

Szülői hormonkoncentráció és szülői ráfordítás, élethossz reprodukzív teljesítmény és ivadékminőség az éjszakai ragadozó madarak szaporodásában

A teljesített kutatási program négy altémára különült el, az eredmények ismertetését a megjelent és megjelenés alatt levő publikációk, illetve a már elfogadott cikkek alapján foglalom össze.

- 1) **Szülői tesztoszteron és ösztrogén koncentráció a költési és a költésen kívüli időszak függvényében.**
- 2) **Rögzített, vagy az utódok igényétől függő szülői ráfordítás? Egy teória kísérleti elemzése.**
- 3) **A reprodukzív képesség emelkedő és süllyedő szakasza, az öregedés.**
- 4) **Mennyiség versus minőség, az utódok minőségét meghatározó tényezők.**

1) altéma

Macskabagoly-hímek tesztoszteron koncentrációja a költő népsűrűség, a költési tapasztalat és az ivadékgondozás függvényében.

L. Sasvári, P. Péczely, & Z. Hegyi: Plasma testosterone profile of male Tawny Owls *Strix aluco* in relation to breeding density, breeding experience, and offspring provision. – Acta Ornithologica 2009, 44:59-68.

Az alábbi 1) pont alatt ismertetett terepmunka valamennyi a most záródó pályázat keretén belül 2007 és 2011 között végzett vizsgálatunkra vonatkozik.

1) A Duna-Ipoly Nemzeti Park területén, a Pilisi Bioszféra Rézervátum tölgy-gyertyán-bükk erdejében 1992-1994-ben 220 mesterséges fészekodút helyeztünk ki 6-8-as csoportosításban. Az egyes fészkek közti távolság 300-600 m, a csoportok közti távolság 2-5 km távolság volt. A macskabagolyokon 1992-től végzett vizsgálataink során a szülőmadarakat minden költési időszakban az odúnyílás elé tett hálóval kifogtuk, mikor azok a fészkekben tartózkodtak, és színes gyűrűk kombinációjával láttuk el őket egyedi azonosításuk végett. A kifogás során súlyukat is megmértük. A szülők korát az elsőrendű és másodrendű evezők alapján állapítottuk meg (Petty 1992). Amikor hó fedte a talajt a fészkek 1 km sugarú körzetében költés alatt és a fiókák 10 napos koráig tartó etetési időszakában, az adott párra az adott évet kedvezőtlen időjárású költési évnél, a hófedéstől mentes esztendő elnyős időjárású fészkelési évnél tekintettük. Ezt támasztották alá az előző kutatási periódusban (1998-2005) végzett vizsgálataink, amely során kimutattuk, hogy hóborításos költési időben a macskabagolyfiókák kevesebb táplálékot kaptak, és a szülők reprodukzív sikere alacsonyabb volt, mint hótakarás nélküli fészkelési időben. A reprodukzív teljesítmény elemzésekor a következő paramétereket vettük számításba: lerakott tojásszám, kelési siker (kikelt fiókaszám per lerakott tojásszám), fiókaetetési siker (kirepült fiókaszám per kikelt fiókaszám), kirepült fiókaszám, fiókák testsúlya fejlődésük különböző időszakában.

2) A plazma tesztoszteron koncentráció elemzése rádióimmunoassay (RIA) eljárással történt (Péczely et al. 1980). Valamennyi tesztoszteron és ösztrogén (esztradiol) analízissel kapcsolatos vizsgálatnál, tehát a később tárgyalt egyéb idevágó közleménnyel kapcsolatosan is, a RIA eljárást alkalmaztuk. Az elemzésekhez a vérmintákat a fiókák 3 napos korában gyűjtöttük.

3) Különböző költéssűrűségű területen, különböző költési tapasztalattal rendelkező, eltérő korú hímeken mértük fel territóriumvédő és utódgondozó aktivitásukat. A territóriumvédő intenzitást az előzően felvett védelmi hangok akusztikus visszajátszására mutatott reakciókkal értékeltük a hangválaszok gyakorisága, és a hangszóró mellé kihelyezett kitömött bagoly letámadása alapján. Az utódgondozásról a fészkekbe helyezett elektronikus mérleggel szereztünk adatokat, amellyel az etetési

gyakoriságot és a szállított táplálék súlyát is rögzíthettük. (Egyedi azonosítás végett a mûbagoly mellett kifeszített hálókkal territóriális időszakban is kifogtuk a támadó hímeket.)

4) A territóriumszerző –védő aktivitás pozitív korrelációt mutatott a tesztoszteron koncentrációval. Az idősebb, 3-4-5 éves nagyobb tesztoszteron koncentrációjú hímek magas költési sűrűségben jobb minőségű territóriumokat foglaltak el, mint az alacsony tesztoszteron szintű fiatalabb hímek.

5) A tojók társhűsége a hímek minősége függvényében alakult, azaz a tojók a jó territóriumokban nagyobb valószínűséggel tartottak ki a hímek mellett több költési szezonon keresztül.

6) A hímek tesztoszteron szintje jelentősen csökkent a territóriumszerző és a fiókaetető periódus között. Mindemellett a hímek, amelyeknél nagyobb tesztoszteron koncentrációt állapítottunk meg territóriumszerző időszakban, gyakrabban etettek, és összértékben nagyobb tömegű táplálékot szállítottak az ivadékoknak, mint a territóriális időszakban alacsony tesztoszteron koncentrációt mutató hímek. A territóriális időszakban magasabb tesztoszteron szintű hímek tehát megőrizték viszonylagosan magasabb koncentrációjukat a fiókagondozói időszakban is, intenzívebb fiókaellátásuk azonban a territóriális időszakban elfoglalt magasabb minőségű, táplálékgazdagabb területeknek volt tulajdonítható.

(A munkaterv szerint a jelen programponiban tervezett ösztrogén szinttel kapcsolatos vizsgálatokat a 3) altéma pontban megjelent publikációra koncentráltuk.)

2) altéma

Macskabagoly-hímek rögzített szülői ráfordítást követnek az utódgondozás során.

L. Sasvári & Z. Hegyi: Feeding effort of male Tawny Owls *Strix aluco* follows a fixed schedule: a field experiment in the early nestling period.

– Acta Ornithologica 2010, 45:181-188.

1) Terepkísérletek igazolták, hogy a madárszülők képesek több utódot produkálni, mint amennyit gyakran felnevelnek egy költési évben, bár ekkor a megnövelt szülői ráfordítás egyrészt csökkenő szülői túléléshez, másrészt alacsonyabb jövőbeni reprodukív teljesítményhez vezet (Gustaffson & Sutherland 1988). Ezek az összefüggések azonban csak rövid életű madarakon bizonyosodtak be, ahol az elvárható túlélés a jövőbeni költési kísérlethez oly alacsony, hogy a megnövekedett ráfordítás a túlélés rovására előnyös lehet az adott faj költési stratégiájában. Hosszú életű szülők esetében azonban a túlélést érintő redukció nagy hátrányt jelent a jövőbeni 'lifetime' reprodukív teljesítményre. Ezért a hosszú életű madarak korlátozzák a szülői ráfordítás mértékét egy reprodukív periódusban, és így az egyes években elért reprodukív siker nem függ az előző esztendőök reprodukív költségétől (Charlesworth 1980). Ennek alapján feltételezhető, hogy a hosszú életű fajok szülői befektetése kötött egy bizonyos szinthez, és a 'fixed schedule' teória jegyében az utódok táplálékkal való ellátása független az ivadékok tényleges szükségletétől (Ricklefs 1992). Így a rögzített szülői befektetés maximálja az idős madarak túlélési esélyét (Saether et al. 1993).

2) A macskabagolyok hosszú életű, 8-10 évet is megérő madáregyedek (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). Terepen végzett fészekaljmanipulációval kísérleti úton teszteltük rajtuk a 'fixed schedule' hipotézist korai fióka korban, amikor a tojót és a fiókákat egyaránt a hímek látják el élelemmel. Fiókák áttelepítésével megnagyobbított és csökkentett méretű fészekaljakat hoztunk létre, majd összehasonlítás céljára a megnagyobbított és csökkentett fészekaljakkal azonos méretű érintetlen kontroll fészekaljakat választottunk. A fészekodúba tett mikrofonnal a fiókák táplálékkérő hangjának gyakoriságát, és ugyancsak a fészekbe helyezett elektronikus mérleggel a hímek etetési gyakoriságát, valamint a hímek és tojók testsúlyát mértük. Mindemellett felmértük a fiókák egy éjszaka alatt bekövetkezett testsúlyváltozását is.

3) A csökkentett és megnagyobbított fészkekben a fiókák táplálékkérő hangjai tükrözték, hogy a fészkaljak alacsonyabb vagy magasabb szülői ellátást igényelnek, de a hímek etetési gyakoriságában nem következett be eltérés a redukált és a megnövelt fészkaljak között. Következésképp a csökkentett fészkaljméretben a fiókák egy éjszaka alatti súlynövekedése meghaladta a megnövelt fészkaljakban mért fiókák súlynövekedését.

4) A hímek testsúlya nem változott aszerint, hogy a csökkentett vagy a megnövelt fészkaljakat táplálták, a tojók kondíciója azonban romlott a megnövelt fészkaljak táplálásakor. Mivel a hímek nem növelték táplálékfordó gyakoriságukat a megnövelt fészkaljakban, a tojókra a kérő fiókák megnövelt száma fokozott nyomást gyakorolt, ezért több táplálékot adtak át számukra. Mindezek következményeként a tojók testsúlya jelentősen csökkent.

5) A hím macskabaglyok rögzült szülői befektetéssel a 'fixed schedule' teóriát alátámasztva táplálták tehát az ivadékokat, és bár ez átmenetileg lerontotta a tojók erőnlétét, az anyamadarak nem hagyták fel korábban a fészkekhez kötődő 12-14 napos fiókamelegítő tevékenységüket. Miután már függetlenítették magukat a hímek ellátásától, és önállóan szereztek élelmet, lecsökkent testsúlyukat visszaszerezték.

3) altéma

Szülői tesztoszteron és ösztrogén koncentráció korai fióka periódusban összefügg a macskabaglyok életkorral kapcsolatos reprodukzív teljesítményével.

L. Sasvári, P. Péczely & Z. Hegyi: Parental testosterone and estradiol concentrations in the early nestling period correlate with the age-dependent breeding performance in Tawny Owls *Strix aluco*. – *Ornis Fennica* 2008, 85:46-54.

1) A szteroid hormonokat még nem tanulmányozták vizsgálataink előtt éjszakai ragadozó madarakon. Ismeretes a szex-szteroidok szerepe koncentrációjuk csúcsidején a territorialitás és a tojásformálás időszakában, valamint az, hogy kikelés utáni periódusban a reprodukatív siker negatív összefüggést mutat a szteroidok koncentrációjával. Ezt az összefüggést vizsgáltuk a macskabaglyokon azzal, hogy a szülőmadarakon korai fiókakorban végzett tesztoszteron és ösztrogén koncentráció-elemzéseket összevetettük a szülők életkorával és költési teljesítményével.

2) Két évesnél idősebb tojók több tojást produkáltak és magasabb költési sikert értek el, mint a fiatalabb tojók, és magasabb kirepülési is elértek akkor, ha két évet meghaladó idősebb hímekkel párosodtak. Tesztoszteron szint a hímekben, és tesztoszteron, valamint ösztrogén szint a tojókban magasabb volt három évesen, mint fiatalabb korokban. Tojók ösztrogén és tesztoszteron szintje pozitív korrelációt mutatott a tojások számával és a kelési sikerrel, valamint pozitív korreláció volt a hímek tesztoszteron koncentrációja és a fészkaljak kirepülési sikere között is.

3) A tesztoszteron- és ösztrogén-elemzések feltárták, hogy annak ellenére, hogy fióka gondozói szakaszban a hormonkoncentráció alacsony a macskabaglyoknál is, a szex-szteroidok kapcsolatban lehetnek a reprodukatív teljesítménnyel. A hormonszintek és a reprodukatív teljesítmények egyaránt korfüggő kapcsolódást mutattak: idős hímek magasabb tesztoszteron szinttel és idősebb tojók magasabb tesztoszteron és ösztrogén szinttel több kirepült ivadékot produkáltak, mint a fiatal, egy-két éves szülők.

Macskabagly-fészkek predációs kockázata a hímek költési tapasztalata a költéssűrűség és az időjárás viszonyok függvényében.

L. Sasvári & Z. Hegyi: Predation risk on Tawny Owl nests in relation to altitude, breeding experience of males, breeding density and weather conditions.
– ARDEA által elfogadott cikk 2011.

1) Már kimutattuk a növekvő költési tapasztalattal együttjáró magasabb reprodukív teljesítményt, a költéssikert azonban nemcsak a tojó fertilitása és a hímek táplálékellátó aktivitása határozza meg. A fészekpredáció a reprodukív eredményességet befolyásoló egyik legfontosabb tényező (Martin 1988), ezért célul tűztük ki, hogy a már ismert költést befolyásoló tényezőket (fészkelési tapasztalat, költési sűrűség, időjárási viszonyok) kielemezzük a predációs következményekre fókuszálva is. Amikor a fészkek ellenőrzése folyamán teljesen megsemmisített fészkeket találtunk benne tojástörmelékkel vagy a fiókák (fiókatollak) maradványaival, az adott fészket predációs áldozatnak tekintettük.

2) A fészkek nagyobb arányban predálódtak fiókás korban, mint kotlás alatt, feltehetően a fiókák táplálékkérő viselkedése és a szülők feltűnő táplálékfordása miatt.

3) Területegységre, illetve kihelyezett költőodúkra eső nagyobb költősűrűségben fészkelő macskabagoly-párok nagyobb arányban veszítették el fészkeiket predáció következtében, mint kis költősűrűségben. Idősebb, vizsgálati területünkön többször költő bagolypárok fészkelje évek előrehaladtával egyre kevésbé esett ragadozók áldozatául. A predátorok előfordulási helyének kiismerése, és annak elkerülése, valamint az egyre hatékonyabb antipredátor aktivitás egyaránt közrejátszott az idősebb korban csökkent predációs fenyegetettségben.

4) Kedvezőtlen időjárási feltételek, kivált a hosszan tartó hótakaró, jelentősen megnövelte a predációs kockázatot. Az áldozatul esett fészkek környékén talált szőr- és fekálianyomok alapján fő predátorként a menyéteket és a nyesteket azonosítottuk. A hóborítás az említett kisméretű ragadozókat (nemcsak a baglyokat) akadályozza a rágcsálók zsákmányolásában, és arra kényszerülnek, hogy az erdőségek magas vegetációs szintjén keressenek élelmet. Ennek tulajdonítható, hogy havas esztendőben magasabb volt a bagolyfészkek predációs aránya, mint melegebb, hóborítás nélküli költési években.

Fészkeik predációs pusztulása után a macskabagoly-szülők növelik fészkevédő aktivitásukat a következő költési szezonban.

L. Sasvári & Z. Hegyi: Brood predation suffered by parent Tawny Owls enhances nest defence activity in the next breeding season.

– Journal of Ornithology által elfogadott cikk 2011.

1) A szülők reprodukív ráfordításának alapvető összetevője a fészkevédő tevékenység, amellyel növelik sikeres költésük valószínűségét. Mindemellett ez a tevékenység a befektetett energia szempontjából költségekkel jár, és számolni kell a sérülés vagy a pusztulás kockázatával is. A természetes szelekció menete előtérbe helyezi azokat a szülőket, amelyek maximálni képesek a védelmi tevékenység költsége és haszna közötti különbségeket (Montgomerie & Weatherhead 1988).

A macskabagolyokon végzett 19 éves vizsgálati időszakunk alatt a szülők részéről számos védelmi támadás ért minket. A tereptapasztalatok készítettek arra, hogy kisméretű ragadozó (nyest) ketrecben történő fészkek közeli kihelyezésével vizsgáljuk a bagolyszülők predátorelhárító reakcióit.

2) Az antipredátor-viselkedés intenzitását öt reakciófokozattal mértük: (a) nem történt válasz a kihelyezett ragadozóra, (b) riasztó hangokat adtak a szülők, (c) megközelítették a ragadozót, (d) egyetlen támadást (testközeli rárepülést), vagy (e) több támadást hajtottak végre a ragadozó ellen. A kísérleti reakciókat összevetettük a vizsgálati évek alatt a fészkek ellenőrzéseknél minket ért elhárítási fokozatokkal. A felmérések három lényegi kérdésre céloztak választ adni. (a) A kísérleti eredmények egybevágóak-e az általunk okozott humán zavarásra adott védelmi válaszokkal? (b) Észlelhető-e aktivitási különbség predációt előzőleg már elszenvedett, és predációt még nem tapasztalt szülők reakciói között? (c) Fennáll-e aktivitási eltérés a fiókat nevelő gondozói periódus különböző időszakában?

3) Macskabagoly-tojók ha előzőleg átéltek már fészekaljpredációt, érzékenyebben és aktívabban reagáltak a kihelyezett ragadozóra, mint amelyek még nem részesültek fészekaljuk elpusztításában. A hímek predátorelhárító viselkedése nem volt oly intenzív, mint a tojóké: gyéribben következett be és gyengébben (pl. csak riasztó hangokat hallattak, és ritkán támadtak). Az emberi zavarás és a nyest által kiváltott reakciók egyaránt intenzívebbek voltak (több volt bennük a támadás) a fiókatáplálás késői, mint korai szakaszában.

4) A predációt előzőleg már elszenvedett tojó baglyok intenzívebb védelmi akciói a zsákmányolástól még mentes tojókhoz képest összefügg az előző közleményben kifejtett életkorral fokozatosan csökkenő predációs kockázattal. Fiatalabb korban elszenvedett predáció hatékonyabbá teszi a szülők védekezését, hogy idősebb korban fészekaljuk kifosztása ne ismétlődjön meg.

A fiókanevelő periódus előrehaladó időszakával növekvő elhárító magatartás, amely során a szülők az intenzívebb védekezéssel egyre nagyobb kockázatot vállalva veszélyeztetik saját testi épségüket is, Trivers (1972) hipotézisét erősíti. A fokozott védelem oka, hogy amint a fiókák idősebbek lesznek, és reprodukív értékük növekszik, az utódok pusztulása esetén a szülők a beléjük fektetett reprodukív ráfordítás egyre nagyobb arányát vesztik el.

Macskabagoly-hímek életkorfüggő territóriumfoglalása és kirepült fiókaprodukciója.

L. Sasvári & Z. Hegyi: Age-related territory occupation and fledgling production of males in a Central European local population of tawny owls, *Strix aluco*.
– Folia Zoologica, megjelenés alatt, 2011.

1) Számos tanulmány igazolta, hogy mivel a hímek territóriumfoglalása határozza meg az utódneveléshez szükséges táplálékforrásokat, valamint hogy a baglyok estében egyedül a hímek ellátó képességétől függ a fiókanevelés legkritikusabb korai időszakában az utódok túlélése, a hímek szerepe fontosabb a reprodukció eredményességében, mint a tojóké (pl. Taylor 1994, Laaksonen et al. 2002). A macskabaglyok életkorfüggő reprodukív teljesítményét (jelen esetben a kirepített fiókák számára alapozva) mi is a hím szülőkre fókuszálva elemeztük. Előző vizsgálatainkban kimutattuk, hogy munkaterületünkön, a Dunazug hegységben, a macskabagoly hímek által lefoglalt territóriumok minőségében altitudinális különbségek léteznek, miszerint az alacsonyabb tengerszintfeletti magasságokon a szülők nagyobb népsűrűségben költöttek, és több fiókát neveltek fel, mint magasabb tengerszintfeletti területeken (Sasvári et al. 2000, Sasvári & Hegyi 2002, 2005). Életkorhoz viszonyított elemzéseink során tehát figyelembe vettük a költőterritóriumok altitudinális elhelyezkedését is.

2) A hímek növelték kirepített fiókáik számát első és harmadik életévük között, tartották a csúcst a negyedik és hatodik évük között, és produkciójuk fokozatosan csökkent hét, nyolc és kilenc éves korukban. Az alacsony reprodukív teljesítmény annak volt tulajdonítható, hogy fiatalon a hímek nem voltak képesek jó minőségű territóriumokat elfoglalni, és csak középkorukban konkuráltak eredményesen a riválissokkal. Idősebb korukban azonban a hímek ismét kiszorultak a jó minőségű territóriumokról, és esetenként pár nélkül maradván nem is költöttek a rossz minőségű élőhelyeken.

3) Idős korban a magas minőségű territóriumot megőrizni már képtelen csökkent reprodukív hímek a macskabaglyokon az öregedés jegyit tükrözik.

4) altéma

Kikelés utáni tesztoszteron koncentráció tükrözi a macskabagoly-fiókák túlélési valószínűségét és kirepülés előtti kondícióját.

L. Sasvári, I. Nishiumi, P. Péczely & Z. Hegyi: Post-hatching testosterone concentration reflects nestling survival and pre-fledging offspring condition in the Tawny Owl *Strix aluco*. – *Ornis Fennica* 2010, 87:26-34.

1) Kutatásaink a fehér gólyán és a macskabaglyon igazolták, hogy az anyai hormonok befolyásolják az ivadékok tesztoszteron koncentrációját a fiókák korai életszakaszában (Sasvári et al. 1999, 2004, 2005). A tesztoszteron koncentráció és a fiókák táplálékérő aktivitása közti összefüggés döntő kapcsolatként határozta meg az utódok túlélését. Az előző eredményekre alapozva jelen témánk kidolgozásában három kérdésre koncentráltunk. (1) Fennáll-e összefüggés a szülői kondíció, a korai fióka-tesztoszteron-koncentráció és a fiókák túlélése között? (2) A kikelés utáni tesztoszteron koncentráció vajon utalhat-e a kirepülés előtti fiókák kondíciójára? (3) Léteznek-e ivari eltérésekhez kapcsolható viszonyok a kikelés utáni tesztoszteron szintben, a fiókák túlélésében és a fiókák kirepülés előtti kondíciójában? (A fiókák ivarmeghatározását az Ellegren (1996) által kidolgozott majd Nishiumi et al. (1996) és Nishiumi (1998) által is alkalmazott molekuláris eljárással végeztük. Az elemzésekhez a vérmintákat a fiókák 3 napos korában gyűjtöttük.)

2) A fészekaljokban, amit a tojók gyenge kondícióban alacsony testsúllyal költöttek ki, és ahol később fiókapusztulás történt, kikelés utáni időszakban a fiókaegyedek közti tesztoszteron koncentráció különbsége magas volt, és a fiókák ivararánya hím-többiségű eltolódást mutatott. A fészekaljokban, ahol jó kondíciójú szülők neveltek, és valamennyi fióka kirepült, a fiókák közti tesztoszteron szint különbsége alacsony volt, és az ivararány a tojók irányába mutatott eltolódást.

3) Az elsőnek és másodikként kelt magas tesztoszteron szintű fiókák miután egy vagy két testvérük a fészekben elpusztult jobb kondícióban repültek ki a fészekből, mint azok a fiókák, amelyek fészekalijában nem történt pusztulás, és valamennyien kirepültek.

4) Szegényes táplálékkörnyezetben lerakott tojásokban az anyagagolytól származó tesztoszteron eltérő koncentrációban halmozódik fel. Az elsőnek kikelt tojásból származó magas tesztoszteron szintű hím egyedeknek nagy esélyük van a gondozási időszak túlélésére. Jó kondícióban költő anyák minden egyes tojásában azonban a tesztoszteron közel egyenlő, és bár a bőséges fiókaellátás miatt valamennyi utód kirepül a fészekaljból, köztük a hímek aránya alacsony lesz. Vizsgálataink fenti interpretációja megerősíti azt a teóriát, amely a hormonális fészekaljszabályzás, a szülők ellátó képessége és a környezet forráskészlete között összefüggést tételez fel (Royle et al 2001).

5) Jelen vizsgálatok megerősítették, hogy az ivarilag dimorfikus madarakban, mint a macskabaglyok, a kedvezőtlen táplálási körülmények következtében redukált fészekaljokban a szülők a kevesebb gondozói ráfordítást igénylő kisebb hímivarú egyedek túlélését helyezik előtérbe. Így könnyebben nevelhetnek kirepülés előtt jó minőségű utódokat, amelyek további túlélése is nagyobb eséllyel biztosított. Ez a nagyobb testsúlyú, több ellátást igénylő tojóivadékok esetében nem lenne lehetséges. A szülők tehát a kevés, de nagyobb túlélési esélyű ivadékokkal kompenzálják megcsökentett fészekaljuk veszteségeit.

**Macskabagoly-szülők több populációt megújító utódot nevelnek kevés,
mint sok fiókát produkáló fészekaljából.**

L. Sasvári & Z. Hegyi: Parents raise higher proportion of high quality recruits from low fledgling production in the local population of tawny owls, *Strix aluco*. – Folia Zoologica 2010, 59:206-214.

1) Mivel a természetes szelekció nem az ivadékok számának növelésében, hanem a 'fitness' optimálásának irányában fejt ki hatását (Brockelman 1975), a reprodukív teljesítményt sem a szülőktől önállóvá vált utódok számában, hanem a populációt megújító reprodukív egyedek mennyiségében kell értékelni (Sibley & Calow 1986). Teoretikus tanulmányok és terepen végzett vizsgálatok egyaránt igazolták, hogy a madarak populációdinamikájában döntő tényező a megújító egyedek aránya (Lebreton & Clobert 1991). Jelen tanulmányunkban célul tűztük ki azoknak a faktoroknak az elemzését, amelyek befolyásolják annak lehetőségét, hogy egy adott ivadék a helyi populációban túlélő költő egyed lehessen.

Logisztikus regresszióval bináris úton, miszerint egy adott fészekaljából származtak a következő évben helyi populációban költő utódok, vagy nem származtak, öt befolyásoló tényezőt elemeztünk: (1) a szülőmadarak költésekor működő (hóborítástól függő) időjárás feltételeket; (2) a szülőmadarak költését követő év (a túlélők első fészkelési évének) időjárás feltételeit; (3) az anyamadarak testsúlyát; és (4) az anyamadarak testsúlyát a gondozási időszak korai szakaszában; valamint (5) a fészekaljak méretét kirepülés idején.

2) Kedvezőtlen költési feltételek között, alacsony táplálékhozzáférés idején a rossz testkondícióban levő szülők csak kevés utódot neveltek fel a fészekben. Mindemellett a redukált fészekaljakat jobb kondícióban hagyták el a kirepült ivadékok, és nagyobb esélyük volt arra, hogy a következő évben a helyi populációban fészkelni fognak, mint azok az utódok, amelyek kedvező körülmények között nevelődve sok testvérfiókéval hagyták el a jó kondíciójú szülők által táplált fészekaljakat.

3) A szülők a legtöbb hímivarú megújító utódot kedvezőtlen költési körülmények között produkálták, amikor csupán egyetlen fióka hagyta el a fészket, a legtöbb nőivarú megújító utód pedig kedvező születési körülmények között nevelkedett, amikor két-három fióka hagyta el a fészekaljakat.

4) Jelen közlemény következtetései kapcsolódnak a hormonális fészekaljszabályzás előző publikációban kifejtett pontjaival. Bagolyfajoknál a szelekció előtérbe helyezi a tojók nagyobb testtömegét a hímekkel szemben, hogy a nagyobb energiaraktározási lehetőséggel túléljék az élelemszükséges időszakokat, a hímeknél a kisebb test és rövidebb szárnyak viszont a hatékonyabb vadászatot segítik elő sűrű vegetációjú erdős területeken (Lundberg 1986). Előző vizsgálatunk során erős, hosszú hóborítású teleken jelentősen nagyobb mortalitási arányt tapasztaltunk idős hím, mint idős tojó bagolyegyedeken igazolva a kisebb testméret hátrányát az éhezés elviselésében (Sasvári & Nishiumi 2005). Az idős bagolyhímek megnövekedett mortalitása és a hím-eltolódási ivararány túlélése a megújító egyedeknél szigorú életfeltételek között egy olyan egyensúlyozó összefüggés, amely alapjaiban szabályozza a macskabagoly-demográfiát.

Irodalom

Brockelman WY (1975) Competition, the fitness of offspring and optimal clutch size. *Am Nat* 109:677-699.

Charlesworth B (1980) The evolution in age-structured populations. Cambridge, Cambridge University Press.

Ellegren H (1996) First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratitae birds. *Proc Royal Soc Lond Ser B* 263:1635-1641.

Glutz von Blotzheim UN, Bauer K (1980) Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Vol. 9, Columbiformes-Piciformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Gustafsson L, Sutherland WJ (1988) The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335:27.

Laaksonen T, Korpimäki E, Hakkarainen H (2002) Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls. *J Anim Ecol* 71:23-31.

Lebreton JD, Clobert J (1991) Bird population dynamics, management and conservation: The role of mathematical modeling. In: Perrins CM, Lebreton JD, Hiron GJM (eds.), *Bird population studies: Relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford: 105-125.

Lundberg A (1986) Adaptive advantage of reversed sexual dimorphism in European owls. *Ornis Scand* 17:133-140.

- Martin TE** (1988) On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species. *Proc Natl Acad Sci USA* 85:2196-2199.
- Montgomerie RD, Weatherhead PJ** (1988) Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Q Rev Biol* 63:167-187.
- Nishiumi I** (1998) Brood sex ratio is dependent on female mating status in polygynous great reed warblers. *Behav Ecol Sociobiol* 44:9-14
- Nishiumi I, Yamagishi S, Maekawa H, Shimoda C** (1996) Paternal expenditure is related to brood sex ratio in polygynous great reed warblers. *Behav Ecol Sociobiol* 39:211-217.
- Petty SJ** (1992) A guide to age determination of Tawny Owl *Strix aluco*. In: Galbraicht CA, Taylor IR, Percival S (eds). *The ecology and conservation of European owls*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK, pp 89-91.
- Péczeley P, Pethes G, Rudas P** (1980) Interrelationship between thyroid and gonadal function in female Japanese quail kept under short and long photoperiods. *J Endocrinol* 87:55-63.
- Ricklefs RE** (1992) The roles of parent and chick in determining feeding rates in Leach's Storm Petrels. *Anim Behav* 43:895-906.
- Royle NJ, Surai PF, Hartley IR** (2001) Maternally derived androgens and antioxidants in bird eggs: complementary but opposing effects. *Behav Ecol* 12:381-385.
- Saether BE, Andersen R, Pedersen HC** (1993) Regulation of parental effort in a long-lived seabird: an experimental manipulation of the cost of reproduction in the Antarctic Petrel *Thalassoica antarctica*. *Behav Ecol Sociobiol* 33:147-150.
- Sasvári L, Hegyi Z** (2005) Effects of breeding experience on nest-site choice and the reproductive performance of tawny owls (*Strix aluco*). *J Raptor Res* 39:26-35.
- Sasvári L, Hegyi Z, Csörgő T, Hahn I** (2000) Age-related diet change, parental care, and reproductive cost in Tawny Owls *Strix aluco* L. *Acta Oecol.* 21:267-275.
- Sasvári L, Hegyi Z, Péczeley P** (1999) Brood reduction in white storks mediated through asymmetries in plasma testosterone concentrations in chicks. *Ethology* 105:569-582.
- Sasvári L, Hegyi Z, Péczeley P** (2005) Maternal condition affects the offspring testosterone concentration in early nestling period: an experimental test on tawny owls. *Ethology* 112:1-7.
- Sasvári L, Nishiumi I** (2005) Environmental conditions affect offspring sex-ratio variation and adult survival in tawny owls. *Condor* 107:323-328.
- Sasvári L, Péczeley P, Hegyi Z** (2004) The influence of parental age and weather on testosterone concentration and offspring survival in broods of tawny owl *Strix aluco*. *Behav Ecol Sociobiol* 56:306-313.
- Sibley RM, Calow P** (1986) *Physiological ecology of animals*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Taylor I.** (1994) *Barn owls. Predator-prey relationships and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lundberg A** (1986) Adaptive advantage of reversed sexual dimorphism in European owls. *Ornis Scand* 17:133-140.
- Trivers RL** (1972) Parental investment and sexual selection. Pp.136-179. In: *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine, Chicago.