

Az egyedi min ség és rátermettség: komplex és újszer megközelítések egy vonuló madárfajnál
Zárójelentés: 2009.01 – 2013.12

Az evolúciós ökológiai, a viselkedésökológiai és gyakran az ökológiai kutatásokban az egyedek közötti min ségbeli különbségek kifejezésére gyakran olyan egyedi tulajdonságok (pl. morfológiai, színezeti, fiziológiai, életmenet változók) varianciáját használják, melyek szorosan kapcsolhatók a túléléssel és a reprodukcióval vagyis a legfontosabb rátermettségkomponensekkel. Az egyedek fenotípusos varianciája kiemelkedően fontos, hiszen ehhez kapcsolódik az adaptív fenotípusos evolúció tanulmányozása. A kutatók többsége szerint a fenotípusos és a hozzá kapcsolható rátermettség variancia háttérben genetikai varianciának is kell lenni.

A fenotípusos tulajdonságok heritabilitásáról általában keveset tudunk, és a fenotípusos tulajdonságok genetikai kovarianciája is sokszor ismeretlen. Az egyedi min ségben megfigyelhető heterogenitás azonban nem csak genetikai alapokon nyugszik, a variancia akár jelentős részét is magyarázhatja környezeti hatása: demográfiai folyamatok, rokon-, csoport- és anyai hatások, valamint a készletekért folytatott verseny. Tovább nehezíti a kapcsolat becslését, hogy nem tudjuk, milyen az egyedi min ség egyeden belüli varianciája (pl. függhet az egyed korától). Elképzelhető, hogy egy min ségjelz tulajdonság az egyed korával változik, ugyanakkor a környezeti készletek az egyes korcsoportoknál eltérő mértékben befolyásolhatják azt, sőt egy másik min ségjelz bélyeg esetében a kor- és/vagy környezetfüggés ellenkező jel lehet.

A kis termetű énekesmadarak egyik európai modellfajával, az örvös légykapóval (*Ficedula albicollis*) végzett kutatásainkban arra kerestük a választ, hogy a különböző (morfológiai, színezeti, fiziológiai) „min ségjelz” bélyegek egymással, egyes környezeti változókkal és fenotípusos változókkal becsült rátermettséggel milyen kapcsolatban vannak. A célkitűzések pontjait követve az alábbiakban foglaljuk össze a főbb eredményeinket.

1) Morfológiai, színezeti, szaporodásbiológiai és környezeti változók szerepe a rátermettség becslésében

Morfológiai, színezeti és életmenet-változókat tartalmazó hosszú távú adatbázisunk jelentős mértékben gyarapodott a kutatás időtartama alatt. Nemzetközi kooperációban két módszertani review cikk megírásában vettünk részt, melyek hosszú távú adatfelvételezéseken alapultak. Az egyik review a hosszú távú adatgyűjtések metodikáinak egységesítését sürgeti, rámutatva a következtetéseket zavaró nem tisztázott változókra, melyek az alkalmazott metodikák nem pontos közléséből adódnak.

(Lambrechts, M. et al. 2010: *The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. Acta Ornithologica 45:(1) 1-26. A 37. szerző kutatásainak támogatóit kérésünkre ellenére sem tüntették fel a cikkben.*) A

másik review, amely közel 80 ezer fészekalj analízisén alapszik, megnyugtatóan bizonyítja, hogy az örvös légykapónál a költőodúk mérete nem befolyásolja a fészekalj nagyságot (tojásszámot), míg más fajoknál jelentős százalékát magyarázza a fészekalj nagyság varianciájának, sőt a méret hatása indirekt módon megjelenhet más fajok populációdensitálásában és az interspecifikus versenyben is. **(Moller, A.P., et al. 2014: *Clutch size variation in Western Palearctic secondary hole-nesting passerine birds in relation to nest box design. Methods in Ecology and Evolution, accepted paper; doi:10.1111/2041-210X.12160*)**

Az időben elhúzódó környezeti változások (klímaváltozás) költéskezdesre és ezen keresztül az egyedek növekedésére, mint életmenet-komponensre gyakorolt hatását hosszú távú adatbázisaink (23 év) felhasználásával és azok szabadföldi kísérletekkel (3 év) történt kiegészítésével elemeztük. Megállapítottuk, hogy a légykapók nem képesek teljes mértékben a költéskezdesüket a klimatikus tényezők által meghatározott táplálékellérhető csúcshoz igazítani. Minél nagyobb a táplálékcsúcs és a költéskezdes közötti eltérés, annál kevésbé tudják kompenzálni a kísérletesen előidézett rosszabb táplálékellátottság okozta növekedésbeni lemaradást, és így rosszabb min ségű fiókákat nevelnek a szülők. Ezzel elsőként mutattuk ki, hogy a klímaváltozás okozta esetleges fenológiai (időtizedési) problémák nemcsak a kedvezőtlen környezet miatt okozhatnak rátermettségi hátrányt a vonuló fajok

egyedeinél, hanem azáltal is, hogy korlátozzák az egyedek rugalmas válaszait a környezeti minőség időszerű ingadozásaira. (**Hegyí, G. et al. 2013: *Reduced compensatory growth capacity in mistimed broods of a migratory passerine. Oecologia, 172: 279-291.***)

A hosszú távú adatbázisunkban szereplő 2055 hím örvös légykapó adatai alapján megállapítható, hogy a költés kezdetének időpontja jelentős hatással van a szaporodási sikerre. A legtöbb, a populációba visszatérő utódot (rekrutát) azok az egyedek produkálták, amelyek az éves medián körül kezdték a költést, míg azok, amelyek túl későn, vagy túl korán, kevésbé voltak sikeresek. A testméret, a szexuális szignálként ismert fehér homlokfolt nagysága, illetve az egyedek kora nem befolyásolta a szaporodási sikert. Kimutattuk, hogy poligín hímek csak jó táplálékellátottságú években produkáltak több visszatérő utódot, mint a monogámok, vagyis ebben a populációban a poligínia elnyelődött, és a poligín hímek élettartam alatti rekrutáikat tekintve nem sikeresebbek monogám társaiknál.

(**Herényi, M. et al. 2014: *Laying date and polygyny as determinants of annual reproductive success in male collared flycatchers (Ficedula albicollis): a long-term study. Naturwissenschaften, accepted paper; ms no. NAWT-D-13-00238R1***)

Hosszú távú adatbázisunk lehetőséget adott arra, hogy az egyik legjobb fenotípusos rátermettségbecslő módszerrel, az élettartam alatti rekrutaszámmal becsljük a hím örvös légykapó egyedek rátermettségét és annak kapcsolatát néhány fontosnak tartott életmenet-komponenssel. Vizsgálatunk kimutatta, hogy a költési élettartam (egyszerűbben a költések száma) erősen megszabja az élettartam alatti rekruták számát, de a többször költő hímek költséenkénti átlagos rekrutaszáma is magasabb volt. A testméret és a szexuális szignálnak tartott homlokfoltméret viszont nem magyarázta a rekrutaszám variációját. A poligín hímek életük során több rekrutát produkáltak, de csak azért, mert átlagosan hosszabb ideig éltek. Ha az élettartamra korrigáltunk, akkor nem volt különbség a poli- és monogám hímek sikerében. Megállapíthatjuk tehát, hogy a hímek versengésében és a hölgvázalásban is szerepet játszó homlokfolt nagysága a pilisi populációban csak gyenge indikátora lehet a fenotípusosan becsült egyedi minőségnek az örvös légykapónál.

(**Herényi, M. et al. 2012: *Fitness correlates of attractiveness, breeding lifespan and mating status in male collared flycatchers. Oecologia, 170: 935-942.***)

Az örvös légykapó színezeti bélyegeinek egy 7 éves periódus adatainak analízise alapján megállapítottuk, hogy a szexuális szelekcióban potenciális szignálként szereplő tollazati területek spektrális jellegei integrált módon jelennek meg, de nem kapcsolódnak a bizonyítottan szexuális szignálként nyilvántartott depigmentált tollazati foltok nagyságával (területével). Véleményünk szerint ennél a fajnál az integrált színezet szerepet játszhat a párszerzésben is. (**Laczi, M. et al. 2011: *Integration of spectral reflectance across the plumage: implications for mating patterns. PLoS ONE 6(8): e23201.***)

Kimutattuk továbbá, hogy a jobb kondícióban lévő madarak pigmentáltsága erőteljesebb, és a strukturális színezet kifejezettsége pedig az egyik legfontosabb fenotípusos életmenet-komponenssel, a szaporodással mutat szignifikáns kapcsolatot. Így feltételezhető, hogy a színezeti szignálok együttes megjelenése jól kapcsolható az egyedi minőséghez. (**Laczi, M. et al. 2013: *Integrated plumage colour variation in relation to body condition, reproductive investment and laying date in the collared flycatcher. Naturwissenschaften, 100: 983-991.***)

2) Mikroevolúciós folyamatok a szexuális szelekcióban és mechanizmusainak heritabilitása

A szexuális szelekció evolúciós modelljei feltételezik, hogy a párválasztási preferenciák öröklődnek. A természetes populációkban azonban a párválasztás vizsgálata nehézségekbe ütközik, így annak öröklődéséről alig tudunk valamit. Hosszú távú adatsorunkon megvizsgáltuk az örvös légykapó hímek fehér homlokfoltméretének öröklődését, és magas heritabilitást tapasztaltunk. Ezután a tojók párválasztási preferenciáját párjuk homlokfoltméretével becsültük, és megvizsgáltuk ennek az öröklődését. Azt tapasztaltuk, hogy a heritabilitás igen alacsony volt, és a szignifikáns év- és területhatások mellett a pár homlokfoltméretének varianciája túlnyomórészt megmagyarázatlan maradt.

A költési tapasztalattal nem rendelkező tojók esetében a letelepedési nehézségek és a hímekről való előzetes ismeretek hiánya miatt nem vártunk jelentős párválasztási preferenciát. Ezért megvizsgáltuk a tojók költési tapasztalatának hatását is párválasztási preferenciájuk heritabilitására, de a heritabilitás

költési tapasztalattól függetlenül alacsonynak bizonyult. Eredményeink azt sugallják, hogy a pár homlokfoltja nem jó mércéje az öröklött párválasztási preferenciának, mert a preferencia kifejezését más tényezők (pl. térbeli, időbeli, környezeti, egyedi minőség, stb.) nagymértékben befolyásolják. Vizsgálatunk megmutatta, hogy a szexuális szelekcióval kapcsolatos kutatások alapja, maga a preferencia, milyen nehezen vizsgálható. Felhívjuk a figyelmet, hogy az ivari kiválasztódás mechanizmusának megértéséhez a jövőben kiterjedtebb vizsgálatokat kell végezni. (**Hegyí, G. et al. 2010: *Breeding experience and the heritability of female mate choice in collared flycatchers. PLoS ONE, 5(11): e13855***)

3) Az egyedi minőség további komponensei

3.1) *Paraziták és az egyedi minőség (hosszú és rövid távú eredmények)*

Bár a hosszú távú parazita-gazda (malária-légykapó) adatbázisunk további bővítése megkezdett Szöllősi Eszter (témafelelős) szülési szabadsága miatt, az eddig született adatok statisztikai elemzése során számos fontos és új eredmény látott napvilágot.

A hosszú távú költési és vér adatbázisunkból származó minták alapján (molekuláris módszerek segítségével) meghatároztuk a pilisi kutatási területen költő örvös légykapó egyedekben előforduló maláriatorzseket. Célunk az volt, hogy meghatározzuk azokat a tényezőket, melyek befolyásolhatják az egyes parazitatorzsek gyakoriságának évek közötti eltérő mintázatát. Továbbá szeretnénk volna tudni, hogy az egyes parazitatorzsek milyen hatással vannak a légykapóegyedek szaporodási sikerére. Az eddigi adatok alapján a fertőzöttség a különböző években 19,6% és 38,9% között változott, ami magas értéknek tekinthető. A 12 évet átölelő molekuláris analízis eddig 31 különböző *Haemoproteus* és *Plasmodium* törzs jelenlétét mutatta ki. Volt, amikor egyetlen évben 15 különböző *Haemoproteus/Plasmodium* törzs fertőzte a különböző légykapó egyedeket. Ugyanazon hím egyedek fertőzöttsége sokkal magasabb a költő területre való érkezéskor, mint később, a fiókanevelés alatt. Kimutattuk, hogy a hímek két szexuálisan szelektált tollazati bélyege, a homlokfolt és a szárnyfolt nagysága nem jelzi az egyedek azon képességét, hogy elkerüljék a maláriával való fertőzöttséget. (**Szöllősi, E. et al. 2010: *Are attractive males better in fighting back avian malaria infections? ISBE Perth 2010***)

Egy európai komparatív analízishez csatlakozva 26 európai énekesmadár populáció vizsgálata során kimutattuk, hogy a gazdapopulációk kondíciója és fészekaljmérete negatívan korrelált a hőmérséklet növekedésével, és a melegebb vizsgálati évben a gazda populációk mérete is kisebb volt. A hőmérséklet növekedés viszont pozitívan függött össze a parazitás fertőzések intenzitásával. A parazitás fertőzések intenzitása pedig negatívan korrelált a gazdaegyedek kondíciójával és fészekaljméretével. Mindez arra utal, hogy a globális klímaváltozásnak nem csak közvetlen, hanem közvetett hatásai is lehetnek a gazdák szaporodási sikerére nézve. (**Moller, A.P. et al. 2012 (b): *Assessing the Effects of Climate on Host-Parasite Interactions: A Comparative Study of European Birds and their Parasites PLoS ONE, 8(12): e82886***)

3.2) *Oxidatív stressz és az egyedi minőség*

A nagyobb homlokfoltot (ivari szelekció alatt lévő tollazati dísz) viselő hímek és a nagyobb tojásokat rakó tojók jobb antioxidáns (OXY) kapacitással rendelkeztek. Mindkét kapcsolat arra utal, hogy az egyedek antioxidáns kapacitása egy olyan fiziológiai változó, amely kapcsolatban lehet az egyedek fenotípusos minőségével. A két ivarnál az egyedek kora eltérő kapcsolatban volt az oxidatív állapottal. A hímek kora nem mutatott szignifikáns kapcsolatot sem a plazma antioxidáns kapacitásával, sem a reaktív oxigén gyökök (ROM) mennyiségével, míg a fiatal tojó légykapóknál a ROM aránya az OXY-hoz képest magasabb volt, mint az idősebb egyedeknél. Általánosan elmondható, hogy a hímeknél a ROM szignifikánsan magasabb volt, mint a tojókénál, de az ivarok plazma antioxidáns kapacitása nem különbözött. Adataink közvetve azt mutatják, hogy mindkét ivar kölcsönösen a jobb oxidatív státuszú egyedet választja szaporodási partnernek, de ezen asszortatív párbaállás további vizsgálatokat igényel. (**Markó, G. et al. 2011: *Oxidative damage and plasma antioxidant capacity in relation to body size, age, male sexual traits and female reproductive performance in the collared flycatcher (Ficedula albicollis). Journal of Comparative Physiology B-Biochemical, Systematic, and Environmental Physiology, 181(1): 73-81.***)

A pilisi örvös légykapóknál a vérplazmából becsült oxidatív állapot mellett az egyedek hematokritértékét is becsültük. A hematokrit az egyed fiziológiai állapotáról nyújt információt. Általánosan elfogadott, hogy a magas hematokritszint jó egészségi állapotot tükröz. Nem találtunk szignifikáns kapcsolatot az oxidatív állapotot jellemző változók és a hematokrit értéke között, mint ahogy a klasszikusan használt minőségjelző változók (pl. kondíció, homlokfoltméret, szárnyfoltméret, a fészekalj nagysága) sem függött össze a hematokrit értékével. Az egyedek hematokritértékeinek évek közötti eltérése pozitívan korrelált kondíciójuk évek közötti változásával. A hímek udvarlás alatti hematokritszintje magasabbnak bizonyult, mint fiókanevelés alatti. A tojók és a hímek hematokritértéke közötti különbség évek között eltérő volt. Bár a hematokrit értéke változott az évek és a szaporodási stádiumok között, az egyeden belül évek között mégis szignifikáns repetabilitást mutatott. Az utóbbi eredmény azt jelenti, hogy a jelleg az egyed aktuális állapota mellett általános egészségi állapotáról is ad információt, ezért olyan fiziológiai változó lehet, amely jelezheti az egyed fenotípusos minőségének olyan aspektusát, amit a klasszikus minőségjelző változók nem jeleznek. (**Boross, N. et al. 2013: Source of variation in haematocrit in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Ornis Hungarica*, 20(2): 64-72.**)

Terveink szerint vizsgáltuk az immunrendszer és az oxidatív állapot kapcsolatát. Tojó és hím örvös légykapókat oltottunk standard antigénnel (SRBC, birka vörösvértest), és az immunválasz kialakulását követően a vérplazmából mértük az OXY és a ROM szintet, amit az oltás előtti állapothoz hasonlítottunk. Eredményeink nem mutattak szignifikáns eltérést. Mivel az immunválasz megjelenését sem tudtuk detektálni, ezért feltételeztük, hogy vagy az SRBC minőségjele, vagy az általunk alkalmazott kísérleti protokoll nem volt megfelelő. A következő két évben nem kaptunk engedélyt a madarak oltására, ezért a vizsgálatot nem folytathattuk.

2010-ben három, humán perturbációs hatásban (a levegő NO₂ koncentrációjának növekedése) eltérő területen (pilisi tölgyerdő, városszéli Merzse-mocsár, Budai Arborétum) költő széncinegék (*Parus major*) vérmintáiból a ROM, az OXY és a hematokrit értékét határoztunk meg. A legnagyobb és legjobb kondícióban lévő madarak a természetes élőhelyen költöttek, a legkisebbek pedig a városi területen. A tojásszám ugyanezt a mintázatot mutatta. A morfometriai és költési adatokból arra következtethetünk, hogy a városi élőhely jóval kedvezőlenebb, mint a pilisi tölgyes. A vérplazmából mért ROM mennyisége a városi élőhelyen szignifikánsan magasabb volt, mint a természetes élőhelyen, ez is azt sugallja, hogy a városi élőhelyen a fiziológiai megterhelés jelentősebb lehet, mint a természetes élőhelyen. A két ivar ROM értékei szignifikánsan különböztek. Mindkét élőhelyen a tojóké volt alacsonyabb. Ugyanakkor az élőhelyeket érő emberi perturbációs hatás alapján feltételezett antioxidáns kapacitás (OXY) mértékéhez képest ellentétes eredményeket kaptunk: a szabadgyök-fogó kapacitás alacsonyabb volt a természetes élőhelyen, mint az urbanus területen. (**A fenti eredményeinkből I most készítjük a kéziratot.**)

3.3) "Carry over" környezeti hatások és az egyedi minőség

E témán belül két területre fókuszáltunk: i) az örvös légykapó fark- és szárnytollainak morfometriai bélyegeire (tollnövekedési ráta, tolltömeg, tollhossz, tollzászló területe), ii) és ezen tollak nyomelemtartalmára. Mindkét megközelítésnél a vedlési környezet minőségére és annak szezonokon átnyúló, egyedi minőséggel kapcsolatos hatására voltunk kíváncsiak.

Az evezőtollak a költés utáni, nyári vedlés során jönnek létre, a farktollak a téli vedlés során. A tollhossza, a tollzászló területe és a tolltömege évek között erős repetabilitást mutatott. A tollak növekedési rátája azonban eltért az évek között. Ezek alapján a tollak növekedési rátáját befolyásoló tényezők közül első sorban a környezeti hatás lehet – évek között eltérő mértékben – meghatározó, míg a tollmorfológiáját inkább a genetikai tényezők befolyásolhatják. A farktollak növekedési rátája, hossza, területe és tömege között erős pozitív kapcsolatot találtunk, ami arra utal, hogy ezeket a jellemzőket az egyedi minőség vagy a környezeti körülmények hasonlóan befolyásolják. A hímek tollai gyorsabban nőttek, mint a tojóké: hosszabbak, nagyobb tollzászlójúak és nehezebbek voltak. Az egyéves (fiatal) egyedek farktollai lassabban nőttek, rövidebbek, kisebb tollzászlójúak és könnyebbek voltak, mint az adult madarak tollai. Az adult korcsoporton belül (2 és 5 év között) nem találtunk különbséget a farktoll jellemzőiben. Az adult egyedekhez képest a fiatalok gyengébb minőségű élőhelyeken telelhetnek, és feltehetően kevésbé tapasztaltak a táplálékszerzésben. A hosszabb evezőtollú madarak farktollai gyorsabban növekedtek, valamint hosszabb, nagyobb tollzászlójú és nehezebb farktollaik voltak. Eredményünk arra utal, hogy az evezőtollak és farktollak jellemzői

hasonló tényezők hathatnak. A hím örvös légykapók fehér homlokfoltjának mérete, mely a téli vedlés során alakul ki, nem korrelált a faroktoll egyik jellemzőjével sem. Ez megerősíti korábbi eredményeinket, melyek szerint a hazai örvös légykapók homlokfoltmérete nem mutat erős összefüggést az egyedi kondícióval. Kimutattuk továbbá, hogy a téli vedlést követően a költéskezdet időpontja nem függött össze a faroktollak jellemzőivel, és ezen keresztül a telelés alatti kondícióval. Ez alapján nem találtunk bizonyítékot arra, hogy a telelés alatti kondíció befolyásolná a vonulás kezdetének időpontját, illetve a vonulás ütemét az örvös légykapónál. A következő évi tojásszám viszont nagyobb volt azoknál a tojóknál, amelyek nehezebb faroktollat hoztak létre a telelés alatt, a növekedési ráta azonban nem függött össze a tojásszámmal. Ezek az összefüggések arra is utalhatnak, hogy a faroktoll tömege jelezheti a tojók egyedi minőségét. (**Hargitai, R. et al. 2012: *Winter body condition in relation to age, sex, and plumage ornamentation in a migratory songbird Ibis, 154: 410-413; Hargitai, R. et al. 2014: Winter body condition in the Collared Flycatcher: determinants and carry-over effects on future breeding parameters. Auk, accepted paper***)

278 farok- és szárnytollminta elemzése (ICP-MS módszerrel) már befejeződött, 21 minta elemzése még várat magára. A feldolgozott minták alapján megállapítható, hogy a pilisi területen vedlett szárnytollak, és a téli (feltehetően Közép-és Dél-Afrika miombó vegetációjában) vedlő területen növesztett faroktollak elemértartalma szignifikáns különbséget mutat a Li, Sc, Mg, Mn, Zn, Ba és a Se tekintetében. A faroktollak alapján a két ivar jelentős különbséget mutat 7 elem tekintetében. Mindkét ivarnál egyes elemértartalmak eltérnek a vizsgált három évben (2008, 2009, 2010). Mind a tojók, mind a hímek kondíciója összefüggött a faroktollak elemértartalmával, ugyanakkor a két ivar szárnyfoltja és csüd hossza nem magyarázta az elemértartalom varianciáját. A hímek homlokfoltjának mérete kovariált a tollak Se- és Ca-tartalmával. Az eddigi elemzésekkel kitűnik, hogy a költési időszakban becsült kondíció és a téli vedlő területen kialakított homlokfolt mérete kapcsolatban lehet a téli vedlő helyek minőségével vagy az ottani táplálkozási feltételekkel. Ennek ellenére a tollak ásványi elemértartalmában lévő különbségek, a jelentős évek közötti eltérések miatt, nem alkalmasak az egyedi minőség becsülésére, viszont feltehetően lehetőséget nyújtanak az eddig nem ismert téli vedlő helyek azonosítására, amennyiben ismeretek szerzünk a potenciális afrikai vedlő területek ásványi anyag összetételéről. (**A részletes analízisek után 2014-ben várható az első kézirat**)

Kérem a bírálókat, hogy a feldolgozás alatt lévő kutatási eredmények miatt két év múlva újra tekintsék át a pályázathoz kapcsolódó tudományos cikkek listáját, és ha szükségesnek látják, értékeljék újra a pályázatot.