

T 049678 – ZÁRÓJELENTÉS

Egy összetett szignalizációs mechanizmus: a madárének lokális, regionális és evolúciós mintázata (Kutatásvezető: Dr. Garamszegi László Zsolt)

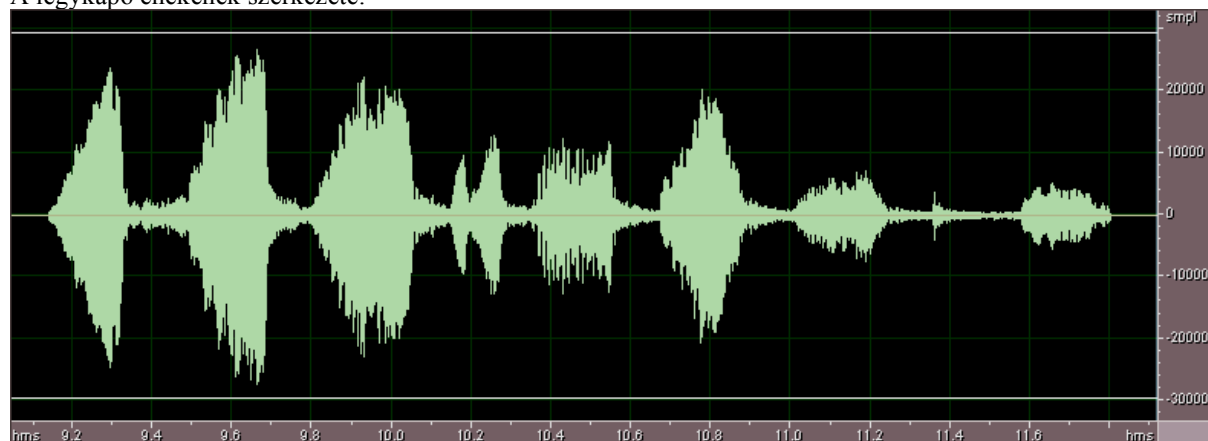
Az OTKA által támogatott vizsgálataink célja az volt, hogy egy komplex, ivarilag szelektált szignál, a madárének funkcionális kapcsolatrendszerét felderítsük. Ennek érdekében, különböző szinteken, egyedektől a populációs szinten keresztül a fajok közötti kapcsolatokig vizsgáltuk a szignál információ tartalmát és annak szerepét az ivari kiválasztódás és a természetes szelekció folyamatában.

I. Egyedszintű vizsgálatok: a madárének egyedi minőség jelző szerepének vizsgálata az örvös légykapónál

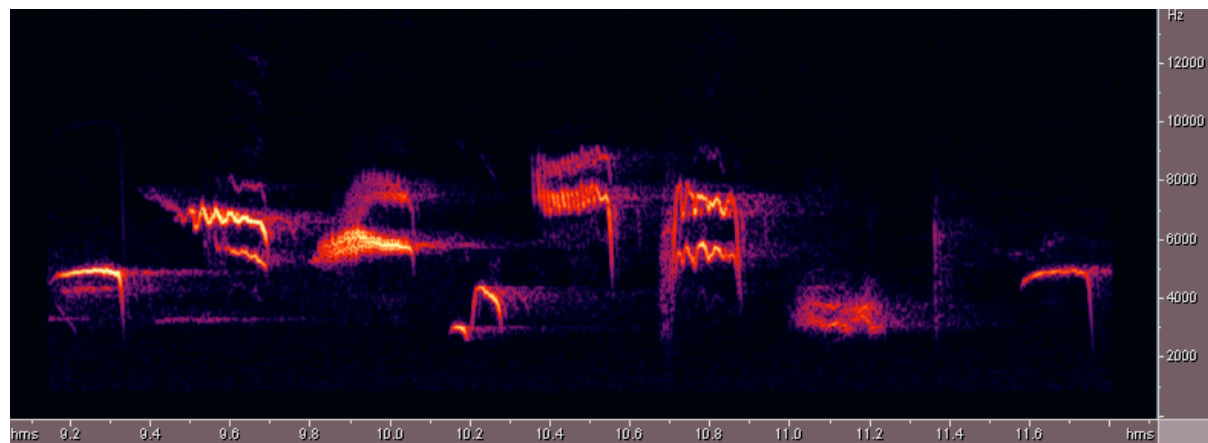
1) A módszertani háttér tökéletesítése

Az egyed szinten történő vizsgálatok az egyedek énekét jellemző változók alapján történik. Az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) éneke ún. strófaból áll (lásd ábrák alább). Ezek 5-10 másodperces szünetek beiktatásával produkált bonyolultabb akusztikus struktúrák, melyek egyszerűbb, jól elkülöníthető egységekből, ún. syllabusokból épülnek fel. A syllabusok 3-5 másodperc hosszan rendeződnek egymás után. A vizsgált faj énekének leírására a következő változókat használtuk: énekráta (10 perc alatt produkált énekek száma), átlagos énekhossz (sec), tempó (syllabusok száma az éneken belül/énekhossz), komplexitás (egyedi syllabusok száma az éneken belül), frekvencia tartomány (min, max. kHz-ben) és repertoárméret (egyedek által ismert és énekelt syllabusok száma).

A légykapó énekének szerkezete:



Az örvös légykapó egyetlen énekének oszcillogramja, más néven amplitúdó-diagramja, ahol a kitérések a hangnyomás-változással arányosak.



Az örvös légykapó egyetlen énekének szonogramja, mely azt mutatja, hogy egy adott időpillanatban mely frekvencián a legerősebb a hang.

A repertoárméret sok fajnál csak becslhető, mert az egyedi énekkomponensek (syllabusok) leszámolása gyakorlatilag kivitelezhetetlen. A korábbiakban kidolgozott (Garamszegi et al. 2002), jelölés-visszafogáson alapuló repertoárméret-becslő módszer tökéletesítése érdekében, 18 különböző énekesmadártól gyűjtöttünk adatot egy széleskörű kooperáció keretében (Garamszegi et al. 2005a). A választott fajok nagymértékben különböztek énekük komplexitásának tekintetében, és taxonómiai helyzetüket illetően. Minden fajnál, egy előre meghatározott mintavételi eljárást követtünk, és az így nyert syllabus-szekvenciákat jelölés-visszafogáson alapuló ún. fajgazdagság (species-richness) becslésnek vetettük alá. Ezzel a módszerrel becslöttük a várható repertoárméretet úgy, hogy az egyes syllabusok előfordulása közti heterogenitást figyelembe vettük. Minden fajnál összehasonlítottuk a becslőt és az egyszerű leszámolással nyerhető repertoárméretet, ami azt mutatta, hogy a jelölés-visszafogáson alapuló repertoárméret-becslő módszer általánosan alkalmazható az olyan fajoknál, ahol a repertoár mérete nagy. Így e módszeren alapult az örvös légykapók egyedszintű összehasonlítása is.

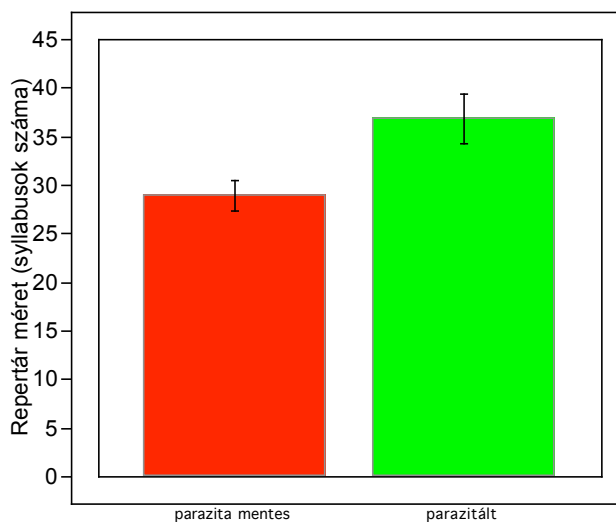
2. Az ének információtartalma (avagy mit jelez az ének?)

2a) Az akusztikus jelzések kapcsolata a parazitáltsággal

Hamilton-Zuk hipotézise szerint (Hamilton and Zuk 1982), kapcsolat van az immunrendszer és szexuális szignálok között. Ennek megfelelően, a madárének is lehet a hímek egészségi állapotának indikátora, mert a madárének egyes paraméterei jelezhetik az éneklő hím paraziták elleni védekezőképességet. Az örvös légykapón végzett korábbi vizsgálataink kimutatták, hogy a mesterségesen aktivált immunrendszerű hímek énekrátája alacsonyabb, mint az egészséges fajtársaké (Garamszegi et al. 2004). A továbbiakban azt kutattuk, hogy a jelenség mögött milyen fiziológias mechanizmus húzódhat, ill. hogy milyen paraziták szabályozhatják az immunrendszer állapota és az ének minősége között fennálló viszonyt, mely a szignalizációs rendszert fenntartja.

A hősokk-fehérjék (Heat Shock Proteinek, HSP) a különböző fehérjék térbeli elrendeződését segítik, és így kulcsszerepük van a fiziológias stressz hatások kivédésében (Feder and Hofmann 1999; Sørensen et al. 2003). Egy parazitafertőzés jelentős kihívást jelent metabolikus szinten, másrészt a szexuális szignálok fenntartása és produkciója is fontos stressz faktor. Ezért a HSP-ek szerepet játszhatnak a paraziták, az immunrendszer és a madárének közt fennálló kapcsolat fiziológias szabályozásában. A fiziológiai analíziseken alapuló, fenotípusos korrelációk azt mutatják, hogy a madárének szignál funkciója összefügg a produkciójával együtt járó metabolikus költségekkel (Garamszegi et al. 2006a). Azt találtuk, hogy azoknál az egyedeknél, melyek hosszabb strófkákat énekelnek, általában nagyobb a vérben mérhető hősokk fehérjék (HSP) szintje. Mivel ezek a fehérjék a különböző metabolikus stresszek tolerálásában vesznek részt, csak azok a hímek képesek metabolikusan költséges (azaz fiziológias stresszel járó) énekek produkciójára, melyek ezekhez a fiziológiai körülmények tolerálására alkalmas HSP szinttel rendelkeznek. Az ének és a hősokk fehérjék kapcsolata a madárének, mint kondíció-függő szignál fiziológiai hátterébe enged bepillantást.

A madarak egyik legfontosabb kórokozója a malária (Valkiunas 2004). Az Afrikában telelő légykapók mintegy fele ilyen vérparazitával fertőzött mikor tavasszal a pilisi költőterületekre érkeznek. Ebből következően, a *Haemoproteus* és *Plasmodium* paraziták szerepet játszhatnak a vizsgált madárfaj életmenet stratégiáinak kialakításában, így a szaporodás és a párvalasztás során jelentkező döntésekben. Ha a nőstényeknek előnyös a malária fertőzéstől mentes hímekkel való párosodás (pl. parazita rezisztens gének átörökítése), akkor egy malária parazitáltságot jelző szignalizációs mechanizmus feltételezhető. Ennek tesztelésére, az ének és más szexuális szignálok (fehér tollazati foltok) mellett, adatokat gyűjtöttünk a malária fertőzöttségről is. A terepen levett vérmintákból PCR alapú módszerrel történt a *Haemoproteus* és *Plasmodium* paraziták kimutatása is. A fertőzések mintegy 90 %-át két *Haemoproteus* törzs adta, de emellett további egy *Haemoproteus* és egy *Plasmodium* törzs jelenlétét határoztuk meg. A vándorlásból megérkező hímek 47%-a fertőzött volt az udvarlási időszak alatt, (N = 75), de a parazita prevalencia a költési időszakra a jelentősen lecsökkent (15%). Ezt két dolog magyarázhatja: 1, a fertőzött hímeknek nem sikerült költeniük, így költés alatt nem tudtunk tőlük mintát gyűjteni; 2, a fertőzöttség mértéke drasztikusan lecsökkent. Ugyanazon egyedeket vizsgálva a két periódusban kiderült, hogy az utóbbi magyarázat alkalmazható. Számptalan mechanizmus felelhet a jelenségért (költséges vonulás, hormonális változások, stressz). Mi főként az énekkel való összefüggésre koncentráltunk továbbiakban, mert az udvarláskor vállalt, énekbe fektetett energetikai kiadások, a kondíció át ható trade off-okon keresztül, a



későbbi fertőzöttségi állapotokat is befolyásolhatják.

Közvetlenül az érkezés után gyűjtött adatok azt az érdekes mintázatot mutatják, hogy a nagyobb repertoáru hímek általában nagyobb valószínűséggel fertőződtek maláriával ($t = 2.046$, $d.f. = 67$, $P = 0.048$, lásd ábra). Ez látszólag ellentétes a minőségjelző szignálokkal kapcsolatban megfogalmazott predikcióval, miszerint a jobb minőségű (parazita-mentes) egyedeknek jobb minőségű szignált (nagyobb repertoárméretet) kell produkálniuk. Mindazonáltal egy olyan mechanizmus is elképzelhető, mely azt jósolja, hogy a jobb minőség abban nyilvánul meg, hogy a rátermettebb egyedek jobban elviselik a fertőzöttséget, így a nagyobb repertoárméretű csoport olyan egyedekből tevődhet ki, amelyek az élősködők megléte ellenére jobban túlélnek, míg a rossz minőségű egyedek kiszelektálódnak egy fertőzés során (azaz csak a parazita-mentes hímek maradnak a populációban). A megfigyelt mintázatot számos más indirekt mechanizmus is kialakíthatja, így szükség van a zavaró tényezők statisztikai kiküszöbölésére. Egy többváltozós GLM elemzés azt mutatja, hogy ha az érkezési időpontra és a madarak korára kontrolálunk, akkor a fertőzöttség és a repertoár méret közti kapcsolat gyengül:

Változó	Beta	SE	t	P
Érkezési dátum	0.011	0.005	2.20	0.031
Kor (bináris)	0.084	0.025	3.32	0.002
Repertoárméret	-0.020	0.024	-0.82	0.415

Ez azt mutatja, hogy a fertőzöttség elsősorban a madarak korától függ (fiatalabb madarak kevésbé parazitáltak), ami másodlagosan az ének komplexitásában is megnyilvánul, mert a fiatalabb madarak kisebb repertoármérettel bírnak.

Az udvarlási és költési periódusra jellemző fertőzöttségi állapotok összevetésekor azt a tendenciát találtuk, hogy az udvarlaskor nagyobb rátával éneklő hímek nagyobb valószínűséggel lesznek parazitától mentesek a fiókaneveléskor, mint az alacsonyabb rátával éneklők ($t = 1.737$, $d.f. = 22$, $P = 0.107$). Sajnos, e tekintetben az adatok száma jelenleg korlátozott, mert csak azok az egyedek szerepelhetnek az összehasonlításban, melyek udvarlaskor fertőzöttek voltak. Az idei terepszézon vér- és énekmintái feldolgozás alatt állnak. Ha nagyobb adatszámmal sikerülne megerősíteni az énekráta és a szezonon belüli fertőzöttség mintázatának kapcsolatát, akkor az azt indikálná, hogy a jobb minőségű hímek (nagyobb énekráta) jobb védekezőképességüknek köszönhetően (lásd Garamszegi et al. 2004 az énekráta és a rezisztencia kapcsolatáról) hatékonyabban kontrolálják a fertőzöttségüket a költési periódus alatt.

2b) Szexuális szignálok és anyai hatások

Legújabb vizsgálatok arra utalnak, hogy az egyedek tulajdonságait nagymértékben befolyásolhatják az anyai hatások (maternal effects) (Groothuis et al. 2005; Gil et al. 2007). Ezek a mechanizmusok különösen fontosak lehetnek a madaraknál, mert az anyamadár nagy mennyiségű anyagot (pl. hormonok, különböző anyagcseretermékek, vitaminok) „csomagol” a tojásba, amelyek szerepet játszhatnak az utódok fejlődésében. Az anyai hatások kihathatnak az idegrendszer éréseire is, így a madárének irányításáért felelős agyi magvak is érzékenyek lehetnek a tojásban mérhető hormonok koncentrációjára. Az anyai hormonok tehát meghatározhatják az egyedek felnőtt korában produkált énekének minőségét, ezért a madárének funkcionálhat az anyai hatások által szabályozott tulajdonságok szignáljaként. Ezt a hipotézist tesztelendő, egy olyan vizsgálatba kezdünk, melyben a madárének és tojáshormonok kapcsolatát kívántuk feltárni. Az anyai hormonok tanulmányozása vad madaraknál egy gyakorlati nehézségbe ütközik, mert a hormonszintek meghatározása során elkerülhetetlen a vizsgálandó tojások feldolgozása és pusztulása, így lehetetlen a kikelő utódokat felnőttkorukban nyomon követni és éneküket felvenni. Ezért kénytelenek voltunk a hormon koncentrációkat indirekt módon becsülni. Néhány tanulmány azt javasolja, hogy terepi vizsgálatokban az anyai hormonok szintjét a 4. és 2. lábujj hosszával, ill. azok arányával (ún. digit ratio), lehet helyettesíteni, mert ezen bélyegek kialakulását is embrionális korban ható hormonok szabályozzák (Manning 2002; Burley and Foster 2004). Ezt a megközelítést alkalmazva arra voltunk kíváncsiak, hogy a felnőttkorban mérhető digit ratio hogyan korrelál az ének minőségét leíró paraméterekkel. Predikcióinkkal ellentétben azt találtuk, hogy az anyai hormonok egyáltalán nem hozhatók kapcsolatba a szexuális bélyegek kifejezettségével: sem a madárének sem pedig más tollazati szignálok nem mutattak erős kapcsolatot a lábujjak hosszával vagy azok arányával (Garamszegi et al. 2007b). Mindazonáltal, a digit ratio függött az egyedek korától és néhány más morfológiai bélyegtől (pl. testtömeg, szárnyhossz). Az eredményekből arra következtettünk, hogy a digit ratio valószínűleg csak gyenge indikátora lehet az anyai hormonoknak, mert az öregedés és különböző morfológiai hatások a pre-natális hormonszintektől függetlenül befolyásolhatják a lábujjak hosszát. Ezért a megfigyelt mintázatok sajnos nem alkalmasak arra, hogy a madárének egyedi minőségét jelző szerepével kapcsolatban erős következtetést vonjunk le. Mindazonáltal, tapasztalataink fontos gyakorlati jelentőséggel bírnak, mert kihatással lehetnek az anyai hatások terepi vizsgálatára.

2c) Korfüggő akusztikus jelzések

Számos elméleti munka hangsúlyozza (Trivers 1972; Manning 1985; Andersson 1994), hogy a hímek díszei az életkor megbízható szignáljaiként működnek, mert a díszesebb egyedek így jelezhetik az életkorral összefüggő előnyös tulajdonságaikat (pl. tapasztalat, túlélőképesség). Mivel a madárének az ivari szelekció egyik kulcseleme és

az egyik legfőbb minőséget jelző indikátor, nagymértékben elvárható, hogy a bélyeg erős korfüggést mutasson. Az örvös légykapón végzett korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a hímek éneke egy a tojók által preferált jegy (Garamszegi et al. 2004), míg az egyedek kora szintén fontos jelentőséggel bír a párválasztás során (Michl et al. 2005). Evidens feltételezésként adódott tehát, hogy az ének korfüggő mintázatot mutat e fajnál. Egy korrelációs vizsgálatban teszteltük ezt a feltételezésünket, melynek során meghatároztuk a hímek kora és számos ének-komponens kapcsolatát (Garamszegi et al. 2007c). A repertoár mérete szisztematikusan alacsonyabb volt a fiatal, mint az idősebb madaraknál, ráadásul a második életév után is növekedés volt megfigyelhető. Meta-analitikus megközelítést alkalmazva kimutattuk, hogy a tapasztalt tendencia más fajokon leírt korhatáshoz igen hasonló. Az énekráta viszont fordítottan volt arányos a hímek korával, mert a fiatalabb madarak intenzívebben énekeltek, mint az idősebb társaik. Általánosan véve, az énekre gyakorolt kor-hatások erőssége közepes (medium effect: $r \sim 0.3$) nagyságrendet ért el. Az ének-komponensek nem voltak összefüggésbe hozhatók a túléléssel, ezért a vizsgált akusztikus bélyegek inkább korral változó tulajdonságokat jelezhetnek (pl. tapasztalat), mintsem hogy a túlélést elősegítő gének meglétét indikálják. Az eredmények azt tükrözik, hogy a légykapó éneke a kor őszinte szignáljaként funkcionálhat, de úgy néz ki, hogy nem minden komponens egybehangzón kifejezettebb az idősebb egyedekben.

2d) Ének és személyiség

A legújabb ökológiai és evolúciós vizsgálatok kimutatták, hogy a humán pszichológiából ismert temperamentum vagy személyiségjegyek fontosak lehetnek más állatsoport viselkedésökológiájának megértésében is, mert a viselkedés egyedre jellemző elemei szerepet játszhatnak a különböző életmenet-stratégiák formálásában (Sih et al. 2004; Dingemanse and Réale 2005; Réale et al. 2007). Mivel az egyes viselkedési formákat nehéz szociálisan vonzó módon bemutatni, a személyiségjegyek kihatással lehetnek a párkapcsolatok formálódására, mind embernél, mind állatnál. Idevonatkozó kutatásainkban, a személyiségjegyek ivari szelekcióban betöltött, sokkal általánosabb szerepét kívántuk feltárni, és azt megvizsgálni egy emberrel távoli rokon modellben, hogy a partnerek vonzásában használt viselkedési elemek mennyire tükröznek egyedi személyiségjegyeket. Kutatásunk konkrét célja volt, hogy a madarak éneke és a személyiség (pl. rizikóvállalás, exploratív viselkedés) közti kapcsolatot demonstráljuk az örvös légykapónál (Garamszegi et al. 2008). Eredményül azt vártuk, hogy azok személyiségjegyek melyek tartózkodó magatartásokban nyilvánulnak meg különböző környezetekben (pl. félénk viselkedés ragadozó vagy rivális fajtárs jelenlétében) olyan énekformákkal párosulnak, melyek kis rizikóvállalással és az akusztikus környezet kismértékű kihasználásával jellemezhetőek.

Az egyedek személyiségét terepi körülmények között, befogás nélkül teszteltük (Garamszegi et al. 2009). Három, kísérletes körülményt alakítottunk ki, mely segítségével a következő személyiségjegyeket karakterizáltuk az egyedek viselkedése alapján: 1) exploráció (az udvarlási viselkedés aktivitása egy megváltoztatott környezetben), 2) agresszió (a területi viselkedés aktivitása egy rivális fajtárs jelenlétében), és 3) rizikóvállalás (menekülő viselkedés kezdeményezése egy potenciális predátor közeledtében). A személyiségjegyek mindhárom szituációban megnyilvánultak, mert ugyanazon egyedek hasonló intenzitású viselkedést mutattak a különböző szociális/ökológiai helyzetekben (azaz az exploratív egyedek, agresszívek és rizikóvállalók voltak). Egy következő vizsgálatban azt teszteltük, hogy ezek az egyedi tulajdonságok megnyilvánulnak-e az éneklő viselkedés során (Garamszegi et al. 2008). Egyik alaphipotézisünk az volt, hogy az exploratív beállítottság megnyilvánul a repertoár felépítésében. A térben aktívabb egyedeknek ugyanis több esélyük van más egyedekkel akusztikusan érintkezni, és így a fajtársaktól több énekelemet átvenni, ami egy nagyobb repertoárméretben nyilvánul meg. Egy másik elképzelésünk az volt, hogy a rizikóvállalás mutatkozik meg az éneklés során, mert a kevésbé félénk egyedek a ragadozóknak jobban kitett helyeken énekelnek. Eredményeink a második hipotézist igazolták. A repertoárméret nem korrelált szignifikánsan az exploratív beállítottsággal, de az éneklés során felvett vertikális pozíció a rizikóvállalástól függött (a félénk egyedek magasan, elrejtve a lombkoronában, míg a rizikóvállalók az odúhoz közel, predátoroknak jobban kitéve énekeltek). Ha az ének tükrözi a személyiséget, a párválasztó egyedek erre az információra alapozhatják szaporodási döntésüket, és olyan személyiséggel rendelkező partnereket fognak választani, amelyek a legnagyobb rátermettséget jelentik az utódjaik számára. Ezt igazolta, hogy az éneklés pozíciója és a párbaállás sebessége között kapcsolatot tudunk kimutatni.

2e) Genetikai tulajdonságok és akusztikus szignálok

A terepi vizsgálatok során folyamatosan gyűjtöttünk vérmintákat, melyek nemcsak a parazita törzsek molekuláris kimutatására szolgáltak, hanem egy hosszú távú genetikai vizsgálat alapját is képezik. Több molekuláris marker segítségével szeretnénk az egyedeket genetikailag tipizálni. A laboratóriumi vizsgálatok, melyek jelenleg folyamatban vannak, során feltárjuk majd a hímek immunogenetikai hovatartozását (marker: MHC, kivitelező laboratórium: Estación Biológica de Doñana, Spanyolország), genetikai polimorfizmusát (marker: *Drd4*, kivitelező laboratórium: Max Planck Institute for Ornithology, Németország) és rokonsági viszonyait (marker: több mikroszatellita, pl. *Fh2-5*, *Pdo5*, kivitelező laboratórium: ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék, Magyarország). E genetikai paramétereket (genotípusok) fogjuk majd összevetni az éneket leíró paraméterekkel (fenotípusok).

3. A madárének szerepe az egyedek közti kommunikációban (azaz kinek szól az ének?)3a A madárének és a hím-hím versengés

A szexuális bélyegek fontos jelentőséggel bírnak az állatok agressziós viselkedésében, mert a kifejezettebb vagy komplexebb szignálok jelezhetik az egyedek státuszát, ill. egy potenciális konfliktusban való győzelmi esélyüket (Maynard-Smith and Harper 2003). Egy korábbi munkában kimutattuk, hogy a légykapó hímek éneke, a párválasztásban betöltött funkció mellett, fontos lehet a hímek közötti kommunikációban is, mert a nagyobb énekrátájú hímek nagyobb valószínűséggel tudták territóriumukat megtartani (Garamszegi et al. 2004). Az ének és a vizuális szignálok hím-hím versengésben betöltött szerepének vizsgálatára egy kísérletsorozatot terveztünk (Garamszegi et al. 2006b). Ebben a vizsgálatban a territoriális konfliktusokat szimuláltuk úgy, hogy különböző tulajdonságú "betolakodó" hímeket prezentáltunk a fokális hímek territóriumán, és mértük ezen hímek viselkedéssel válaszákat a kísérletes kihívásra. Az agressziós viselkedést három változóval becsültük: 1) támadások intenzitása, 2) támadások időtartama, 3) az első támadásig eltelt idő (látencia). A statisztikai kiértékelés során, a territoriális viselkedés meghatározásánál egyaránt számításba vettük mindkét résztvevő tulajdonságait. Érdekes módon azt találtuk, hogy a betolakodó hím szárnyfoltjának mérete (vizuális szignál) mellett, a rezidens hím életkora határozta meg az utóbbi viselkedését.

Másrészt viszont, az ének változók nem magyarázták a vizsgált hímek territoriális viselkedését (a táblázat a támadási látenciával való kapcsolatokat mutatja):

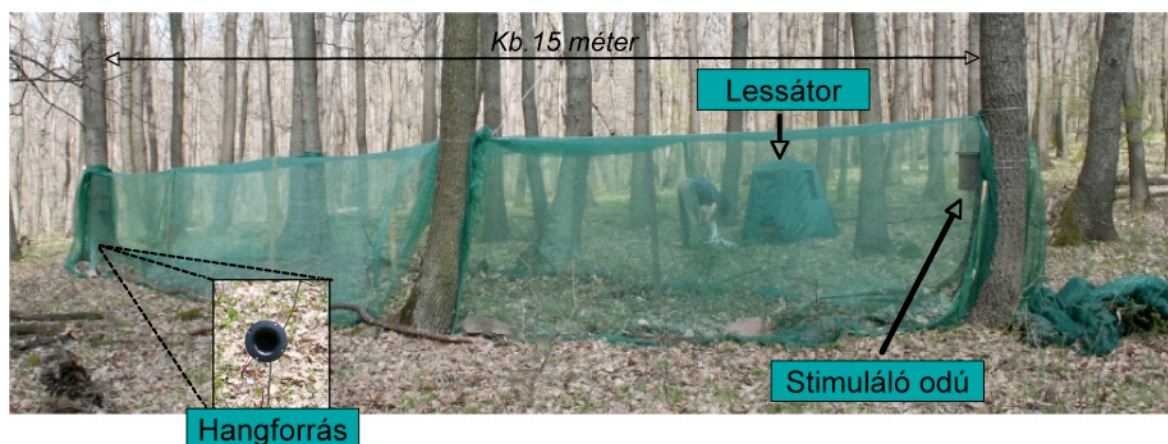
Változó	Korreláció (r)	N	P
Énekráta	0.011	24	0.958
Énekhossz	-0.165	24	0.439
Tempó	0.160	24	0.455
Komplexitás	-0.024	24	0.911
Repertoárméret	-0.172	24	0.421

Ezekből a negatív eredményekből arra következtettünk, hogy az akusztikus bélyegek közvetlenül nem használatosak a modellezett szituációban, azaz az egyedek direkt konfliktusában. Mindamelllett, nem zárhatjuk ki, hogy közvetetten az akusztikus bélyegeknél is szerep jut a hím-hím kommunikációban (lásd Garamszegi et al. 2004). Szembetűnő például, hogy a hímek életkora volt az agresszió egyik fő meghatározója, oly módon, hogy a fiatalabb hímek agresszívebb viselkedést mutattak. Ez párhuzamos azzal a megfigyeléssel, hogy a fiatalabb hímek általában nagyobb rátával énekelnek (Garamszegi et al. 2007c). Így arra következtettünk, hogy a hímek közötti, hosszú távú kommunikációban, az énekráta jelezheti az egyedek életkorát, azaz egy potenciális konfliktusban való győzelmi esélyüket.

3b A madárének és a tojók párválasztása

A madárének nemcsak a hímek közötti versengésben, de a párválasztásban is fontos szereppel bír. A párválasztás során, a tojó madarak előnyben részesítik azokat a hímeket, melyek kitarthatóbb és komplexebb éneket produkálnak, mert a jobb minőségű ének jelezheti az adott hím előnyös tulajdonságait (Catchpole 1987; Searcy and Yasukawa 1996). A fenti, 2-es pontban rögzített eredmények azt sugallják, hogy a „szebb” és „jobb” (értsd: magasabb rátájú, nagyobb repertoárú, hosszabb strófájú, kitett pozíciójú) ének jelzi a hímek valamilyen előnyös tulajdonságát, pl. stressz-toleranciáját, immun-kondícióját, korát és tapasztalatát, vagy a személyiségét. Az ilyen énekkel bíró egyedek preferálásával a tojók tehát számos előnyre tehetnek szert, mert a preferencia az életképes utódok számában jelentkező rátermettségi hasznot eredményez.

Egy célzott vizsgálatban azt tervezzük, hogy az éneknek a tojók párválasztására gyakorolt hatását egy visszajátszásos kísérletben tanulmányozzuk. Aváriumi körülmények között hangszórón lejátszott különböző énekek segítségével terveztük meghatározni, hogy milyen éneket preferálnak a tojók (lásd ábra alább). A kísérletekben a fenti vizsgálatok során gyűjtött hanganyagokat használtuk. A szabadföldi aviárium megépítése során az irodalomban található leírásokat követtünk, melyek egy közelrokon faj, a kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) párválasztási mintázatának tanulmányozására lett kidolgozva (Sætre et al. 1994; Lampe and Sætre 1995; Sætre et al. 1997). Sajnos, e vizsgálatok az örvös légykapón nem vezettek értékelhető eredményre, mert a röpdébe helyezett tesztmadarak csak a visszajátszott énekektől függetlenül, stressz-viselkedést mutattak, míg párválasztásra utaló viselkedési jegeket nem (2 költési szezonban is próbálkoztunk).



Az örvös légykapó párválasztásának tanulmányozására épített szabadtéri röpdé. A kísérlet során a különböző énekeket a két szembenálló hangforráson át játszottuk vissza, egyenként és alternálva (pl. míg az egyik oldalon nagy repertoárméretű ének szólt a másik oldalon kis repertoárméretű). Mindkét oldalra egy-egy fészekodút helyeztünk, hogy a vizsgált tojó odúlátogató viselkedését stimuláljuk. A tojó viselkedését lessátorból vizsgáltuk.

A visszajátszásos vizsgálatok értékelhető eredményeinek hiányában, az ének párválasztásban betöltött szerepére csak közvetett bizonyítékok állnak rendelkezésre (Hegyi et al. 2009). A hímek párbaállásának sikerét jelezheti az érkezésük és fészekkezdésük között eltelt periódus hossza, mert a sikeres hímek hamar, míg a kevésbé preferált hímek csak a telelőterületekről való megérkezés után több nappal később találnak maguknak költőpárt és kezdik fészkiüket. A párbaállás sebességét használva a következő összefüggéseket találtuk:

Változó	Korreláció (r)	felső 95% CI	alsó 95% CI	N
Énekráta	0.032	-0.240	0.300	53
Repertoárméret	0.333	0.069	0.553	53
Énekhossz	-0.030	-0.298	0.242	53
Tempó	-0.136	-0.392	0.139	53
Komplexitás	0.341	0.078	0.560	53

Ezek a korrelációk azt mutatják, hogy azok a hímek, melyek nagy repertoármérettel és komplex felépítésű strófákkal bírnak lassabban állnak párba, mint a kis repertoárú és komplexitású társaik. Következésképpen, a tojók az egyszerűbb énekeket preferálják, ami esetleg a rögzített énekmotívumok fontosságára utalnak. Ezek az eredmények egybehangzanak azzal, hogy a nagyobb repertoárméret nagyobb mértékű parazitáltsággal párosul. Így a kis repertoárméret preferálásával, a tojók el tudják kerülni a maláriával fertőzött hímekkel való párosodást.

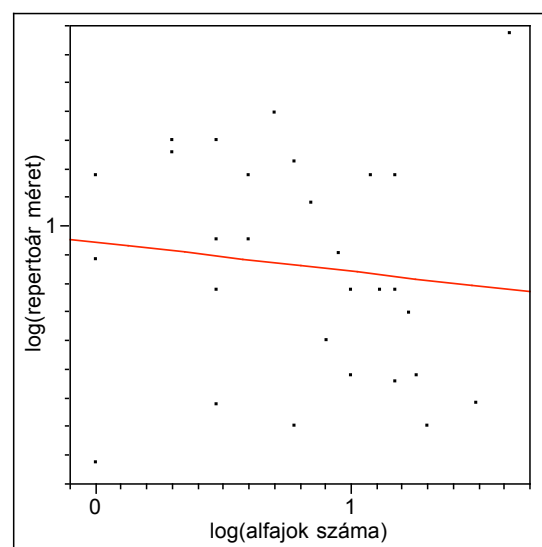
II. Allopatrikus és szimpatikus populációk összehasonlítása

Egy nemzetközi együttműködés keretében szimpatikus és allopatrikus populációkban énekét hasonlítottuk össze. A Dr. Jon Haavie (Uppsalai Egyetem, Svédország) által vezetett project kimutatta, hogy szimpatikus populációkban, a kormos légykapó éneke az örvös légykapó éneke felé konvergált, de a faji jellegek megmaradtak (Haavie et al. 2004). Genetikai analízisek kimutatták, hogy az ének konvergálása nem introgresszió eredménye, hanem egyszerűen fajok közötti énekmásolásról van szó.

III. A madárénekek különbözősége fajok között és törzsejlődés (komparatív elemzések)

1. A madárénekek és a fajképződés (speciáció)

Direkcionálisan ható szexuális szelekció fajképződésre gyakorolt hatásnak (Lachlan and Servedio 2004) tesztelésére egy komparatív vizsgálatba kezdünk. A kapcsolódó vizsgálatban, a madáréneket leíró változókat korreláltattuk az egyes fajokon belül megfigyelhető alfajok számával. Mivel a madárénekek kialakulása és evolúciója szorosan összefügg a szexuális szelekcióval, azt vártuk, hogy az alfajok száma pozitívan korrelál a madárénekek komplexitásával, amennyiben az ivari kiválasztódás intenzív fajképződéssel párosul. Sajnos, nem találtunk szignifikáns bizonyítékot arra vonatkozólag, hogy a komplexebb énekekű fajok több alfajjal bírnának, ami az alaphipotézisünket alátámasztaná.



2. A madárének és az agy-kapacitás

A madárének produkcióját neurális struktúrák szabályozzák, melyek ivari dimorfizmust és fajok közötti különbségeket mutatnak (DeVoogd et al. 1993; Székely et al. 1996; MacDougall-Shackleton and Ball 1999). Az agyi területek kiterjedtsége és a teljes agy mérete kapcsolatba hozható e központi struktúrák kapacitásával és a szabályozott funkciók komplexitásával. Mivel az ivari kiválasztódás számos, viselkedési mintázat nemek közötti aszimmetrikus megjelenését hozta létre, feltételezhető hogy az ivari kiválasztódás fokozódása agyi dimorfizmus kialakulásához vezetett. Alapul véve az ivari kiválasztódás és a madárének kapcsolatát, feltételeztük, hogy a madárének komplexitása pozitív kapcsolatba hozható a nemek közötti, agyméretben megnyilvánuló dimorfizmussal. Az idevonatkozó komparatív elemzésben kimutattuk (Garamszegi et al. 2005b), hogy a komplexebb ének, noha tárolásához nagyobb agyi magvak szükségesek bizonyos területeken, nem feltétlenül teszik szükségessé nagyobb agyméret fenntartását. A teljes agy mérete tehát nincs szoros kapcsolatban a madárének irányító, specifikus neurális struktúrák kapacitásával és az ének komplexitásával. Másrészt viszont, a fajon-belüli és a nemek közti repertoárméretbeli különbségek összefüggésbe hozhatóak az agy ivari dimorfizmusával. Ezt az ivari kiválasztódás evolúciós következményének tekintjük, mely a viselkedési mintázatok nemek közötti aszimmetrikus megjelenését hozta létre, így feltételezzük, hogy az ivari kiválasztódás fokozódása agyi dimorfizmus kialakulásához vezetett.

3. A vokális mimikri evolúciója

A vokális mimikri (más fajok akusztikus utánzása) egy nagymértékben mellőzött jelenség, annak ellenére hogy szerepet játszhat a fajok éneke között megfigyelhető komplexitásbeli különbségek kialakításában (Marshall 1950; Baylis 1982). Ezért a jelenség evolúciójának megértésére egy filogenetikai analízist terveztünk, ami érdekes eredményekkel szolgált (Garamszegi et al. 2007a). Kimutattuk, hogy az ének heterospecifikus imitációja a repertoárok megszerzésének vagy növelésének egy módja lehet, de a tökéletlen énektanulás szintén okozhat látszólag nagyobb mértékű mimikrit. Továbbá az is valószínűsíthető, hogy a különböző akusztikus környezettel kialakított kontaktus mértéke hatással van a repertoárba felvett hangok mennyiségére: a hosszú életű, abundáns és diszperzív fajok melyek könnyebben kerülnek újabb és újabb akusztikus környezetbe életük során nagyobb mértékben utánoznak más fajokat. Érdekes módon, a heterospecifikus utánzás nem hozható kapcsolatba az ivari szelekció mértékével, így azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a fajok többségénél a vokális mimikri nem segíti elő a szaporodási sikert a párválasztáson keresztül.

Összegzésképpen elmondhatjuk, hogy OTKA által támogatott vizsgálataink eredményesek voltak. Célkitűzéseinknek gyakorlatilag az összes pontját sikerült teljesíteni. Mindamellet, a kutatás során új szakmai irányvonalak rajzolódtak ki (pl. pszichológia témaköre), melyek jelentős hatással lesznek csoportunk további munkájára. Néhány vizsgálatunk technikai akadályba ütközött (pl. tojók preferenciája) vagy még az adatok feldolgozásának fázisában tart (pl. paraziták molekuláris meghatározása), de már a meglévő mintázatok is publikálásra érettek. A vizsgálatok eredményeit nemzetközileg elismert folyóiratokban közöltük (pl. *Behavioral Ecology*, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *Animal Behaviour*). A kutatásokban számos külföldi intézmény elismert kutatója vett részt (pl. Marcel Eens, University of Antwerp, Belgium; Santiago Merino, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Spanyolország; Anders Pape Møller, Université Pierre et Marie Curie, Franciaország), így a pályázat nagymértékben elősegítette a hazai viselkedésközpont nemzetközi integrálódását is.

Irodalomjegyzék

- Andersson M. 1994. *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Baylis JR. 1982. Avian vocal mimicry: its function and evolution. In: *Acoustic communication in birds* Kroodsmá DE, Miller EH, editors. New York: Academic Press. p. 51-81.
- Burley NT, Foster VS. 2004. Digit ratio varies with sex, egg order and strength of mate preference in zebra finches. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271:239-244.
- Catchpole CK. 1987. Bird songs, sexual selection and female choice. *Trends in Ecology and Evolution* 2:94-97.
- DeVoogd TJ, Krebs JR, Healy SD, Purvis A. 1993. Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song - comparative evolutionary analyses amongst oscine birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 254:75-82.
- Dingemanse NJ, Reale D. 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142:1159-1184.
- Feder ME, Hofmann GE. 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: Evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology* 61:243-282.

- Garamszegi LZ, Balsby TJS, Bell BD, Borowiec M, Byers BE, Draganoiu T, Eens M, Forstmeier W, Galeotti P, Gil D, Gorissen L, Hansen P, Lampe HM, Leitner S, Lontkowski J, Nagle L, Nemeth E, Pinxten R, Rossi J-M, Saino N, Tanvez A, Titus R, Török J, Van Duyse E, Møller AP. 2005a. Estimating the complexity of bird song by using capture-recapture approaches from community ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57:305-317.
- Garamszegi LZ, Boulinier T, Møller AP, Török J, Michl G, Nichols JD. 2002. The estimation of size and change in composition of avian song repertoires. *Animal Behaviour* 63:623-630.
- Garamszegi LZ, Eens M, Erritzøe J, Møller AP. 2005b. Sexually size dimorphic brains and song complexity in passerine birds. *Behavioral Ecology* 16:335-345.
- Garamszegi LZ, Eens M, Pavlova DZ, Avilés JM, Møller AP. 2007a. A comparative study of the function of heterospecific vocal mimicry in European passerines. *Behavioral Ecology* 18:1001-1009.
- Garamszegi LZ, Eens M, Török J. 2008. Birds reveal their personality when singing. *PLoS ONE* 3:e2647.
- Garamszegi LZ, Eens M, Török J. 2009. Behavioural syndromes and trappability in free-living collared flycatchers, *Ficedula albicollis*. *Animal Behaviour* 77:803-812.
- Garamszegi LZ, Hegyi G, Szöllösi E, Rosivall B, Török J, Eens M, Møller AP. 2007b. Phenotypic correlates of digit ratio in a wild bird: implications for the study of maternal effects. *Animal Behaviour* 74:641-647.
- Garamszegi LZ, Merino S, Török J, Eens M, Martínez J. 2006a. Indicators of physiological stress and the elaboration of sexual traits in the collared flycatcher. *Behavioral Ecology* 17:399-404.
- Garamszegi LZ, Møller AP, Török J, Michl G, Péczely P, Richard M. 2004. Immune challenge mediates vocal communication in a passerine bird: an experiment. *Behavioral Ecology* 15:148-157.
- Garamszegi LZ, Rosivall B, Hegyi G, Szöllösi E, Török J, Eens M. 2006b. Determinants of male territorial behavior in a Hungarian collared flycatcher population: plumage traits of residents and challengers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:663-671.
- Garamszegi LZ, Török J, Hegyi G, Szöllösi E, Rosivall B, Eens M. 2007c. Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology* 113:246-256.
- Gil D, Biard C, Lacroix A, Spottiswoode C, Saino N, Puerta M, Møller AP. 2007. Evolution of yolk androgens in birds: development, coloniality and sexual dichromatism. *American Naturalist* in press.
- Groothuis TGG, Müller W, von Engelhardt N, Carere C, Eising C. 2005. Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29:329-352.
- Haavie J, Borge T, Bures S, Garamszegi LZ, Lampe HM, Moreno J, Qvarnström A, Török J, Sætre G-P. 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry – convergence, divergence and reinforcement. *Journal of Evolutionary Biology* 17:227-237.
- Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. *Science* 218:384-387.
- Hegyi G, Szöllösi E, Jenni-Eiermann S, Török J, Eens M, Garamszegi LZ. 2009. Nutritional reserve dynamics and sexual selection in the multiple signal system of male collared flycatchers. *Animal Behaviour* submitted manuscript.
- Lachlan RF, Servedio MR. 2004. Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution* 9:in press.
- Lampe HM, Sætre G-P. 1995. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 262:163-167.
- MacDougall-Shackleton SA, Ball GF. 1999. Comparative studies of sex differences in the song-control system of songbirds. *Trends in Neuroscience* 22:432-436.
- Manning JT. 1985. Choosy females and correlates of male age. *Journal of Theoretical Biology* 116:349-354.
- Manning JT. 2002. Digit ratio. New Brunswick: Rutgers University Press.
- Marshall AJ. 1950. The function of vocal mimicry in birds. *Emu* 50:5-16.
- Maynard-Smith J, Harper DGC. 2003. *Animal signals*. Oxford: Oxford University Press.
- Michl G, Török J, Péczely P, Garamszegi LZ, Schwabl H. 2005. Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. *Behavioral Ecology* 16:383-388.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291-318.
- Sætre G-P, Dale S, Slagsvold T. 1994. Female pied flycatchers prefer brightly coloured males. *Animal Behaviour* 48:1407-1416.
- Sætre G-P, Moum T, Bures S, Král M, Adamjan M, Moreno J. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387:589-592.
- Searcy WA, Yasukawa K. 1996. Song and female choice. In: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* Kroodsma DE, Miller EH, editors. Ithaca: Cornell University Press. p. 454-473.
- Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE. 2004. Behavioral syndromes: An integrative overview. *Quarterly Review of Biology* 79:241-277.
- Sørensen JG, Kristensen TN, Loeschcke V. 2003. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters* 6:1025-1037.

T 049678 - ZÁRÓJELENTÉS

- Székely T, Catchpole CK, DeVoogd A, Marchl Z, DeVoogd T. 1996. Evolutionary changes in a song control area of the brain (HVC) are associated with evolutionary changes in song repertoire among European warblers (Sylviidae). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* 263:607-610.
- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man* Cambell B, editor. Chicago: Aldine. p. 139-179.
- Valkiunas G. 2004. *Avian malaria parasites and other Haemosporidia.* Boca Raton: CRC Press.