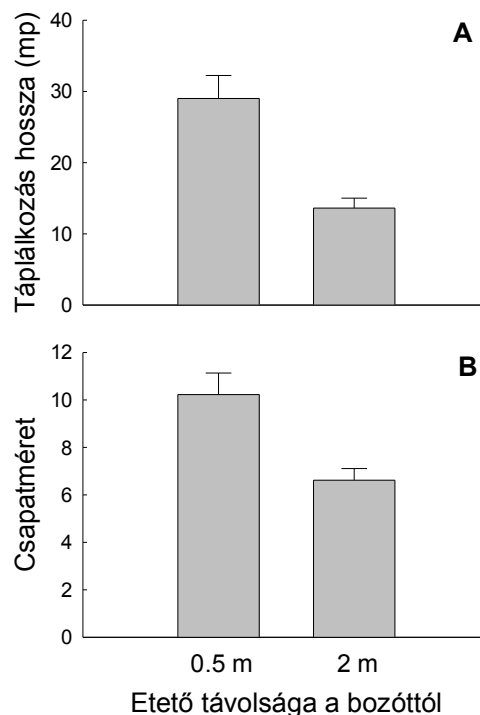
A viselkedési megfigyelések kezdete előtt fotózott madarak esetében a hímek torokfolt mérete $0.13 - 2.30 \text{ cm}^2$ között változott (átlag \pm SE: 0.95 ± 0.04 , $n=96$). A hímek szárnycsík területe (1.06 ± 0.03 , $0.35 - 1.64 \text{ cm}^2$, $n=96$) szignifikánsan nagyobb volt a tojókéénál (0.37 ± 0.02 , $0.14 - 0.73 \text{ cm}^2$, $n=60$; $t_{154}=21.72$, $P<0.001$). A szárnycsík feltűnősége szintén a hímek esetében volt nagyobb (hímek: 84 ± 1.29 , $44 - 115$, tojók: 65 ± 1.21 , $42 - 87$; $t_{154}=10.47$, $P<0.001$).

Az etető pozíciójának hatása

A madarak szignifikánsan több időt töltöttek az etetőláblakon a bozóthoz közeli pozícióban, mint a távoliban ($t_{158} = 4.32$, $P < 0.001$; 26A ábra), és a csapatméret is a közeli etetőn volt nagyobb ($t_{149} = 2.30$, $P = 0.023$; 26B ábra). Az etető pozíció hatása nem változott, ha a zavaró változók hatásait figyelembe vettük (15. táblázat), vagy ha kizártuk azokat a megfigyeléseket, amikor más fajhoz tartozó madarak is táplálkoztak az etetőn (eredmények nincsenek bemutatva). A madarak ivararánya nem különbözött a két pozíció között ($t_{160} = 0.72$, $P = 0.471$; 15. táblázat); a bizonytalan ivarú madarak aránya 16% volt, és nem különbözött a két etető pozíció között ($t_{92} = -0.30$, $P = 0.768$).

Az etetődobozok esetében a verebek a legközelebbi etetőn töltötték a legtöbb időt ($F_{2,273} = 6.32$, $P = 0.002$; 27A ábra), azonban a csoportméretben nem volt különbség a három etető között ($F_{2,273} = 1.23$, $P = 0.295$). Meg kell jegyeznünk, hogy az etetődobozokon a maximális egyedszám 10 madár volt (többen nem fértek el az etetőn). Az eredményeken nem változtatott, ha a zavaró változók hatását a többváltozós modellekben figyelembe vettük (15. táblázat; az időjárási változó variabilitása alacsony volt ezekben a megfigyelésekben, ezért nem vettük be a modellbe), vagy ha kizártuk azokat a megfigyeléseket, amelyekben más fajok is jelen voltak. A tojók aránya nagyobb volt a bozóthoz legközelebbi, mint az attól legtávolabbi etetőn ($F_{2,273} = 3.19$, $P = 0.043$; 15. táblázat, 27B ábra).

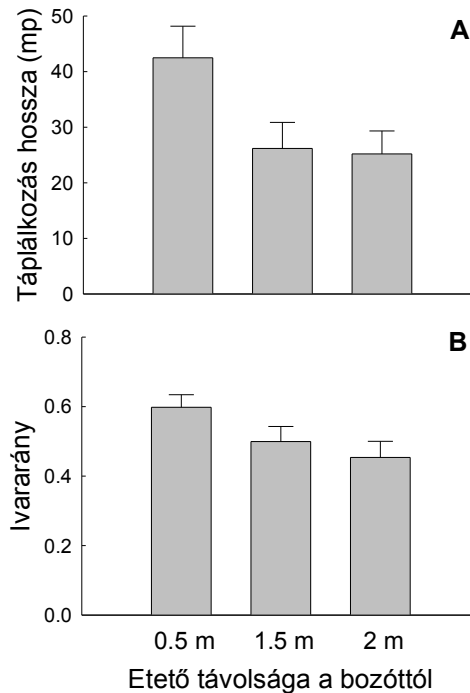
A rövidebb táplálkozási események, valamint az etetőn táplálkozó madarak kisebb száma azt mutatja, hogy a madarak kockázatosabbnak ítélték a bozóttól távoli etetőt. Ezért a következő elemzésekben feltételeztük, hogy a távoli etetők használatának nagyobb gyakorisága (és az ezeken töltött hosszabb idő) nagyobb kockázatvállalást jelent.



26. ábra Az etető pozíció hatása (A) a táplálkozási események hosszára és (B) az etetőn megfigyelt maximális egyedszámra, az etetőláblák esetében (átlag \pm SE).

15. táblázat A táplálkozási események hossza (másodperc), a maximális csapatméret (egyedszám), és az ivararány (tojók aránya) az etetőkön, a bozóttól való távolság és a vizsgált zavaró változók függvényében. A táblázat a hatásnagyságokat (η^2) mutatja, amelyeket a kezdeti, teljes GLM-ek esetében számoltuk; * jelöli a végső modellben szignifikáns hatásokat.

	Táplálkozási események hossza		Maximális csapatméret		Ivararány	
	Etetőtábla	Etetődoboz	Etetőtábla	Etetődoboz	Etetőtábla	Etetődoboz
Etető pozíció (közel/távol)	0.088*	0.049*	0.098*	0.014	0.014	0.031*
Dátum	<0.001	0.006	0.050*	0.019*	0.074*	0.003
Megfigyelés kezdete	0.095*	0.034*	0.009	0.001	0.002	0.031*
Etető helye (W/C)	0.145*	-	0.018	-	0.114*	-
Időjárás típusa	0.039*	-	0.068*	-	0.038	-



27. ábra Az etető pozíció hatása (A) a táplálkozási események hosszára és (B) az etetőn megfigyelt madarak ivararányára (a tojók arányával kifejezve), az etetődobozok esetében (átlag \pm SE).

Színezet és kockázatvállalás

Az etetőtáblánál a kockázatos táplálkozás aránya egyik színezeti tulajdonsággal sem függött össze (16. táblázat). Az eredményeken nem változtatott, ha a két etetőtábla adatát összevontan vagy külön elemeztük, valamint ha többváltozós modellekben kontrolláltunk a zavaró változók hatásaira (eredmények nincsenek bemutatva). A fentiekkel megegyezően a színezet nem volt kapcsolatban az etetődobozokon mért kockázatvállalással sem, függetlenül attól, hogy ezt a kockázatos táplálkozás arányával

(16. táblázat), vagy a kockázatos táplálkozás idejével mértük (torokfolt terület: $r = -0.11$, $P = 0.764$, $n = 10$; szárnycsík terület, hím: $r = -0.02$, $P = 0.957$, $n = 11$, tojó: $r = -0.11$, $P = 0.665$, $n = 17$; szárnycsík feltűnőség, hím: $r < 0.001$, $P > 0.999$, $n = 11$, tojó: $r = -0.03$, $P = 0.908$, $n = 17$). A madarak etetődobozokon megfigyelt verekedési sikere nem függött össze a kockázatvállalással (hímek: $\beta \pm SE: 0.75 \pm 0.67$, $P = 0.261$, $n = 32$; tojók: $\beta \pm SE: -0.50 \pm 0.62$, $P = 0.414$, $n = 35$), és a színezetre kapott eredmények sem változtak, ha a verekedési sikert figyelembe vettük az elemzésben (eredmények nincsenek bemutatva).

Végezetül nem találtunk különbséget a hímek és tojók között sem a kockázatos táplálkozás arányában (etetőtábla: $t_{85} = 0.03$, $P = 0.975$; etetődobozok: $t_{76} = 0.17$, $P = 0.869$), sem ennek idejében ($t_{29} = -1.13$, $P = 0.267$). A mindkét etető típuson (táblán és etetődobozon) megfigyelt egyedek kockázatos táplálkozási aránya nem korrelált egymással ($r = -0.02$, $P = 0.879$, $n = 66$).

16. táblázat A színezet kapcsolata a kockázatos táplálkozás arányával hím és tojó verebek esetében. A paraméterbecslések ($\beta \pm SE$) a kétváltozós GLM-ek eredményei. A két etetőtípust külön elemeztük.

	Etetőtábla			Etetődoboz		
	$\beta \pm SE$	P	n	$\beta \pm SE$	P	n
Torokfolt területe	0.23 ± 0.50	0.641	84	0.88 ± 0.80	0.271	55
Szárnycsík területe						
Hím	-0.44 ± 1.79	0.806	84	-1.48 ± 2.13	0.489	53
Tojó	5.27 ± 4.92	0.284	57	0.95 ± 5.34	0.859	46
Szárnycsík feltűnősége						
Hím	-0.01 ± 0.01	0.289	85	-0.01 ± 0.01	0.398	54
Tojó	0.01 ± 0.01	0.884	57	-0.01 ± 0.01	0.574	46

Színezet és túlélés

A túlélés elemzés eredményeit a 17. táblázat mutatja be. A hímek esetében a visszafogási valószínűség idő-függő volt (1. versus 2. modell), amit nem magyarázott a fogási erőfeszítés időbeli változása (2. versus 3. modell). A túlélés időben szintén változó volt (1. versus 5. modell), amit a szezonális különbségek nem magyaráztak (5. versus 6. modell). A színezeti változók sem egyenként sem együttesen nem befolyásolták a túlélési esélyt (1. versus 7-10. modellek). A szaporodáson kívüli időszakokra korlátozott modellek eredményei hasonlóak voltak (nincsenek bemutatva).

A hímekhez hasonlóan a tojók visszafogási valószínűsége is időben változó volt, a szezontól és a visszafogási erőfeszítéstől függetlenül (1-4. modellek összehasonlítása). A tojók túlélése időben állandó volt (1. & 6. versus 5. modell). A színezet a tojók esetében sem volt kapcsolatban a túléléssel, sem a teljes időszak során (5. versus 7-10. modellek), sem a szaporodáson kívüli időszakokra korlátozott elemzésekben (az eredmények nincsenek bemutatva).

17. táblázat A házi verebek túlélési modelljeinek összehasonlítása (a: hímek, b: tojók). A táblázat az Akaike Információs Kritérium értékét (AICc), a paraméterek számát (K), és a színezet becsült túlélési hatását ($\beta \pm SE$) mutatja. A paraméterbecslés a színezet és a túlélés közötti lineáris kapcsolat meredekségét adja meg. A modellekben szereplő jelölések magyarázata: t: idő, m: csapda-függés, e: visszafogási erőfeszítés, s: szezon (szaporodáson kívüli, szaporodási, vedlési), B: torokfolt mérete, A: szárnycsík területe, C: szárnycsík feltűnősége. Az 'm' paraméter minden modellben szerepelt, mivel hatással volt a visszafogási valószínűsége.

		AICc	K	$\beta \pm SE$
(a) Hímek				
<i>Visszafogási valószínűség modellezése:</i>				
(1)	$\Phi_t p_{t+m}$	1418.75	22	–
(2) ¹	$\Phi_t p_m$	1460.81	13	–
(3)	$\Phi_t p_{m+e}$	1462.86	14	–
(4)	$\Phi_t p_{s+m}$	1461.57	15	–
<i>Túlélési valószínűség modellezése:</i>				
(5)	$\Phi \cdot p_{t+m}$	1430.99	13	–
(6)	$\Phi_s p_{t+m}$	1434.45	15	–
<i>Színezet túlélési hatásának modellezése:</i>				
(7)	$\Phi_{t+B} p_{t+m}$	1420.64	23	0.56 ± 1.08
(8)	$\Phi_{t+A} p_{t+m}$	1419.04	23	2.20 ± 1.61
(9)	$\Phi_{t+C} p_{t+m}$	1420.65	23	0.44 ± 0.86
(10)	$\Phi_{t+A+C+B} p_{t+m}$	1423.63	25	B: -0.28 ± 1.15 A: 2.48 ± 1.77 C: -0.06 ± 0.96
(b) Tojók				
<i>Visszafogási valószínűség modellezése:</i>				
(1)	$\Phi_t p_{t+m}$	1067.11	22	–
(2) ¹	$\Phi_t p_m$	1091.33	13	–
(3)	$\Phi_t p_{m+e}$	1110.07	14	–
(4)	$\Phi_t p_{s+m}$	1093.36	15	–
<i>Túlélési valószínűség modellezése:</i>				
(5)	$\Phi \cdot p_{t+m}$	1062.26	13	–
(6)	$\Phi_s p_{t+m}$	1064.9	15	–
<i>Színezet túlélési hatásának modellezése:</i>				
(7)	$\Phi_{\cdot A} p_{t+m}$	1064.21	14	-1.44 ± 3.90
(8)	$\Phi_{\cdot C} p_{t+m}$	1064.26	14	-0.61 ± 1.44
(9)	$\Phi_{\cdot A+C} p_{t+m}$	1066.26	15	A: -1.18 ± 3.93 C: -0.53 ± 1.46
(10)	$\Phi_{s(A)} p_{t+m}$	1066.98	16	-1.26 ± 5.01

Diszkusszió

Vizsgálatunkban többféle megközelítéssel teszteltük, hogy a házi verebek melanin-alapú és depigmentált tollazati jelzései befolyásolják-e a madarakra irányuló predációs veszélyt. Eredményeink nem támasztják alá a predációs költség hipotézis három általunk vizsgált predikcióját. Először is, a predációs kockázat kísérletes változtatása során (ami a madarak viselkedése alapján sikeres volt) nem volt kapcsolat a madarak kockázatvállalása és színezete között. Az eredmények konzisztensek voltak a két ivar esetében és a különböző etetőkön, valamint nem változtak, ha figyelembe vettük más, a kockázatvállalást potenciálisan befolyásoló tényezők hatását. Ugyancsak nem találtunk konzisztenciát az egyedek táplálkozóhely preferenciájában: a C hely esetében nem volt kapcsolat az etetőlábn és az etetődobozokon mutatott kockázatvállalás között. Másodsor, az ivarok kockázatvállalásában nem volt különbség annak ellenére, hogy a hímek színezete feltűnőbb, mint a tojóké. Végezetül, a színezeti változók nem javították a túlélési modellek illeszkedését egyik ivar esetében sem, amiből arra következtethetünk, hogy ezen változók túlélési hatása a legjobb esetben is gyenge. Utóbbi eredmények függetlenek voltak a vizsgált időszakról (teljes év vagy szaporodáson kívüli időszak), valamint attól, hogy a színezeti változókat egyenként vagy együtt vettük figyelembe. A torokfolt túlélési hatásának hiánya különösen figyelemreméltó a szaporodási időszakon kívül, mivel ez az az időszak, amely során a predációs költséget korábban kimutatták (Møller 1989). Utóbbi eredményünk megegyezik Jensen és munkatársai (2004) vizsgálatával, amelyben a torokfolt mérete nem függött össze a hím házi verebek élettartamával.

Hogyan értelmezhetjük a fenti eredményeket? Az egyik magyarázat az lehet, hogy a vizsgált színjelzések nagyobb távolságról nézve (pl. egy zsákmányt kereső ragadozó szemszögéből) egyszerűen nem feltűnők, és ezért nem befolyásolják a madarak viselkedését és túlélését. Például a torokfolt közelről kontrasztos a begy világos tollaival, azonban távolabbról ez beleolvadhat a madár barna-szürke mintázatába; hasonló módon, a szárnycsík feltűnő a különböző agresszív interakciókban (amikor a madarak a szárny szétnyitásával láthatóvá teszik), azonban máskor teljesen elfedik a test szomszédos részeinek tollai (Bókony V. és Liker A. személyes megfigyelései). A hím erdei pintyék (*Fringilla coelebs*) szintén csak a szociális interakcióik során teszik jól láthatóvá szárnycsíkjukat (Götmark & Hohlfalt 1995). Így, bár a jelzések méretében és intenzitásában előforduló egyedi különbségek alkalmasak szociális információk közvetítésére, feltehetőleg nem befolyásolják jelentősen a ragadozók általi detektálhatóságot, különösen az olyan predátorok esetében, amelyek meglepetésszerűen támadnak (pl. karvaly, házi macska; Møller 1989, Baker et al. 2005).

Egy alternatív magyarázat lehet, hogy a feltűnőbb színezetű madarak jobb menekülési képességűek, így nincs szükségük rá, hogy kockázatvállalásukat csökkentsék. A házi verebek esetében Moreno-Rueda (2003) kimutatta, hogy a menekülési képesség (röpdében történő befogás során) korrelált a torokfolt méretével. Ebben a vizsgálatban azonban a madarak szárny hossza bizonyult a menekülési siker legjobb prediktorának mindkét ivar esetében. Vizsgálatunkban a kockázatvállalás és a színezet kapcsolata nem változott, amikor a szárny hosszúság is szerepelt az elemzésben, ami arra utal, hogy a menekülési képességnek ez a komponense nem torzította az eredményeket. Ugyancsak nem változtak az elemzések, ha kontrolláltunk a madarak kondíciójára, ami szintén befolyásolhatja a menekülési sikert. Ennek ellenére nem zárhatjuk ki, hogy a menekülési képesség valamilyen általunk nem mért komponense (pl. a ragadozó detektálás hatékonysága) hatással volt az elemzésekre. Ennek

egyértelmű eldöntéséhez kísérletesen (pl. a színezet manipulációjával) kell a predációs költséget tesztelni.

A madarak közötti dominancia viszonyok hatása szintén torzított eredményekhez vezethet, pl. ha a domináns madarak kiszorítják a szubordináltakat a biztonságos táplálkozó helyekről. Úgy véljük, hogy ez a hatás valószínűleg nem befolyásolta a vizsgálatunk eredményét. Először is, a domináns hímek nagyobb torokfolttal és feltűnőbb szárnycsikkel rendelkeznek, mint az alárendelt egyedek (Møller 1987, Liker & Barta 2001, Bókonyi et al. 2006), ami inkább erősítené a színezet és a kockázatvállalás közötti várt kapcsolatot. Másrészt a tojók dominancia rangja pozitívan korrelál a testtömeggel (10. fejezet), azonban elemzéseinkben a tömeg nem befolyásolta a kockázatvállalást vagy ennek viszonyát a színezettel (az eredmények nincsenek bemutatva). Végezetül a színezet és a kockázatvállalás viszonya nem változott, ha kontrolláltunk a madarak verekedési sikerére.

A szexuális jelzések költségessége eltérő lehet a különböző korcsoportokban (pl. Gregoire et al. 2004). Ahogy a bevezetőben írtuk, a házi verebek esetében is csak egyes korcsoportokban találtak kapcsolatot a korábbi vizsgálatok a színezet és a mortalitás között (Møller 1989, Veiga 1995). Mivel a vizsgálat idején a legtöbb madár korát nem ismertük, ezért elemzéseinkben erre a tulajdonságra nem tudtunk kontrollálni. Meg kell azonban jegyezni, hogy az ismert korú madarak almintáján megismételt elemzéseink eredménye nem különbözött az itt közöltektől (az eredmények nincsenek bemutatva). További vizsgálatok szükségesek annak tisztázására, hogy a madarak kora befolyásolja-e a házi verebek színezeti jelzéseinek predációs költségét.

Összességében nem találtunk bizonyítékot arra, hogy a feltűnőbb színezetű házi verebek erősebben reagáltak volna a predációs kockázat növekedésére, vagy alacsonyabb lenne a túlélésük, mint a kevésbé feltűnő fajtársaké. Vizsgálatunk arra utal, hogy a verebek színezeti jelzéseinek megbízhatóságát más mechanizmusok biztosítják, amilyen például a torokfolt méretének hormonális kontrollja (Buchanan et al. 2001, González et al. 2001).

12. fejezet

A csapatméret hatása egy innovatív táplálkozási probléma megoldási sikerére¹²

Bevezetés

A csapatos élet kialakulását elősegítő környezeti és szociális tényezők a viselkedésökológiai kutatások egyik gyakori témája. A csapatosságnak vannak költségei, például az intenzívebb kompetíció (Krause & Ruxton 2002), azonban ezt ellensúlyozhatják a nyereségek: az egyedek információt szerezhetnek társaiktól arról, hogy hol, mikor és milyen táplálékot érdemes fogyasztani (Galef & Giraldeau 2001), növelhetik a vadászat sikerét (Götmark et al. 1986), vagy kihasználhatják a társak által felfedezett táplálékforrásokat (Giraldeau & Caraco 2000, 6. és 7. fejezetek). A csapatosság ez mellett csökkentheti az egyedek predációs kockázatát (pl. a ragadozók hatékonyabb detektálása vagy a hígulási effektus révén), a ragadozók figyelésétől felszabaduló idő pedig táplálkozásra fordítható (Krause & Ruxton 2002, Elgar 1989).

A komplex vagy gyorsan változó környezetben élő állatok gyakran szembesülnek új helyzetekkel: például felbukkanhat egy ismeretlen táplálék, vagy egy új technikára lehet szükség a táplálék megszerzéséhez (ennek egyik klasszikus példája a tejesüvegeket felnyitó madarak; Fisher & Hinde 1949). Ezért a problémamegoldó képesség, például új viselkedési módok innovációján vagy egy meglévő viselkedésem újszerű használatán keresztül, fontos meghatározója lehet a környezethez történő alkalmazkodás sikerének, különösen generalista fajok (Greenberg 1990, 2003, Reader & Laland 2003) vagy új élőhelyet kolonizáló populációk esetében (Sol et al. 2002, Martin & Fitzgerald 2005). Egy új probléma megoldásakor a csapatok tagjai előnyben lehetnek a magányos egyedekkel szemben: együttműködhetnek a megoldásban (Melis et al. 2006, Seed et al. 2008), vagy – nem kooperatív szituációban – hasznosíthatják a csapattársak által felfedezett megoldást. A probléma megoldása nem kooperatív helyzetben is gyorsabb vagy gyakoribb lehet a nagyobb csapatokban, mint a kis csoportokban (vagy magányos egyedek esetében), mivel több egyed többször próbálkozhat a megoldással. Ez mellett, a nagyobb csapatok sikerét segítheti a kisebb predációs kockázat és az új helyzetek/objektumok által kiváltott kisebb félelem (neofóbia; Ryer & Olla 1992, Stöwe et al. 2006). Végezetül a nagyobb csapatok valószínűleg változatosabb tulajdonságú (tapasztalatú, képességű) egyedekből állnak, mint a kisebb csapatok, ez a diverzitás pedig növelheti a problémamegoldás sikerét (Hong & Page 2004, Burns & Dyer 2008). Ha pedig valamelyik csapattag megtalálja egy probléma megoldását, akkor a többiek is profitálhatnak ebből, például a megoldás

¹²Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Liker, A. & Bókonyi, 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.

szociális tanulás révén történő átvételével, vagy a sikeres társ által megszerzett erőforrás kihasználása révén (Reader & Laland 2003).

A csoportméret hatását a problémamegoldásra főként embereknél kutatták, a kísérletes vizsgálatok pedig meglepően ritkák. Absztrakt logikai problémák megoldásában a csoportok konzisztensen sikeresebbek, mint az egyének (legyen az akár a legsikeresebb), és a csoportméret növekedése kettőről három vagy több tagúra szintén növeli a sikert (Laughlin et al. 2006). Az állatok esetében is van rá bizonyíték, hogy bizonyos helyzetekben a csapatok sikeresebbek, mint a magányos egyedek, például a táplálék helyének felfedezésében vagy új táplálék elfogadásában (Turner 1965, Krebs et al. 1972, Mason & Reidinger 1981, Elgar & Catterall 1982, Pitcher et al. 1982, Marzluff & Heinrich 1991, Day et al. 2001, Stöwe et al. 2006). Tudomásunk szerint azonban a csapatméret szerepét kísérletesen nem vizsgálták egyetlen olyan szituációban sem, amely innovatív megoldást, például az adott szituációban még nem használt, új viselkedési technikát igényelt volna.

Ebben a vizsgálatban azt teszteltük, hogy a csoportok és az egyedek sikeressége hogyan változik a csapatméret függvényében egy olyan feladatban, amely egy természetes körülmények között előforduló innovatív táplálkozási problémát modellez. A vizsgálatot házi verebekkel végeztük: ezek a madarak többnyire csapatosan táplálkoznak, rendkívül változatos élőhelyeket népesítenek be (13. fejezet), és sokféle táplálékforrást képesek kiaknázni (Anderson 2006). A madarak között a házi verebek nagy relatív agymérettel rendelkeznek és jelentős számú táplálkozási innovációjuk ismert (Sol et al. 2002), ezért a problémamegoldás a faj esetében fontos képességnek tekinthető.

Kísérletünkben vadon befogott madarakból álló, különböző méretű csoportoknál vizsgáltuk a sikerességet egy olyan etetőn, amelyet a madarak ismertek, azonban a táplálékhoz csak egy új kinyitási technikával, a nyílások fedőinek eltávolítása révén férhettek hozzá (Webster & Lefebvre 2001, Bouchard et al. 2007). A sikerességet befolyásoló mechanizmusok tisztázásához (i) részletesen elemeztük a madarak problémamegoldás alatti viselkedését, és (ii) mivel az új tárgytól való félelem is befolyásolhatja a problémamegoldás sikerét (Greenberg 2003, Webster & Lefebvre 2001), a csapatok neofóbiáját is vizsgáltuk. Végezetül, mivel a madarak ivara szintén hatással lehet a problémamegoldásra (Laland & Reader 1999, Reader & Laland 2000, 2001, Pfeffer et al. 2002), a csapatok ivararányát is változtattuk a kísérletben.

Módszerek

A madarak befogása és tartási körülményeik

2007. február 23. és március 21. között 56 házi verebet fogtunk be Veszprém szuburbán részén ($n=32$ városi madár) és két közeli falu szélső területein (Nemesvámos, Kádárta; $n=24$ vidéki madár). Fogáskor egy számozott alumínium gyűrűvel és három színes műanyaggyűrűvel egyedileg jelöltük a madarakat. A vizsgálat alatt a városi és vidéki madarakat elkülönítve tartottuk, két kültéri röpdében a veszprémi állatkert területén ($3\text{m} \times 4\text{m} \times 3\text{m}$; tároló röpdék). A röpdék berendezése hasonló volt a 9. fejezetben leírtakhoz. A madarak *ad libitum* kaptak táplálékot és vizet, utóbbihoz vitamin kiegészítőt adtunk. A táplálékot (magkeverék) három darab 30cm átmérőjű földre helyezett dobozban kapták. A madarak befogását és tartását a Balaton-felvidéki Nemzeti Park engedélyezte (engedélyszám: 9135-2/2004).

A kísérlet menete

A kísérleteket 2007. április 20. és június 22. között végeztük csapatonként egy hétig tartó tesztperiódusokban. Egyidejűleg (azaz minden héten) két csapat tesztelése folyt, a következő protokollt követve. A kísérlet 1. napján megfogtuk a soron lévő két csapat madarait a fent leírt tároló röpdékben, és áthelyeztük őket két tesztröpdébe. A tesztröpdék hasonló méretűek és berendezésűek voltak, mint a tároló röpdék, azzal a különbséggel, hogy a táplálékot egy plexiből készült etetőn adtuk a madaraknak (lásd alább), amit egy $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ nagyságú ráccsal fedett aljzatra helyeztünk. Az aljzat gyűjtötte össze az etetőről lehulló magot, így a madarak kizárólag az etetőről tudtak táplálkozni. Négy nap szoktatási idő után, az 5. napon egy kontroll megfigyelést, a 6. napon neofóbia tesztet, a 7. napon pedig problémamegoldási tesztet végeztünk. Az utolsó teszt után a madarakat a fogás helyén szabadon engedték, és két új csapatot tettünk be a tesztröpdébe. Így minden madár egyetlen kísérleti csoportban szerepelt.

A szoktatási időszakban (1-4. nap) a madarak *ad libitum* kapták a táplálékot a plexietetőn. A tesztet megelőző napok estéjén (4-6. napok) a táplálékot kivettük az etetőből; a következő napok reggelén, kb. két órával napfelkelte után, feltöltöttük az etetőt, majd figyeltük a madarak viselkedését. A megfigyeléseket a röpdék falához épített megfigyelőbódékból végeztük, egy irányban átlátszó ablakon keresztül. A megfigyelések csapatonként 3×30 percig tartottak, amit videofelvételen végig rögzítettünk, valamint az 1. és 3. 30 perces időszakot a megfigyelő is végigkövette, és diktafonon rögzítette a madarak viselkedését. A két csapat tesztjei 30 perc különbséggel kezdődtek, így a megfigyelő felváltva tudta figyelni mindkét csapatot (30 percenként váltva a csapatok között).

A kísérletben összesen 14 csapatot teszteltünk, amiből hét „kis csapat” volt (2 madárból állt), a másik hét pedig „nagy csapat” volt (6 madárból állt). Négy madár (2 vidéki és 2 városi) elpusztult tesztek kezdete előtt, így két nagy csapat öt madárból egy pedig négy madárból állt. Meg kell jegyezni, hogy ez a mortalitási arány (7%) kisebb, mint a vadon élő madaraké és hasonló más fogságban végzett vizsgálatokhoz (Anderson 2006, Lendvai et al. 2006). A csapatok ivararánya a következő volt: öt csak hím csapat (3 kicsi, 2 nagy), négy csak tojó csapat (2 kicsi, 2 nagy) és öt kiegyenlített ivararányú csapat (2 kicsi, 3 nagy). A vidéki és városi madarak külön csapatokat alkottak, így nyolc városi (4 kicsi és 4 nagy) és hat vidéki (3 kicsi és 3 nagy) csapatot teszteltünk. A madarak hozzárendelése az egyes csapatokhoz minden más tekintetben random történt. Minden héten egy nagy és egy kis csapatot teszteltünk úgy, hogy randomizáltuk a különböző élőhelyekről származó és különböző ivararányú csapatok sorrendjét. A csapatokat szintén random rendeltük hozzá a tesztröpdékhez.

A tesztröpdékben használt plexietető ($50\text{ cm} \times 50\text{ cm} \times 5\text{ cm}$) minden oldala átlátszó volt (a madarak jól láthatták benne a táplálékot), és ugyanazzal a magkeveréssel volt feltöltve, mint amit a tároló röpdékben kaptak a madarak. A táplálékot 16 darab, négy sorba rendezett, egyenlő távolságra található 3.5 cm átmérőjű lyukon keresztül lehetett elérni, amelyeket az etető felső lapjába fűrtünk. A szoktatási időszakban (1-4. nap), valamint a kontroll és a neofóbia teszt idején (5-6. nap) az etető nyílásai nyitva voltak és a madarak szabadon táplálkozhattak a felkínált táplálékból. A madarak a kísérlet első napjától kezdve használták az etetőt. A kontroll tesztben a reggeli táplálékadás után a megfigyelő regisztrálta a madarak latenciáit az etető első megközelítéséig (a kísérlet kezdetétől az etetőre történő első érkezésig). A neofóbia tesztben a táplálékadással egyidőben egy ismeretlen tárgyat helyeztünk az etető közepére, ami a megfigyelés végéig az etetőn maradt. A tárgy egy aranyszínű csomagolópapírral borított henger volt, amire két színes gumigyűrűvel két színes

szívószálat erősítettünk (lásd Webster & Lefebvre 2001-es kísérletét, amiben hasonló megoldást használtak). A madarak etetőre érkezésének latenciáját a kontroll megfigyeléshez hasonlóan rögzítettük.

A problémamegoldási tesztben az etető nyílásait a plexietető anyagához hasonló, vékony, átlátszó műanyaglapokkal zártuk le, amelyekre egy kisméretű (0.5cm magas, 0.2cm átmérőjű) fekete gumidarabot ragasztottunk (ezt a madarak csőrükkel megfoghatták). A fedők egy ponton kapcsolódtak az etetőhöz, és ekörül vízszintesen elforgathatók voltak (azaz rá lehetett forgatni a nyílásra illetve el lehetett fordítani róla). A fedők a kísérlet elejétől (az 1. naptól) az etetőre voltak szerelve, azonban az első 6 napon nyitott állásban voltak rögzítve kis darab ragasztógyurma segítségével. A 7. nap reggelén a táplálékadással egy időben a fedőkkel eltakartuk a nyílásokat úgy, hogy azokat a ragasztógyurma ebben a helyzetben rögzítette (ez megakadályozta, hogy a madarak az etetőn történő mozgásaik közben véletlenül elfordítsák a tetőt a nyílás fölül). A madarak a problémamegoldási teszt idejére tehát ismerték a fedőket, azonban nem rendelkeztek előzetes tapasztalattal a lezárt nyílások kinyitására. A tesztben a madarak kétféle technikával próbálták kinyitni a lyukakat: egyrészt a csőrükkel végzett erőteljes ütésekkel igyekeztek elmozdítani a fedőt a lyuk fölül, másrészt – ritkábban – megpróbálták a fedőt elhúzni a nyílásról. A teszt alatt a megfigyelő rögzítette a madarak etetőre érkezésének latenciáját, a nyílások kinyitásának latenciáját, valamint az első táplálkozás latenciáját (minden egyed első csippenése egy kinyitott nyílásból, függetlenül attól, hogy azt melyik madár nyitotta ki).

Adatfeldolgozás és statisztikai elemzés

A megfigyelő által feljegyzett latenciákat a videofelvételekről ellenőriztük. A csapatok problémamegoldási sikerének mérésére meghatároztuk (i) a kinyitott nyílások összes számát, (ii) az első lyuk kinyitási idejét a csapatban, valamint (iii) a csapat egyedeinek latenciáit az első évéig. A neofóbia mérésére minden egyed neofóbia latenciájából kivontuk a kontroll tesztben mutatott latenciáját (Martin & Fitzgerald 2005). A csapat neofóbiát a neofóbia tesztben leghamarabb etetőre érkező madár idejével jellemeztük. Abban az esetben, ha egy madár a teljes teszt során nem ment az etetőre, nem nyitott ki lyukat stb., maximális latenciát kapott (5460 másodperc = 91 perc).

A fenténél részletesebben elemeztük minden csapat minden tesztjének első 30 percét, a videofelvételek segítségével. Mivel az etető kinyitások nagy része (27-ből 21) ebben az időszakban történt, ezért ezek a felvételek jól reprezentálták a madarak problémamegoldás alatti viselkedését. Az elemzések első lépéseként meghatároztunk az un. „etetőlátogatási periódusokat”, amelyek során egy vagy több madár tartózkodott az etetőn. Minden egyed és minden csapat esetében mértük az etetőlátogatás hosszát, ami az etetőre érkezéstől (csapatnál az első egyedé) az etető elhagyásáig (csapatnál az utolsó egyedé) eltelt idő. Ebből minden egyed és minden csapat esetében számoltuk az etetőn töltött teljes időt, valamint az etetőlátogatások átlagos hosszát. Minden egyed minden etetőlátogatása alatt meghatároztuk (i) a figyeléseinek számát és (ii) az etető kinyitási próbálkozásait. A figyelést Coolen & Giraldeau (2003) alapján a fej egyértelmű felemelésével definiáltuk (amikor a madár egyhelyben tartózkodott vagy táplálkozott), aminek gyakorisága arányos az egyed ragadozó figyelési aktivitásával (Barta et al. 2004). Kiszámítottuk a figyelési rátát, ami nem más, mint az egyed figyeléseinek összes száma osztva az etetőn töltött idővel. Problémamegoldási (kinyitási) próbálkozásnak tekintettük, ha az egyed csőrével egyértelműen megpróbálta eltávolítani a fedőt (pl. ráütött, fessegette vagy húzta); egy etetőlátogatáson belül ugyanazon fedő ismételt ütőgetését egyetlen próbálkozásnak vettünk (Webster & Lefebvre 2001). Ez alapján

kiszámítottuk a problémamegoldási próbálkozások összes számát minden egyed és minden csapat esetében.

A csapatok (i) összes etető kinyitásainak számát, valamint (ii) az első lyuk kinyitási idejét lineáris modellekkel (LM), (iii) az egyedek első evéséig eltelt latenciát pedig lineáris kevert modellekkel (LMM) elemeztük. Utóbbiakban a csapat szerepelt random faktorként. Az összes kiindulási modell fix faktorként tartalmazta a csapatméretet, az ivararányt és az élőhelyet (vidéki, városi), kovariánsként a teszt dátumát, valamint a csapatméret \times ivararány és csapatméret \times élőhely interakciókat. Az egyedek ivara fix faktorként szerepelt az LMM modellekben. A kiindulási modellekből a nem szignifikáns változókat egyenkénti kiléptetéssel elimináltuk. Az első 30 percnyi videofelvétel adatait hasonló módon elemeztük, azaz a csapatok változóit (etetőn töltött összes idő, etetőlátogatás átlagos hossza, első etetőre érkezés latenciája, problémamegoldási próbálkozások száma) LM-ek, az egyedek változóit (etetőn töltött idő, etetőlátogatás átlagos hossza, első etetőre érkezés latenciája, problémamegoldási próbálkozások száma, figyelési ráta) LMM-ek segítségével vizsgáltuk.

Az elemzéseket az **R** statisztikai számítási környezetben végeztük (R Development Core Team 2008). Az eredményeket átlag \pm SE formában mutatjuk be, valamint a tesztek kétoldalú *P* értékeit adjuk meg.

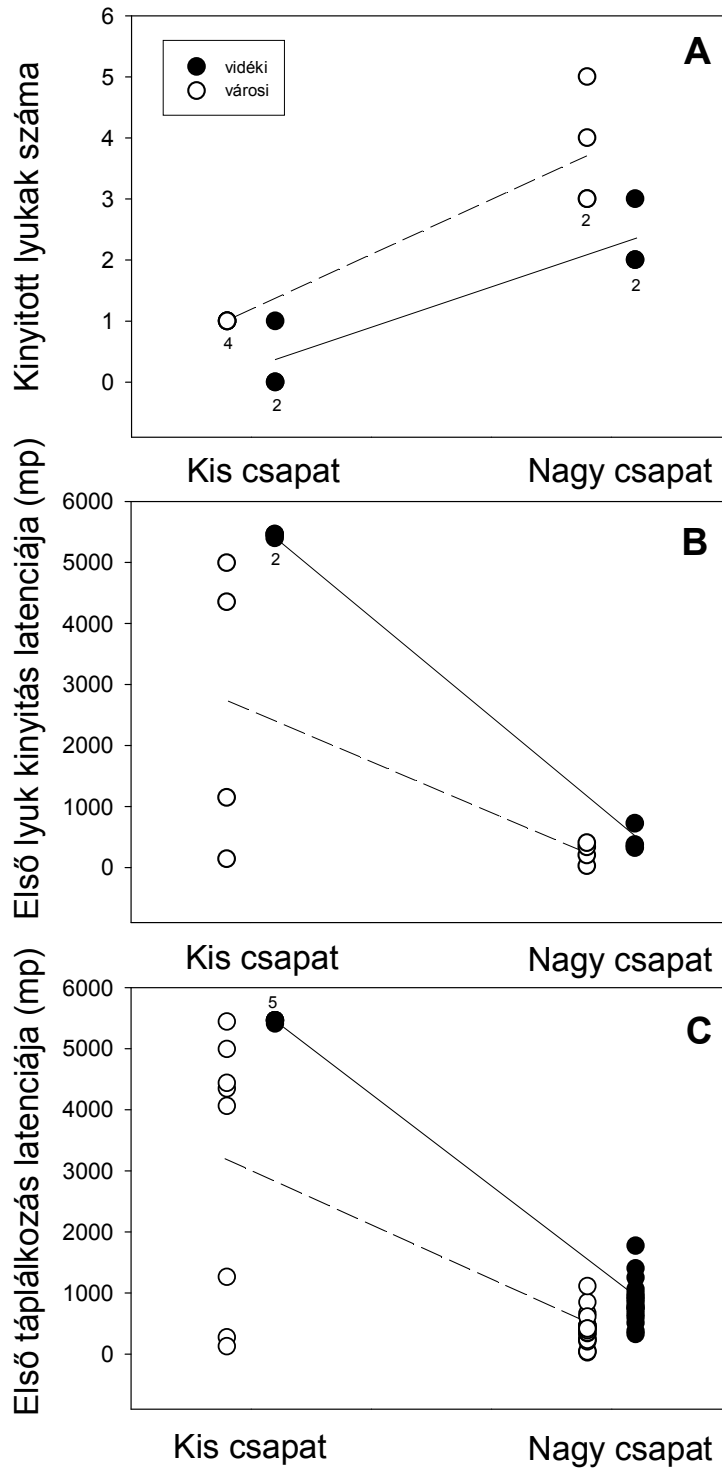
Eredmények

A problémamegoldás sikere

A csapatok által kinyitott lyukak száma 0 és 5 között változott; két kis csapat nem nyitott ki egyetlen lyukat sem. Az 52 madárból 20 volt sikeres a problémamegoldásban: 16 madár egy lyukat, három madár két lyukat, egy madár pedig három lyukat nyitott ki. Minden madár táplálkozott a kísérlet 90 perce alatt, kivéve négy kis csapatot, amelyekben összesen hat madár nem evett. Azok a madarak, amelyek egyetlen lyukat sem nyitottak ki vagy más madarakkal együtt ettek, vagy a más madarak által kinyitott majd otthagyt lyukakból táplálkoztak.

A nagy csapatok szignifikánsan sikeresebbek voltak a problémamegoldás mindegyik vizsgált szempontja alapján, mint a kis csapatok (18. táblázat): kb. négyszer több lyukat nyitottak ki (kis csapat: 0.71 ± 0.18 lyuk, nagy csapat: 3.14 ± 0.40 lyuk; 28A ábra), és tizenegyszer gyorsabban nyitották ki az első lyukat (kis csapat: 3846 ± 836 másodperc, nagy csapat: 343 ± 79 másodperc; 28B ábra). A nagy csapatokban a madarak átlagosan hétszer gyorsabban jutottak az első táplálékhoz, mint a kis csapatokban (kis csapat: 4117 ± 536 másodperc, nagy csapat: 593 ± 63 másodperc; 28C ábra). A csapatméret hatása minden esetben erős volt: ez a változó a problémamegoldás varianciájának 64-81%-át magyarázta (a becsült hatás legkisebb értéke is $> 20\%$; 18. táblázat).

A csapatméret hatásától függetlenül a városi madarak több lyukat nyitottak ki, mint a vidékiek, és tendencia szinten gyorsabbak voltak az első lyuk kinyitásában is (18. táblázat, 28. ábra). A végső modellek semmilyen más változó hatását vagy interakcióját nem tartalmazták ($P > 0.108$ minden esetben).



28. ábra Problémamegoldás házi verebek kis (2 egyed) és nagy (6 egyed) csapataiban, vidéki és a városi élőhelyről származó madarak esetében: (A) a csapatban kinyitott lyukak száma, (B) az első lyuk kinyitásának latenciája, (C) a madarak első táplálkozásának latenciája. Az (A) és (B) ábrán minden adatpont egy csapatot jelöl, a (C) ábrán az egyedek adatai láthatók. A szimbólumok melletti számok az átfedő adatpontok számát jelölik, a folytonos (vidéki madarak) és a szaggatott (városi madarak) vonalak a két csapatméretre vonatkozó átlagokat kötik össze.

A madarak problémamegoldás alatti viselkedése

A kísérlet első 30 percében a kis és nagy csapatok által kinyitott lyukak számában a különbség kb. kilencszeres volt (19. táblázat). Ebben az időszakban majdnem az összes madár (92%) próbálkozott a lyukak kinyitásával. A próbálkozó madarak aránya (azaz azoknak a száma, akik próbálkoztak, osztva a csapat méretével) hasonló volt a kis és nagy csapatok esetében, azonban a próbálkozások összes száma szignifikánsan (kb. 3.7-szer) magasabb volt a nagy csapatokban (19. táblázat). A két csapatméret között azonban nem volt különbség az egy egyedre eső próbálkozások átlagos számában, valamint az első lyuk kinyitása előtti problémamegoldási kísérletek összes számában (19. táblázat).

Ezzel ellentétben, a sikeres madarak aránya (azaz amelyek legalább egy lyukat kinyitottak) és a sikeres próbálkozók aránya is magasabb volt a nagy csapatokban, mint a kis csapatokban (19. táblázat). Ennek következtében a kinyitott lyukak száma akkor is magasabb volt a nagy csapatokban, ha a próbálkozások összes számát statisztikailag kontrolláltuk (próbálkozások száma: $F_{1,13} = 14.62$, $P = 0.003$; csapatméret: $F_{1,13} = 12.20$, $P = 0.005$).

Összességében a nagy csapatok (és ezek tagjai átlagosan is) több időt töltöttek az etetőn, mint a kis csapatok (és tagjai), és etetőlátogatásaik is hosszabbak voltak (19. táblázat). Azonban ha az elemzésekben statisztikailag kontrolláltunk az első lyuk kinyitási idejére, akkor az etetőn töltött idő egyik változója sem különbözött a két csapatméret között ($P > 0.144$ minden esetben), kivéve a csapatok teljes idejét (kinyitás latenciája: $F_{1,13} = 12.41$, $P = 0.005$; csapatméret: $F_{1,13} = 6.94$, $P = 0.023$). Továbbá, az első lyuk kinyitását megelőzően a nagyobb csapatok madarai tendencia szinten rövidebb látogatási idővel tartózkodtak az etetőn, mint a kis csapatok madarai (19. táblázat). A két csapatméret között nem volt különbség az etetőre érkezés első idejében (sem a csapatok, sem az egyedek szintjén; 19. táblázat). A figyelési ráta szintén nem változott a csapatmérettel sem a teljes első 30 percben (19. táblázat), sem akkor, ha az első lyuk kinyitási idejére kontrollálva végeztük az elemzést (kinyitás latenciája: $F_{1,13} = 0.07$, $P = 0.797$; csapatméret: $F_{1,13} = 2.79$, $P = 0.121$).

A csapatméreten kívül semmilyen más hatás vagy interakció nem volt szignifikáns a modellekben, kivéve, hogy a városi csapatok tendencia szinten több sikeres (legalább egy lyukat kinyitó) egyedet tartalmaztak, mint a vidéki csapatok (csapatméret: $F_{1,13} = 77.0$, $P < 0.001$; élőhely: $F_{1,13} = 4.71$, $P = 0.053$).

Neofóbia

Az etetőre helyezett tárgy erős neofóbia választ váltott ki a verebekből, amit az etetőre történő első érkezés átlagosan 15 perccel hosszabb ideje mutat (kontroll teszt: 478 ± 65 másodperc, neofóbia teszt: 1351 ± 84 másodperc; páros t -próba: $t_{51} = -9.68$, $P < 0.001$). Azonban a csapatok neofóbia latenciájában nem találtunk csapatméret hatást ($F_{1,13} = 0.46$, $P = 0.510$), és az egyedek átlagos neofóbia latenciái sem különböztek a kis és nagy csapatok között ($F_{1,50} = 0.01$, $P = 0.926$). A modellekben semmilyen más változó hatása vagy interakciója nem volt szignifikáns ($P > 0.361$ minden esetben). A csapatok neofóbia latenciája nem volt kapcsolatban a problémamegoldás sikerével (kinyitott lyukak teljes száma: $F_{1,13} = 0.08$, $P = 0.777$, első lyuk kinyitásának latenciája: $F_{1,13} = 0.56$, $P = 0.468$, egyedek első táplálkozásának latenciája: $F_{1,13} = 0.53$, $P = 0.470$). Az egyedek neofóbia latenciája nem korrelált az egyed által kinyitott első lyuk latenciájával ($F_{1,5} = 0.54$, $P = 0.467$), valamint nem különbözött a sikeres és sikertelen madarak között ($F_{1,51} = 0.02$, $P = 0.876$).

18. táblázat A csapatméret és a madarak eredeti élőhelyének hatása a problémamegoldás sikerére. A táblázat a végső modellek eredményét mutatja, a hét kis és hét nagy csapat teljes 90 perces megfigyelése alapján. A hatásnagyság (η^2) a csapatméret és az élőhely által magyarázott variancia mértékét adja meg (CI: ennek 95 %-os konfidencia intervalluma).

	Csapatméret			Élőhely		
	$F_{1,13}$	P	η^2 (CI)	$F_{1,13}$	P	η^2 (CI)
Csapatban kinyitott összes lyukak száma	49.74	<0.001	0.81 (0.46 – 0.89)	8.96	0.012	0.43 (0.03 – 0.66)
A csapatban elsőnek kinyitott lyuk latenciája	20.88	0.001	0.64 (0.20 – 0.79)	3.77	0.078	0.24 (0 – 0.53)
Az egyedek első evéséig eltelt latencia	27.16	0.003	0.69 (0.28 – 0.82)	4.04	0.070	0.25 (0 – 0.54)

19. táblázat A kis és a nagy csapatok problémamegoldási kísérletei és ezek sikere a megfigyelések első 30 percében (átlag \pm SE). A táblázatban szereplő F és P értékek a csapatméret hatását mutatják a végső modellekben. Az etetőre érkezés latenciáinál a változók eloszlása miatt Mann-Whitney U -tesztet használtunk a csoportméret hatásának vizsgálatára, és a táblázatban a medián értékeket (minimum – maximum) adjuk meg.

	Kis csapat	Nagy csapat	$F_{1,13}$	P
A csapatban kinyitott lyukak száma	0.29 \pm 0.18	2.71 \pm 0.42	27.97	<0.001
A kinyitást próbáló madarak száma	1.86 \pm 0.14	5.00 \pm 0.38	60.50	<0.001
A kinyitást próbáló madarak aránya a csapat létszámához képest	0.93 \pm 0.07	0.92 \pm 0.04	0.02	0.879
A kinyitási kísérletek összes száma	10.57 \pm 3.57	38.86 \pm 8.7	9.05	0.011
A kinyitási kísérletek összes száma az első lyuk kinyitása előtt	9.86 \pm 3.36	15.86 \pm 5.66	0.83	0.380
Egyedenkénti próbálkozások száma	5.29 \pm 1.79	7.05 \pm 1.59	0.57	0.466
Egyedenkénti próbálkozások száma az első lyuk kinyitása előtt	4.93 \pm 1.68	2.81 \pm 1.07	1.13	0.309
A sikeres madarak száma	0.29 \pm 0.18	2.29 \pm 0.18	58.8	<0.001
A sikeres madarak aránya	0.14 \pm 0.09	0.43 \pm 0.04	7.96	0.015
A sikeres próbálkozók aránya	0.14 \pm 0.09	0.48 \pm 0.05	9.70	0.009
Egy egyedre jutó kinyitott lyukak száma	0.14 \pm 0.09	0.51 \pm 0.09	8.33	0.014
A csapat etetőn töltött összes ideje (mp)	279.6 \pm 77.1	1003.4 \pm 138.3	20.92	0.001
A csapat etetőlátogatásainak hossza (mp)	31.7 \pm 7.6	142.4 \pm 37.8	8.29	0.014
Az egyedek etetőn töltött összes ideje (mp)	168.1 \pm 54.4	431.6 \pm 63.0	9.86	0.009
Az egyedek etetőlátogatásainak hossza (mp)	23.4 \pm 5.5	59.7 \pm 5.9	13.91	0.003
Az egyedek etetőlátogatásainak hossza az első lyuk kinyitása előtt (mp)	22.3 \pm 4.9	11.3 \pm 2.4	4.79	0.049
A csapat latenciája az első etetőre érkezésig (mp)	98 (48 – 1490)	93 (0 – 366)	26.5	0.848
Az egyedek latenciája az első etetőre érkezésig (mp)	131 (48 – 1658)	116 (0 – 869)	21.0	0.710
Az egyedek figyelési rátája (figyelések száma/mp)	0.33 \pm 0.03	0.28 \pm 0.02	2.86	0.117
Az egyedek figyelési rátája az első lyuk kinyitása előtt (figyelés szám/mp)	0.32 \pm 0.02	0.30 \pm 0.02	0.21	0.652

Diszkusszió

A vizsgált táplálkozási problémát a házi verebek sikeresebben oldották meg a nagyobb csapatokban, mint a kisebbekben, mind a kinyitott lyukak számával mind az első kinyitás idejével mérve. Tudomásunk szerint ez az első kísérletes igazolása annak, hogy a csapatméret az állatok esetében is befolyásolja problémamegoldási sikert. Emberi csoportok esetében Laughlin és munkatársai (2006) kimutatták, hogy a 3-5 fős csoportok logikai feladatokban mutatott sikere nagyobb, mint az egyedül próbálkozó egyéneké vagy a pároké. A házi verebeknél hasonló eredményt kaptunk abban a tekintetben, hogy hat egyed aránytalanul sikeresebb volt az új táplálkozási probléma megoldásában, mint két egyed. Ez arra utal, hogy a csapatméret problémamegoldási sikert befolyásoló hatása fennáll az embernél egyszerűbb kognitív képességekkel rendelkező állatok esetében is.

A vizsgálat másik fontos eredménye annak demonstrálása volt, hogy a nagy csapatok összes tagja profitált a gyorsabb problémamegoldásból, azaz hamarabb jutottak aznapi első táplálékukhoz, mint a kis csapatok tagjai. A sikeres, innovatív társak közelsége tehát az egyik fontos elősegítője lehet a csapatos élet kialakulásának, mivel a csoport tagjai egyaránt profitálhatnak ezek kihasználásából (Giraldeau & Caraco 2000, Krause & Ruxton 2002) és a problémamegoldás technikájának eltanulásából (Reader & Laland 2000, Reader & Laland 2003, Boogert et al. 2008). Webster és Lefebvre (2001) kimutatták, hogy öt madárfaj esetében a miénkhez hasonló tesztben elért siker szorosan korrelált a fajok természetes körülmények között mutatott innovációs gyakoriságával (új táplálkozási technikák előfordulásával). Ez arra utal, hogy az általunk kimutatott csapatméret hatás valószínűleg természetes körülmények között is hasonló lehet (lásd még: Bouchard et al. 2007). Mivel az innovációs képesség – például új táplálkozási technikák kialakítása révén – növeli az állatok alkalmazkodó képességét (Sol et al. 2002), ezért a csapatos élet segítheti az állatokat az új helyzetekhez történő adaptációban, ami különösen fontos lehet a komplex vagy gyorsan változó habitatokban élő fajok esetében.

Vizsgálatunk egyik érdekes eredménye, hogy a nagyobb csapatok méretükhöz képest aránytalanul sikeresebbek voltak a kisebb csapatoknál. Ha mindegyik madár a többitől függetlenül próbálkozik az etető kinyitásával, akkor háromszor több madár esetében háromszoros próbálkozás számot és – random sikert feltételezve – háromszoros sikert várunk. Ezzel megegyezően, a nagyobb csapatok arányosan több időt töltöttek az etetőn és arányosan többet próbálkoztak a kinyitással. Ez részben magyarázhatja is a csoportméret sikerességre gyakorolt hatását, azonban nem magyarázza meg a nagyobb csapatok több mint tízszer gyorsabb és a kilencszer gyakoribb problémamegoldását a kísérletek első 30 percében. A vártnál jóval nagyobb különbség azt jelzi, hogy a nagy csapatokban a madarak hatékonyabbak voltak a problémamegoldásban, aminek több oka is lehet.

Először is, több csapattárs jelenlétében nagyobb lehet az egyedek motivációja, pl. a félelem alacsonyabb szintje és/vagy az intenzívebb versengés miatt (Ryer & Olla 1992). Ez arra ösztönözheti a madarakat, hogy hamarabb menjenek az etetőre (Coleman & Mellgren 1994), több időt töltsenek a szituáció felderítésével (Stöwe et al. 2006), ami nagyobb arányú sikerhez vezethet. Habár a nagyobb csapatok valóban hosszabb etetőlátogatásokat és összességében több próbálkozást produkáltak, mint a kisebbek, ez valószínűleg a gyorsabb siker következménye, nem pedig annak oka volt: erre utal, hogy egyik viselkedési változó sem különbözött a kétféle csapatméret között az első lyuk kinyitása előtt. Ez mellett sem az etetőre érkezés idejére sem az egyenkénti problémamegoldási próbálkozások számára nem volt kimutatható hatással a

csapatméret. Úgy tűnik tehát, hogy a szociális elősegítés (social facilitation) fenti mechanizmusai valószínűleg nem játszottak fontos szerepet a nagy csapatok problémamegoldási sikerében. Meg kell azonban jegyezni, hogy az első lyuk kinyitása után a táplálkozó társak és/vagy a táplálkozási lehetőség jelenléte újabb lyukak kinyitására stimulálhatta a többi madarat, illetve a sikeres technika átvétele is segíthette a gyorsabb/gyakoribb problémamegoldást (Boogert et al. 2008).

Másodszor, a nagyobb csapatban az egyedek csökkenthetik a ragadozók figyelésére fordított időt (Krause & Ruxton 2002, Elgar 1989). Ezt a magyarázatot azonban szintén nem támogatják eredményeink, mivel a csapatméret nem befolyásolta a figyellel töltött időt (és az etetőre érkezés latenciáját sem). Házi verebek esetében Barnard (1980) hasonló eredményt kapott, amikor a madarak olyan helyeken táplálkoztak (pl. istállók belsejében), ahol minimális volt a predációs veszély. Habár vizsgálatunk során karvaly és házi macska alkalomszerűen felbukkant a röpdék környékén, a madarak által érzékelt tényleges predációs kockázat valószínűleg alacsony lehetett. Összességében tehát nem valószínű, hogy a kísérletben a csapatméret hatását a madarak által eltérőként értékelt predációs kockázat okozta, bár ennek szerepe természetes körülmények között jelentősebb lehet.

Egy további tényező, ami potenciálisan befolyásolhatta a csapatok sikerét, a madarak neofóbiája. Jól ismert, hogy a verebek nagy alkalmazkodó képességük ellenére extrém mértékben óvatosak bizonyos ismeretlen szituációkban/tárgyakkal szemben (Summers-Smith 1963). Ilyen fajokban a nagyobb csapatméret növelheti a problémamegoldás sikerét például az egyedek neofóbiájának csökkentése révén (Ryer & Olla 1992, Day et al. 2001) vagy azáltal, hogy a nagyobb csapatok nagyobb valószínűséggel tartalmaznak bátor, a többiekre is serkentően ható egyedeket (Stöwe et al. 2006, Coleman & Mellgren 1994). Ennek azonban esetünkben ellentmond, hogy a csapatméret nem befolyásolt a csapatok neofóbia latenciáját, és hogy az egyedek neofóbiája nem volt kapcsolatban problémamegoldási sikerükkel. Utóbbi eredmény valószínűleg egyszerűen azt jelzi, hogy a teszt idejére a madarak már nem féltek a plexietetőtől. Eredményeink mindenesetre megerősítik azt a véleményt, hogy a neofóbia viszonya a csapatmérettel nem egyértelmű. Például hollók esetében a társak jelenléte egyaránt növelheti és csökkentheti a neofóbiát, a társ ivara és személyisége függvényében (Stöwe et al. 2006, Stöwe & Kotschal 2007).

Végezetül egy lehetséges magyarázatot adhat a nagy csapatok gyorsabb és gyakoribb problémamegoldására az, hogy ezek nagyobb eséllyel tartalmaznak olyan egyedeket, amelyek tapasztalatuk vagy képességeik révén alkalmasak a feladat megoldására. A problémamegoldási képesség egyedi varianciája kapcsolatban van a korral (Reader & Laland 2001), a tanulási képességgel (Bouchard et al. 2007, Boogert et al. 2008), valamint egyes vizsgálatok arra is utalnak, hogy az innováció képessége egyfajta személyiség-tulajdonság (Laland & Reader 1999, Pfeffer et al. 2002, Seibt & Wickler 2006). A változatos viselkedésű egyedekből álló csoportok sikerét az újabb elméleti (Hong & Page 2004) és kísérletes vizsgálatok is igazolják (Burns & Dyer 2008). Eredményeink és a fent idézett vizsgálatok tükrében úgy véljük, hogy a nagyobb csapatok nagyobb diverzitása egy valószínű magyarázat a nagyobb problémamegoldási sikerre. Mindegyik nagy csapatban volt 2-3 sikeres egyed, amelyek gyorsan megoldották a feladatot, és 1-12 percen belül elérhetővé tették a táplálékot. Ezzel szemben a kis csapatokban legfeljebb az egyik madár oldotta meg a problémát, és csak kettő volt sikeres az első 30 percen (2 és 19 perc után).

A csapatméret mellett a madarak eredeti élőhelye is hatással volt a problémamegoldás sikerére: a városi verebek – legalább tendencia szinten – jobban boldogultak az etető kinyitásával, mint a vidéki csapatok tagjai. Ez összhangban van

azzal a véleménnyel, hogy a viselkedési flexibilitás és az új viselkedésformák kialakítása különösen fontos lehet a városi környezethez történő sikeres adaptációban (Sol et al. 2002, Shochat et al. 2006). Ezt az elképzelést egyelőre kevés vizsgálatban tesztelték. Fajok közötti összehasonlítással Sasvári (1985) kimutatta, hogy az urbanizáltabb fajok gyorsabban tanulnak, azonban Kark és munkatársai (2007) nem találtak kapcsolatot az urbanizáltság és az innovációs képesség között – az urbanizáció hatásainak alaposabb megismeréséhez tehát további vizsgálatok szükségesek. Végezetül, sem az egyes madarak ivara sem a csapatok ivararánya nem befolyásolta a problémamegoldás sikerét. Ez az eredmény alátámasztja azt az általános véleményt, hogy a problémamegoldás ivarok közötti különbsége nagyon változó képet mutat a különböző állatcsoportokban (Laland & Reader 1999, Reader & Laland 2001, Pfeiffer et al. 2002, Bouchard et al. 2007).

Vizsgálatunk igazolta, hogy a házi verebek előnyben vannak a nagyobb csapatokban, ha egy ismeretlen feladattal kerülnek szembe. A nagy csapatok aránytalanul nagyobb sikerét valószínűleg az magyarázza, hogy nagyobb eséllyel tartalmaznak a feladat megoldásához szükséges tapasztalattal vagy képességgel rendelkező, innovatív egyedeket. Eredményeink szerint 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.

III. rész

Az élőhely-urbanizáció hatásai

13. fejezet

Sovány városi verebek: a testméret és a kondíció változása az urbanizációs gradiens mentén¹³

Bevezetés

A természetes élőhelyek városi területekké alakítása világszerte egyre gyorsuló ütemben folyik, ami alapvetően megváltoztatja az életközösségek szerkezetét és ökológiai folyamatait (Marzluff 2001). Madárközösségek esetében gyakran kimutatható, hogy az urbanizált területek fajösszetétele kevésbé változatos, mint a természetes élőhelyeké, és néhány generalista, esetenként nem őshonos faj válik dominánssá (Marzluff 2001, Chace & Walsh 2006, Shochat et al. 2006). Ezeknek a közösség-szintű változásoknak a háttérében a madárfajok élőhelyváltozásra adott eltérő reakciói állnak: némelyiket hátrányosan érinti az emberi tevékenység következménye és egyedszáma csökken, míg mások képesek kihasználni a változások előnyeit (pl. az új táplálékforrások megjelenését, a megváltozott predációs és kompetíciós viszonyokat, vagy az enyhébb mikroklimát), és nagy egyedsűrűséget érnek el (áttekintés: Marzluff 2001).

Kevésbé ismert, hogy a városi madárközösségek átalakulását pontosan milyen ökológiai mechanizmusok okozzák, és hogy ezeknek milyen egyed-szintű hatásai vannak (Shochat et al. 2006). Egy közelmúltban javasolt elmélet (az ún. hitelkártya hipotézis; Shochat 2004) szerint az urbanizált környezetet jól kihasználó fajok számára a város kiszámítható táplálékellátottságot és alacsony mortalitást biztosít (pl. a ritkább predáció és az enyhébb klíma miatt). Ennek következtében a madárpopulációk denzitása drasztikusan megnőhet, ami az erőforrások túlzott kihasználásához vezethet (resource overmatching). Ez változást generál a populációban élő madarak tulajdonságaiban is. Először is, a felnőtt madarak testtömege és/vagy kondíciója lecsökken, mivel (i) a táplálékforrások túlzott kiaknázása csökkenti a gyengébb kompetíciós képességű madarak táplálkozási sikerét, valamint (ii) a táplálék kiszámíthatósága a jó kompetíciós képességűek esetében lehetővé teszi, hogy tartalékaikat alacsonyabb szinten tartsák, mint ahogy kedvezőtlenebb környezetben tennék („a másnapi sikeres táplálkozás hiteléből” élnek, innen az elmélet elnevezése). Másrészt a hipotézis szerint a városi madarak várhatóan gyengébb minőségű utódokat produkálnak, mint a természetközeli helyek madarai. Ennek egyik oka az, hogy – a hipotézis szerint – a városban a szelekció előnyben részesíti azokat madarakat, amelyek nagyobb fészekaljokat nevelnek a fiókák gyengébb egyedi kondíciójának költségére is, mivel még a gyenge fiókáknak is viszonylag jó esélye lehet a túlélésre. A városban felnövekvő fiókák kondícióját ez

¹³Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: 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.

A madarakat három városi helyen (SZIE ÁOK kampusz, Budapest; Fővárosi Állat- és Növénykert, Budapest; Pannon Egyetem kampusz, Veszprém), két szuburbán helyen (Kittenberger Kálmán Növény- és Vadaspark, Veszprém; Alagi Versenylótelep, Dunakeszi), és két vidéki helyen (SZIE ÁOK Kísérleti Telep, Üllő; Nyugati Fogadó, Tiszafüred, Hortobágy) vizsgáltuk. A városi helyek Budapesten és Veszprémen belül, beépített területeken helyezkednek el; a szuburbán helyek városszéli területeken találhatóak, és mezőgazdasági vagy erdős területekkel határosak; a vidéki helyek több kilométerre találhatóak a legközelebbi településtől, és kiterjedt mezőgazdasági területek veszik körül (2. függelék).

A helyek fenti kategóriákba sorolása mellett (városi, szuburbán, vidéki), urbanizáltságuk mértékét a következő módon számszerűsítettük. A fogási helyek körül kijelöltünk egy 1km × 1km nagyságú területet, amelyet 10 × 10 cellára osztottunk, majd mindegyik cellában pontoztuk a beépített területek és növényzettel borított területek (főleg park, erdő és mezőgazdasági terület) arányát, valamint az utak előfordulását. Ezek a tájszintű élőhelykomponensek jól jellemzik az élőhely urbanizáltságának nagyléptékű változatosságát, és szorosan korrelálnak a különböző fajok denzitásával valamint a fajgazdagsággal (Germaine et al. 1998). Az egyes cellák pontozása a következő módon történt: az épület és zöld terület arányát háromfokozatú skálával becsültük (0: nincs, 1: <50%, 2: >50%), az utak előfordulását kétfokozatú skálával kódoltuk (0: nincs, 1: van). Ezekből a cella értékekből a következő összefoglaló statisztikákat számítottuk ki mindegyik területre: átlagos épület borítás és átlagos zöld terület borítás (100 cella átlaga, potenciális értéke: 0-2 mindkét változó esetében), a nagy épület borítású (>50%) cellák száma és a nagy zöld terület borítású (>50%) cellák száma (potenciális értéke: 0-100 mindkét változó esetében), valamint az utat tartalmazó cellák száma (potenciális értéke: 0-100). Ezen változók alapján egy összefoglaló „urbanizáltsági pontot” számítottunk minden területre, ami nem más, mint a fenti öt változóval végzett főkomponens elemzés PC1 pontjai (20. táblázat). A főkomponens elemzés egy komponenst eredményezett, amely a teljes variancia 95.1 %-át magyarázta. Az urbanizáltsági pont nagyobb értéke kevés zöld területet és több beépített területet valamint utat jelez.

20. táblázat A fogások helyének élőhelyi tulajdonságai.

Fogás helye	Átlagos épület borítási pont	Nagy épület borítású (> 50%) cellák száma	Utat tartalmazó cellák száma	Átlagos növényzet borítási pont	Nagy növényzet borítású (> 50%) cellák száma	Urbanizáltsági pont (PC1)
Tiszafüred (T)	0.11	0	14	2	100	-1.19
Üllő (Ü)	0.35	1	26	1.97	97	-0.99
Dunakeszi (D)	0.69	8	56	1.96	86	-0.44
Veszprém, állatkert (VZ)	0.75	17	58	1.8	80	-0.28
Veszprém, egyetem (VU)	1.20	29	84	1.34	35	0.57
Budapest, állatkert (BZ)	1.25	39	87	1.16	22	0.78
Budapest, egyetem (BU)	1.85	85	99	0.8	3	1.55

A legtöbb helyen több évszakban is fogtunk madarakat. Annak érdekében, hogy az adatbázis csak teljesen kifejlett madarakat tartalmazzon, a felhasznált adatokat az október – április közötti időszakra korlátoztuk. Egyik helyen sem találtunk kirepült házi veréb fiókát május előtt. Október elejére a legtöbb kirepült fióka eléri a felnőttkori testtömegét (MacLeod et al. 2006), és az ivara is megbízhatóan eldönthető. Ebből az időszakból 1092 madárról rendelkezünk adattal (654 hím, 438 tojó).

A madarak morfológiai tulajdonságainak populációk közötti összehasonlítását általános lineáris modellekkel (LM) végeztük. A modellek a következő magyarázó változókat tartalmazták: a fogás helye (populáció), a madár ivara, a fogás éve, dátuma és ideje, valamint a mérést végző személy. A dátumot háromszintű faktorként vittük a modellbe (ősz: október-november, tél: december-február, tavasz: március-április), mivel a testtömeg és a kondíció nem lineárisan változott ebben az időszakban. A fogás idejét ötszintű faktorként használtuk (a napfelkelte és naplemente közötti idő öt egyenlő részre történő felosztása alapján), amivel a fogás időpontját a nappalok hosszának figyelembevételével tudtuk megadni (MacLeod et al. 2006). A kiindulási modellekben ezek mellett a hely és az összes többi változó közötti kétutas interakciók is szerepeltek. A nem szignifikáns változókat egyenkénti kiléptetéssel elimináltuk a modellekből. A csüd hossz adatokon logaritmus transzformációt végeztünk az elemzések előtt. A helyek közötti páronkénti összehasonlításokat Tukey HSD post-hoc tesztekkel végeztük. Utóbbi összehasonlításokban az adott függő változó végső modelljéből számolt reziduálisokat használtuk, amelyek számításakor a modellből kivettük a hely változót.

Pearson korrelációval vizsgáltuk, hogy a testméret és kondíció helyek közötti különbsége közvetlenül összefügg-e az élőhely urbanizáltságával. Ehhez a testtömeg, a csüd hossz és a kondíció fent leírt módon számolt reziduális értékeit (a helyek átlagát véve) korreláltattuk a helyek urbanizáltsági pontjaival (tehát a hét hely egy-egy adattal szerepelt a korrelációkban).

A fogságban tartott madarak testtömegének vizsgálata

A fogságban tartott vidéki és városi házi verebek testtömegének változását két kísérletben vizsgáltuk. A vidéki madarakat mindkét kísérlethez a SZIE ÁOK Kísérleti Telepén (Üllő), a városi madarakat pedig a Fővárosi Állat- és Növénykertben (Budapest) fogtuk be. A madarakat a SZIE ÁOK kampuszán található beltéri röpdékben helyeztük el (2m × 3m × 2m), ahol a kísérletek alatt azonos körülmények között tartottuk a két élőhelyről származó egyedeket. A röpdékben mesterséges pihenőfákat, kisméretű pihenődobozokat, vizet, homokot és finom szemcséjű kavicsot tartalmazó tálcákat, valamint egy 80cm × 80cm méretű etetőablát helyeztünk el. A madarak *ad libitum* kaptak vizet és táplálékot (magkeveréket). A röpdéket mesterséges fényvel világítottuk meg.

Az 1. kísérletben 15 városi és 18 vidéki hím házi verebet tartottunk külön csapatokban 2000. október – 2001. január között. A madarakat változó hosszúságú ideig tartottuk a röpdékben (városi madarak: 11-71 nap, átlag ± SE: 37.7 ± 5.3; vidéki madarak: 15-81 nap, átlag ± SE: 47.3 ± 5.0), a tartás végén mindegyik madárral viselkedéstesztet végeztünk (nem kapcsolódott a jelen vizsgálathoz). Habár a tartás átlagos hossza statisztikailag nem különbözött a két csoport között (független *t*-teszt: $t_{31} = 1.32$, $P = 0.198$), a tartás teljes idejére számított átlagos csapatméret a vidéki madarak esetében nagyobb volt (városi madarak: 8.0 ± 0.5 egyed, vidéki madarak: 10.4 ± 0.5 egyed; $t_{148} = 3.39$, $P = 0.001$). Ezért az elemzésekben mindkét változó varianciájára kontrolláltunk (lásd alább). A madarak tömegét két alkalommal, befogáskor és elengedés előtt mértük. A 2. kísérletben 14 városi és 14 vidéki hím verebet tartottunk 12

hétig, 2001. január – április között (ezek egyike sem vett részt az 1. kísérletben). Egy másik vizsgálat részeként (nem kapcsolódott a jelen kísérlethez) minden madáron a következő kezelések egyikét végeztük a befogás után egy héttel: tesztoszteron implantátum beültetése, flutamid implantátum beültetése, és üres implantátum beültetése. Mindegyik kezelést azonos számú vidéki és városi madáron végeztük el, kivéve, hogy eggyel több vidéki madár kapott tesztoszteron-kezelést. A vizsgálati periódus közepén minden madár ugyanolyan viselkedésteremtésben vett részt, az idő többi részében zavarás nélkül tartottuk őket. Testtömegüket három alkalommal mértük le: befogáskor, a vizsgálat közepén (37 nappal a befogás után), és elengedés előtt (81 nappal a befogás után).

A madarak testtömeg változását a két kísérletben külön lineáris modellekkel elemeztük. Az 1. kísérlet elemzésében a madarak két tömegadata ismételt mérésekként (within-subject factor), a hely fix faktorként, a tartás hossza és az átlagos csapatméret pedig kovariánsként szerepelt. A 2. kísérlet elemzésében a három tömegadat ismételt mérésekként, a hely és a hormonkezelés fix faktorként szerepelt. A faktorok és kovariánsok hatásának tesztelése mellett interakcióikat is vizsgáltuk. A nem szignifikáns hatásokat a korábban leírt módon elimináltuk a modellekből.

A statisztikai elemzéseket SPSS v11. programcsomaggal végeztük. Az adatokat átlag \pm SE formában mutatjuk be, a szignifikancia szintek kétoldalú tesztek eredményei. Mivel nem minden madár esetében rendelkezünk az összes adattal, ezért a mintaszámok nem azonosak a különböző tesztekben.

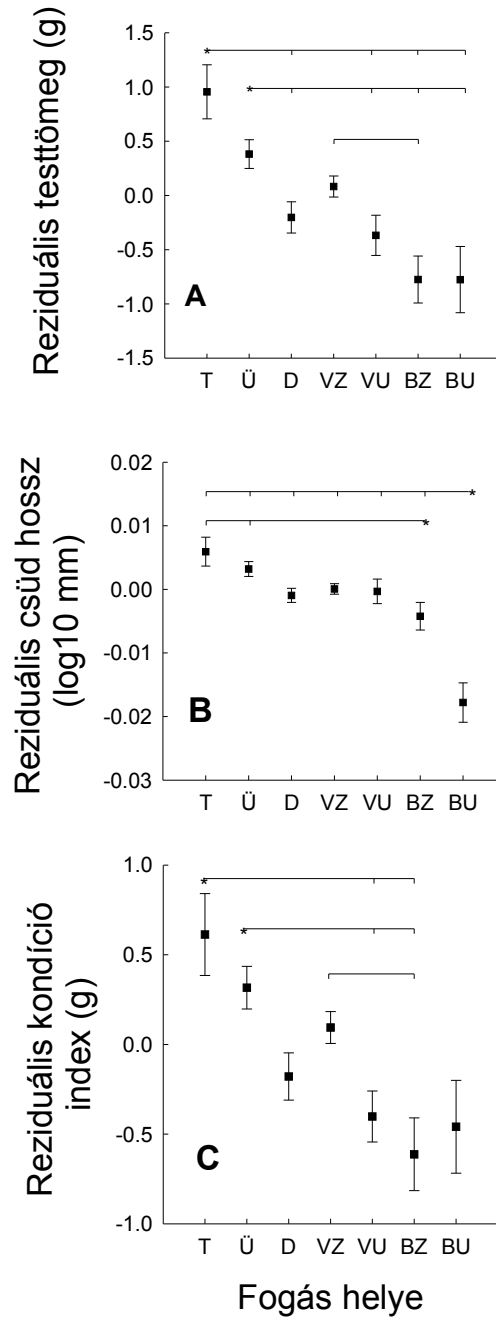
Eredmények

A szabadon élő madarak testtömege, mérete és kondíciója

A testtömeg, a csüd hossz és a kondíció index különbözött az ivarok és évek között, valamint a tömeg és kondíció változott a befogás dátumával és idejével (21. táblázat). A három mérőszemély mérései nem különböztek szignifikánsan. A fenti hatások kontrollálása után a madarak testtömegében szignifikáns különbséget találtunk a helyek (populációk) között (21. táblázat, 29A ábra): az urbanizáltabb helyen fogott madarak általában kisebb tömegűek voltak, mint a természetközeli élőhelyen fogottak (a 9 szignifikáns páros összehasonlítás mindegyikében). A legnagyobb átlagos különbség 1.7 ± 0.4 g volt (reziduális érték; Tukey HSD teszt, $P < 0.0001$), ezt a legurbanizáltabb és a legkevésbé urbanizált helyek között mértük (SZIE ÁOK kampusz *versus* Hortobágy). A csüd hossz és a kondíció index hasonló különbségeket mutatott a helyek között: a városi madarak kisebbek és gyengébb kondíciójúak voltak (21. táblázat, 29B-C ábrák). A többi magyarázó változó egyike sem mutatott szignifikáns interakciót a fogás helyével ($P = 0.08-0.99$), ami azt mutatja, hogy a fenti különbségeket nem a fogási idők, évek stb. helyek közötti különbsége okozta.

Az urbanizáció hatása független volt a vizsgálati helyeken folytatott emberi tevékenységtől. Szignifikáns tömeg különbségeket (jobban urbanizált < kevésbé urbanizált) találtunk a két állatkerti hely (Budapest *versus* Veszprém; Tukey HSD teszt, $P = 0.015$) és a két állattartó telep között (Dunakeszi *versus* Üllő; $P = 0.048$). Szignifikáns különbség volt csüd hosszban a két egyetemi kampusz között (Budapest *versus* Veszprém; $P < 0.0001$), valamint a kondícióban a két állatkerti hely között (Budapest *versus* Veszprém; $P = 0.032$). (A hasonló hasznosítású területek közötti többi, nem szignifikáns különbség iránya is a fentiekkel megegyező volt; 29A-C ábrák).

A helyek urbanizáltsága és a madarak átlagos mérete közötti lineáris kapcsolat megerősítette a fenti eredményeket. Az urbanizáltsági pontok szorosan és negatívan korreláltak a különböző helyek madarainak átlagos reziduális testtömegével ($r = -0.918$, $P = 0.004$, $n = 7$), csüd hosszával ($r = -0.887$, $P = 0.008$, $n = 7$) és kondíciójával ($r = -0.895$, $P = 0.006$, $n = 7$). Az urbanizáltsági pontok a testméretek varianciájának 77-84 %-át magyarázták.

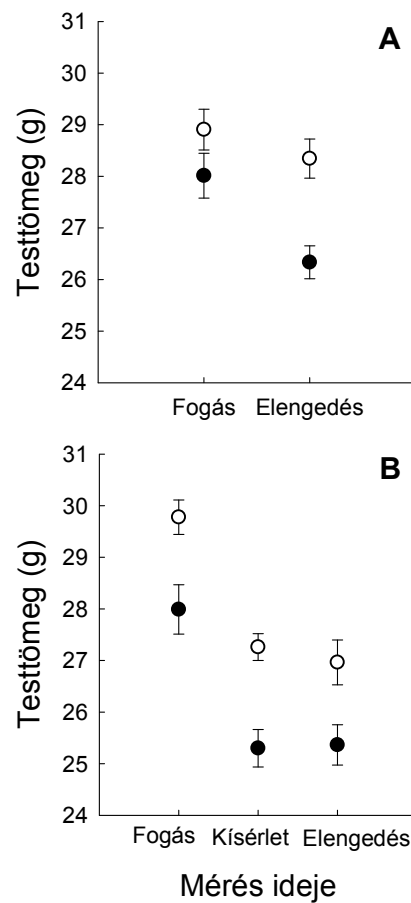


29. ábra Házi verebek (A) testtömege, (B) csüd hossza (logaritmus transzformált értékek) és (C) kondíció indexe különböző urbanizáltságú élőhelyeken (átlag \pm SE, reziduális értékek). A vízszintes vonalak szignifikáns különbségeket jeleznek (ahol egynél több helyet kötnek össze, ott a csillaggal jelzett helyhez képest szignifikáns a különbség). A fogási helyek urbanizáltsága jobbra nő, a helyek rövidítése a 20. táblázatban található.

21. táblázat A testtömeg, a csüd hossz és a kondíció index elemzésének eredménye (végső LM-ek). A kiindulási modellek a fogás helyét, az ivart, az évet, a fogás dátumát (szezont) és idejét, valamint a mérést végző személyt tartalmazták.

Függő változó	Prediktor változó	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Testtömeg ¹	Fogás helye	5	10.9	<0.0001
	Ivar	1	29.0	<0.0001
	Év	8	3.6	<0.0001
	Szezon	2	7.4	0.001
	Fogás ideje	4	13.2	<0.0001
Csüd hossz ²	Fogás helye	5	9.1	<0.0001
	Ivar	1	10.5	0.001
	Év	7	2.8	0.008
Kondíció index ³	Capture site	5	7.9	<0.0001
	Fogás helye	1	16.3	<0.0001
	Ivar	7	4.3	<0.0001
	Év	2	11.1	<0.0001
	Szezon	4	16.2	<0.0001

Végső modellek: ¹korrigált $R^2=0.182$, $df=917$; ²korrigált $R^2=0.069$, $df=932$;
³korrigált $R^2=0.166$, $df=856$



30. ábra Vidéki (üres körök) és városi (feketével kitöltött körök) házi verebek testtömeg változása fogságban (átlag \pm SE). (A) 1. kísérlet, (B) 2. kísérlet.

A fogságban tartott madarak testtömege

A városi és vidéki madarak testtömegének különbsége (város < vidék) mindkét kísérletben megmaradt a tartás során (ismételt méréses LM, fogási hely hatása, 1. kísérlet: $F_{1,31} = 8.0$, $P = 0.008$, 30A ábra; 2. kísérlet: $F_{1,26} = 11.4$, $P = 0.002$, 30B ábra). Az 1. kísérletben a madarak tömege csökkent a vizsgálat során (a mérés idejének hatása: $F_{1,31} = 34.1$, $P < 0.0001$), és a városi madaraknál a csökkenés nagyobb volt, mint a vidékieknél (mérési idő \times hely interakció: $F_{1,31} = 8.5$, $P = 0.007$; 30A ábra). A fogságban tartás hossza ($F_{1,29} = 1.1$, $P = 0.30$) és a csapatméret ($F_{1,29} = 0.5$, $P = 0.475$) nem volt hatással a testtömege és nem volt interakcióban a hellyel és a mérés idejével ($P > 0.3$ minden esetben). A 2. kísérletben a tömeg szintén csökkent a tartás során ($F_{1,26} = 68.9$, $P < 0.0001$), azonban a vidéki és városi madaraknál a csökkenés hasonló mértékű volt (mérési idő \times hely interakció: $F_{1,26} = 0.3$, $P = 0.725$; 30B ábra). A hormonkezelésnek nem volt hatása a tömege ($F_{2,22} = 0.2$, $P = 0.818$), és nem mutatott szignifikáns interakciót a hely ($F_{2,22} = 2.8$, $P = 0.084$) és a mérési idő hatásával ($F_{2,22} = 1.4$, $P = 0.267$).

Diszkusszió

Vizsgálatunkban azt teszteltük, hogy az élőhely urbanizáltsága befolyásolja-e a házi verebek egyedi tulajdonságait, nevezetesen tömegüket, méretüket és kondíciójukat. A vizsgált populációk között mindegyik fenti tulajdonságban szignifikáns különbségeket találtunk: a madarak konzisztensen nagyobbak és jobb kondíciójúak voltak a kevésbé urbanizált élőhelyeken, mint az erősen városiasodott területeken. A legurbanizáltabb populációban (Budapest belváros) a testtömeg kb. 5%-kal kisebb volt, mint a leginkább természetközeli helyen (Hortobágy), valamint konzisztens különbségeket találtunk a hasonló hasznosítású (állatkert, állattartó telep, egyetemi kampusz) de eltérő urbanizáltságú hely-párok között is. A madarak tulajdonságai és a területek urbanizáltsága közötti kapcsolat szoros volt, az urbanizáltsági pontok a helyek közötti morfológiai variabilitás több mint 75%-át magyarázták a többi változó (ivar, év, dátum, mérés ideje) hatásainak kontrollálása után. Habár ismert, hogy a házi verebek mérete földrajzilag változik (Anderson 2006), ez nem magyarázhatja a fenti eredményeket, mivel sok általunk vizsgált hely egymás közelében található, valamint egyik tulajdonság változása sem kapcsolódott specifikus földrajzi gradienshez. Ennek tükrében úgy véljük, hogy eredményeink alapvető kapcsolatot jeleznek az élőhely-urbanizáció és az egyedek mérete/kondíciója között.

Eredményeink megfelelnek a hitelkártya hipotézis (Shochat 2004) némelyik predikciójának, ami szerint az eltérő táplálékellátottság, reprodukív stratégia és mortalitás miatt a madarak minősége változik az urbanizációs gradiens mentén. A hipotézis predikcióival megegyezően (i) kisebb testméretet és gyengébb kondíciót találtunk a városi élőhelyeken, valamint (ii) a városi madarak rövidebb csüdje gyengébb fiókakori minőséget jelezhet, mivel a veréb fiókák a kirepülés idejére nagyjából eléri a felnőttkori csüd méretet (Anderson 2006), ezért az általunk kimutatott különbség valószínűleg a kirepülés előtti vagy a közvetlenül azt követő időszakban alakult ki. (iii) A madarak mindkét kísérletben veszítettek tömegükből, ami a kiszámítható táplálékkészletre adott reakció következménye (is) lehetett (Cuthill et al. 2000), utóbbit pedig a városi környezet egyik jellemző ökológiai tulajdonságnak tekintik. A hitelkártya hipotézis alapján azonban nagyobb tömegcsökkenést várunk a vidéki madarak esetében, aminek az 1. kísérletben éppen a fordítottját találtuk. Ezért valószínűbb, hogy más

tényezők állnak a tömeg csökkenése mögött, például a melegebb mikroklíma vagy a tartással járó stressz (Piersma & Ramenofsky 1998, Kelly et al. 2002). A kísérletek eredménye (tömeg különbség állandósága) valamint a csüd hosszban talált különbség mindenesetre azt jelzi, hogy a városi madarak kisebb tömege és rosszabb kondíciója nem egy gyorsan visszafordítható állapot, amit valamilyen, a felnőtt madarakra ható környezeti kényszer (pl. a kevesebb táplálék) vagy a madarak testtömeg-szabályozási döntései (pl. a predációval vagy a táplálék kiszámíthatóságával összefüggésben) okoznak.

Úgy véljük, hogy a különbségek inkább a fiókák fejlődése alatt alakulhatnak ki. A hitelkártya hipotézis azt jósolja, hogy a városi környezetben a szülőknek a nagyobb fészekaljak felnevelése éri meg, még ha ez csökkenti is a fiókák átlagos minőségét. A házi verebek esetében ennek ellentmond, hogy egy angliai vizsgálatban ezzel ellentétes trendet találtak a fészekaljméretben, illetve nem volt élőhelyek közötti különbség a kirepült fiókák számába (Vincent 2005). Ezért azt gondoljuk, hogy a városokban a fiókák fejlődését elsősorban nem a szülői döntések befolyásolják, hanem a kedvezőtlen környezeti viszonyok hátráltathatják. Először is, a házi veréb fiókák legfontosabb táplálékát a rovarok képezik (Anderson 2006), ezek pedig kisebb mennyiségben lehetnek jelen az urbanizált helyeken, ahol általában kevesebb a növényzet. Ezt támasztja alá Vincent (2005) vizsgálata, amelyben a fészekaljak tömege nőtt a fészek körüli növényzet borításának növekedésével. Másrészt, a házi verebek fiókáinak tömege és kondíciója csökken az ólom (Pinowski et al. 1993) és a nitrogén-dioxid szennyezés növekedésével (Vincent 2005), és jellemzően mindkét szennyezőanyag koncentrációja magasabb az urbanizált helyeken (Swaileh & Sansur 2006, Vincent 2005).

A fejlődési kényszerek mellett az élőhelyek eltérő ökológiai tulajdonságaihoz történő adaptáció is hozzájárulhat a morfológiai különbségek kialakulásához. Például a nagyobb predációs veszély kisebb testméretre szelektál, mivel a kisebb/könnyebb egyedek hatékonyabban menekülnek egyes ragadozók elől (Gosler et al. 1995). Ezzel összhangban a házi verebek testtömege kisebb azokon az angliai területeken, ahol előfordul a karvaly, mint azokon ahol ez a ragadozó hiányzik (MacLeod et al. 2006). Egyelőre nem tudjuk, hogy az urbanizáció miként befolyásolja a házi verebek predációs kockázatát. Habár egyes ragadozók denzitása nagyobb lehet a városi helyeken mint a városokon kívül (Soarce 2002), ez nem jelenti feltétlenül azt, hogy az aktuális predációs kockázat hasonlóan változik. A jelenlegi ismeretek alapján több kutató úgy gondolja, hogy a városokban inkább alacsonyabb a predáció, legalábbis a nagy populációméretű madárfajok esetében (pl. Marzluff 2001, Shochat 2004, Scochat et al. 2006).

Vizsgálatunk legfontosabb konklúziója az, hogy a városi verebek mérete és kondíciója kisebb/rosszabb, mint a városon kívül élő fajtársaiké. Véleményünk szerint ennek egyik oka az lehet, hogy a városi környezetben a fiókák rosszabbul fejlődnek. Habár más magyarázatok is adhatók a megfigyelt különbségek értelmezésére, ezeket egyelőre nem lehet megbízhatóan értékelni, mivel ismereteink hiányosak arról, hogy a fontos szelekciós tényezők (pl. predáció) miként változnak az urbanizációs gradiens mentén.

14. fejezet

Vidéki és városi házi verebek kompetíciós képességének vizsgálata¹⁴

Bevezetés

Az előző fejezetben láttuk, hogy az urbanizáltabb élőhelyeken a házi verebek átlagosan kisebb méretűek és rosszabb kondíciójúak, mint a természetközeli élőhelyeken. A városi és városon kívüli populációk között ilyen irányú eltérést prediktál a hitelkártya hipotézis (Shochat 2004), amely szerint a különbségek hátterében két fő tényező áll: a városi élőhelyekre jellemző kiszámítható táplálékellátottság és kisebb predációs nyomás. Az elmélet szerint egy ilyen környezetben a populációk nagy denzitást érnek el és sok gyenge kompetitív képességű egyed tartalmaznak (mivel ezek hosszú ideig életben maradnak). Ezzel szemben a városon kívüli élőhelyeken a kiszámíthatatlanabb táplálék és a nagyobb mortalitás miatt kisebb populációk élnek, de ezek a legsikeresebb, jó kompetitív képességű egyedekből állnak (Shochat 2004, Anderies et al. 2007).

A gerinces állatok körében végzett kutatások többféle módon vizsgálták a városi és azon kívüli populációkban az egyedek minőségét (pl. különböző kondíció indexek mérésével, valamint a vérplazma-fehérjék és a fehérvérsejt profil meghatározásával). Az eddigi eredmények egy része alátámasztja a városi populációk egyedeinek gyengébb minőségét (Ruiz et al. 2002, Partecke et al. 2005, Fokidis et al. 2008, Liker et al. 2008), míg más vizsgálatok ezzel ellentétes különbséget találtak vagy nem mutattak ki eltérést a különböző urbanizáltságú helyek között (Gavett & Wakeley 1986, Ots et al. 1998, Beckmann & Berger 2003, Schoech & Bowman 2003, Fokidis et al. 2008, French et al. 2008). Azonban az eddigi kutatások közös hiányossága, hogy (i) egyikben sem tesztelték közvetlenül a kompetitív képességek különbségét, illetve (ii) nem vizsgálták az egyedi minőség variabilitását, amely a hitelkártya elmélet alapján a városi élőhelyen kell, hogy nagyobb legyen.

Vizsgálatunkban házi verebeken kutattuk a fenti kérdéseket. Mivel a testméret és a kondíció gyakran szoros kapcsolatban van az egyedek minőségével és kompetitív képességével (Navarro et al. 2003, Lindström et al. 2005), ezért a városi területeken élő verebek gyengébb kompetitív képessége relevánsnak tűnik. Annak eldöntésére, hogy ez valóban így van-e, közös csapatokban tartottunk városi és vidéki területekről származó házi verebeket, és mértük sikerüket a táplálékért folytatott versengés különböző formáiban. Az átlagos siker mellett azt is vizsgáltuk, hogy az élőhelyek különböznek-e kompetitív siker variációjában: ha a leggyengébb egyedek csak a városi populációkban maradnak életben, akkor ezekben nagyobb variabilitást várunk, mint a városon kívül élő populációkban.

¹⁴Átírva és rövidítve az alábbi cikk alapján: Bókonyi, 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

Módszerek

A vizsgálat alanyai

2007. október 1. és 18. között 60 házi verebet fogtunk be függőhálókkal négy különböző urbanizáltságú területen (22. táblázat, 3. függelék). A két városi hely Budapest és Veszprém belvárosában volt, a két vidéki terület pedig városi környezettől távol, Nemesvámos falu széle és a SZIE ÁOK Kísérleti Telepe volt (mindkettő mezőgazdasági területekkel határos/körülvevett állattartó telep). A 13. fejezetben leírt módon mértük a helyek urbanizáltságát a beépített területek és a növényzettel borított területek aránya, valamint az utak előfordulása alapján, amit a kiegészítettünk az emeletes épületek denzitásáról és a népsűrűségről gyűjtött adatokkal (Központi Statisztikai Hivatal, <http://www.nepszamlalas.hu/eng/index.html>). E változókból főkomponens elemzéssel számítottuk a helyek urbanizáltsági pontját (PC1 értékek, 22. táblázat), ami a teljes variancia 85.1 %-át magyarázta, és negatívan korrelált a vegetáció borítással, illetve növekedett a többi változó értékének emelkedésével. A pontok alapján a területek jól elkülönültek az urbanizáltság mértéke szerint.

A madarakat megfogáskor egyedileg jelöltük majd a veszprémi állatkert kültéri röpdéiben (3m × 4m × 3m) helyeztük el. Négy csapatot alakítottunk ki (14-16 egyed/csapat), amelyek egyenlő arányban tartalmaztak városi és vidéki madarakat (tehát a két élőhely madarait vegyes csapatokban tartottuk). A röpdék pihenő bokrokat és pihenődobozokat, etetőket és itatókat tartalmaztak, a madarak vízéhez rendszeresen vitamin kiegészítőt adtunk. A vizsgálat öt hónapos időtartama alatt négy madár elpusztult (6.7%), ami hasonló más vizsgálatok mortalitási rátáihoz (pl. Anderson 2006, Lendvai et al. 2006). A többi madár jó kondícióban maradt, és egy részük 2008-ban sikeresen fészkelte a röpdékben. A vizsgálatot a Balaton-felvidéki Nemzeti Park engedélyezte (engedély száma: 9135-2/2004).

22. táblázat A madarak befogási helyeinek jellemzői. Az élőhelyi változók mérésének részletei a 13. fejezetben találhatóak. Az élőhelyi változók neve után zárójelben megadtuk a változó főkomponens elemzésben kapott súlyát (loading).

Fogás helye:	Budapest	Veszprém	Nemesvámos	Dóramajor
Terület jellege:	városi vonat és busz pályaudvar	városi gyors-étterem	vidéki állattartó telep	vidéki állattartó telep
Földrajzi koordináták	47°28' É, 19°09' K	47°05' É, 17°55' K	47°03' É, 17°52' K	47°21' É, 19°19' K
Átlagos növényzet borítás (-0.99)	1.03	1.15	1.71	1.97
Nagy növényzet borítású cellák száma (-0.99)	11	19	75	97
Utat tartalmazó cellák száma (0.96)	93	98	27	26
Átlagos épület borítás (0.94)	1.15	1.33	0.49	0.35
Nagy épület borítású cellák száma (0.98)	37	37	11	1
Emeletes épületek denzitása, épület/km ² (0.79)	75.6	9.3	0	1
Népsűrűség, fő/km ² (0.78)	4524.5	471.5	63.8	49
Urbanizációs pont (PC1)	1.08	0.60	-0.68	-1.00
Megfogott madarak száma (hím, tojó)	21 (11, 10)	9 (6, 3)	19 (8, 11)	11 (3, 8)

Adatgyűjtés a madarak kompetitív képességéről

A madarak versengési képességét két különböző helyzetben vizsgáltuk. Az első szituációban olyan körülményeket teremtettünk, amiben a madarak bőséges és koncentráltan előforduló táplálékért versengtek. Ekkor a madarak három 30cm átmérőjű és 6cm mély műanyag tálban kapták a táplálékot, amelyeket egymás mellett helyeztünk el a 12. fejezetben bemutatott 1m × 1m méretű ráccsal fedett aljazaton, amely a lepotyogó mag összegyűjtésére szolgált. A madarak viselkedését megfigyelőbódékból, egy irányban átlátszó ablakokon keresztül végeztük, naponta három alkalommal. Minden megfigyelés megkezdése előtt legalább egy órára megvontuk a táplálékot, majd a megfigyelések kezdetekor újra magot raktunk az etetőtálakba. Az első megfigyelési periódus reggel, az éjszakai éhezést követően kezdődött, 30 percig tartott, és a megfigyelő által végzett adatgyűjtésén kívül videofelvételen is rögzítettük az etetőn tartózkodó madarak viselkedését. Ezt követően a nap során még két alkalommal egyórás megfigyelést végeztünk (általában 10-12 és 13-15 óra között). A fenti módon minden csapatot hét napon keresztül vizsgáltunk őszen (2007. október 25. – november 2. között) és hét napon keresztül télen (2008. február 19. és 29. között).

A második szituációban a madarak kevésbé koncentrált és nehezebben megtalálható táplálékot kaptak. Ebben a tesztben a madarak számára a magot egy 60cm × 60cm méretű etetőtáblán adtuk, amelybe 36 (6 x 6-os elrendezésű), egyenlő távolságra elhelyezkedő, 3.5cm átmérőjű lyukat fűrtünk (hasonlóan a 6. és 7. fejezetekben használt etetőtáblákhoz). Az etetőtáblát a rácsos aljzatra helyeztük, az etetőtálak helyére. A megfigyelések elején 2ml kölest helyeztünk hat random módon kiválasztott lyukba, majd öt percig videofelvételen rögzítettük az etetőn tartózkodó madarak viselkedését. Ezután eltávolítottuk a maradék magot, újabb 6 lyukba tettünk táplálékot, amit újabb öt perces megfigyelés követett. Az első megfigyelés (menet) az éjszakai éhezés után kezdődött, és egy reggelen három megfigyelést végeztünk egymás után. A vizsgálat mindegyik csapat esetében négy napon át tartott (összesen 12 megfigyelés), 2008. április 6. és 11. között. A megfigyelések előtti időszakban a madarakat hozzászoktattuk az etető használatához és a vizsgálat menetéhez.

A madarakkal végzett kompetíciós tesztekben a táplálkozási sikert gyakran két változóval mérik: (i) az abszolút táplálkozási rátával, ami a versenytársak nélkül táplálkozó egyed sikere, és (ii) az ún. interferencia érzékenységgel (susceptibility to interference), ami táplálkozási siker csökkenésének mértéke, ha az egyed növekvő számú versenytárssal együtt táplálkozik (Creswell 2001). Mivel a verebek a röpdékben általában csapatosan táplálkoztak, ezért egy harmadik vizsgálatot is végeztünk az abszolút táplálkozási ráta mérésére. 2007. november 23. és 2008. január 25. között minden madarat egy hétig kalitkában tartottunk (52cm × 46cm × 37cm) egy beltéri helyiségben. A helyiségben egyidejűleg 6-8 madarat tartottunk egyedenként elkülönítve (vizuálisan izolálva); ez valamelyik csapat egyedeinek a fele volt, és egyenlő számban tartalmazott vidéki és városi madarakat. A madarakat két napig szoktattuk kalitkákhöz, majd a 3. napon az éjszakai éhezést követően videofelvételen rögzítettük a madarak táplálkozási viselkedését az első egy óra alatt. A madarakat – más kísérletek elvégzése után – a 7. napon engedték vissza a röpdébe.

A vizsgálat során öt alkalommal mértük a madarak tömegét (± 0.1 g): (1) megfogáskor, (2) a 2007. őszi megfigyelések előtt, (3) a hét napos egyedi vizsgálat előtt és (4) után, valamint (5) a megfigyelések végeztével, 2008. március elején.

A kompetitív képességet mérő változók

A koncentrált táplálék mellett végzett megfigyelésekben (1. kísérleti szituáció) két típusú kompetíciós tulajdonságról gyűjtöttünk adatot: az agresszív versengés (contest competition, Sol et al. 1998), és a nem-agresszív versengés sikeréről (scramble competition, Sol et al. 1998). A vizsgálatban 7324 agresszív interakciót figyeltünk meg a táplálkozó madarak között. A 10. fejezetben leírt kritériumokat alkalmazva mindegyik esetben feljegyeztük az agresszió kezdeményezőjét és győztesét, majd számítottuk (1) a madarak verekedési sikerét (megnyert verekedések száma osztva az egyed összes verekedéseinek számával), (2) agresszivitását (az egyed által kezdeményezett verekedések száma osztva az egyed összes verekedéseinek számával), valamint (3) a támadási rátát (az egyed által kezdeményezett verekedések száma osztva a csapatban megfigyelt összes verekedés számával). Mivel a csapatokban igyekeztünk valamennyi verekedési eseményt feljegyezni, ezért az utóbbi változót a csapattársakhoz viszonyított agresszivitás mérőszámának tekintettük.

A megfigyelések első 30 percének videofelvételei alapján mértük a madarak nem-agresszív versengési képességét/motivációját. Egyrészt mértük a madarak első táplálkozásának latenciáját (a táplálékadástól az első csippentésig eltelt idő). Másrészt mértük az egyeddel együtt táplálkozó társak relatív számát, ami nem más, mint a madár által választott etetőtálon táplálkozó egyedek száma osztva a három etetőtálon táplálkozó madarak számával. Utóbbi változót minden madár esetében legalább három (maximum öt) táplálkozási eseménynél mértük minden egyes napon (26 ± 0.5 mérés/egyed). E változó értéke annál kisebb, minél jobban kerüli a madár a társakkal való versengést. Végezetül mértük a madarak csapatos táplálkozási rátáját, amit nem más, mint a csippentések másodpercenkénti száma, amit a megfigyelés alatti első táplálkozás első részében, minimum 10 és maximum 20 másodpercig mértünk (a 20 másodperces felső határt a videofelvételek elemzésének nagy időigénye miatt használtuk). A táplálkozási ráta mérésekor feljegyeztük az etetőtálon tartózkodó madarak számát (csapatméret), mivel a táplálkozási ráta függ a versenytársak számától (Creswell 2001, Johnson et al. 2001). A madarak interferencia érzékenységét ezen csapatméret figyelembevételével teszteltük.

A nem-agresszív versengés fontos komponense a táplálék hatékony felderítése, ennek jellemzésére a rejtett táplálék megtalálási teszt (2. szituáció) videofelvételeiről a következő változókat számítottuk minden egyed esetében: (1) a madarak által talált táplálékfoltok számát (azaz amelyeket korábban másik madár nem talált meg), (2) a sikeres menetek számát, ami a csapatonkénti 12 tesztből azoknak a száma, amelyekben az egyed legalább egy táplálékfoltot talált, (3) a táplálékfoltok felfedezésének átlagos idejét (ha a madár egy menetben nem talált táplálékot, akkor ennek idejét 300 másodpercnél vettük).

Az egyedi (kalitkában végzett) tesztek videofelvételeiről mértük a madarak abszolút táplálkozási rátáját, ami a másodpercenkénti csippentések száma a reggeli első táplálkozás első 10-20 másodpercében (hasonlóan a fent leírt abszolút táplálkozási ráta méréséhez).

Statisztikai elemzések

Az elemzések előtt a változók egy részén logaritmus transzformációt végeztünk (támadási ráta, első táplálkozás latenciája, táplálkozási ráták, megtalált táplálékfoltok száma, sikeres menetek száma). A mérések ismételtetését Lessells és Boag (1987)

módszerét követve teszteltük. Az ismételhető változók esetében a többszöri mérések átlagát használtuk az élőhely hatásának elemzésében.

A mért változók varianciáit Levene teszttel hasonlítottuk össze a négy mintavételi hely madarai között. A változók átlagainak helyek közötti különbségét lineáris kevert modellekkel (LMM) teszteltük, amelyekben a csapat (és egyes elemzésekben az egyed) random faktorként szerepelt. A kiindulási modellekben a madarak fogási helye (négy szintű faktor), a csapat, és ezek interakciója mellett szerepelt a madarak ivara, testtömege (az öt mérés átlagával), valamint ezek interakciói a hellyel. Az abszolút táplálkozási ráták elemzésben a teszt ideje (dátum) is szerepelt a modellben. A csapatban mért táplálkozási ráta elemzésekor a különböző megfigyelésekben mért rátákat ismételt méréseknek tekintettük, és a modellben kovariánsként szerepelt az egyes megfigyelésekhez tartozó csapatméret (az etetőtálon táplálkozó társak száma). A nem szignifikáns változókat egyenkénti kiléptetéssel elimináltuk (a csapatot és a helyet kivéve, amelyek mindig a modellben maradtak). Minden elemzés azonos eredményt adott, ha a fogási helyek helyett az élőhely-típus (két szinttel: vidék *versus* város) szerepelt a modellekben.

A testméretet ismételt mérések LMM modellel elemeztük, amiben a csapat és az egyed szerepelt random faktorként, valamint tartalmazta a fogási helyet és a madarak ivarát. Az eredményeket átlag \pm SE formában mutatjuk be, a szignifikancia értékek kétoldalú tesztek eredményei. Az elemzéseket az **R** statisztikai számítási környezetben végeztük (R Development Core Team 2008).

Eredmények

A kompetitív képességet mérő változók a versengés egyes típusain belül (agresszív/nem agresszív versengés, táplálék felderítés) általában korreláltak egymással, ezzel szemben a versengés különböző típusai között a legtöbb esetben nem találtunk kapcsolatot (23. táblázat).

23. táblázat A kompetíciós képességet mérő változók közötti korrelációk (Pearson korrelációs koefficiensek). A bekeretezett cellák az azonos típusú versengést mérő változók közötti kapcsolatot mutatják (agresszív, nem-agresszív, táplálék felderítés).

	Agresszi- vitas	Támadási ráta	Első táplálko- zás latenciája	Társak relatív száma	Abszolút táplálko- zási ráta	Megtalált táplálékolt száma	Sikeres menetek száma	Táplálék megtalálás ideje
Verekedési siker	0.99**	0.90**	0.003	-0.08	0.25	-0.05	-0.08	0.06
Agresszivitás		0.93**	0.02	-0.09	0.26	-0.06	-0.09	0.03
Támadási ráta			-0.03	-0.06	0.24	-0.04	-0.05	-0.05
Első táplálkozás latenciája				-0.26*	-0.29*	-0.35**	-0.35**	0.38**
Társak relatív száma					-0.005	0.05	0.08	-0.09
Abszolút táplálkozási ráta						0.02	0.01	-0.03
Megtalált táplálékolt száma							0.97**	-0.68**
Sikeres menetek száma								-0.69**

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

Agresszió

A verekedések ősszel gyakoribbak voltak ($n= 1018, 837, 1183,$ és 1876 verekedés a négy csapatban), mint télen ($n= 580, 700, 693,$ és 533). Ennek ellenére az egyedek verekedési sikere, agresszivitása és támadási rátája ismételhető volt a két szezon között (24. táblázat). A különböző helyek madarai között az agresszív versengés semelyik mérőszámában nem találtunk szignifikáns különbséget sem az átlagokban, sem a varianciákban (25. táblázat).

24. táblázat A kompetitív képességet mérő változók ismételhetősége (ICC, intraclass korrelációs koefficiensek) a vizsgálati időszakok között (ősz *versus* tél).

	ICC	$F_{55,56}$	P
Verekedési siker	0.77	7.56	< 0.001
Agresszivitás	0.78	8.15	< 0.001
Támadási ráta	0.36	2.12	0.006
Első táplálkozás latenciája	0.27	1.75	0.038
Társak relatív száma	0.26	1.69	0.054

25. táblázat A kompetitív viselkedést mérő változók átlagainak és varianciáinak összehasonlítása a különböző helyekről származó madarak között. A végső LMM modellekben csak a csapat (random faktor) és a hely szerepelt; az ivar, testtömeg, és ezek interakciói a hellyel kiestek a modellszelekció során. A varianciákat Levene teszttel hasonlítottuk össze. Az eredmények nem változtak, ha fogási helyek helyett az élőhely-típus (vidéki *versus* városi) szerepelt a modellekben.

	n	Végső LMM				Levene teszt			
		Dóramajor	Nemesvámos	Veszprém	Budapest	F	P	F	P
Verekedési siker	60	0.41±0.08	0.43±0.05	0.44±0.08	0.46±0.05	0.09	0.968	0.29	0.833
Agresszivitás	60	0.40±0.07	0.43±0.05	0.44±0.08	0.45±0.04	0.09	0.967	0.30	0.824
Támadási ráta	60	0.05±0.01	0.07±0.01	0.08±0.02	0.07±0.01	0.16	0.925	0.29	0.832
Első táplálkozás latenciája (mp)	60	265.6±38.2	272.2±19.2	339.3±32.3	276.1±34.7	1.24	0.306	0.97	0.412
Társak relatív száma	60	0.29±0.01	0.28±0.01	0.26±0.02	0.29±0.01	0.86	0.468	0.27	0.848
Megtalált táplálékfoltok száma	58	2.36±0.68	3.39±0.89	4.22±0.97	4.20±1.01	0.89	0.455	0.51	0.677
Sikeres menetek száma	58	2.00±0.56	2.50±0.53	3.22±0.64	2.90±0.59	0.78	0.511	0.34	0.798
Táplálék megtalálás ideje (mp)	58	147.7±32.1	141.5±22.8	95.9±16.4	131.4±22.1	0.73	0.538	1.65	0.189

Nem-agresszív versengés

Az első táplálkozás latenciája ismételhető volt a vizsgálati periódusok között, és a táplálkozó társak relatív számában is látható volt ez a tendencia (24. táblázat). Utóbbi

változó őszi és téli értékei szignifikánsan korreláltak (Pearson korreláció, $r = 0.346$, $P = 0.009$, $n = 56$). Egyik változó esetében sem volt különbség a négy mintavételi hely madarai között, és a varianciákban sem volt szignifikáns eltérés (25. táblázat).

Amint az várható, a csapatban mért táplálkozási ráta csökkent az etetőn táplálkozó csapatmérettel ($r = -0.15$; 26. táblázat), és szignifikánsan nagyobb volt télen (1.13 ± 0.04) mint ősszel (0.72 ± 0.03 ; 26. táblázat). Az interferencia érzékenységben nem találtunk különbséget a helyek között, amit a nem szignifikáns hely \times csapatméret interakció mutat (26. táblázat). A táplálkozási ráta szezonális változása nem befolyásolta ezt az eredményt (nem szignifikáns szezon \times hely \times csapatméret interakció; 26. táblázat). A csapatban mért táplálkozási ráta varianciája ugyancsak nem különbözött az helyek között ($F_{736,737} = 1.70$, $P = 0.166$).

26. táblázat A végső LMM a csapatban mért táplálkozási siker (függő változó) esetében. Az interferencia érzékenységet a csapatméret táplálkozási sikerre gyakorolt hatása mutatja.

	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
(Konstans)	666	23.10	<0.001
Csapatméret	666	14.32	<0.001
Szezon	666	177.10	<0.001
Fogási hely	53	1.98	0.128
Csapatméret \times szezon	666	5.05	0.025
Csapatméret \times hely	666	0.22	0.883
Fogási hely \times szezon	666	1.37	0.250
Csapatméret \times hely \times szezon	666	1.15	0.330

Abszolút táplálkozási ráta

Az egyedi tesztekben mért táplálkozási ráta ismételhető volt (ICC = 0.73, elemzés nincs bemutatva). A madarak táplálkozási rátája csökkent a testtömeggel ($r = -0.34$, $F_{1,48} = 7.84$, $P = 0.008$). A különböző helyekről származó madarak abszolút táplálkozási rátájukban nem különböztek ($F_{1,48} = 0.05$, $P = 0.984$) és a csoportok varianciája is hasonló volt ($F_{1,50} = 0.18$, $P = 0.911$).

Táplálékkeresési siker

A madarak a tesztekben a maggal töltött lyukak 72.6 %-át találták meg (209/288). A különböző helyekről származó madarak nem különböztek sem a talált táplálékfoltok számában, sem a sikeres menetek számában, sem pedig a táplálék felfedezésének idejében, és ezek varianciája is hasonló volt (25. táblázat).

Testtömeg

A madarak testtömege szignifikánsan változott az egymást követő mérések során ($F_{4,229} = 144.25$, $P < 0.001$), és különbözött a helyek között ($F_{1,58} = 4.33$, $P = 0.009$). A területek közötti páros összehasonlításokban a két legnagyobb mintaszámú hely között találtunk szignifikáns különbséget (Nemesvámos > Budapest; az öt mérés átlagos tömegével, Tukey HSD teszt: $P = 0.006$). A testtömeg varianciája nem különbözött a helyek között ($F_{1,57} = 0.97$, $P = 0.413$).

Diszkusszió

Eredményeink egyöntetűen azt mutatják, hogy az eltérő urbanizáltságú élőhelyek madarai nem különböztek kompetitív képességeikben. Úgy gondoljuk, hogy ezek az eredmények robusztusak, mivel a versengés többféle általános komponensét vizsgáltuk és sem a változók átlagaiban sem azok varianciájában nem találtunk különbséget az élőhelyek között. Mivel magyarázható a kompetitív különbség ilyen konzisztens hiánya?

Először is, eredményeink azt jelezhetik, hogy a vidéki és városi madarak versengési képességeiben ténylegesen nincs jelentős különbség. Ha ez így van, akkor a hitelkártya hipotézisnek az a megállapítása, hogy a városi populációk nagy arányban tartalmaznak gyenge minőségű/kompetitív képességű egyedeket (Shochat 2004), nem magyarázza a városi házi verebek rosszabb kondícióját. A faj más populációiban végzett vizsgálatok ugyancsak a fenti elképzelésnek ellentmondó eredményeket hoztak: a vidéki és városi verebek között nem mutatható ki eltérés a krónikus stressz indikátoraiban, amilyen például a heterofil granulocita/limfocita arány (Fokidis et al. 2008), valamint a vérplazma magasabb koleszterin és karbamid szintjei nagyobb fehérje- és zsírfelvételt jeleznek a városi verebek esetében, mint a vidékieknél (Gavett & Wakeley 1986).

Másodszor, vizsgálatunk eredménye több ellentétes hatás kombinációjának eredőjeként is előállhat. Például a városi madarak rosszabb kondíciójuk miatt ténylegesen gyengébb fizikai képességekkel rendelkezhetnek a versengéshez, azonban a – feltételezett – intenzívebb városi kompetíció miatt gyakorlatabbak lehetnek a táplálékért folyó küzdelemben vagy a táplálék megtalálásában, mint a vidéki madarak, így fizikai hátrányuk kiegyenlíthető. Tanulással változik a verebek táplálkozási viselkedése (Turner 1963, Katsnelson et al. 2008), és egyes fajokban a madarak kompetitív képessége javul a korrával (Sol et al. 1998, Creswell 2001). E tényezők hatásának szétválasztásához azonos körülmények között nevelt madarak vizsgálatára lenne szükség, pl. amelyeknek egyforma lehetősége van a versengés elsajátítására.

Végezetül az eredmények pesszimista interpretációja az, hogy a vizsgálatnak nem volt megfelelő ereje az élőhelyi különbségek kimutatásához, például mivel a fogságban tartás alatt ezek lecsökkentek. Nem tartjuk valószínűnek, hogy ez az értelmezés megállja a helyét, mivel mind az agresszív mind a nem-agresszív versengés mérőszámai jól ismételhettek maradtak a vizsgálat ideje alatt. Ez összhangban van más kutatások eredményeivel, amelyek szerint az egyedek kompetitív képességei relatíve állandóak az egyed élete során (Creswell 2001). Az általunk mért változók közül egyedül a csapatban mért táplálkozási ráta nem volt ismételhető. Ennek oka a versengés erősségének szezonális változása lehetett (ezt jelezte pl. az eltérő verekedésszám), ami a hőmérséklet változásával (Elgar 1986) vagy az egyedek közötti ismertség kialakulásával állhat kapcsolatban (Senar et al. 1990). Véleményünk szerint az egyedek viselkedésében kimutatható konzisztencia, ami a kompetíció erősségének feltételezhető szezonális változása ellenére is megmaradt, azt mutatja, hogy a táplálékért folytatott versengés képessége a házi verebek esetében is egy viszonylag stabil egyedi tulajdonság.

Összességében vizsgálatunk azt mutatta, hogy a különböző urbanizáltságú helyeken élő házi verebek hasonló sikerrel boldogulnak a táplálékért folyó versengés különböző típusaiban, a városi madarak kisebb mérete és rosszabb kondíciója ellenére. Szintén nem találtunk arra utaló eredményt, hogy a városi verébpopulációkban az egyedek kompetitív képességének nagyobb lenne a variabilitása. A kondíció mellett a madarak tapasztalata is szerepet játszhat a kompetitív képességek meghatározásában, ezért ennek vizsgálata tovább pontosíthatja az élőhely-urbanizáció és a kompetíció kapcsolatára vonatkozó ismereteinket.

Összegzés

Az értekezés első részében a szexuális szelekció kapcsolatát vizsgáltuk a madarak különböző szaporodási, életmenet és morfológiai tulajdonságaival. Milyen új eredményeket hoztak ezek az összehasonlító vizsgálatok? A szociális poliandria (1. fejezet) a gerinces állatok körében a legritkább párzási rendszer típus, madaraknál sok kutatás foglalkozott ennek evolúciós eredetével illetve az ivarok viselkedésére gyakorolt hatásaival (pl. Lack 1968, Clutton-Brock 1991, Bennett & Owens 2002). A korábbi vizsgálatok megmutatták, hogy poliandriában a nőstények hasonló módon versengenek a párokért, mint a hímek a poligin rendszerekben, és hogy ez együtt jár bizonyos morfológia (pl. fordított ivari dimorfizmus) valamint viselkedési változásokkal (pl. fordított utódgondozó szerepek). Vizsgálatunk ezt kiegészítette azzal, hogy elsőként igazolta filogenetikailag kontrollált elemzésekkel a tojásméret csökkenését, ami valószínűleg segíti a poliandriás fajok nőstényeit a gyorsabb párszerzésben, illetve növelheti túlélésüket. Elemzéseink ez mellett kizártak olyan alternatív mechanizmusokat, amelyek hasonló különbségeket eredményezhetnének a poliandriás és nem-poliandriás madarak között a szexuális szelekció hatása nélkül. Érdemes megjegyezni, hogy bár a tulajdonság rekonstrukciók eredményét számos módszertani probléma miatt óvatossággal kell kezelni (pl. Cunningham et al. 1998), az általunk kimutatott tojásméret csökkenéssel megegyező mértékű csökkenést prediktál egy későbbi elméleti vizsgálat (Andersson 2004), ami alátámasztja elemzésünk konklúzióit.

Ahogy a 2. fejezetben bemutattuk, a gerinces állatok (és emberi populációk) konzisztens ivar-specifikus mortalitási különbsége számos evolúcióbiológust ösztönzött a probléma kutatására (Promislow 2003, Moore & Wilson 2002, Maklakov 2008). A korábbi vizsgálatok a madarak esetében elsősorban az utódgondozási különbségekre fókuszáltak, és a tojók intenzívebb gondozásban látták a madarakra jellemző nagyobb nőstény mortalitás magyarázatát (Lack 1968, Owens & Bennett 1994). Vizsgálatunkban megmutattuk, 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. Mivel elemzésünk nagy mintaszámon és taxonómiaiilag változatos madárcsoportok adatain alapult, ezért a szexuális szelekció és a gondozás mortalitási költségeinek általános meglétét igazolja. Egy további érdekes kutatási irányt jelenthet annak vizsgálata, hogy milyen tényezők járulnak hozzá a mortalitás ivari különbségeiben megfigyelhető karakterisztikus, taxon-specifikus különbségek kialakulásához, amilyen például a madarak és emlősök között található.

A 3. fejezetben a korábbiaknál szélesebb taxonómiai mintán igazoltuk, hogy a hímek és nőstények utódgondozási intenzitása között negatív kapcsolat 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) a várakozásnak megfelelően jelentősen befolyásolja a fiókák fejlődési módja és szülők párszerzési esélye. Ugyanakkor elemzéseink nem igazolták a szaporodás ökológiai körülményeinek hatását, ami meglepő, mivel a vizsgált fajok között egyaránt voltak „kedvezőtlen” (pl. hideg égövi és

sivatagi) valamint általában „kedvezőnek” tekintett (pl. produktív meleg égővi) körülmények között szaporodó fajok. Mivel vizsgálatunkban ez a hatás egyetlen, a változatosságot közvetve mérő változón keresztül szerepelt, érdemes lenne olyan elemzésekkel folytatni ezt a kutatási irányt, amelyekben a környezeti hatásokat specifikusabban (pl. ténylegesen a hőmérséklet, az élőhely produktivitás stb. mérésével) tesztelik.

A komparatív vizsgálatok sorát a melanin-alapú színezeti jelzések funkciójának tesztelése zárta (4-5. fejezetek) Az értekezésben bemutatott kutatásaink az elsők között voltak, amelyek specifikusan ennek a jelzés-típusnak a funkcióját igyekeztek tisztázni. Egyik fontos eredményünk annak megmutatása volt, hogy a display-viselkedés feltűnőségének növelésén keresztül ez a színezet típus szexuális szelekció révén is evolválódhat egyes madárcsoportokban, amit a karotin-alapú és strukturális színek esetében számos korábbi kutatás igazolt (Owens & Hartley 1998, Badyaev & Hill 2000). A melanin jelzések evolúciójának megértéséhez egy lépéssel közelebb vitt annak kimutatása, hogy a színezet fajok közötti változatossága összefügg a fajra jellemző, vedlés alatti tesztoszteron szinttel. Habár ezt a lehetőséget néhány intraspecifikus vizsgálat korábban felvetette, az értekezésben ismertetett eredmények jelentik az elképzelés első általánosabb érvényű, több madárcsoportra kiterjesztett tesztjét. A melanin jelzések és a tesztoszteron közötti kapcsolat megismerése fontos lépés annak tisztázása felé, hogy e színezet típushoz miért kötődik gyakran agresszív, státuszjelző funkció (Senar 2006).

A nem-reproduktív szociális viselkedések kutatását (értekezés 2. része) házi veréb csapatokban végeztük. Ezek a csapatok viszonylag egyszerű rendszerek (pl. az interakciók általában a táplálkozáshoz és az agresszív versengéshez kötődnek, és két egyed kölcsönhatására korlátozódnak), azonban a több mint egy évtizede folyó vizsgálataink megmutatták, hogy a számos általános probléma jól tanulmányozható bennük. Az elsőként bemutatott vizsgálatokban (6-7. fejezetek) két szociális táplálkozási modellt teszteltünk, és kimutattuk, hogy az egyedek táplálékkereső döntéseit (keresés *versus* potyázás) a fenotípusos tulajdonságok (dominancia rang) és a belső állapot (energiatartalékok mennyisége) a modellek által jóslott módon befolyásolják. További fontos eredmény volt annak igazolása, hogy a potyázó taktika sikeressége kisebb varianciájú, azaz e taktika használatával az egyedek csökkenthetik a sikertelen táplálkozás kockázatát. Elsőként vizsgáltuk molekuláris genetikai módszerekkel a vadon élő verébcapatok rokonsági szerkezetét (8. fejezet). Ez egyrészt azért fontos, mert a verébcapatok gyakori vizsgálati objektumok a viselkedésokológiai kutatásokban (pl. Nakagawa et al. 2007), azonban eddig egyáltalán nem rendelkezünk ismeretekkel a csapatok rokonsági szerkezetéről. Másrészt, szemben a szaporodó csoportokra irányuló nagyszámú kutatással, a nem-szaporodó madárcapatok rokonsági viszonyairól általában véve is nagyon korlátozottak az ismereteink. Vizsgálatunkból kiderült, hogy a verébcapatokban az egyedek nagyrészt nem rokonai egymásnak, azonban szinte minden egyed rendelkezik néhány közeli rokon csapattárral, akiket képesek megkülönböztetni a nem-rokon madaraktól. A különböző rokonságú csapattársak közti interakciók vizsgálata megmutatta, hogy egyes szociális viselkedések esetében a verebek megkülönböztetett módon kezelik rokonaikat (pl. ritkábban használják ki őket), míg más viselkedésformák esetében (pl. agresszió) ilyen különbséget nem találtunk. Ez egyrészt azon kevés eredmények egyike, amelyek arra utalnak, hogy a rokonszelekció nem-szaporodó madárcapatok esetében is működhet. Másrészt a szociális táplálkozással kapcsolatos fenti, valamint az értekezésben nem szereplő vizsgálataink jól illusztrálják, hogy az egyed szociális döntéseire egyaránt

hatással vannak a környezeti tényezők (pl. predáció; Barta et al. 2004), az egyed és a csapattársak tulajdonságai, valamint az ezek közötti interakciók is (Lendvai et al. 2006).

A házi verebek szociális viselkedésének talán legtöbbet vizsgált eleme az agresszió, a dominancia hierarchia, és az ehhez kapcsolódó státuszjelzések (Nakagawa et al. 2007). Az értekezésben szereplő kutatásainkban kimutattuk a hímek torokfoltjának interszexuális státuszjelző funkcióját (10. fejezet), valamint ismertettük a színezeti jelzések predációs költségének terepen végzett tesztjét. Utóbbi konzisztensen azt mutatta, hogy a verebeknél előforduló melanin-alapú és depigmentált színezeti tulajdonságok nem befolyásolják jelentősen a madarak kockázatvállalását és túlélését. Mindkét vizsgálatunk korrelatív jellegű volt, ezért inkább kiindulópontnak tekinthetők e problémák kísérletes kutatásához. Ez különösen időszerű a predációs költség esetében, mivel a melanin jelzések költségeinek természete még mindig ellentmondásos, és a predáció feltételezett szerepét kevés faj esetében tesztelték.

A csapatos élet előnyei a viselkedésokológia egyik klasszikus kutatási témája (pl. Krebs & Davies 1993, Danchin et al. 2008). Az eddigi vizsgálatok azonban 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, és kimutattuk, hogy nagyobb csapatokban a házi verebek gyakrabban és gyorsabban oldottak meg egy innovatív táplálkozási feladatot, mint kis csapatokban (12. fejezet). A hatékonyabb problémamegoldásból a nagy csapatok „nem-innovatív” tagjai is profitáltak, mivel a társak által elérhetővé tett táplálékból hamarabb jutottak táplálékhoz, mint a kis csapatok tagjai. Úgy véljük, hogy a nagy csapatok sikere a csapatot alkotó madarak egyedi tulajdonságainak nagyobb változatosságával lehet kapcsolatban, mivel nagyobb eséllyel tartalmazhatnak az adott feladat megoldásához megfelelő tapasztalattal/képességekkel rendelkező csapattagokat. Érdekes lenne további vizsgálatokban tesztelni, hogy természetes körülmények között is realizálódik-e a nagyobb csapatméret fenti előnye, és hogy ez tényelegetesen befolyásolja-e egy csoport/populáció alkalmazkodási sikerét új vagy változó környezeti feltételek esetén.

Ezzel elérkeztünk az értekezésben szereplő kutatások utolsó állomásához. A házi verebek számára urbanizált élőhelyükön bőségesen kínálkozik alkalom az ember által megváltoztatott környezet újdonásaival, a természetestől/természetközelitől különböző ökológiai viszonyokkal való találkozásra. A madarak morfológiai tulajdonságainak vizsgálatával megmutattuk, hogy az urbanizált környezet egyedi szintű hatásai jelentősek: a városi házi verebek kisebb tömegűek és méretűek és rosszabb kondíciójúak, mint a vidéki területeken élő fajtársaik (13. fejezet). Ezzel szemben a különböző urbanizáltságú helyek madarainak viselkedési vizsgálata azt mutatta, hogy az élőhely városiasodása nincs hatással az egyedek kompetitív képességeire, akár az agresszív versengést, akár ennek nem-agresszív formáit tekintjük (14. fejezet). Ezek az 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. gyakoribb predációhoz) történő adaptáció áll a háttérben. Ennek további vizsgálata izgalmas és a városi madarak természetvédelme szempontjából fontos kutatási irány.

Köszönetnyilvánítás

Elsőként köszönettel tartozom Prof. Székely Tamásnak, akinek a témavezetése mellett elindulhattam szakmai pályámon, és akivel azóta is folytatjuk a közös munkát – a vele való együttműködés az új, izgalmas témák mellett mindig új lendületet is ad. Ugyancsak köszönöm Prof. Barta Zoltánnak az elmúlt évek során tőle kapott sok segítséget és baráti beszélgetést, amelyekből szakmailag és emberileg is sokat tanultam. Rajtuk kívül hálával tartozom a DE VÖCS minden tagjának, akikkel PhD hallgatóként (és később is) együtt próbáltunk beletanulni a kutatói munka műhelytitkaiba.

A SZIE ÁOK volt első munkahelyem, ahol kipróbálhattam az önálló kutatás élményét és csapdáit. Ezekben az években sok segítséget kaptam Dr. Rózsa Lajostól, Dr. Kis Jánostól és Dr. Kabai Pétertől, akiknek ezúton szeretnék köszönetet mondani. Mindegyikükkel számos élményben volt részem Üllőtől a Hortobágyig, de számomra ugyanilyen emlékezetesek a velük folytatott beszélgetések is, parazitákról, madarokról, emberekről.

Sokat köszönhetek egykori és jelenlegi PhD hallgatóimnak, elsősorban Dr. Bókony Veronikának, Dr. Lendvai Ádámnak, Tóth Zoltánnak és Kulcsár Annának, akikkel számtalan órát töltöttünk együtt a különböző vizsgálatok kitalálásával, a terepi munkákkal, és akik sok közös kutatásunk oroszlánrészét magukra vállalták. Nekik köszönhetem azt is, hogy Veszprémben elindíthattuk a PE Ornitológiai Csoport működését. A különböző vizsgálatokhoz nyújtott segítségükért köszönettel tartozom szakdolgozó hallgatóimnak: Bauman Mónikának, Mikics Évának, Nagy Szilárdnak, Papp Zsuzsannának, Schuppán Lászlónak, Sverteczki Emőkének, Szórádi Alexnek, Torda Gergőnek és Tóth Csabának. Köszönöm Prof. Padisák Judit támogatását, aki a PE Limnológia Tanszékén otthont adott kutatásainknak ahol ösztönző és szabad környezetben dolgozhatunk. Köszönettel tartozom Siki Andreának a pályázatok adminisztratív ügyintézéséhez nyújtott pótolhatatlan segítségéért. A veszprémi munkákhoz nélkülözhetetlen támogatást kaptam a Kittenberger Kálmán Növény- és Vadaspark munkatársaitól, különösen egykori igazgatójától, Sigmond Istvántól, valamint jelenlegi vezetőjétől, Török Lászlótól.

Köszönettel tartozom minden kollégának és társszerzőnek, akikkel az évek során a különböző kutatásokban együtt dolgozhattam. Különösen hálás vagyok Prof. John Reynolds-nak, Dr. Valerie Olson-nak, Prof. Rob Freckleton-nak és Dr. Gavin Thomas-nak a komparatív vizsgálatokban nyújtott segítségükért; valamint Dr. Pénzes Zsoltnak és Szabó Krisztiánnak, akik nélkül a verebek genetikai vizsgálata nem valósulhatott volna meg.

Kutatásaim anyagi háttérét az OTKA (F026595, T047256, és K72827 pályázatok), a SZIE ÁOK NKB pályázatai, az MTA Bolyai János Kutatói Ösztöndíj (1999-2001, 2006-2007), a Békésy György Posztdoktori Ösztöndíj (2001-2004), a Magyar Állami Eötvös Ösztöndíj (2002), és a NATO Tudományos Ösztöndíj (2002) biztosították.

Végezetül köszönettel tartozom családomnak: feleségemnek Pucsek Rózsának, és gyerekeimnek, Annának és Nórának. Ők adják számomra azt a háttérrel, amire mindig támaszkodhattam, és amiből erőt és derűt meríthetek.

Irodalomjegyzék

- Ahnesjö, I. 1995. Temperature affects male and female potential reproductive rates differently in the sex-role reversed pipefish, *Syngnathus typhle*. *Behavioral Ecology* 6: 229–233.
- Ahnesjö, I., Kvarnemo, C. & Merilaita, S. 2001. Using potential reproductive rates to predict mating competition among individuals qualified to mate. *Behavioral Ecology* 12: 397–401.
- Altwegg, R., Ringsby, T.H. & Sæther, B–E. 2000. Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology* 69: 762–770.
- Anderies, J.M., Katti, M. & Shochat, E. 2007. Living in the city: Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas. *Journal of Theoretical Biology* 247: 36–49.
- Anderson, T.R. 2006. *Biology of the ubiquitous house sparrow: from genes to populations*. Oxford University Press.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Andersson, M. 2004. Social polyandry, parental investment, sexual selection, and evolution of reduced female gamete size. *Evolution* 58: 24–34.
- Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005. *Sexual conflict*. Princeton University Press.
- Avise, J.C. 2004. *Molecular markers, natural history, and evolution*, 2nd. edition. Sinauer Associates, Sunderland.
- Badyaev, A.V. & Hill, G.E. 2000. Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 153–172.
- Baglione, V., Canestrari, D., Marcos, J.M. & Ekman, J. 2003. Kin selection in cooperative alliances of carrion crows. *Science* 300: 1947–1949.
- Baker, A.J. 1992. Molecular genetics of *Calidris*, with special reference to knots. *Wader Study Group Bulletin* 64: S29–S35.
- Baker, P.J., Bentley, A.J., Ansell, R.J. & Harris, S. 2005. Impact of predation by domestic cats *Felis catus* in an urban area. *Mammal Review* 35: 302–312.
- Bakken, G.S. & Lee, K.F. 1992. Effects of wind and illumination on behavior and metabolic-rate of american goldfinches (*Carduelis tristis*). *Auk* 109: 119–125.
- Balshine-Earn, S. 1997. The benefits of uniparental care versus biparental mouth brooding in Galilee St. Peter's fish. *Journal of Fish Biology* 50: 371–381.
- Balshine-Earn, S. & Earn, D.J.D. 1998. On the evolutionary pathway of parental care in mouthbrooding cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 2217–2222.
- Balshine, S., Kempnaers, B., & Székely, T. 2002. Conflict and cooperation in parental care: introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 357: 237–240.
- Barker, F.K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J. & Cracraft, J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 101: 11040–11045.
- Barnard, C.J. 1980. Flock feeding and time budget in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). *Animal Behaviour* 28: 295–309.
- Barnard, C.J. & 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. & Giraldeau, L.-A. 1998. The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: A phenotype-limited producing-scrounging game. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 217–223.
- Barta, Z. & Giraldeau, L.-A. 2000. Daily patterns of optimal producer and scrounger use under predation hazard: a state-dependent dynamic game analysis. *American Naturalist* 155, 570–582.
- Barta, Z., Houston, A.I., McNamara, J.M. & Székely, T. 2002. Sexual conflict about parental care: the role of reserves. *American Naturalist* 159, 687–705.
- Barta, Z., Liker, A. & Mónus, F. 2004. The effects of predation risk on the use of social foraging tactics. *Animal Behaviour* 67: 301–308.

- Bautista, L. M., Alonso, J. C. & Alonso, J. A. 1998. Foraging site displacement in common crane flocks. *Animal Behaviour* 56: 1237–1243.
- Beauchamp, G. & Heeb, P. 2001. Social foraging and the evolution of white plumage. *Evolutionary Ecology Research* 3: 703–720.
- Beckmann, J.P. & Berger, J. 2003. Rapid ecological and behavioural changes in carnivores: the responses of black bears (*Ursus americanus*) to altered food. *Journal of Zoology* 261: 207–212.
- Beer, J.R. 1961. Winter feeding patterns in the house sparrow. *Auk* 78: 63–71.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C. & Norris, K.J. 1994. Sexual selection and the mismeasure of colour. *American Naturalist* 144: 848–860.
- Bennett, A.T.D., Cuthill, I.C., Partridge, J.C. & Lunau, K. 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 94: 8618–8621.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. 2002. *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction*. Oxford University Press.
- Biondillo, K., Stamp, C., Woods, J. & Smith, R. 1997. Working and scrounging by zebra finches in an operant task. *Behavioural Processes* 39: 263–269.
- Black, J.M. & Owen, M. 1989. Parent-offspring relationships in wintering barnacle geese. *Animal Behaviour* 37: 187–198.
- Blaustein, A.R., Bekoff, M. & Daniels, T.J. 1987. Kin recognition in vertebrates (excluding primates): empirical evidence. In: Fletcher, D.J.C. & Michener, C.D. (szerk.) *Kin recognition in animals*, John Wiley & Sons, pp. 287–331.
- Blomqvist, D., Johansson, O.C., Unger, U., Larsson, M. & Flodin, L. 1997. Male aerial display and reversed sexual size dimorphism in the dunlin. *Animal Behaviour* 54: 1291–1299.
- Bókony, V. & Liker, A. 2005. Melanin-based black plumage coloration is related to reproductive investment in cardueline finches. *Condor* 107: 775–787.
- Bókony, V., Liker, A., Székely, T. & Kis, J. 2003. Melanin-based plumage coloration and flight displays in plovers and allies. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 2491–2497.
- 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.
- 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.
- Bonser, R.H.C. 1995. Melanin and the abrasion resistance of feathers. *Condor* 97: 590–591.
- Boogert, N.J., Reader, S.M., Hoppitt, W. & Laland, K.N. 2008. The origin and spread of innovations in starlings. *Animal Behaviour* 75: 1509–1518.
- Borowik, O.A. & McLennan, D.A. 1999. Phylogenetic patterns of parental care in *Calidrine* sandpipers. *Auk* 116: 1107–1117.
- Bouchard, J., Goodyer, W. & Lefebvre, L. 2007. Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition* 10: 259–266.
- Box, G.E.P. & Cox, D.R. 1964. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 26: 211–246.
- Brawner, W.R., Hill, G.E. & Sundermann, C.A. 2000. Effects of coccidial and mycoplasmal infections on carotenoid-based plumage pigmentation in male House Finches. *Auk* 117: 952–963.
- Broggi, J., Koivula, K., Lahti, K. & Orell, M. 2003. Seasonality in daily body mass variation in a hoarding boreal passerine. *Oecologia* 137: 627–633.
- Brooke, M.L. 1998. Ecological factors influencing the occurrence of 'flash marks' in wading birds. *Functional Ecology* 12: 339–346.
- Buchanan, K.L., Evans, M.R., Goldsmith, A.R., Bryan, D.M. & Rowe, L.V. 2001. Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1337–1344.
- Buchanan, K.L., Evans, M.R. & Goldsmith, A.R. 2003. Testosterone, dominance signalling and immunosuppression in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 50–59.
- Bukacinska, M. & Bukacinski, D. 1993. The effect of habitat structure and density of nests on territory size and territorial behavior in the black-headed gull *Larus ridibundus* L. *Ethology* 94: 306–316.

- Burns, J.G. & Dyer, A.G. 2008. Diversity of speed-accuracy strategies benefits social insects. *Current Biology* 18: R953 – R954.
- Butovskaya, M. 1993. Kinship and different dominance styles in groups of three species of the genus *Macaca* (*M. arctoides*, *M. mulatta*, *M. fascicularis*). *Folia Primatologica* 60: 210–24.
- Cairns, S.J. & Schwager, S.J. 1987. A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35: 1454–1469.
- Caraco, T. & Giraldeau, L.-A. 1991. Social foraging: producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of Theoretical Biology* 153: 559–583.
- Caraco, T., Barkan, C., Beacham, J.L., Brisbin, L., Lima, S., Mohan, A., Newman, J.A., Webb, W. & Whitham, M.L. 1989. Dominance and social foraging: a laboratory study. *Animal Behaviour* 38: 41–58.
- Chace, J.F. & Walsh, J.J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74: 46–69.
- Chapais, B. 1992. The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. In: Harcourt, A.H. & de Waal, F.B.M. (szerk.) *Coalitions and alliances in humans and other animals*, Oxford Science Publications, pp 29–59.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J. & Rowe, L. 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 41–46.
- Chaves-Campos, J. & DeWoody, J.A. 2008. The spatial distribution of avian relatives: do obligate army-ant-following birds roost and feed near family members? *Molecular Ecology* 17: 2963–2974.
- Choquet, R., Reboulet, A.-M., Pradel, R. & Lebreton J.D. 2003. *U-Care (Utilities – capture-recapture) user's guide*. CEFE/CNRS, Montpellier.
- Cink, C. 1977. *Winter behavior of the House Sparrow*. Ph.D. dissertation, University of Kansas, Lawrence, KS.
- Clobert, J. & Lebreton, J.-D. 1987. Recent models for mark-recapture and mark resighting data: a response to C. Brownie. *Biometrics* 43: 1019–1022.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Cohen, J. 1988. *Statistical power analysis for the behavioural sciences*. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale.
- Coleman, S.L. & Mellgren, R.L. 1994. Neophobia when feeding alone or in flock in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour* 48: 903–907.
- Coolen, I. & Giraldeau, L.-A. 2003. Incompatibility between antipredatory vigilance and scrounger tactic in nutmeg mannikins, *Lonchura punctulata*. *Animal Behaviour* 66: 657–664.
- Coultier, S., Beuagrand, J.P. & Lague, P.C. 1996. The role of individual differences and patterns of resolution in the formation of dominance orders in domestic hen triads. *Behavioural Processes* 38: 227–239.
- Creswell, W. 2001. Relative competitive ability does not change over time in blackbirds. *Journal of Animal Ecology* 70: 218–227.
- Cunningham, C.W., Omland, K.E. & Oakley, T.H. 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 361–366.
- Cuthill, I.C. & Houston, A.I. 1997. Managing time and energy. In: J.R. Krebs & N.B. Davies (szerk.) *Behavioural Ecology*, 4th edn, Blackwell Scientific Publications, pp. 97–120.
- Cuthill, I.C., Maddocks, S.A., Weall, C.V. & Jones, E.K.M. 2000. Body mass regulation in response to changes in feeding predictability and overnight energy expenditure. *Behavioral Ecology* 11: 189–195.
- Dale, J. 1992. *Mating systems, sexual dimorphism, and phenotypic variation in the bustards (Aves: Otitidae)*. B.Sc. thesis, Queen's University, Kingston.
- Dalgaard, P. 2002. *Introductory statistics with R*. Springer.
- Dally, J.M., Emery, N.J. & Clayton, N.S. 2006. Food-caching scrub-jays keep track of who was watching when. *Science*. 312: 1662–1665.
- Danchin, E., Giraldeau, L.-A. & Cézilly, F. (szerk.) 2008. *Behavioural ecology*. Oxford University Press.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species*, 1st edition. John Murray, London.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*, 1st edition. John Murray, London.

- Dawson, M.N., Raskoff, K.A. & Jacobs, D.K. 1998. Field preservation of marine invertebrate tissue for DNA analyses. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 7: 145–152.
- Day, R.L., Macdonald, T., Brown, C., Laland, K.N. & Reader, S.M. 2001. Interactions between shoal size and conformity in guppy social foraging. *Animal Behaviour* 62: 917–925.
- de Vries, H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour* 50: 1375–1389.
- de Vries, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour* 55: 827–843.
- de Waal, F.B.M. & Tyack, P.L. (szerk.) 2003. *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies*. Harvard University Press.
- del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (szerk.) 1996. *Handbook of the birds of the world*, vol. 3., Lynx Edicions.
- Dhont, A.A. 1996. Between- and within-population variation in mate fidelity in the Great Tit. In: Black, J.M. (szerk.) *Partnerships in birds*, Oxford University Press, pp. 235–248.
- Dorus, S., Busby, S.A., Shabanowitz, J., Hunt, D.F. & Karr, T.L. 2006. Genomic and functional evolution of the sperm proteome. *Nature Genetics* 38: 1440–1445.
- Double, M.C., Dawson, D., Burke, T. & Cockburne, A. 1997. Finding the fathers in the least faithful bird: a microsatellite-based genotyping system for the superb fairy-wren *Malurus cyaneus*. *Molecular Ecology* 6: 691–693.
- Doucet, S.M., Shawkey, M.D., Hill, G.E. & Montgomerie, R. 2006. Iridescent plumage in satin bowerbirds: structure, mechanisms and nanostructural predictors of individual variation in colour. *Journal of Experimental Biology* 209: 380–390.
- Dugatkin, L.A. 2001. Bystander effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology* 3: 348–352.
- Dunford, C. 1977. Kin selection for ground squirrel alarm calls. *American Naturalist* 58: 782–785.
- Dunn, P.O., Whittingham, L.A. & Pitcher, T.E. 2001. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution* 55: 161–175.
- Edwards, P.J. 1982. Plumage variation, territoriality and breeding displays of the golden plover *Pluvialis apricaria* in Southwest Scotland. *Ibis* 124: 88–95.
- Eeva, T. & Lehikoinen, E. 1996. Growth and mortality of nestling great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in a heavy metal pollution gradient. *Oecologia* 108: 631–639.
- Ekman, J. 1989. Ecology of non-breeding social systems of Parus. *Wilson Bulletin* 101: 263–288.
- Ekman, J.B. & Lillendahl, K. 1992. Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured Willow Tit (*Parus montanus*) flocks. *Behavioral Ecology* 4: 232–238.
- Ekman, J., Sklepkovych, B. & Tegelstrom, H. 1994. Offspring retention in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*): the prolonged brood care hypothesis. *Behavioral Ecology* 5: 245–253.
- Elgar, M.A. 1986. The establishment of foraging flocks in house sparrows: risk of predation and daily temperature. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 433–438.
- Elgar, M. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* 64: 13–33.
- Elgar, M.A. & Catterall, C.P. 1981. Flocking and predator surveillance in house sparrows: a test of an hypothesis. *Animal Behaviour* 29: 868–872.
- Elgar, M.A. & Catterall, C.P. 1982. Flock size and feeding efficiency in house sparrows. *Emu* 82: 109–111.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215–223.
- Endler, J.A. & Thery, M. 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. *American Naturalist* 148: 421–452.
- Ensminger, A.L. & Meikle, D.B. 2005. Effects of male kinship and agonistic behaviour on reproduction and odour preferences of female house mice, *Mus domesticus*. *Animal Behaviour* 69: 1147–1155.
- Erckmann, W.J. 1983. The evolution of polyandry in shorebirds: an evaluation of hypotheses. In: Wasser, S.K. (szerk.), *Social behavior of female vertebrates*. Academic Press, New York, pp. 113–168.

- Evans, M.R., Goldsmith, A.R. & Norris, S.R.A. 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 156–163.
- Fargallo, J.A., Laaksonen, T., Korpimäki, E. & Wakamatsu, K. 2007a. A melanin-based trait reflects environmental growth conditions of nestling male Eurasian kestrels. *Evolutionary Ecology* 21: 157–171.
- Fargallo, J.A., Martínez-Padilla, J., Toledano-Díaz, A., Santiago-Moreno, J. & Dávila, J.A. 2007b. Sex and testosterone effects on growth, immunity and melanin coloration of nestling Eurasian kestrels. *Journal of Animal Ecology* 76: 201–209.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1–15.
- Fernández-Juricic, E., Blumstein, D.T., Abrica, G., Manriquez, L., Adams, L.B., Adams, R., Daneshrad, M. & Rodriguez-Prieto, I. 2006. Relationships of anti-predator escape and post-escape responses with body mass and morphology: a comparative avian study. *Evolutionary Ecology Research* 8: 731–752.
- Figuerola, J. 1999. A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 1–18.
- Fisher, J. & Hinde, R.A. 1949. The opening of milk bottles by birds. *British Birds* 42: 347–357.
- Fishman, M.A. & Stone, L. 2004. Indiscriminate polyandry and male parental effort. *Bulletin of Mathematical Biology* 66: 47–63.
- Fitze, P.S. & Richner, H. 2002. Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. *Behavioral Ecology* 13 :401–407.
- Fleischer, R.C. 1983. A comparison of theoretical and electrophoretic assessments of genetic structure in populations of the house sparrow (*Passer domesticus*). *Evolution* 37: 1001–1009.
- Fleischer, R.C., Lowther, P.E. & Johnston, R.F. 1984. Natal dispersal in House Sparrows: possible causes and consequences. *Journal of Field Ornithology* 55: 444–456.
- Foerster, K., Valcu, M., Johnsen, A. & Kempenaers, B. 2006. A spatial genetic structure and effects of relatedness on mate choice in a wild bird population. *Molecular Ecology* 15: 4555–4567.
- Fokidis, H.B., Greiner, E.C. & Deviche, P. 2008. Interspecific variation in avian blood parasites and haematology associated with urbanization in a desert habitat. *Journal of Avian Biology* 39: 300–310.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H. & Pagel, M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *American Naturalist* 160: 712–726.
- French, S.S., Fokidis, H.B. & Moore, M.C. 2008. Variation in stress and innate immunity in the tree lizard (*Urosaurus ornatus*) across an urban–rural gradient. *Journal of Comparative Physiology B* 178: 997–1005.
- Galef, B.G., Jr. & Giraldeau, L.-A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour* 61: 3–15.
- Garamszegi, L.Z., Eens, M., Hurtrez-Boussès, S. & Møller, A.P. 2005. Testosterone, testes size and mating success in birds: a comparative study. *Hormones and Behavior* 47: 389–409.
- Garland, T., Harvey, P.H. & Ives, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41: 18–32.
- Gavett, A.P. & Wakeley, J.S. 1986. Blood constituents and their relation to diet in urban and rural house sparrows. *Condor* 88: 279–284.
- Germaine, S.S., Rosenstock, S.S., Schweinsburg, R.E. & Richardson, W.S. 1998. Relationships among breeding birds, habitat, and residential development in Greater Tucson, Arizona. *Ecological Applications* 8: 680–691.
- Giraldeau, L.-A. & Beauchamp, G. 1999. Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 102–106.
- Giraldeau, L.-A. & Caraco, T. 2000. Social foraging theory. Princeton, New Jersey.
- Giraldeau, L.-A. & Livoreil, B. 1998. Game theory and social foraging. In: Dugatkin, L.A. & Reeve, H.K. (szerk.) *Game theory and animal behavior*, Oxford University Press, p. 16–37.
- Giraldeau, L.-A., Hogan, J.A. & Clinchy, M.J. 1990. The payoffs to producing and scrounging: What happens when patches are divisible? *Ethology* 85: 132–146.
- Giraldeau, L.-A., Soos, C. & Beauchamp, G. 1994. A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34: 251–256.

- Godin, J.G.J. & McDonough, H.E. 2003. Predator preference for brightly colored males in the guppy: a viability cost for a sexually selected trait. *Behavioral Ecology* 14: 194–200.
- González, G., Sorci, G., Smith, L.C. & de Lope, F. 2001. Testosterone and sexual signalling in male House Sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 557–562.
- Gosler, A.G., Greenwood, J.J.D. & Perrins, C. 1995. Predation risk and the cost of being fat. *Nature* 377: 621–623.
- Götmark, F. 1999. The importance of non-reproductive functions of bird coloration, especially anti-predator adaptations. In: Adams, N. & Slotow, R. (szerk.) *Proceedings of the 22th International Ornithological Congress*, BirdLife South Africa, pp. 1706–1718.
- Götmark, F. & Hohlfält, A. 1995. Bright male plumage and predation risk in passerine birds: are males easier to detect than females? *Oikos* 74: 475–484.
- Götmark, F. & Post, P. 1996. Prey selection by sparrowhawks *Accipiter nisus*: relative predation risk for breeding passerine birds in relation to their size, ecology, and behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1559–1577.
- Götmark, F., Winkler, D.W. & Andersson, M. 1986. Flock-feeding on fish schools increases individual success in gulls. *Nature* 319: 589–591.
- Goudet, J. 1995. Fstat version 1.2: a computer program to calculate Fstatistics. *Journal of Heredity* 86: 485–486.
- Goudet, J., Perrin, N. & Waser, P. 2002. Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. *Molecular Ecology* 11: 1103–1114.
- Goymann, W., Moore, I.T., Scheuerlein, A., Hirschenhauser, K., Grafen, A. & Wingfield, J.C. 2004. Testosterone in tropical birds: effects of environmental and social factors. *American Naturalist* 164: 327–334.
- Grafen, A., Hails, R. 2002. *Modern statistics for the life sciences*. Oxford University Press.
- Grant Hokit, D. & Blaustein, A.R. 1997. The effects of kinship on interactions between tadpoles of *Rana cascadae*. *Ecology* 78: 1722–1735.
- Graul, W.D. 1973. Possible functions of head and breast markings in *Charadriinae*. *Wilson Bulletin* 85: 60–70.
- Graul, W.D. 1974. Adaptive aspects of the mountain plover social systems. *Living Bird* 11: 43–57.
- Greenberg, R. 1990. Ecological plasticity, neophobia and resource use in birds. *Studies in Avian Biology* 13: 431–437.
- Greenberg, R. 2003. The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In: Reader, S.M. & Laland, K.N. (szerk.) *Animal innovation*. Oxford University Press, pp. 175–196.
- Gregoire, A., Preault, M., Cezilly, F., Wood, M.J., Pradel, R. & Faivre, B. 2004. Stabilizing natural selection on the early expression of a secondary sexual trait in a passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1152–1156.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F. & Burke, T. 1999. Environmental determination of a sexually selected trait. *Nature* 400: 358–360.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F. & Thuman, K.A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* 11: 2195–2212.
- Griffith, S.C., Stewart, I.R.K., Dawson, D., Owens, I.P.F. & Burke TA (1999) Contrasting levels of extra-pair paternity in mainland and island populations of the house sparrow (*Passer domesticus*): is there an 'island effect'? *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 303–316.
- Griffith, S.C., Dawson, D.A., Jensen, H., Ockendon, N., Greig, C., Neumann, K. & Burke, T. 2007. Fourteen polymorphic microsatellite loci characterized in the house sparrow *Passer domesticus* (Passeridae, Aves). *Molecular Ecology Notes* 7: 333–336.
- Grønstøl, G.B. 1996. Aerobic components in the song-flight display of male lapwings *Vanellus vanellus* as cues in female choice. *Ardea* 84: 45–55.
- Gross, M.A. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 358–360.
- Ha, R.R., Bentzen, P., Marsh, J. & Ha J.C. 2003. Kinship and association in social foraging northwestern crows (*Corvus caurinus*). *Bird Behavior* 15: 65–75.

- Haase, E. & Schmedemann, R. 1992. Dose-dependent effect of testosterone on the induction of eclipse coloration in castrated wild mallard drakes (*Anas platyrhynchos* L.). *Canadian Journal of Zoology* 70: 428–431.
- Haase, E., Ito, S. & Wakamatsu, K. 1995. Influences of sex, castration, and androgens on the eumelanin and pheomelanin contents of different feathers in wild Mallards. *Pigment Cell Research* 8: 164–170.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I-II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1–16, 17–52.
- Harvey, P.H. & Pagel, M. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press.
- Harvey, P.H. & Nee, S. 1997. The phylogenetic foundations of behavioural ecology. In: Krebs, J.R. & Davies, N.B. (szerk.), *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell, pp. 334–349.
- Hatch, K.K. & Lefebvre, L. 1997. Does father know best? Social learning from kin and non-kin in juvenile ringdoves. *Behavioural Processes* 41: 1–10.
- Hayman, P., Marchant, J. & Prater, T. 1986. Shorebirds. An identification guide to the waders of the world. London: Helm.
- Hegner, R.E. & Wingfield., J.C. 1987. Social status and circulating levels of hormones in flocks of House Sparrows, *Passer domesticus*. *Ethology* 76: 1–14.
- Hein, W.K., Westneat, D.F. & Poston, J.P. 2003. Sex of opponent influences response to a potential status signal in house sparrows. *Animal Behaviour* 65: 1211–1221.
- Hildén, O. 1975. Breeding system of Temminck's stint *Calidris temminckii*. *Ornis Fennica* 52: 117–146.
- Hill, G.E. 2006. Female mate choice for ornamental coloration. In: Hill, G.E. & McGraw, K.J. (szerk.) *Bird coloration II. Function and evolution*. Harvard University Press, pp. 137–200.
- Hill, G.E. & Brawner, W.R. 1998. Melanin-based plumage coloration in the House Finch is unaffected by coccidial infection. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 1105–1109.
- Hill, G.E. & McGraw, K.J. 2003. Melanin, nutrition, and the lion's mane. *Science* 299: 660.
- Hill, G.E. & Montgomerie, R. 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. *Proceedings of the Royal Society of London B* 258: 47–52.
- Hirschenhauser, K., Winkler, H. & Oliveira, R.F. 2003. Comparative analysis of male androgen responsiveness to social environment in birds: the effects of mating system and paternal incubation. *Hormones and Behavior* 43: 508–519.
- Holmes, W.G. 1986. Kin recognition by phenotype matching in female Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour* 34: 38–47.
- Hong, L. & Page, S.E. 2004. Groups of diverse problem solvers can outperform groups of high-ability problem solvers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 16385–16389.
- Hötker, H. 2000. Intraspecific variation in size and density of avocet colonies: effects of nest-distances on hatching and breeding success. *Journal of Avian Biology* 31: 387–398.
- Houston, A.I. & Davies, N.B. 1985. The evolution of cooperation and life history in the dunnoek *Prunella modularis*. In: Sibly, R.M. & Smith, R.H. (szerk.) *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*, Blackwell Science, pp. 471–487.
- Houston, A.I. & McNamara, J.M. 1987. Singing to attract a mate – a stochastic dynamic game. *Journal of Theoretical Biology* 129: 57–68.
- Houston, A.I. & McNamara, J.M. 1988. Fighting for food: a dynamic version of the Hawk-Dove game. *Evolutionary Ecology* 2: 51–64.
- Houston, A.I. & McNamara, J.M. 1999. *Models of adaptive behaviour: an approach based on state*. Cambridge University Press.
- Houston, A.I., Székely, T., & McNamara, J.M. 2005. Conflict between parents over care. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 33–38.
- Huhta E., Rytönen, S. & Solonen, T. 2003. Plumage brightness of prey increases predation risk: An among-species comparison. *Ecology* 84: 1793–1799.
- Janssens, E., Dauwe, E.T., Pinxten, R., Bervoets, L., Blust, R. & Eens, M. 2003. Effects of heavy metal exposure on the condition and health of nestlings of the great tit (*Parus major*), a small songbird species. *Environmental Pollution* 126: 267–274.

- Jawor, J.M. 2000. Female dominance and aggressive behaviors in house sparrow flocks. *Auk* 117: 799–802.
- Jawor, J.M. & Breitwisch, R. 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk* 120: 249–265.
- Jehl, J.R., Jr. & Murray, B.G., Jr. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. In: Johnston, R.F. (szerk.) *Current ornithology*, vol. 3., Plenum Press, New York, pp. 1–86.
- Jenni, D.A. 1974. Evolution of polyandry in birds. *American Zoologist* 14: 129–144.
- Jensen, H., Sæther, B.-E., Ringsby, T.H., Tufto, J., Griffith, S.C. & Ellegren, H. 2004. Lifetime reproductive success in relation to morphology in the House Sparrow (*Passer domesticus*). *Journal of Animal Ecology* 73: 599–611.
- Johnson, C.A., Giraldeau, L.-A. & Grant J.W.A. 2001. The effect of handling time on interference among house sparrows foraging at different seed densities. *Behaviour* 138: 597–614.
- Johnston, J.P., Peach, W.J., Gregory, R.D. & White, S.A. 1997. Survival rates of tropical and temperate passerines: A Trinidadian perspective. *American Naturalist* 150: 771–789.
- Johnston, R.F. 1969. Aggressive foraging behavior in House Sparrows. *Auk* 86: 558–559.
- Johnstone R.A. & Norris K.J. 1993. Badges of status and the costs of aggression. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 127–134.
- Joseph, L., Lessa, E.P. & Christidis, L. 1999. Phylogeny and biogeography in the evolution of migration: shorebirds of the Charadrius complex. *Journal of Biogeography* 26: 329–342.
- Kalinoski, R. 1975. Intra- and interspecific aggression in House Finches and House Sparrows. *Condor* 77: 375–384.
- Kalinowski, S.T., Wagner, A.P. & Taper, M.L. 2006. ML-Relate: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6: 576–579.
- Kark, S., Iwaniuk, A., Schalimtzek, A. & Banker, E. 2007. Living in the city: can anyone become an ‘urban exploiter’? *Journal of Biogeography* 34: 638–651.
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M.W. & Lotem, A. 2008. Early experience affects producer-scrounger foraging tendencies in the house sparrow. *Animal Behaviour* 75: 1465–1472.
- Keenleyside, M.H.A. & Mackereth, R.W. 1992. Effects of loss of male parent on brood survival in a biparental cichlid fish. *Environmental Biology of Fishes* 34: 207–212.
- Kelcey, J.G. & Rheinwald, G. 2005. *Birds in European Cities*. Ginster Verlag.
- Kellam, J.S., Wingfield, J.C. & Lucas, J.R. 2004. Nonbreeding season pairing behavior and the annual cycle of testosterone in male and female downy woodpeckers, *Picoides pubescens*. *Hormones and Behavior* 46: 703–714.
- Kelly, J.P., Warnock, N., Page, G.W. & Weathers, W.W. 2002. Effects of weather on daily body mass regulation in wintering dunlin. *Journal of Experimental Biology* 205: 109–120.
- Ketterson, E.D. & Nolan, V., Jr. 1994. Male parental behavior in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 601–628.
- Kimball, R.T. 2006. Hormonal control of coloration. In: Hill, G.E. & McGraw, K.J. (szerk.) *Bird coloration I. Mechanisms and measurements*. Harvard University Press, pp. 137–200.
- Kimball, R.T. & Ligon, J.D. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *American Naturalist* 154: 182–193.
- King, J.R. 1974. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. In: Paynter, R.A., Jr. (szerk.) *Avian energetics*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, pp. 4–85.
- Komdeur, J. 1994. The Effect of Kinship on Helping in the Cooperative Breeding Seychelles Warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Proceedings of the Royal Society London B* 256: 47–52.
- Komdeur, J. & Hatchwell, B.J. 1999. Kin recognition: function and mechanism in avian societies. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 237–241.
- Koops, M.A. & Giraldeau, L.-A. 1996. Producer-scrounger foraging games in starlings: a test of mean-maximizing and risk-minimizing foraging models. *Animal Behaviour* 51: 773–783.
- Kosztolányi, A., Székely, T., Cuthill, I.C., Yilmaz, K.T. & Berberoglu, S. 2006. The influence of habitat on brood-rearing behavior in the Kentish plover. *Journal of Animal Ecology* 75: 257–265.
- Kotiaho, J.S. 2001. Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biological Reviews* 76: 365–376.

- Krakauer, A.H. 2005. Kin selection and cooperative courtship in wild turkeys. *Nature* 434: 69–72.
- Krause, J. & Ruxton, G.D. 2002. *Living in Groups*. Oxford University Press.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1993. *An introduction to behavioural ecology*, 3rd edition. Wiley-Blackwell.
- Krebs, J.R., Macroberts, M.H. & Cullen, J.M. 1972. Flocking and feeding in the great tit *Parus major* - an experimental study. *Ibis* 114: 507–530.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Laland, K.N. & Reader, S.M. 1999. Foraging innovation in the guppy. *Animal Behaviour* 57: 331–340.
- Laughlin, P.R., Hatch, E.C., Silver, J.S. & Boh, L. 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.
- Lebigre, C., Alatalo, R.V., Forss, H.E. & Siitari, H. 2008. Low levels of relatedness on black grouse leks despite male philopatry. *Molecular Ecology* 20: 4512–4521.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67–118.
- 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: 747–752.
- Lendvai, A.Z., Kis, J., Székely, T. & Cuthill, I.C. 2004. An investigation of mate choice based on manipulation of multiple ornaments in Kentish Plovers. *Animal Behaviour* 67: 703–709.
- Lessells, C.M. 1999. Sexual conflict in animals. In: Keller, L. (szerk.) *Levels of selection in evolution*. Princeton University Press, pp. 75–99.
- Ligon, J.D. 1999. *The evolution of avian breeding systems*. Oxford University Press.
- Liker, A. 2002. Az állatok jelzésrendszereinek evolúciója. In: Barta, Z., Liker, A. & Székely, T. (szerk.) *Viselkedésökológia. Modern irányzatok*. Osiris Kiadó, pp. 71 – 96.
- Liker, A. & Barta, Z. 2001. Male badge size predicts dominance against females in house sparrows. *Condor* 103: 151–157.
- Liker, A. & Székely, T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution* 59: 890–897.
- 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.
- Lindenfors, P. & Tullberg, B.S. 1999. Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 64: 413–447.
- Lindström, K.M., Hasselquist, D. & Wikelski, M. 2005. House sparrows (*Passer domesticus*) adjust their social status position to their physiological costs. *Hormones and Behavior* 48: 311 – 320.
- Lukas, D., Reynolds, V., Boesch, C. & Vigilant, L. 2005. To what extent does living in a group mean living with kin? *Molecular Ecology* 14: 2181–2196.
- Maclean, G.L. 1972. Clutch size and evolution in the *Charadrii*. *Auk* 89: 299–324.
- MacLeod, R., Barnett, P., Clark, J. & Cresswell, W. 2006. Mass-dependent predation risk as a mechanism for house sparrow declines? *Biology Letters* 2: 43–46.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 1992. *MacClade: analysis of phylogeny and character evolution, version 3.0*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Maklakov, A.A. 2008. Sex difference in life span affected by female birth rate in modern humans. *Evolution and Human Behavior* 29: 444–449.
- Manly, B.F.J. 1991. Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall, London.
- Marchant, S. & Higgins, P. J. (szerk.) 1993. *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds*, vol. 2. Oxford University Press.
- Marchetti, K. 1993. Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in species divergence. *Nature* 362: 149–152.
- Martin, L.B. II. & Fitzgerald, L. 2005. A taste for novelty in invading house sparrows, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology* 16: 702–707.
- Martin, T.E., Clobert, J. & Anderson, D.R. 1995. Return rates in studies of life history evolution: are biases large? *J. Appl. Stat.* 22: 863–875.

- Marzluff, J.M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds. In: Marzluff, J.M., Bowman, R. & Donnelly, R. (szerk.) *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Kluwer Academic Press, pp. 19–47.
- Marzluff, J.M. & Heinrich, B. 1991. Foraging by common ravens in the presence and absence of territory holders: an experimental analysis of social foraging. *Animal Behaviour* 42: 755–770.
- Marzluff, J.M., Bowman, R. & Donnelly, R. 2001. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. In: Marzluff, J.M., Bowman, R. & Donnelly, R. (szerk.) *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Kluwer Academic Press, pp. 1–17.
- Mason, J.R. & Reidinger, R.F. Jr. 1981. Effects of social facilitation and observational learning on feeding behaviour of the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Auk* 98: 778–784.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. & Harper, D.G.C. 1988. The evolution of aggression - can selection generate variability? *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 319: 557–570.
- Mayr, E. 1939. The sex ratio in wild birds. *American Naturalist* 73: 156–179.
- McElligott, A.G. & Hayden, T.J. 2000. Lifetime mating success, sexual selection and life history of fallow bucks (*Dama dama*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 203–210.
- McGraw, K.J. 2006. Mechanics of melanin-based coloration. In: Hill, G.E. & McGraw, K.J. (szerk.) *Bird coloration I. Mechanisms and measurements*. Harvard University Press, pp 243–294.
- McGraw, K.J. & Hill, G.E. 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1525–1531.
- McGraw, K.J., Vonnegut, E.A., Dale, J. & Hauber, M.E. 2002. Different plumage colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental coloration. *Journal of Experimental Biology* 205: 3747–3755.
- McGraw, K.J., Wakamatsu, K., Ito, S., Nolan, P.M., Jouventin, P., Dobson, F.S., Austic, R.E., Safran, R.J., Stefferman, L.M., Hill, G.E. & Parker, R.S. 2004. You can't judge a pigment by its color: carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins, and domestic chickens. *Condor* 106: 390–395.
- McNamara, J.M., Székely, T., Webb, J.N. & Houston, A.I. (2000) A dynamic game-theoretic model of parental care. *Journal of Theoretical Biology* 205: 605–623.
- McNaught, M.K. & Owens, I.P.F. 2002. Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light environment? *Journal of Evolutionary Biology* 15: 505–514.
- Melis, A.P., Hare, B. & Tomasello, M. 2006. Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science* 311: 1297–1300.
- Mennechez, G. & Clergeau, P. 2006. Effect of urbanization on habitat generalists: starlings not so flexible? *Acta Oecologica* 30: 182–191.
- Milligan, B.G. 2003. Maximum-likelihood estimation of relatedness. *Genetics* 163: 1153–1167.
- Møller, A.P. 1987. Variation in badge size in male House Sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signalling. *Animal Behaviour* 35: 1637–1644.
- 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.
- Møller, A.P. & Birkhead, T.R. 1993. Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 361–368.
- Møller, A.P. & Erritzøe, J. 1992. Acquisition of breeding coloration depends on badge size in male House Sparrows *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 271–277.
- Møller, A.P. & Jennions, M.D. 2002. How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia* 132: 492–500.
- Monaghan, P. & Nager, R.G. 1997. Why don't birds lay more eggs? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 270–274.
- Moore, S.L. & Wilson, K. 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* 297: 2015–2018.
- Moreno-Rueda, G. 2003. The capacity to escape from predators in *Passer domesticus*: an experimental study. *Journal of Ornithology* 144: 438–444.
- Motulsky, H. 1995. *Intuitive biostatistics*. Oxford University Press.

- Nager, R.G., Monaghan, P. & Houston, D.C. 2001. The cost of egg production: increased egg production reduces future fitness in gulls. *Journal of Avian Biology* 32: 159–166.
- Nakagawa, S., Ockendon, N., Gillespie, D.O.S., Hatchwell, B.J. & Burke, T. 2007. Assessing the function of house sparrows' bib size using a flexible meta-analysis method. *Behavioral Ecology* 18: 831–840.
- Navarro, C., Marzal, A., de Lope, F. & Møller, A.P. 2003. Dynamics of an immune response in house sparrows *Passer domesticus* in relation to time of day, body condition and blood parasite infection. *Oikos* 101: 291–298.
- Neumann, K. & Wetton, K. 1996. Highly polymorphic microsatellites in the house sparrow *Passer domesticus*. *Molecular Ecology* 5: 307–309.
- Newton, I. 1986. *The sparrowhawk*. T. & A. D. Poyser.
- Orians, G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist* 103: 589–603.
- Oring, L.W. 1986. Avian polyandry. In: Johnstone, R.F. (szerk.) *Current ornithology*, vol. 3., Plenum Press, pp. 309–351.
- Oring, L.W. & Knudson, M.L. 1972. Monogamy and polyandry in the spotted sandpiper. *Living Bird* 11: 59–73.
- Orme, C.D.L., Davies, R.G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V.A., Webster, A.J., Ding, T.-S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., & Owens, I.P.F. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436: 1016–1019.
- Ots, I., Murumägi, A. & Hõrak, P. 1998. Haematological health state indices of reproducing Great Tits: methodology and sources of natural variation. *Functional Ecology* 12: 700–707.
- Owens, I.P.F. & Bennett, P.M. 1994. Mortality costs of parental care and sexual dimorphism in birds. *Proceedings of the Royal Society London B* 257: 1–8.
- Owens, I.P.F. & Bennett, P.M. 1997. Variation in mating system among birds: ecological basis revealed by hierarchical comparative analysis of mate desertion. *Proceedings of the Royal Society London B* 264: 1103–1110.
- Owens, I.P.F. & Hartley, I.R. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of the Royal Society London B* 265: 397–407.
- Owens, I.P.F., Burke, T. & Thompson, D.B.A. 1994. Extraordinary sex roles in the Eurasian dotterel: female mating arenas, female-female competition, and female choice. *American Naturalist* 144: 76–100.
- Pagel, M.D. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877–884.
- Palleroni, A., Miller, C.T., Hauser, M. & Marler, P. 2005. Prey plumage adaptation against falcon attack. *Nature* 434: 973–974.
- Parker, G.A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In: Blum, M.S. & Blum, N.A. (szerk.) *Sexual selection and reproductive competition in insects*, Academic Press, New York, pp. 123–166.
- Parker, G.A. 1982. Phenotype-limited evolutionary stable strategies. In: King's College Sociobiology Group (szerk.) *Current problems in sociobiology*, Cambridge University Press, pp. 173–201.
- Parker, P.G., Waite, T.A., Heinrich, B. & Marzluff, J.M. 1994. Do common ravens share ephemeral food resources with kin? DNA fingerprinting evidence. *Animal Behaviour* 48: 1085–1093.
- Parmelee, D.F. & Payne, R.B. 1973. On multiple broods and the breeding strategy of Arctic sanderlings. *Ibis* 115: 218–226.
- Partecke, J., Van't Hof, T.J. & Gwinner, E. 2005. Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology* 36: 295–305.
- Payne, R.B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs* No. 33.
- Perrins, C. (szerk.) 1998. *The complete birds of the Western Palearctic on CD-ROM*, version 1., Oxford University Press.
- Peters, A., Astheimer, L.B., Boland, C.R.J. & Cockburn, A. 2000. Testosterone is involved in acquisition and maintenance of sexually selected male plumage in superb fairy-wrens, *Malurus cyaneus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 438–445.
- Petrie, M., Krupa, A. & Burke, T. 1999. Peacocks lek with relatives even in the absence of social and environmental cues. *Nature* 401: 155–157.

- Pfeffer, K., Fritz, J. & Kotrschal, K. 2002. Hormonal correlates of being an innovative greylag goose, *Anser anser*. *Animal Behaviour* 63:687–695.
- Pierotti, R. & Annett, C. 2001. The ecology of western gulls in habitats varying in degree of urban influence. In: Marzluff, J.M., Bowman, R. & Donnelly, R. (szerk.) *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Kluwer Academic Press, pp. 307–329.
- Piersma, T. & Ramenofsky, M. 1998. Long-term decreases of corticosterone in captive migrant shorebirds that maintain seasonal mass and moult cycles. *Journal of Avian Biology* 29: 97–104.
- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M. 2000. *Mixed-effects models in S and S-plus*. Springer.
- Pinowski, J., Romanowski, J., Barkowska, M., Sawicka-Kapusta, K., Kaminski, P. & Kruszewicz, A.G. 1993. Lead and cadmium in relation to body weight and mortality of the house sparrow *Passer domesticus* and tree sparrow *Passer montanus* nestlings. *Acta Ornithologica* 28: 63–68.
- Pitcher, T.J., Magurran, A.E. & Winfield, I.J. 1982. Fish in larger shoals find food faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 149–151.
- Poston, J.P., Hasselquist, D., Stewart, I.R.K. & Westneat, D.F. 2005. Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. *Animal Behaviour* 70: 1171–1181.
- Pravosudova, E.V., Grubb, T.C. Jr. & Parker, P.G. 2001. The influence of kinship on nutritional condition and aggression levels in winter social groups of Tufted Titmice. *Condor* 103: 821–828.
- Promislow, D.E.L. 1992. Costs of sexual selection in natural-populations of mammals. *Proceedings of the Royal Society London B* 247: 203–210.
- Promislow, D.E.L. 2003. Mate choice, sexual conflict, and evolution of senescence. *Behaviour Genetics* 33: 191–201.
- Promislow, D.E.L., Montgomerie, R. & Martin, T.E. 1992. Mortality costs of sexual dimorphism in birds. *Proceedings of the Royal Society London B* 250: 143–150.
- Promislow, D.E.L., Montgomerie, R. & Martin, T.E. 1994. Sexual selection and survival in north-american waterfowl. *Evolution* 48: 2045–2050.
- Purvis, A. & Rambaut, A. 1995. *Comparative analysis by independent contrasts (CAIC)*, version 2. Oxford University.
- Queller, D.C. 1994. Genetic relatedness in viscous populations. *Evolutionary Ecology* 8: 70–73.
- Queller, D.C. 1997. Why do females care more than males? *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 1555–1557.
- Queller, D.C. & Strassmann, J.E. 1998. Kin selection and social insects. *Bioscience* 48: 165–175.
- R Development Core Team 2008. *R: A language and environment for statistical computing, reference index version 2.8.1*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL: <http://www.R-project.org>
- Reader, S.M. & Laland, K.N. 2000. Diffusion of foraging innovations in the guppy. *Animal Behaviour* 60: 175–180.
- Reader, S.M. & Laland, K.N. 2001. Primate innovation: sex, age and social rank differences. *International Journal of Primatology* 22: 787–805.
- Reader, S.M. & Laland, K.N. 2003. Animal innovation: an introduction. In: Reader, S.M. & Laland, K.N. (szerk.) *Animal innovation*. Oxford University Press, pp. 3–35.
- Reynolds, J.D. 1987. Mating system and nesting biology of the red-necked phalarope *Phalaropus lobatus*: what constrains polyandry? *Ibis* 129: 225–242.
- Reynolds, J.D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68–72.
- Reynolds, J.D. & Székely, T. 1997. The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology and sexual selection. *Behavioral Ecology* 8:126–134.
- Richner, H. 1989. Habitat-specific growth and fitness in carrion crows (*Corvus corone corone*). *Journal of Animal Ecology* 58: 427–440.
- Ricklefs, R.E. 1974. Energetics of reproduction in birds. In: Paynter, R.E. (szerk.), *Synposium on avian energetics*. Publ. Nuttall Ornithol. Club, no. 15, pp. 152–292.
- Ricklefs, R.E. 1977. Composition of eggs of several bird species. *Auk* 94: 350–356.
- Roff, D.A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Rohwer, S. 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution* 29: 593–610.

- Rohwer, S. & Ewald, P.W. 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signalling system. *Evolution* 35: 441–454.
- Ross, H.A. 1979. Multiple clutches and shorebird egg and body weight. *American Naturalist* 113: 618–622.
- Rossiter, S.J., Jones, G., Ransome, R.D. & Barratt, E.M. 2002. Relatedness structure and kin-biased foraging in the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 51: 510–518.
- Roulin, A. & Dijkstra, C. 2003. Genetic and environmental components of variation in eumelanin and pheomelanin sex-traits in the barn owl. *Heredity* 90: 359–364.
- Roulin, A., Riols, C., Dijkstra, C. & Ducrest, A-L. 2001. Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology* 12: 103–110.
- Roulin, A., Müller, W., Sasvári, L., Dijkstra, C., Ducrest, A.L., Riols, C., Wink, M. & Lubjuhn, T. 2004. Extra-pair paternity, testes size and testosterone level in relation to colour polymorphism in the barn owl *Tyto alba*. *Journal of Avian Biology* 35: 492–500.
- Ruiz, G., Rosenmann, M., Novoa, F.F. & Sabat, P. 2002. Hematological parameters and stress index in rufous-collared sparrows dwelling in urban environments. *Condor* 104: 162–166.
- Russell, A.F. & Hatchwell, B.J. 2001. Experimental evidence for kin-biased helping in a cooperatively breeding vertebrate. *Proceedings of the Royal Society London B* 268: 2169–2174.
- Ryer, C.H. & Olla, B.L. 1992. Social mechanisms facilitating exploitation of spatially variable ephemeral food patches in a pelagic marine fish. *Animal Behaviour* 44: 69–74.
- Sæther, B-E. 1989. Survival rates in relation to body weight in European birds. *Ornis Scandinavica* 20: 13–21.
- Sasvári, L. 1985. Keypeck conditioning with reinforcements in two different locations in thrush, tit and sparrow species. *Behavioural Processes* 11: 245–252.
- Savalli, U.M. 1995. The evolution of bird coloration and plumage elaboration. A review of hypotheses. *Current Ornithology* 12: 141–190.
- Schoech, S.J. & Bowman, R. 2003. Does differential access to protein influence differences in timing of breeding of Florida scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*) in suburban and wildland habitats? *Auk* 120: 1114–1127.
- Schulte-Hostedde, A.I., Zinner, B., Millar, J.S. & Hickling, G.J. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86: 155–163.
- Schwegmeyer, P.L., St Clair, R.C., Moodie, J.D., Lamey, T.C., Schnell, G.D. & Moodie, M.N. 1999. Species differences in male parental care in birds: a reexamination of correlates with paternity. *Auk* 116: 487–503.
- Scion Corporation 2000. *Scion Image*, Release Beta 4.0.2. Maryland.
- Seed, A.M., Clayton, N.S. & Emery, N.J. 2008. Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 275:1421–1429
- Seibt, U. & Wickler, W. 2006. Individuality in problem solving: string pulling in two carduelis species (Aves: Passeriformes). *Ethology* 112: 493–502.
- Senar, J.C. 1999. Plumage coloration as a signal of social status. In: Adams, N. & Slotow, R. (szerk.) *Proceedings of the 22th International Ornithological Congress*, BirdLife South Africa, pp. 1669–1686.
- Senar, J.C., Doménech, J. & Uribe, F. 2002. Great tits (*Parus major*) reduce body mass in response to wing area reduction: a field experiment. *Behavioral Ecology* 13: 725–727.
- Sharp, S.P., McGowan, A., Wood, M.J. & Hatchwell, B.J. 2005. Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature* 434: 1127–1130.
- Shochat, E. 2004. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos* 106: 622–626.
- Shochat, E., Warren, P.S., Faeth, S.H., McIntyre, N.E. & Hope, D. 2006. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 186–191.
- Shorey, L., Pieltney, S., Stone, J. & Höglund, J. 2000. Fine-scale genetic structuring on *Manacus manacus* leks. *Nature* 408: 352–353.
- Sibley, C.G. & Ahlquist, J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale University Press.
- Silver, R., Andrews, H. & Ball, G.F. 1985. Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies. *Integrative and Comparative Biology* 25: 823–840.

- Sklepkovych, B. 1997. The influence of kinship on foraging competition in Siberian jays. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 40: 287–296.
- 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.
- Sol, D., Santos, D.M., Garcia, J. & Cuadrado, M. 1998. Competition for food in urban pigeons: the cost of being juvenile. *Condor* 100: 298–304.
- Sol, D., Timmermans, S. & Lefebvre, L. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour* 63: 495–502.
- Solberg, E.J. & Ringsby, T.H. 1997. Does male badge size signal status in small island populations of House Sparrows, *Passer domesticus*? *Ethology* 103: 177–186.
- Sorace, A. 2002. High density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance. *Ornis Fennica* 79: 60–71.
- Stankowich, T. & Blumstein, D. T. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 2627–34.
- Starck, J.M. & Ricklefs, R.E. 1998. *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press.
- Steele, W.K. & Hockey, P.A.R. 1995. Factors influencing rate and success of intraspecific kleptoparasitism among Kelp Gulls (*Larus dominicanus*). *Auk* 112: 847–859.
- Stephens, D.W. 1981 The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour* 29: 628–629.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stöwe, M. & Kotrschal, K. 2007. Behavioural phenotypes may determine whether social context facilitates or delays novel object exploration in ravens (*Corvus corax*). *Journal of Ornithology* 148: 179–184.
- Stöwe, M., Bugnyar, T., Heinrich, B. & Kotrschal, K. 2006. Effects of group size on approach to novel objects in ravens (*Corvus corax*). *Ethology* 112:1079–1088.
- Summers-Smith, J.D. 1963. *The House Sparrow*. W Collins & Sons, London.
- Swaih, K.M. & Sansur, R. 2006. Monitoring urban heavy metal pollution using the house sparrow (*Passer domesticus*). *Journal of Environmental Monitoring* 8: 209–213.
- Székely, T. & Reynolds, J.D. 1995. Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society of London B* 262:57–64.
- Székely, T., Moore, A.J. & Komdeur J. (szerk.) 2010. *Social behaviour: genes, ecology and evolution*. Cambridge University Press.
- Székely, T., Reynolds, J.D. & Figuerola, J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcid: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54: 1404–1413.
- Székely, T., Webb, J.N. & Cuthill, I.C. 2000. Mating patterns, sexual selection and parental care: an integral approach. In: Appolonio, M., Festa-Bianchet, M. & Mainardi, M. (szerk.) *Vertebrate mating systems*, World Scientific, Singapore, pp. 159–185.
- Szulkin, M. & Sheldon, B.C. 2008. Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society London B* 275: 703–711.
- Taylor, P.D. 1992a. Altruism in viscous population – an inclusive fitness model. *Evolutionary Ecology* 6: 352–356.
- Taylor, P.D. 1992b. Inclusive fitness in a homogeneous environment *Proceedings of the Royal Society London B* 249: 299–302.
- Temrin, H. & Tullberg, B.S. 1995. A phylogenetic analysis of the evolution of mating systems in relation to altricial and precocial young. *Behavioral Ecology* 6: 296–307.
- Theimer, T.C. 1987. The effect of seed dispersion on the foraging success of dominant and subordinate dark-eyed juncos *Junco hyemalis*. *Animal Behaviour* 35: 1883–1890.
- Thomas, G.H. & Székely, T. 2005. Evolutionary pathways in shorebird breeding systems: sexual conflict, parental care, and chick development. *Evolution* 59: 2222–2230.
- Thomas, G.H., Székely, T. & Reynolds, J.D. 2007. Sexual conflict and the evolution of breeding systems in shorebirds. *Advances in the Study of Behavior* 37: 279–342.
- Thomas, G.H., Wills, M.A. & Székely, T. 2004. A supertree approach to shorebird phylogeny. *BMC Evolutionary Biology* 4: Nr. 28.

- Thomas, R.J. 2002a. Seasonal changes in the nocturnal singing routines of common nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis* 144: 105–112.
- Thomas, R.J. 2002b. The costs of singing in nightingales. *Animal Behaviour* 63: 959–966.
- Thomas, R.J. & Cuthill, I.C. 2002. Body mass regulation and the daily singing routines of European robins. *Animal Behaviour* 63: 285–295.
- Tibbetts, E.A. 2002. Visual signals of individual identity in the paper wasp *Polistes fuscatus*. *Proceedings of the Royal Society London B*, 269: 1423–1428.
- Török, J., Hegyi, G. & Garamszegi, L.Z. 2003. Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behavioral Ecology* 14: 382–388.
- 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.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (szerk.) *Sexual selection and the descent of man 1871–1971*. Aldine, Chicago, pp. 136–179.
- Trivers, R.L. 1985. *Social evolution*. Benjamin/Cummings Publishing Company.
- Tufvesson, M., Tufvesson, B. von Schantz, T. Johansson, K. & M. Wilhelmson. 1999. Selection for sexual male characters and their effects on other fitness related traits in white leghorn chickens. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 116: 127–138.
- Turner, E.R.A. 1965. Social feeding in birds. *Behaviour* 24: 1–46.
- Veiga, J.P. 1993. Badge size, phenotypic quality and reproductive success in the House Sparrow: a study of honest advertisement. *Evolution* 47: 1161–1170.
- Veiga, J.P. 1995. Honest signaling and the survival cost of badges in the House Sparrow. *Evolution* 49: 570–572.
- Verbeek, N.A. & Butler, R.W. 1999. Northwestern Crow (*Corvus caurinus*). In: Poole, A. (szerk.) *The Birds of North America Online*, Cornell Lab of Ornithology.
- Verner, J. & Willson, M.F. 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology* 47: 143–147.
- Vincent, K.E. 2005. *Investigating the causes of the decline of the urban house sparrow *Passer domesticus* population in Britain*. PhD thesis, De Montfort University, Leicester.
- Walls, S.C. & Roudebush, R.E. 1991. Reduced aggression toward siblings as evidence of kin recognition in cannibalistic salamanders. *American Naturalist* 138: 1027–1038.
- Walsberg, G.E. 1982. Coat color, solar heat gain, and conspicuousness in the Phainopepla. *Auk* 99: 495–502.
- Watson, J.R. 1970. Dominance-subordination in caged groups of House Sparrows. *Wilson Bulletin* 82: 268–278.
- Webster, S.J. & Lefebvre, L. 2001. Problem solving and neophobia in a columbiform–passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour* 62: 23–32.
- Weiss, B.M. & Kotrschal, K. 2004. Effects of passive social support in juvenile Greylag geese (*Anser anser*): A study from fledging to adulthood. *Ethology* 110: 429–444.
- West, S.A., Pen, I. & Griffin, A.S. 2002. Cooperation and competition between relatives. *Science* 296: 72–75.
- White, G.C. & Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120–139.
- Whitehead, H. 2007. *Socprog 2.3: programs for analysing social structure*. Dalhousie University, Halifax.
- Whitfield, D.P. 1986 Plumage variability and territoriality in breeding turnstone *Arenaria interpres*: status signalling or individual recognition? *Animal Behaviour* 34: 1471–1482.
- Whittingham, L.A. & Dunn, P.O. 1998. Male parental effort and paternity in a variable mating system. *Animal Behaviour* 55: 629–640.
- Whittingham, L.A., Sheldon, F.H. & Emlen, S.T. 2000. Molecular phylogeny of jacanas and its implications for morphologic and biogeographic evolution. *Auk* 117: 22–32.
- Wiley, H. 1991. Both high- and low-ranking white-throated sparrows find novel locations of food. *Auk* 108: 8–15.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press.

- Wingfield, J.C., Ball, G.F., Duffy, A.M. Jr., Hegner, R.E. & Ramenofsky, M. 1987. Testosterone and aggression in birds. *American Scientist* 75: 602–608.
- Wingfield, J.C., Hegner, R.E., Dufty, A.M. Jr. & Ball, G.F. 1990. The ‘challenge hypothesis’: theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems and breeding strategies. *American Naturalist* 136: 829–846.
- Witter, M.S., Cuthill, I.C & Bonser, R.H.C. 1994. Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour* 48: 201–222.
- Wolf, B.O. & Walsberg, G.E. 1996. Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsite selection. *Ecology* 77: 2228–2236.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*. 53: 205–214.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*. 67: 603–605.
- Zerba, E., Dana, A.N. & Lucia, M.A. 1999. The influence of wind and locomotor activity on surface temperature and energy expenditure of the eastern house finch (*Carpodacus mexicanus*) during cold stress. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 265–276.

Függelék

1. függelék A házi verebek genotipizálására használt mikroszatellit lokuszok allélszáma, az allélok mérete és gyakorisága (az összes genotipizált madár adata alapján; 8. és 9. fejezet).

	<i>Pdo1</i>	<i>Pdo2</i>	<i>Pdo3</i>	<i>Pdo5</i>	<i>Pdo8</i>	<i>Pdo9</i>	<i>Mcyu4</i>
Allélok száma	18	18	15	20	18	18	15
Allél méret	154	169	109	203	189	369	177
(gyakoriság)	(0.124)	(0.021)	(0.003)	(0.145)	(0.005)	(0.003)	(0.008)
	158	171	113	205	193	372	179
	(0.003)	(0.015)	(0.023)	(0.008)	(0.008)	(0.003)	(0.176)
	166	173	117	218	195	375	181
	(0.005)	(0.015)	(0.013)	(0.003)	(0.145)	(0.092)	(0.008)
	168	177	121	224	197	378	183
	(0.008)	(0.023)	(0.056)	(0.005)	(0.018)	(0.239)	(0.066)
	172	179	125	226	199	381	185
	(0.041)	(0.003)	(0.084)	(0.031)	(0.233)	(0.015)	(0.003)
	174	181	129	228	201	384	187
	(0.305)	(0.010)	(0.142)	(0.008)	(0.054)	(0.023)	(0.059)
	178	183	133	230	204	387	189
	(0.003)	(0.097)	(0.157)	(0.020)	(0.005)	(0.074)	(0.107)
	180	185	137	233	208	390	191
	(0.013)	(0.045)	(0.122)	(0.013)	(0.026)	(0.156)	(0.074)
	182	187	141	235	210	393	193
	(0.013)	(0.204)	(0.137)	(0.013)	(0.132)	(0.036)	(0.084)
	184	189	146	237	212	396	195
	(0.140)	(0.075)	(0.074)	(0.013)	(0.045)	(0.036)	(0.117)
	186	191	150	239	216	402	197
	(0.036)	(0.118)	(0.058)	(0.084)	(0.003)	(0.015)	(0.100)
	188	193	154	241	218	405	199
	(0.091)	(0.036)	(0.048)	(0.003)	(0.003)	(0.026)	(0.153)
	190	195	159	243	220	409	201
	(0.008)	(0.015)	(0.043)	(0.074)	(0.013)	(0.239)	(0.038)
	192	197	163	245	222	414	205
	(0.099)	(0.003)	(0.031)	(0.117)	(0.008)	(0.008)	(0.005)
	194	199	167	247	224	417	207
	(0.051)	(0.003)	(0.010)	(0.240)	(0.023)	(0.008)	(0.003)
	196	201		249	226	420	
	(0.038)	(0.037)		(0.107)	(0.020)	(0.010)	
	198	203		251	228	423	
	(0.020)	(0.008)		(0.069)	(0.003)	(0.008)	
	208	205		253	230	426	
	(0.005)	(0.005)		(0.038)	(0.003)	(0.010)	
		NULL		255	NULL		
		(0.269)		(0.008)	(0.257)		
				259			
				(0.003)			

2. függelék A 13. fejezet vizsgálatában szereplő fogási helyek adatai.

Városi helyek:

1. Budapest, SZIE ÁOK kampusz (BU; 47°30' É, 19°04' K): Budapest belvárosa (Rottenbiller út). A fogási hely szinte teljesen beépített, főként nagy, 3-4 emeletes épületek találhatók a környéken. A növényzet kevés, főként az utak szélén álló fákra és néhány elszórtan található kisebb tér fáira-bokraira korlátozódik. A környéken sok, folyamatosan nagy forgalmú út található. 1997. és 2001. között 36 madarat fogtunk (22 hím és 14 tojó; mérte: LA, LÁZ és TCs).

2. Budapest, Állatkert (BZ; 47°31' É, 19°04' K): Budapest központi részén található. A terület egy része parkosított (füves területek, őshonos és betelepített fák és cserjék csoportjai), más részét épületek és utak borítják. Az állatkertet egyik oldalról egy nagy park (Városliget), többi részén pedig beépített területek határolják. A környező utak nagy forgalmúak. 2000. és 2003. között 128 madarat fogtunk (87 hím és 41 tojó; mérte: LA, LÁZ és TCs).

3. Veszprém, PE kampusz (VU; 47°05' É, 17°53' K): A város délkeleti részében található, családi házakból és kertekből valamint 2-3 emeletes tömbházakból álló lakóövezetben. Néhány kisebb parkosított terület, kevés nagy forgalmú út, valamint sok kisebb forgalmú utca található a közelben. 2005. és 2006. között 85 madarat fogtunk (48 hím és 37 tojó; mérte: LA).

Szuburbán helyek:

4. Veszprém, Állatkert (VZ; 47°05' É, 17°54' K): Veszprém nyugati szélén fekszik. Parkos terület, amelyet egyik oldalról lakóházak határolnak, a többi részén pedig erdővel és füves területtel határos. Az Állatkert területének nagy részét örökzöld és lombhullató fák álló erdőfoltok illetve füves területek borítják, ezek között találhatók a látogatók által használt utak és az épületek. A környéken néhány forgalmasabb és több kis forgalmú út és utca van. 2004. és 2006. között 384 madarat fogtunk a vizsgálatban használt periódusban (215 hím és 169 tojó; mérte: LA).

5. Dunakeszi, Versenyló Telep (D; 47°37' É, 19°09' K): Dunakeszi délkeleti szélén található, egész évben lovak tartására használt terület. Két oldalán lakóövezethez kapcsolódik (főként kertes családi házak), a másik két oldalán pedig nagy füves területek és mezőgazdasági területek övezik. A telep nagy részét gyepek és kisebb erdőfoltok foglalják el, szétszórva találhatók egyszintes épületek (főként istállók valamint néhány lakóépület). A telep területén csak kis forgalmú földutak vannak, míg a környező lakóövezetben mérsékelt forgalmú utcák találhatók. 2002. és 2003. között 198 madarat fogtunk (113 hím és 85 tojó; mérte: LÁZ).

Vidéki helyek:

6. Üllő, SZIE ÁOK Kísérleti Telep (Ü; 47°21' É, 19°19' K): A telep kb. 10 km-re található Üllőtől, főként állattartás folyik a területen (ló, szarvasmarha). A telep területe parkos (gyep és erdőfoltok), csoportokban istállók és lakóépületek találhatók, valamint minden oldalról mezőgazdasági táblák veszik körül. A telep területén néhány

aszfaltozott út található alacsony forgalommal, a telep szélén egy mérsékelt forgalmú főút húzódik. 1999. és 2003. között 225 madarat fogtunk (151 hím és 74 tojó; mérte: LA, LÁZ és TCs). A terület légi felvételét a 3. függelék tartalmazza.

7. Tiszafüred, Hortobágy, Nyugati Fogadó (T; 47°37' É, 20°53' K): A Hortobágyi Nemzeti Park nyugati szélén, Tiszafüredtől kb. 10 km-re található, tanya-szerű fogadó és családi farm. Főként mezőgazdasági területek, gyepesek, és erdőfoltok veszik körül. A fogási hely környékén mindössze néhány lakó és állattartó épület található. Egy nagy forgalmú és egy mérsékelt forgalmú főút halad el a terület közelében. 2001. és 2002. között 36 madarat fogtunk (18 hím és 18 tojó; mérte: LA).

3. függelék A 14. fejezet vizsgálatában szereplő madarak fogási helyei (a fotók középpontja) és 1 km sugarú körzetük légi felvételei. Balra fent: Budapest, jobbra fent: Veszprém, balra lent: Nemesvámos, jobbra lent: Üllő SZIE ÁOK Kísérleti Telep.

