

Szexuális szerepek szociális tanulása változatos szaporodási rendszerekben

K81953

Részletes szakmai zárójelentés

A zárójelentésben foglalt időszak: 2010. február 1 – 2014. január 31.

1. Bevezetés

Pályázatunkban a nemi szerepek szociális tanulásának vizsgálatát tűztük ki célul, amihez a nemi szerepeiket tekintve természetes változatossággal jellemezhető modell-fajokat használtunk. A mai napig nem tisztázott, hogy a szociális viselkedések (így a különféle nemi szerepek) öröklődéséhez milyen mértékben járulnak hozzá a genetikai és egyéb öröklődési folyamatok. Csak most kezdjük felismerni, hogy a családtagoktól, fajtársaktól eltanult viselkedéselemek hogyan segítik (vagy éppen gátolják) az adaptív viselkedések generációk közötti és generációkon belüli átadását. Kutatási célkitűzéseink időszerűségét alátámasztja a szociális tanulás módszertani és koncepcionális megközelítéseit összefoglaló monográfia tavalyi megjelenése is (Hoppitt and Laland 2013).

Pályázatunkban két madárfajon, hasonló terepi kísérletekben vizsgáltuk, hogy a szülőktől és a populáció egyéb, nem rokon egyedeitől származó szociális tapasztalatok miként alakítják a fiókák nemi szerep-képét. Mindkét választott kutatási alanyunk, azaz a függőcinege (*Remiz pendulinus*) és a széki lile is (*Charadrius alexandrinus*), változatos szaporodási rendszere révén „természetes kísérleti helyzetet” teremt. A függőcinege fiókákat kizárólag egyik szülő gondozza (vagy az apa, vagy az anya) a tojásrakástól kirepülésükig (Persson and Öhrström 1989). A széki lile szülők ugyan közösen kotlanak a tojásokon, ám a fiókák kikelését követően valamelyik szülő gyakorta elhagyja a családot (Lessells 1984). Ez az utódgondozásban megnyilvánuló változatosság azt eredményezi, hogy egyazon függőcinege vagy széki lile populációhoz tartozó fiókák más-más szociális családi környezetben nőnek fel: csak hím, csak nőstény, vagy kétszülős gondozást (a széki lile esetén) tapasztalhatnak. A fiókák tesztelésével így remek lehetőség adódott, hogy a nemi szerepek és a szociális környezet összefüggéseit vizsgáló kísérleti kérdéseinket megválaszoljuk.

Pályázatunk négy specifikus célkitűzése a szociális környezet különféle komponenseinek hatásaira irányult:

1. a genetikai öröklődés és szociális tanulás hatásainak szétválasztása az utódgondozással kapcsolatos nemi szerepek kialakulásában (szülők szociális hatása);
2. a szülőkön kívüli szociális környezet nemi szerepek kialakulására gyakorolt hatásának vizsgálata (nem-rokon felnőtt egyedek hatása);
3. a nemi szerepek kialakulása az egy fészekaljban felnövekvő testvérek ivararányának függvényében (horizontális, rokoni hatások);

4. a korai egyedfejlődés során tapasztalt nemi szerepek hatása a felnőttkori szexuális és utódgondozási viselkedésre (a nemi szerepek szociális tanulása).

Mind a függőcinege, mind a széki lile terepkísérleteink végzése során számos nem várt nehézségbe ütköztünk, és ezért a pályázat kérdéseit részben más modellfajon vizsgáltuk. A széki lile kísérletekkel az első, míg a zebra-pintyeken végzett laborkísérleteinkkel a 2-4 kérdéseink megválaszolásához vettünk fel és elemeztünk adatokat. Az alábbiakban pályázatunk eredeti (és a problémák megoldására javasolt és elfogadott módosított) munkatervünk pontjait vesszük sorra, a vizsgált modell-fajok szerint csoportosítva.

2. Széki lile projektek

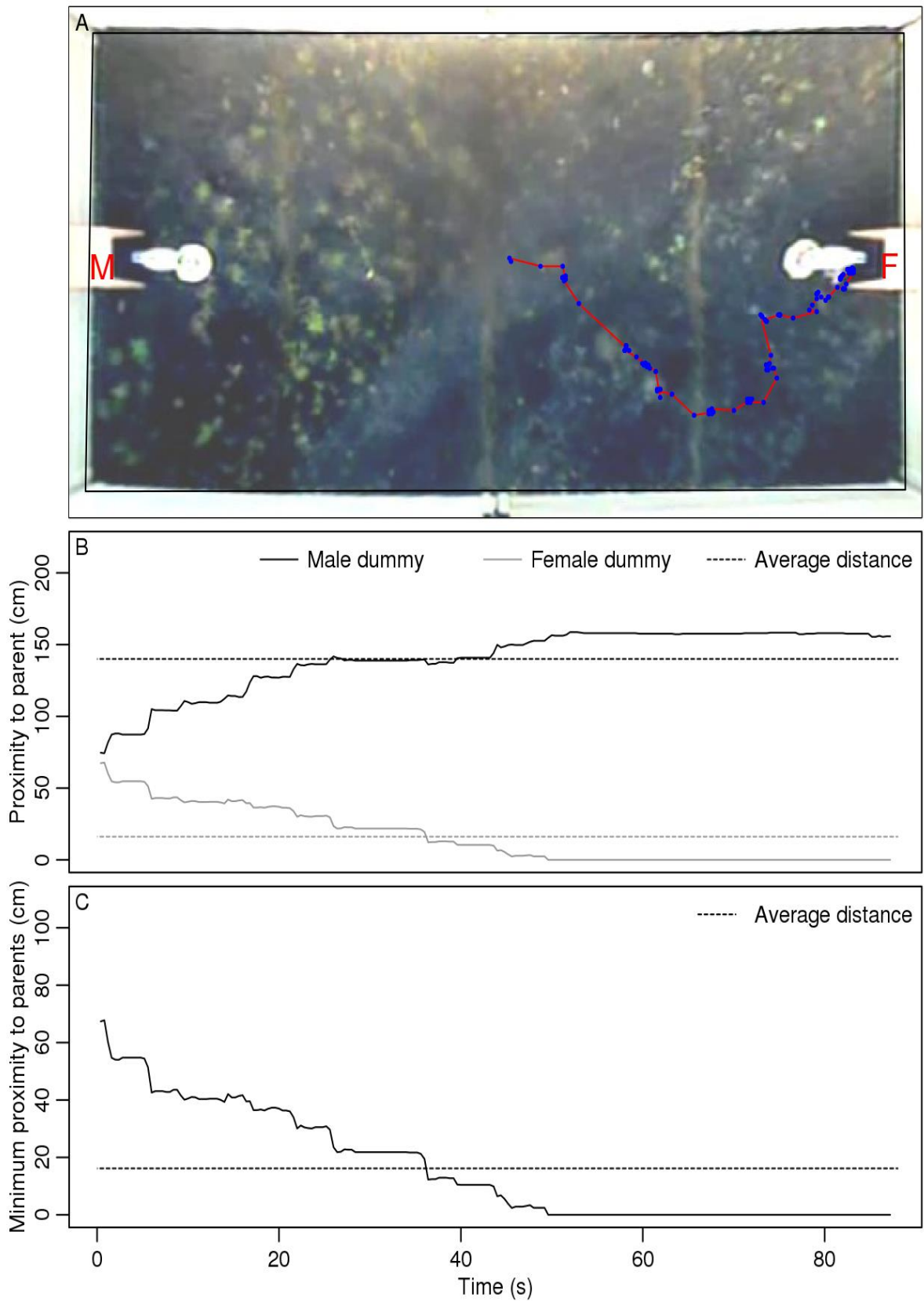
2.1. Genetikai öröklődés vs. szociális tanulás az utódgondozó viselkedés kialakulásában

Szülői preferencia teszt

A széki lile terepmunkát az eredeti tervek szerint, a Çukurova-deltában (Adana Tartomány, Törökország) a Tuzla-tónál (N 36°43', E 35°03') végeztük 2010-ben. A török hatóságoktól a 2010-es terepmunkához nem sikerült beszerezni a kísérletes manipulációkhoz szükséges engedélyeket, így a terepmunka során előkísérleteket végeztünk. Felnőtt széki liléktől hangot gyűjtöttünk, majd a fiókák szülőhangra és szülőmaketre adott viselkedését teszteltük. Megállapítottuk, hogy a 2-5 napos fiókakor a legmegfelelőbb a fiókák tesztelésére. Továbbá más, a pályázat témájához kapcsolódó projektekhez gyűjtöttünk adatokat.

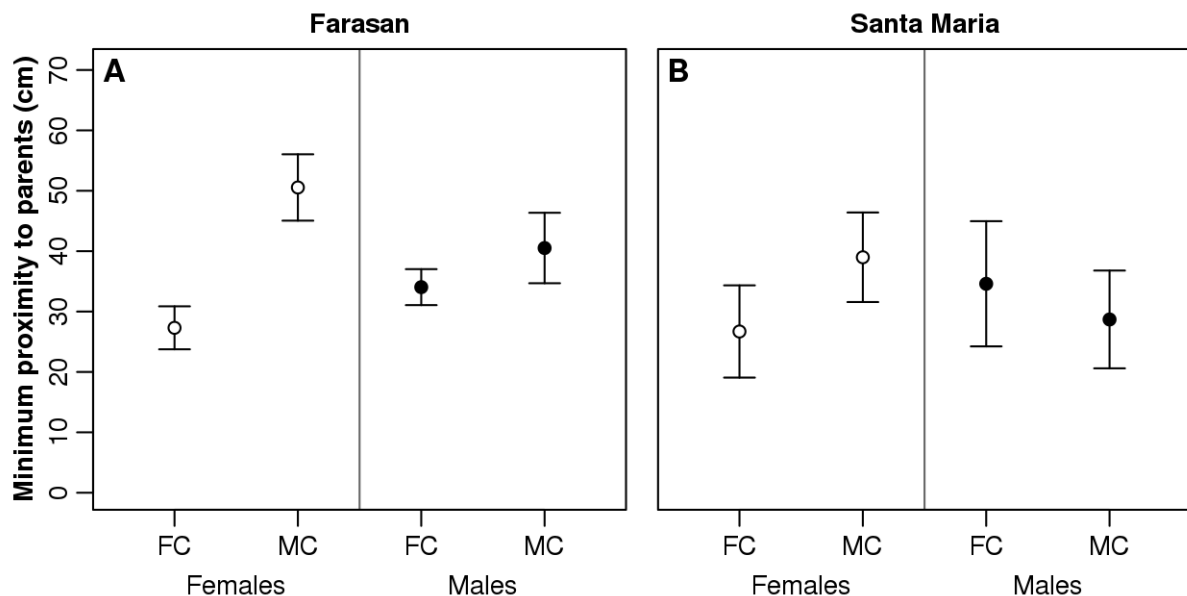
Mivel a török hatóságoktól ismételt engedély-kérelmünkre sem kaptunk választ, a kísérletekkel 2011-ben újabb kísérleti populáción indultunk meg a Farasan-szigeteken (Szaúd-Arábia, N 16°41', E 42°08'). 22 felnőtt egyedtől hangmintát gyűjtöttünk; ezek elemzése a hívás hangmagasságára nézve konzisztens egyedi különbségeket mutatott, azaz az adott szülő sajátosságának tekinthető. 13 párnál random módon időszakosan eltávolítottuk a hím vagy tojó szülőt, míg a család mozgását az egyedül maradt szülővel nyomon követtük. A szülő eltávolítás után 2-3 napon belül befogtuk a fiókákat és teszteltük preferenciájukat egy kétutas mobil választó apparátusban. A preferencia tesztet 11 család 20 fiókáján tudtuk elvégezni, ugyanis a Farasan-szigeteki populáció egyedsűrűsége nagyon alacsonynak bizonyult (kb. 5 pár/km²).

A 2011-ben felvett adatok kiértékelése biztató volt: a fiókák hangadással és helyváltoztatással reagáltak a teszt során. Ennek megfelelően a 2012-es évben egy nagyobb egyedsűrűséggel bíró populációban, az Azori-szigetekhez tartozó Santa Maria-n (N 36°59', W 25°06') folytattuk az adatgyűjtést. További 9 családnál távolítottuk el időszakosan az egyik szülőt, majd teszteltük a fiókák preferenciáját hím- és tojó szülők hívóhangjára és makettekre. Így összesen 20 széki lile család 42 fiókáján végeztük el a preferencia tesztet. A gyűjtött adatokkal azt vizsgáljuk, hogy 1) a fiókák preferálják-e a gondozó szülő nemét, illetve hogy 2) a fiókák szülőhöz való kötődését befolyásolja-e, hogy milyen nemű szülő neveli őket.



1. ábra. Egy széki lile fióka mozgása a preferencia-teszt alatt az arénában (A), a fióka távolsága a hím („M”) és tojó („F”) stimulustól (B), és a fióka minimum távolsága a stimulusoktól a teszt során (C)

A fiókák választásáról készített felvételeken a fiókák mozgását ImageJ szoftver segítségével kódoltuk (1A. ábra), majd a fiókák helyzetét leíró koordinátákból kiszámoltuk a hím és nőstény stimulustól vett távolságokat (1B, C ábra). Az eredmények alapján a fiókák nem preferálták a gondozó szülő nemének megfelelő stimulust ($p \geq 0.534$ mindkét populációban), azonban a fiókák szülőhöz való kötődését befolyásolta a gondozó szülő neme. A bármely stimulustól vett minimum távolságuk esetében a Farasan populációban a fióka neme és a kísérleti csoport között interakció volt (likelihood ratio teszt (LRT), $\chi^2 = 4.13$, $df = 1$, $p = 0.042$). Mind a hím, mind a tojó fiókák több időt töltöttek a stimulusok valamelyikének közelében, ha hím szülőjük gondozta őket, azonban míg ez a hatás erősen szignifikáns volt a tojó fiókáknál, addig a hím fiókáknál nem volt szignifikáns különbség (2A. ábra, LRT, tojó fiókák, $\chi^2 = 7.960$, $df = 1$, $p = 0.005$, hím fiókák: $\chi^2 = 1.183$, $df = 1$, $p = 0.277$). Santa Marián nem volt különbség a kezelési csoportok között (2B. ábra, $\chi^2 = 0.218$, $df = 1$, $p = 0.641$). A populációk közötti különbségeket valószínűleg a környezeti hatások okozzák: a Farasan populáció egy extrém meleg élőhelyen él, ahol a fiókák valószínűleg jobban rá vannak utalva a szülői segítségre a thermoregulációban életük e korai szakaszában. A kísérletből származó kézirat írása folyamatban van.



2. ábra. Tojó és hím széki lile fiókák stimulusoktól vett átlagos minimum távolsága a teszt során a Farasan (A) és Santa Maria (B) populációkban („FC”: tojó által nevelt, „MC”: hím által nevelt fióka)

Szülői gondozási mintázatok átadásának megfigyelése

A 2010-es törökországi terepmunka során 38 felnőtt madarat és 78 fiókát jelöltünk egyedi azonosító gyűrűkkel. Összesen 19 család gyűrűzött fiókáit követtük nyomon, és feljegyeztük gondozó szülőjük nemét. A kísérletekhez szükséges engedélyek hiányában 2011-ben újabb helyszínen (Farasan-szigetek) folytattuk a munkát, így az utódgondozó viselkedés örökölhetőségét nem tudtuk vizsgálni.

3. Függőcinege projektek

3.1. Genetikai öröklődés vs. szociális tanulás az utódgondozó viselkedés kialakulásában

Szülői preferencia teszt

2010-ben és 2011-ben az eredeti munkatervnek megfelelően terepkutatást végeztünk a Duna-deltában (Románia), Crișan falu környékén (N 45°09', E 29°27'; 3. ábra). A mobil párválasztó kamra megépítése után 2010-ben felnőtt hím- és tojó hívóhangokat vettünk fel. Előkísérleteinkben hím ill. tojó makettel és hívóhanggal teszteltük 16, különböző nemű szülők által gondozott fióka preferenciáját. Tesztjeink azonban nem szolgáltak értékelhető adattal, mivel a különböző korban tesztelt fiókák egyöntetűen félelmi reakciót mutattak, azaz a teszt során egységesen mozdulatlaná váltak ('lefagytak'). Ezt kiküszöbölendő, a fiókák reakcióját a visszajátszott hangokra azok fészkeiben is próbáltuk tesztelni, valamint röviddel kirepülésük után (ilyenkor pár napig még nem esznek önállóan, szüleik etetik őket a fészek környékén) a nádasban egymástól többtíz méterre elhelyezett hangszórókkal. A fiókák egyik kísérleti helyzetben sem mutattak értékelhető reakciót, így arra a következtetésre jutottunk, hogy a javasolt kísérletünk függőcinege modell-fajt használva nem vezet eredményre.

Szülői gondozási mintázatok átadásának megfigyelése

A szülői preferencia teszt mellett 2010-ben összesen 119 fészket derítettünk fel a populációban (3. ábra). 51 felnőtt függőcinegét fogtunk be és jelöltünk egyedi azonosító gyűrűkkel, valamint 82 fiókát. A fiókákat gondozó szülők neméről feljegyzést készítettünk. A rákövetkező évben (2011) reményeink szerint az utódgondozás örökölhetőségét vizsgáltuk volna, az előző évben meggyűrűzött, és immáron szexuálisan érett fiatal felnőtt egyedek költését és szülői gondozását nyomon követve. Az egyéves függőcinegék azonban – várakozásunkkal eltérően – nem voltak helyhűek születési területükhöz. A 2011-ben felderített 28 aktív fészeknél összesen 4, 2010-ben gyűrűzött egyedtel sikerült újra megfigyelni, azonban ezek mindegyikét már felnőttként gyűrűztük meg, tehát a 82 gyűrűs fiókából egy sem tért vissza a költési területre.



3. ábra. A Duna-deltában 2010-ben felderített, fiókákat produkáló fészek lokációja

Pályázatunk első két függőcinege terepszezonjának tapasztalatait kiértékelve úgy láttuk a projekt sikerét biztosítva, ha a tervezett terepkísérleteket zebrapintyeken (*Taeniopygia guttata*), kontrollált laboratóriumi körülményekre adaptálva vizsgáljuk tovább (lásd alább). Ennek megfelelően 2012. februárban kérvényeztük kutatási tervünk módosítását, amelyhez az OTKA Élettudományi Kollégiuma hozzájárult.

4. Zebrapinty projektek

4.1. Genetikai öröklődés vs. szociális tanulás az utódgondozó viselkedés kialakulásában

A zebrapintyeken folytatott laborkísérletek végzéséhez az ELTE TTK Állatházában 2012 elején három helyiségben megteremtettük 32 aktív szaporodó pár, 40 nem-szaporodó (csere) és 80 fióka zebrapinty egyidejű tartásának feltételeit (4. ábra). A kísérleti populáció diverzitásának biztosítása érdekében zebrapintyeink (összesen 125 egyed) hat külön tenyésztőtől származtak. A madarakat páronként külön ketrecbe helyeztük, majd a fiókák kelését követő 5-8 napon belül ún. split-family kísérleti módszert alkalmazva a szülőpárt szétválasztottuk, és az utódok felét a hím, a másik felét a tojó gondozta tovább. A fél-fészekaljakat a szülőket tekintve azonos nemű, illetve ellentétes nemű fél-fészekalj párokként helyeztük el, a nem-rokon szociális hatások tesztelésének érdekében (lásd alább). Összesen 30 családot választottunk szét sikeresen, valamint kontroll csoportként 11 családban mindkét szülő gondozta az utódokat. A zebrapinty fiókák preferenciáját kirepülésüket követően teszteltük a korábban felvett ivar-specifikus hívóhangokra és hím/tojó makettekre (hasonló kísérletben, mint 2.1 és 3.1 kísérletekben, fent). A zebrapinty fiókák – a függőcinegékhez hasonlóan – félelmi reakcióval válaszoltak a teszt során.



4. ábra. Az ELTE Állatházában működő, 32 pár egyidejű kísérleti manipulációját lehetővé tevő kísérleti szoba

4.2-4.4. Az utódgondozó nemi szerep szociális tanulása: a nem-rokon egyedek, fióka kori ivararány és a gondozó szülők nemének hatása

Ivarérésüket követően a második generációs zebrapinty fiókákat frakcionális faktoriális elrendezésben párosítottuk a gondozó szülő és a kezelésben részesült fióka nemére nézve (1. táblázat). Ezzel a vizsgálattal számos kutatási kérdésünkre kerestük a választ:

- tanulják-e szüleiktől az utódgondozást a zebrapinty-fiókák?
- hatással van-e a nem-rokon felnőtt egyedektől látott utódgondozó viselkedés a fiókák későbbi saját utódgondozó viselkedésére?
- hatással van-e a fiókák felnőttkori utódgondozó viselkedésére a felnövekvésük alatti fészekalj-ivararány?

Hímet gondozó szülő	Tojót gondozó szülő
Hím	Hím
Hím	Tojó
Tojó	Hím
Tojó	Tojó
Kontroll (kétszülős)	Kontroll (kétszülős)

1. táblázat. A második-generációs szaporodás során a gondozó nemre és a fióka nemre nézve frakcionális faktoriális elrendezést alkalmazva párosítottuk a már ivarérett egyedeket

A téli hónapokban csökkenést tapasztaltunk a szaporodási sikerben (feltehetően a levegő-keringtető klímarendszer túl szárazra tette a levegőt, aminek következtében a tojások sok vizet vesztek a kotlás során és ez erős negatív hatással volt a kelési sikerre). A statisztikai analízishez megfelelő mintaszám biztosítása érdekében pályázatunk futamidejének hosszabbítását kértük 2013. áprilisban, amelyhez az OTKA Élettudományi Kollégiuma hozzájárult.

A második generáció utódgondozásáról (kotlás és fiókaetetés) felvett összesen 240 órányi videofelvétel viselkedési kódolását 2014. február végén fejeztük be. A videók alapján számolt relatív gondozási viselkedést a szülők viselkedésével (amit további közel 300 órányi videofelvétel korábbi kódolásával nyertünk) vetjük majd össze. Ezt követően az eredményeket statisztikailag analizáljuk, és a kutatásból származó eredményeket publikáljuk.

Várakozásunk, hogy a fióka neme és az őt gondozó szülő neme együttesen befolyásolják az utódgondozási viselkedést. (Pl. a csak hím gondozás által felnevelt hímek szülői ráfordítása (kotlás és fiókaetetés) magasabb lesz, mint a csak hím gondozás által felnevelt nőtények, vagy a csak nőtény gondozás által felnevelt hímek gondozása).

5. További eredmények

Kutatásunk eredményeit az alábbi nemzetközi és hazai konferenciákon mutattuk be:

- 25th International Ornithological Congress (Campos do Jordao, Sao Paulo, Brazil, 2010. augusztus 22-28)
- „New directions in sexual selection research: unifying behavioural & genomic approaches” (Bath, UK, 2010. szeptember 1-4)
- European Society for Evolutionary Biology 13. kongresszusa (Tübingen, Németország, 2011. augusztus 20-25)
- International Society for Behavioral Ecology 14. kongresszusa (Lund, Svédország, 2012. augusztus 12-17)
- Annual Conference of the Ethological Society (Bielefeld, Németország, 2013. február 14-16)
- Magyar Etológia Társaság 13-15. konferenciái (Debrecen, 2011. november 25-26; Kolozsvár, 2012. november 29-december 1; Budapest, 2013. november 29-december 1)
- „The evolutionary significance of consistent behavioral variation” (Debrecen, 2014. február 7-8)

A pályázat futamideje alatt további, a pályázatunk központi kérdéseire szorosan kapcsolódó vizsgálatokat is végeztünk, amelyek fő eredményét az alábbi listában, a publikáció forrásának (vagy a publikációs folyamat stádiumának) megjelölésével röviden ismertettük:

5.1. Vincze et al. 2013 (*PLOS ONE* 8: e60998)

Egy 10 populációra kiterjedő, több ezer órnyi szülői viselkedést tartalmazó adatsoron a külső környezet és a genetikai differenciálódás hatását vizsgáltuk a szülői kooperációra széki liléken. Kimutattuk, hogy nem a genetikai differenciálódás mértéke, hanem elsősorban a lokális környezeti hőmérséklet lehet felelős a kétszülős gondozás gyakoriságában tapasztalható populációk közötti eltérésekért.

5.2. Küpper et al. 2012 (*Molecular Ecology* 21: 5864–5879)

Széki liléket vizsgálva kimutattuk, hogy a szárazföldi populációk genetikailag nem differenciálódtak egymástól – akár több mint 10.000 km-re lévő populációk esetén sem. A szigeteken élő populációk azonban különböztek a szárazföldi populációktól. Az egyszülős, illetve kétszülős öröklődő markerek összehasonlítása arra enged következtetni, hogy a gének keveredésében a nemi szerepek, elsősorban a tojók poliandriájának mértéke meghatározó lehet.

5.3. Küpper et al. 2012 (*Biology Letters* 8: 787–789)

Igazoltuk a madarak genetikai ivar-meghatározásában a W ivari kromoszóma szerepét egy szaporodó, ZZW ivari kromoszómákkal rendelkező triploid széki lile tojó segítségével.

5.4. Kosztolányi et al. 2012 (*Hormones and Behavior* 61: 734–740)

Elsőként mutattuk ki, hogy a szülői nemi szerepek nem függnak a szülők prolaktin („gondozási”) és kortikoszteron („stressz”) hormon szintjétől széki lilénél, amely fajnak természetes viselkedéseleme az utódelhagyás.

5.5. Rheindt et al. 2011 (*PLOS ONE* 6: e26995)

Négy lilefaj genetikai ill. fenotípusos differenciálódást vizsgáltuk. Kimutattuk, hogy a korábban a széki lile alfajának tekintett fehér arcú lile genetikailag nem különbözik a széki lilétől, míg egy nemrégiben javasolt kritérium rendszer szerint a fenotípusát tekintve akár külön fajnak is tekinthető.

5.6. Kosztolányi et al. 2011. (*Journal of Evolutionary Biology* 24: 1842–1846)

Miért dezertálnak a tojó széki lilék sokkal gyakrabban, mint a hímek? Az utóbbi évek elméleti modelljei alapján ennek a viselkedési különbségnek a háttere a felnőttkori ivararányban keresendő: a hímek túlsúlya miatt a dezertáló tojók könnyebben találnak új párt, mint a hímek. A felnőttkori ivararány mérése azonban nem kézenfekvő, ezért elsőként dolgoztunk ki egy olyan demográfiai modellt, amellyel megbízhatóan becsülhető a felnőttkori ivararány. Modellünk hatszoros hím túlsúlyt prediktált, amely egybevág egy korábban végzett újrapárosodási kísérlet eredményeivel.

5.7. van Dijk et al. 2012 (*Proceedings of the Royal Society B* 279:1927-1936)

A függőcinegék szülői nemi szerepében tapasztalható változatosság megértéséhez játékelméleti megközelítést alkalmaztunk. Korábbi terepi adatok analízisével kimutattuk, hogy a függőcinegék viselkedését leginkább az ún. „hótorlasz” játék (a jól ismert Héja-Galamb játszma egy változata) írja le. Modellünket tovább pontosította, amikor az utódgondozási döntések költség/nyereség arányának egyedi változatosságát is figyelembe vettük.

5.8. Pogány et al. 2012 (*Auk* 129:773-781)

A függőcinegéknél kimutattuk, hogy a hímek és tojók hasonlóképpen gondozzák utódaikat, valamint a kétféle gondozási típus (csak hím és csak tojó) a kezdeti fészkalj-méretben tapasztalható különbségek ellenére hasonló számú kireptetett fiókat eredményez. A gyakoribb hím dezertálás/tojó gondozás hátterében így valószínűleg nem az eltérő utódgondozási képességek állnak.

5.9. Pogány et al. 2013 (*Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 59:81-96)

A hím függőcinege-ének intra-szexuális jelzés funkcióját vizsgálva kimutattuk, hogy a fészüknél éneklő hímek repertoár-méretükkel jelzik a lehetséges betolakodó idegenek felé hajlandóságukat/képességüket fészükük védelmét illetően. A nagyobb repertoárú rezidens hímek jobban megközelítették a stimulust (hím makett és hím ének visszajátszása), gyakrabban mutattak viselkedési reakciót (pl. visszaéneklés) és agresszívebben reagáltak a betolakodó jelenlétét utánzó kísérleti helyzetben.

5.10. Pogány et al. (közlésre elküldve: *Behaviour*)

Zebrapintyeken végzett laborkísérletben kimutattuk, hogy a szülői együttműködés – amit az időszakos pár-eltávolításra adott kompenzáció mértékével becsültünk a kotlás alatt – nem függ a pár preferáltságának mértékétől.

5.11. Pogány et al. (közlésre elküldve: *Behavioral Ecology and Sociobiology*)

A Duna-deltában végzett kísérletekkel párhuzamosan vizsgáltuk függőcinegéken a szülői nemi szerepek és a tojások életképességének összefüggését. Egy hipotézis szerint azért kirívóan magas a kétszülős fészkelhagyás a függőcinegéknél, mert a biparentálisan dezertált tojások életképessége alacsonyabb. A hipotézis tesztelésére tojásokat gyűjtöttünk be dezertált és gondozott fészkekből, és standard körülmények között, inkubátorban követtük az embriók fejlődését. Eredményeink szerint életképes, fias tojásokat hagynak el a szülők, ami alátámasztja a szülői gondozás fölött feszülő intenzív szexuális konfliktus meglétét.

5.12. dos Remedios et al. (közlésre elküldve: *Journal of Evolutionary Biology*)

Mind az eurázsiai mind az amerikai széki lilénél méretbeli dimorfizmus van a nemek között: az ivarérett hímek szignifikánsan nagyobbak, mint a tojók. Négy populációban gyűjtött adatok segítségével azt vizsgáltuk, hogy az életkor mely szakaszában alakul ki ez a nemi különbség. Azt találtuk, hogy két populációban már kora fióka korban, míg másik két populációban valószínűleg csak a fiókák kirepülése után mutatható ki az eltérés. Ez az eredmény azért érdekes, mert azokban a populációkban, ahol a méretbeli különbség már a kirepülés előtt kialakult, hím gondozási túlsúlyt is találtunk. Ez azt sugallja, hogy több felnőtt hím van a populációkban, mint tojók, tehát a korai méretbeli differenciálódás a tojók pusztulásához és így hím túlsúlyhoz vezethet.

5.13. Pogány et al. (közlésre elküldve: *Acta Biologica Hungarica*)

Kifejlesztettünk egy új, infravörös mozgásérzékelőn alapuló detektor rendszert, amellyel valós időben, információvesztés nélkül követhetjük nyomon a kísérleti alanyok mozgását párválasztó tesztekben.

5.14. Pogány et al. (kézirat, hamarosan beadásra kerül az *Animal Behaviour* c. szaklaphoz)

Zebrapintyek párválasztását és személyiségét vizsgálva asszortatív párválasztást mutattunk ki bátorság-személyiség típusra, azaz megállapítottuk, hogy a bátrabb tojók a bátrabb, míg a félénkebb tojók a félénkebb hímeket választják társként.

6. Referenciák (a jelentésben hivatkozott irodalom)

Hoppitt W, Laland KN (2013) *Social learning: an introduction to mechanisms, methods and models*. Princeton University Press, Princeton

Lessells CM (1984) The mating system of Kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 126:474-483

Persson O, Öhrström P (1989) A new avian mating system - Ambisexual polygamy in the penduline tit *Remiz pendulinus*. *Ornis Scandinavica* 20:105-111