

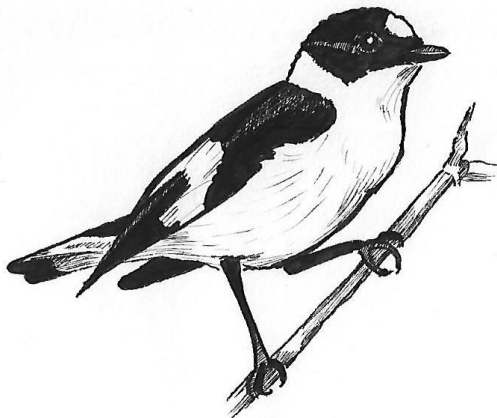
Doktori disszertáció

2019

Jablonszky Mónika

Konzisztens és plasztikus viselkedés vizsgálata a rizikóvállalás szempontjából egy természetes populációban

Jablonszky Mónika



Témavezető: Garamszegi László Zsolt DSc., kutatóprofesszor

Biológia Doktori Iskola, vezető: Erdei Anna DSc., MTA rendes tagja, egyetemi tanár

Zootaxonómia, állatökológia, hidrobiológia program, programvezető: Török János DSc.,
egyetemi tanár

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar, Állatrendszertani és Ökológiai
Tanszék, Viselkedésökológiai Csoport

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	4
1.1. Konzisztencia és plaszticitás	4
1. szövegdoboz: Reakciónormák és repetabilitás – a viselkedés konzisztenciájának statisztikai vizsgálata.....	6
1.2. A rizikóvállalás és a viselkedés.....	12
2. Célkitűzések	17
3. Módszerek	18
3.1. A kutatási terület és a vizsgált faj.....	18
3.2. Általános terepi módszerek	20
3.3. Viselkedési változók mérése	23
3.3.1. Ragadozó-elkerülő viselkedések	23
3.3.2. Menekülési képesség.....	27
3.3.3. Egyéb, az egyed territóriumán, vagy a röpdében mért viselkedési változók.....	29
3.3.4. Diszperzió.....	31
3.4. Morfológiai és egyéb kontrollváltozók	32
3.5. Életmenet jellegek	33
3.6. Statisztikai elemzés	34
3.6.1. Általános módszerek	34
3.6.2. A repetabilitás kiszámítása.....	37
3.6.3. A viselkedési változókat befolyásoló faktorok.....	38
3.6.4. A viselkedési változók közötti szindróma vizsgálata	39
3.6.5. A FID, a túlélés és a szaporodási befektetés közötti szindróma vizsgálata.....	40
3.6.6. A ragadozó-elkerülő viselkedés és a diszperzió közötti szindróma vizsgálata	42
4. Eredmények.....	44
4.1. Repetabilitás	44
4.2. A viselkedési változókat befolyásoló faktorok.....	45
4.3. A viselkedési változók közötti szindróma	51
4.4. A FID, a túlélés és a szaporodási befektetés közötti szindróma.....	53
4.4.1. Eredmények a kondíció hatására nem kontrolláló modelltől.....	53
4.4.2. Eredmények a kondíció hatására kontrolláló modelltől	55
4.4.3. A POLS szerkezetének évek közötti összehasonlítása	56
4.5. A ragadozó-elkerülő viselkedések és a diszperzió közötti szindróma.....	58

4.5.1. Diszperziós státusz	58
4.5.2. Diszperziós távolság.....	60
5. Diskusszió.....	63
5.1. A viselkedési változók repetabilitása és a varianciájukat befolyásoló tényezők.....	63
5.2. Viselkedési szindrómák.....	68
5.3. A FID és az életmenet jellemzők közötti szindróma.....	68
5.4. A konzisztens viselkedések és a diszperzió közötti szindróma	73
5.5. Konklúzió	76
6. Köszönetnyilvánítás	77
7. Irodalomjegyzék.....	78
8. Függelék	92

1. Bevezetés

1.1. Konzisztencia és plaszticitás

Az egyedek folytonosan változó környezetre adott válaszában fontos szerepet játszik a viselkedés plasztikussága, mégis a tengerirózsáktól a főemlősökig számos állatfajban kimutatták már az időben és kontextusok között konzisztens egyedi viselkedésbeli különbségek meglétét (Réale et al. 2007; Rudin and Briffa 2012; Verdolin and Harper 2013). Mivel az egyed számára az lenne az ideális, ha mindig az aktuális környezetnek megfelelően reagálna, meglepő, hogy egy olyan labilis jelleg varianciája, mint a viselkedése, mégis korlátozott. Ennek ellenére kimutatták, hogy számos viselkedési jelleget figyelembe véve a fenotípusos variancia átlagosan 37%-a egyedek közötti szinten figyelhető meg (Bell et al. 2009), és ezek a jellegek gyakran öröklődnek is (Dingemanse et al. 2002; Ariyomo et al. 2013; Brent et al. 2014). A konzisztens viselkedési jellegek kialakulásának a magyarázatára több elmélet is született, de egyik sincs még megfelelően alátámasztva bizonyítékokkal. Számos elmélet feltételezi, hogy a konzisztens viselkedések adaptív folyamatok hatására alakulnak ki (McNamara and Houston 1989; Wolf et al. 2007; Dingemanse and Wolf 2010). Az ilyen elméletek többsége szerint a konzisztens egyedi viselkedésbeli különbségek kialakulásában valószínűleg nagy szerepet játszik az egyedek eltérő állapota (Wolf et al. 2007; Biro and Stamps 2008; Wolf and Weissing 2010). Számos tulajdonság lehet állapot („state”), vagyis olyan jelleg, amely befolyásolja a viselkedés fitneszkövetkezményeit (Houston and McNamara 1999). A méret, a fizikai és fiziológiai kondíció, az élőhely és a szociális környezet mellett a kor is lehet ilyen jelleg (Wolf and Weissing 2010). Az állapotok egyedek között különböző állapot-függő viselkedéshez vezethetnek, sőt, ha több viselkedést befolyásol ugyanaz az állapot, akkor ezek között a viselkedési jellegek között korrelációk is kialakulhatnak (Wolf and Weissing 2010). Az egyik ilyen elmélet szerint a jelen és jövőbeli szaporodási érték közötti trade-off konzisztens különbségek létrejöttét segíti elő a kockázattal járó viselkedésekben, mivel a kisebb túlélési esélyű, a jelen szaporodási eseménybe többet befektető egyedek viselkedésükkel is több rizikót fognak vállalni (McNamara and Houston 1989; Wolf et al. 2007).

Egyedek közti különbségek kialakulhatnak úgy is, hogy az egyedek nem véletlenszerűen használják a környezetet, ami a pseudo-repetabilitás jelenségéhez vezet (Nakagawa and Schielzeth 2010; Dingemanse and Dochtermann 2013). Például territoriális állatoknál gyakori lehet, hogy az egyes egyedeket ismételtlen hasonló körülmények között

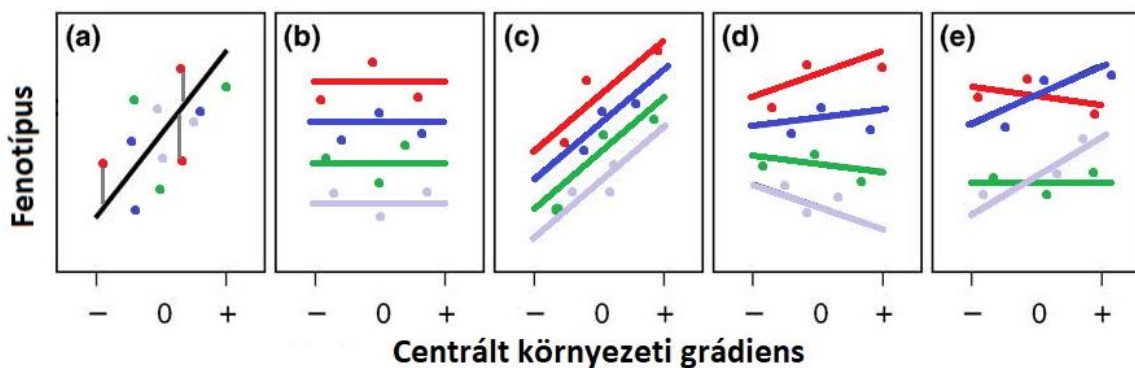
tesztelik, és így a konzisztens válasz ennek a hasonlóságnak, és nem a viselkedés valós konzisztenciájának lesz köszönhető. Már több kutatás kimutatta, hogy ha ugyanazon a területen/territóriumon vizsgálják az egyedeket, akkor a viselkedésük konzisztenciája magasabb lesz (Niemelä and Dingemanse 2017; Zsebők et al. 2017). Bár ez a hatás, ha az egyedek természetes módon mozoghatnak a területek között, nem feltétlenül nagy (Niemelä and Dingemanse 2017).

Azonban a konzisztencia mellett a viselkedés plasztikussága, az egyeden belüli variancia is jelentős (a fenotípusos varianciában a 37%-os egyedek közötti variancián kívül fennmaradó rész), mely megszabja, hogy a folyton változó környezetre mennyire rugalmasan tud válaszolni az egyed. Az egyedek viselkedési válasza belső tulajdonságaiknak (kor, kondíció) (Schuett and Dall 2010; Jablonszky et al. 2017) és abiotikus, illetve biotikus környezeti tényezőknek (időjárás, táplálékellátottság, szociális körülmények, predációs nyomás) (Schuett and Dall 2009; Møller 2014; Teyssier et al. 2014) megfelelően is változhat, az egyedek genetikailag kódolt viselkedése az adott környezettől függően fejeződik ki (Nussey et al. 2007; Dingemanse et al. 2010b). Azonban a plaszticitásban is lehetnek konzisztens egyedi különbségek (Kontiainen et al. 2009; Brown and Robinson 2016), melyek genetikai hatások és múltbeli tapasztalatok együttes hatására léphetnek fel (Dingemanse et al. 2012a; Nicolaus et al. 2012; Urszán et al. 2018). A plaszticitásbeli adaptív egyedi különbségek evolúciós kialakulásában feltehetően a tér- és időbeli környezeti változatosság (Wolf et al. 2008), és szociális kölcsönhatások, például a kompetíció együttes hatása (Dall et al. 2004; Wolf et al. 2011) játszhat szerepet, és ezek az egyedi különbségek befolyásolhatják az evolúció sebességét, illetve a populációk stabilitását (Nussey et al. 2007; Dingemanse and Wolf 2013).

Az eddigi kutatások alapján az tűnik a legvalószínűbbnek, hogy a konzisztencia és a plasztikusság egyaránt szerepet játszik egy adott környezeti ingerre adott viselkedési válasz alakításában, azonban annak a kérdésnek a megválaszolása, hogy melyik mekkora mértékben, és mitől függően van jelen, még további kutatást kíván. Bár logisztikai kényszerek miatt az egyedek viselkedését általában csak maximum kétszer mérik le és ez alapján becslik a konzisztencia mértékét, a viselkedés konzisztenciájának vizsgálatához az lenne az ideális, ha minden egyedet standard módon többször mérnének le egy teljes környezeti gradiens mentén és így a viselkedés statisztikailag leírható lenne reakciónormával (1. szövegdoboz).

1. szövegdoxoz: Reakciónormák és repetabilitás – a viselkedés konzisztenciájának statisztikai vizsgálata

A környezetre adott egyedi válasz konzisztenciája és plaszticitása biológiai jelenség, melyeknek statisztikai leírására alkalmas a reakciónorma megközelítés (Nussey et al. 2007; Dingemanse et al. 2010b). A viselkedési reakciónorma egy viselkedési jelleg kifejeződését ábrázolja egy környezeti gradiens mentén (Dingemanse et al. 2010b). Több egyedet vizsgálva ezzel a megközelítéssel, megállapítható az egyedek átlagos viselkedési válaszainak különbsége a tengelymetszetek alapján, ha a környezeti változó centrált. Ezen kívül, leolvasható az egyedi plaszticitás mértéke a meredekség alapján, és az is, hogy van-e összefüggés a plaszticitás és a viselkedés átlaga között (1. ábra). Az a jelenség, hogy az egyedek átlagos viselkedési típusa is meghatározhatja a környezeti változásokkal szemben mutatott plaszticitás mértékét, ahhoz vezethet, hogy az adott környezeti gradiens mentén a különböző viselkedésű egyedekre eltérő szelekciós nyomás hat (Carere et al. 2005; Sih et al. 2014; Abbey-Lee et al. 2016). Ezen kívül a reakciónorma megközelítéssel megállapítható az egyedek viselkedésének prediktabilitása, vagyis hogy az egyed viselkedési válasza mennyire pontosan követi a környezet változását. Ez a komponens statisztikailag az egyes mérések és a rájuk illesztett egyenes közti reziduálisokkal adható meg (1(a) ábra, piros egyed), és többek között okozhatja a nem mért környezeti változók hatása, az egyed pontatlansága a környezet felmérése során, a sztochaszticitás vagy a mérési hiba (Westneat et al. 2015).



1. ábra: Lineáris reakciónormák. a) nincs egyedek közötti variancia a populációban, de van a környezeti gradienstől függő plaszticitás; b) vannak egyedek közötti különbségek a fenotípus átlagában, de az egyedek nem válaszolnak plasztikusan az adott környezeti tényező megváltozására; c) szintén vannak egyedek közötti különbségek és az egyedek egyformán válaszolnak a megváltozó környezetre; d) egyedi különbségek vannak a fenotípus átlagában és a plaszticitásban is, és ezek között kovariancia van; e) mint d), de nincs a tengelymetszet és

a meredekség között kovariancia. A különböző színek különböző egyedeket jelölnek.

Dingemanse et al. 2010b nyomán.

A reakciónormák komponenseinek becslésére alkalmas módszer a random regresszió, amely egy olyan kevert modell, melyből a tengelymetszet és a meredekség egyedek közötti varianciáját is becsülni lehet (Nussey et al. 2007; Dingemanse and Dochtermann 2013). Ha minden egyed viselkedését többször mérjük egy környezeti gradiens (x) mentén, akkor a random regresszió egyenlete a következőképpen adható meg:

$$y_{ij} = (\beta_0 + ind_{0j}) + (\beta_1 + ind_{1j})x_{ij} + e_{0ij},$$

$$\begin{bmatrix} ind_{0j} \\ ind_{1j} \end{bmatrix} \sim MVN(0, \Omega_{ind}): \Omega_{ind} = \begin{bmatrix} V_{ind_0} & Cov_{ind_0, ind_1} \\ Cov_{ind_0, ind_1} & V_{ind_1} \end{bmatrix},$$

$$[e_{0ij}] \sim N(0, \Omega_e): \Omega_e = [V_{e0}]$$

ahol y_{ij} a j -edik egyed viselkedési válasza i időpontban, x_{ij} a környezeti változó j -edik egyedre vonatkozó i időpontbeli mérése, β_0 a populáció átlagos tengelymetszete, β_1 az átlagos meredekség. Az egyedi tengelymetszetbeli, illetve meredekségbeli különbségeket az ind_{0j} , illetve az ind_{1j} tagok reprezentálják, e_{0ij} pedig a reziduális hiba. Az egyed válasza a környezetre (ind_{0j} és ind_{1j}) kétváltozós normál eloszlásból (MVN) származik, melynek átlaga 0, az eloszlás varianciái és kovarianciái pedig a tengelymetszet (V_{ind_0}), illetve meredekség egyedek közötti varianciájából (V_{ind_1}) és a tengelymetszet és a meredekség kovarianciájából (COV_{ind_0, ind_1}) áll össze. A reziduális hiba becslése normál eloszlásból származik, melynek átlaga 0, varianciája pedig a becsült egyeden belüli variancia (V_{e0}) (Dingemanse and Dochtermann 2013).

A mérések ismételtőségének és a fenotípusok konzisztenciájának fontos és elterjedt mérőszáma a repetabilitás, mely kifejezi, hogy a teljes fenotípusos varianciának mekkora része tulajdonítható az egyedek közötti különbségeknek, és ezzel a heritabilitás (a variancia genetikailag örökölhető hányada) felső határát is kijelöli. A repetabilitásnak nagy jelentősége van a konzisztens egyedek közötti viselkedésbeli különbségek vizsgálatában, hiszen standard módon hasonlíthatók vele össze különböző fajok, illetve különböző kutatások eredményei. Legegyszerűbb esetben egy jelleg repetabilitását a jelleg egyedek közötti és teljes varianciájának hányadosával számolhatjuk ki (Lessells and Boag 1987). A teljes variancia

egyedek közötti és egyeden belüli varianciából áll össze (Nakagawa and Schielzeth 2010). A repetabilitás egyik fajtája az egyezményes („agreement”) repetabilitás, mely az abszolút mérőszámok ismételhetségét fejezi ki. Ha lehetséges zavaró hatásokra is kontrollálunk, akkor korrigált („adjusted”) repetabilitás értéket kapunk. Ennek egy speciális esete, amikor a mérési periódusok közti különbségekre akarunk kontrollálni. Ebben az esetben konzisztencia („consistency”) repetabilitásról beszélhetünk. A kondicionális („conditional”) repetabilitás pedig a repetabilitás értékét befolyásoló változó bizonyos értékénél (pl.: adott korú egyedek, hímek vagy tojók) becsült repetabilitás, ami a reakciónorma megközelítés segítségével becsülhető (Nakagawa and Schielzeth 2010). Azonban ha a mérési környezet a fenotípust egyeden belül befolyásoló tényezői különböznek az egyedek között, és így, mivel a környezet varianciája az egyedek közötti varianciában fog tükröződni, tévesen magas repetabilitást kapunk, pszeudo-repetabilitással állunk szemben (Nakagawa and Schielzeth 2010; Dingemans and Dochtermann 2013). A pszeudo-repetabilitás kiküszöbölhető, ha az egyedek közti mérési környezetbeli különbségekre kontrollálunk (Dingemans and Dochtermann 2013). A repetabilitás várhatóan csökken a mérések közötti időtartam növekedésével, mivel az idő előrehaladtával az egyednek nagyobb valószínűséggel változik meg az állapota (pl.: kondíciója, szaporodási státusza), élőhelyi körülményei, sőt a fenotípust meghatározó gének expressziója is megváltozhat (Bell et al. 2009).

A kevert modellek által becsült varianciakomponensek lehetőséget adnak a repetabilitás kiszámítására is (Nakagawa and Schielzeth 2010). Az egyedek közötti varianciát (V_{ind}) el kell osztani az összes varianciával, vagyis az egyedek közötti és az egyeden belüli variancia (V_{e0}) összegével. A modellbe kontrollváltozóként további környezeti változókat bevonva csökkenthetjük annak a valószínűségét, hogy pszeudo-repetabilitást kapunk eredményül (Nakagawa and Schielzeth 2010).

Azonban a konzisztencia nem csak egy jellegben nyilvánulhat meg, hanem több jelleg viszonylatában is megjelenhet. Az ilyen kapcsolatokat az egy viselkedési jellegben jelentkező konzisztenciához hasonlóan feltehetően valamilyen belső faktor alakítja ki, például a jellegek közös genetikai meghatározottsága vagy hormonális szabályozása (Sih et al. 2004a; van Oers et al. 2004a), vagy egy trade-off mentén hozott döntés, de az egyed tapasztalata is befolyásolhatja (Sih et al. 2004a). A viselkedési jellegek közötti, egyedek közötti szinten megfigyelhető korrelációk alakítják ki a viselkedési szindrómát, például az agresszív egyedek

gyakran rizikóvállalóbb viselkedésűek és kevésbé szociálisak, mint a nem agresszív egyedek (Verbeek et al. 1996; Sih et al. 2004a; Sih et al. 2004b).

Azonban a belső faktorokon kívül, külső, környezeti tényezők is előidézhetnek korrelációkat a különböző viselkedési jellegek között, ilyenkor pszeudo-szindrómáról beszélhetünk (Avilés et al. 2014). Egy konzisztens viselkedések közötti kapcsolatokat vizsgáló metaanalízis megállapította, hogy ha a térbeli átfedés magas volt a különböző viselkedések mérésekor, akkor az általában erősebb összefüggéshez vezetett a változók között (Garamszegi et al. 2012a). A környezet viselkedési szindrómákra gyakorolt jelentős hatását támasztja alá az is, hogy ezeknek a szindrómáknak a szerkezete gyakran eltér ugyanannak a fajnak különböző körülmények között élő populációiban, amiben a térben és időben változó környezeti tényezőknek, például a predációs nyomásnak fontos szerepe lehet (Bell 2005; Dingemanse et al. 2007; Bengtson et al. 2014; Garamszegi et al. 2015a). Továbbá, a szindróma szerkezete megváltozhat az egyedfejlődés során is (Bell and Stamps 2004; Class and Brommer 2015).

A valamilyen belső, vagy külső tényező által létrehozott egyedi konzisztencia nem csak a viselkedési bélyegek, hanem viselkedési bélyegek, életmenet jellemzők és ökológiai folyamatok kapcsolatában is megmutatkozhat. A konzisztens egyedek közötti különbségek illetve a viselkedési szindrómák jelentős hatást fejthetnek ki számos ökológiai vagy evolúciós folyamatra (Réale et al. 2007; Wolf and Weissing 2012), például befolyásolhatják a paraziták, betegségek terjedését (Barber and Dingemanse 2010; Patterson and Schulte-Hostedde 2011; Gyuris et al. 2016), a diszperziót (Cote et al. 2010), az életmenetbeli egyedek közötti különbségeket (Biro and Stamps 2008; Réale et al. 2010), adaptációk kialakulását (Mettke-Hofmann et al. 2002), felgyorsíthatják (Barrett and Schluter 2008) vagy gátolhatják az evolúciót (Sih et al. 2004a; Sih et al. 2004b; Dochtermann and Dingemanse 2013).

A szindrómákat generáló mechanizmusok tehát kihathatnak az életmenetre is, magasabb hierarchiai szinten kapcsolatot létrehozva a pillanatról-pillanatra változó viselkedés és az egy szaporodási cikluson belül stabil életmenet között. Az életmenet szindrómák („Pace of Life Syndromes”, POLS) hipotézis alapján a lassú-gyors kontinuum mentén változó életmenet jellemzők specifikus fiziológiai, illetve viselkedési jellegekkel is korrelálnak (általában rizikóvállaló és aktív viselkedésekkel). Így egy szindróma jön létre ezek között a tulajdonságok között, amely több szempontból meghatározza, hogy a fajok, illetve populációk hogyan birkóznak meg a különböző környezetből érkező hatásokkal (Ricklefs and Wikelski

2002; Biro and Stamps 2008; Réale et al. 2010). Ezek a kapcsolatok a fajon belüli szinten is létezhetnek, mivel az egyedek között is konzisztens különbségek vannak viselkedésben és életmenetben (Wolf et al. 2007; Réale et al. 2009; Réale et al. 2010). Bár a POLS hipotézis alapjait már lefektették (Réale et al. 2010), az elméleti modellek és az empirikus adatok alacsony száma miatt még számos kérdés vár megválaszolásra, főként a fajon belüli szinten. Ezek közé a még feltáratlan témák közé tartozik a hipotézis érvényességének általánossága, a POLS komponenseinek tartott jellegek listája, a szindrómát létrehozó mechanizmus, a prediktált kapcsolatok erőssége a különböző jellegek között, és a POLS jellegeket a populáción belül potenciálisan szétkapcsoló ökológiai tényezők hatása (Dingemanse et al. 2004; Niemelä et al. 2013; Závorka et al. 2016; Mathot and Frankenhuis 2018; Montiglio et al. 2018; Royauté et al. 2018).

A mechanizmussal kapcsolatban elmondható, hogy általában a jelen és jövőbeli szaporodási érték közötti trade-off-ot tartják a POLS-t létrehozó legfontosabb mechanizmusnak, és az ebben a trade-off-ban résztvevő életmenet jellegek általában az egyed által megszerezhető forrásokat befolyásoló és mortalitási költséget magukban hordozó viselkedésekkel állnak kapcsolatban (McNamara and Houston 1989; Clark 1994; Wolf et al. 2007; Engqvist et al. 2015). Bár a POLS elmélet azt hangsúlyozza, hogy a jelen és a jövőbeli szaporodás közti trade-off hozza létre a kapcsolatokat a különböző jellegek között, alternatív ok-okozati mechanizmusok is vezethetnek korrelációkhoz fenotípusos jellegek között (Mathot and Frankenhuis 2018; Royauté et al. 2018). Például, a növekedés-mortalitás trade-off szintén előidézhet kapcsolatokat az életmenet, és morfológiai, illetve bizonyos viselkedési jellegek között (például predációs veszély alatti táplálékszerzés vagy a táplálékforrás agresszív védelme), mivel a gyorsabban növekvő egyedek nagyobb rizikót fognak vállalni táplálékszerzés közben (Stamps et al. 1998; Mangel and Stamps 2001; Stamps 2007). Más, trade-off-ot nem tartalmazó mechanizmusok is eredményezhetnek hasonló kapcsolatrendszeret (Sih et al. 2004b). A gén pleiotrópia, például a kortikoszteron keresztül hatva, egy több jellegre ható közös faktort képviselhet, amely az életmenet trade-off-okhoz hasonlóan szindrómákat hozhat létre az általa befolyásolt viselkedési és egyéb jellegek között (Bell 2005; Garamszegi et al. 2012b).

A pszeudo-konzisztencia, vagyis a környezet nem véletlenszerű kihasználtságából eredő konzisztencia magasabb szinten, a viselkedési jellegek és az életmenet közötti kapcsolatban is megjelenhet. Már ismert az ökológiai faktorok zavaró hatásával kapcsolatban, hogy a lokális környezeti tényezők vagy bizonyos egyedi tulajdonságok megváltoztathatják,

vagy el is rejthetik a POLS szerkezetet a populációban (Montiglio et al. 2018). A jelen és jövőbeli szaporodási érték közti trade-off-ot és a rizikóvállaló viselkedéssel való kapcsolatot feltételező modellekben, a stratégiák nyeresége függhet a rizikóvállaló viselkedéssel kapcsolatos aktuális költségektől (például a viselkedés kifejezésének költsége, mortalitási ráta, ragadozókkal szembeni sérülékenység) és az egyedek közti forrásszerzésbeli különbségektől (van Noordwijk and de Jong 1986; Engqvist et al. 2015). Életmenet tekintetében a több forrást megszerző egyedek, akiknek jobb lehet kondíciójuk vagy az általános minőségük (van Noordwijk and de Jong 1986; Peig and Green 2009), több utóddal is rendelkezhetnek a hosszabb élet mellett, mivel az egyedek közti forrásszerzésbeli különbségek elfedik a jelen és jövőbeli szaporodási érték közti trade-off-ot (van Noordwijk and de Jong 1986). Ezeknek az egyedeknek érdemes lehet tovább folytatni az aktuális tevékenységüket predációs veszély esetén, és megspórolni a menekülés költségét (Ydenberg and Dill 1986; Martín et al. 2006; Jablonszky et al. 2017), ahogy az állapotfüggő biztonság („state-dependent safety”) hipotézis is kifejti (Luttbeg and Sih 2010). Tehát a kondíció, amely függhet a környezettől, lehet egy környezet által vezérelt pseudo-szindróma generálója. Egyéb környezeti változók is megváltoztathatják a POLS jellegek közti kapcsolatokat, például a csapadékmennyiség (Horrocks et al. 2015) vagy a predáció, melynek a viselkedési szindrómákra gyakorolt hatása jól ismert (Bell 2005; Dingemanse et al. 2007). Mivel a POLS-t feltételezhetően befolyásoló környezeti tényezők, illetve a szelektációs nyomások erőssége időben változik, érdemes lehet megvizsgálni a POL szindrómák jelenlétét, illetve szerkezetét különböző időpontokban, például évek között is (Dingemanse et al. 2004). Ha vannak évek közötti különbségek a szindrómákban az egyedek közötti szinten, akkor feltehetőleg az adott környezeti körülmények alakítják ki őket, tehát pseudo-szindrómáról beszélhetünk.

A konzisztencia kiterjedhet a viselkedési jellegek és ökológiai folyamatok kapcsolatára is. Például, a konzisztens viselkedési jellegek kapcsolatban állhatnak a diszperzióval (Cote et al. 2010). Az új területekre történő diszperzió potenciális veszélyeket rejt magában, és bizonyos morfológiai, fiziológiai, illetve viselkedési specializációk befolyásolhatják a sikerességét. A viselkedési jellegek közül az egyed rizikóvállaló viselkedése, agressziója, készsége ismeretlen területek felderítésére és a szociabilitása is hatást gyakorolhat a diszperzióra annak különböző szakaszaiban, és így az úgynevezett diszperziós szindróma eleme lehet (Dingemanse et al. 2003; Cote et al. 2010; Cote et al. 2011; Myles-Gonzalez et al. 2015). A kapcsolatrendszer kialakítója ebben az esetben is lehet egy belső tényező, azonban a környezet nem homogén kihasználtsága is szerepet játszhat a

diszperziós szindróma létrejöttében. Azt, hogy egy adott konzisztens viselkedési jelleg és a diszperzió között kapcsolat jöjjön létre, erősen befolyásolhatja a környezet, például az egyedsűrűség, a rendelkezésre álló források vagy a predáció mértéke (Cote and Clobert 2007; Duckworth 2009; Cote et al. 2013).

Ha nem pseudo-konzisztenciát, hanem valamilyen belső hajtóerő által létrehozott konzisztenciát szeretnénk mérni, akkor az egyedeket olyan körülmények között kell mérni, melyek között kontrollálni tudunk a környezet minőségére. Egy általános módszer, melyet ízeltlábúaktól emlősökig számos taxonban alkalmaznak (Montiglio et al. 2010; d'Ettorre et al. 2017) a madarakat is beleértve, hogy az egyedeket számukra ismeretlen szobába, ketrecbe vagy arénába helyezik, ahol feltehetően a szituáció újdonsága által befolyásolt viselkedést mutatnak (Verbeek et al. 1994; Klueen et al. 2012; Rowe et al. 2015). Ennek a módszernek az előnye, hogy standardizált körülmények között lehet újdonságot stimulálni és a viselkedést mérni, és így a viselkedés környezetfüggése kiküszöbölhető (Pärt 1994; Niemelä and Dingemanse 2017). Az új környezetben ilyen módon mért viselkedés általában repetábilis (Montiglio et al. 2010; Mutzel et al. 2011; Dingemanse et al. 2012b) és öröklődik (Dingemanse et al. 2002; Chervet et al. 2011; Edwards et al. 2017), illetve más viselkedési jellegekkel és a fitnesszel való kapcsolatát is több kutatásban kimutatták (Verbeek et al. 1996; Dingemanse et al. 2004; McCowan et al. 2015). Egy másik lehetséges módszer, hogy az egyedeket mesterségesen áthelyezzük más környezetbe, és az így mutatott viselkedést összehasonlítjuk az egy területre korlátozott, illetve a szabadon mozgó egyedek viselkedési válaszaival (Niemelä and Dingemanse 2017).

1.2. A rizikóállalás és a viselkedés

Közvetlen veszélyt hordozó szituációban, amelyben az egyed predációs veszélynek, betegségeknek vagy megnövekedett fiziológiai költségeknek van kitéve, az állatok a veszély elkerülésének költsége és az aktuális cselekvés folytatásának nyeresége közötti trade-off-fal kerülnek szembe (Lima and Dill 1990). Az ilyen helyzetekben hozott döntést az egyed rizikóállalása határozza meg. A rizikóállalás sokféle kontextusban megjelenhet, például ragadozó előli menekülésben, az életmenet trade-off-ok megoldásában (például a rizikóállalóbbnak tekinthető egyedek többet fektetnek a jelen szaporodásba) és ökológiai folyamatok során is (például a diszperzióban, mivel az új területekre történő diszperzió potenciális veszélyeket rejt magában). Az egyedek inherensen különböznek abban, hogy

veszély jelenlétében milyen döntést hoznak, és ez egy olyan belső hajtóerő lehet, amely a viselkedésekben konzisztenciát generálhat, illetve a viselkedések és más ökológiai jellegek között korrelációkat hozhat létre. Azonban keveset tudunk arról, hogy a rizikóvállalás okozta konzisztencia pontosan milyen viselkedésekben és milyen hierarchikus szerveződési szinteken nyilvánul meg, és hogy ezekben az összefüggésekben az egyed egyéb tulajdonságai, illetve a pszeudo-konzisztenciát generáló, külső, környezeti tényezők milyen szerepet játszanak.

A rizikóvállalás tehát sokféle helyzetben befolyásolhatja a viselkedést, de talán a legmeghatározóbb ezek közül a potenciális ragadozó jelenlétében mutatott ragadozó-elkerülő viselkedés. A ragadozó-elkerülő viselkedés repetábilis (van Oers et al. 2004b; Kortet et al. 2014; McDermott et al. 2014), de kontextus-függő viselkedés is. Befolyásolják a fent említett trade-off elemeinek költségére-nyereségére ható tényezők, úgy mint például a predációs veszély pontos körülményei (a ragadozó faja, mérete, a támadás sebessége és iránya) (Quinn and Cresswell 2005; Stankowich and Blumstein 2005; Blake and Gabor 2014), az egyed belső tulajdonságai (például a tömeg és a fertőzöttség) (Witter et al. 1994; García-Longoria et al. 2014), és szaporodási státusza (Koskela et al. 2000; Boukhriess and Selmi 2010). A ragadozó-elkerülő viselkedés az utódok nevelésekor függhet az utódok értékétől (vagyis a szülő által a létrehozásukba és gondozásukba fektetett időtől és energiától, ami tükröződhet az utódok számában és korában) és az utódok által elszenvedhető lehetséges kártól is (Koskela et al. 2000; Boukhriess and Selmi 2010). A ragadozó-elkerülő viselkedés a predációs veszély több komponensén keresztül is megnyilvánulhat, például a ragadozóval való lehetséges találkozás elkerülésében, a potenciális támadásnak kitéve töltött időben, és az észrevett, illetve a támadó ragadozó előli menekülésben. (Lima and Dill 1990; Kern and Radford 2014; Oliveira et al. 2016).

Egy ragadozó közvetlen támadásakor a ragadozó-elkerülő viselkedés két fontos komponense a veszély felmérésének képessége és a menekülési képesség (Lima and Dill 1990). Ez utóbbi befolyásolhatja az előbbit, ha az egyedek képesek megítélni a saját menekülési képességüket, és ehhez a tudáshoz igazítják a viselkedésüket. Tehát a viselkedésük alapján egyformán rizikóvállalónak tűnő egyedek, amelyeknek eltér a menekülési képessége, ténylegesen más mértékű rizikót vállalhatnak.

A ragadozó-elkerülő viselkedés első komponense, a veszély felmérése, az állat érzékszerveinek milyenségétől és a kognitív folyamatainak sebességétől függ, melyek

segítségével az egyed megítéli az adott szituációban a különböző válaszok relatív költségeit (Sih and Del Giudice 2012). Így a távolság, amelyről az egyed észreveszi a közelítő ragadozót (készültségi távolság, „alert distance”) is fontos tényező (Fernández-Juricic et al. 2001).

A ragadozó-elkerülő viselkedés másik fontos komponense, a menekülési képesség, szintén összetett tulajdonság, amely magában foglalja a támadó ragadozó aktív elkerüléséhez szükséges érzékelő és motoros képességeket. Azonban a menekülési képesség természetben történő mérése esetén nehéz szétválasztani a különböző komponenseit (pl.: sebesség, manőverező képesség és kitartás), pedig az is valószínű, hogy e komponensek relatív jelentősége eltér különböző ragadozókkal szemben (Witter and Cuthill 1993; van den Hout et al. 2010). Például egy lesből támadó ragadozóval szemben az első pillanatok jó reflexei és manőverezése (Metcalfé and Ure 1995), míg a prédá kifáradására számító ragadozók hosszú üldözése során a kitartás lehet a legfontosabb tényező (Schwilch et al. 1996). A menekülési képesség evolúciós kialakulásában nagy szerepet játszhatott a fajra, illetve ivarra jellemző predációs veszély a migráció mellett (Vágási et al. 2016). A testméretük vagy élőhely használatuk miatt predációnak jobban kitett fajokban, illetve csoportokban intenzívebb szelekció jelentkezhet (Burns and Ydenberg 2002).

A teljesítményt meghatározó jellegek, a viselkedési jellegekhez hasonlóan (Réale et al. 2007), plasztikusak és konzisztensek is lehetnek. A menekülési képesség több tényező hatására is megváltozhat egyeden belül. Például a táplálék vitamin és ásványi anyag (többek között karotinoid, C-vitamin vagy retinol) tartalma a kondícióra kifejtett hatásán keresztül befolyásolhatja a menekülési képességet (Blount and Matheson 2006; Arnold et al. 2010). Más feltételezhetően ható faktorok lehetnek a kor, a tömeg és az élőhely jellemzői (például a növényzet magassága) (Metcalfé and Ure 1995; Swaddle and Witter 1998; Merilä and Hemborg 2000; Burns and Ydenberg 2002; Kullberg et al. 2002; Labocha et al. 2015). A tömeg talán a legszélesebb körben vizsgált befolyásoló tényező, így tudjuk, hogy mind a szaporodási szezon során, mind a nap folyamán előforduló tömegváltozások hatással lehetnek a menekülési képességre (Metcalfé and Ure 1995; Kullberg et al. 2002). Másrészt a menekülési képesség komponensei egyed-specifikusak is lehetnek a genetikai meghatározottság, korai tapasztalatok vagy fejlődési körülmények (például a fejlődés közben kapott táplálék minősége vagy a testvérekhez képesti méret) különbsége miatt, amik konzisztens egyedek közti különbségeket hoznak létre (Birkhead et al. 1998; Criscuolo et al. 2011; Møller et al. 2011; O'Hagan et al. 2015).

Érdekes, de kevésbé kutatott kérdés, hogy az állatok meg tudják-e ítélni a saját menekülési képességük milyenségét, és beépítenek-e ilyen információkat a rizikóvállalási döntésükbe, kapcsolatot létrehozva a megfigyelt, rizikóvállalás által befolyásolt ragadozó-elkerülő viselkedés és a menekülési képesség között (Witter et al. 1994; Vanhooydonck and Van Damme 2003; Nebel and Ydenberg 2005; Qi et al. 2014). Feltételezhetjük, hogy ha az egyedek a ragadozó-elkerülő viselkedésüket a menekülési képességükhöz igazítják, akkor ismerniük kell a saját fizikai tulajdonságaikat (amelyek genetikailag meghatározottak vagy környezettől függőek lehetnek) vagy képeseknek kell lenniük ezeket megtanulni korábbi tapasztalataik alapján (Schiffner et al. 2014). Ennek a tudásnak a viselkedési konzisztencia szempontjából az a jelentősége, hogy ha az egyedek a ragadozó jelenlétében a viselkedésüket a menekülési képességükhöz igazítják, a tényleges rizikóvállalás, ami az azonos viselkedési válaszhoz tartozik, különböző lesz a különböző menekülési képességű egyedekben. Így a menekülési képességben megmutatkozó stabil egyedek közti különbségek egyedek közti különbségekhez vezethetnek a ragadozó-elkerülő viselkedésben is, és így a menekülési képesség varianciája lehet a viselkedési konzisztencia kialakulásáért. A menekülési képesség hathat pozitívan a ragadozó-elkerülő viselkedésre, mivel a jobban menekülő egyedek azonnal, a veszély észlelésekor el tudnak menekülni (Blumstein 2010). Más megközelítés szerint viszont a nehezen elkapható egyedeknek (melyek ezt tudják is magukról) nem kell azonnal elmenekülniük, hiszen még akkor is biztonságosan képesek erre, ha a ragadozó már közelebb ért (Ydenberg and Dill 1986).

A rizikóvállalás az életmenet döntések során is megnyilvánulhat. A jelen és jövőbeli szaporodási érték közti trade-off esetében a rizikóvállalóbb egyedek várhatóan inkább a jelen szaporodásba fognak fektetni valószínűleg ezzel rontva a további túlélési esélyüket. Ezért valószínű, hogy a rizikóvállaló döntés által befolyásolt viselkedések, amelyek közvetlen veszélyt jelentő szituációban manifesztálódnak, részt vehetnek a POLS-ban (Réale et al. 2007), hisz a rizikóvállalóbb viselkedést mutató egyedek dominánsabbak lehetnek vagy veszélyesebb helyeken kereshetnek táplálékot és így több forráshoz juthatnak (Wilson et al. 1993; Biro and Stamps 2008), de jobban ki vannak téve a ragadozók támadásának is (D'Anna et al. 2012; Møller 2014; Niemelä et al. 2015). A tartalék védelem („asset protection”) hipotézis, például, a jelen és jövőbeli szaporodási érték közti trade-off-on alapul, és kimondja, hogy ha a jövőre nézve az egyedek kilátása a szaporodási sikerre (vagy forrásokra) alacsony, a rizikóvállaló viselkedés kifejezettebb lesz (Clark 1993, 1994; Wolf et al. 2007). Így ez a trade-off egy látens faktornak tekinthető, amely lassú-gyors kontinuumot hoz létre a POLS

jellegekben, és amely az azok közti korrelációs szerkezetet okozza (Dingemanse et al. 2010a). Azonban a rizikóvállaló viselkedések és az életmenet jellegek közötti kapcsolatokat környezeti tényezők is befolyásolhatják, vagyis pszeudo-szindróma jöhet létre. Például a predációs veszély vagy a parazitafertőzöttség jelenléte negatív korrelációt alakíthat ki a túlélés és a rizikóvállaló viselkedés között, ha a rizikóvállalóbb viselkedésű egyedek nagyobb eséllyel fertőződnek meg parazitákkal vagy esnek ragadozók áldozatául (Barber and Dingemanse 2010; Møller 2014; Gyuris et al. 2016). Ellenkező esetben, ha a predációs nyomás alacsony és a paraziták abundanciája is kicsi, a jellegek közti kapcsolatok erőssége csökkenhet, vagy pozitív kapcsolat is kialakulhat a rizikóvállaló viselkedés és a túlélés között (Piquet et al. 2018). Így, bár egyre több vizsgálat születik a POLS hipotézissel kapcsolatban (Mathot and Frankenhuis 2018; Montiglio et al. 2018; Royauté et al. 2018), még mindig keveset tudunk az életmenet és a rizikóvállalás által meghatározott viselkedések kapcsolatáról és a szindróma alatt húzódó mechanizmusról.

A rizikóvállalási döntésnek szerepe lehet a diszperzió során is, mivel az új területekre történő diszperzió feltételezhetően veszélyeket rejt magában, és így a különböző rizikóvállalás által befolyásolt viselkedések és a diszperzió között szindrómát indukáló belső mechanizmus lehet. A rizikóvállalóbb viselkedésű egyedek nagyobb valószínűséggel jutnak tovább potenciális veszélyeket rejtő területen vagy szorítják ki a területen már jelenlévő fajtársakat vagy más fajokat, és így nagyobb lesz a diszperziójuk (Myles-Gonzalez et al. 2015). Ezért a rizikóvállaló viselkedést a diszperziót meghatározó egyedi jellegek összessége által alkotott úgynevezett diszperziós szindróma fontos elemének tartják (Cote et al. 2010) és több kutatás is kimutatott már pozitív kapcsolatot a rizikóvállaló viselkedés és a diszperzió között (Cote et al. 2011; Myles-Gonzalez et al. 2015). Azonban sok nyitott kérdés maradt még a szindróma általánosságával kapcsolatban. Főleg vadon élő populációk tekintetében keveset tudunk arról, hogy a ragadozó-elkerülő viselkedések hogyan és milyen körülmények között állnak kapcsolatban a diszperzióval.

2. Célkitűzések

Dolgozatom célja volt feltárni egy vadon élő örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) populációban a viselkedési konzisztencia jelenlétét több szerveződési szinten, és megvizsgálni, hogy a rizikóvállalás lehet-e az a belső faktor, amely ezeket létrehozza, vagy inkább külső tényezők befolyásolják ezeket a folyamatokat. Ez utóbbi mechanizmus pszeudo-konzisztenciát eredményez.

1) Ebből a célból megvizsgáltam egyes viselkedések, illetve a menekülési képesség még nem ismert repetabilitását, ha volt rá lehetőség, több időbeli skálán is.

2) Egy másik célom volt annak megállapítása, hogy az egyes viselkedési változókat milyen külső és belső tényezők befolyásolják. Ennek a célkitűzésnek a részeként megvizsgáltam, hogy a menekülési képesség, az egyedek morfológiája, illetve a mérés időpontja hozzájárul-e a ragadozó-elkerülő viselkedés varianciájának meghatározásához.

3) Dolgozatom célja volt az is, hogy megállapítsam, közös faktor húzódik-e a populációban mért rizikóvállalást tükröző ragadozó-elkerülő viselkedések háttérében, aminek eredményeként korrelációkat várnánk ezek között a jellegek között. Vagy, ha a mérés helye, illetve ideje befolyásolja őket inkább, pszeudo-szindróma alakul ki az időben és térben egymáshoz közel, hasonló körülmények között mért viselkedési jellegek között.

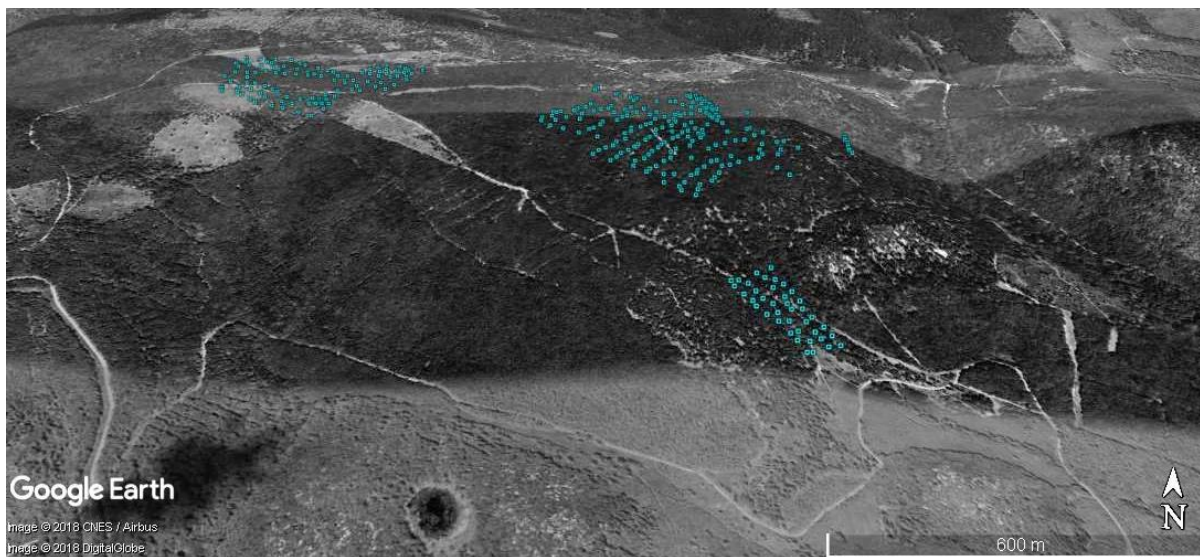
4) A konzisztencia magasabb hierarchikus szinteken való jelenlétének megállapításához megvizsgáltam, van-e korrelációs struktúra a ragadozó-elkerülő viselkedés, a túlélés és a szaporodási befektetés között, és ha igen, a résztvevő jellegek közti kapcsolatot a jelen és jövőbeli szaporodási érték közti trade-off mediálja-e (Gustafsson and Sutherland 1988). A pszeudo-konzisztencia vizsgálata érdekében teszteltem a kondíció potenciális hatását a szindróma szerkezetére, illetve az évek közötti különbségeket is megvizsgáltam.

5) A ragadozó-elkerülő viselkedés és a diszperzió közötti kapcsolatot is megvizsgáltam, mivel a konzisztencia a viselkedések és az ökológiai folyamatok közötti szindrómában is megmutatkozhat.

3. Módszerek

3.1. A kutatási terület és a vizsgált faj

A kutatás helyszíne egy főként tölgyekből álló lombhullató erdőben volt a Pilis-Visegrádi hegységben (47°43'N, 19°01'E), amely a Duna-Ipoly Nemzeti Park területén fekszik. A kutatási terület több, egymáshoz közeli odútelepből áll. Az első telepeket az 1980-as évek elején hozták létre (Török and Tóth 1988) és ma már közel 800 mesterséges odú van a területen kihelyezve (2. ábra). Az odúk bejáratának átmérője 3,2 cm, az üregük pedig 24x11x11 cm (Lambrechts et al. 2010). Az örvös légykapók és más odúköltő madarak (főleg széncinegék (*Parus major*) és kék cinegék (*Cyanistes caeruleus*)) túlélését és szaporodását már 1981 óta monitorozzák a területen standard csapdázási és gyűrűzési protokoll és a költési szezon során végzett rendszeres odúellenőrzések segítségével (Török and Tóth 1988). Ezen a területen a madarakat természetes környezetükben tudjuk vizsgálni, minimális emberi zavarás mellett.



2. ábra: A vizsgálat helyszínéül szolgáló odútelepek elhelyezkedése

Az örvös légykapó (3. ábra) kisméretű (tömege mindössze 12-16 g), odúköltő, költöző énekesmadarunk, mely Európában az Uráltól Franciaországig költ. A hímek a tojók előtt (Harnos et al. 2015), április közepén érkeznek meg hazánkba az afrikai teletől területükről és territóriumot foglalnak, mely a faj esetében az odú közvetlen környezetét jelenti. Előszeretettel foglalják el a mesterséges költőládákat, ha azok rendelkezésre állnak (Lundberg

et al. 1981). A szaporodási időszak alatt a hím könnyen megkülönböztethető a tojótól fekete és fehér tollazata alapján. A fehér homlok- és szárnyfolt az egyedi minőséget és/vagy kondíciót jelölheti, és az udvarlási viselkedésben is fontos szerepet játszhat (Gustafsson et al. 1995; Török et al. 2003). Az udvarlás során a hímek jellegzetes viselkedése, hogy az elfoglalt odú nyílására szállnak, és onnan hívogatják a tojót, hirdetve az odút és annak minőségét. A tojók egyedül költik ki a 4-8 (általában 6-7) tojást, de mindkét szülő részt vesz a fiókák etetésében, amíg azok 14 napos koruktól fogva el nem kezdenek kirepülni (Cramp and Perrins 1994). Viszonylag rövid életű madár, maximum 8-9 évig él, de csak a populáció körülbelül 10%-a él 5 évnél tovább (Pärt et al. 1992).



3. ábra: Hím örvös légykapó mesterséges odúval. Fotó: Laczi Miklós

Sajnos keveset tudunk a vizsgált faj természetes ellenségeiről, pedig a predáció jelentős szelekciós tényező lehet a faj számára az alapján, hogy kutatási területünkön 2007 és 2016 között az évenkénti fészekpredáció mértéke 10-43% között változott. Az örvös légykapó testvéralfaját, a kormos légykapót (*Ficedula hypoleuca*) gyakran ejti el karvaly (*Accipiter nisus*) (Götmark and Post 1996; Slagsvold and Dale 1996). A légykapó fajok dokumentált fészekragadozói közé tartoznak a Mustelidae család tagjai és a fakopáncsok (Lundberg and Alatalo 1992; Stański et al. 2008). A kutatási területen karvalyt, héját (*Accipiter gentilis*), házi macskát (*Felis catus*), erdei siklót (*Zamenis longissimus*), nagy pelét (*Glis glis*), illetve menyétféléket és fakopáncsokat figyeltek meg a felnőtt örvös légykapók, illetve fiókáik potenciális vagy tényleges predátoraként a szaporodási időszakban (Garamszegi László Zsolt

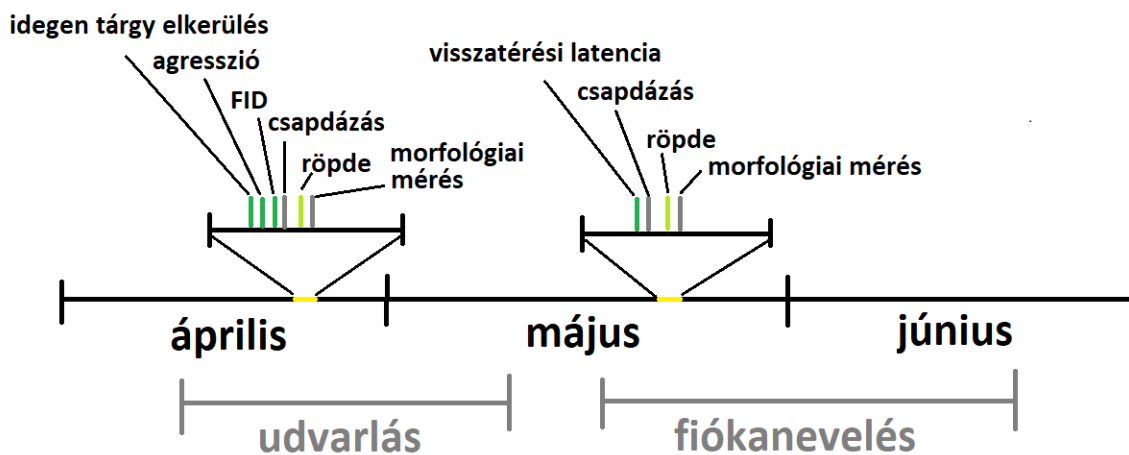
személyes megfigyelés, Könczey et al. 1992). A kormos légykapót, és így valószínűleg az örvös légykapót is, erdei fülesbagoly (*Asio otus*) is elejtheti, ami megmagyarázhatja, hogy miért reagálnak ugyanúgy a madarak a karvalyra, mint a fülesbagolyra a populációkban (Krenhardt et al. 2018). Az afrikai teletelő területen élő ragadozókról nincs információnk. A sokféle ragadozónak való kitettségből ítélve az örvös légykapók menekülési képességében a manőverezési képesség és a kitartás is fontos szerepet játszhat.

Az örvös légykapó viszonylag területhű madárnak mondható, mivel a kísérleti telepek közötti mozgások ritkák és a diszperziós távolságok jellemzően kicsik (Pärt 1990; Garamszegi et al. 2004a). A filopatrickusság a fitness szempontjából nyereségesnek tűnik ebben a fajban (Pärt 1990, 1991, 1994). Egy korábbi kutatás a populációkban azt mutatta ki, hogy a hímek átlagosan csupán 128 m-rel, a tojók 358 m-rel arrébb költenek a következő évben (Könczey et al. 1992). A diszperziós távolságot meghatározó legfontosabb azonosított egyedi jellemzők az ivar, a kor, és a diszperziós esemény előtti szaporodási siker (Pärt and Gustafsson 1989; Könczey et al. 1992).

3.2. Általános terepi módszerek

A terepi munka keretében a kutatási terület rendszeres monitorozása során kerestük a költőterületre megérkező és odút foglaló hímeket. Különböző viselkedési jellegeket mértünk (menekülést kiváltó távolságot („Flight Initiation Distance”, FID), idegen tárgy elkerülését, agressziót) ezeknek az egyedeknek a territóriumán, majd megfogtuk őket odúcsapdával az odújukban, és a kutatási területen elhelyezett, kültéri röpdében is számszerűsítettünk különböző viselkedési jellegeket és a menekülési képességet. A mért viselkedési változók táblázatos formában a függelékben szerepelnek. Ezután morfológiai adatokat rögzítettünk a madarokról, leolvastuk a gyűrűjüket (a gyűrűtlen egyedeket meggyűrűztük) és elengedtük őket. Később a szezon során párba állt és fiókákat nevelő madaraknak is lemértük egy viselkedési jellegét a territóriumon (ragadozó modell kihelyezése utáni visszatérési latenciát) és a röpdében felvettük az udvarlaskor is mért a jellegeket, illetve szintén végeztünk morfológiai méréseket is (4. ábra). Az egyedek szaporodási sikerét végigkövettük a szaporodási szezon során rendszeres odúellenőrzésekkel. A mért viselkedési jellegek közül a FID, a visszatérési latencia és a röpdében a leszállási latencia ragadozó-elkerülő viselkedésnek tekinthető, ezért ezek állnak dolgozatom középpontjában. Az udvarlás alatt csak a hímek viselkedése mérhető, mivel a tojók nem foghatók meg az odújukban a

fészekrakást megelőzően, viszont a fiókanevelési időszakban a pár mindkét tagját igyekeztünk megfogni és lemérni.



4. ábra: A terepi munka ütemezésének sematikus ábrázolása. Az udvarlás alatt csak a hímeket, fiókanevelés alatt a pár mindkét tagját mértük. FID: menekülést kiváltó távolság. A röpdében több viselkedési változót mértünk: leszállási latenciát, ágra ülések számát, a röpdé negyedei közötti átlépések számát, általános viselkedést és menekülési képességet. A ragadozó modell kitétele utáni visszatérési latenciát a környeményektől függően a csapdázásétól eltérő napon is mérhettük

A kutatásomhoz gyűjtött adatok analízisenként kicsit eltérő évekből, de alapvetően a 2007 és 2017 közötti időszakból származnak. Az udvarlási időszakból származó méréseket április 11-e és május 10-e között, a fiókanevelési időszakból származókat május 17-e és június 22-e között rögzítettük. Minden viselkedési tesztet 6:30 és 15:45 között végeztünk el. Összesen 357 hím örvös légykapó viselkedését számszerűsítettük, amelyből 113 madarat többször is lemértünk szezonon belül vagy különböző években, illetve 172 tojót teszteltünk, 14-et közülük ismételtén is. 2016-ban a hím madarakat egy nap kétszer is teszteltük a röpdében. Így a hímek esetében három szinten tudtam kiszámolni a röpdében mért viselkedési jellegek és a menekülési képesség repetabilitását: évek között, éven belül (az udvarlási és a fiókanevelési időszak között) és napon belül (csak 2016-ban). A viselkedési tesztek évenkénti egyedszámait az 1. táblázatban szerepelnek.

1. táblázat: A populációban 2007 és 2017 között tesztelt egyedek száma évenként az egyes viselkedési változók és a menekülési képesség esetében

Változó	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
FID	16	6	35	33	54	23	59	53	46	41	13
idegen tárgy elkerülés	14	4	28	28	43	17	46	41	38	32	9
agresszió	17	-	35	32	59	26	61	54	45	41	13
röpdében mért viselkedések	-	19	46	103	3	5	51	79	62	61	19
menekülési képesség	-	-	38	103	35	37	48	78	59	61	18

A terepi vizsgálatok csapatmunka keretében zajlottak, a csapdázásokat és az odúellenőrzéseket a kutatócsoport minden tagja, a morfológiai méréseket kevesebb, tapasztalt szakember, a viselkedési tesztek pedig egy kisebb csoport végezte. Én a terepi munkában (viselkedési tesztek végzése, odúellenőrzések és csapdázás) 2015 óta veszek aktívan részt, ezekben az években a röpdével kapcsolatos vizsgálatok jelentős részét én végeztem.

A kutatás során az összes nemzetközi, nemzeti és/vagy intézményi útmutatást betartottuk az állatok gondozására és használatára vonatkozóan. A Közép-Duna-völgyi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség engedélyt adott a terepi munkákra, referencia számok: KTVF 16360-2/2007, KTVF 30871-1/2008, KTVF 43355-1/2008, KTVF 45116-2/2011, KTVF 21664-3/2011, KTVF 12677-4/2012, KTVF 10949-8/2013), amiket az Eötvös Loránd Tudományegyetem etikai bizottsága is jóváhagyott (TTK/2203/3). Az első években végzett viselkedési tesztek eredményei alapján minimalizáltuk a tesztek időtartamát, mind a territóriumon, mind a röpdében (Garamszegi et al. 2006; Garamszegi et al. 2009). A vizsgálatokhoz szükséges csalimadarakat kis ketrecekbe (15x20x15 cm) helyeztük a tesztek során, melynek sűrű rácsai megakadályozták, hogy a tesztelt madár fizikailag károsíthassa őket. A tesztek után a csalimadarakat nagyobb ketrecekben (40x24x40 cm) tartottuk, *ad libitum* élelem és víz állt rendelkezésükre, és az őket érő stressz minimalizálása érdekében letakartuk a ketreceiket (Garamszegi et al. 2009). A

csalimadarakat próbáltuk minél kevesebb napig befogva tartani, és a megfogás helyén történő elengedésük előtt meggyőződünk a megfelelő kondíciójukról. A csalimadarak későbbi szaporodási sikere és visszatérési valószínűsége nem különbözött a többi madár értékeitől (Garamszegi et al. 2009). Az udvarlási időszakban tesztelt és megfogott hímek hasát befestettük három szín egyedi kombinációit használva, így lehetségessé vált az egyedek azonosítása, és így ismételt viselkedési tesztek elvégzése a madarak egyszeri megfogásával. Tapasztalatunk alapján sem a festés, sem a megfogás nem befolyásolta a hímek szaporodási sikerét (Garamszegi, személyes közlés).

3.3. Viselkedési változók mérése

3.3.1. Ragadozó-elkerülő viselkedések

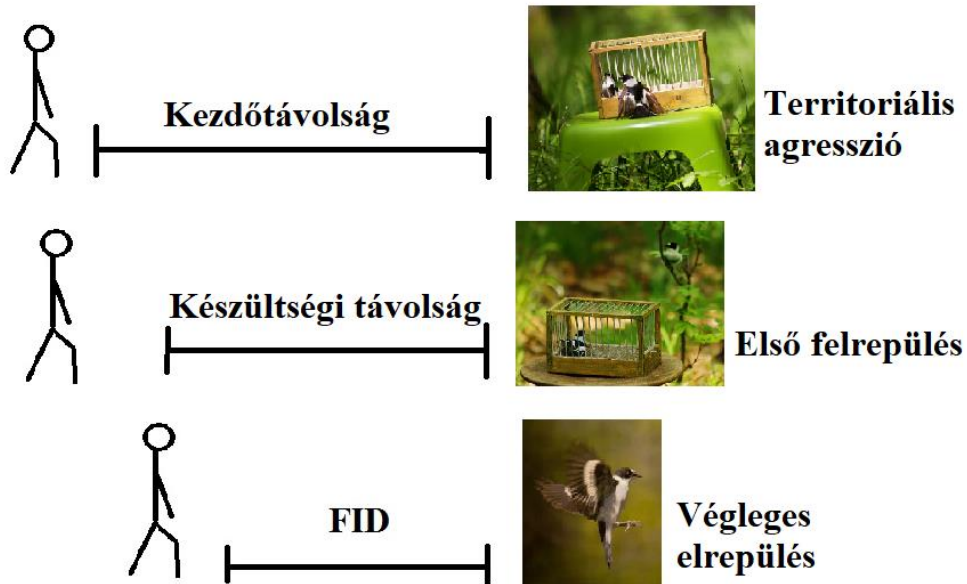
Sok állatfajban a ragadozó-elkerülő viselkedés általánosan elterjedt mérőszáma a menekülést kiváltó távolság (FID), vagyis az a távolság, ahonnan az egyed egy potenciális ragadozó közelítésekor elkezd menekülni (Blumstein 2006; Garamszegi et al. 2008). Tehát a rövidebb távolság nagyobb rizikóvállalásra utal. A FID egyeden belül repetábilis (Carrete and Tella 2010; Møller 2014) és öröklődik (Møller 2014). Korábbi kutatások mind fajon belüli, mind fajok közötti szinten azt találták, hogy a FID fontos komponense a ragadozó-elkerülésnek, amely kapcsolatban áll a fitnesszel és az életmenettel is, általában a hosszabb FID-hez magasabb túlélési valószínűség és lassabb életmenet társul (Møller and Garamszegi 2012; de Jong et al. 2013; Díaz et al. 2013; Møller and Tryjanowski 2014). A túléléssel való pozitív kapcsolat oka lehet az, hogy a FID negatív összefüggést mutat a predációs kockázat mértékével (D'Anna et al. 2012; Møller 2014). Ezen kívül korábbi kutatásokban eltérő FID értékeket találtak városi és vidéki élőhelyeken a ragadozók különböző típusainak és abundanciájának megfelelően (Uchida et al. 2016; Sol et al. 2018). Továbbá, a FID kapcsolatban állhat a szaporodási sikerrel az udvarló viselkedésen és a párbaállási sebességen, vagy a fészkelőhely választáson keresztül. A rövidebb FID-del rendelkező tojók rejtettebb, a fajtársaktól távolabb eső fészkelőhelyeket részesíthetnek előnyben (valószínűleg mert a fészkalj túlélését helyezik előtérbe a saját menekülési lehetőségeik rovására), a fészkelőhely pedig befolyásolhatja a fiókák méretét és számát (Seltmann et al. 2014; Zhao et al. 2016). Végül, a FID a fajok közötti szinten is kapcsolatban áll az életmenettel, a potenciális ragadozó elől később menekülő fajok rendszerint gyorsabb életmenettel jellemezhetőek (Blumstein 2006; Møller and Garamszegi 2012).

A FID-et az alkalmazott kutatásban is széleskörűen használják, például természetvédelmi területeken puffer zónák kijelöléséhez, mivel a zavarással szembeni érzékenység közelítésére is használható (Coetzer and Bouwman 2017), vagy fogságban tartott állatok esetében a fogságra adott várható reakció, illetve az állatok jólétének becslésére (Kilgour et al. 2006), emberi zavarás hatásának becslésére (Weston et al. 2012; Glover et al. 2015) és az urbanizáció vizsgálatára (Carrete and Tella 2010; Møller and Tryjanowski 2014).

Az általam vizsgált örvös légykapó populációban a FID repetábilis (Garamszegi et al. 2015a), kapcsolatban áll az agresszióval és az új tárgy elkerüléssel (Garamszegi et al. 2015a) és egyedek közötti varianciája két funkcionális génkomplex, a DRD4 („Dopamine Receptor D4”) és a MHC („Major Histocompatibility Complex”) génkomplex genotípusának egyedek közti varianciájához is kötődik (Garamszegi et al. 2014; Garamszegi et al. 2015b). A DRD4 a dopaminhoz kötött jelátviteli folyamatokban, az MHC az immunválasz szabályozásában játszik szerepet. Az előbbieket alapján a FID konzisztens bélyegnek tűnik a populációban, de keveset tudunk arról, hogy milyen külső és belső tényezők befolyásolják a plaszticitását. Szintén ebben a populációban mutatták ki, hogy kisebb fokú ragadozó-elkerülő viselkedést mutató madarak konzisztensen alacsonyabb, kitettebb helyeket keresnek az énekléshez és ezek az egyedek gyorsabban állnak párba (Garamszegi et al. 2008). A FID repetabilitása magasabb éven belül mint évek között, ami arra utal, hogy egy szaporodási szezonon belül kötődhet az életmenet jellemzőkhöz (Garamszegi et al. 2015a), azonban nem ismerjük pontosan ezeket a kapcsolatokat.

Az udvarlás alatt a ragadozó-elkerülő viselkedés becslésére a FID-et használtam. A FID-et mindig a később leírt agresszió tesztje után mértük, így biztosak lehettünk benne, hogy a vizsgált hímek ugyanarra a stimulusra reagálnak, és ugyanazt a háttér aktivitást mutatják a FID mérése előtt. Amikor a hím a csalimadár ketrecére repült a támadás szándékával, vagy az odúján tipikus területvédő viselkedést mutatott, a kutató az odútól körülbelül 30 méter távolságról normál séta sebességgel elindult a madár felé, és megállt, amikor a madár felrepült a referencia pontról (a ketrecről vagy az odújáról). A kutató távolsága ebben a pillanatban a referencia ponttól felel meg a készültségi távolságnak. Ezután maximum egy percet vártunk, hogy a vizsgált madár visszatérjen a referencia pontra és folytassa az eredeti tevékenységét, és ha visszatért, folytattuk a közelítést a következő felrepülésig (5. ábra). Ily módon biztosak lehettünk benne, hogy a madár észrevette a fenyegetést, és az igazi ragadozó elkerülő viselkedést mértük, és nem a ragadozó észrevételének képességét. A ragadozó elkerülő viselkedést a referencia pont és a kutató pozíciója közti lépések (kb. 1m) számával becsültük,

abban pillanatban, amikor a vizsgált madár nem folytatta tovább a territoriális viselkedést. A FID méréseket 6 alaposan felkészített ember végezte, és a statisztikai modellekben kontrolláltam a megfigyelők közti lehetséges különbségekre. A kutatók terepszínű öltözetet viseltek.



5. ábra: A menekülést kiváltó távolság (FID) mérése. Fotók: Laczi Miklós

A fiókanevelési időszakban, amikor egy ragadozó tűnik fel a fészek közelében, a szülőknek dönteniük kell, hogy elkerülik-e a ragadozót vagy tovább etetik a fiókáikat. Így ebben az időszakban a ragadozó-elkerülő viselkedést ragadozó jelenléte okozta feltételezhetően veszélyes szituáció után az etetés újrakezdésének latenciájával becsültük a fiókák 7-13 napos korában. A veszélyforrást egy kitömött erdei fülesbagoly jelentette, amelyet 5 percre az odú tetejére helyeztünk. A modell elvétele után mértük a fiókák etetésének újrakezdéséig eltelt időt. Maximum 20 percet vártunk a madarak visszatérésére. Egy korábbi vizsgálat ebben a populációban kimutatta, hogy egy légi ragadozó modell jelenlétére adott viselkedési reakció a fészekalj relatív értékétől függ a két ivarban eltérő módon (Michl et al. 2000), míg a kormos légykapónál megállapították, hogy a fészekalj-manipuláció, a fiókák kondíciója és a ragadozó típusa is befolyásolják a szülők rizikóvállaló viselkedését (Listøen et al. 2000; Tilgar and Kikas 2009; Tilgar et al. 2011). Ezért

kontrollváltozóként feljegyeztük a fészekalj méretét, pontoztuk a fiókák élelemkérő aktivitását és a szülők vészjelzéseit 0-tól 2-ig terjedő skálán. Az élelemkérés esetén a 0 pont azt jelentette, hogy a fiókák nem mozdultak az odú tetejének kinyitása után, 1 pont azt, hogy a fiókáknak kevesebb mint a fele kis mértékű kéregető viselkedést mutatott (helyezkedett), és 2 pont esetén a fiókák több mint a fele intenzíven kéregetett (helyezkedett és hangot is kiadott). A vészjeleknél 0 pont jelentette, amikor egyik szülő sem vészjelzett, 1 pont, amikor az egyik szülő, és 2 pont, amikor mindkét szülő jelzett. Ha mindkét szülő vészjelzett, feltételeztem, hogy mindketten észrevették a ragadozó modellt, ezért a vészjelzésre adott pontokat is bevettem az elemzésbe.

Megfogás után ismeretlen környezetbe kerülve az egyed szintén hasonló trade-off-fal kerül szembe, döntenie kell, hogy mikor fejezi be a menekülést egy potenciális ragadozó elől és kezdi el kihasználni az új környezet által nyújtott lehetőségeket. Az ismeretlen környezetben mutatott viselkedés standard mérése elterjedt az irodalomban, azonban a mért jelleget gyakran különbözőképpen definiálják és interpretálják a különböző kutatásokban (Verbeek et al. 1994; Quinn et al. 2009; Erasmus and Swanson 2014). A dolgozatomban elsősorban a ragadozó-elkerülő viselkedésre koncentráltam, így ismeretlen térben az egyed megnyugvását, a pánikszerű menekülés abbahagyását leíró változót, a leszállási latenciát használtam.

A madarak ismeretlen környezetben mutatott viselkedését egy 5x5x2m-es kültéri röpdében mértük, amely a kutatási területen lett felállítva. A röpdén belül 3, 2-2 vízszintes ággal rendelkező botot állítottunk fel, ahova a madarak leszállhattak. A helyszín, ahol a röpdét felállítottuk a vizsgált egyed territóriumától távol helyezkedett el és attól független volt, így tudtunk kontrollálni a territórium minőség viselkedésre gyakorolt zavaró hatására (Pärt 1994). Ezen kívül a fiókanevelési időszakban külön tudtuk mérni a két szülőt (van Oers et al. 2005).

A madarakat az udvarlási időszakban a territóriumon végzett viselkedési mérések után, illetve a fiókák 8-10 napos korában konvencionális odúcsapdával megfogtuk az odújukban. Ezután standard madárzacskóban a röpdéhez szállítottuk és beengedtük őket oda. Majd legalább 6 percre elhagytuk a területet, ami alatt videófelvétel készült a madarak viselkedéséről, melyet később kielemeztünk. A videóelemzés során akkor kezdtük kiértékelni a viselkedési változókat, amikor a kísérletet végző személy már biztosan elhagyta a területet, és ettől kezdve 5 percet elemeztünk ki. A mért változók közül a ragadozó-elkerülő viselkedés

egyik formájának tekinthető változót, az első fára való leszállásig eltelt időt (leszállási latencia) használtam főként a következő elemzésekben, mivel ez a változó jellemzi a fent említett trade-off kimenetelét.

A madarak általános viselkedését is meghatároztam, pontosabban három kategóriába soroltam be: lefagyó (egy helyen maradtak a teszt során a mozgás minden jele nélkül), pánikos (cél nélkül ide-oda repültek a röpdeben) és normális, ha normális viselkedés jeleit mutatták a röpdeben (pl.: leszálltak a fákra, felfedezték a röpde különböző részeit) a viselkedési változók kiértékelésének kezdetétől fogva, tehát legalább egy perccel a röpdebe engedés után. A legtöbb madár esetében ez alatt az egy perc alatt a megfogás utáni pánikreakció megszűnt. A röpdeben mutatott általános viselkedés kiegyensúlyozatlan adatokat eredményezett (lefagyó $N = 30$, pánikos $N = 43$, normális $N = 364$), így csak a repetabilitását számoltam ki, a további elemzésbe nem vontam be ezt a változót, és többi röpdeben mért viselkedési változó analízisébe is csak a normális viselkedésű egyedek kerültek be. A lefagyó, illetve a pánikos viselkedésű madarak kizárására azért volt szükség, mert ezek az egyedek feltételezhetően nem biológiailag releváns explorációs viselkedést mutattak.

Két kutató vett részt a videók elemzésében (2010-ben Markó Gábor, a többi felhasznált évben a disszertáció szerzője), ezért 2010-ben 10 véletlenszerűen kiválasztott videót mindkét kutató kielemezett egymástól függetlenül és megvizsgáltam a leszállási latencia konzisztenciáját Spearman-féle korreláció segítségével. A magas korreláció alapján ($r_{sp} = 0,997$; $P < 0,001$) arra következtethettem, hogy az analizáló hatása kicsi és a további statisztikai elemzésben nem vettem figyelembe ezt a zavaró hatást. Az általános viselkedés kategóriáiba csak én soroltam be a madarakat, így ebben az esetben nem volt szükség hasonló statisztikai kontrollálásra.

3.3.2. Menekülési képesség

A menekülési képesség összetett tulajdonság, amely magában foglalja a támadó ragadozó aktív elkerüléséhez szükséges érzékelő és motoros képességeket. Madaraknál a repülés talán a legfontosabb a menekülési képesség szempontjából (Veasey et al. 1998), melynek fontos komponensei a sebesség, manőverező képesség és a kitartás. A menekülési képesség fontos lehet a ragadozó-elkerülő viselkedés értelmezésének szempontjából, mert az egyedek ehhez igazítják a viselkedésüket, és ez megnehezíti a tényleges rizikóvállalás mértékének becslését.

A menekülési képességet a következőképpen mértük. A hat perces videófelvétel alapján, a röpdében mért viselkedési jellegek azt sugallták, hogy a madarak magukhoz tértek a megfogás és kézben tartás okozta stresszből (ezért a korábban pánikos és lefagyó kategóriába sorolt madarak menekülési képessége is mérhető volt). A hat perc letelte után a kutató előjött a rejtekhelyéről, belépett a röpdébe és megpróbálta kézzel elkapni az ott lévő madarat. A kutató azonos sebességgel és megállás nélkül, folyamatosan követte a madár kitérő manővereit, és mindig ugyanazt a módszert használta a megfogáshoz. A megfogáshoz szükséges időt használtam a menekülési képesség becslésére. Négy, a feladatra alaposan felkészült személy végezte ezeket a méréseket. Statisztikailag kontrolláltam a megfigyelők különbözősége miatt fellépő lehetséges varianciára.

Mivel a természetben ritkán fordul elő olyan helyzet, hogy egy ragadozó a kutatásban használt röpdéhez hasonló korlátozott helyen támadja meg, illetve üldözze a prédáját, ezért a menekülési képességre adott becslésünk biológiai jelentősége megkérdőjelezhető lehet. Ezért a madarak megfogásáról készült videók alapján validációs teszteket végeztünk. 2016-ban 22 madár elkapását vettük fel a röpdében a fiókanevelés alatt (néhány madárról több videó is készült, így összesen 39 videónk lett). A madarak mozgásának lassított analíziséből megbecsültem a legkisebb távolságot, amennyire a kutató az első megfogási kísérlet során meg tudta közelíteni a madarat. Biztos lehettem benne, hogy az összes madár észrevette a röpdébe belépő személyt, mivel ekkor a madarak az elrepülés egyértelmű szándékával a röpdé egyik sarkába menekültek. Emiatt nem volt valószínű, hogy egyes egyedek jobban sarokba szorultak a teszt kezdetekor. Úgy gondolom, hogy a madarak első megfogási kísérletre adott reakciója biológiai jelentőséggel bír, mert ez a szituáció hasonlít egy rejtekből támadó ragadozó támadásához és feltehetően a két helyzet által kiváltott stressz is hasonló. A préda menekülési stratégiáját egy ilyen ragadozási esemény során kevésbé befolyásolja az egyed kitartása, inkább az állatok gyors döntését tükrözi, hogy hogyan kerülje el a közelben felfedezett ragadozó azonnali támadását. Ennek megfelelően, feltételezhetjük, hogy az első megközelítéskor mért távolság azt tükrözi, hogyan reagálna a madár egy hasonló, akár a természetben is előforduló helyzetben. A különbség a FID és a menekülési képesség validációjakor mért első megközelítési távolság között az, hogy az előbbi trade-off szituációban zajlik, melyben az egyednek mérlegelnie kell a jelen aktivitás folytatásának nyereségét (vagyis a territórium-védelmet) és a prédává válás kockázatát. Az utóbbi viszont nem tartalmaz hasonló veszélyfelmérést, mivel olyan menekülési stratégiákat és viselkedéseket tükröz, amelyek akkor relevánsak, amikor a prédának a ragadozó direkt

támadását kell elkerülnie. Az első megközelítési távolság és az egyedek megfogásához szükséges idő között szignifikáns pozitív kapcsolat volt ($N = 39$, $r = 0,440$; $P < 0,001$, a modellben kontrolláltam az egyed és a kutató személyazonosságából fakadó hatásokra). Ez az eredmény mutatja, hogy a röpdében nehezen megfogható madarak a megfigyelő első megközelítésére is gyorsan (vagyis messzebről) reagáltak. A két változó közötti kapcsolat azt sugallja, hogy általánosságban tarthatjuk a megfogási időt a menekülési képesség jó megközelítésének.

Abból a célból, hogy elemezhessem a menekülőképeségben mért variáciát a kitarítás zavaró hatása nélkül, binarizáltam a madarak megfogásához szükséges időt egy rövid időközön alapján, mivel feltételeztem, hogy az ilyen rövid időn belüli elkapás esetében az egyedek kitarítása még nem befolyásolja a megfogási időt. Megismételtem az egész menekülési képességgel kapcsolatos később részletezett elemzést ezzel a bináris változóval is, ami nem befolyásolta jelentősen az eredményeket (Jablonszky et al. 2017, Electronic Supplementary Material).

3.3.3. Egyéb, az egyed territóriumán, vagy a röpdében mért viselkedési változók

A ragadozó-elkerülő viselkedéseken kívül egyéb viselkedési változókat is mértünk az egyed territóriumán, illetve a röpdében. Ezeknek a viselkedési jellegeknek és a ragadozó-elkerülő viselkedéseknek a korrelációi alapján szerettem volna vizsgálni, hogy a populációban rizikóvállalás által indukált viselkedési szindróma, vagy inkább mérési körülmények által meghatározott pszeudo-szindróma van-e jelen.

Az idegen tárgy elkerülést a következőképpen mértük. Megkerestük a telető területről megérkező, udvarló viselkedést mutató hímeket az elfoglalt odújuk közelében. Az odú tetejére ketrecbe zárt tojót helyeztünk, így kiváltva a hímek udvarló viselkedését. A tojót 5 percre helyeztük ki, és ezalatt figyeltük, hogy a hím a territóriumára való visszaérkezés után mennyi idő elteltével száll rá az odúnyílásra, tehát alaphelyzetben milyen az udvarló viselkedése. Ha a hím 5 perc után sem szállt rá az odúnyílásra, nem folytattuk a tesztet. Ha rászállt, akkor az 5 perces teszt után a kísérletet végző személy egy papírlapot helyezett az odúnyílás alá, majd ismét 5 percig figyelte, hogy mennyi idő múlva száll rá a hím az odúnyílásra. Az idegen tárgy, vagyis a papírlap elkerülését a két kontextusban mért latencia különbségével adtuk meg (Garamszegi et al. 2008). A mi örvös légykapó populációnkban már ismert, hogy az idegen tárgy elkerülés viszonylag alacsony repetabilitást mutat éven belül és évek között is

(Garamszegi et al. 2015a), és az egyedek közti varianciája a DRD4 génkomplex genotípusának egyedek közti varianciájához kötődik (Garamszegi et al. 2014).

Az idegen tárgy elkerülés tesztje után territoriális agressziót stimuláltunk a vizsgált hím által elfoglalt territóriumon, úgy, hogy egy behatolót jelképező csali hím légykapót kis ketrecben az odú közvetlen közelébe helyeztünk (Garamszegi et al. 2006). Az agresszivitás mértékét a ketrecbe való leszállás latenciájával becsültük. Maximum 5 percet vártunk arra, hogy a rezidens hím leszálljon a csali ketrecére. Az agresszió mérésének első két évében a támadási latencián kívül a támadások számát és a támadások átlagos idejét is mérték és 20 percig figyelték a viselkedést. Azonban mivel azt találták, hogy a másik két mérőszám korrelál a támadási latenciával és az 5 percig nem támadó egyedek később sem támadtak, így etikai és logisztikai okokból a továbbiakban csak 5 perces tesztet végeztünk és csak a támadási latenciát mértük (Garamszegi et al. 2006; Garamszegi et al. 2009). Populációnkban az agresszió is egyed-specifikus jellegnek tűnik, mivel repetábilis éven belül és évek között is (de egyeden belüli szinten variábilis is) (Garamszegi et al. 2015a). Ezen kívül a populációban vizsgálták már a territóriumon mért viselkedési jellegeknek az egyeden belüli és az egyedek közötti korrelációját is, melyek többnyire pozitívnak bizonyultak, és melyek viselkedési szindróma jelenlétére utalnak a populációnkban (Garamszegi et al. 2015a).

A röpdében készült videófelvételek alapján az első fára leszállás latenciáján kívül még két viselkedési változót számszerűsítettünk: a különböző fákra történő leszállások számát és a röpde negyedei közötti átlépések számát. Mivel több viselkedési bélyeget is mértünk az egyedek számára ismeretlen környezetben, később megvizsgáltam az ezek közötti korrelációkat. Csak akkor elemeztem tovább ezeket a változókat, ha egymástól függetlenek és repetábilisek voltak. Ennek az oka az volt, hogy feltételezésem szerint egy idegen környezetben mutatott viselkedés összetett, így az ott mért különböző viselkedési változóknak más lehet a biológiai értelme. Ezeknek a változóknak a könnyebb értelmezése érdekében nem végeztem faktoranalízist, hanem a nyers változókat használtam. A videóelemzést végző két kutató eredményei között mindkét változó esetében magas korrelációkat találtam (ágra ülések relatív száma: $r_{sp} = 0,719$; $P = 0,019$; átlépések száma: $r_{sp} = 0,948$; $P < 0,001$), így arra következtethettem, hogy az analízáló hatása alacsony és a további statisztikai elemzésben nem vettem figyelembe ezt a zavaró hatást. Az ágra ülések száma erősen korrelált a röpde negyedei közötti átlépések számával ($r_{sp} = 0,721$), mert valószínűleg mindkettő aktivitást tükröz, és ezért a további analízisekben már csak a negyedei közötti átlépésszámot használtam, mivel ez független volt a leszállási latenciától ($r_{sp} = -0,102$).

3.3.4. Diszperzió

A diszperzió becslésére, ami a területhűség inverzének is tekinthető, több mérőszámot használtam. Összehasonlítottam az immigráns, illetve a kutatási területen már költött vagy ott született madarakat (melyek a kutatási területen lettek gyűrűzve). A gyűrűzési státuszt használtam az immigrációs státusz becslésére, ami többféle okból torzított lehet. Egyrészt a természetes odúban költő madarakat nem tudjuk megfogni, bár a telepeink közelében költhetnek, és az első költési év(ei)ben nem megfogott mesterséges odúban költő madarakra sem kerül gyűrű. Ezeknek a torzító hatásoknak a pontos mértékét nem lehet tudni, de nem feltétlenül nagyok, mivel viszonylag kevés légykapó választ természetes odút (Lundberg et al. 1981) és igyekszünk az összes költő madarat megfogni (a legalább egy gyűrűzött fiókát felnevelő madarak 80-90%-át megfogjuk). Másrészt egyes telepek messzebb helyezkednek el, de az itt gyűrűzött madarak is a rezidens kategóriába kerülhetnek, azonban ilyen egyedeket nem vontam bele az analízisbe. Ezen kívül megállapítottam a diszperziós távolságot azoknak a madaraknak az esetében, amelyek a területen költöttek a viselkedési tesztet megelőző vagy az azt követő évben is, az első és második évi odújuk GPS koordinátái alapján kiszámolva azok légvonalban mért távolságát. A madarak átlagosan 106,91m-rel költöttek arrébb a következő évben (szórás: 264,40; terjedelem: 0-1396,21m), az ivarok között nem volt nagy különbség (hímek: átlag±szórás: 106,28 ± 274,28m; terjedelem: 0-1396,21m; tojók: 109,12 ± 232,95m; terjedelem: 0-1136,60m). Egyes madarokról csak az udvarlási időszakból, más madarak esetében mindkét időszakból rendelkezésemre állt adat a madár által használt odúról. Ezért megvizsgáltam azon időszak diszperziós távolságra kifejtett hatását, amelyben a madár az odút elfoglalta, és kiszámoltam a diszperziós távolság évek közötti repetabilitását is, mindkét ivart bevonva az elemzésbe (és az ivar hatására kontrollálva).

A diszperziós távolság nem különbözött attól függően, hogy a szaporodási szezon mely időszakában foglalta el a madár a diszperziós távolság kiszámításához használt odút ($N = 118$, a viselkedés mérését megelőző vagy azt követő évben az odúfoglalás időszaka: $\beta \pm SE = 0,236 \pm 0,198$; $P = 0,599$; viselkedés mérésének évében: $0,266 \pm 0,464$; $P = 0,289$; interakció: $-0,206 \pm 0,392$; $P = 0,814$). A diszperziós távolság repetabilitása évek között magasnak bizonyult (320 megfigyelés 206 egyedről, R (konfidencia intervallum) = $0,551$ ($0,419-0,669$); $P < 0,001$). Ezek alapján a mindkét szezonban elfoglalt odúkra kiszámolt, illetve a viselkedés mérését megelőző vagy az azt követő évre vonatkoztatott diszperziós távolságot is használtam

a további elemzés során, azt feltételezve, hogy a diszperzió egyed-specifikus jelleg, amely évek között is többé-kevésbé állandó.

3.4. Morfológiai és egyéb kontrollváltozók

A megfogás és a viselkedési mérések után a szaporodási szezon mindkét időszakában morfológiai mérőszámokat vettünk fel az elfogott madarokról, és leolvastuk a gyűrűjüket vagy a még gyűrűtleneket egyedileg számozott gyűrűkkel jelöltük meg a hosszútávú azonosíthatósághoz. A tömeget Pesola rugós mérleggel (0,1 grammos pontossággal), a csüd hosszát, a szárnyfolt és a homlokfolt méretét digitális tolómérővel (0,01 mm-es pontossággal), a szárnyhosszt pedig vonalzóval (1 mm-es pontossággal) mértük le. A szárnyfolt méretét a 4-8. kézevezőkön található fehér területek hosszának összegeként adtuk meg. A homlokfolt méretét a homlokon található fehér folt legnagyobb magasságának és szélességének szorzatával becsültük (Hegyi et al. 2002; Török et al. 2003). A hímek korát a kézevezők színe alapján határoztuk meg (az egyéveseké barna, a felnőtteké fekete) (Mullarney et al. 1999), a tojók esetében csak minimum kort tudtunk becsülni a korábbi visszafogási adatok alapján. Feljegyeztük az első megfigyelés dátumát a szaporodási területen, és feltételeztük, hogy ez az érkezési dátumot tükrözi, mivel napi szinten monitoroztuk a területet újonnan érkezett hímeket keresve. Az első megfigyelés dátuma jó becslése lehet az érkezési dátumnak, mivel a madarak keresését egyszerre több kutató végezte és egy nap alatt így az egész területet be tudtuk járni.

A kontrollváltozókat azért vettem bele a modellbe, mert a ragadozó-elkerülő viselkedések irodalmi adatok alapján függenek különböző fiziológiai és morfológiai jellegektől, amilyen a testtömeg is (Blumstein 2006; Møller et al. 2013). Az év és a dátum bevételével pedig az volt a célom, hogy kontrolláljak a valószínűsíthetően zavaró hatást kifejtő ismeretlen környezeti faktorokra is (Javůrková et al. 2012; Brommer et al. 2014; Møller 2014). A költőterületre való megérkezés, amit a viselkedési teszt dátuma tükröz, nagyon fontos ennél a fajnál, mivel hosszútávú vonuló madárként a szaporodási időszakuk behatárolt (Wiggins et al. 1994). Emellett a dátum a territórium minőségét is tükrözheti, mivel a korán érkező hímek könnyebben tudnak jó territóriumot elfoglalni, mint később érkező társaik. A ragadozó-elkerülő viselkedés, a szaporodási befektetés és a túlélés is változik a korról (Brommer et al. 2007; Réale et al. 2009; Sanz-Aguilar et al. 2015; Jablonszky et al. 2017). A fiatal egyéves örvös légykapók később érkeznek meg a költőterületre (ami a rövid

szaporodási szezon miatt nagy befolyással lehet a szaporodási sikerre) és általában alacsonyabb is a szaporodási sikerük, mint idősebb fajtársaiknak (Pärt 1995; Mitrus 2004; Brommer et al. 2007). Továbbá, az év-, illetve helyspecifikus környezet minősége hathat a szaporodási sikerre (Török and Tóth 1988; Garamszegi et al. 2004b; Török et al. 2004), és a szaporodási siker és a rizikóvállaló viselkedés közti kapcsolatot is megváltoztathatja (Patrick and Weimerskirch 2014).

A kondíció tükrözheti az egyed energiatartalékait, és rendszerint a tömeg-csüdhsz regresszió reziduálisával, vagyis a testmérethez képesti testtömeggel becslik a vizsgált fajnál (Schluter and Gustafsson 1993; Sheldon et al. 1997; Rosivall et al. 2009). A fiókakorukban rossz körülmények között nevelkedő madarak később adultként könnyebbek voltak és rövidebb csüddel rendelkeztek, ami arra utal, hogy az egyed által megszerzett források (beleértve a szülőktől kapottakat is) befolyásolhatják mind a testtömeget, mind a testméretet (Merilä 1997; Krause et al. 2017). További érv a testméret és a testtömeg, illetve a megszerzett források kapcsolata mellett, hogy mind a kondíció, mind a csüdhsz a fitness mindkét komponensét befolyásolhatják az örvös légykapónál (Alatalo and Lundberg 1986; Lindén et al. 1992; Schluter and Gustafsson 1993; Andersson and Gustafsson 1995; Szöllösi et al. 2009), bár nem minden kutatás talált ilyen kapcsolatokat (Herényi et al. 2012). Továbbá, a jobb kondícióban lévő egyedek hamarabb érkezhettek meg a költőterületre, és így könnyebben tudnak jobb territóriumot elfoglalni (Kokko 1999).

3.5. Életmenet jellegek

A gyűrűzött (8-10 napos) fiókák számával közelítettem a hímek jelen szaporodási befektetését. Bár ez a mérőszám alábecsülte a szaporodási erőfeszítést, hisz napokkal a kirepülés előtt számszerűsítettük, ezt használtam az elemzésekben, mert szorosan korrelált a kirepült fiókák számával ($r_{sp} = 0,88$; $P < 0,001$; $N = 196$). Továbbá ehhez a változóhoz nagyobb mintaelemszám állt rendelkezésemre, mint az utóbbihoz a predáció és a fészek sikertelenségének más véletlenszerű okai miatt, melyek bizonytalanná tették a kirepült fiókák számának mérését. Ennek ellenére elvégeztem az alábbi analízisek egy részét úgy is, hogy a kirepült fiókák számát használtam a gyűrűzött fiókák száma helyett, és az eredmények igen hasonlóan bizonyultak (Jablonszky et al. 2017). A következő évi túlélést azzal becsültem, hogy visszafogtuk-e a vizsgált madarat a következő költési szezonban (vagyis halottnak vettem azokat a madarakat, amelyeknek nem figyeltük meg költését a következő évben). Ez a

módszer valószínűleg alábecsüli a túlélést, ha a madarak egy része elkerüli a megfogást. Azonban nagyon ritka, hogy egy korábban meggyűrűzött madár ne legyen megfigyelve költő madárként egy évben, és később mégis visszafogjuk (<5%, Török János publikálatlan adatok). Továbbá, egy populációnkban végzett túléléselemzés, amely figyelembe tudta venni a visszafogási valószínűségbeli különbségeket, kimutatta, hogy a jelölés-visszafogási modelleken alapuló túlélésbecslés nagyon hasonló eredményeket ad a visszafogási valószínűségeken alapulóhoz (Garamszegi et al. 2004a). Egy másik túlélésbecslést zavaró hatás, amit nem tudtam mérni, a permanens emigráció (Perlut and Strong 2016), vagyis hogy egy korábban a populációnkban költő madár később egy másik populációban telepedett le és ezért nem tudtuk visszafogni. Azonban feltételezhetjük, hogy az emigráció hatása legfeljebb mérsékelt lehet, mivel az örvös légykapó igen területhű madár (Pärt 1990; Garamszegi et al. 2004a). A vizsgált faj fitness változóival, illetve ezek egymásra kifejtett hatásával kapcsolatban már számos kutatás született. Szaporodási költségeket (pl. juvenilis túlélés, szülő és utód fekunditásának csökkenése, fészekaljmanipulációs kísérletekkel alátámasztva) kimutattak ebben a fajban is (Gustafsson and Sutherland 1988). Azonban populációnkban az élethossz pozitív kapcsolatban áll az egész élet alatti szaporodási sikerrel és a rekruták évenkénti átlagos számával (Herényi et al. 2012).

3.6. Statisztikai elemzés

3.6.1. Általános módszerek

A diagnosztikák alapján, a normál eloszlás közelítése érdekében transzformáltam a FID-et \log_{10} , illetve gyök transzformáció segítségével, mindig az adatok adott részhalmozásának megfelelően. Ez a transzformáció biológiailag is igazolt volt, mert véleményünk szerint két FID érték közötti abszolút különbség kevésbé értelmezhető az eredeti skálán (Houle et al. 2011). Ezen kívül \log_{10} transzformáltam a megfogási időt, és az etetés újrakezdésének latenciáját, hogy a modellek reziduálisai normál eloszlásúak legyenek. A fiókanevelési időszak ragadozó-elkerülő kísérletéből származó etetési latenciát kontrolláltam a társ válaszára és a fészekaljméretre, ezeket a magyarázó változókat és válaszváltozóként a latenciát tartalmazó regressziós modell segítségével (a teljes modell statisztikái: $F_{2,109} = 39,060$; korrigált $R^2 = 0,407$; $P < 0,001$, szülők viselkedését nagy mértékben és pozitívan befolyásolta a párjuk viselkedése: $\beta \pm$ standard hiba: $0,649 \pm 0,077$; P

$< 0,001$; és kis mértékben a fészekalj minősége: $-0,085 \pm 0,047$; $P = 0,071$). Ebből a modellből reziduálisokat számoltam, és ezeket használtam a hímek ragadozó-elkerülő viselkedésének becslésére a fiókanevelési időszakban. Log_{10} transzformáltam a röpde negyedei közti repülések számát és a diszperziós távolságot is, hogy a reziduálisok normál eloszlásúak legyenek. A medián alapján binarizáltam az első fára leszállás latenciáját a nagyon ferde és trunkált (a maximális értéke 301s volt) eloszlása miatt. Rangtranszformációt ennél a változónál nem lehetett alkalmazni, mivel az adatok 25%-a egy értéket, a 0-s értéket vette fel. Az ágakra történő leülések száma Poisson-eloszlást követett, azonban összefüggött az első fára leszállás latenciájával, mivel ezt a változót csak az első leszállás után lehetett kiértékelni. Ezért az ágra ülések relatív számát használtam, vagyis bevettem a modellekbe „offset”-ként a maximális 5 perc és az első fára leszállás latenciájának különbségét, vagy, ha nem lehetett „offset”-et használni (pl.: korrelációk számításánál), akkor az ágra ülések számát elosztottam a maximális 5 perc és az első fára leszállás latenciájának különbségével.

Néhány kontrollváltozó esetében szükség volt standardizálásra. A modellekben a fehér szárny- és homlokfoltot a hímek minőségének közelítésére használtam. Az előbbi folt mérete kapcsolatban áll a korrallal és a kondícióval (Török et al. 2003), míg a homlokfolttal kapcsolatban nem találtak ilyen összefüggést a magyar populációban, ellentétben egy svéd populációban tapasztaltakkal (Hegyí et al. 2002). A szárnyfolt méretét ezért standardizáltam a korral. A kondíció becsléséhez a testtömeget standardizáltam a csüd hosszra a megfelelő évenkénti lineáris regressziók reziduálisait használva fel a későbbi modellekben. Az udvarláskori megfigyelések dátumát standardizáltam évek között úgy, hogy az adott évben elsőként tipikus territoriális viselkedést mutató hím megfigyelésének napját tekintetem a 0-ik napnak. A fiókanevelés alatt végzett megfigyelések dátumát pedig az adott évben az első ilyen mérés dátumához viszonyítottam.

A legtöbb elemzéshez lineáris kevert modelleket („Linear Mixed Model”, LMM) vagy általánosított lineáris kevert modelleket („Generalized Linear Mixed Model”, GLMM) használtam, melyek megfelelő modellek a viselkedési konzisztencia és plaszticitás együttes vizsgálatára (ld. 1. szövegdoboz). Az általános modellépítési stratégia az volt, hogy általában egy viselkedési változó volt a válaszváltozóm, a fő magyarázó változóm külső vagy belső környezetet indikáló változó (pl.: kondíció), vagy viselkedési, életmenet, vagy diszperzióval kapcsolatos prediktor volt, a legfontosabb random változó pedig az ismételt mérések esetén az egyed identitása volt. Egyéb morfológiai és a mérés időzítését leíró változók szerepeltek még fix kontrollváltozóként, és az éves hatások, a csalimadarak és a megfigyelők

személyazonossága is szerepelhetett random faktorként. A modellépítés során a vizsgálni kívánt változók nagy száma miatt általában nem vettem figyelembe interakciókat. A telített modellekből nyertem ki az eredményeket. A random faktorokat csak akkor távolítottam el a modellekből, ha közel 0 varianciát magyaráztak és a modellhez tartozó mintaelemszám alacsony volt. A fix változókhoz tartozó p-értékeket valószínűségi hányados teszttel („likelihood ratio test”, LRT) számoltam ki, amely összehasonlítja az adott változót tartalmazó és az azt nem tartalmazó modellt. Nem végeztem szignifikancia becslést a random változókra vonatkozóan, de megadtam az általuk magyarázott varianciát. Az GLMM-ek esetében a p-értékeket közvetlenül a modellből nyertem ki, egyébként hasonló volt a folyamat a lineáris modellnél leírtakhoz. A modellek illesztésének további részletei és a modelldiagnosztikai vizsgálatok a függelékben szerepelnek.

Ha több válaszváltozó szerepelt a modellben, akkor Markov Chain Monte Carlo Bayes-i általánosított lineáris modelleket (MCMCglmm) használtam. Ezek a modellek lehetővé teszik több, különböző eloszlású, pl.: normál vagy binomiális, válaszváltozó használatát (Hadfield 2010). Az összes változó, a bináris változókon kívül, z-transzformálva lett. A Bayes-i modellezés során a reziduális variancia struktúrához szükséges priorokat inverz Wishart-féle eloszlással adtam meg diagonális mátrix segítségével, amely a változók nyers varianciáit tartalmazta, a binomiális eloszlású következő évi túlélés kivételével, amelyé 1-re volt fixálva. A prior szabadsági foka a válaszváltozók számával volt egyenlő (Hadfield 2010). A modellek futtatásával és diagnosztikájával kapcsolatos további információk a függelékben olvashatók.

A szindrómák meglétét, illetve szerkezetét vizsgáló elemzésekben strukturális egyenlet modelleket („Structural Equation Modelling”, SEM) használtam. A SEM modellek több válasz és magyarázó változó együttes kezelésére, és látens változók használatára is képesek, az utóbbiak a vizsgált fenotípusos jellegek közti kapcsolatot potenciálisan mediáló közös háttérváltozót képviselhetik (Dingemans et al. 2010a; Dochtermann and Jenkins 2011). A modelleket az alábbi irányelvek alapján építettem fel. (1) Követtem a SEM modellek építésének általános alapelveit (Ullman 2006), például egy látens változóhoz legalább három indikátor változónak kellett tartoznia. (2) Az ok-okozati viszony sorrendje a változók kifejeződésének vagy mérésének sorrendjét tükrözte (pl.: a jelen szaporodási befektetésnek mindig meg kellett előznie a következő évi túlélést). (3) A leírt ok-okozati viszonyoknak biológiailag interpretálhatónak kellett lenniük. Az összes modell illeszkedését χ^2 teszttel ellenőriztem (Barrett 2007). A modelleket az Akaike-féle információs kritérium (AIC) alapján

hasonlítottam össze. A modellek értékelésénél a legjobb modelltől több mint 2 AIC értékkel különböző modelleket kisebb támogatottságúnak tekintettem. A paraméter súlyokat a fokális útvonalat tartalmazó modellek AIC súlyainak összegeként adtam meg (Symonds and Moussalli 2011).

Az összes statisztikai elemzést és a statisztikai ábrák készítését is az R 3.2.3 statisztikai környezetben végeztem (R Development Core Team 2015). Az LMM-ekhez és GLMM-ekhez az „lme4” csomag „lmer”, illetve „glmer” függvényeit használtam (Bates et al. 2011). A VIF-et a „car” csomag „vif” függvényével számoltam ki (Fox and Weisberg 2011). A Poisson eloszlású ágra ülések relatív száma változó repetabilitását az „rptPoisson” függvény segítségével számoltam ki az „rptR” csomagból (Stoffel et al. 2017). A több válaszváltozót tartalmazó modelleket az „MCMCglmm” csomag hasonló nevű függvényének segítségével építettem fel (Hadfield 2010), a SEM analízist pedig a „sem” csomag a „sem” függvényével végeztem el (Fox et al. 2015). A metaanalízisek lefuttatásához illetve a „forest” ábrák elkészítéséhez a „meta” és a „metafor” csomagokat használtam fel (Schwarzer 2007; Viechtbauer 2010).

3.6.2. A repetabilitás kiszámítása

Kutatásom során a repetabilitás kiszámításához szükséges varianciakomponenseket a megfelelő LMM vagy GLMM (Nakagawa and Schielzeth 2010) modellekből származtattam a legtöbb esetben, melyek tartalmazták a röpdében mért viselkedési változókat vagy a megfogási időt válaszváltozóként, az egyedét és az évet random faktorként (ld. 1. szövegdoz). Az időszak (udvarlás vagy fiókanevelés) szintén szerepelt a modellekben, ha indokolt volt, de más változókat nem vontam be az ismételt mérések korlátozott száma miatt. Tehát konzisztencia repetabilitást számoltam. A hímek esetében három intervallumra számoltam ki a viselkedési változók repetabilitását: napon belüli, éven belüli és évek közötti szinten. A napon belüli és évek közötti scenárióban a két időszakra külön is számoltam repetabilitást. Tojóknál csak az évek közötti szinten tudtam repetabilitást számolni a rendelkezésre álló adatokból. A repetabilitás értékekhez tartozó p-értékeket és a konfidencia intervallumokat randomizációval, illetve paraméteres bootstrap módszerekkel számoltam ki (Nakagawa and Schielzeth 2010). A megfogási idő napon belüli repetabilitás becsléséhez kissé eltérő modellt használtam, amelyben szerepelt a madarak kora és kondíciója, a megfogási idő mérésének sorrendje, az odúban történt megfogás és a röpdében való elengedés

közt eltelt idő magyarázó változóként, az előzőekhez hasonló random struktúrával, kivéve az évet, mivel ezek a mérések mind egy évből származtak. Az általános viselkedés multinomiális változó volt, ezért repetabilitását Cohen-féle kappával adtam meg (Cohen 1960).

3.6.3. A viselkedési változókat befolyásoló faktorok

Abból a célból, hogy megállapítsam, fenotipikus jellegek befolyásolják-e a megfogási időt, modelleket állítottam össze a következő magyarázó változókkal. A kondíció, a csüd hossz és a szárny hossz változók reprezentálták a madarak méretét, a fehér szárny- és homlokfoltot pedig a hímek minőségének becslésére használtam. A kor, a kísérlet dátuma, és az időszak (udvarlás vagy fiókanevelés) szintén szerepelt a modellekben. Mivel az időszak hatását is megvizsgáltam ebben a modellben, csak a hím madarak adatait használtam. A tanulás vagy a hozzászokás befolyásolhatja a viselkedést ismételt méréseket tartalmazó kísérleti elrendezésben. Így alternatív modellekben a madár az adott jelleg mérésével való tapasztalatát is belevettem a modellbe, hogy kontrolláljak ezeket a zavaró hatásokra. A random faktorok ugyanazok voltak, mint a repetabilitás modelljében.

Annak érdekében, hogy részletesebben elemezzem a megfogási időt, a tömeg és az időszak kapcsolatát, páros t-tesztel vizsgáltam a viselkedés kifejezésében, illetve a tömegben megfigyelhető évek vagy időszakok közti lehetséges eltolódást. Ezekben az elemzésekben a tömeg eredeti mérőszámát használtam a testméretre való kontroll nélkül, mivel a madár kondíciójában bekövetkező változásra koncentráltam, ami független a testmérettől (amely állandónak tekinthető a vizsgált időszak alatt). Építettem olyan LMM-t is, melyben a megfogási idő volt a válaszváltozó és az egyedeken belül centrált testtömeg a magyarázó változó, és az egyedek hierarchikus szintjén random tengelymetszetet és random meredekséget is figyelembe vettem, hogy modellezem, az egyedek különböznek-e abban, hogy hogyan változik meg a menekülési képességük a kondíciójuk változásakor. A kutató személyazonosságát is belevettem a modellbe random faktorként. Egy másik modellben teszteltem a menekülési képesség változásának és a tömeg változásának a kapcsolatát a két időszak között, kontrollálva az eredeti megfogási időre és az évet random faktorként használva.

A röpdében mért viselkedések esetében nem készítettem külön modellt az előzőekben felsorolt változókkal való kapcsolatuk vizsgálatára, mivel túl sok modell kiértékelése megnövelte volna a másodfajú hiba elkövetésének valószínűségét. Ehelyett a repetabilitást

vagy a később ismertetett, diszperzióval való szindrómát vizsgáló modellekbe illeszttem őket kontrollváltozóként. A röpdében mért viselkedések esetében csak a normális viselkedésű madarakhoz tartozó adatokat elemeztem tovább, tehát kisebb volt a mintaelemszám, így itt kevesebb kontrollváltozót használtam. A röpdében való méréssel szerzett tapasztalatot vizsgáló modellben pedig az udvarláskori adatokat (csak hímek) használtam, mivel a fiókaneveléskor a legtöbb hím már volt tesztelve korábban, így itt nem lehetett volna megfelelően kiértékelni a tapasztalat hatását.

A ragadozó-elkerülő viselkedés kifejeződését befolyásolhatta a megfogási idővel becsült menekülési képesség. A FID és a megfogási idő közötti kapcsolatot is LMM-lel elemeztem, melyben a válaszváltozó a FID volt, a magyarázó változók pedig a standardizált tömeg, a kor, a dátum és a megfogási idő voltak (mind az udvarlási időszakban mérve). Az év, az egyed, a csali és a FID tesztet végző személy identitása random faktorként szerepelt. A modellek eredményeinek post-hoc elemzése és az adatok vizuális vizsgálata után külön LMM-vel is megvizsgáltam az egyéves és a felnőtt madarak FID-jét, a fentebb használt magyarázó és random változókkal (kivéve a kort). Ahhoz hogy legalább indirekt becslést tudjak adni a kor és a tapasztalat elválasztott hatásáról, az egyévesnél idősebb madarakhoz készített külön modellbe a FID méréssel való tapasztalatot is belevettem (vagyis hogy az adott madárnak mértük-e korábban a FID-jét vagy nem).

A fiókanevelési időszak ragadozó-elkerülő kísérletéből származó latencia és a megfogási idő kapcsolatát is megvizsgáltam. Bár ennek a viselkedési változónak az esetében a FID-dal ellentétben tojóktól is rendelkezésemre álltak adatok, ebben az elemzésben is csak a hímeket használtam, mert a pár tagjainak válaszát nem lehetett egymástól függetlenül mérni. A függetlenség hiánya azért alakult ki, mert ugyanazt a fészekaljat védték, és mert közös territóriumukon egyszerre teszteltük őket. A reziduális latencia és a fiókanevelés alatti megfogási idő közti kapcsolatot a kort, standardizált tömeget, dátumot és évet kontrollváltozóként tartalmazó modell segítségével vizsgáltam. Ebben az esetben általánosított lineáris modellt használtam, mert az adatokban semmilyen zavaró változó nem okozott hierarchikus struktúrát.

3.6.4. A viselkedési változók közötti szindróma vizsgálata

Ebben az elemzésben kiszámoltam a hímek territóriumon mért (FID, agresszió, idegen tárgy elkerülés) és az udvarlási időszakban a röpdében mért (első fára leszállás latenciája,

ágra ülések relatív száma, a röpdé negyedei közti átlépések száma) viselkedési jellegeinek korrelációját. Itt a nyers, z-transzformált változókat és Spearman-féle korrelációt használtam, illetve csak a madarak első méréseit vettem figyelembe.

Ezt a korrelációs mátrixot ezután SEM analízis alapjaként használtam. A következő SEM modelleket építettem fel és hasonlítottam össze AIC értékek alapján: 1) a változók függetlenek egymástól, 2) az összes változót egy látens szindrómát jelző változó köti össze, 3) a territóriumon illetve a röpdében mért viselkedési jellegek külön tengelyt képviselnek, külön látens változóhoz kapcsolódnak.

3.6.5. A FID, a túlélés és a szaporodási befektetés közötti szindróma vizsgálata

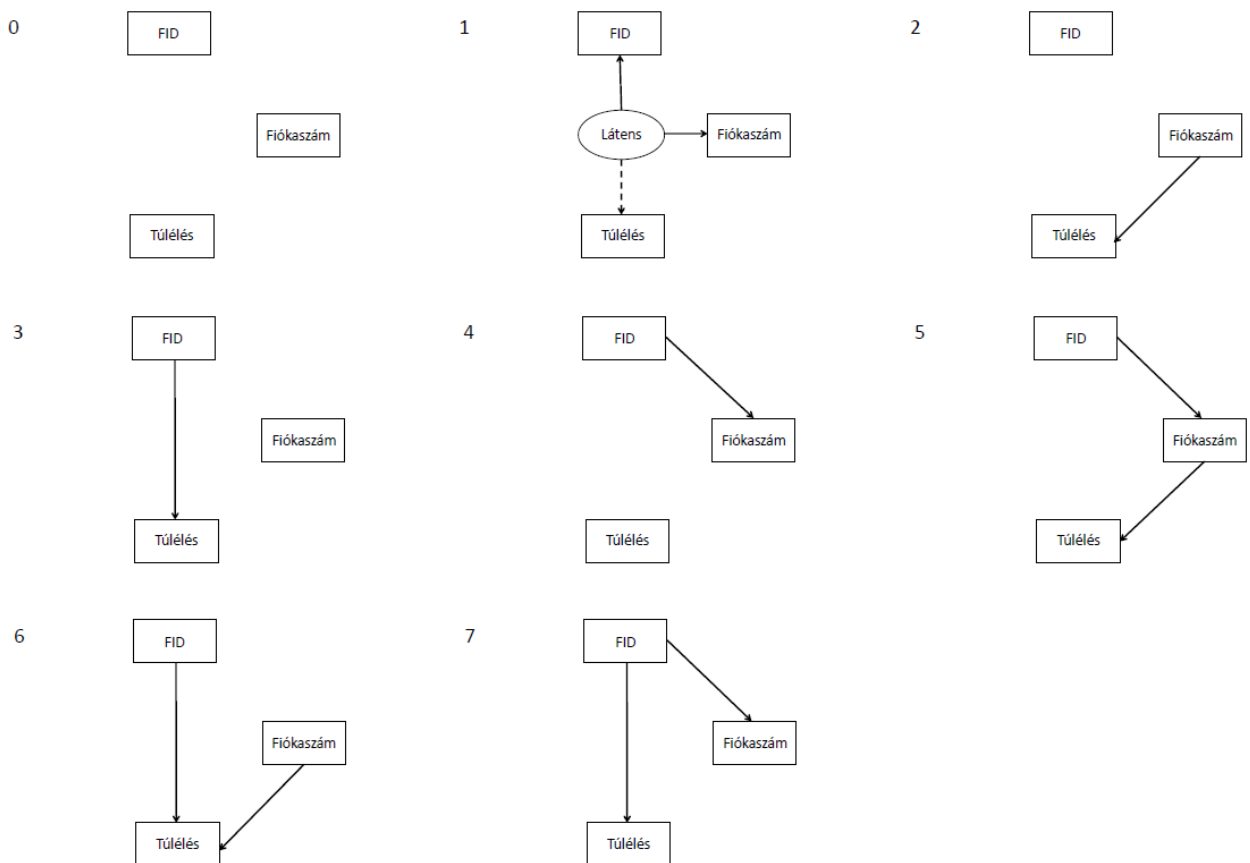
Hogy teszteljem a ragadozó-elkerülő viselkedés (FID), a túlélés és a szaporodási befektetés kapcsolatára vonatkozó predikciókat, SEM modelleken alapuló statisztikai keretrendszerrel használtam. Ha rendelkezésemre állt ismételt mérés különböző évekből ugyanarról az egyedről, akkor a madarak első mérését használtam, mivel túl kevés ismételt mérésem volt ahhoz ($N = 19$), hogy biztonságosan el lehessen különíteni az egyedek közti és az egyedben belüli varianciát. Ebben a kutatásban a kutatók közti különbségekből eredő hatásokat nem vettem figyelembe a statisztikai modellekben, hogy elkerüljem a túl komplex modelleket, és mivel egy előző vizsgálat azt mutatta ki, hogy ezeknek a hatása elenyésző (Jablonszky et al. 2017).

Feltételeztem, hogy a vizsgált jellegek közül a FID egyeden belül konzisztens, és a másik kettő (a túlélés és a szaporodási befektetés) is egyed-specifikus, legalábbis egy szaporodási szezonon belül. Ezek a feltételezések a FID ismert évek közötti repetabilitásán (Garamszegi et al. 2015a), és azon a tényen alapultak, hogy a légykapók tipikusan egyszer költenek egy évben, így egyetlen évspecifikus szaporodási befektetés és túlélési érték tartozik egy egyedhez.

Hogy megbecsüljem a SEM modellekhez szükséges jellegek közötti korrelációs mátrixot, MCMCglmm modellek (Dingemanse and Dochtermann 2013; Mutzel et al. 2013; Brommer et al. 2014) korrelációkra vonatkozó pontbecsléseit használtam. Az elemzések első felében megbecsültem a korrelációkat a következő évi túlélés, a gyűrűzött fiókák száma és a FID között, úgy, hogy mindháromat hármas válaszváltozóként illesztettem a modellbe. Az egyed kora, a viselkedési teszt dátuma, az év és a telep szerepeltek fix változóként a

modellben. Csak hiányzó adattal nem rendelkező egyedeket használtam fel az elemzésben, hogy ugyanazon az adathalmazon futtathassam le az alábbi két modellt (N = 234).

Ezután SEM modelleket használva megvizsgáltam a kapcsolatot a következő évi túlélés, a gyűrűzött fiókák száma és a FID között, a POLS hipotézis predikciói alapján. A különböző ok-okozati viszonyokat tükröző SEM modelleket két lépésben vettem össze az adatokkal. Elsőként, különböző lehetséges ok-okozati kapcsolatokat írtam le a fokális jellegek között 8 különböző SEM modellel (6. ábra). A fentebb említett kritériumok alapján készített kezdeti modellhalmaz a vizsgált jellegek és a látens változók közötti biológiailag értelmezhető ok-okozati kapcsolatoknak minden lehetséges kombinációját tartalmazta. A modellek részletes leírása a függelékben olvasható.



6. ábra: Menekülést kiváltó távolság (FID), a következő évi túlélés és a szaporodási befektetés közötti kapcsolatok elemzéséhez felhasznált strukturális egyenlet modellek (részleteket ld. a szövegben)

Az elemzések második lépésében az MCMCglmm modellekbe, amelyekből a SEM modellekhez szükséges korrelációs mátrixot származtattam, a csüd hosszát és a testtömeget is bevettem kontrollváltozóként, amelyek pszeudo-konzisztenciát indukálhattak az adatokban. A testtömeg közepes erősségű korrelációt mutat a testmérettel (vagyis a csüd hosszal, $r = 0,29$; $N = 234$; $P < 0,001$), de mivel a két változó együttes hatására szerettem volna kontrollálni (és nem a parciális hatásukat megbecsülni), ebben az értelemben a kollinearitás nem jelentett problémát. Az analíziseknek ebben a második lépésében ugyanazokat a SEM modelleket használtam a válaszváltozók ok-okozati viszonyainak leírásához, mint az első lépésben.

A fokális változók közötti kapcsolatok évek közötti varianciáját metaanalízis segítségével vizsgáltam meg. A három korreláció éves értékeit (FID és következő évi túlélés, FID és gyűrűzött fiókaszám, túlélés és gyűrűzött fiókaszám) három külön elemzésben vizsgáltam, miután Fisher-féle z-transzformációnak vettem őket alá. A metaanalízishez a „metacor” függvényt használtam. Megvizsgáltam az évenkénti kapcsolatok erősségének és egy valószínűleg ezt befolyásoló környezeti változónak (előző évben predált fészkek százaléka) a kapcsolatát is Spearman-féle korrelációval.

3.6.6. A ragadozó-elkerülő viselkedés és a diszperzió közötti szindróma vizsgálata

Megvizsgáltam a FID és a diszperziós státusz kapcsolatát is egyéb kontrollváltozók (kondíció, mérés dátuma) bevonásával, LMM-eket használva. Mivel a FID-et az udvarlási időszakban mértük hímeknél, itt az udvarláskori adatokat használtam. Továbbá, mivel a FID és a kor közötti kapcsolat több korábbi vizsgálatból ismert volt (Krenhardt et al. 2016; Jablonszky et al. 2017), a FID négyzetgyökét standardizáltam korra, a kort magyarázó változóként tartalmazó lineáris regresszió reziduálisait használva a későbbi modellekben. A random struktúrát érintő különbség volt, hogy ezekben a modellekben a FID mérését végző kutató és a csaliként használt madár hatására is kontrolláltam.

A röpdeben mért leszállási latencia, illetve a röpde negyedei közötti átlépések száma és a diszperziós státusz kapcsolatát is hasonlóképpen vizsgáltam meg. Itt a válaszváltozók eltérő eloszlása miatt LMM-t (a röpde negyedei közti átlépések számához) és GLMM-t (a bináris leszállási latenciához) használtam, utóbbit binomiális eloszlással. Annyi különbség volt a FID modelljéhez képest, hogy itt mindkét ivar adatait tudtam használni, és így az ivar, illetve az ivar és a diszperziós státusz közötti interakciót is figyelembe vettem kontrollváltozóként. Mivel a tojók viselkedését csak a fiókaetelési időszak alatt tudtuk mérni,

csak az ebből az időszakból származó adatokat használtam. A kor hatását külön modellben értékeltem ki, mely nem tartalmazta a diszperziós státuszt, mivel az újonnan megfogott, immigránsnak tekinthető tojók korhatározása nem megbízható, így majdnem az összes immigráns tojót az egyéves kategóriába sorolják, ezért a két változó nem volt független. Random faktorként csak az egyed azonosítója és az év szerepelt a modellekben.

A FID, valamint a röpdében mért változók és a diszperziós távolság kapcsolatát vizsgáló modellekben néhány az irodalom alapján feltételezhetően fontos változót (diszperziós esemény előtti szaporodási siker, a röpdében mért változók esetében ivar, ivar és diszperziós távolság interakciója is (Pärt and Gustafsson 1989; Könczey et al. 1992)) is bevettem a fentebb említett kontrollváltozók mellé (kondíció, mérés dátuma, röpdében mért változók esetében kor). A random struktúra hasonló volt az előzőekhez, azonban a röpdében mért változók esetében a fészek (pár) azonosítót is bevettem a modellbe.

4. Eredmények

4.1. Repetabilitás

A megfogási idő 2 és 150s között változott (N = 380; átlag = 27,040; medián = 20; szórás = 24,790). A napon belüli repetabilitás jelentős és szignifikáns volt a teljes adatbázisban és udvarlás alatt, és hasonló nagyságú volt, de nem ért el szignifikáns szintet (valószínűleg a kisebb mintaelemszám miatt) fiókanevelés alatt (2. táblázat). Azonban a repetabilitás nem volt nullától megkülönböztethető az időszakok és az évek között, akkor sem, amikor utóbbi esetben az időszakokat külön vizsgáltam.

A hímeknél a röpde negyedei közötti átlépések száma, az ágra ülések relatív száma és a bináris leszállási latencia általánosságban alacsony repetabilitást mutatott évek között, magasabbat a szaporodási szezon időszakai között, illetve magas és szignifikáns repetabilitást napon belül (2. táblázat). A tojók viselkedésének repetabilitása viszonylag magas volt, de nem érte el a szignifikáns szintet a röpde negyedei közötti átlépések száma és az ágra ülések relatív száma esetében, és nagyon alacsony volt a bináris leszállási latenciát tekintve. Az általános viselkedés Cohen-féle kappája minden esetben alacsony volt ($< 0,2$).

Tehát összességében a repetabilitással kapcsolatos eredményeim azt sugallják, hogy a bélyegek konzisztenciája rövidebb időintervallumot vizsgálva kifejezettebb.

2. táblázat: A röpdeben mért viselkedések és a menekülési képesség repetabilitása különböző időskálákon, a szignifikáns értékek félkövér dőlt betűtípussal vannak kiemelve

Ivar	Intervallum	N (egyed)	R		R vagy r (konfidencia intervallum)		
			(konfidencia intervallum)	N (egyed)	Megfogási idő	Átlépések száma	Leszállási latencia
Tojók	Évek között, fiókanevelés	-	-	15 (8)	0,321 (0-0,925)	0 (0-0,996)	0,359 (0-0,898)
		Hímek	Évek között	73 (31)	<0,001 (0-0,277)	34 (15)	0,166 (0-0,587)

Évek között,	46	0,030	22	0,705	0	<0,001
udvarlás	(21)	(0-0,430)	(13)	(0,001-0,837)	(0-0,999)	(0-0,480)
Évek között,	27	0	12	r= -0,250	0,366	<0,001
fiókanevelés	(13)	(0-0,620)	(6)		(0-0,483)	(0-0,734)
Szezonon	108	0,041	88	0,331	0,118	0,021,
belül	(52)	(0-0,349)	(48)	(0,017-0,553)	(0-0,378)	(0-0,303)
Napon belül	104	0,236	103 (46)	0,444	0,400	0,608
	(45)	(<0,001- 0,476)		(0,199-0,632)	(0,041- 0,661)	(0,435-0,783)
Napon belül,	78	0,378	76	0,489	0,349	0,718
udvarlás	(39)	(0,059- 0,619)	(42)	(0,170-0,698)	(<0,001- 0,594)	(0,506-0,884)
Napon belül,	26	0,416	27	0,686	0,554	0,453
fiókanevelés	(13)	(0-0,780)	(14)	(0,226-0,889)	(0-991)	(0,026-0,829)

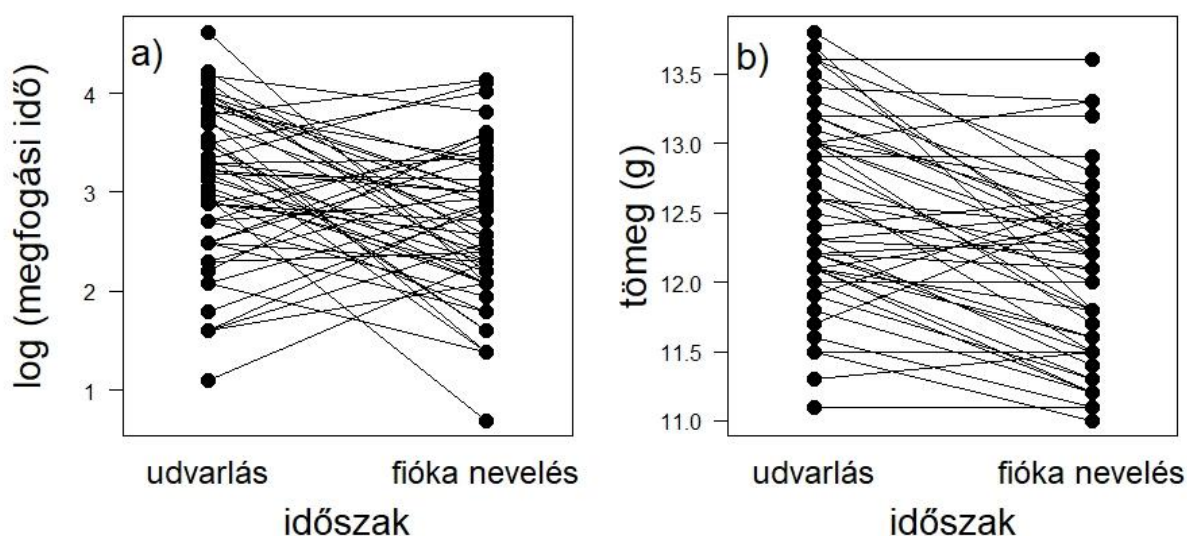
4.2. A viselkedési változókat befolyásoló faktorok

A megfogási idő és proximális magyarázó változóinak kapcsolatát vizsgálva azt találtam, hogy a menekülési képesség szignifikánsan kisebb volt a fiókanevelési időszakban, mint udvarlás alatt ($N = 350$; $\beta \pm SE = 0,526 \pm 0,110$; $t = 4,781$; $P < 0,001$). Azonban mivel az időszakok között a standardizált tömeg is erősen lecsökkent (t-test: $N = 368$; $t_{269,22} = -5,404$; $P < 0,001$), nem tudtam egyértelműen elválasztani az időszak hatását a párhuzamos tömegváltozás hatásától az alkalmazott korrelatív módszerekkel. Amikor kihagytam az időszakot a modellből a megfogási idő és a standardizált tömeg közötti pozitív kapcsolat szignifikáns lett (3. táblázat). A madár megfogási idő mérésével való tapasztalatát belevéve a modellbe nem változtak az eredményeim, és ez a változó nem is volt szignifikáns ($N = 349$; $\beta \pm SE = -0,031 \pm 0,118$; $t = -0,267$; $P = 0,790$).

3. táblázat: *Eredmények a hím örvös légykapóknál a menekülési képesség és a figyelembe vett kontrollváltozók közötti kapcsolatot vizsgáló lineáris kevert modellből. Az időszak ki lett zárva a változók közül, hogy az időszakok között nagymértékben megváltozó tömeg hatását lehessen vizsgálni (további információt ld. a szövegben). A p-értékeket valószínűségi hányados teszttel számoltam ki (LRT). N = 350*

Magyarázó változó	β (SE)	t	LRT χ^2	P
standardizált tömeg	0,252 (0,080)	3,134	9,094	0,003
szárnyhossz	0,006 (0,028)	0,230	0,053	0,818
csüd hossz	-0,025 (0,094)	-0,262	0,068	0,794
kor	0,124 (0,117)	1,067	1,072	0,301
standardizált szárnyfolt méret	<-0,001 (0,001)	-0,432	0,185	0,667
homlokfolt méret	<0,001 (<0,001)	1,151	1,294	0,255
dátum	0,018 (0,009)	1,902	3,489	0,062
idő	-0,071 (0,034)	-2,055	3,502	0,061
Random faktorok	Variancia			
év	0,021			
egyed	0,063			
kutató	0,019			
reziduális	0,631			

A szaporodási időszak különböző szakaszaiból származó ismételt mérések segítségével megvizsgáltam a kapcsolatot a testtömeg, a megfogási idő és az időszakok között longitudinális megközelítést alkalmazva. Azt találtam, hogy a megfogási idő szignifikáns csökkenést mutatott egyeden belül az udvarlási időszak és a fiókanevelési időszak között (páros-t teszt: N = 52; t = 2,596; P = 0,012; 7. ábra). Ehhez hasonlóan, a testtömeg is konzisztens egyeden belüli csökkenést mutatott az időszakok között (páros t-teszt: N = 50; t = 5,790; P < 0,001; 7. ábra). A madarak első és második éves megfogási idő mérése nem különbözött szignifikánsan, amikor páronként összehasonlítottam őket (páros t-teszt: N = 31; t = -0,276; P = 0,785).



7. ábra: A a) megfogási idő és b) a tömeg egyeden belüli változása a szaporodási szezon időszakai között

Az egyszerűsített modell alapján, amely csak a tömeget és a figyelembe vett random faktorokat tartalmazta magyarázó változóként, azt találtam, hogy az a modell nyújtotta a legjobb illeszkedést, amely csak a random tengelymetszetet tartalmazta, összehasonlítva a random meredekséget is tartalmazó (N = 173; LRT teszt: $\chi^2 = 0,137$; P = 0,711), illetve a random tengelymetszet és a meredekség közti korrelációt is tartalmazó modellel (LRT teszt: $\chi^2 = 0,345$; P = 0,842). A tömeggel való pozitív kapcsolat szignifikáns volt a végső modellben (LRT teszt: $\chi^2 = 13,443$; P = 0,001), jelezve, hogy az egyedeket általában könnyebb elkapni, amikor alacsonyabb a tömegük. Abban a modellben, amelyben a megfogási idő két időszak közötti változása volt a válaszváltozó, az eredeti megfogási idő szignifikáns negatív (N = 50; $\beta \pm SE = -0,900 \pm 0,140$; t = -6,423; P < 0,001), a testtömeg megváltozása szignifikáns pozitív ($\beta \pm SE = 0,518 \pm 0,215$; t = 2,409; P = 0,027) kapcsolatban állt a válaszváltozóval.

A röpdében mért viselkedési változók esetében nem találtam hasonló kondíciófüggést. Azonban a hímek a szaporodási szezon különböző időszakaiból elérhető adatai alapján a repetabilitás kiszámítására is szolgáló modellekben szignifikáns kapcsolatot találtam az időszak és a röpde negyedei közötti átlépések száma között, a fiókanevelési időszakban kevesebbszer lépték át a röpde negyedei közötti határokat a madarak (évek közötti modell:

időszak (fióka-nevelés) $\beta \pm SE = -0,399 \pm 0,128$; $P = 0,004$; éven belüli modell: $-0,202 \pm 0,063$; $P = 0,003$; napon belüli modell: $-0,272 \pm 0,063$; $P < 0,001$). Ezzel szemben nem volt szignifikáns kapcsolat az időszak és a bináris leszállási latencia között (évek közötti modell: $\beta \pm SE = -0,482 \pm 1,016$; $P = 0,635$; éven belüli modell: $-0,227 \pm 0,480$; $P = 0,636$, napon belüli modell: $-0,180 \pm 0,643$, $P = 0,779$).

A röpdében történő mérésrel való korábbi tapasztalat nem befolyásolta sem a röpdé negyedei közötti átlépések számát ($N = 154$; $\beta \pm SE = -0,032 \pm 0,076$; $P = 0,699$), sem a bináris leszállási latenciát ($N = 155$; $\beta \pm SE = 0,827 \pm 0,532$; $P = 0,120$).

Tehát mind a megfogási idő, mind a röpdé negyedei közötti átlépések száma lecsökkent a szaporodási szezon periódusai között, ami kondícióbeli romlással párosult.

A megfogási idő, a kor, a tömeg és a FID közötti kapcsolatot vizsgáló modellben csak a kornak volt szignifikáns hatása, az idősebb hímek inkább elkerülték a potenciális ragadozót, szemben az egyéves madarakkal (4. táblázat). Az adatok vizuális vizsgálata kimutatótt egy lehetséges korfüggő kapcsolatot a vizsgált változók között (8. ábra). Amikor az egyéves madarakat külön vizsgáltam, a megfogási idő és a FID közötti negatív kapcsolat szignifikáns lett (5. táblázat). Az adult madarakra készített modellben, amely tartalmazta a FID mérésrel való tapasztalatot is, ez utóbbi változó nem volt szignifikáns ($N=119$; $\beta \pm SE = 0,115 \pm 0,119$; $t = 0,97$; $P = 0,360$).

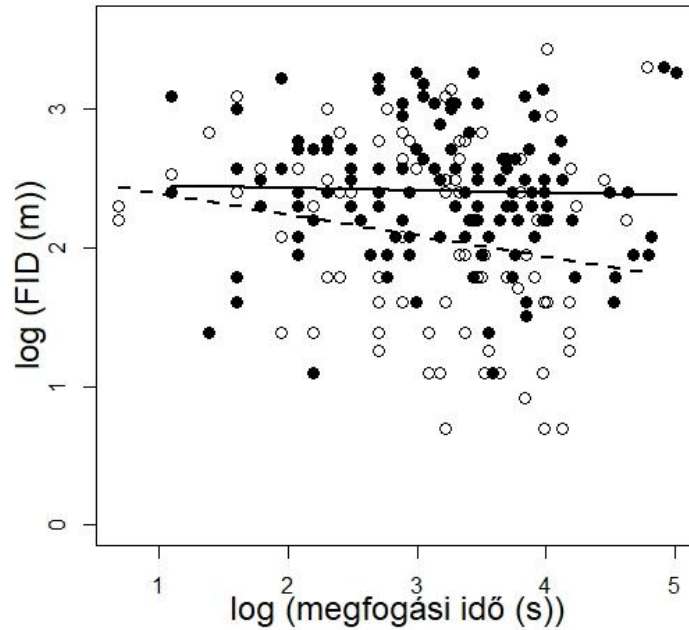
4. táblázat: *Eredmények a hím örvös légykapóknál a menekülést kiváltó távolság (FID) és a menekülési képesség, illetve a figyelembe vett kontrollváltozók kapcsolatát vizsgáló lineáris kevert modellből. A végső modell csak az egyedek első viselkedési méréseit tartalmazta, mert viszonylag kevés ismételt mérés volt ebben az elemzésben ($N = 18$), és az egyed identitásának random faktora elhanyagolható varianciát magyarázott. A p-értékeket valószínűségi hányados teszttel számoltam ki (LRT). $N = 192$*

Magyarázó változók	β (SE)	t	LRT χ^2	P
megfogási idő	-0,082 (0,046)	-1,77	3,01	0,083
kor	-0,326 (0,088)	-3,70	12,7	<0,001

standardizált	-0,131 (0,072)	-1,82	3,21	0,073
tömeg				
dátum	0,011 (0,009)	-1,26	1,37	0,240
Random faktorok	Variancia			
év	0,012			
megfigyelő	0,046			
hím csali	0,011			
reziduális	0,273			

5. táblázat: Eredmények az egyéves hím örvös légykapóknál a menekülést kiváltó távolság (FID), a menekülési képesség és a kontrollváltozók közti kapcsolatot vizsgáló lineáris kevert modellből. Ehhez a modellhez az évet használtam random faktorként (kihagytam a csalimadár változóját a modellből a limitált mintaelemszám miatt, és mert nulla varianciát magyarázott). A p-értékeket valószínűségi hányados teszttel számoltam ki (LRT). N = 91

Magyarázó	β (SE)	t	LRT χ^2	P
változók				
mefogási idő	-0,155 (0,077)	-2,02	3,98	0,046
standardizált	-0,159 (0,119)	-1,34	1,78	0,180
tömeg				
dátum	<0,001 (0,014)	0,02	0	0,980
Random faktorok	Variancia			
év	-0,018			
reziduális	0,364			



8. ábra: A menekülést kiváltó távolság (FID) és a megfogási idő kapcsolata korcsoportonként. A telt körök és a folytonos vonal az idősebb madarakat, az üres körök és a szaggatott vonal az egyéves madarakat jelöli

Amikor a hímek bagolymodellre adott reziduális válaszát vizsgáltam, egyik figyelembe vett változó (megfogási idő, dátum, év, kor, standardizált tömeg) sem magyarázott szignifikáns mértékű varianciát a fiókanevelési időszakbeli ragadozó-elkerülő viselkedésben (6. táblázat).

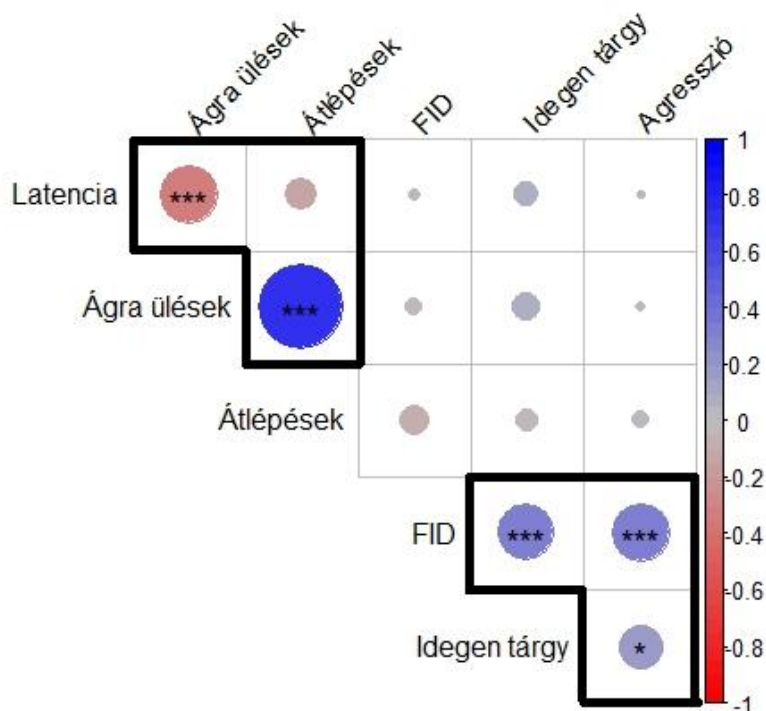
Tehát a menekülési képesség csak az egyéves madarak FID-je esetében függött össze negatívan a ragadozó-elkerülő viselkedéssel, és itt is gyenge kapcsolatot találtam.

6. táblázat: *Eredmények a hím örvös légykapóknál a reziduális bagolymodell kihelyezése utáni visszatérési latencia és a menekülési képesség közötti kapcsolatot kontrollváltozókkal együtt vizsgáló többszörös lineáris regresszióból. Az év faktor p-értékét valószínűségi hányados teszttel (LRT) számoltam ki, a többi p-érték közvetlenül a modell eredményeiből lett származtatva. N = 46*

Magyarázó változók	β (SE)	t	LRT χ^2	P
megfogási idő	<0,001 (0,139)	0,005		0,996
standardizált tömeg	-0,081 (0,215)	-0,379		0,707
kor	0,095 (0,344)	0,277		0,783
dátum	-0,038 (0,027)	-1,436		0,159
év			2,877	0,245

4.3. A viselkedési változók közötti szindróma

A viselkedési változók közötti korrelációk közül a leszállási latencia és az ágra ülések relatív száma ($r_{sp} = -0,330$; $P < 0,001$), az ágra ülések relatív száma és röpde negyedei közötti átlépések száma ($r_{sp} = 0,721$; $P < 0,001$), a FID és az idegen tárgy elkerülés ($r_{sp} = 0,308$; $P < 0,001$), illetve az agresszió ($r_{sp} = 0,346$; $P < 0,001$), valamint az idegen tárgy elkerülés és az agresszió ($r_{sp} = 0,192$; $P = 0,033$) közötti kapcsolat érte el a szignifikáns szintet (9. ábra).



9. ábra: A populációban mért viselkedési jellegek korrelációs mátrixa, a szignifikancia szint megjelölésével (*: $0,05 > p > 0,01$; ***: $0,001 > p$). A bekeretezett részek az azonos területen (a röpdében vagy territóriumon) mért változók közötti korrelációkat jelölik. A mért viselkedési jellegek rövidítései: latencia: leszállási latencia, ágra ülések: ágra ülések relatív száma, átlépések: röpdé negyedei közötti átlépések száma, FID: menekülést kiváltó távolság, idegen tárgy: idegen tárgy elkerülés. $N = 119$

A SEM analízis alapján a 3. modell bizonyult a legjobbnak, amelyben a röpdében mért illetve a territóriumon mért viselkedések külön látens változóhoz tartoztak (AIC = 32,417). Az egy látens változót tartalmazó 2. számú (AIC = 55,177) és a független változókat feltételező (AIC = 153.635) 1. modell támogatottsága jóval alacsonyabb volt.

Tehát a viselkedési változók a mérési környezetnek megfelelően váltak szét, pseudo-szindrómákat alkotva.

4. 4. A FID, a túlélés és a szaporodási befektetés közötti szindróma

4.4.1. Eredmények a kondíció hatására nem kontrolláló modellből

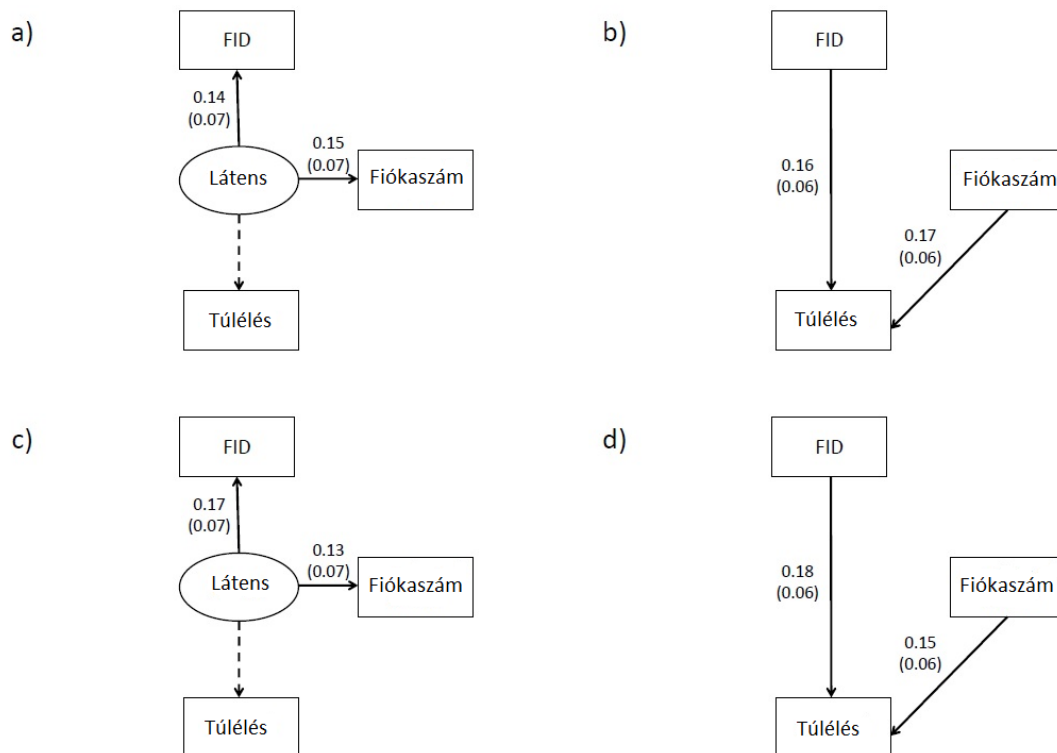
A testméret és a kondíció hatását figyelembe nem vevő MCMCglmm-ből származó korrelációs mátrix gyenge, negatív kapcsolatot tartalmazott a FID és a gyűrűzött fiókák száma (poszterior módusz -0,13; hihetőségi intervallum: -0,20-0,06), pozitívot a FID és a következő évi túlélés (0,14; -0,19-0,44), illetve a következő évi túlélés és a gyűrűzött fiókák száma között (0,15; -0,14-0,45). Azonban egyik kapcsolat sem volt statisztikailag megkülönböztethető a nullától a széles 95%-os hihetőségi intervallumaik alapján.

Az elemzés első lépésében figyelembe vett 8 modell közül két modellnek volt hasonló támogatottsága (7. táblázat). A legjobb modellben, a 6. modellben (AIC = 13,74), szerepelt egy pozitív kapcsolat a következő évi túlélés és a gyűrűzött fiókák száma között (útvonal koeficiens \pm standard hiba = $0,17 \pm 0,06$), illetve a FID és a következő évi túlélés között ($0,16 \pm 0,06$). A második legjobban támogatott modell (AIC = 15,28) az 1. modell volt, melyben a három fenotipikus jelleg a látens változón keresztül állt kapcsolatban egymással, a POLS hipotézist támogatva. A kumulatív AIC súlyok alapján 63% a valószínűsége, hogy az az 1. vagy a 6. modell valamelyike a legjobb modell. A modellekben szereplő útvonalak változó súlyai szintén a következő évi túlélés és a fiókák száma (változó súly = 0,63), illetve a FID és következő évi túlélés (0,56) pozitív kapcsolatának a fontosságát mutatták. A legjobb modellek útvonal koefficiensei és azok standard hibái a 10. ábrán láthatók.

Tehát a populációban találtam szindróma jelenlétére utaló korrelációt az életmenet és a ragadozó-elkerülő viselkedés között, de a kapcsolatok erőssége gyenge.

7. táblázat: A ragadozó-elkerülő viselkedés és az életmenet közötti kapcsolatokat vizsgáló két adatbázison (a testméret és a kondíció hatására nem kontrolláló és kontrolláló) végzett modellszelekció eredményei. A modellek sorszámai megfelelnek a 6. ábrán látható számoknak. A becsült paraméterek száma, a modell valószínűség logaritmus, az Akaike-féle információs kritérium (AIC), a fokális modell és a legjobb modell AIC értéke közti különbség (ΔAIC), AIC súlyok (amelyek azt jelzik, hogy a fokális modell mekkora valószínűséggel a legjobb modell) és ennek kumulatív változata is szerepel a táblázatban

Modell	Paraméterek száma	Log valószínűség	AIC	ΔAIC	AIC súlyok	kumulatív AIC súlyok
A testméret és kondíció hatására nem kontrolláló modell alapján						
6	5	-1,87	13,74	0	0,43	0,43
1	5	-2,64	15,28	1,54	0,20	0,63
5	5	-2,96	15,92	2,18	0,14	0,77
7	5	-3,45	16,89	3,15	0,09	0,86
2	4	-4,83	17,66	3,92	0,06	0,92
3	4	-5,32	18,63	4,89	0,04	0,96
4	4	-5,63	19,27	5,53	0,03	0,99
0	3	-7,50	21,01	7,27	0,01	1
A testméret és kondíció hatására kontrolláló modell alapján						
6	5	-0,61	11,23	0	0,48	0,48
1	5	-1,10	12,21	0,98	0,29	0,77
3	4	-3,22	14,45	3,22	0,10	0,87
7	5	-2,61	15,22	3,99	0,07	0,94
2	4	-4,41	16,83	5,60	0,03	0,97
5	5	-3,80	17,60	6,38	0,02	0,99
0	3	-6,53	19,06	7,84	0,01	1
4	4	-5,92	19,84	8,61	0,01	1



10. ábra: Az AIC értékek alapján a két legnagyobb támogatottságú modell útvonal koefficienssekkel és zárójelben azok standard hibájával, a-b) a kondíció hatására nem kontrolláló és c-d) kontrolláló modell alapján. FID: menekülést kiváltó távolság (Flight Initiation Distance)

4.4.2. Eredmények a kondíció hatására kontrolláló modellből

Hasonlóan a fentiekhez, a kondíció hatására kontrolláló MCMCglmm-ből származó korrelációs mátrix is mérsékelt erősségű negatív kapcsolatot tartalmazott a FID és a szaporodási befektetés (poszterior módusz: -0,07; hihetőségi intervallum: -0,21-0,06), és valamivel erősebb pozitívokat a FID és a következő évi túlélés (0,17; (-0,19-0,43)), és az életmenet változók között (0,13; (-0,12-0,48)). Ezeknek a becsléseknek a 95%-s hihetőségi intervallumai is tartalmazták a 0-t.

Ebben a lépésben is ugyanúgy az 1. és a 6. modell volt a leginkább támogatott modell, mint az első lépésben (AIC = 11,23 és 12,21; 7. táblázat). Ahogy a kumulatív AIC értékek mutatják, a legjobb modell 77% valószínűséggel az első két legkisebb AIC értékkel rendelkező modell között volt. A változó súlyok alapján a pozitív kapcsolat a következő évi

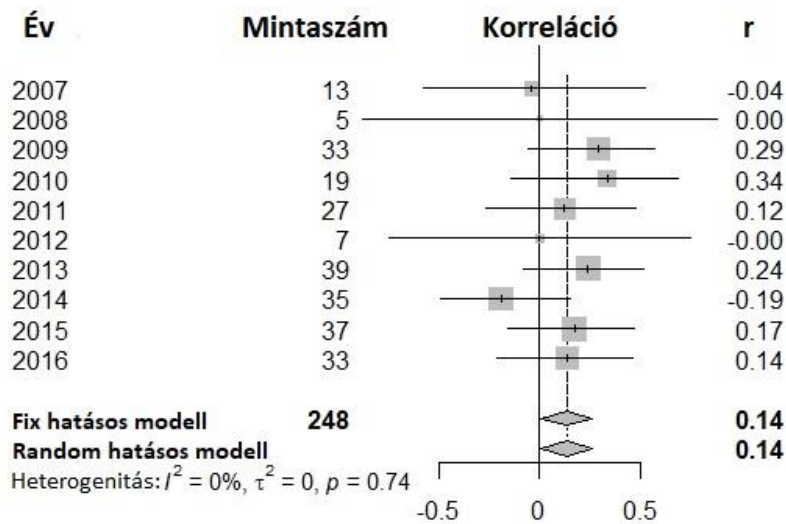
túlélés és a gyűrűzött fiókák száma (változó súly = 0,53), illetve a következő évi túlélés és a FID (0,65) között ebben az adathalmazban is fontos volt. A két legtamogatottabb modell paraméterei a 10. ábrán láthatók.

A kondíció hatására kontrolláló modell eredményei lényegesen nem különböztek a kondíció hatására nem kontrolláló modelltől, ami arra utal, hogy nincs kondíció által generált pszeudo-szindrómára a vizsgált változók között.

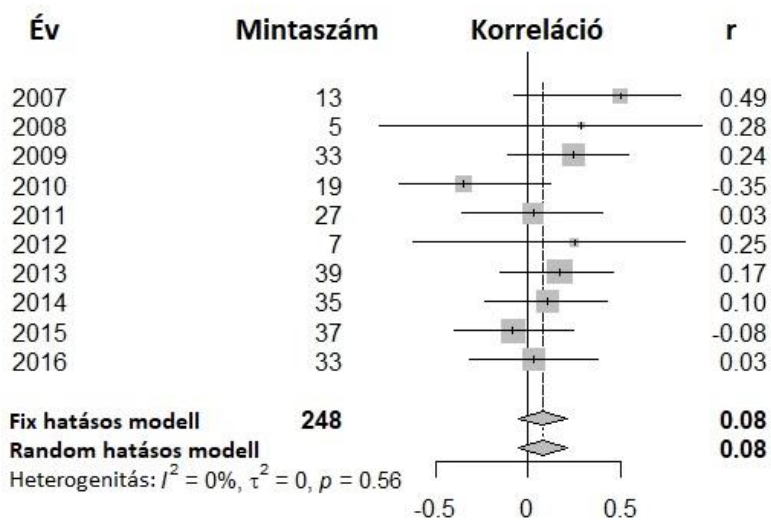
4.4.3. A POLS szerkezetének évek közötti összehasonlítása

A három vizsgált változó kapcsolatainak évek közötti alakulását metaanalízis segítségével elemezve nagyjából az előzőekkel egybecsengő eredményeket kaptam. A következő évi túlélés és a gyűrűzött fiókák száma közötti pozitív kapcsolat metaanalitikus átlaga 0,14 volt és marginálisan szignifikáns (95%-os konfidencia intervallum: 0-0,26). Ebben az elemzésben nem találtam heterogenitást ($I^2 = 0\%$; $\tau^2 = 0$; $P = 0,74$), a részletes eredmények a 11. ábrán láthatók. A következő évi túlélés és a FID között csak gyenge, nem szignifikáns (0,08 (-0,06-0,21)) és heterogenitás nélküli ($I^2 = 0\%$; $\tau^2 = 0$; $P = 0,56$) kapcsolatot mutatott ki a metaanalízis (12. ábra). A szaporodási befektetés és a FID közötti kapcsolat metaanalitikus átlaga is alacsony volt és nem érte el a szignifikáns szintet, de itt 37% heterogenitást találtam ($I^2 = 37\%$; $\tau^2 = 0,017$; $P = 0,11$; 13. ábra). A FID és a következő évi túlélés közötti kapcsolat erőssége negatívan korrelált az előző évben predált fészkek százalékaival ($r_{sp} = -0,766$; $P = 0,010$), a következő évi túlélés és a szaporodási befektetés ($r_{sp} = 0,164$; $P = 0,651$), illetve a FID és a szaporodási befektetés ($r_{sp} = -0,297$; $P = 0,407$) esetében ez a korreláció nem volt szignifikáns.

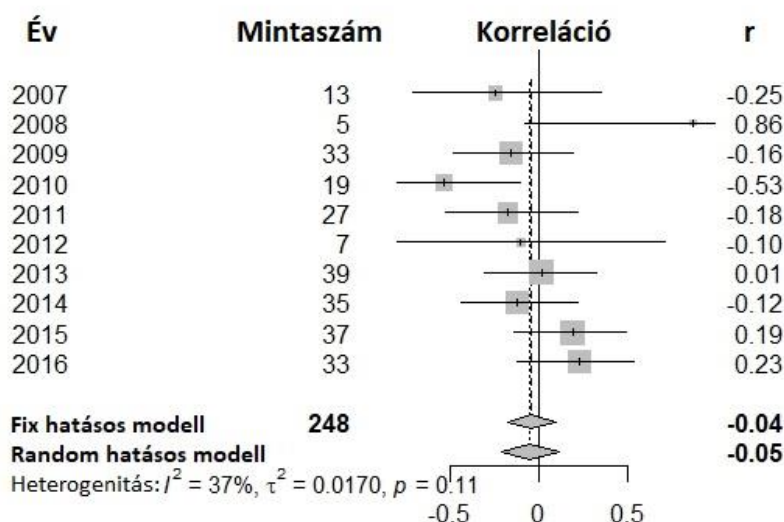
A POLS-t képező kapcsolatok tehát nem különböztek szignifikánsan évek között.



11. ábra: A következő évi túlélés és a gyűrűzött fiókák száma közötti korrelációt évek között vizsgáló metaanalízis eredménye



12. ábra: A következő évi túlélés és a menekülést kiváltó távolság közötti korrelációt évek között vizsgáló metaanalízis eredménye



13. ábra: A gyűrzött fiókák száma és a menekülést kiváltó távolság közötti korrelációt évek között vizsgáló metaanalízis eredménye.

4.5. A ragadozó-elkerülő viselkedések és a diszperzió közötti szindróma

4.5.1. Diszperziós státusz

A FID és a diszperziós státusz kapcsolatát vizsgáló modellben ($N = 242$) a diszperziós státusz (rezidensek: $\beta \pm SE = 0,434$; $P = 0,001$) pozitív kapcsolatban állt a válaszváltozóval, a többi magyarázó változónak nem volt szignifikáns a hatása (8. táblázat).

8. táblázat: Eredmények a korra standardizált menekülést kiváltó távolság diszperziós státusszal és kontrollváltozókkal való kapcsolatát vizsgáló kevert modellből. $N = 242$

Magyarázó változók	β (SE)	t	LRT χ^2	P
standardizált tömeg	-0,019 (0,011)	-1,808	3,121	0,077
dátum	-0,015 (0,013)	-1,157	0,912	0,340
diszperziós státusz	0,434 (0,118)	3,682	10,121	0,001

Random faktorok	Variancia
egyed	0,732
hím csali	0,146
megfigyelő	0,230
év	0,008
reziduális	0,043

Abban a modellben, amelyben a röpde negyedei közötti átlépések száma volt a válaszváltozó, egyik magyarázó változó sem volt szignifikáns (9. táblázat). A könnyebb interpretálhatóság kedvéért az interakció nélküli modell eredményeit közlöm (az interakció statisztikái: $\beta \pm SE = -0,118 \pm 0,121$; $P = 0,356$). A leszállási latencia modelljében viszont a diszperziós státusznak szignifikáns volt a hatása, az immigráns madarak később szálltak le először valamelyik fára, mint a már korábban meggyűrűzött, rezidens madarak (9. táblázat). A viselkedési teszt dátuma szignifikáns pozitív kapcsolatban állt a leszállási latenciával, míg az ivar esetében is találtam tendenciát, mely alapján a hímek hamarabb leszálltak, mint a tojók. A minimum kort a diszperziós státusz helyett használva (mivel ezt a két változót nem lehetett egy modellbe beilleszteni) hasonló eredményeket kaptam, azzal a kivétellel, hogy a kor nem állt szignifikáns kapcsolatban egyik válaszváltozóval sem (röpde negyedei közötti átlépések száma: $\beta \pm SE = -0,049 \pm 0,064$; $P = 0,457$; bináris leszállási latencia: $\beta \pm SE = 0,593 \pm 0,384$; $P = 0,122$).

A ragadozó-elkerülő viselkedéssel kapcsolatos két változó is kapcsolatot mutatott a diszperziós státusszal, de ezeknek a kapcsolatoknak az iránya ellentétes volt.

9. táblázat: *Eredmények a röpde negyedei közötti átlépések számának, illetve a bináris leszállási latenciának a diszperziós státusszal és kontrollváltozókkal való kapcsolatát vizsgáló kevert modellből. Az adatok a fiókanevelési időszakból származnak és mindkét ivar adatait tartalmazzák. N = 183*

Magyarázó változók	Röpde negyedei közötti átlépések száma				Bináris leszállási latencia		
	β (SE)	t	LRT χ^2	P	β (SE)	z	P
standardizált tömeg	-0,005 (0,005)	-1,025	1,014	0,314	-0,027 (0,029)	-0,923	0,356
dátum	-0,003 (0,006)	-0,456	0,202	0,653	0,081 (0,039)	2,085	0,037
ivar	-0,122 (0,062)	-1,976	3,691	0,055	-1,009 (0,543)	-1,858	0,063
diszperziós státusz	0,092 (0,061)	1,510	2,239	0,135	-1,323 (0,504)	-2,624	0,009
ivar:diszperziós státusz	-	-	-	-	1,197 (0,700)	1,711	0,087
Random faktorok	Variancia				Variancia		
egyed	0,019				0,096		
év	0,005				0,062		
reziduális	0,134						

4.5.2. Diszperziós távolság

A FID és a diszperziós távolság kapcsolatát vizsgáló modellben egyik változónak sem volt szignifikáns a hatása (10. táblázat).

10. táblázat: *Eredmények a korra standardizált menekülést kiváltó távolság diszperziós távolsággal és kontrollváltozókkal való kapcsolatát vizsgáló modelltől. N = 50*

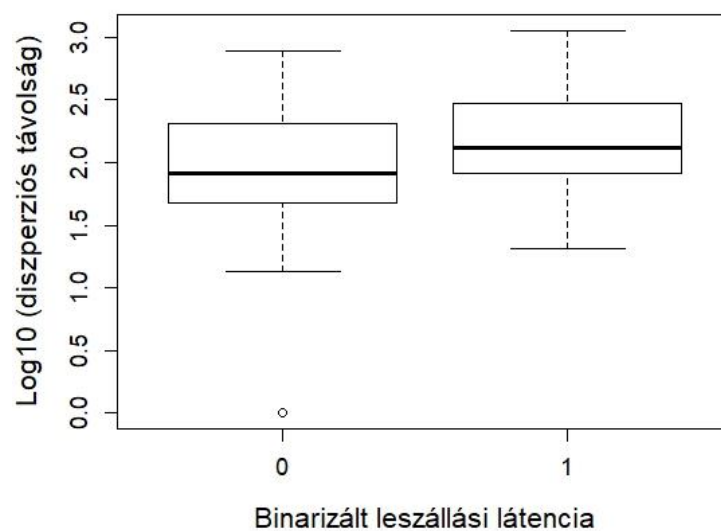
Magyarázó változók	β (SE)	t	LRT χ^2	P
diszperziós távolság	-0,351 (0,231)	-1,519	1,108	0,293
gyűrűzött fiókák	0,004 (0,055)	0,070	0,035	0,853
standardizált tömeg	-0,026 (0,017)	-1,563	1,612	0,204
dátum	0,013 (0,024)	0,563	0,288	0,592
Random faktorok	Variancia			
egyed	0,357			
év	0,058			
megfigyelő	0,054			
csali	0			
reziduális	0,173			

A röpde negyedei közötti átlépések számához készült modellben csak az ivarnak volt marginálisan szignifikáns hatása, a hímek a tojóknál kevesebbszer repülték át a negyedek közti határokat (11. táblázat). A leszállási latencia modelljében viszont a diszperziós távolság hatása szignifikáns és pozitív volt (11. táblázat, 14. ábra). A viszonylag alacsony mintaelemszám miatt a táblázatban a nem szignifikáns interakciókat (átlépések száma: $\beta \pm SE = 0,110 \pm 0,149$; $P = 0,465$; leszállási latencia: $0,273 \pm 1,031$; $P = 0,791$) nem tartalmazó modellek eredményeit mutatom be.

11. táblázat: *Eredmények a röpde negyedei közötti átlépések számának, illetve a bináris leszállási latenciának a diszperziós távolsággal és kontrollváltozókkal való kapcsolatát vizsgáló kevert modelltől. Az adatok a fiókanevelési időszakból származnak és mindkét ivar adatait tartalmazzák. N = 96*

Magyarázó változók	Röpde negyedei közötti átlépések száma				Bináris leszállási latencia		
	β (SE)	t	LRT χ^2	P	β (SE)	z	P
diszperziós távolság	0,021 (0,072)	0,287	0,082	0,775	1,355 (0,620)	2,186	0,029

ivar	-0,149 (0,086)	-1,742	2,959	0,085	0,219 (0,530)	0,413	0,680
fiókaszám	0,030 (0,020)	1,500	2,196	0,138	0,151 (0,130)	1,163	0,245
kor	-0,018 (0,082)	-0,221	0,049	0,825	0,320 (0,528)	0,606	0,545
standardizált tömeg	-0,005 (0,007)	-0,747	0,557	0,456	-0,050 (0,044)	-1,119	0,263
dátum	-0,005 (0,009)	-0,568	0,322	0,571	0,018 (0,056)	0,324	0,746
Random faktorok	Variancia				Variancia		
egyed	0				<0,001		
fészek	0				0,077		
év	0				0,670		
reziduális	0,143						



14. ábra: A bináris leszállási latencia és a diszperziós távolság kapcsolata

5. Diskusszió

Eredményeim összefoglalásaként elmondható, hogy azok a ragadozó-elkerülő viselkedés és az egyed számára ismeretlen, standard környezetben mért viselkedések ökológiájával kapcsolatos több kérdésnek a megválaszolásához is hozzájárulnak. Mind a menekülési képesség, mind a röpdében mért viselkedések magas repetabilitást mutattak napon belül, ugyanakkor ez hosszabb időtartamot vizsgálva lecsökkent. Ez igazolja, hogy ezek a jellegek legalább rövidtávon egyed-specifikusak. Fiatal, tapasztalatlan egyedek esetében a jobb menekülő képességűek közelebb engedték magukhoz a közelítő potenciális ragadozót, ami befolyásolhatja a terepen mért ragadozó-elkerülő viselkedés értelmezését. Ezenkívül a FID nőtt a korrallal, a viselkedést valószínűleg a megszerzett tapasztalatok befolyásolják. A mért viselkedési jellegek közötti kapcsolatokat a tesztek körülményei határozták meg, pszeudo-szindrómát létrehozva. A FID pozitív kapcsolatban áll a túléléssel, viszont a jelen szaporodási befektetéssel csak gyenge összefüggést tudtam kimutatni. A FID és a röpdében mért viselkedések közül az első fára leszállás latenciája is kapcsolatban állt a diszperzióval, ami arra utal, hogy populációnkban ezek a viselkedési bélyegek a diszperziós szindróma komponensei lehetnek, illetve az utóbbi eredmény azt is megerősíti, hogy a mesterséges környezetben mért viselkedéseknek van biológiai jelentősége. Tehát összességében eredményeim arra engednek következtetni, hogy a vizsgált populációban több szinten is jelen van a konzisztencia, azonban fontos felmérni a konzisztens viselkedési jellegekben feltételezhetően pszeudo-konzisztenciát generáló külső és belső tényezőket. Továbbá, ezek a viselkedési jellegek kapcsolatban állhatnak a diszperzióval és a fitnessen keresztül a populációdinamikával és így akár a mikroevolúciós folyamatokra is befolyást gyakorolhatnak.

Mivel a vizsgálatom korrelatív volt, nem vonhatok le egyértelmű következtetést a kapcsolatok ok-okozati irányáról, ezért az eredmények további diskussziójánál mindig törekedtem több lehetséges magyarázó mechanizmus leírására.

5.1. A viselkedési változók repetabilitása és a varianciájukat befolyásoló tényezők

Eredményeim alapján, a megfogási idő repetabilitása nullához közeli volt évek között és a szaporodási időszak különböző szakaszai között, azonban más viselkedési jellegekhez hasonló mértékben repetábilis volt napon belül (Bell et al. 2009). A megfogási idő jelentős napon belüli repetabilitása azt sugallja, hogy, bár rövid időkereten belül, de léteznek egyedi

stratégiák a menekülésben, melyek az egyed állapotához köthetők. Más fajokban (pl. a zebra-pintyben, *Taeniopygia guttata*) a sorrend, amelyben egy kutató megfogta a madarakat repetábilis volt öt héten belül ($R = 0,39$), de ezt a vizsgálatot fogságban tartott madarakon végezték (Birkhead et al. 1998). Mindenesetre a jelleg nullához közeli repetabilitása hosszabb időszakok között és a kapcsolata a testtömegben bekövetkező változásokkal azt mutatja, hogy a megfogási idő a vizsgált populációban meglehetősen labilis jelleg.

A röpdében mért viselkedéseknek is magasabb volt a repetabilitása kisebb időskálán, ahogy azt több más kutatásban is kimutatták már (Dingemanse et al. 2012b; Michelangeli et al. 2016; Riyahi et al. 2017). Az udvarlás alatt mért röpde negyedei közötti átlépések számának ugyan magas volt az évek közötti repetabilitása, de a nagyon széles konfidencia intervallum miatt ezt az eredményt fenntartásokkal kell kezelni. Az általános viselkedés nem volt repetábilis, valószínűleg a pánikos és lefagyó viselkedésű madarak alacsony száma miatt.

Így általánosságban eredményeim alátámasztják azokat a korábbi eredményeket, melyek szerint a viselkedéshez hasonló plasztikus jellegek repetabilitása csökken a mérések közötti időintervallum növekedésével (Bell et al. 2009; Wexler et al. 2016; Arvidsson et al. 2017; Zsebők et al. 2017). Néhány kutatás egyes viselkedési jellegek (például idegen környezetben mért ugrások és repülések száma, idegen tárgy jelenlétében mért evési latencia) esetében évek között is magas repetabilitást talált (Expósito-Granados et al. 2016; Krause et al. 2017; Thys et al. 2017). Azonban a vizsgált populációban rendszeresen alacsony repetabilitást mutattunk ki költési szezonok között számos viselkedési jellegben, többek között a menekülést kiváltó távolságban, az agresszióban, az idegen tárgy elkerülésben és az ének repertoárméretében (Garamszegi et al. 2015a; Jablonszky et al. 2017; Zsebők et al. 2017). A nagyobb időskálán jellemzően alacsony repetabilitás arra utal, hogy bár a madarak többé-kevésbé konzisztens taktikát alkalmaznak meneküléskor vagy ismeretlen környezetben, az mégis tartalmaz bizonyos mértékű plaszticitást lehetővé téve az egyedek számára, hogy a viselkedésüket a hosszabb időszakok alatti környezeti és egyeden belüli változásokhoz igazítsák. Eredményeim felhívják a figyelmet arra, hogy a konzisztens viselkedési jellegek vizsgálatakor több időablakot érdemes figyelembe venni a viselkedés konzisztenciájának megbízható megállapításához.

A vizsgált jellegek a konzisztencia mellett különböző külső és belső tényezőktől függő plaszticitást is mutattak, például az egyedeket nehezebb volt megfogni az udvarlási, mint a fiókanevelési szakaszban. Eredményeim arra engednek következtetni, hogy a szakaszok közti

változás kapcsolatban állhat a kondíció változásával, mivel az szintén csökkent a szakaszok között, és kimutattam, hogy az egyeden belüli csökkenés a megfogási időben párhuzamosan fordult elő a testtömegben történő egyeden belüli változással. A fiókanevelési időszakban a lecsökkent testtömeg a fiókák intenzív etetéséhez szükséges magasabb terhelésnek lehet a következménye. Az alacsonyabb tömeg rosszabb kondíciót jelölhet, ami rosszabb teljesítményhez vezet, de adaptív is lehet a nagy terhelés időszakában, mivel csökkenti a repülés költségét (Norberg 1981; Hillström 1995; Schmidt-Wellenburg et al. 2007). Eredményeim alapján a rossz kondíciójú madaraknak rosszabb a menekülési képessége. Valószínű, hogy az alacsonyabb tömeg leromlott fiziológiai vagy oxidatív állapotot jelöl, vagy a jobb kondícióban lévő madarak tovább el tudják viselni a ragadozó előli hatékony menekülés metabolikus költségeit jobb manőverezési képességük vagy kitartásuk miatt (Schwilch et al. 1996). Másik lehetséges magyarázat, hogy az egyedek edzettsége, mely a költőterületre való megérkezés után lehet a legmagasabb, okozza a menekülési képességbeli változásokat. Az edzettséget nem tudtam mérni, így ennek a magyarázatnak az igazolása további vizsgálatokat kíván. Fennállhat a tapasztalat potenciálisan zavaró hatása (Ydenberg and Dill 1986; Walker et al. 2006), mivel a madarak már megtapasztalták az ember általi megfogást a fiókanevelési időszakra, és megtanulták, hogy nem társul hozzá komoly kockázat. Azonban nem valószínű, hogy a madarak már egy alkalom után hozzászoktak a megfogáshoz. Továbbá nem volt különbség az első és második évi mérés között az egyedek megfogási idejének tekintetében, és a méréssel való tapasztalat sem magyarázott szignifikáns mennyiségű varianciát a megfogási időben.

A röpdeben mért viselkedési jellegetek tekintve a röpde negyedei közötti átlépések száma alacsonyabb volt a fiókanevelési időszakban, mint udvarlás alatt, míg nem volt hasonló kapcsolat a leszállási latencia és az időszakok között. Habár találtam egy tendenciát, miszerint a madarak később szálltak le a fiókanevelési időszakban a dátum növekedésével. Az előbbi eredmény lehetséges magyarázata, hogy a fiókák etetése miatti megnövekedett munkamennyiség hatására romlik a kondíció és így a madarak általános aktivitása is csökken, csakúgy, mint a menekülési képességük. Azonban az új környezetben mutatott viselkedés hasonló mérőszámaival kapcsolatban más kutatások azt találták, hogy az ágak közötti repülések és az ágakon való ugrások száma alacsonyabb a költési szezon elején mint a végén széncinegékben (Dingemanse et al. 2002) vagy a meglátogatott tárgyak és a repülések száma hasonló két tavaszi mérés között seregélyekben (*Sturnus vulgaris*) (Thys et al. 2017). Lehetséges magyarázat ezekre a különbségekre valószínűleg a fajok különböző ökológiájában

(pl.: vonuló vagy állandó, eltérő táplálkozási szokások) keresendő, és az is fontos tényező lehet, hogy a seregélyek a vizsgálat során fogságban voltak tartva.

A korábban már repetábilis viselkedési jellegként leírt FID (Garamszegi et al. 2015a) és a kor között szignifikáns pozitív kapcsolat volt, az egyéves madaraknak kisebb volt a FID-je, mint az idősebbeknek. Az eddigi vizsgálatokban különböző mértékű és irányú kapcsolatot találtak a ragadozó-elkerülő viselkedés és a kor között. Tücskökben (*Gryllus campestris*, *Teleogryllus oceanicus*) a merészség korral nő (Fisher et al. 2015; Moschilla et al. 2018), míg két, vándor albatroszokkal (*Diomedea exulans*), illetve állszíjas pingvinekkel (*Pygoscelis antarctica*) végzett kutatásban kisebb mértékű ragadozó-elkerülő viselkedést találtak a juvenilisekben (Martín et al. 2006; Patrick et al. 2013). A mi örvös légykapó populációinkban a territoriális agresszió során mutatott támadási latencia is rövidebb az egyévesekben, ami szintén lehet a rizikóvállaló viselkedés egy formája (Garamszegi et al. 2006). A tapasztalat szerepet játszhat ebben a jelenségben, mivel sok taxonban ismert, hogy megváltoztatja a viselkedést (Bell and Stamps 2004; DiRienzo et al. 2012; Zimmer et al. 2013). Azonban az adataim között nem volt különbség a FID mérésével kapcsolatos procedúrákban már részt vett és a még tapasztalatlan adult madarak között. A tapasztalat és a ragadozó-elkerülő viselkedés kapcsolatát részletesebben vizsgáló kutatás ugyanebben a populációban azt mutatta ki, hogy sem a korábbi fészekpredáció, sem az emberi megfogás nem befolyásolta a FID-et (Krenhardt et al. 2016). Egy másik lehetséges magyarázat, hogy a kor kategóriák különböző reziduális szaporodási értéke befolyásolja a ragadozó-elkerülő viselkedést, vagyis az a korcsoport, amelynek még több lehetősége van a szaporodásra, kevesebb rizikót fog vállalni (Wolf et al. 2007). Tücsköknél azt találták, hogy a fiatalabb egyedek, amelyek a jövőben még több alkalommal tudnak szaporodni, ténylegesen óvatosabb viselkedést mutattak (Moschilla et al. 2018). De mivel mi fordított mintázatot találtunk, ez a magyarázat a mi populációinkra akkor lehetne érvényes, ha az egyéves madaraknak kisebb lenne a túlélési esélye, mint az idősebbeknek, de erre nincs bizonyíték (Gustafsson and Pärt 1990). Azonban lehetséges, hogy az egyéves, tapasztalatlan egyedek kevésbé kerülhetik el a ragadozókat és/vagy agresszívabbnak kell lenniük ahhoz, hogy megszerezzék és megtartsák a forrásokat, mint a tapasztaltabb, idősebb madaraknak (Szász et al., elfogadott kézirat). Mindenesetre a kor jelentős befolyásoló tényező lehet a ragadozó-elkerülő viselkedés tekintetében, amelyet figyelembe kell venni a későbbi vizsgálatokban.

Egy másik tényező, mely az eredményeim alapján befolyásolhatta a ragadozó-elkerülő viselkedést, a menekülési képesség. Bár nem találtam szignifikáns összefüggést a ragadozó-

elkerülő viselkedés és a megfogási idő között a teljes adatbázisban, az egyéves madarak között a potenciális ragadozót magukhoz közelebb engedő egyedek voltak azok, akiket nehezebb volt a röpdében megfogni. Ez az eredmény utalhat arra, hogy a jobb menekülési képességű egyedek nem menekülnek el, amíg a veszély nincs igazán közel, valószínűleg mert tisztában vannak képességeikkel, amelyek tovább teszik lehetővé számukra a menekülés költségének elkerülését, mint gyengébb képességű fajtársaiknak (Lima and Dill 1990; Witter et al. 1994; Nebel and Ydenberg 2005). Azonban az általánosan gyenge kapcsolat a FID és a megfogási idő között az adataimban óvatos interpretációt enged csak meg és további vizsgálatok szükségességére hívja fel a figyelmet, melyekben több egyed szerepel és más lehetséges zavaró változókat is figyelembe vesznek.

A korábban említett kapcsolat a FID és a kor között segíthet megérteni a korszpecifikus kapcsolatot a FID és a menekülési képesség között. Fontos vonzata a korszpecifikus ragadozó-elkerülő viselkedésnek az, hogy ennek lecsökkenő mértéke az idősebb madarakban a FID és a menekülési képesség közti kapcsolat megszűnéséhez vezethet. Valószínűleg az adult madaraknak olyan hosszú a FID-je, hogy a menekülési képességnek már nincs szerepe a jelleg varianciájának ilyen magas tartományában. Tehát biztonságosan el tudnak menekülni úgy is, hogy nem használják ki a teljes menekülési potenciáljukat, mivel a ragadozó ilyenkor még messze van. Azonban a menekülési képesség fontos lesz az egyéves madarakban, akik szisztematikusan közelebb engedik magukhoz a ragadozót.

Nem találtam szignifikáns kapcsolatot a menekülési képesség és a fiókaneveléskor légi ragadozó modellre adott válasszal mért ragadozó-elkerülő viselkedés között, ami megmagyarázható lehet a különböző típusú predátorral (Ellis-Felege et al. 2013) és az eltérő kontextussal. A madarak valószínűleg más stratégiát alkalmaznak földi, négy lábú ragadozó előli meneküléskor, ami elől feltételezhetően könnyen elrepülhetnek, mint ragadozó madárral szemben. Illetve az is fontos szempont lehet, hogy az adott ragadozó a fiókákra vagy a felnőtt madarakra jelent-e nagyobb veszélyt (Colombelli-Négrel et al. 2010). Azonban a limitált mintaelemszám miatt ez a mintázat is további vizsgálatra szorul. Az alacsony mintaelemszám mellett az is lehetett az oka az összefüggés hiányának, hogy a szülők viselkedését nagyban befolyásolta a párjuk viselkedése és a fészekalj minősége. Ezért ebben az időszakban a szülőpár két tagját egymástól függetlenül érdemes vizsgálni, amit például a röpdében mért viselkedési változókkal lehetne elérni, bár ebben az esetben sem lehet teljesen kizárni a közös környezet hatását.

5.2. Viselkedési szindrómák

A madarak territóriumán, illetve a röpdében mért viselkedési változók a mérés kontextusának megfelelően váltak szét két csoportra. Ez alapján, úgy tűnik, hogy a viselkedések pszeudo-szindrómákat alkotnak egymással, melyek a mérési körülmények hasonlósága miatt alakulnak ki (Avilés et al. 2014). Tehát, például az agresszió és a FID nem azért állnak kapcsolatban egymással, mert az alapvetően agresszívabb madarak kevésbé kerülnek el a ragadozókat, hanem mert a madár hasonlóképpen fektetett be ezekben a viselkedésekbe adott territóriumon, adott időpontban. Vagyis a viselkedések, és főként a viselkedések közötti kapcsolatok interpretációjakor fontos figyelembe vennünk a pontos kontextust, amelyben a viselkedéseket mérték, illetve lehetőség szerint kontrollálni ezeket a hatásokra (Nakagawa and Schielzeth 2010; Carter et al. 2013). Azonban a röpde negyedei közötti átlépések száma és az ágra ülések relatív száma közötti pozitív korreláció kivételével a szignifikáns korrelációk nagysága is csak 0,21-0,35 között volt, tehát indokolt volt ezeknek a változóknak a további önálló elemzése.

5.3. A FID és az életmenet jellemzők közötti szindróma

A következő évben visszatérő madaraknak több gyűrűzött utódjuk volt, és a ragadozót kevésbé elkerülő egyedeknek kevesebb esélye volt a túlélésre. Azonban csak gyenge negatív kapcsolatot találtam a ragadozó-elkerülő viselkedés és a gyűrűzött fiókák száma között. Ezek a kapcsolatok nem változtak meg számottevően akkor sem, amikor kontrolláltam a testméretre és a kondícióra, ami valós szindrómára és nem pszeudo-szindrómára utal. Ezek az eredmények csak részben támogatják a POLS hipotézis általános predikcióit. Egyrészt, a ragadozó-elkerülő viselkedés és a következő évi túlélés közötti pozitív kapcsolatra vonatkozó eredmény a fent említett hipotézis mellett szól. Másrészt, a tény, hogy a következő évi túlélés és a jelen szaporodási befektetés pozitív kapcsolatban álltak egymással, ellentmond a trade-off-okon alapuló POLS hipotézis predikcióinak. A modell, amely azt a szcenáriót írta le, hogy egyetlen látens jelleg felelős a három vizsgált változó kapcsolatáért, a két leg támogatottabb modell között volt, azonban a rendelkezésre álló adatokkal nem tudtam meggyőzően elfogadni vagy elutasítani ezt a lehetőséget.

Nem találtam trade-off jelenlétére utaló bizonyítékot, ami a POLS struktúrát generáló általánosan elfogadott kulcsmechanizmus (Réale et al. 2007), mivel a következő évi túlélés

gyenge pozitív kapcsolatban állt a jelen szaporodási befektetéssel a kutatásomban. Ennek a kapcsolatnak az erőssége hasonló a populációnkban az egy évre eső átlagos rekruta szám és a szaporodási élethossz közötti korrelációhoz ($r_{sp} = 0,142$; Herényi et al. 2012). Lehetséges magyarázat erre a mintázatra, hogy az egyed minősége, vagy az egyed által megszerzett források mennyisége elfedi az életmenet trade-off-ot (van Noordwijk and de Jong 1986). Ezenkívül, eredményeim összhangban állhatnak a „having it all” hipotézissel (Johnston et al. 2006), és az „ezüstkanál” hatással, melyek szerint a jó körülmények között nevelkedő egyedek nagyobb sikert érhetnek el későbbi életük során (Grafen 1988; Briga et al. 2017; Han and Dingemans 2017). Továbbá, költöző és territoriális állatokban a hamarabb érkező egyedek jobb territóriumokat foglalhatnak el, és így egyszerre érhetnek el magasabb szaporodási sikert és lehet nagyobb esélyük a túlélésre, illetve feltehetően többet is fektetnek be a territóriumvédelembe (Lundberg et al. 1981; Wiggins et al. 1994; Kokko 1999; Scales et al. 2013). Azonban ebben az esetben az utóbbi magyarázat valószínűtlen, mivel kontrolláltam az érkezési dátum hatására, és ennek a változónak csak kis hatása volt a válaszváltozóra (Jablonszky et al. 2018). Ezenkívül a túlélési valószínűség, illetve a diszperzió vagy a permanens emigráció hatása nem különíthető el teljesen a túlélés közelítésére használt becslésemtől (visszafogási valószínűség a következő évben). Az élőhelyválasztás például korrelál az előző évi szaporodási sikerrel (Pärt and Gustafsson 1989; Doligez et al. 1999). Ennek megfelelően, a differenciális diszperzió is lehet az oka a megfigyelt pozitív kapcsolatnak a következő évi túlélés és a jelen szaporodási befektetés között, mivel azok a madarak jöttek vissza a következő évben, amelyeknek sikeres volt a szaporodása az előző évben. Azonban a mi populációnkban az emigráció valószínűleg kicsi, mivel a telepek közti mozgás ritka, és a diszperziós távolságok kicsik (Pärt 1990; Könczey et al. 1992; Garamszegi et al. 2004a).

A trade-off által megalapozott általános POLS hiánya (nem találtam kapcsolatot az összes vizsgált változó között) a vizsgált populációban hasonló más kutatások eredményeihez (Klunen et al. 2014; Royauté et al. 2015; Závorka et al. 2015). Ezekben a munkákban arra a következtetésre jutottak, hogy a jellegek korrelációjára nagy befolyással bíró környezeti tényezők heterogenitása miatt nem találtak a jellegek közti kapcsolatokat mediáló POLS-t (Závorka et al. 2015; Jäger et al. 2017; Royauté et al. 2018). Ez lehet a helyzet az én kutatásomban is (Török et al. 2004; Hegyi et al. 2013). Ezt a forgatókönyvet az elemzések második lépésével szerettem volna modellezni, amelyben kontrolláltam a kondícióra. Azonban lehetséges, hogy a környezet által okozott heterogenitás egy része nem érhető tetten

sem a kondícióban, sem a többi kontrollváltozóban, így nem kontrolláltam rájuk a statisztikai modellekben. Ennélfogva nem zárhatom ki azt az eshetőséget, hogy a szindróma csak bizonyos környezeti körülmények között jelenik meg (Bell 2005; Dingemanse et al. 2007), vagyis pszeudo-szindróma, de nem tudtam ezt a lehetőséget tovább vizsgálni a rendelkezésre álló adatokkal. Meg kell említenem azt is, hogy az eredményül kapott hatásnagyságok viszonylag alacsonyak, így a nagy mintaelemszám és a majdnem 10 éves terepmunka ellenére csak óvatosan interpretálhatóak. Továbbá, hogy ha meg tudtuk volna fogni az összes madarat, a legfélényebbeket is, a korrelációk erősebbek lehettek volna. Eredményeim mindazonáltal azt sugallják, hogy legalább egy alternatív ok-okozati mechanizmus (és nem szükségszerűen a jelen és jövő szaporodási érték közti trade-off) egyformán valószínű, hogy közvetítő szerepet játszik a mért jellegek közti kapcsolatokban. Ennek ellenére nem tudom elutasítani sem a POLS hipotézist, mivel a trade-off-on kívül más mechanizmusok, például a korrelált szelekció és a gén pleiotrópia is létrehozhatnak fenotípusos jellegek között olyan kapcsolatokat, melyek megfelelnek a POLS hipotézis kritériumainak (Sinervo and Svensson 2002; Sih et al. 2004b). Nem zárhatjuk ki azt a lehetőséget sem, hogy más viselkedési jellegek vesznek részt a POLS-ban, vagy hogy nem vizsgált életmenet jellemzők (pl.: következő évi utódszám) felelősek a jelen és jövőbeli szaporodási érték közti trade-off-ért a populációnkban, és ezeket a trade-off-okat nem sikerült azonosítani a kutatásom során.

Gyenge pozitív kapcsolatot találtam a FID és a következő évi túlélés között az adataimban, ami azt jelzi, hogy a ragadozót inkább elkerülő madarak (a magasabb FID-del rendelkezők) nagyobb valószínűséggel térnek vissza a következő évben, mint a ragadozót közelebb engedő egyedek. Ez azért is érdekes, mert a túlélési valószínűség, melynek egy évben egy értéke van, magasabb hierarchikus szerveződési szintet képvisel, mint a többször kifejeződő FID, melynek ráadásul viszonylag alacsony az éven belüli repetabilitása (Garamszegi et al. 2015a). Eredményeim alapján úgy tűnik, hogy az óvatosabb madarak többet fektetnek a túlélésbe, vagy a magasabb jövőbeli kilátásokkal rendelkező madarak óvatosabbak. Ez a mintázat megegyezik egy korábbi metaanalízis eredményével, amely azt mutatta ki, hogy a hímek ragadozó-elkerülő viselkedése kapcsolatban állhat a magasabb túléléssel ($r = 0,11$; Smith and Blumstein 2008). A ragadozó-elkerülő viselkedés nem csak a jelen és jövőbeli szaporodási érték közti trade-off miatt állhat pozitív kapcsolatban a következő évi túléléssel, hanem más trade-off, például a növekedés és a mortalitás közötti (Stamps 2007), által vezérelt mechanizmuson keresztül. Vagy kapcsolat jöhet köztük létre

parazita, illetve predációs kockázat által okozott szelekció révén is, ha a ragadozót kevésbé elkerülő egyedek nagyobb valószínűséggel esnek predáció áldozatául vagy fertőződnek meg parazitákkal és így a túlélési valószínűségük alacsonyabb lesz (Sinervo and Svensson 2002; Wolf et al. 2007; Møller 2008; Barber and Dingemanse 2010). Ha azonban a diszperzió kapcsolatban áll a ragadozó-elkerülő viselkedéssel, ahogy halakban kimutatták (Cote et al. 2013) és ahogy nagyobb skálán történő diszperzió esetén én is igazoltam, eredményeim torzítottak lehetnek, ha a ragadozókat kevésbé elkerülő egyedek messzebb vándorolnak el és nem tudjuk lemérni őket.

Kevés bizonyítékot találtam a ragadozó-elkerülő viselkedés és a jelen szaporodási befektetés közötti kapcsolatra. Ennek a kapcsolatnak a nagysága hasonló volt a fent említett metaanalízisben ($r = -0,10$; Smith and Blumstein 2008) és füsti fecskékben (*Hirundo rustica*) találtakhoz ($r = -0,13$; Møller 2014), és kicsit alacsonyabb, mint a madarak egy filogenetikai analízisében (Møller and Garamszegi 2012). Szakirodalmi adatok alapján a szaporodási siker általában csökken a ragadozó-elkerülő viselkedéssel (lásd még: Colléter and Brown 2011; Patterson and Schulte-Hostedde 2011), de néha a közepes szintű ragadozó-elkerülő viselkedés vezet a legmagasabb sikerhez (de Jong et al. 2013), míg más kutatásokban nem találtak ilyen kapcsolatokat (Cote et al. 2008; Brent et al. 2014). Valószínű, hogy a vizsgált fajban főleg a tojó tulajdonságai (pl.: kor és kondíció a tojásrakás megkezdésének idején és fészekaljméreten keresztül, (Lundberg and Alatalo 1992) vagy a viselkedési típus (Dingemanse et al. 2004)) határozzák meg a fiókák számát. Vagy, mivel kölcsönös párválasztásuk és kétszülős gondozási rendszerük van, a pár kombinált viselkedési fenotípusa (ami valószínűleg befolyásolja a pár kooperációját (Schuett et al. 2011; David et al. 2015)) befolyásolja az utódok számát, amelyben a hím viselkedésének kicsi és valószínűleg detektálhatatlan szerepe van.

Kutatásomban tehát konzisztenciát találtam a viselkedés és az életmenet közötti szinten, pontosabban a ragadozó-elkerülő viselkedés, a következő évi túlélés és a jelen szaporodási befektetés között. Ezek az összefüggések, illetve korábbi kutatások eredményei felhívják a figyelmet a ragadozó-elkerülő viselkedés és az életmenet közötti kapcsolat jelentőségére (Réale et al. 2010; Møller and Garamszegi 2012). Ez a kapcsolat többek között úgy alakulhat ki, hogy a ragadozót jobban elkerülő egyedekre direkt szelekció hat a mortalitáson vagy a fekunditáson keresztül, vagy más környezetben telepedhetnek meg, mint kevésbé óvatos társaik, és az ehhez az eltérő környezethez tartozó eltérő szelekciós nyomás hat rájuk (Wolf and Weissing 2012; Dubois and Giraldeau 2014). Ezeknek a kapcsolatoknak

jelentős hatása lehet a populáció evolválódó képességére is (Wolf and Weissing 2012). A jelen lévő variancia elősegíti a gyors adaptációt a környezeti változásokhoz, és így az evolúció sebességét megnövelheti (Barrett and Schluter 2008). Azonban a konzisztens jellegek közti korrelációk gátolhatják az evolúciót és megakadályozhatják az adott környezetben lehetséges legmagasabb fitness elérését (Sih et al. 2004b).

A testtömeget és a testhosszt is tartalmazó SEM eredménye nagyon hasonló volt az ezek hatására nem kontrolláló modellhez, ami arra utal, hogy nem kondíció által generált pszeudo-szindrómával állunk szemben. Azonban, ha a „having it all”, ezüstkanál vagy az állapotfüggő biztonság hipotézisek igazak az adataimra (amit jelez a pozitív kapcsolat a következő évi túlélés és a szaporodási befektetés között), akkor lehetséges, hogy a testméret és a kondíció helyett más faktorok befolyásolják az egyedi minőség aspektusait vagy az egyed által megszerzett források mennyiségét, amelyek elfedik a trade-off-ot az életmenet változók között. Például, a megszerzett források mennyisége a territórium minőségéhez, a tapasztalathoz, vagy az egyed kognitív képességeihez (Cole et al. 2012; Sih and Del Giudice 2012) kötődhet, amellett, hogy a fiókakori környezet és a szülők befektetése is meghatározó lehet. Lehetséges, hogy egy jó territóriummal rendelkező hím megengedheti magának, hogy több utódot neveljen fel, és még így is nagyobb lesz a túlélési valószínűsége. Az állapotfüggő biztonság hipotézisnek megfelelően (Luttbeg and Sih 2010) azt várhatnánk, hogy a jobb minőségű (magasabb túlélési valószínűségű és több utóddal rendelkező) madarak kevésbé kerülnek el a ragadozót, aminek bizonyítékait meg is találtak más rendszerekben (Godin and Davis 1995; Réale et al. 2009), de ami ellentétes az eredményeimmel. Azonban az is lehetséges, hogy a megszerzett készletek közti különbség okozta hatás csak az életmenet jellegek közötti kapcsolatban manifesztálódik, de nem befolyásolja a ragadozó-elkerülő viselkedéssel való kapcsolatot. Tehát, a jó minőségű egyedeknek nem szükséges a ragadozó jelenlétében tovább folytatni az aktuális tevékenységét ahhoz, hogy megszerezzék és megtartsák a forrásokat, és mégis több utódot nevelhetnek fel és nagyobb lesz a túlélési valószínűségük. Meg kell jegyezni, hogy egy egyedi kondíció által vezérelt mechanizmus megléte még nem utasítja el feltétlenül a trade-off-on alapuló hipotézist. Továbbra is lehetséges magyarázat marad, hogy a megszerzett készletek mennyisége zavaró tényező, amely elfedi a trade-off-ot a jelen és jövőbeli szaporodási érték között (van Noordwijk and de Jong 1986; Chapman and Partridge 1996; Marden et al. 2003).

A vizsgált változók közötti kapcsolatokat évek között tanulmányozva megállapítottam, hogy ezek az összefüggések kis éves variabilitást mutatnak, de alacsonyak. A legerősebb

összefüggés a túlélés és a jelen szaporodási befektetés közötti pozitív kapcsolat volt, de ez sem érte el a szignifikáns szintet. A ragadozó-elkerülő viselkedés kapcsolata a túléléssel, illetve a szaporodási befektetéssel ennél is alacsonyabb volt, de csak az utóbbiban találtam 37%-os heterogenitást, azonban ez sem volt szignifikánsan elkülöníthető a 0-tól. Ugyan a FID, a túlélés és a szaporodási befektetés közötti kapcsolatok nem mutattak évek közötti heterogenitást, ez a kis mintaelemszám következménye is lehet, így érdekes lenne megvizsgálni, hogy milyen környezeti tényezők befolyásolják a viselkedést és az életmenet jellemzőket, és az ezek közötti kapcsolatokat (Dingemanse et al. 2004; Závorka et al. 2015). Hosszútávú vonuló madárként az örvös légykapó még inkább érzékeny a környezeti hatásokra, melyekkel költőterületén a szaporodási szezon során találkozik, mivel kevesebb ideje van a szaporodásra. A környezeti tényezők változásainak hatásaival kapcsolatban jelenleg is folyik a kutatás a kutatócsoportunkban. Az egyik ilyen lehetséges tényező a predációs nyomás, mely nagyon megemelkedett 2009-ben, de szerencsére mérséklődött az utóbbi években. A FID és a következő évi túlélés közötti kapcsolat erőssége korrelált az előző évben predált fészkek százalékával ($r_{sp} = 0,766$), ami arra utal, hogy a predációs nyomás valóban befolyásolhatja a ragadozó-elkerülő viselkedés és az életmenet kapcsolatát a populációnkban. Az általánosan alacsony heterogenitás azonban arra utal, hogy minden évben egy közös hatás áll a kapcsolatok háttérében, alátámasztva a POLS hipotézist.

Fenti eredményeim alapján a vizsgált örvös légykapó populációban konzisztens szindróma van a ragadozó elkerülés és az életmenet között. Ezt támasztja alá, hogy nem találtam sem kondíciófüggést, sem szignifikáns mértékű évek közötti heterogenitást a szindrómát alkotó korrelációkban, amelyek pszeudo-szindrómára utaltak volna. Azonban a fentebb felsorolt számos mechanizmus között, melyek az egyes változók közötti összefüggéseket okozhatták, több olyan is szerepel, mely a környezet vagy az egyedi kondíció egyedek közötti különbségén alapul, tehát nem zárható ki a pszeudo-konzisztencia jelenléte sem.

5.4. A konzisztens viselkedések és a diszperzió közötti szindróma

A FID és a röpdében mért leszállási latencia esetében is összefüggést mutattam ki a diszperzióval. A diszperziós státusz és a FID között szignifikáns kapcsolatot találtam, a rezidens madarak messzebről elkerülték a potenciális ragadozót. Ez az eredmény egybecseng más vizsgálatok eredményével (Cote et al. 2011; Myles-Gonzalez et al. 2015). Tehát

valószínűnek tűnik, hogy a potenciális ragadozó közelítésekor később menekülő egyedek a diszperzió során messzebbre hatolhatnak a lehetséges veszélyek ellenére, melyeket az ismeretlen területek rejthetnek. Mind a diszperziós státusz, mind a diszperziós távolság kapcsolatban állt a bináris leszállási latenciával. Úgy tűnt, a kutatási területen gyűrűzött madarak hamarabb szállnak le valamelyik fára a röpdében, mint a gyűrűzési adatok alapján immigránsnak tekinthető egyedek. Ez a mintázat arra utal, hogy a helyi madarak több rizikót vállalnak ebben a kontextusban, például azért, mert a hamarabb leszálló madarak jobban ragaszkodnak a populációhoz, ahol születtek, mint az óvatosabb madarak. A költési távolsággal kapcsolatos eredmények is hasonló tendenciát mutattak: a korábban leszálló madarak területhűbbek voltak, mint az új környezetben várható veszélyekre érzékenyebben reagáló egyedek. Valószínű, hogy a rezidens madarak nem azért szálltak le hamarabb, mert már hozzászoktak a viselkedési teszthez, mivel a röpdében való mérésrel kapcsolatos tapasztalat nem befolyásolta a viselkedési bélyegeket. Ennek ellenére, a gyűrűzési protokollal és az emberi jelenléttel való tapasztalat befolyásolhatta a rezidens madarak viselkedését és erre a zavaró hatásra nem tudtam kontrollálni. Illetve az is lehetséges magyarázat lehet, hogy a röpdében később leszálló madarakat nem sikerült korábban megfogni, és így az immigráns kategóriába kerültek, azonban ennek ellentmond, hogy a rövidebb FID-del rendelkező, jobban csapdázható (Garamszegi et al. 2009) egyedek voltak az immigránsok.

Tehát a FID és a diszperziós státusz közötti kapcsolat épp ellentétes azzal, amit az új környezetben mért viselkedés ragadozó-elkerülő viselkedésnek tartott komponensével, az első fára leszállás latenciájával kapcsolatban találtam. A két eredményem közti látszólagos ellentmondás magyarázata lehet, hogy a különböző kontextusban mért ragadozó-elkerülő viselkedések valójában mást fejeznek ki. Ezt támasztja alá az is, hogy a két viselkedési változó között nem volt összefüggés (9. ábra). Továbbá zöldikékben (*Carduelis chloris*) sem találtak korrelációt különböző, de egyaránt valamilyen veszélyt kifejező kontextusban mért viselkedési jellegek között (Sepp et al. 2014). Kutatócsoportunkban jelenleg is folyik a kutatás részben más viselkedési változók bevonásával a viselkedési szindrómával kapcsolatban, mely azt tárta fel, hogy az egyes viselkedési bélyegek közötti kapcsolatokat a mérés körülményei és nem a kutatók által feltételezett tengelyek (pl.: rizikóvállalás, agresszió) határozzák meg (Markó et al. publikálatlan eredmények). Azonban meg kell említeni, hogy a FID csak a diszperziós státusszal állt kapcsolatban, és ezt az eredményt torzíthatta a kor és a FID közötti kapcsolat, mert bár a modellben a korra standardizált FID értékeket használtam, a nyers adatok között a diszperziós státusz és a kor korrelációja magas volt. Illetve azt is meg

kell említeni, hogy mindkét ragadozó-elkerülő viselkedésnek tekinthető változó és a diszperziós státusz közötti összefüggést befolyásolhatta a madarak tapasztalata a kutatási területtel és a kutatókkal.

Szécinegével végzett kutatások szintén találtak kapcsolatot a diszperziós távolság és az ismeretlen környezetben mutatott viselkedés között, pontosabban az immigráns és a nagyobb diszperzióval jellemezhető madarak gyorsabban derítették fel az új környezetet (Dingemanse et al. 2003; Quinn et al. 2011) és ez a kapcsolat genetikai szinten is jelen volt (Korsten et al. 2013). Hasonló összefüggést találtak halakban és emlősökben is (Rasmussen and Belk 2012; Cooper et al. 2017). Ezek az eredmények látszólag ellentmondanak az én eredményeimnek, de nagy különbségek vannak az egyes kutatások módszerei között, amiket szintén figyelembe kell venni. Például a szécinegékkel végzett vizsgálatok a születési évben mérték a diszperziót, és mindegyik kutatás máshogy mérte a viselkedést, mint a jelen kutatás. Lehetséges magyarázat az eredmények közötti minőségi különbségekre, hogy a területhűség előnyös az örvös légykapónál mindkét ivarban, valószínűleg azért, mert a helyismeret megkönnyíti a jó költőterületek megtalálását (Pärt and Gustafsson 1989; Pärt 1990, 1991, 1994). Bár a filopatria előnyösnek tűnik szécinegékénél is (van Overveld et al. 2015), a fenti érvelés érvényes marad, mivel a vonuló örvös légykapó költési szezonjának rövidege megnövelheti a gyors és sikeres költőhelyfoglalás nyereségét ebben a fajban. Egy másik különbség az örvös légykapóval és szécinegével kapott eredmények között, hogy az utóbbi fajban találtak ivarok közti különbségeket az ismeretlen környezetben mutatott viselkedés és a diszperzió között (van Overveld et al. 2014), míg az ivarnak csak marginális hatása volt a viselkedési jellegekre az én kutatásomban és az interakció sem volt szignifikáns.

Mindenesetre a fő mintázat fajok közötti különbözősége rávilágít arra, hogy a hasonló tesztszituációban mért változók relevanciája fajspecifikus lehet. A fajspecifikusság az élőhely preferencia, illetve a táplálékszerzésbeli különbségek miatt jöhet létre, és eredményeként az ugyanúgy mért viselkedési jellegeknek (pl.: mozgások száma / aktivitás) különböző lehet a biológiai értelme. Például a szécinege (*Parus major*) esetében a meglátogatott fák vagy ágak száma (ugrások és repülések száma) (Dingemanse et al. 2002; Nicolaus et al. 2015; Riyahi et al. 2017) releváns lehet az új környezetben való viselkedés szempontjából, mivel általában ágakon és ágak között ugrálva keresik a táplálékukat, viszont kisebb jelentősége lehet például az általam vizsgált örvös légykapónál, ami leginkább repülő rovarokkal táplálkozik.

A standard, idegen környezetben mért jellegek biológiai jelentősége megkérdőjelezhető, mivel a kísérletes szituáció gyakran mesterséges stresszorok (korlátozott

tér, mesterséges tárgyak) hatásának teszi ki az egyedeket, amikkel valószínűleg nem találkoznak a természetben. Ezért valószínű, hogy az ilyen idegen környezetben végzett teszt során megfigyelhető viselkedési mintázat a viselkedés természetes tartományának határesetét tükrözi (Niemelä and Dingemans 2014; McCowan et al. 2015). A standard, idegen környezetben mért viselkedések biológiai jelentőségének megállapítására jó módszer, ha kapcsolatot tárunk fel olyan változókkal, melyek a tényleges, természetben mutatott viselkedést tükrözik. Például a költési diszperzió ökológiailag releváns és mérhető megnyilvánulása annak, hogy az egyedek általában hogyan viselkednek új környezetben. Egy ismeretlen környezet felderítésére nagyobb hajlandóságot mutató egyedeknek több esélye van a környezet nagyobb hányadával kapcsolatba kerülni, így inkább találhatnak új, megfelelő élőhelyet és ennek eredményeként távolabbra eljuthatnak a diszperzió során, mint a hasonló helyzetben kevésbé aktív egyedek (Herborn et al. 2010; van Overveld et al. 2011; Liebl and Martin 2012; Aplin et al. 2014). Ezért az az eredményem, hogy egy standard környezetben mért viselkedési bélyeg összefüggött egy ökológiailag releváns bélyeggel különböző térbeli skálákon, alátámasztja ennek a viselkedésnek a biológiai relevanciáját.

5.5. Konklúzió

Dolgozatom összefoglalásaként elmondható, hogy vadon élő populációban is kimutatható konzisztencia különböző szinteken, úgymint az egyes viselkedési változók szintjén, viselkedési változók közötti, illetve a viselkedés és az életmenet, valamint ökológiai folyamatok közötti szindrómában is, és a rizikóvállalás több szinten is potenciális belső háttértényező lehet, amely a konzisztenciát generálja. A viselkedési konzisztencia vizsgálata során célszerű különböző méretű időintervallumokat figyelembe véve ismételni a méréseket, mivel ezek között eltérhet a konzisztencia mértéke. Fontos felmérni a fajspecifikus tényezőket is, melyek befolyásolhatják a repetabilitás becslését. Eredményeim felhívják a figyelmet arra, hogy a konzisztens viselkedési jellegek mérésekor figyelembe kell venni a mérés pontos kontextusát, mely pseudo-szindrómát generálhat és nehezítheti a viselkedési jellegek közötti korrelációk interpretációját (Carter et al. 2013), illetve hogy a hasonló stimulusra (itt lehetséges veszélyre) adott viselkedési reakciók a viselkedések mérésének pontos kontextusától függően más ökológiai jelentőséggel bírhatnak.

6. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőmnek a sok segítséget, tanácsot, ötletet, bátorítást. Köszönöm a konzisztens viselkedéssel foglalkozó csoport minden tagjának, hogy segítettek az adatgyűjtésben, de még inkább hálával tartozom tanácsaikért és támogatásukért. Köszönöm az ELTE Viselkedésökológiai csoport tagjainak a dolgozatom alapjául szolgáló terepi adatok gyűjtésében és rendezésében nyújtott segítséget.

Köszönöm a Pilisi Parkerdő Zrt-nek és a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatal (K-75618, K-101611, K-105517, K-115970, K-129215) és a spanyol Ministry of Economy and Competitiveness (CGL2015-70639-P) pályázatainak, hogy lehetővé tették a kutatást.

Köszönöm családomnak a támogatást. Ikertestvéremnek a belső címlapon látható rajz elkészítését is köszönöm.

7. Irodalomjegyzék

- Abbey-Lee RN, Mathot KJ, Dingemanse NJ (2016) Behavioral and morphological responses to perceived predation risk: a field experiment in passerines. *Behav Ecol* 27:857-864
- Alatalo RV, Lundberg A (1986) Heritability and selection on tarsus length in the Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Evolution* 40:574-583
- Andersson MS, Gustafsson L (1995) Glycosylated hemoglobin - a new measure of condition in birds. *Proc R Soc Lond B* 260:299-303
- Aplin LM, Farine DR, Mann RP, Sheldon BC (2014) Individual-level personality influences social foraging and collective behaviour in wild birds. *Proc R Soc Lond B* 281
- Ariyomo TO, Carter M, Watt PJ (2013) Heritability of boldness and aggressiveness in the zebrafish. *Behav Genet* 43:161-167
- Arnold KE, Larcombe SD, Ducaroir L, Alexander L (2010) Antioxidant status, flight performance and sexual signalling in wild-type parrots. *Behav Ecol Sociobiol* 64:1857-1866
- Arvidsson LK, Adriaensen F, van Dongen S, De Stobbeleere N, Matthysen E (2017) Exploration behaviour in a different light: testing cross-context consistency of a common personality trait. *Anim Behav* 123:151-158
- Avilés JM, Bootello EM, Molina-Morales M, Martínez J (2014) The multidimensionality of behavioural defences against brood parasites: evidence for a behavioural syndrome in magpies? *Behav Ecol Sociobiol* 68:1287-1298
- Barber I, Dingemanse NJ (2010) Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality. *Philos T Roy Soc B* 365:4077-4088
- Barrett P (2007) Structural equation modelling: adjudging model fit. *Pers Individ Differ* 42:815-824
- Barrett RDH, Schluter D (2008) Adaptation from standing genetic variation. *Trends Ecol Evol* 23:38-44
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2011) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bell AM (2005) Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *J Evol Biol* 18:464-473
- Bell AM, Hankison SJ, Laskowski KL (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Anim Behav* 77:771-783
- Bell AM, Stamps JA (2004) Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Anim Behav* 68:1339-1348
- Bengtson SE, Pruitt JN, Riechert SE (2014) Differences in environmental enrichment generate contrasting behavioural syndromes in a basal spider lineage. *Anim Behav* 93:105-110
- Birkhead TR, Fletcher F, Pellatt EJ (1998) Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*: condition, sex traits and immune capacity. *Behav Ecol Sociobiol* 44:179-191
- Biro PA, Stamps JA (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends Ecol Evol* 23:361-368
- Blake CA, Gabor CR (2014) Effect of prey personality depends on predator species. *Behav Ecol* 25:871-877
- Blount JD, Matheson SM (2006) Effects of carotenoid supply on escape flight responses in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Anim Behav* 72:595-601
- Blumstein DT (2006) Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Anim Behav* 71:389-399

- Blumstein DT (2010) Flush early and avoid the rush: a general rule of antipredator behavior? *Behav Ecol* 21:440-442
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White J-SS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 24:127-135
- Boukhriss J, Selmi S (2010) Risk-taking by incubating rufous bush robins *Cercotrichas galactotes*: Season-dependent incubation stage effect. *J Ethol* 28:331-337
- Brent LNJ, Semple S, MacLarnon A, Ruiz-Lambides A, Gonzalez-Martinez J, Platt ML (2014) Personality traits in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) are heritable but do not predict reproductive output. *Int J Primatol* 35:188-209
- Briga M, Koetsier E, Boonekamp JJ, Jimeno B, Verhulst S (2017) Food availability affects adult survival trajectories depending on early developmental conditions. *Proc R Soc Lond B* 284:20162287
- Brommer JE, Karell P, Ahola K, Karstinen T (2014) Residual correlations, and not individual properties, determine a nest defense boldness syndrome. *Behav Ecol* 25:802-812
- Brommer JE, Wilson AJ, Gustafsson L (2007) Exploring the genetics of aging in a wild passerine bird. *Am Nat* 170:643-650
- Brown AL, Robinson BW (2016) Variation in behavioural plasticity regulates consistent individual differences in *Enallagma* damselfly larvae. *Anim Behav* 112:63-73
- Burns JG, Ydenberg RC (2002) The effects of wing loading and gender on the escape flights of least sandpipers (*Calidris minutilla*) and western sandpipers (*Calidris mauri*). *Behav Ecol Sociobiol* 52:128-136
- Carere C, Drent PJ, Privitera L, Koolhaas JM, Groothuis TGG (2005) Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Anim Behav* 70:795-805
- Carrete M, Tella JL (2010) Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. *Biol Lett* 6:167-170
- Carter AJ, Feeney WE, Marshall HH, Cowlshaw G, Heinsohn R (2013) Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biol Rev* 88:465-475
- Chapman T, Partridge L (1996) Female fitness in *Drosophila melanogaster*: an interaction between the effect of nutrition and of encounter rate with males. *Proc R Soc Lond B* 263:755-759
- Chervet N, Zottl M, Schurch R, Taborsky M, Heg D (2011) Repeatability and heritability of behavioural types in a social cichlid. *Int J Evol Biol* 2011:321729
- Clark CW (1993) Dynamic models of behavior - An extension of life history theory. *Trends Ecol Evol* 8:205-209
- Clark CW (1994) Antipredator behavior and the asset-protection principle *Behav Ecol* 5:159-170
- Class B, Brommer JE (2015) A strong genetic correlation underlying a behavioural syndrome disappears during development because of genotype-age interactions. *Proc R Soc Lond B* 282
- Coetzer C, Bouwman H (2017) Waterbird flight initiation distances at Barberspan Bird Sanctuary, South Africa. *Koedoe* 59
- Cohen J (1960) A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20:37-46
- Cole EF, Morand-Ferron J, Hinks AE, Quinn JL (2012) Cognitive ability influences reproductive life history variation in the wild. *Curr Biol* 22:1808-1812
- Colléter M, Brown C (2011) Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Anim Behav* 81:1231-1237
- Colombelli-Négré D, Robertson J, Kleindorfer S (2010) Nestling presence affects the anti-predator response of adult superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Acta Ethol* 13:69-74

- Cooper EB, Taylor RW, Kelley AD, Martinig AR, Boutin S, Humphries MM, Dantzer B, Lane JE, McAdam AG (2017) Personality is correlated with natal dispersal in North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Behaviour* 154:939-961
- Cote J, Clobert J (2007) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proc Biol Sci* 274:383-390
- Cote J, Clobert J, Brodin T, Fogarty S, Sih A (2010) Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences* 365:4065-4076
- Cote J, Dreiss A, Clobert J (2008) Social personality trait and fitness. *Proc R Soc Lond B* 275:2851-2858
- Cote J, Fogarty S, Brodin T, Weinersmith K, Sih A (2011) Personality-dependent dispersal in the invasive mosquitofish: group composition matters. *Proc R Soc Lond B* 278:1670-1678
- Cote J, Fogarty S, Tymen B, Sih A, Brodin T (2013) Personality-dependent dispersal cancelled under predation risk. *Proc R Soc Lond B* 280:20132349
- Cramp S, Perrins CM (1994) *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford
- Criscuolo F, Monaghan P, Proust A, Skorpilova J, Laurie J, Metcalfe NB (2011) Costs of compensation: effect of early life conditions and reproduction on flight performance in zebra finches. *Oecologia* 167:315-323
- D'Anna G, Giacalone VM, Fernández TV, Vaccaro AM, Pipitone C, Mirto S, Mazzola S, Badalamenti F (2012) Effects of predator and shelter conditioning on hatchery-reared white seabream *Diplodus sargus* (L., 1758) released at sea. *Aquaculture* 356:91-97
- d'Ettorre P, Carere C, Demora L, Le Quinquis P, Signorotti L, Bovet D (2017) Individual differences in exploratory activity relate to cognitive judgement bias in carpenter ants. *Behav Process* 134:63-69
- Dall SRX, Houston AI, McNamara JM (2004) The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecol Lett* 7:734-739
- David M, Pinxten R, Martens T, Eens M (2015) Exploration behavior and parental effort in wild great tits: partners matter. *Behav Ecol Sociobiol* 69:1085-1095
- de Jong A, Magnhagen C, Thulin C-G (2013) Variable flight initiation distance in incubating Eurasian curlew. *Behav Ecol Sociobiol* 67:1089-1096
- Díaz M, Møller AP, Flensted-Jensen E, Grim T, Ibáñez-Álamo JD, Jokimäki J, Markó G, Tryjanowski P (2013) The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. *PLoS ONE* 8:e64634
- Dingemanse NJ, Barber I, Wright J, Brommer JE (2012a) Quantitative genetics of behavioural reaction norms: genetic correlations between personality and behavioural plasticity vary across stickleback populations. *J Evol Biol* 25:485-496
- Dingemanse NJ, Both C, Drent PJ, Tinbergen JM (2004) Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc R Soc Lond B* 271:847-852
- Dingemanse NJ, Both C, Drent PJ, Van Oers K, Van Noordwijk AJ (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Anim Behav* 64:929-938
- Dingemanse NJ, Both C, van Noordwijk AJ, Rutten AL, Drent PJ (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proc R Soc Lond B* 270:741-747
- Dingemanse NJ, Bouwman KM, van de Pol M, van Overveld T, Patrick SC, Matthysen E, Quinn JL (2012b) Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *J Anim Ecol* 81:116-126

- Dingemanse NJ, Dochtermann NA (2013) Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *J Anim Ecol* 82:39-54
- Dingemanse NJ, Dochtermann NA, Wright J (2010a) A method for exploring the structure of behavioural syndromes to allow formal comparison within and between data sets. *Anim Behav* 79:439-450
- Dingemanse NJ, Kazem AJN, Réale D, Wright J (2010b) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol Evol* 25:81-89
- Dingemanse NJ, Wolf M (2010) Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philos T Roy Soc B* 365:3947-3958
- Dingemanse NJ, Wolf M (2013) Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. *Anim Behav* 85:1031-1039
- Dingemanse NJ, Wright J, Kazem AJ, Thomas DK, Hickling R, Dawday N (2007) Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *J Anim Ecol* 76:1128-1138
- DiRienzo N, Pruitt JN, Hedrick AV (2012) Juvenile exposure to acoustic sexual signals from conspecifics alters growth trajectory and an adult personality trait. *Anim Behav* 84:861-868
- Dochtermann NA, Dingemanse NJ (2013) Behavioral syndromes as evolutionary constraints. *Behav Ecol* 24:806-811
- Dochtermann NA, Jenkins SH (2011) Developing multiple hypotheses in behavioral ecology. *Behav Ecol Sociobiol* 65:37-45
- Doligez B, Danchin E, Clobert J, Gustafsson L (1999) The use of conspecific reproductive success for breeding habitat selection in a non-colonial, hole-nesting species, the collared flycatcher. *J Anim Ecol* 68:1193-1206
- Dubois F, Giraldeau L-A (2014) How the cascading effects of a single behavioral trait can generate personality. *Ecol Evol* 4:3038-3045
- Duckworth RA (2009) Maternal effects and range expansion: a key factor in a dynamic process? *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences* 364:1075-1086
- Edwards HA, Burke T, Dugdale HL (2017) Repeatable and heritable behavioural variation in a wild cooperative breeder. *Behav Ecol* 28:668-676
- Ellis-Felege SN, Burnam JS, Palmer WE, Sisson DC, Carroll JP (2013) Fight or flight: parental decisions about predators at nests of northern bobwhites (*Colinus virginianus*). *Auk* 130:637-644
- Engqvist L, Cordes N, Reinhold K (2015) Evolution of risk-taking during conspicuous mating displays. *Evolution* 69:395-406
- Erasmus M, Swanson J (2014) Temperamental turkeys: reliability of behavioural responses to four tests of fear. *Appl Anim Behav Sci* 157:100-108
- Expósito-Granados M, De La Cruz C, Parejo D, Valencia J, Alarcos S, Avilés JM (2016) Exploratory behaviour modulates the relationship between colony familiarity and helping in a cooperative bird. *Behav Process* 131:9-14
- Fernández-Juricic E, Jimenez MD, Lucas E (2001) Alert distance as an alternative measure of bird tolerance to human disturbance: implications for park design. *Environ Conserv* 28:263-269
- Fisher DN, David M, Tregenza T, Rodríguez-Muñoz R (2015) Dynamics of among-individual behavioral variation over adult lifespan in a wild insect. *Behav Ecol* 26:975-985
- Fox J, Nie Z, Byrnes J (2015) sem: Structural Equation Models. R package version 3.1-6, <https://CRAN.R-project.org/package=sem>.
- Fox J, Weisberg S (2011) An {R} companion to applied regression. Sage, Thousand Oaks CA <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>

- Freckleton RP (2011) Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. *Behav Ecol Sociobiol* 65:91-101
- 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*. *Anim Behav* 77:803-812
- Garamszegi LZ, Markó G, Herczeg G (2012a) A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables. *Evol Ecol* 26:1213-1235
- Garamszegi LZ, Markó G, Szász E, Zsebők S, Azcárate M, Herczeg G, Török J (2015a) Among-year variation in the repeatability, within- and between-individual, and phenotypic correlations of behaviors in a natural population. *Behav Ecol Sociobiol* 69:2005-2017
- Garamszegi LZ, Mueller JC, Markó G, Szász E, Zsebők S, Herczeg G, Eens M, Török J (2014) The relationship between DRD4 polymorphisms and phenotypic correlations of behaviors in the collared flycatcher. *Ecol Evol* 4:1466-1479
- Garamszegi LZ, Rosivall B, Hegyi G, Szöllősi E, Török J, Eens M (2006) Determinants of male territorial behavior in a Hungarian collared flycatcher population: plumage traits of residents and challengers. *Behav Ecol Sociobiol* 60:663-671
- Garamszegi LZ, Rosivall B, Rettenbacher S, Markó G, Zsebők S, Szöllősi E, Eens M, Potti J, Török J (2012b) Corticosterone, avoidance of novelty, risk-taking and aggression in a wild bird: no evidence for pleiotropic effects. *Ethology* 118:621-635
- Garamszegi LZ, Török J, Michl G, Møller AP (2004a) Female survival, lifetime reproductive success and mating status in a passerine bird. *Oecologia* 138:48-56
- Garamszegi LZ, Török J, Tóth L, Michl G (2004b) Effect of timing and female quality on clutch size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Bird Study* 51:270-277
- Garamszegi LZ, Zagalska-Neubauer M, Canal D, Markó G, Szász E, Zsebők S, Szöllősi E, Herczeg G, Török J (2015b) Malaria parasites, immune challenge, MHC variability, and predator avoidance in a passerine bird. *Behav Ecol* 26:1292-1302
- García-Longoria L, Garamszegi LZ, Møller AP (2014) Host escape behavior and blood parasite infections in birds. *Behav Ecol* 25:890-900
- Gelman A, Rubin DB (1992) Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Stat Sci* 7:457-511
- Glover HK, Guay P-J, Weston MA (2015) Up the creek with a paddle; avian flight distances from canoes versus walkers. *Wetlands Ecol Manage* 23:775-778
- Godin J-GJ, Davis SA (1995) Who dares, benefits - predator approach behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*) deters predator pursuit. *Proc R Soc Lond B* 259:193-200
- Götmark F, Post P (1996) Prey selection by sparrowhawks, *Accipiter nisus*: Relative predation risk for breeding passerine birds in relation to their size, ecology and behaviour. *Philos T Roy Soc B* 351:1559-1577
- Grafen A (1988) On the uses of data on lifetime reproductive success. In: Clutton-Brock TH (ed) *Reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago, pp 454-471
- Gustafsson L, Pärt T (1990) Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs. *Nature* 347:279-281
- Gustafsson L, Qvarnström A, Sheldon BC (1995) Trade-offs between life history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature* 375:311-313
- Gustafsson L, Sutherland WJ (1988) The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335:813-815
- Gyuris E, Hankó JF, Feró O, Barta Z (2016) Personality and ectoparasitic mites (*Hemipteroseius adleri*) in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). *Behav Process* 122:67-74

- Hadfield JD (2010) MCMC methods for multi-response Generalized Linear Mixed Models: The MCMCglmm R package. *J Stat Softw* 33:1-22
- Han CS, Dingemans NJ (2017) You are what you eat: diet shapes body composition, personality and behavioural stability. *BMC Evol Biol* 17:8
- Harnos A, Ág N, Kovács S, Lang Z, Csörgő T (2015) Increasing protandry in the spring migration of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Central Europe. *J Ornithol* 156:543-546
- Hegyí G, Nagy G, Török J (2013) Reduced compensatory growth capacity in mistimed broods of a migratory passerine. *Oecologia* 172:279-291
- Hegyí G, Török J, Tóth L (2002) Qualitative population divergence in proximate determination of a sexually selected trait in the collared flycatcher. *J Evol Biol* 15:710-719
- Herborn KA, Macleod R, Miles WTS, Schofield ANB, Alexander L, Arnold KE (2010) Personality in captivity reflects personality in the wild. *Anim Behav* 79:835-843
- Herényi M, Hegyí G, Garamszegi LZ, Hargitai R, Michl G, Rosivall B, Török J (2012) Lifetime offspring production in relation to breeding lifespan, attractiveness, and mating status in male collared flycatchers. *Oecologia* 170:935-942
- Hillström L (1995) Body mass reduction during reproduction in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: physiological stress or adaptation for lowered costs of locomotion? *Funct Ecol* 9:807-817
- Horrocks NPC, Hegemann A, Ostrowski S, Ndithia H, Shobrak M, Williams JB, Matson KD, Tieleman BI (2015) Environmental proxies of antigen exposure explain variation in immune investment better than indices of pace of life. *Oecologia* 177:281-290
- Houle D, Pelabon C, Wagner GP, Hansen TF (2011) Measurement and meaning in biology. *Q Rev Biol* 86:3-34
- Houston AI, McNamara JM (1999) Models of adaptive behaviour. Cambridge University Press, Cambridge
- Jablonszky M, Szász E, Krenhardt K et al. (2018) Unravelling the relationships between life history, behaviour and condition under the pace-of-life syndromes hypothesis using long-term data from a wild bird. *Behav Ecol Sociobiol* 72:52
- Jablonszky M, Szász E, Markó G, Török J, Herczeg G, Garamszegi LZ (2017) Escape ability and risk-taking behaviour in a Hungarian population of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Behav Ecol Sociobiol* 71:54
- Jäger J, Schradin C, Pillay N, Rimbach R (2017) Active and explorative individuals are often restless and excluded from studies measuring resting metabolic rate: Do alternative metabolic rate measures offer a solution? *Physiol Behav* 174:57-66
- Javůrková V, Šizling AL, Kreisinger J, Albrecht T (2012) An alternative theoretical approach to escape decision-making: the role of visual cues. *PLoS ONE* 7:e32522
- Johnston SL, Grune T, Bell LM et al. (2006) Having it all: historical energy intakes do not generate the anticipated trade-offs in fecundity. *Proc R Soc Lond B* 273:1369-1374
- Kern JM, Radford AN (2014) Sentinel dwarf mongooses, *Helogale parvula*, exhibit flexible decision making in relation to predation risk. *Anim Behav* 98:185-192
- Kilgour RJ, Melville GJ, Greenwood PL (2006) Individual differences in the reaction of beef cattle to situations involving social isolation, close proximity of humans, restraint and novelty. *Appl Anim Behav Sci* 99:21-40
- Kluen E, Kuhn S, Kempenaers B, Brommer JE (2012) A simple cage test captures intrinsic differences in aspects of personality across individuals in a passerine bird. *Anim Behav* 84:279-287
- Kluen E, Siitari H, Brommer JE (2014) Testing for between individual correlations of personality and physiological traits in a wild bird. *Behav Ecol Sociobiol* 68:205-213

- Kokko H (1999) Competition for early arrival in migratory birds. *J Anim Ecol* 68:940-950
- Kontiainen P, Pietiäinen H, Huttunen K, Karell P, Kolunen H, Brommer JE (2009) Aggressive Ural owl mothers recruit more offspring. *Behav Ecol* 20:789-796
- Korsten P, van Overveld T, Adriaensen F, Matthysen E (2013) Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. *Nature Communications* 4
- Kortet R, Vainikka A, Janhunen M, Piironen J, Hyvärinen P (2014) Behavioral variation shows heritability in juvenile brown trout *Salmo trutta*. *Behav Ecol Sociobiol* 68:927-934
- Koskela E, Juutistenaho P, Mappes T, Oksanen TA (2000) Offspring defence in relation to litter size and age: Experiment in the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Evol Ecol* 14:99-109
- Könczey R, Török J, Tóth L (1992) Költéssiker és költési területhűség az örvös légykapónál (*Ficedula albicollis*). *Állattani Közlemények* 78:69-76
- Krause ET, Krüger O, Schielzeth H (2017) Long-term effects of early nutrition and environmental matching on developmental and personality traits in zebra finches. *Anim Behav* 128:103-115
- Krenhardt K, Markó G, Jablonszky M, Török J, Garamszegi LZ (2018) Kontextus függő kockázattalálás az örvös légykapónál (*Ficedula albicollis*). Paper presented at the XX. Magyar Etológus Konferencia, Cluj Napoca, Romania, 2018.11.23-25
- Krenhardt K, Markó G, Szász E, Jablonszky M, Zsebők S, Török J, Garamszegi LZ (2016) A test on within-individual changes in risk-taking behaviour due to experience to predation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Ornis Hungarica* 24:115-127
- Kullberg C, Metcalfe NB, Houston DC (2002) Impaired flight ability during incubation in the pied flycatcher. *J Avian Biol* 33:179-183
- Labocha MK, Rutkowska J, Cichoń M, Bauchinger U (2015) Age-specific decline in take-off flight performance in a small passerine. *Anim Behav* 105:103-107
- Lambrechts MM, Adriaensen F, Ardia DR et al. (2010) The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithol* 45:1-26
- Lessells CM, Boag PT (1987) Unrepeatable repeatabilities - A common mistake. *Auk* 104:116-121
- Liebl AL, Martin LB (2012) Exploratory behaviour and stressor hyper-responsiveness facilitate range expansion of an introduced songbird. *Proc R Soc Lond B* 279:4375-4381
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation - A review and prospectus. *Can J Zool* 68:619-640
- Lindén M, Gustafsson L, Pärt T (1992) Selection on fledging mass in the collared flycatcher and the great tit. *Ecology* 73:336-343
- Listøen C, Karlsen RF, Slagsvold T (2000) Risk taking during parental care: a test of the harm-to-offspring hypothesis. *Behav Ecol* 11:40-43
- Lundberg A, Alatalo RV (1992) The pied flycatcher. T & A D Poyser, London
- Lundberg A, Alatalo RV, Carlson A, Ulfstrand S (1981) Biometry, habitat distribution and breeding success in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand* 12:68-79
- Luttbegg B, Sih A (2010) Risk, resources and state- dependent adaptive behavioural syndromes. *Philos T Roy Soc B* 365:3977-3990
- Mangel M, Stamps J (2001) Trade-offs between growth and mortality and the maintenance of individual variation in growth. *Evol Ecol Res* 3:583-593

- Marden JH, Rogina B, Montooth KL, Helfand SL (2003) Conditional tradeoffs between aging and organismal performance of Indy long-lived mutant flies. *P Natl Acad Sci USA* 100:3369-3373
- Martín J, de Neve L, Polo V, Fargallo JA, Soler M (2006) Health-dependent vulnerability to predation affects escape responses of unguarded chinstrap penguin chicks. *Behav Ecol Sociobiol* 60:778-784
- Mathot KJ, Frankenhuis WE (2018) Models of pace-of-life syndromes (POLS): a systematic review. *Behav Ecol Sociobiol* 72
- McCowan LSC, Mainwaring MC, Prior NH, Griffith SC (2015) Personality in the wild zebra finch: exploration, sociality, and reproduction. *Behav Ecol* 26:735-746
- McDermott DR, Chips MJ, McQuirk M, Armagost F, DiRienzo N, Pruitt JN (2014) Boldness is influenced by sublethal interactions with predators and is associated with successful harem infiltration in Madagascar hissing cockroaches. *Behav Ecol Sociobiol* 68:425-435
- McNamara JM, Houston AI (1989) State-dependent contests for food. *J Theor Biol* 137:457-479
- Merilä J (1997) Expression of genetic variation in body size of the Collared flycatcher under different environmental conditions. *Evolution* 51:526-536
- Merilä J, Hemborg C (2000) Fitness and feather wear in the Collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *J Avian Biol* 31:504-510
- Metcalf NB, Ure SE (1995) Diurnal variation in flight performance and hence potential predation risk in small birds. *Proc R Soc Lond B* 261:395-400
- Mettke-Hofmann C, Winkler H, Leisler B (2002) The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology* 108:249-272
- Michelangeli M, Chapple DG, Wong BBM (2016) Are behavioural syndromes sex specific? Personality in a widespread lizard species. *Behav Ecol Sociobiol* 70:1911-1919
- Michl G, Török J, Garamszegi LZ, Tóth L (2000) Sex-dependent risk taking in the Collared flycatcher, *Ficedula albicollis*, when exposed to a predator at the nestling stage. *Anim Behav* 59:623-628
- Mitrus C (2004) No effect of age of males on reproductive success of the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Folia Zoologica* 53:319-328
- Møller AP (2008) Flight distance and blood parasites in birds. *Behav Ecol* 19:1305-1313
- Møller AP (2014) Life history, predation and flight initiation distance in a migratory bird. *J Evol Biol* 27:1105-1113
- Møller AP, Christiansen SS, Mousseau TA (2011) Sexual signals, risk of predation and escape behavior. *Behav Ecol* 22:800-807
- Møller AP, Garamszegi LZ (2012) Between individual variation in risk-taking behavior and its life history consequences. *Behav Ecol* 23:843-853
- Møller AP, Tryjanowski P (2014) Direction of approach by predators and flight initiation distance of urban and rural populations of birds. *Behav Ecol* 25:960-966
- Møller AP, Vágási CI, Pap PL (2013) Risk-taking and the evolution of mechanisms for rapid escape from predators. *J Evol Biol* 26:1143-1150
- Montiglio P-O, Dammhahn M, Dubuc-Messier G, Réale D (2018) The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behav Ecol Sociobiol* 72
- Montiglio P-O, Garant D, Thomas D, Réale D (2010) Individual variation in temporal activity patterns in open-field tests. *Anim Behav* 80:905-912
- Moschilla JA, Tomkins JL, Simmons LW (2018) State-dependent changes in risk-taking behaviour as a result of age and residual reproductive value. *Anim Behav* 142:95-100

- Mullarney K, Svensson L, Zetterström D, Grant PJ (1999) Bird Guide, the most complete field guide to the birds of Britain and Europe. HarperCollins, London
- Mutzel A, Dingemanse NJ, Araya-Ajoy YG, Kempenaers B (2013) Parental provisioning behaviour plays a key role in linking personality with reproductive success. *Proc R Soc Lond B* 280:20131019
- Mutzel A, Kempenaers B, Laucht S, Dingemanse NJ, Dale J (2011) Circulating testosterone levels do not affect exploration in house sparrows: observational and experimental tests. *Anim Behav* 81:731-739
- Myles-Gonzalez E, Burness G, Yavno S, Rooke A, Fox MG (2015) To boldly go where no goby has gone before: boldness, dispersal tendency, and metabolism at the invasion front. *Behav Ecol* 26:1083-1090
- Nakagawa S, Schielzeth H (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol Rev* 85:935-956
- Nebel S, Ydenberg R (2005) Differential predator escape performance contributes to a latitudinal sex ratio cline in a migratory shorebird. *Behav Ecol Sociobiol* 59:44-50
- Nicolaus M, Mathot KJ, Araya-Ajoy YG, Mutzel A, Wilmenga JJ, Kempenaers B, Dingemanse NJ (2015) Does coping style predict optimization? An experimental test in a wild passerine bird. *Proc R Soc Lond B* 282
- Nicolaus M, Tinbergen JM, Bouwman KM, Michler SPM, Ubels R, Both C, Kempenaers B, Dingemanse NJ (2012) Experimental evidence for adaptive personalities in a wild passerine bird. *Proc R Soc Lond B* 279:4885-4892
- Niemelä PT, Dingemanse NJ (2014) Artificial environments and the study of 'adaptive' personalities. *Trends Ecol Evol* 29:245-247
- Niemelä PT, Dingemanse NJ (2017) Individual versus pseudo-repeatability in behaviour: Lessons from translocation experiments in a wild insect. *J Anim Ecol* 86:1033-1043
- Niemelä PT, Dingemanse NJ, Alioravainen N, Vainikka A, Kortet R (2013) Personality pace-of-life hypothesis: testing genetic associations among personality and life history. *Behav Ecol* 24:935-941
- Niemelä PT, Lattenkamp EZ, Dingemanse NJ (2015) Personality-related survival and sampling bias in wild cricket nymphs. *Behav Ecol* 26:936-946
- Norberg RÅ (1981) Temporary weight decrease in breeding birds may result in more fledged young. *Am Nat* 118:838-850
- Nussey DH, Wilson AJ, Brommer JE (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *J Evol Biol* 20:831-844
- O'Brien RM (2007) A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Qual Quant* 41:673-690
- O'Hagan D, Andrews CP, Bedford T, Bateson M, Nettle D (2015) Early life disadvantage strengthens flight performance trade-offs in European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Anim Behav* 102:141-148
- Oliveira R, Pereira CR, Pimentel A, Schindwein C (2016) The consequences of predation risk on the male territorial behavior in a solitary bee. *Ethology* 122:632-639
- Pärt T (1990) Natal dispersal in the collared flycatcher - possible causes and reproductive consequences. *Ornis Scand* 21:83-88
- Pärt T (1991) Philopatry pays - a comparison between collared flycatcher sisters. *Am Nat* 138:790-796
- Pärt T (1994) Male philopatry confers a mating advantage in the migratory collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Anim Behav* 48:401-409
- Pärt T (1995) Does breeding experience explain increased reproductive success with age - an experiment. *Proc R Soc Lond B* 260:113-117

- Pärt T, Gustafsson L (1989) Breeding dispersal in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) - possible causes and reproductive consequences. *J Anim Ecol* 58:305-320
- Pärt T, Gustafsson L, Moreno J (1992) Terminal investment and sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Am Nat* 140:868-882
- Patrick SC, Charmantier A, Weimerskirch H (2013) Differences in boldness are repeatable and heritable in a long-lived marine predator. *Ecol Evol* 3:4291-4299
- Patrick SC, Weimerskirch H (2014) Personality, foraging and fitness consequences in a long lived seabird. *PLoS ONE* 9:e87269
- Patterson LD, Schulte-Hostedde AI (2011) Behavioural correlates of parasitism and reproductive success in male eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Anim Behav* 81:1129-1137
- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883-1891
- Perlut NG, Strong AM (2016) Comparative analysis of factors associated with first-year survival in two species of migratory songbirds. *J Avian Biol* 47:858-864
- Piquet JC, López-Darias M, van der Marel A, Nogales M, Waterman J (2018) Unraveling behavioral and pace-of-life syndromes in a reduced parasite and predation pressure context: personality and survival of the Barbary ground squirrel. *Behav Ecol Sociobiol* 72
- Qi Y, Noble DWA, Wu YY, Whiting MJ (2014) Sex- and performance-based escape behaviour in an Asian agamid lizard, *Phrynocephalus vlangualii*. *Behav Ecol Sociobiol* 68:2035-2042
- Quinn JL, Cole EF, Patrick SC, Sheldon BC (2011) Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *J Anim Ecol* 80:918-928
- Quinn JL, Cresswell W (2005) Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour* 142:1377-1402
- Quinn JL, Patrick SC, Bouwhuis S, Wilkin TA, Sheldon BC (2009) Heterogeneous selection on a heritable temperament trait in a variable environment. *J Anim Ecol* 78:1203-1215
- R Development Core Team (2015) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <https://www.R-project.org/>
- Rasmussen JE, Belk MC (2012) Dispersal behavior correlates with personality of a North American fish. *Current Zoology* 58:260-270
- Réale D, Garant D, Humphries MM, Bergeron P, Careau V, Montiglio P-O (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos T Roy Soc B* 365:4051-4063
- Réale D, Martin J, Coltman DW, Poissant J, Festa-Bianchet M (2009) Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *J Evol Biol* 22:1599-1607
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemans NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev* 82:291-318
- Ricklefs RE, Wikelski M (2002) The physiology/life-history nexus. *Trends Ecol Evol* 17:462-468
- Riyahi S, Björklund M, Mateos-Gonzalez F, Senar JC (2017) Personality and urbanization: behavioural traits and DRD4 SNP830 polymorphisms in great tits in Barcelona city. *J Ethol* 35:101-108
- Rosivall B, Szöllösi E, Hasselquist D, Török J (2009) Effects of extrapair paternity and sex on nestling growth and condition in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Anim Behav* 77:611-617

- Rowe M, Pierson KL, McGraw KJ (2015) Exploratory behavior is associated with plasma carotenoid accumulation in two congeneric species of waterfowl. *Behav Process* 115:181-190
- Royauté R, Bernal MA, Garrison CR, Dochtermann NA (2018) Painless life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behav Ecol Sociobiol* 72
- Royauté R, Greenlee K, Baldwin M, Dochtermann NA (2015) Behaviour, metabolism and size: phenotypic modularity or integration in *Acheta domesticus*? *Anim Behav* 110:163-169
- Rudin FS, Briffa M (2012) Is boldness a resource-holding potential trait? Fighting prowess and changes in startle response in the sea anemone, *Actinia equina*. *Proc R Soc Lond B* 279:1904-1910
- Sanz-Aguilar A, De Pablo F, Donazar JA (2015) Age-dependent survival of island vs. mainland populations of two avian scavengers: delving into migration costs. *Oecologia* 179:405-414
- Scales J, Hyman J, Hughes M (2013) Fortune favours the aggressive: territory quality and behavioural syndromes in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Anim Behav* 85:441-451
- Schiffner I, Vo HD, Bhagavatula PS, Srinivasan MV (2014) Minding the gap: in-flight body awareness in birds. *Front Zool* 11:64
- Schluter D, Gustafsson L (1993) Maternal inheritance of condition and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution* 47:658-667
- Schmidt-Wellenburg CA, Biebach H, Daan S, Visser GH (2007) Energy expenditure and wing beat frequency in relation to body mass in free flying Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *J Comp Physiol B* 177:327-337
- Schuett W, Dall SRX (2009) Sex differences, social context and personality in Zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Anim Behav* 77:1041-1050
- Schuett W, Dall SRX (2010) Appearance, "state," and behavior in male Zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *J Ethol* 28:273-286
- Schuett W, Dall SRX, Royle NJ (2011) Pairs of zebra finches with similar 'personalities' make better parents. *Anim Behav* 81:609-618
- Schwarzer G (2007) meta: An R package for meta-analysis. *R News* 7:40-45
- Schwilch R, Jenni L, Jenni-Eiermann S (1996) Metabolic responses of homing pigeons to flight and subsequent recovery. *J Comp Physiol B* 166:77-87
- Seltmann MW, Jaatinen K, Steele BB, Öst M (2014) Boldness and stress responsiveness as drivers of nest-site selection in a ground-nesting bird. *Ethology* 120:77-89
- Sepp T, Männiste M, Kaasik A, Hõrak P (2014) Multidimensionality of fear in captive greenfinches (*Carduelis chloris*). *Behav Ecol Sociobiol* 68:1173-1181
- Sheldon BC, Merilä J, Qvarnström A, Gustafsson L, Ellegren H (1997) Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proc R Soc Lond B* 264:297-302
- Sih A, Bell A, Johnson JC (2004a) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol Evol* 19:372-378
- Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE (2004b) Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q Rev Biol* 79:241-277
- Sih A, Chang AT, Wey TW (2014) Effects of behavioural type, social skill and the social environment on male mating success in water striders. *Anim Behav* 94:9-17
- Sih A, Del Giudice M (2012) Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Philos T Roy Soc B* 367:2762-2772
- Sinervo B, Svensson E (2002) Correlational selection and the evolution of genomic architecture. *Heredity* 89:329-338

- Slagsvold T, Dale S (1996) Disappearance of female Pied flycatchers in relation to breeding stage and experimentally induced molt. *Ecology* 77:461-471
- Smith BR, Blumstein DT (2008) Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav Ecol* 19:448-455
- Sol D, Maspons J, Gonzalez-Voyer A, Morales-Castilla I, Garamszegi LZ, Møller AP (2018) Risk-taking behavior, urbanization and the pace of life in birds. *Behav Ecol Sociobiol* 72
- Stamps JA (2007) Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecol Lett* 10:355-363
- Stamps JA, Mangel M, Phillips JA (1998) A new look at relationships between size at maturity and asymptotic size. *Am Nat* 152:470-479
- Stankowich T, Blumstein DT (2005) Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proc R Soc Lond B* 272:2627-2634
- Stański T, Walankiewicz W, Czeszczewik D (2008) Absence of edge effects on nest predation in the Collared flycatcher *Ficedula albicollis* in the primeval forest of Białowieża National Park, NE Poland. *Acta Ornithol* 43:92-96
- Stoffel MA, Nakagawa S, Schielzeth H (2017) rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 8:1639-1644
- Swaddle JP, Witter MS (1998) Cluttered habitats reduce wing asymmetry and increase flight performance in European starlings. *Behav Ecol Sociobiol* 42:281-287
- Symonds MRE, Moussalli A (2011) A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav Ecol Sociobiol* 65:13-21
- Szász E, Jablonszky M, Krenhardt K et al. Male territorial aggression and fitness in collared flycatchers: a long-term study. *The Science of Nature*, accepted manuscript
- Szöllösi E, Rosivall B, Hasselquist D, Török J (2009) The effect of parental quality and malaria infection on nestling performance in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *J Ornithol* 150:519-527
- Teyssier A, Bestion E, Richard M, Cote J (2014) Partners' personality types and mate preferences: predation risk matters. *Behav Ecol* 25:723-733
- Thys B, Eens M, Aerts S, Delory A, Iserbyt A, Pinxten R (2017) Exploration and sociability in a highly gregarious bird are repeatable across seasons and in the long term but are unrelated. *Anim Behav* 123:339-348
- Tilgar V, Kikas K (2009) Is parental risk taking negatively related to the level of brood reduction? An experiment with pied flycatchers. *Anim Behav* 77:43-47
- Tilgar V, Moks K, Saag P (2011) Predator-induced stress changes parental feeding behavior in pied flycatchers. *Behav Ecol* 22:23-28
- Török J, Hegyi G, Garamszegi LZ (2003) Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behav Ecol* 14:382-388
- Török J, Hegyi G, Tóth L, Könczey R (2004) Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia* 141:432-443
- Török J, Tóth L (1988) Density dependence in reproduction of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) at high population-levels. *J Anim Ecol* 57:251-258
- Uchida K, Suzuki K, Shimamoto T, Yanagawa H, Koizumi I (2016) Seasonal variation of flight initiation distance in Eurasian red squirrels in urban versus rural habitat. *J Zool* 298:225-231
- Ullman JB (2006) Structural equation modeling: reviewing the basics and moving forward. *J Person Assess* 87:35-50

- Urszán TJ, Garamszegi LZ, Nagy G, Hettyey A, Török J, Herczeg G (2018) Experience during development triggers between-individual variation in behavioural plasticity. *J Anim Ecol* 87:1264-1273
- Vágási CI, Pap PL, Vincze O, Osváth G, Erritzoe J, Møller AP (2016) Morphological adaptations to migration in birds. *Evolutionary Biology* 43:48-59
- van den Hout PJ, Mathot KJ, Maas LRM, Piersma T (2010) Predator escape tactics in birds: linking ecology and aerodynamics. *Behav Ecol* 21:16-25
- van Noordwijk AJ, de Jong G (1986) Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am Nat* 128:137-142
- van Oers K, de Jong G, Drent PJ, van Noordwijk AJ (2004a) A genetic analysis of avian personality traits: Correlated, response to artificial selection. *Behav Genet* 34:611-619
- van Oers K, Drent PJ, de Goede P, van Noordwijk AJ (2004b) Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proc R Soc Lond B* 271:65-73
- van Oers K, Klunder M, Drent PJ (2005) Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behav Ecol* 16:716-723
- van Overveld T, Adriaensen F, Matthysen E (2011) Postfledging family space use in great tits in relation to environmental and parental characteristics. *Behav Ecol* 22:899-907
- van Overveld T, Adriaensen F, Matthysen E (2015) No evidence for correlational selection on exploratory behaviour and natal dispersal in the great tit. *Evol Ecol* 29:137-156
- van Overveld T, Careau V, Adriaensen F, Matthysen E (2014) Seasonal- and sex-specific correlations between dispersal and exploratory behaviour in the great tit. *Oecologia* 174:109-120
- Vanhooydonck B, Van Damme R (2003) Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Funct Ecol* 17:160-169
- Veasey JS, Metcalfe NB, Houston DC (1998) A reassessment of the effect of body mass upon flight speed and predation risk in birds. *Anim Behav* 56:883-889
- Verbeek MEM, Boon A, Drent PJ (1996) Exploration, aggressive behavior and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133:945-963
- Verbeek MEM, Drent PJ, Wiepkema PR (1994) Consistent individual-differences in early exploratory-behavior of male great tits. *Anim Behav* 48:1113-1121
- Verdolin JL, Harper J (2013) Are shy individuals less behaviorally variable? Insights from a captive population of mouse lemurs. *Primates* 54:309-314
- Viechtbauer W (2010) Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *J Stat Softw* 36:1-48
- Walker BG, Boersma PD, Wingfield JC (2006) Habituation of adult magellanic penguins to human visitation as expressed through behavior and corticosterone secretion. *Conserv Biol* 20:146-154
- Westneat DF, Wright J, Dingemanse NJ (2015) The biology hidden inside residual within-individual phenotypic variation. *Biol Rev* 90:729-743
- Weston MA, McLeod EM, Blumstein DT, Guay P-J (2012) A review of Flight-Initiation Distances and their application to managing disturbance to Australian birds. *Emu : Austral Ornithology* 112:269-286
- Wexler Y, Subach A, Pruitt JN, Scharf I (2016) Behavioral repeatability of flour beetles before and after metamorphosis and throughout aging. *Behav Ecol Sociobiol* 70:745-753
- Wiggins DA, Pärt T, Gustafsson L (1994) Seasonal decline in collared flycatcher *Ficedula albicollis* reproductive success - An experimental approach. *Oikos* 70:359-364

- Wilson DS, Coleman K, Clark AB, Biederman L (1993) Shy bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) - an ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology* 107:250-260
- Witter MS, Cuthill IC (1993) The ecological cost of avian fat storage. *Philos T Roy Soc B* 340:73-92
- Witter MS, Cuthill IC, Bonser RHC (1994) Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the european starling, *Sturnus vulgaris*. *Anim Behav* 48:201-222
- Wolf M, van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ (2007) Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447:581-584
- Wolf M, van Doorn GS, Weissing FJ (2008) Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities. *P Natl Acad Sci USA* 105:15825-15830
- Wolf M, Van Doorn GS, Weissing FJ (2011) On the coevolution of social responsiveness and behavioural consistency. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:440-448
- Wolf M, Weissing FJ (2010) An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philos T Roy Soc B* 365:3959-3968
- Wolf M, Weissing FJ (2012) Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 27:452-461
- Ydenberg RC, Dill LM (1986) The economics of fleeing from predators. *Adv Stud Behav* 16:229-249
- Závorka L, Aldvén D, Näslund J, Höjesjö J, Johnsson JI (2015) Linking lab activity with growth and movement in the wild: explaining pace-of-life in a trout stream. *Behav Ecol* 26:877-884
- Závorka L, Aldvén D, Näslund J, Höjesjö J, Johnsson JI (2016) Inactive trout come out at night: behavioral variation, circadian activity, and fitness in the wild. *Ecology* 97:2223-2231
- Zhao QS, Hu YB, Liu PF, Chen LJ, Sun YH (2016) Nest site choice: a potential pathway linking personality and reproductive success. *Anim Behav* 118:97-103
- Zimmer C, Boogert NJ, Spencer KA (2013) Developmental programming: cumulative effects of increased pre-hatching corticosterone levels and post-hatching unpredictable food availability on physiology and behaviour in adulthood. *Horm Behav* 64:494-500
- Zsebők S, Herczeg G, Blázi G, Laczi M, Nagy G, Szász E, Markó G, Török J, Garamszegi LZ (2017) Short- and long-term repeatability and pseudo-repeatability of bird song: sensitivity of signals to varying environments. *Behav Ecol Sociobiol* 71

8. Függelék

F1 táblázat: a szaporodási szezon két időszakában a mért viselkedési változók a mérés helyszínének megjelölésével

időszak	mérés helyszíne	viselkedési változó
udvarlás	territórium	idegen tárgy elkerülés
		agresszió
		FID
	röpde	leszállási latencia
		átlépések száma
		ágra ülések száma
		általános viselkedés
		menekülési képesség
	fiókanevelés	territórium
utáni visszatérési latencia		
röpde		leszállási latencia
		átlépések száma
		ágra ülések száma
		általános viselkedés
		menekülési képesség

F2: Az alkalmazott modellek illesztésének részletei és a diagnosztikák

A LMM-eket a korlátozott legnagyobb valószínűség („restricted maximum likelihood”) helyett a legnagyobb valószínűség („maximum likelihood”) módszerével illesztettem (Bolker et al. 2009). A modellek eredményeinek elemzése és értelmezése előtt ellenőriztem a változók és a modellek reziduálisainak eloszlását hisztogrammok és q-q plotok vizuális vizsgálatával. Ezen kívül, a modell eredményeinek interpretálása előtt lineáris modellek esetében szintén megvizsgáltam a reziduálisok homogenitását és homoszkedaszticitását, a modellek kiugró pontok elleni stabilitását és a kollinearitás jelenlétét

variancia inflációs faktorról („Variance Inflation Factor”, VIF) (O'Brien 2007; Freckleton 2011). Az GLMM-ek esetében is ellenőriztem a modellek kiugró értékekkel szembeni stabilitását és a kollinearitás jelenlétét.

Az inverz Wishart-féle prioron ($V = \text{diag}(n)$, $\nu = n$, ahol V a kovariancia mátrix, diag diagonális mátrix, n a válaszváltozók száma, ν a szabásági fok) kívül három másik priorral is lefutattam az MCMCglmm modelleket: inverz Gamma eloszlású ($V = \text{diag}(n)$, $\nu = (n-1), 0.02$), lapos kovarianciák („flat covariances”, $V = \text{diag}(n) \cdot 10^{-6}$, $\nu = n+1$) és paraméter expandált („parameter expanded”, $V = \text{diag}(n)$, $\nu = n+1$) priorokkal. Az eredmények csak kis mértékben változtak meg, amikor különböző priorokat használtam, így a szövegben az inverz Wishart-féle eloszlású priorokkal kapott eredményeket mutatom be. A modelleket 510.000 iteráción keresztül futtattam, 10.000 mintát nem vettem figyelembe a futtatás elejéről, és a mintázási intervallum 500 volt. Így összesen 1000 mintát kaptam a poszterior eloszlásból, a mintázás kezdetének és a mintázási intervallumnak a megfelelő voltát pedig a következő diagnosztikákkal ellenőriztem. Az összes változó egymást követő iterációk során kapott értékeit és eloszlását vizuálisan ellenőriztem, csakúgy, mint az iterációk közötti autokorrelációt. Ezenkívül Gelman-Rubin statisztikákat is használtam a megfelelő konvergencia ellenőrzésére (Gelman and Rubin 1992).

F3: *A FID, a túlélés és a szaporodási befektetés közötti kapcsolatok elemzéséhez használt modellek (6. ábra) részletes leírása*

0. modell: nincs kapcsolat a változók között, a vizsgált változókat tekintve nincs POLS a populációnkban.

1. modell: közös faktor (a jelen és jövő szaporodási érték közötti trade-off miatti allokációs mintázatot képviselve) okozza a kapcsolatot a vizsgált változók között, a POLS hipotézisnek megfelelően.

2. modell: az életmenet tulajdonságok kapcsolatban állnak, valószínűleg egy életmenet trade-off miatt, de a ragadozó-elkerülő viselkedés független ettől a tengelytől.

3. modell: a ragadozó-elkerülő viselkedés változásokhoz vezet a következő évi túlélésben (például megnövekedett vagy lecsökkent predációs kockázat miatti korrelációs szelekció vagy gén pleiotrópia következtében), de nem befolyásolja a szaporodási befektetést.

4. modell: a ragadozó-elkerülő viselkedés befolyásolja a szaporodási befektetést (például a párválasztáson keresztül), de nem hat a következő évi túlélésre.

5. modell: a ragadozó-elkerülő viselkedés befolyásolja a szaporodási befektetést, ami befolyásolja a következő évi túlélést a POLS hipotézisnek megfelelően, de valószínűleg nem a jelen-jövő szaporodási érték közötti trade-off miatt.

6. modell: a ragadozó-elkerülő viselkedés (például megváltozott predációs kockázaton vagy más mechanizmuson keresztül) és a szaporodási befektetés (trade-off-on keresztül) egymástól függetlenül befolyásolja a következő évi túlélést.

7. modell: a ragadozó-elkerülő viselkedés befolyásolja a szaporodási befektetést és a következő évi túlélést is.

Összefoglalás

A viselkedés a környezeti tényezők függvényében tág határok között változó plasztikus tulajdonság, amely ugyanakkor egyedek között konzisztensen különbözhet. A konzisztencia több szinten is megjelenhet, az egyes viselkedési jellegek, több viselkedés, a viselkedés és az életmenet, illetve a viselkedés és ökológiai folyamatok közötti szindrómák szintjén is. Azonban a valós konzisztencia mérését torzíthatja, hogy a természetben történő vizsgálat esetén az egyedek között nem véletlenszerűen különbözik a mérési környezet, és így tévesen magas pszeudo-konzisztencia jelenhet meg. Kutatásom során a ragadozó-elkerülő viselkedés konzisztenciáját vizsgáltam több szinten, elemezve a potenciálisan pszeudo-konzisztenciát generáló faktorokat is. Kutatásomat egy Pilis-Visegrádi Hegységben elhelyezkedő mesterséges odútelepen fészkelő örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) populáción végeztem. A területen több mint 10 éven keresztül mértük az örvös légykapók ragadozó-elkerülő viselkedését és egyéb viselkedési bélyegeket. Emellett standard morfológiai és tollazati bélyegeket vettünk fel a madarokról a korukkal együtt, illetve a szaporodási sikerüket és következő évi túlélésüket is nyomon követtük. A statisztikai elemzés során megvizsgáltam az ilyen szempontból még le nem írt változók repetabilitását, a varianciájukat befolyásoló változókat (pl.: kor, kondíció), a viselkedések közötti korrelációkat, illetve a ragadozó-elkerülő viselkedéseknek a fitnesszel, illetve a diszperzióval alkotott lehetséges kapcsolatait. Eredményeim alapján a menekülési képesség és egy standard környezetben mért viselkedési jellegek rövidtávon konzisztensek voltak, de a kondíció befolyásolhatja őket, ahogy a ragadozó-elkerülő viselkedés esetében a kor is. A menekülési képesség fiatalabb egyedekben kapcsolatban állhat a ragadozó-elkerülő viselkedéssel, így befolyásolhatja az utóbbi mérésének érvényességét. Kapcsolatot találtam a ragadozó-elkerülő viselkedés és két fitness komponens között is, melyek évek között homogénnek tűntek, vagyis valószínűleg nem pszeudo-szindrómát alkotnak. A diszperzió kapcsolatban állt két ragadozó-elkerülő viselkedést leíró változóval is, de a két kapcsolat iránya eltérő volt. Eredményeim felhívják a figyelmet a konzisztens viselkedések vizsgálatakor az idősík és a pszeudo-konzisztenciát okozó tényezők feltárásának fontosságára, és a pontos kontextustól, illetve a fajspecifikus jellemzőktől függő értelmezés szükségességére.

Abstract

Behaviour is a plastic trait depending on environmental conditions, but it also shows between-individual consistency. The consistency could appear on multiple levels: in individual behavioural traits, between behavioural traits, behaviour and life-history, as well as between behaviour and ecological processes. However, the measurement of the real consistency could be biased, as in the wild the measurement environment is not random between the individuals, and thus we may measure incorrectly high pseudo-consistency in the behaviours. During my study, I investigated the consistency of predator avoiding behaviour on multiple levels, and also considered factors potentially generating pseudo-consistency. The study was carried out in a nest-box population of collared flycatchers (*Ficedula albicollis*) in the Pilis-Visegrádi Mountains. Predator avoiding behaviour and other behavioural traits were measured over several years in the area, as well as standard morphological and plumage traits and age, and the birds' reproductive output and survival to the next year were also monitored. During the statistical analysis I investigated the repeatability of traits with unknown repeatability in our population, the factors influencing their levels (for example age, body condition), and the potential correlations between the behaviours, and between the predator avoiding behaviours and fitness or dispersion. According to my results escape ability and behaviours measured in a standard, novel environment were consistent on small time-scales, but escape ability was influenced by body condition and predator avoiding behaviour by age. Escape ability was connected to predator avoiding behaviour in young individuals, thus influencing the interpretation of the latter. There was also a relationship between predator avoiding behaviour and two fitness components that seemed to be homogeneous between years, thus probably not representing a pseudo-syndrome. Dispersal was also related to two behavioural traits reflecting predator avoidance, but the sign of these relationships was different. My results highlight the importance of the timescale and factors potentially generating pseudo-consistency when investigating behavioural consistency, and the need of interpretation depending on the specific context and species-specific characteristics.

ADATLAP

a doktori értekezés nyilvánosságra hozatalához*

I. A doktori értekezés adatai

A szerző neve: Jablonszky Mónika.....

MTMT-azonosító: 10048262

A doktori értekezés címe és alcíme: Konzisztens és plasztikus viselkedés vizsgálata a rizikóvállalás szempontjából egy természetes populációban

DOI-azonosító⁴⁶:10.15476/ELTE.2019.055.....

A doktori iskola neve: Biológia Doktori Iskola.....

A doktori iskolán belüli doktori program neve: Zootaxonómia, állatökológia, hidrobiológia.....

A témavezető neve és tudományos fokozata: Garamszegi László Zsolt, DSc.....

A témavezető munkahelye: Department of Evolutionary Ecology, Estación Biológica de Doñana-CSIC, Sevilla, Spanyolország

II. Nyilatkozatok

1. A doktori értekezés szerzőjeként

a) hozzájárulok, hogy a doktori fokozat megszerzését követően a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban. Felhatalmazom a Természettudományi kar Dékáni Hivatali Doktori, Habilitációs és Nemzetközi Ügyek Csoportjának ügyintézőjét, hogy az értekezést és a téziseket feltöltse az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba, és ennek során kitöltse a feltöltéshez szükséges nyilatkozatokat.

b) kérem, hogy a mellékelt kérelemben részletezett szabadalmi, illetőleg oltalmi bejelentés közzétételéig a doktori értekezést ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;

c) kérem, hogy a nemzetbiztonsági okból minősített adatot tartalmazó doktori értekezést a minősítés (*dátum*)-ig tartó időtartama alatt ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;

d) kérem, hogy a mű kiadására vonatkozó mellékelt kiadó szerződésre tekintettel a doktori értekezést a könyv megjelenéséig ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban, és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban csak a könyv bibliográfiai adatait tegyék közzé. Ha a könyv a fokozatszerzést követően egy évig nem jelenik meg, hozzájárulok, hogy a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban.

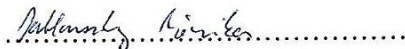
2. A doktori értekezés szerzőjeként kijelentem, hogy

a) az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba feltöltendő doktori értekezés és a tézisek saját eredeti, önálló szellemi munkám és legjobb tudomásom szerint nem sértem vele senki szerzői jogait;

b) a doktori értekezés és a tézisek nyomtatott változatai és az elektronikus adathordozón benyújtott tartalmak (szöveg és ábrák) mindenben megegyeznek.

3. A doktori értekezés szerzőjeként hozzájárulok a doktori értekezés és a tézisek szövegének plágiumkereső adatbázisba helyezéséhez és plágiumellenőrző vizsgálatok lefuttatásához.

Kelt: 2019.03.19.....


a doktori értekezés szerzőjének aláírása

*ELTE SZMSZ SZMR 12. sz. melléklet