

A SZOCIÁLIS VISELKEDÉS ÉS AZ EGYEDEK KÖZÖTTI ROKONSÁG KAPCSOLATÁNAK VIZSGÁLATA HÁZI VEREBEKEN

T47256 sz. OTKA pályázat szakmai zárójelentése

Témavezető: Dr. Liker András

A kutatás időtartama: 2004 – 2007

BEVEZETÉS

A rokonszelekció jelentőségét gyakran vizsgálják a szociális viselkedésformák, szociális rendszerek kialakulásában. Azonban a legtöbb, állatokon végzett kutatás kooperatív vagy tartós családi csoportokban élő fajokra irányul, és általában a szaporodási viselkedés áll a középpontban. Jóval kevesebbet tudunk az egyszerűbb – de gyakoribb – szociális szerveződések rokonsági viszonyairól, amilyenek pl. a téli madárcsapatok, valamint e szerveződésekben a társak közötti rokonság viselkedési következményeiről. A projekt keretében végzett vizsgálatok fő kérdései egy ilyen rendszer megismerésére irányultak. Elsősorban arra kerestük a választ, hogy (1) milyen rokonsági szerkezet jellemzi a házi verebek *Passer domesticus* téli csapatait, (2) azonosítják-e a madarak rokonaikat a csapatokban, és (3) befolyásolja-e a rokonság szaporodáson kívüli szociális viselkedéseiket, amilyenek pl. a társak táplálékforrásainak kihasználása, vagy az agresszió.

A fenti kérdések megválaszolásához szabadon élő és fogságban tartott madarakon végeztünk viselkedési vizsgálatokat, valamint családfa információk alapján és genetikai módszerekkel elemeztük rokonsági viszonyaikat. A projekt ideje alatt a munkatervben tervezett vizsgálatok többségét elvégeztük: kivétel ez alól a rokonság és dominancia kapcsolatának terepi vizsgálata (Munkaterv: *Megfigyelés 2*), melyet a terepen gyűjtött agresszív interakciók alacsony száma miatt nem fejeztünk be. Helyette a projektet kiegészítettük egy nem tervezett vizsgálatral (*Rokonság és csapaton belüli asszociáltság*, lásd 1.4. pont). Az eredmények értékelése és publikálása elmaradt a tervezett ütemezéstől, aminek fő oka az volt, hogy a genetikai vizsgálatokkal elmaradtunk a tervezetthez képest (lásd a munkatervtől történt eltérések indoklását az online rendszerben). A genotipizálást 2007-ben fejeztük be. Az elmaradás ellenére a vizsgálatokat kiértékeljük, eredményeinket számos hazai és nemzetközi konferencián bemutattuk, egy dolgozatot publikálásra benyújtottunk, másik kettő elkészítésén pedig jelenleg dolgozunk. A projekt fő kutatási irányában végzett munka mellett befejeztük és referált folyóiratokban publikáltuk több más, kapcsolódó vizsgálatunk eredményeit. Alább foglaljuk össze a projekt ideje alatt elért főbb eredményeket. A rokonsági vizsgálatok eredményeit, mivel dolgozat formájában még publikálatlanok, bővebben mutatjuk be (*Eredmények 1. pont*). A kapcsolódó, publikált kutatásaink leglényegesebb eredményeiről rövidebb összefoglalót adunk (*Eredmények 2. pont*). Az *Eredmények 3. és 4. pontjában* ismertetjük a kutatáshoz kapcsolódó egyéb dolgozatokat és ismeretterjesztő publikációkat.

EREDMÉNYEK

1. A projekt kutatási témáiban elért eredmények

1.1. Szabadon élő házi veréb csapatok rokonsági szerkezete

A vizsgálatban a táplálkozó és pihenőhelyek közelében őszi-téli időszakban kialakuló házi veréb csapatok rokonsági szerkezetét kutattuk. A fajra jellemző kis mozgáskörzet és egy norvég populációban tapasztalt magas beltenyésztettség (Jensen et al. 2007) alapján várható lenne, hogy a csapatokat nagyrészt rokon egyedek alkotják. Másrészt a fiatal verebek megtelepedés előtti

diszperziója jelentős (Altwegg et al. 2000), ami csökkentheti a rokonok együttes előfordulását.

Vizsgálatunkat 2004–2006 között a veszprémi Kittenberger Kálmán Növény- és Vadasparkban és környékén élő verébcsoportokon végeztük (*I. ábra*). A vizsgálat során 1244 házi verebet jelöltünk meg egyedi színesgyűrű-kombinációkkal (ebből 391-et fiókaként), és a madaraktól vérmintát vettünk. 2005-ben és 2006-ban januárban és februárban intenzív (évente 60 óra) megfigyelést folytattunk a csapatok tartózkodási helyein a csapatokat alkotó egyedek azonosítása és csapatok közötti mozgásaik detektálása céljából. 2005-ben kettő, 2006-ban öt, egymástól 200–1200 m távolságra levő helyszínen dolgoztunk. A megfigyelések során 664 jelölt egyedet azonosítottunk, és több mint 5000 visszalátási adatot gyűjtöttünk. A csapatszerkezet vizsgálatához a legtöbbször visszalátott (>3 független időperiódusban megfigyelt) egyedek közül azokat, amelyeket kizárólag egy helyen regisztráltunk, stabil csapattagnak tekintettük ($n=169$). Azokat az egyedeket, amelyek több helyszínen is azonosítva lettek, „ingázóknak” tekintettük, azaz egyik csapathoz sem soroltuk ($n=30$). Ezen egyedek genotipizálását 7 mikroszatellit lókuszt allélméreteinek standard módszerekkel történő meghatározásával végeztük (Tóth et al., kézirat 1), amelyeket korábban már sikerrel használtak a fajnál (pl. Jensen et al. 2007). Az egyedek közötti, páronként számolt rokonsági fokot (R) három alternatív módszerrel becsültük [1. Queller & Goodnight (1989), 2. Lynch & Ritland (1999) és 3. Kalinowski et al. (2006) maximum likelihood módszere]. A bemutatott eredmények maximum likelihood rokonságbecslésen alapulnak (a másik két módszer hasonló konklúziókat eredményezett).



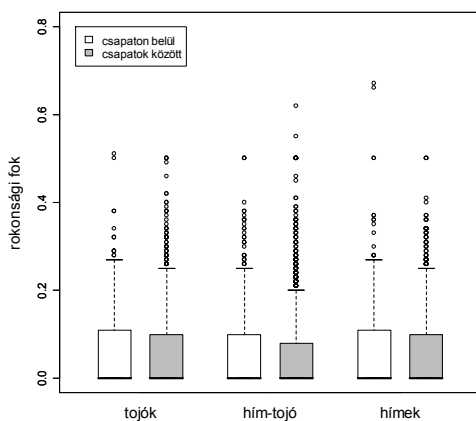
I. ábra. A kutatás helyszíne a Veszprémi Állatkert környékén, a vizsgált házi veréb csapatok térbeli elhelyezkedésének jelölésével. A körök középpontja a csapatok helyét mutatja, átmérője a stabil csapattagok számával, az összekötő vonalak vastagsága a csapatok között „ingázó” egyedek számával arányos. A zölddel jelölt csapatokat mindkét évben, a sárga színűeket csak 2006-ban vizsgáltuk.

Eredményeink azt mutatják, hogy a vizsgált verébcsoportok rokonsági összetétele hasonló ahhoz, amit több, nem beltenyésztett madár- és emlőspopuláció esetében találtak (Csilléry et al. 2006): a rokonsági fok variációjuk kicsi (0.008), és a csapatokban az egyedek nagy része nem vagy csak távoli rokona egymásnak. A stabil csapatokban csupán a diádok 5%-ában mértünk magas ($R \geq 0.25$) rokonsági fokot ($n=7398$ diád; *I. táblázat (A)*). Ugyanakkor a legtöbb csapattag rendelkezett legalább egy rokonnal: a stabil csapattagok 20%-ának legalább egy elsőrendű ($R \geq 0.5$), 80%-ának legalább egy másodrendű ($R \geq 0.25$) rokona volt a jelölt populációban, és szinte minden egyednek (> 95%) volt legalább egy harmadrendű ($R \geq 0.125$) rokona (*I. táblázat (B)*). Az egyedek átlagosan csapattársaik 17%-ának legalább unokatestvér-szinten ($R \geq 0.125$) rokonai voltak.

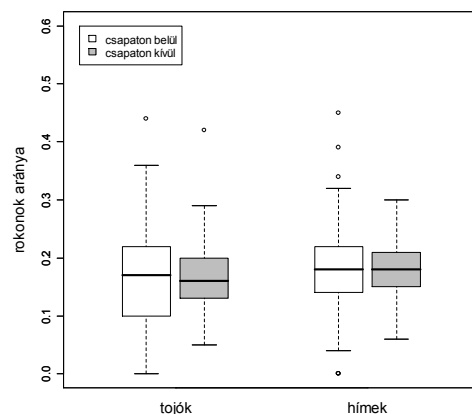
1. táblázat. Az egyedek rokonsági foka házi veréb csapatokban. (A) Az egyedek különböző fokú rokonainak aránya csapaton belül és kívül (más csapatokban). (B) Azon egyedek aránya, amelyek legalább egy első-, másod- és harmadrendű rokonnal rendelkeztek saját csapatukban illetve a csapaton kívül.

		Csapaton belül:			Csapaton kívül:		
		R \geq 0.5	R \geq 0.25	R \geq 0.125	R \geq 0.5	R \geq 0.25	R \geq 0.125
(A)							
Rokonok aránya	átlag	1%	6%	17%	0%	5%	17%
	medián	0%	5%	16%	0%	5%	17%
(B)							
	≥ 1 rokonnal rendelkezők	21%	78%	95%	22%	81%	97%

A közeli rokonok csapaton belüli alacsony arányának megfelelően nem volt jelentős különbség az egyedek saját csapattársaikhoz illetve más csapatok egyedeihez fűződő átlagos rokonsági fokában. A csapaton belüli és csapatok közötti rokonsági fokok különbségét többféle módszerrel elemeztük. Elsőként a visszalátási adatokból számított asszociációs indexek (Cairns & Schwager 1987) segítségével jellemeztük a madarak páronkénti együttes előfordulási arányát a megfigyeléseikben (az összes genotipizált egyed összes visszalátási adata alapján), majd teszteltük az asszociációs indexek és a páronkénti rokonsági fokok közötti korreláció erősségét. 2005-ben nem volt kapcsolat az egyedek megfigyelésekben mért asszociáltsága és rokonsági foka között (Mantel randomizációs teszt, $p > 0.4$). 2006-ban szignifikánsan nőtt az egyedek asszociáltsága a rokonsággal ($p = 0.007$), azonban a korreláció értéke alacsony volt ($r = 0.03$). Hasonló eredményt kaptunk a stabil csapattagok csapaton belül és csapatok között számított rokonsági fokainak összehasonlításával: 2005-ben nem találtunk különbséget, míg 2006-ban a csapaton belüli rokonsági fok kis mértékben, de szignifikánsan nagyobb volt (átlag \pm SE = 0.06 ± 0.003), mint a csapatok közötti (0.05 ± 0.001 ; Mantel teszt, $p = 0.048$). Ez a hatás elsősorban a hím-tojó diádok magasabb csapaton belüli rokonságának tulajdonítható (2. ábra). A stabil csapattagok egymás közti rokonsági foka nem különbözött az „ingázó” egyedekhez való rokonságuktól (permutációs Mann-Whitney teszt, $p = 0.291$).



2. ábra. A csapaton belüli és a csapatok közötti rokonsági fokok (Mantel tesztek, tojó-tojó diádok: $p = 0.422$, hím-tojó diádok: $p = 0.006$, hím-hím diádok: $p = 0.246$).



3. ábra. A rokon egyedek ($R \geq 0.125$) aránya a csapaton belül és a csapaton kívül (Mann-Whitney tesztek 10000 permutációval, $p > 0.375$ minden esetben).

Ugyancsak nem találtunk különbséget a közeli rokon egyedek ($R \geq 0.125$) csapaton belüli és a csapaton kívüli előfordulási gyakoriságában (1. táblázat; páros permutációs Wilcoxon teszt, $p > 0.487$). A hímek és tojók nem különböztek a rokonaik számában (3. ábra). Végezetül a madarak rokonsági foka a vizsgált térbeli skálán (0-1200 m) nem függött a térbeli távolságtól (Mantel teszt, $r = -0.009$, $p = 0.281$).

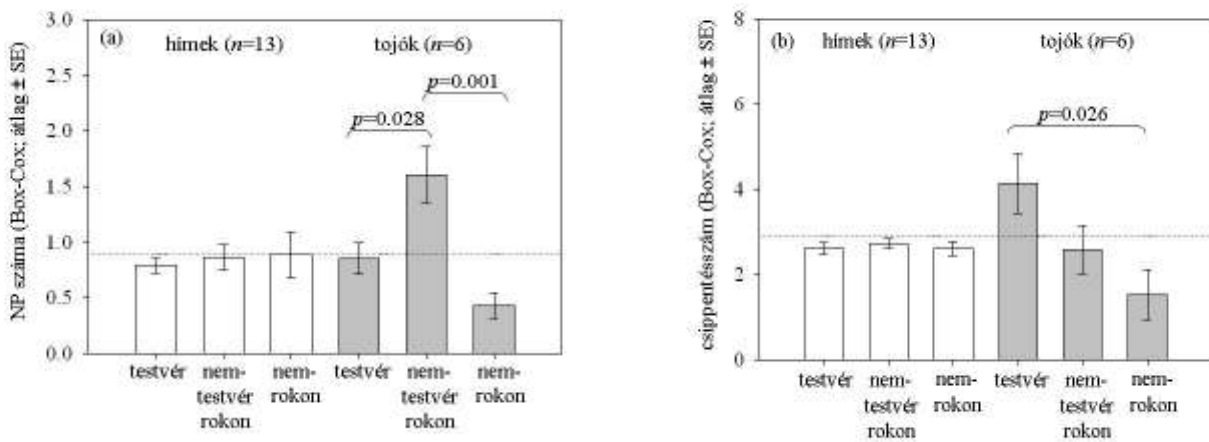
Eredményeink összességében azt mutatják, hogy a vizsgált házi veréb populációban a téli csapatokat nem jellemzi a rokon egyedek koncentrált előfordulása. A madarak csapattársaikhoz fűződő átlagos rokonsága általában nem (vagy csak kis mértékben) nagyobb, mint a közelben található más csapatok madaraihoz való rokonságuk. A csapaton belüli rokonok kis számát magyarázhatja a megtelepedés előtti (általában ősszel lezajló) diszperzió és a csapatok közötti mozgások okozta elkeveredés, valamint a magas (évi 50% körüli) mortalitás. Ugyanakkor kimutattuk, hogy a madarak jelentős részének van legalább kisszámú közeli rokona a csapattársak között, ami lehetőséget teremt rá, hogy szociális interakcióikban (pl. társak választása csapatos táplálkozás során, potyázás irányultsága stb.) megkülönböztessék rokonaikat. A vizsgálat eredményeit egy megírás alatt álló dolgozatban fogjuk bemutatni (Liker et al., kézirat).

1.2. Rokonság és szociális táplálkozás: érdemes-e rokonoktól potyázni?

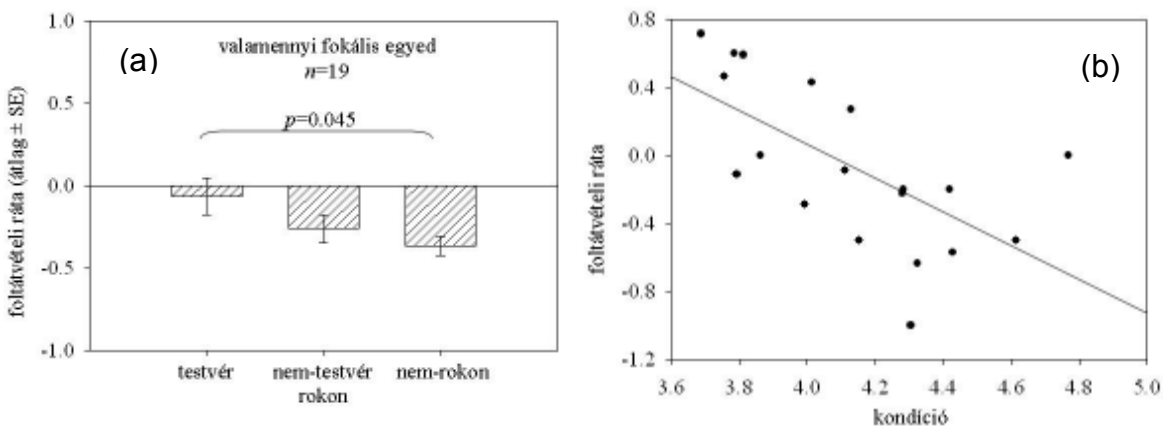
A vizsgálat célja a csapattársak közötti rokonságnak a táplálékszerzési stratégiák használatára és sikerére gyakorolt hatásának vizsgálata volt. Korábbi vizsgálatainkban kimutattuk, hogy a házi verebek csapatos táplálkozás során kétféle táplálékszerző taktikát követnek: vagy maguk keresik azt, vagy a mások által talált táplálékból próbálnak fogyasztani (potyázás; pl. Liker & Barta 2002). Jelen vizsgálatunkban azt teszteltük, hogy a potyázó egyedek eltérő mértékben használják-e ki a rokon illetve a nem rokon kereső egyedek erőfeszítéseit, azaz gyakrabban potyáznak-e és/vagy több táplálékot szereznek-e rokon egyedektől, mint nem rokon csapattársaktól.

A vizsgálatot 2005 október–december között két, kültéri röpdében fogságban tartott csapaton végeztük. A csapatok 21 és 23 egyedből álltak, és mindegyik tartalmazott azonos fészekaljából származó testvér egyedeket (3-3 testvérpárt, 1 három- és 1 négyfős testvércsoportot). Az 1.1. pontban leírt módon genotipizáltuk a madarakat, és számítottuk a csapattársak közötti rokonsági fokokat. A táplálkozási stratégiák vizsgálatához a madarakat egy 12×12 db lyukat tartalmazó etetőtáblán figyeltük meg, amelyen 22 véletlenszerűen kiválasztott lyukba kölest rejtettünk. A madarak táplálékszerző viselkedését videofelvételeken rögzítettük. A felvételek segítségével 19 egyed táplálékszerző viselkedését elemeztük, amelyek azonos fészekaljából származó csapattárral is rendelkeztek. Minden táplálékszerzési eseménynél feljegyeztük az egyed által használt taktikát (kereső [K] vagy potyázó), a csippentések számát (felvett táplálék mennyiségének becslésére) és a lyuknál töltött időt. Potyázásnál azonosítottuk a lyuk tulajdonosát (azt a madarat, akitől potyáztak), valamint a potyázás típusát (agresszív [AP] és nem-agresszív [NP]). Az egyedek NP-aira számoltuk az ún. foltátvételi rátát, ami megadja, hogy az egyed összes potyázásaiból mekkora arányban kapta vagy szerezte meg foltot a tulajdonostól; valamint a két madár (előző tulajdonos és a potyázó egyed) lyuknál együtt töltött idejét. A fokális egyedek viselkedését három rokoni csoporttal szemben vizsgáltuk: (1) testvér: azonos fészekaljából származó csapattárs ($R_{QG} = 0.45 \pm 0.05$ [átlag \pm SE]); (2) nem-testvér rokon: a fokális egyed legmagasabb rokonsági fokú, nem-testvér csapattársa ($R_{QG} = 0.29 \pm 0.02$); (3) nem-rokon: a fokális egyed legalacsonyabb rokonsági fokú nem-testvér csapattársa ($R_{QG} = -0.36 \pm 0.01$). Az adatok statisztikai értékelését lineáris kevert modellekkel (LME) végeztük.

A nem-agresszív potyázási események elemzésével kimutattuk, hogy a tojók szignifikánsan többször potyáztak a nem-testvér rokonoktól, mint a testvéreiktől vagy a nem-rokon csapattársaktól, míg a hímeknél nem találtunk ilyen különbséget (LME, rokonság × ivar: $p=0.008$; 4a. ábra). A megszerzett táplálék mennyisége (csippentésszám) viszont nagyobb volt, ha a tojók testvéreiktől potyáztak, mint amikor nem-rokon csapattársaktól (rokonság × ivar: $p=0.001$, 4b. ábra). A hímek hasonló mennyiségű magot szereztek mind a három rokoni csoporttól. A foltátvételi ráta szignifikánsan magasabb volt a testvérektől, mint a nem-rokonok egyedektől, függetlenül az egyedek ivarától (rokonság: $p=0.008$, 5a. ábra). Ezen kívül a foltátvételi ráta nőtt a fokális egyedek kondíciójának csökkenésével a testvér diádok esetében, míg nem változott a másik két rokonsági kategória esetében (rokonság × kondíció: $p=0.004$, 5b. ábra). A NP-ok során a tojók több ideig táplálkoztak együtt az adott foltnál nem-testvér rokonaikkal, mint a nem-rokonokkal (rokonság × ivar: $p=0.019$).



4. ábra. A nem-agresszív potyázások (a) gyakorisága és (b) sikere három rokoni csoportba tartozó csapattársakkal szemben (Box-Cox transzformált adatok). Az ábrán látható p-értékek post-hoc tesztek (Tukey kontraszt) eredményei.



5. ábra. A foltátvételi ráta a három rokonsági kategóriával szemben történt nem-agresszív potyázásoknál (a), valamint a ráta függése a potyázó egyedek kondíciójától, testvértől történő NP esetén (b).

Agresszív potyázás esetén sem annak gyakoriságában, sem a megszerzett táplálék mennyiségében nem találtunk különbséget a rokoni csoportok között.

Vizsgálatunk összességében kimutatta, hogy a tojó házi verebek nem-agresszív módon többször potyáztak nem-testvér rokonaiktól, és több táplálékot szereztek testvéreiktől, mint a nem rokon egyedektől. A rokonokkal szembeni eltérő viselkedés alátámasztja, hogy a házi verebek felismerik közeli rokon csapattársaikat. A testvérektől történő potyázás nagyobb sikere feltehetőleg annak köszönhető, hogy a testvérek engedik át leggyakrabban a teljes táplálékfoltot a potyázó tojóknak. A foltátengedés a potyázó egyed kondíciójával fordítottan arányos, ami egyrészt értelmezhető a rosszabb kondíciójú egyedek erősebb motiváltságával (pl. kitartóbban próbálkozhatnak egy foltnál), vagy a nagyobb rászorultságú rokonnal szembeni gyakoribb segítő magatartás eredményeként (amely egyben a segítség nyereségét is maximalizálhatja, mivel a rossz kondíciójú rokon számára értékeesebb az átengedett táplálék). A vizsgálat eredményeiből három előadásban (Liker et al. 2007, Tóth et al. 2007a,b) és egy közlésre benyújtott kéziratban (Tóth et al., kézirat 1) számoltunk be.

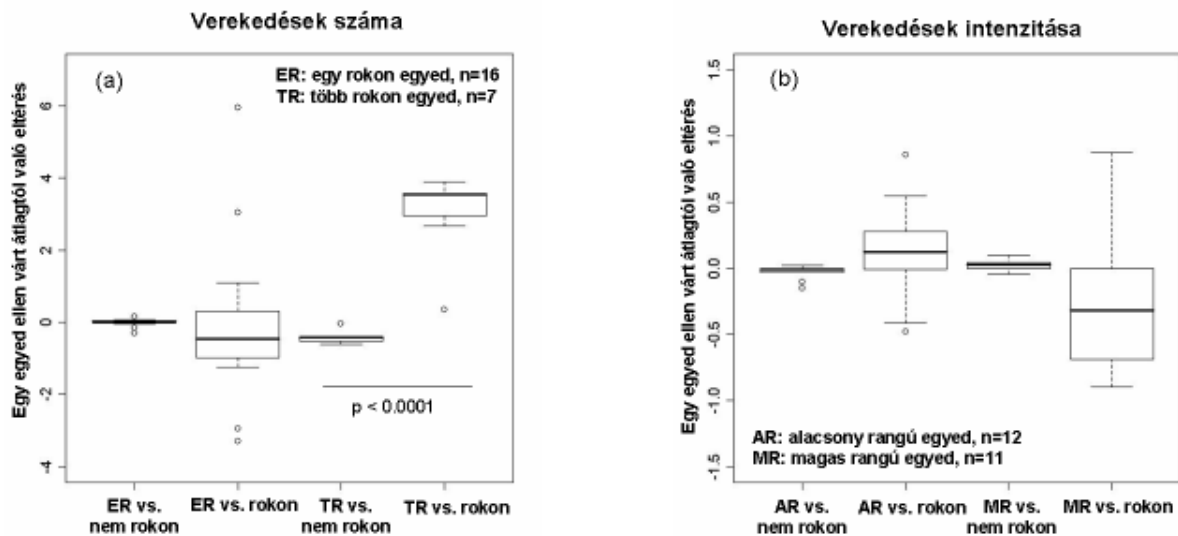
1.3. A rokonság kapcsolata az egyedek közötti agresszióval és a csapaton belül elért dominancia ranggal

Fogságban tartott madarak adatain teszteltük, hogy (1) az egyedek közötti rokonság, illetve (2) a testvérség (azonos fészekaljából való származás) befolyásolja-e az agresszió gyakoriságát és intenzitását, illetve a dominancia hierarchiában elfoglalt helyet a téli csapatokban.

A vizsgálatot három kültéri röpdében tartott verébcsapaton végeztük, amelyek 21, 23 és 17 egyedből álltak, s mindegyik tartalmazott azonos fészekaljából származó testvér egyedeket (összesen 11 testvérpárt, 1 három- és 1 négyfős testvércsoportot). A csapatok egyedeit az 1.1. pontban leírt módon genotipizáltuk, és számítottuk a csapattársak közötti rokonsági fokokat. A megfigyeléseket az 1. és 2. csapatnál 2005. november és december között (azonosak a 1.2. pontban ismertetett csapatokkal), míg a 3. csapat esetében 2006. október-novemberben végeztük. Egy órás megfigyelési periódusok alatt feljegyeztük a páronkénti verekedések résztvevőit (támadó, védekező, győztes, vesztes) és a verekedések intenzitását (1 – 4 közötti skálán pontozva). A csapatokban kialakult dominancia hierarchiában az egyedek rangját de Vries (1998) “I and IS” algoritmus alapján számoltuk az ismételt agresszív interakciók kimeneteléből.

A megfigyelések során több mint 2000 agresszív interakciót jegyeztünk fel. A részletesen elemzett 1. és 2. csapatnál kimutattuk, hogy a verekedések és támadások gyakorisága szignifikánsan nagyobb a – csapatban több testvérral is rendelkező – fészektestvérek között, mint a nem-testvér csapattársak között (LME, rokonság x rokonok száma: $p < 0.02$, *6a. ábra*). A verekedések intenzitása a rokonságtól és a csapaton belüli dominanciától függött: a magasabb dominancia rangú egyedek kisebb intenzitással verekedtek rokonaikkal (dominancia x rokonság interakció: $p = 0.01$, *6b. ábra*). A három csapat együttes elemzésének előzetes eredményei azt mutatják, hogy a genetikai adatokból számított páronkénti rokonsági fok nem volt kapcsolatban a diádokon belül megfigyelt verekedések számával és intenzitásával.

Mindhárom csapatnál szignifikánsan lineáris dominancia hierarchiát találtunk. Kimutattuk, hogy az 1. és 2. csapatnál nem volt eltérés a testvérral rendelkező illetve nem rendelkező egyedek között az elért dominancia rangban (Wilcoxon teszt, $p > 0.1$). A 3. csapatban viszont a testvérral rendelkező egyedek magasabb rangot értek el, mint a testvér csapattárral nem rendelkező egyedek ($p = 0.043$).



6. ábra. Agresszív interakciók (a) száma és (b) intenzitása házi veréb csapatokban rokon egyedek (azonos fészekaljából származó testvérek) és nem rokon madarak ellen.

Összefoglalva, eddigi eredményeink arra utalnak, hogy az egy fészekaljából származó testvérek többet verekednek egymással, mint a nem-testvér madarak, azonban a csapattársak genetikai rokonsága önmagában nem befolyásolja egymással szembeni agresszivitásukat. Ellentmondásos eredményeket kaptunk arra vonatkozóan, hogy a testvérek jelenléte kapcsolatban van-e a dominancia hierarchiában elért ranggal. Jelenleg végezzük az elemzések befejezését. Az előzetes eredményeket három konferencia anyagban mutattuk be (Tóth et al. 2006a,b, 2007c). A vizsgálat eredményeit az elemzések lezárása után egy dolgozatban tervezzük bemutatni.

1.4. Rokonság és csapaton belüli asszociáltság

A vizsgálatban arra kerestük a választ, hogy a házi verebek mutatnak-e rokoni vagy testvérségi alapú preferenciát a csapat tagjainak helyváltoztatása és különböző aktivitásokhoz kapcsolódó térbeli elrendeződése során.

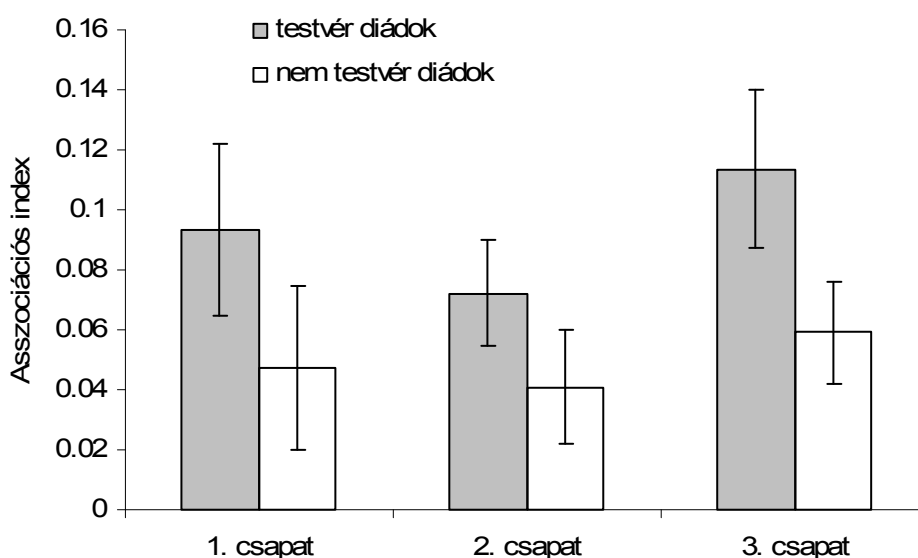
A vizsgálatot az 1.3. pontban ismertetett három verébcsapatban végeztük. Egy óras megfigyelésekben az egyedek affiliatív viselkedését három viselkedésformával jellemeztük: követés, együttevés, illetve szomszédság. Követési eseménynek tekintettük, amikor egy madár (követő) 5 másodpercen belül csatlakozott egy új aktivitást kezdő egyedhez (cselekvő). Együttevésnek tekintettük, ha két vagy több madár közösen táplálkozott egy etetőn. A pihenés alatti szomszédságot jellemző megfigyelésekben két egyedet asszociálnak tekintettünk, ha a pihenőhelyeken egymás mellett ültek, egymástól maximum 0.5 m távolságra. Követésről három, együttevésről kettő, szomszédságról egy csapatban gyűjtöttünk adatot. A gyűjtött adatokból mindhárom viselkedésformára külön asszociáltsági indexeket számítottunk (Cairns & Schwager 1987). Mátrix korrelációs módszerrel (Hemelrijk 1990) vizsgáltuk az egyedek közötti asszociáció kapcsolatát (1) a közöttük számított genetikai rokonsági fokkal, valamint (2) a testvérségi viszonyokat (testvér vs. nem testvér) jellemző mátrixszal.

Kimutattuk, hogy a követéseknél az egy fészekaljából származó testvérek között erősebb volt az asszociáltság (azaz gyakrabban követték egymást mindhárom csapatban), mint az egymással nem testvér diádok esetében (2. táblázat, 7. ábra). A követési asszociáltság és az egyedek genetikai rokonsági foka marginálisan szignifikáns kapcsolatban volt az 1. és a 3. csapatban. Az együttevésből és a szomszédságból számított asszociáció-típusok esetében sem a rokonsággal, sem pedig a testvérséggel nem találtunk szignifikáns kapcsolatot (2. táblázat).

Eredményeink azt mutatják, hogy új aktivitások kezdeményezésekor a csapattagok preferenciálisan követik rokonaikat. Hasonlóan az agresszív viselkedéshez, a csapaton belüli asszociáltság is erősebb kapcsolatban állt a testvérséggel, mint a tényleges rokonsági fokkal. Mindez arra utal, hogy az egyedek közötti ismertségnek és/vagy magas rokonsági foknak szerepe lehet a csapatokon belüli aktivitás-szinkronizációk illetve a csapattagok mozgásai során. A vizsgálat eredményeit egy megírás alatt álló kéziratban mutatjuk be (Tóth et al., kézirat 2).

2. táblázat. A megfigyelések során gyűjtött affliatív interakcióiból számolt asszociációs indexek, illetve az egyedek közötti rokonság és testvérség közötti összefüggések. A táblázatban a Hemelrijk Kr-tesztek során 10000 ismétlésből számolt p-értékek szerepelnek.

Affiliatív viselkedés	Csapat	Asszociáltság kapcsolata rokonsági fokkal	Asszociáltság kapcsolata testvérséggel
Követés	1	p = 0.097	p = 0.034
	2	p = 0.781	p = 0.050
	3	p = 0.074	p = 0.010
Együttevés	1	p = 0.846	p = 0.291
	2	p = 0.087	p = 0.193
Szomszédság	3	p = 0.962	p = 0.655



7. ábra. A követésekből számolt asszociációs indexek testvér és nem testvér diádok között a három csapatban (átlag \pm SE).

2. A projekthez kapcsolódó, kutatási tervben nem szereplő vizsgálatok eredményei

2.1. A kondíció hatása a szociális táplálkozási stratégiák használatára

Publikáltuk annak a korábbi kísérletünknek az eredményeit, amelyben házi verebek energia-tartalékainak hatását vizsgáltuk szociális táplálkozási stratégiák használatára. Kimutattuk, hogy hűtés hatására alacsonyabb reggeli kondícióval rendelkező egyedek gyakrabban használják a potyázó taktikát, mint a kontroll egyedek. A potyázás gyakoribb használatával a madarak csökkenteni tudták táplálkozási sikerük varianciáját, azaz nagyobb biztonsággal tudtak táplálékot szerezni (Lendvai et al. 2004). Ugyancsak publikáltuk annak a vizsgálatnak az eredményeit, amelyben az energia tartalékok és a dominancia együttes hatását teszteltük (Lendvai et al. 2006).

2.2. Az élőhely urbanizáltságának hatása házi verebek testtömegére és kondíciójára

Publikáltuk azt a hosszútávú adatsoron alapuló kutatásunkat (részben a Veszprémi Állatkertben végeztük), amelyben házi verebek méretének és kondíciójának változását vizsgáltuk urbanizációs élőhelygrádiens mentén. Hét verébpopulációban több mint 1000 madárról gyűjtött morfológiai adatok alapján kimutattuk, hogy a madarak testtömege, csüd hossza és kondíciója a természetközeli területek felől csökken a belvárosi élettér irányába. A vidéki és városi élőhelyről származó madarak testtömeg-különbsége azonos körülmények között, több hetes fogságban tartás során is megmaradt. Feltételezhető, hogy az urbanizált élőhelyek kedvezőtlenebb fiókakori táplálékkínálata jelentős szerepet játszik a különbségek kialakulásában (Liker et al. 2008).

2.3. Többszörös jelzések a verebek státuszjelző rendszerében

Publikáltuk azt a vizsgálatunkat, amelyben hím házi verebek torokfoltjának (ismert státuszjelző) és szárnycsíkjának (ismeretlen funkciójú színezeti tulajdonság) együttes szerepét teszteltük a madarak agresszív interakcióiban. Kimutattuk, hogy a nagyobb torokfoltú hímek verekedési és védekezési sikere is nagyobb volt, mint a kisebb torokfoltúaké. Ugyanakkor a szárnycsík kontrasztossága és a szárny-display használata pozitív összefüggést mutatott a védekezési sikerrel. Ezek alapján úgy tűnik, hogy a házi veréb hímek többszörös jelzéseket használnak a szociális interakcióikban, melynek során a szárnycsík feltűnősége specifikusan jelezheti az egyed védekezési képességét, vagy a motiváltságát a szárny-display felerősítése révén (Bókony et al. 2006).

2.4. A színezet és a predációs kockázatvállalás közötti kapcsolat vizsgálata

Publikáltuk a Veszprémi Állatkertben a projekt első évében végzett terepkísérlet eredményeit. Kimutattuk, hogy verebeknél a predációs kockázatvállalás egyik ivar esetében sincs kapcsolatban az egyedek színezetének díszességével. Jelölés-visszafogás módszerrel végzett elemzésekben szintén nem találtunk kapcsolatot a madarak színezete és mortalitása között. Ezen eredményeink arra utalnak, hogy a házi verebek melanin alapú és depigmentált jelzéseinek nincs jelentős predációs költsége (Bókony et al. 2008).

2.5. Vírusfertőzés kapcsolata színezeti jelzésekkel

A Veszprémi Állatkertben vizsgált veréb populációban a vedlési időszakban az egyedek egy

részének lábán daganatszerű elváltozás (göb) észlelhető, amelyet papilloma vírus okoz. Az első éves madarak vedlés utáni színezetének vizsgálatával kimutattuk, hogy a fertőzés tüneteit mutató hímek torokfoltja kisebb, a göbös madarak szárnycsíkja pedig mindkét ivarban kevésbé kontrasztos, mint a tünetmenteseké. Eredményeink arra utalnak, hogy a vírusfertőzöttség befolyásolja a melanin alapú és a depigmentált színezeti jelzések kialakulását. A vizsgálat eredményeit három konferenciaanyagban (Kulcsár et al. 2006, 2007a,b) mutattuk be.

2.6. Fészekatkák fészekaljon belüli megoszlása a fiókák tulajdonságainak függvényében

Befejeztük és publikáltuk azt a korábbi vizsgálatunkat, amelyben *Pellonyssus reedi* atkák fészekaljon belüli megoszlását vizsgáltuk házi verebeknél. 46 fészekalj fiókáiról gyűjtött több mint 12 000 atka eloszlási adatának elemzésével kimutattuk, hogy az atkák mennyisége csökken a fiókák korával és a tollazat növekedésével. Ugyanakkor az atkaszám nem volt kapcsolatban a fiókák méretével és immunválaszuk erősségével. Az eredmények alátámasztják azt az elképzelést, miszerint az atkák elhagyják a kirepülés előtt álló fiókákat, ami megnöveli az atkák későbbi fészekaljon való szaporodási esélyét (Szabó et al. 2008).

3. A pályázathoz kapcsolódó kutatásokból készített diploma, OTDK és PhD dolgozatok

A pályázat ideje alatt házi verebeken végzett vizsgálataink eredményeiből három diplomadolgozat (Schuppán 2005, Papp 2006, Nagy 2008), három OTDK dolgozat (Sverteczi 2005, Kulcsár 2007, Szórádi 2007) és két PhD dolgozat készült (Lendvai 2006, Bókony 2006a; az értekezések anyaga részben más projektek eredményeire épült).

4. A pályázathoz kapcsolódó ismeretterjesztő dolgozatok és riportok

A pályázathoz kapcsolódó kutatási témákból hét ismeretterjesztő cikket publikáltunk (Bókony et al. 2005, Liker & Barta 2005, Bókony 2006b,c, Tóth 2006, 2007a,b) és két televíziós riportot adtunk (Liker 2005, 2007).

HIVATKOZÁSOK

- Altwegg, R., Ringsby, T.H. & Sæther, B.-E. 2000. Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology* 69: 762-770.
- Bókony, V., Liker, A., Székely, T., Kis, J. & Szentirmai, I. (2005) A melanin alapú színezet funkciója madaraknál: a hódító fekete? *Állattani Közlemények* 90: 17-28.
- Bókony, V. (2006a) *Melanin-based plumage ornaments as sexual and social signals: function and evolution*. PhD értekezés, Szent István Egyetem, ÁOK, Állatorvos-tudományi Doktori Iskola (témavezető: Liker András)
- Bókony V. (2006b) A tollazat színének funkciói I. Költséges díszekkel a szerelemért. *Élet és Tudomány* 61: 1066-1068.
- Bókony V. (2006c) A tollazat színének funkciói II. Költséges melaninok. *Élet és Tudomány* 61: 1101-1103.
- Bókony, V., Lendvai, Á.Z. & Liker, A. (2006) Multiple cues in status signalling: the role of wingbars in aggressive interactions of male house sparrows. *Ethology* 112: 947-954.
- Bókony, V., Liker, A. Lendvai, Á.Z. & Kulcsár, A. (2008) Risk-taking and survival in the House Sparrow *Passer domesticus*: are plumage ornaments costly? *Ibis* 150: 139-151.
- Cairns, S.J. & Schwager, S.J. (1987) A comparison of association indices. *Animal Behaviour* 35: 1454-1469.
- Csilléry, K., Johnson, T., Beraldi, D., Clutton-Brock, T., Coltman, D., Hansson, B., Spong, G., Pemberton, J.M. (2006) Performance of marker-based relatedness estimates in natural populations of outbred vertebrates. *Genetics* 173: 2091-2101.
- de Vries, H. (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal*

- Behaviour* 55: 827–843.
- Hemelrijk, C.K. (1990) Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at group level. *Animal Behaviour*, 39: 1013–1029.
- Jensen, H., Myre Bremset, E., Ringsby, T.H. & Sæther, B.-E. 2007. Multilocus heterozygosity and inbreeding depression in an insular house sparrow metapopulation. *Molecular Ecology* 16: 4066–4078.
- Kalinowski, S.T., Wagner, A.P. & Taper, M.L. (2006) ML-Relate: Software for estimating relatedness and relationship from multilocus genotypes. *Molecular Ecology Notes* 6: 576–579.
- Kulcsár, A., Bókony, V. & Liker, A. (2006) A papilloma-vírusfertőzés kapcsolata a színezeti jellegekkel házi verebeknél. Poszter. 7. *Magyar Ökológus Kongresszus, 2006. szeptember 4-6, Budapest.*
- Kulcsár A. (2007) A papilloma vírusfertőzés kapcsolata színezeti jellegekkel házi verébnél. (Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Ökológia Tanszék) XXVIII. *OTDK Biológia Szekció, Debrecen, I. díj.* (témavezető: Liker András)
- Kulcsár, A., Bókony, V., Liker, A. & Tóth, Z. (2007a) Plumage ornaments and papilloma infection at moult in house sparrows. Poszter. *European Ornithologists' Union Conference, Bécs.*
- Kulcsár, A., Bókony, V. & Liker A. (2007b) A papilloma vírusfertőzés kapcsolata színezeti jellegekkel házi verébnél. Előadás. *Magyar Etológiai Társaság X. Kongresszusa, 2007 november 30 – december 2, Budapest.*
- Lendvai, Á.Z., Barta, Z., Liker, A. & Bókony, V. (2004) The effect of energy reserves on social foraging: hungry sparrows scrounge more. *Proceedings of the Royal Society London B*. 271: 2467–2472.
- Lendvai, Á.Z. (2006) *The effects of state on the behavioural decisions and survival in the house sparrow*. PhD értekezés, ELTE TTK Etológia Doktori Program. (témavezető: Liker András és Barta Zoltán)
- Lendvai, Á.Z., Liker, A. & Barta, Z. (2006) The effects of energy reserves and dominance on the use of social foraging strategies in the house sparrow. *Animal Behaviour* 72: 747–964.
- Liker, A. & Barta, Z. (2002) The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. *Behaviour* 139: 1061–1076.
- Liker, A. (2005) Potyázó verebek. Riport, MTV1, Delta, június 26.
- Liker, A., & Barta, Z. (2005) Szociális táplálkozási stratégiák. *VEAB Tudományos Előadások 2005*, pp. 119–128.
- Liker, A. (2007) Sűgnak a madarak. Riport, Duna TV, Heuréka. augusztus 27.
- Liker, A., Bókony, V., Tóth, Z., Kulcsár, A. & Landvai, Á.Z. (2007) Az élőhely, a csapatméret és a rokonság hatása a házi verebek szociális viselkedésére. Meghívott előadás. *Debreceni Egyetem, Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék, Debrecen.*
- Liker, A., Papp, Z., Bókony, V. & Lendvai, Á.Z. 2008. Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology* (in press).
- Liker, A., Bókony, V., Tóth, Z. & Kulcsár, A. Genetic relatedness in wintering house sparrow flocks (kézirat).
- Lynch, M. & Ritland, K. (1999) Estimation of pairwise relatedness with molecular markers. *Genetics* 152:1753–1766.
- Milligan BG (2003) Maximum-likelihood estimation of relatedness. *Genetics*, 163, 1153–1167.
- Nagy, Sz. (2008) Időjárás tényezők hatása házi verebek szaporodási sikerére. Diploma dolgozat. *Pannon Egyetem, Mérnöki Kar, Limnológia Tanszék.* (témavezető: Liker András)
- Papp Zs. (2006) Házi verebek morfológiai tulajdonságainak vizsgálata urbanizációs élőhelygradiens mentén. Diploma dolgozat. *Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Ökológia Tanszék.* (témavezető: Liker András)
- Queller, D.C. & Goodnight, K.F. (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43:258–275.
- Schuppán L. (2005) Házi veréb (*Passer domesticus*) csapatok szociális szerveződésének vizsgálata. Diploma dolgozat. *Pannon Egyetem, Mérnöki Kar, Limnológia Tanszék.* (témavezető: Liker András)
- Skjelseth S, Ringsby TH, Tufto J, Jensen H, Sæther B-E (2007) Dispersal of introduced house sparrows *Passer domesticus* - an experiment. *Proceedings of the Royal Society B* 274:1763–1771.
- Sverteczki E. (2005) Megjósolja-e a tollazat minősége a madarak szaporodási sikerét a vedlést követő szaporodási időszakban? (Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Ökológia Tanszék) XXVII. *OTDK Biológia Szekció, Pécs, III. díj.* (témavezető: Liker András)
- Szórádi A. (2007) A szaporodási siker és a színezet közötti kapcsolat vizsgálata him házi verebeknél. (Pannon Egyetem, Mérnöki Kar, Limnológia Tanszék) XXVIII. *OTDK Biológia Szekció, Debrecen (nem díjazott).* (témavezető: Liker András)
- Szabó, K., Szalmás, A., Liker, A. & Barta, Z. (2008) Adaptive host-abandonment of ectoparasites before fledging? Within-brood distribution of nest mites in house sparrow broods. *Journal of Parasitology* (in press)
- Tóth Z. (2006) A veréb is madár – de még milyen! *Vadon Magazin*, 2006. októberi szám.
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, A.Z. & Liker, A. (2006a) Rokonság hatása az agresszióra házi veréb (*Passer domesticus*) csapatokban. Poszter. 7. *Magyar Ökológus Kongresszus, 2006. szeptember 4-6, Budapest.*
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z. & Liker, A. (2006b) Brothers fight more – but with less violence: effects of relatedness on aggression in House Sparrow flocks. Poszter. *11th Congress Of The International Society For Behavioral Ecology, 23-29 July 2006, Tours, France.*
- Tóth, Z. (2007a): Rokonszelekció az állatvilágban. *Élet és Tudomány* 35: 1100–1103.
- Tóth, Z. (2007b): Atyafiak harca. *Élet és Tudomány* 39: 1237–1239.
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Szabó, K., Péntes, Zs. & Liker, A. (2007a) Effect of relatedness on social foraging tactic use in House Sparrows. Előadás. *European Ornithologists' Union Conference, Bécs.*
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Szabó, K., Péntes, Z. & Liker, A. (2007b) Effect of relatedness on social foraging tactic use in House Sparrows. Előadás. 8. *Viselkedésökológiai találkozó, 2007 november 8-11., Babeş-Bolyai TE, Kolozsvár.*

- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Szabó, K., Péntes, Zs. & Liker, A. (2007c) Rokonság és agresszió kapcsolata házi veréb (*Passer domesticus*) csapatokban. Előadás. *Magyar Biológiai Társaság Madárökológiai Előadói Ülése, Budapest*.
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Szabó, K., Péntes, Z. & Liker, A. Kin-exploitation by female house sparrows during social foraging. *Animal Behaviour*, beküldve (kézirat 1).
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á.Z., Szabó, K., Péntes, Z. & Liker, A. Investigation of social preference in house sparrow flocks. (kézirat 2).