

Küzdelem a stresszel: fiziológiai mechanizmusok vizsgálata evolúciós kontextusban

OTKA PD76862 számú pályázat zárójelentése

Dr. Lendvai Ádám Zoltán - 2013. január 30.

Az egyik legfontosabb életmenet döntés, amivel minden élőlénynek szembe kell néznie, hogy mennyi energiát fektessen a szaporodásba és mennyit az önfenntartásba. Ennek a kérdésnek a háttérében az a megfigyelés áll, hogy a szaporodás költséges [1], így az abba fektetett energia csereviszonyban áll az önfenntartással, és többször szaporodó élőlények esetén a későbbi szaporodásba fektethető energiával. Ez az allokációs probléma az életmenet elmélet egyik központi kérdése [2]. Pályázatom fő célkitűzése az volt, hogy jobban megértsük, hogy milyen hormonális folyamatok befolyásolhatják ennek az allokációs problémának a megoldását. Feltételezésem az volt, hogy az ún. stresszhormonok jelentős szerepet játszhatnak ebben a folyamatban. Ennek az elképzelésnek az alapja, hogy a környezeti stresszhelyzetekre a szervezet egy olyan vészreakcióval válaszol, ami az azonnali túlélést segíti az adott környezetben, más egyéb, nem létfontosságú folyamatok (pl. a szaporodás) háttérbe szorításával [3,4]. Így tehát a stressz hatására termelődő mellékvesekéreg hormon (kortikoszteron vagy bizonyos emlősöknél kortizol) fontos szerepet játszhat a túlélés és a szaporodás közötti csereviszony élettani meghatározásában. Ennek vizsgálatához az ún. befogás-fogvatartás módszert használtuk [5], amelynek lényege, hogy a vizsgált állatokat standardizált stresszhatásnak tesszük ki (ez a befogás és a standard körülmények közötti fogvatartás), majd vizsgáljuk stresszhatás előtti és után a vérben található stresszhormon koncentrációját. (A mellékvesekéreg csupán a befogást követő kb. 2-3 perc múlva kezdi el a kortikoszteron fokozott termelését, így a befogást követő azonnali vérvétel képet adhat a stressz előtti állapotokról [6].) Amennyiben a kortikoszteron valóban szerepet játszik a túlélés és a szaporodás közötti csereviszony mediációjában, akkor azt várjuk, hogy az aktuális szaporodási esemény értékétől függően az egyedek különböző mértékű hormonális stresszválaszt mutatnak, azaz modulálják stresszválaszukat. Ezt az elképzelést a fészkalj érték hipotézisnek neveztük el. A házi verében végzett korábbi kísérleteink a hipotézist támogató eredményeket mutattak [7,8]. A jelenlegi pályázat célkitűzése az volt, hogy ezen ismereteinket három fő irányban bővítsük. Egyrészt vizsgáljuk, hogy a stresszválasz modulációja mennyire általános jelenség, azaz, felfedezhető-e valamilyen evolúciós mintázat a fajok közötti stresszválasz mértékében. Másrészt vizsgáltuk, hogy a stresszválasz modulációjának milyen

korlátai lehetségesek. Harmadrészt vizsgáltuk azt is, hogy a stresszre adott hormonális válasznak milyen viselkedésbeli következményei vannak, és hogy milyen kapcsolatban állhat az egyedek rátermettségével.

Kapcsolódó dolgozat:

Lendvai, Á.Z. 2012. Az életmenet döntések hormonális háttere. **Habilitációs értekezés.** Debreceni Egyetem, Debrecen.

A fészekalj érték hipotézis tesztjei

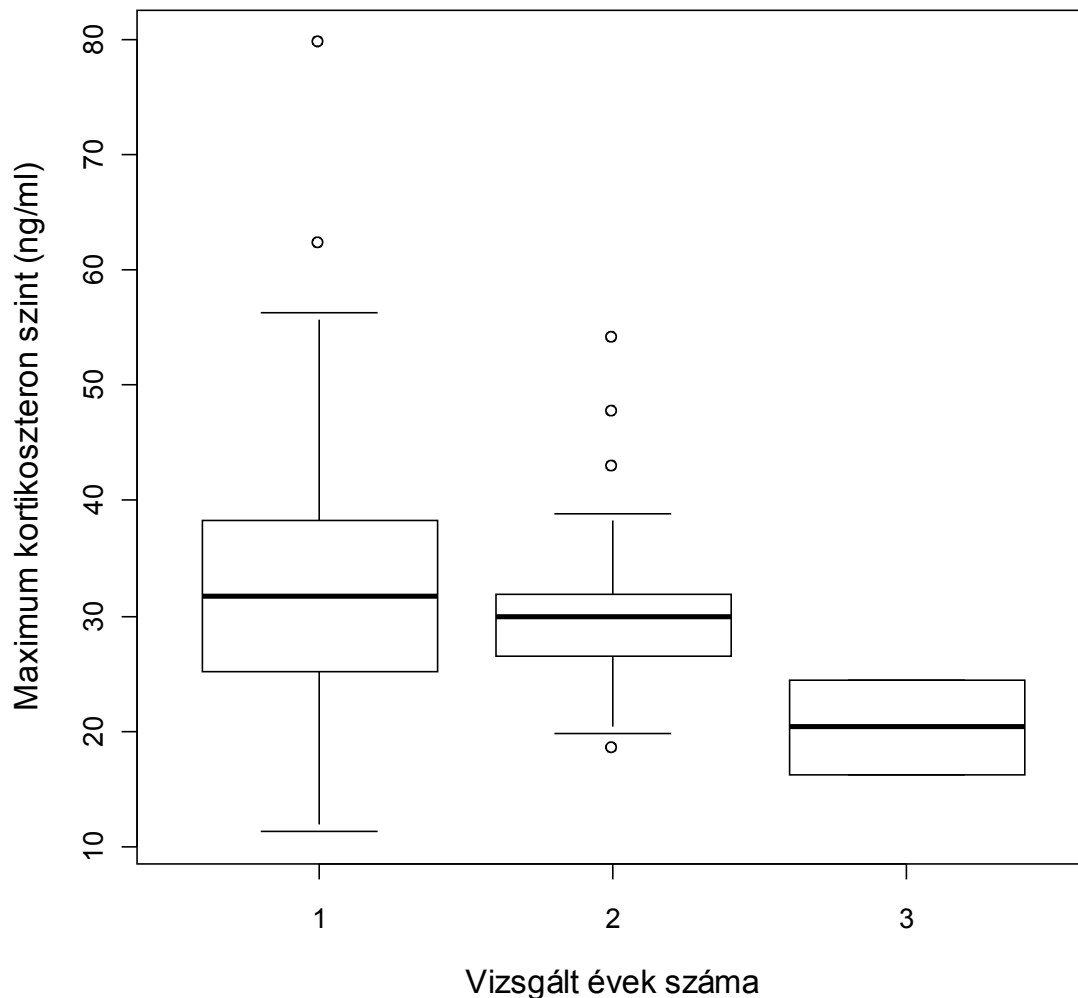
A fészekalj érték hipotézis általánosíthatóságának tesztjét filogenetikai komparatív elemzéssel végeztük el. Az eredményeiről az *American Naturalist* című folyóiratban megjelent vizsgálatban számoltunk be. Ebben a cikkben formalizáltuk a fészekalj érték hipotézist, és megadtunk egy módszert annak mérésére. Ebben a vizsgálatban 64 madárfaj hormon és életmenet adatait vizsgálva megállapítottuk, hogy az adott fajra jellemző fészekalj érték jelentősen meghatározza a glükokortikoid hormonszintek nagyságát. Ebben az elemzésben kontrolláltunk néhány fontos lehetséges zavaró változóra, mint pl. az egyenlítőől való távolság vagy a testméret.

Egy másik vizsgálatban a fészekalj érték hipotézis egy aspektusát, a kor hatását vizsgáltuk. Bár néhány tanulmány korábban foglalkozott ezzel a kérdéssel [9–11], az életkor hatása nem teljesen egyértelmű. Egyrészt ezek a vizsgálatok mind hosszúéletű tengeri madarakat vizsgáltak, melyeknek elég speciális életmenetük van, így fontos a kérdést más életmenetű modellfajokon is megvizsgálni. Másrészt pedig ezek a vizsgálatok egy populációban különböző életkorú egyedeket vetettek össze, így a talált hatásoknál nehéz (vagy lehetetlen) megállapítani, hogy az eredmények a szelekció vagy az egyedi optimalizáció hatását tükrözik-e (magyarán, hogy egy adott stresszválasszal rendelkező egyedek szelekciós előnyben vannak, így a populáció idősebb egyedei között nagyobb arányban fordulnak elő, vagy pedig a madarak egyedi szinten szabályozzák a stresszválaszukat a fészekalj érték hipotézisének megfelelően). Mi házi verebeken vizsgáltuk az egyedek stresszválaszának mértékét a koruk függvényében. Mivel számos madárról több éven keresztül is volt adatunk, és a madarak változatos korúak voltak, egy statisztikai eljárás segítségével [12] meg tudtuk állapítani, hogy mi az egyedek közötti kor hatása (szelekció) és mi az egyes egyedek korával (öregedésével) járó egyedi szintű változás (optimalizáció). Vizsgálatunkban azt találtuk, hogy az egyedi optimalizáció hatása erősebb, az egyes egyedek életkoruk előrehaladtával kisebb stresszválaszt mutatnak (1. ábra). Az eredményekről szóló kézirat előkészület alatt áll.

Kapcsolódó dolgozatok:

Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Liker, A., Angelier, F., Wingfield, J. C. & Chastel, O. 2009
Stress Response and the Value of Reproduction: Are Birds Prudent Parents? **The
American Naturalist (IF: 4.53)** 173, 589–598.

Lendvai, Á.Z. & Chastel, O. Hormonal stress response decrease with age in a short-lived songbird. Kézirat előkészület alatt.



1. ábra. A házi veréb egyedek stresszválasza életkoruk előrehaladtával egyre csökken (a valós életkoruktól függetlenül). A vizsgált évek száma itt azt jelenti, hogy egy adott madár hanyadik évben vesz részt a vizsgálatban.

A stresszválasz modulációjának korlátai

Vizsgálataink részben arra mutattak rá, hogy az egyedek akár rövid idő alatt is képesek hormonális stresszválaszukat az életmenet elmélet által jósolt irányban modulálni. A pályázat második részében azt vizsgáltuk, hogy milyen tényezők lehetnek ennek a plaszticitásnak a korlátai. Korábban kimutattuk, hogy a házi verebek hormonális stresszválaszát a korai fejlődés csupán átmenetileg módosítja [13]. Egy későbbi vizsgálatban a korai fejlődés egy másik aspektusát vizsgáltuk. Házi verebek számos populációját vizsgáltuk egy urbanizációs gradiens mentén, és arra a kérdésre kerestük a választ, hogy különböznek-e ezeknek a populációknak az egyedei a kondíciót jellemző számos élettani paraméterben, köztük a kortikoszteron szintjükben (alap és stressz által kiváltott). Nem találtunk különbséget a városi és vidéki populációk hormonszintjeiben. Az eredményekről a *Landscape and urban Planning* folyóiratban számoltunk be.

Vizsgáltuk továbbá, hogy az egyedek személyiség típusai befolyásolják-e az egyedek stresszre adott hormonális válaszát. Az egyedek személyiség típusát egy újszerű megközelítéssel nem laborban, hanem természetes körülmények között vizsgáltuk. Eredményeink azt mutatják, hogy a tojó házi verebek stresszválasza különbözött a személyiségtípusok között. A *Journal of Experimental Biology* c. Folyóiratban közölt cikkben részletesen megvitatjuk annak lehetőségét, hogy a stresszre adott fiziológiai válasz tekinthető-e az egyedek egy sajátos személyiség komponensének.

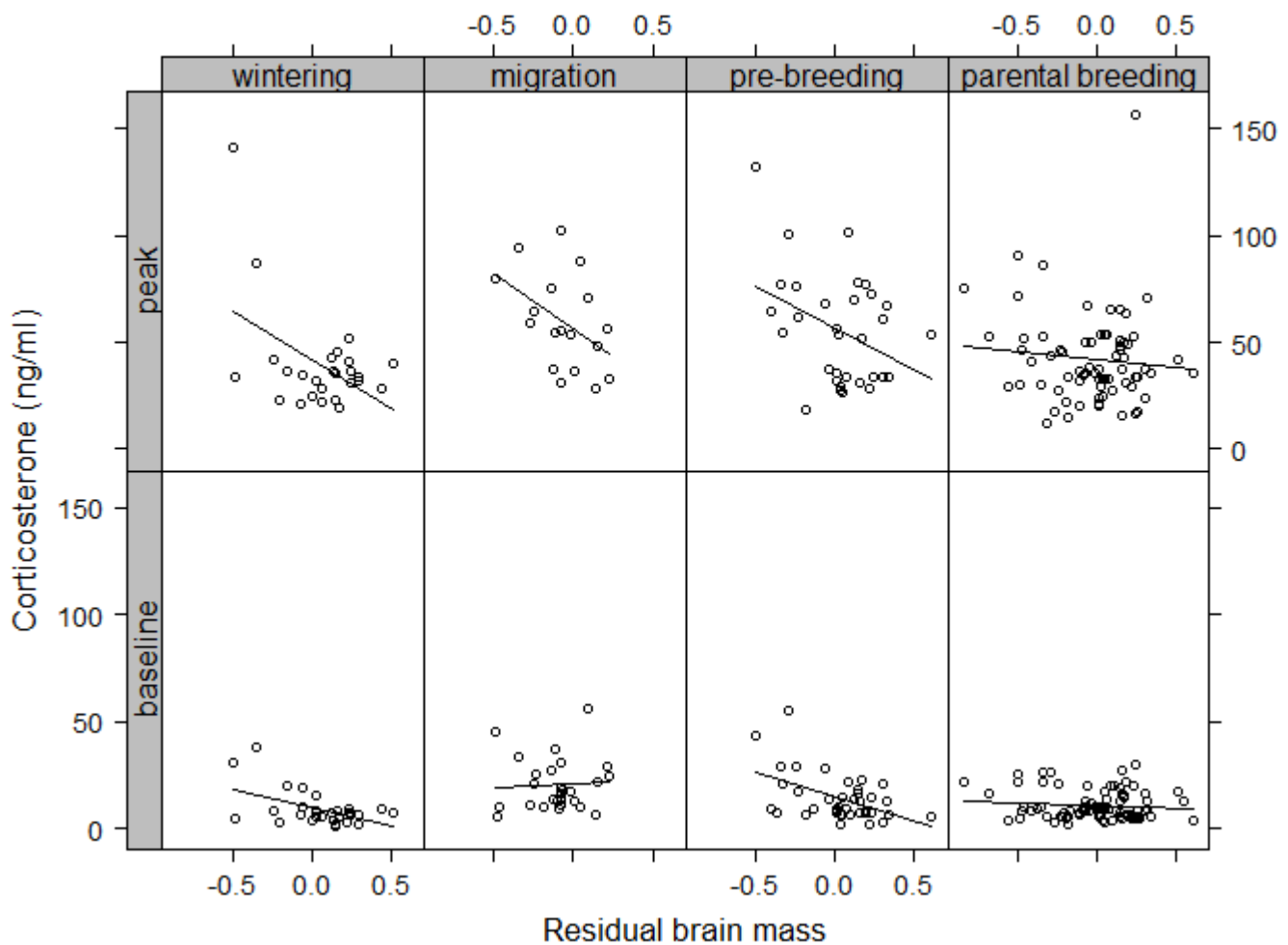
Végezetül több mint száz madárfaj komparatív vizsgálatával arra a kérdésre kerestük a választ, hogy a stresszválasz evolúcióját befolyásolhatják-e a stresszhelyzetekre válaszul adható alternatív, nem a teljes organizmusra kiterjedő élettani, hanem stresszhelyzet-specifikus, viselkedéses válaszok. Az ilyen specifikus válaszokat azonban limitálják az élőlények kognitív képességei. Ezért egy komparatív elemzésben vizsgáltuk, hogy a testtömeghez viszonyított agyméret, melyet a kognitív képességek mérőszámaként használtunk, kapcsolatban áll-e a hormonális stresszválasszal több életmenet szakaszban. Predikciónknak megfelelően azt találtuk, hogy a két jelleg között negatív kapcsolat áll fenn a legtöbb életmenet szakaszban (2. ábra). Az eredmények a *10. Nemzetközi Madárendokrinológiai Szimpózium* absztraktkötetében jelentek meg, majd az ebből készült kéziratot a *Proceedings of the Royal Society of London B* folyóirathoz nyújtottuk be, ahol jelenleg elbírálás alatt áll (az első benyújtást követő kiritikák alapján történt átdolgozás után).

Kapcsolódó dolgozatok:

Bókony, V., Seress, G., Nagy, S., Lendvai, Á. Z. & Liker, A. 2012 Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. ***Landscape and Urban Planning (IF: 2.004)*** 104, 75- 84.

Lendvai, Á. Z., Bókony, V. & Chastel, O. 2011 Coping with novelty and stress in free-living house sparrows. ***Journal of Experimental Biology(IF: 3.040)*** 214, 821-828.

Lendvai, Á.Z. Bókony, V., Sol, D., Angelier, F., Chastel, O. Do smart birds stress less? An interspecific relationship between brain size and corticosterone levels. Kézirat elbírálás alatt (átdolgozás után visszaküldve): ***Proceedings of the Royal Society of London B.***



2. ábra. A reziduális agytömeg (a testtömeg és az agytömeg logaritmusai közötti lineáris regresszióból számolt értékek) és a kortikoszteron értékek közötti kapcsolat negatív a legtöbb életmenet szakaszban. Az eredmények azt mutatják, hogy az

„okos” madárfajok elkerülhetik a teljes organizmusra kiterjedő hormonális stresszválasz költségeit stressz-specifikus viselkedéses stresszválással.

A kortikoszteron és a viselkedés kapcsolata

A kutatásunk harmadik részében arra kerestük a választ, hogy a hormonális stresszválasz milyen kapcsolatban áll a stresszválaszt követő viselkedéssel. Kimutattuk, hogy hím házi verebeknél a stressz által kiváltott kortikoszteron negatív kapcsolatban áll a stresszhatást követő utódgondozó viselkedéssel. Az eredményeket a *Hormones and Behavior* c. folyóiratban közöltük. A stressz által kiváltott utódgondozásra gyakorolt negatív hatást pedig arra használtuk, hogy a kétszülős utódgondozás evolúciójának egy érdekes és vitatott pontját vizsgáljuk a házi verebeknél. Ez utóbbi tanulmányt a *Behavioral Ecology*-ban közöltük.

Egy másik terepi vizsgálatban a kortikoszteron és a prolaktin (a stresszválaszban szintén részt vevő, és egyebek mellett az utódgondozásért felelős hormon) együttes vizsgálatát végeztük egy olyan fajban, ahol a jelenlegi és a jövőbeli szaporodás közötti csereviszony a szokásosnál jelentősebb konfliktust jelent. Ez a faj a széki lile, amelynek tojó egyedei a fiókák kelése után gyakran elhagyják a családot (dezertálnak), míg a hímeknél ez lényegesen ritkábban fordul elő. Arra a kérdésre kerestük a választ, hogy az egyedek standardizált stresszre adott válasza prediktálja-e dezertálási viselkedésüket. Bár ezt az elképzelést egyedi szinten egyik hormon sem támogatta, a tojók átlagosan magasabb stressz-indukált kortikoszteron szintet mutattak, mint a hímek, ami egyezik a fészekalj érték hipotézis jóslatával. Hogy egyedi szinten miért nem támogathatták az eredményeink az elképzeléseinket, azt részletesen a *Hormones and Behavior* c. folyóiratban megjelent cikkben tárgyaltuk.

Egy harmadik madárfajban, a partifecskénél pedig azt az elképzelést teszteltük, hogy a szaporodási időszakban a stresszre adott hormonális válasz prediktálja-e az egyedek túlélési valószínűségét. Azt találtuk, hogy a legnagyobb stresszválással rendelkező egyedeknek volt a legnagyobb a visszatérési arányuk. Az eredményeket egy kéziratban foglaltuk össze, ami még előkészületben van.

A pályázat keretében eredetileg több vizsgálatot terveztem az antarktikus területeken élő hóhojszán, azonban ez rajtam kívül álló okok miatt megghiúsult. Ezért egy másik sarkkörökhöz kötődő fajjal, a csüllővel dolgoztam két terepszezonon keresztül. Az első vizsgálatban a kortikoszteron szint kísérletes manipulációját végeztük el a költés előtt álló tojókon, és vizsgáltuk, hogy a kezelésnek van-e hatása a fészkelés kezdetére. Érdekes módon azt találtuk, hogy bár a kezelés hatásos volt (a kezelt madarak hormonszintje magasabb lett, mint a placebo kezelést kapott madaraké), a két csoport között egyáltalán nem találtunk különbséget az első tojásrakás idejében. Eredményeink arra utalnak, hogy ez az

eredmény a párok közötti kooperációnak köszönhető. Az egyedek viselkedését megfigyeltük és videóra rögzítettük, és azt találtuk, hogy bár a hímek hormonszintjét nem manipuláltuk, mégis a kezelt tojók párjai több időt töltöttek a fészektől távol, mint a kontroll tojók párjai. Valamint a nőtények több időt töltöttek koldulással (ebben a fajban a hímek a a nőtények koldulása hatására etetik párjukat). Elképzelhető, hogy a tojók megnövekedett energiaigényét a hímek tudták kielégíteni fokozott táplálkozási erőfeszítésükkel, és a párjuknak vitt táplálékkal. Ezekről az eredményekről a *Magyar Etológiai Társaság XIII. Konferenciáján* számoltam be, valamint egy kéziratot készítettem, ami még előkészület alatt áll.

Érdekes módon ezek az eredmények egybecsengenek ugyanezen a populáción végzett többéves elemzéssel. Ebben a vizsgálatban azt találtuk, hogy azokban az években, amikor a környezeti feltételek igen rosszak, a hímek alap kortikoszteron szintje növekszik, és kénytelenek lényegesen hosszabb táplálkozási utakat tenni, mint jobb években, miközben a tojók táplálkozási viselkedése változatlan marad. Bár erre vonatkozó konkrét adataink nincsenek, valószínűleg a hímek nehezebben tudják táplálékkal ellátni párjaikat, és talán ennek is a következménye, hogy a nőtények ezekben az években később kezdenek költeni, kisebb fészekaljat raknak, és szaporodási sikerük is alacsonyabb. Ezekről az eredményekről a *Marine Ecology Progress Series* c. folyóiratba nyújtunk be egy kéziratot február elején.

Kapcsolódó dolgozatok:

Lendvai, Á. Z. & Chastel, O. 2010 Natural variation in stress response is related to post-stress parental effort in male house sparrows. ***Hormones and Behavior (IF: 4.218)*** 58, 936–942.

Lendvai, Á. Z., Barta, Z. & Chastel, O. 2009 Conflict over parental care in house sparrows: do females use a negotiation rule? ***Behavioral Ecology (IF: 2.981)*** 20, 651.

Kosztolányi, A., Küpper, C., Chastel, O., Parenteau, C., Yılmaz, K. T., Miklósi, Á., Székely, T. & Lendvai, Á. Z. 2012 Prolactin stress response does not predict brood desertion in a polyandrous shorebird. ***Hormones and Behavior (IF: 3.991)*** 61, 734–740.

Goutte, A., Angelier, F., Bech, C., Clément-Chastel, C., Dell'Omo, G., Gabrielsen, G. W., Lendvai, Á. Z., Moe, B., Noreen, E., Pinaud, D., Tartu, S., Chastel O. Annual variation in the timing of breeding, pre-breeding foraging areas and associated hormones levels in an Arctic population of black legged kittiwakes. Kézirat benyújtás előtt a ***Marine Ecology Progress Series*** (IF: 2.7) (“Tracking fitness: Advances in physiological and electronic tagging techniques yield insights to behaviour, survival and reproduction in freely ranging marine animals” c. különszámába)

Lendvai, Á.Z., Pap, P. L., Angelier, F., Chastel. O. Parental roles and breeding phenology in a long-lived seabird. Kézirat előkészületben.

Lendvai, Á.Z., Szép, T., Chastel. O. High stress response during reproduction is related to a better survival in Sand martins. Kézirat előkészületben.

Kortikoszteron elemzése tollakból

A pályázat egyik nem tervezett irányvonalát az határozta meg, hogy a pályázatom megírása után jelent meg egy új módszer [14-16] leírása, ami szerint a kortikoszteront nem csak a vérből, hanem a tollakból is ki lehet mutatni. Mint minden módszernek, ennek is vannak előnyei, és hátrányai. Az előnye, hogy ez nem egy pillanatnyi képet mutat a szervezet aktuális hormonszintjéről, hanem egy hosszabb időszak alatt a tollba lerakódott hormonszint integrált mérőszámát adja. A módszer hátránya viszont éppen az, hogy nem tudható, az integrált hormonszint pl. krónikusan emelt hormonszint eredménye, vagy pontszerű, intenzív stresszhatás(ok) eredményeként jött létre (bár nagyméretű tollaknál akár ez is lehetséges [15]). Pályázatom egyik jelentős eredményének tartom, hogy Magyarországon elsőként sikerült a tollból való kortikoszteron meghatározás egy önálló protokollját kidolgoznom. Ezt a friss módszert kihasználva egy vizsgálatot végeztünk a kondíciófüggő ivari jelzések evolúciójának egyik klasszikus modellállatán, a házi pirókon, és azt vizsgáltuk, hogy a vedlés során a tollban felhalmozódott kortikoszteron szint befolyásolja-e a hímek tollazatának színét. A hím házi pirók színezete a sárgától az élénk pirosig terjed [17] (3. ábra), és a nőstények a piros színezetű hímeket kedvelik [18].



3. ábra. A házi pirók hímek színezete igen nagy változatosságot mutat, és ez a tollazati bélyeg a kondíció függő másodlagos nemi bélyegek evolúciójának egyik legjobban vizsgált rendszere. Fotó: © Alexander Badyaev, [17]

A különböző színű hímek azonban különböző életmenet stratégiákkal rendelkeznek, amelyek szabályozásában a hormonoknak jelentős szerepe van [19]. A vizsgálat eredményeként azt találtuk, hogy a pirosabb hímek tollában magasabb a vedlés során lerakódott kortikoszteron szint, mint a sárgább hímek tollában. Az eredményeket részletesen a *Behavioral Ecology and Sociobiology*-hoz (átdolgozás után) újra benyújtott kéziratban mutatom be.

A tollból történő kortikoszteron elemzését a házi verebeken is elvégeztük, és vizsgáltuk, hogy ez a változó (és egy sor más élettani paraméter) kapcsolatban áll-e az egyedek problémamegoldási képességével. Azt találtuk, hogy a kortikoszteron kontextusfüggő kapcsolatot mutat több kognitív folyamattal is (innovatív problémamegoldás, tanulás). Az eredményekről a *Magyar Etológiai Társaság XIV. Konferenciáján* számoltunk be, és a vizsgálatból készült kézirat benyújtás előtt áll.

Kapcsolódó cikkek:

Lendvai, Á.Z., Mathieu, G., Németh, J., Bakó, V. & McGraw, K. J. Carotenoid-based plumage coloration reflects feather corticosterone levels in male house finches (*Carpodacus mexicanus*). Kézirat elbírálás alatt (átdolgozás után visszaküldve): ***Behavioral Ecology and Sociobiology***.

Bókony, V. Lendvai, Á.Z., Vágási, C.I., Németh, J., Patraş, L. Liker, A. Necessity or capacity? Physiological aptness predicts problem solving success in house sparrows. Kézirat benyújtás előtt.

További irányok

Bár számos érdekes kérdést sikerült a jelen pályázat során megválaszolni, számos kérdés nyitott maradt, illetve az új vizsgálatok egy sor új kérdést vetettek fel. Néhány kérdésben technikai vagy egyéb nehézségek miatt nem sikerült a tervezett eredményeket elérni, ezeken a projekteken a mai napig dolgozunk. Pályázatomban eredetileg terveztem házi verebekenél a kortikoszteron szint orális úton történő manipulálását, ami azonban a tervezett módon nem járt sikerrel. Ezért a kortikoszteron manipulációnak egy alternatív módját alkalmaztuk (lebomló hormontartalmú készítmény bőr alá ültetését). Vizsgáltuk a kezelés hatását a szociális táplálkozási viselkedésre, valamint számos, az oxidatív stresszt jelző paraméterre. Jelen eredmények értékelése még folyamatban van.

Részben a fent említett orális kezelés kudarcra hatására egy domesztikált fajon (hullámos papagáj) is elkezdtünk dolgozni. Ahhoz, hogy megállapítsuk, ez a faj alkalmas-e a kortikoszteron szociális viselkedésre gyakorolt hatásának vizsgálatára, először megvizsgáltuk, hogy ennél a fajnál megfigyelhetőek-e azok a szociális

táplálkzási taktikák, amelyeket a házi verebeknél megfigyeltünk, valamint kísérletesen vizsgáltuk, hogy egyedileg mennyire konzisztens ezen taktikák használata. Az eredményekről a *8. Magyar Ökológiai Kongresszuson* számoltunk be, valamint egy BSc szakdolgozat született a témából. Egy másik kísérletben pedig a korai fejlődés során tapasztalt stressz hatását vizsgáltuk a növekedésre és a felnőttkori fenotípusra a fiókák kortikoszteron szintjének orális úton történő manipulálásával. Ezen eredményekből szintén egy BSc szakdolgozat született. Végezetül, vizsgáltuk a kortikoszteron válasz egy kulcsfontosságú, de eddig alig vizsgált elemét, a stressz utáni hormonszint alapszintre történő visszatérését, illetve ennek kapcsolatát a stresszválasz egyéb paramétereivel. Ezen eredmények elemzése még folyamatban van.

A pályázat ideje alatt készült egyéb dolgozatok:

Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á. Z., Szabó, K., Péntes, Z. & Liker, A. 2009 Whom do the sparrows follow? The effect of kinship on social preference in house sparrow flocks. ***Behavioural Processes*** 82, 173-177.

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.

Loiseau, C., Harrigan, R. J., Bichet, C., Julliard, R., Garnier, S., Lendvai, Á. Z., Chastel, O. & Sorci, G. 2013 Predictions of avian Plasmodium expansion under climate change. ***Scientific Reports*** 3. (doi:10.1038/srep01126)

Bichet, C., Sorci, G., Robert, A., Julliard, R., Lendvai, Á. Z., Chastel, O., Garnier, S. & Loiseau, C. In press. Epidemiology of plasmodium relictum infection in the house sparrow. benyújtott kézirat

Westneat, D.F., Bókony, V., Burke, T., Chastel, O., Jensen, H., Kvalnes, T., Lendvai, Á. Z., Liker, A., Mock, D.W., Schroeder, J., Schwagmeyer, P.L., Sorci, G., Stewart, I.R., n.d. Individual plasticity in fecundity varies among populations. benyújtott kézirat.

Hivatkozások

- 1 Williams, G. C. 1966 Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am Nat* **100**, 687-690.
- 2 Stearns, S. C. 1992 *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- 3 Wingfield, J. C., Maney, D. L., Breuner, C. W., Jacobs, J. D., Lynn, S., Ramenofsky, M. & Richardson, R. D. 1998 Ecological bases of hormone-behavior interactions: the 'emergency life history stage'. *Am Zool* **38**, 191-206. (doi:10.1093/icb/38.1.191)
- 4 Wingfield, J. C. & Sapolsky, R. 2003 Reproduction and Resistance to Stress: When and How. *J Neuroendocrinol* **15**, 711-724. (doi:10.1046/j.1365-2826.2003.01033.x)

- 5 Wingfield, J. C. 1994 Modulation of the adrenocortical response to stress in birds. In *Perspectives in comparative endocrinology*, pp. 520–528. National Research Council of Canada.
- 6 Romero, L. M. & Romero, R. C. 2002 Corticosterone responses in wild birds: the importance of rapid initial sampling. *Condor* **104**, 129–135.
- 7 Lendvai, Á. Z., Giraudeau, M. & Chastel, O. 2007 Reproduction and modulation of the stress response: an experimental test in the house sparrow. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**, 391.
- 8 Lendvai, Á. Z. & Chastel, O. 2008 Experimental mate-removal increases the stress response of female house sparrows: the effects of offspring value? *Hormones and Behavior* **53**, 395–401.
- 9 Wilcoxon, T. E., Boughton, R. K., Bridge, E. S., Rensel, M. A. & Schoech, S. J. 2011 Age-related differences in baseline and stress-induced corticosterone in Florida scrub-jays. *General and Comparative Endocrinology* **173**, 461–466. (doi:10.1016/j.ygcen.2011.07.007)
- 10 Heidinger, B. J., Nisbet, I. C. T. & Ketterson, E. D. 2006 Older parents are less responsive to a stressor in a long-lived seabird: a mechanism for increased reproductive performance with age? *Proc R Soc Lond B* **273**, 2227–2231.
- 11 Heidinger, B. J., Nisbet, I. C. T. & Ketterson, E. D. 2008 Changes in adrenal capacity contribute to a decline in the stress response with age in a long-lived seabird. *General and Comparative Endocrinology* **156**, 564–568. (doi:10.1016/j.ygcen.2008.02.014)
- 12 Van de Pol, M. & Wright, J. 2009 A simple method for distinguishing within-versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour* **77**, 753.
- 13 Lendvai, Á. Z., Loiseau, C., Sorci, G. & Chastel, O. 2009 Early developmental conditions affect stress response in juvenile but not in adult house sparrows (*Passer domesticus*). *Gen Comp Endocrinol* **160**, 30–35.
- 14 Bortolotti, G. R., Marchant, T., Blas, J. & German, T. 2008 Corticosterone in feathers is a long-term, integrated measure of avian stress physiology. *Functional Ecology* **22**, 494–500.
- 15 Bortolotti, G. R., Marchant, T., Blas, J. & Cabezas, S. 2009 Tracking stress: localisation, deposition and stability of corticosterone in feathers. *Journal of Experimental Biology* **212**, 1477.
- 16 Lattin, C. R., Reed, J. M., DesRochers, D. W. & Romero, L. M. 2011 Elevated corticosterone in feathers correlates with corticosterone-induced decreased feather quality: a validation study. *Journal of Avian Biology* **42**, 247–252. (doi:10.1111/j.1600-048X.2010.05310.x)
- 17 Badyaev, A. V. & Hill, G. E. 2002 Paternal care as a conditional strategy: distinct reproductive tactics associated with elaboration of plumage ornamentation in the house finch. *Behav Ecol* **13**, 591–597.
- 18 Hill, G. E. 2002 *A Red Bird in a Brown Bag: The Function and Evolution of Colorful Plumage in the House Finch*. Oxford University Press.
- 19 Badyaev, A. V. & Duckworth, R. A. 2005 Evolution of plasticity in hormonally-integrated parental tactics: An example with the house finch. In *Functional Avian Endocrinology*, pp. 375–386. Narosa Publishing House.