

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar
Biológiai Intézet

A széncinege tollazati színezete mint egységes jelzésrendszer

Szakedolgozat

Készítette: Kötél Dóra

Témavezető: Dr. Hegyi Gergely tudományos munkatárs

ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

Viselkedésökológiai Csoport

Belső konzulens: Dr. Kövér Szilvia

SZIE-ÁOTK, Biológiai Intézet

Budapest

2010

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés és irodalmi áttekintés.....	3
2. Anyag és módszer.....	7
2.1. Terepi módszerek – Mintavétel.....	7
2.2. Mintafeldolgozás.....	8
2.3. Statisztikai módszerek: közös színezeti tengelyek.....	9
2.4. Statisztikai módszerek: kondíciófüggés, párbaállítás és költés.....	10
3. Eredmények.....	11
3.1. Közös színezeti tengelyek.....	11
3.2. Kondíciófüggés.....	16
3.3. Párbaállási és költési mintázatok.....	17
4. Megbeszélés, következtetések.....	18
5. Összefoglalás.....	23
6. Summary.....	24
7. Irodalomjegyzék.....	25
8. Köszönetnyilvánítás.....	32

1. Bevezetés és irodalmi áttekintés

Párválasztás során sokféle információ befolyásolja az egyed döntését, ezek között fontosak az egyed által bemutatott, jelzés szerepet játszó bélyegek. Ezek lehetnek fenotípusos bélyegek (vizuális, akusztikus, szaglási, tapintási, és viselkedési jellemzők) vagy védendő, illetve a jelző által előállított források (pl. territórium, fészek). Ezek a bélyegek nemcsak kommunikációs kontextusban bukkanhatnak fel, így nemcsak a kommunikációra ható, hanem más jellegű szelekciós nyomás is szerepet játszhat a fenntartásukban (*Candolin, 2003*).

A jelzések egy vagy több komponensből állhatnak. A több komponensű, ha azok együtt változnak, a kiértékelő egyedek becsülhetik együtt, akár ha egyetlen jelzés lenne, ezeket nevezzük összetett jelzéseknek (multicomponent signals) (*Candolin, 2003; Badyaev & Young, 2004; Klingenberg, 2008*). Az állatok párválasztásuk során gyakran használnak összetett jelzéseket (*Candolin, 2003*). Adott egyed által bemutatott több jól elkülönülő bélyeg esetében is felmerül azonban az információtartalom kérdése. Ezek a bélyegek is működhetnek egységes jelzésrendszerként, azaz a komponensek között integráció lehet, ha a különböző jelzések azonos vagy hasonló információt közvetítenek, de külön-külön üzenetként is szolgálhatnak eltérő információtartalom esetén (*Møller & Pomiankowski, 1993; Johnstone, 1996*). A hasonló információtartalom oka lehet pl. a komponensek azonos hormonális regulációja (*Owens & Short, 1995; Blas et al., 2006*), de korrelációt okozhat a komponensek között a kondíciófüggés is, a kondíció közös, akár genetikai háttere miatt (*Rowe & Houle, 1996; Kotiaho et al., 2001*).

Ilyen összetett jelzésrendszert alkothatnak a madarak tollazati jellemzői (pl.: színezet), amelyek a szexuális szelekciós elmélet szerint, mint ornamentális bélyegek, megbízható jelzései lehetnek az egyedi minőségnek (*Darwin, 1871; Andersson, 1994*). Mivel az ilyen bonyolult díszek előállítása és fenntartása költséges, kifejeződésük függhet az egyedi minőségtől, ha csak jó minőségű egyedek képesek erőteljesen kifejezni őket (*Andersson, 1994; Hamilton & Zuk, 1982; Zahavi, 1975*). Ezért ezek a szexuálisan szelektált bélyegek őszinte jelzései lehetnek az egyed fenotípusos és genetikai minőségének (*Silva et al., 2008*).

Mindezek alapján a tollazati színezet kifejezettsége a madaraknál a tojó párválasztási döntésének alapjául szolgálhat (*Hill, 2006*). Relatíván színesebb hímeket választva tehát a tojó jobb minőségű párhoz és így direkt és indirekt nyereségekhez juthat (pl.: jobb minőségű territórium, erőteljesebb szülői gondoskodás, nagyobb immunkompetencia, illetve kisebb parazitáther) (*Keyser & Hill, 2000; Sieffermann & Hill, 2003; McGraw & Ardia, 2003*).

A madarak tollazatának színe két nagy színezeti típusba sorolható. Lehet szerkezeti (strukturális), illetve pigment alapú. Ez utóbbi csoport viszont metabolikus eredet szerint tovább tagolható pl. a melanin, illetve a karotinoid alapú színezetre (*Gray, 1996*).

A strukturális alapú színezet a fény koherens vagy inkoherens szóródással való visszaverődését jelenti a toll rendezett vagy rendezetlen finomszerkezetéről, amely inkoherens szórás esetén a teljes spektrumú fehér fény, koherens szórás esetén gyakran az ultraibolya (UV) hullámhosszok visszaverésének különbségeiben mutatkozik meg (*Prum et al., 1998*). A madarak látási rendszere különbözik az emberétől és rendelkeznek egy negyedik típusú csapsejttel, melynek a rövid hullámhossz (UV) tartományban van az abszorbanca maximuma. Ezért a tollak UV-színezete többletinformációt jelenthet a jeladó minőségéről, vagy feltűnőségével felerősíthet más, pl. viselkedési jelzéseket. Az UV színezet kifejeződését legfőképpen a toll szerkezetének szabályossága, ezen belül a tollrostok szivacsos rétegében található keratin rudak és a köztük lévő levegőterek mérete és elrendeződése határozza meg, de a keratinmátrixba lerakódott pigmentek szerkezete is befolyásolja (*Prum, 2006*). Több vizsgálat is alátámasztja, hogy a szerkezeti színezetbeli változatosság összefügg a kondícióval, illetve az egyed genetikai minőségével, vagyis a rossz kondíció vagy rossz genetikai minőség ronthatja a kifejeződését (*Keyser & Hill, 1999; Johnsen et al., 2003; Prum, 2006*).

A karotinoidok (karotinok és xantofillek) sárga, narancs vagy vörös színű pigmentek, melyeket a madarak nem képesek előállítani, így a teljes szükséges mennyiséget a táplálékkal kell felvenniük. Emiatt a karotinoidok elérhetősége az adott környezetben korlátozhatja a karotinoid alapú jelzések kifejeződését, amelyek ebből kifolyólag a minőség őszinte jelzéseként szolgálhatnak, hiszen intenzitásuk jelezheti a karotinoidok, illetve azok előanyagainak megszerzési és felvételi képességét, amely különbözhet az egyedek között (*Goodwin, 1984; Hill, 1992; Hill & Montgomerie, 1994*). A karotinoidok ezen kívül több más fontos fiziológiai folyamatban részt vesznek: vitaminok (pl.: A-vitamin) előanyagai (*Olson & Owens, 1998*), antioxidánsként részt vesznek a potenciálisan káros másodlagos metabolitok (pl.: szabadgyökök) semlegesítésében és immunserkentő funkcióval is rendelkeznek (*Møller et al., 2000*). Ez a sokféle szerep fokozza a limitációjukat és így a karotinoid jelzések értékét (*McGraw, 2006; Peters, 2007*).

A melaninok (eumelaninok és feomelaninok) a szervezetben szintetizálódnak kéntartalmú aminosavakból (tirozinból vagy fenilalaninból), ezért a melanin alapú szignálok kifejeződése függhet ezeknek az aminosavaknak a szintjétől a táplálékban (*Poston et al., 2005*), de a vedlés kori kondíciótól is (*Veiga & Puerta, 1996*). A melaninok a karotinoidokhoz hasonlóan

rendelkezik antioxidáns és immunserkentő funkcióval, ezen kívül erősítik a tollakat (*Griffith et al., 2006*), ami fokozza a melanin alapú tollazati jelzések értékét. Kifejeződésüket a szteroid hormonok modulálhatják (*Griffith et al., 2006*). A melanin alapú jelzések fontosak lehetnek az ivaron belüli kompetícióban, mint a szociális státusz, a dominancia, vagy a kor jelzései (*Senar et al., 1993; Tarof et al., 2005; Senar, 2006*), de szerepet játszanak a párválasztásban is, mivel jósolhatják a várható szaporodási sikert (*Griffith et al., 1999; Parker et al., 2003*).

A különböző eredetű tollazati színjelzések korrelálhatnak egymással (*Siefferman & Hill, 2003*), azaz működhetnek egységes jelzésrendszerként. Az ilyen integrált jelzésrendszer vizsgálatának ideális alanya a széncinege (*Parus major*), mivel mindhárom színezeti típus megtalálható a tollazatában, és a teljes tollazatot egyszerre vedli nyár végén, ősz elején (*Svensson, 1992*). Jelen munkám során két feltűnő tollazati régió reflektancia spektrumait vizsgáltam. A mell sárga színezete karotinoid alapú, a táplálékkal felvett lutein és zeaxantin változtatás nélkül épül be a tollazatba (*Partali et al., 1987*). Élénksége (amely a tollszerkezetből adódik) és a telítettsége (amelyet a pigment-koncentráció határoz meg) függhet az egyed állapotától és táplálkozásától (*Senar et al., 2003*). A fejtető fekete színezete egyszerre melanin és szerkezeti alapú. Élénkségét a szürkétől a feketéig a beépült melanin koncentrációja, relatív UV visszaverését a tollszerkezet határozza meg. Az UV visszaverés az általunk vizsgált populációban szexuális dikromatizmust mutat, valamint összefügg a vedlés kori kondícióval, de korrelációt találtak a pár tagjai között is (*Hegyi et al., 2007*).

A széncinege hímje és tojója alapvetően hasonló színezetű, de van köztük néhány különbség. A hímek általánosságban élénkebb színűek, fejtetőjük fényesebb, míg a tojóké mattabb, fakóbb, ez az UV visszaverést is befolyásoló tollszerkezeti különbségeknek tulajdonítható (*Hegyi et al., 2007*). A hassáv a hímeknél határozottabb, szélesebb, és a farok alatti területig húzódik, míg a tojók hassávja szakadozott, keskenyebb, és csak a hasig húzódik (*Svensson, 1992*). A széncinege párválasztásának alapjai részben ezek a tollazati színjelzések lehetnek (*Norris, 1990*), részben az ének vagy territórium minősége (*McGregor et al., 1981*).

Vizsgálatom fő célja a tollazati színek fenotípusos integrációjának vizsgálata volt, vagyis annak megállapítása, hogy milyen mértékben tekinthető egységes jelzésrendszernek a tollazat több, különböző színű régiója. Számos kutatás foglalkozott már egy adott faj egy adott jelzésgyanús bélyegével, ilyenkor többféle bélyeggel különálló vizsgálatok foglalkoztak (pl. füstifecskénél *Møller, 1991; Saino et al., 1997; Perrier et al., 2002*). Vizsgálták már egy fajon belül több különböző fenotípusos bélyeg összefüggését is. Ezen munkák közül

némelyek a különböző díszek egymástól független variancia-komponenseit elemezték tovább (Møller & Petrie, 2002). Mások a díszek korrelációit megvizsgálták, de továbbra is függetlenként kezelték őket (Doucet et al., 2005; Silva et al., 2008), vagy megkeresték és használták ezek közös változásainak irányait, de az összefüggéseiket nem értelmezték (Dallimer et al., 2003; Sieffermann & Hill, 2003; Barreira et al., 2007). Akadtak, akik egy fajon belül összehasonlították több fenotípusos bélyeg információtartalmát és szerepét, és összefüggéseket kerestek az információtartalom és az eredet között, korrigálva a bélyegek korrelációira (Garamszegi et al., 2006), vagy fajok között vizsgálták több jelzés evolúciós kapcsolatát (Hofmann et al., 2007). Kevés tanulmány jutott el több korreláló jelzés esetén addig, hogy feltárja a jelzések fajon belüli együttmozgásának részletes mintázatát és annak lehetséges proximális háttérét. Ilyen proximális háttér lehet pl. a forrásokért való versengés, mely a díszek között negatív összefüggéseket okozhat (Andersson et al., 2002). A hasonló fenotípusos háttér, pl. közös kondíciófüggés miatt több jelzés pozitívan korrelálhat (Cooperman et al., 2007). Végül a szociális háttér változásai kontextusfüggő összefüggéseket okozhatnak a jelzések között (Cornwallis & Birkhead, 2008).

A madarak tollazati színei a többszörös ornamentáció leggyakoribb vizsgálati alanyai, de mivel a többféle eredetű színezeti foltot (karotinoid, melanin, szerkezeti) funkcionálisan és fenotípusosan is nagyrészt függetlennek tartják (Gray, 1996), korrelációikat ritkán kutatták (Sieffermann & Hill, 2003). A tollazati színek vedlés és kopás eredményei, tehát több különböző szín rögtön a vedlés után illetve attól eltávolodva más mértékű és irányú integrációt mutathat, ezt azonban eddig nemigen támasztották alá. A hímeken és tojókon is megjelenő jelzések kutatása az utóbbi években gyorsult fel (Kraaijeveld et al., 2007), de ezek a vizsgálatok eddig általában külön-külön kezelték az egyes bélyegeket, és a korrelációikat az ivarok között nem hasonlították össze.

Egy adott színezeti régió fényvisszaverési változatosságának fő irányait megtalálhatjuk főkomponens analízissel (PCA) (Cuthill et al., 1999). A közelmúltban ezt a módszert a széncinegéken kiterjesztették több testtáj párhuzamos színváltozásainak vizsgálatára is (Hegyi et al., 2008). Ezen korábbi vizsgálatban (az általam is vizsgált populációban) ugyanezen két testtáj, a fejtető és a mell reflektancia spektrumait elemezték, és találtak közös színezeti tengelyeket. A fejtető relatív UV visszaverése és a mell sárga színezetének telítettsége együtt változott, köztük pozitív korreláció volt. A közös változást jósolta a vedlés kori kondíció, és összefüggött a párbaállással (Hegyi et al., 2008). A színezeti komponensek közti korrelációnak négy fő oka lehet:

1. A toll mikrostruktúrája mindkét színezeti komponens kifejeződését meghatározza (*Shawkey & Hill, 2005; Shawkey et al., 2006*).
2. Mindkét pigment rendelkezik antioxidáns funkcióval, és legalább részben limitálja őket a szükséges tápanyagok környezetben való hozzáférhetősége (*Griffith et al., 2006; Moreno & Møller, 2006*).
3. Mindkét pigment anyagcseréjét modulálja a tesztoszteron, mert szabályozza a melanin szintézist, illetve a perifériás szövetekhez a karotinoidok szállítását végző lipoproteinek szintjét (*Blas et al., 2006; McGraw et al., 2006*).
4. A melanin és a karotinoid alapú jelzések is lehetnek kondíciófüggők, tehát tükrözhetik a kondíció fenotípusos és genetikai alapját (*Veiga & Puerta, 1996; Hill & Brawner, 1998*).

Hegy et al. (2008) tavasszal és ősszel eltérő éveket vizsgáltak, és nem tesztelték statisztikailag, hogy az őszi illetve a tavaszi szezon közt mennyire hasonlítanak a két tollazati régió közös színezeti tengelyei, hanem csak kvalitatív összehasonlításokat végeztek a főkomponens súlyok alapján. Azt pedig megfelelő adatszám hiányában egyáltalán nem tudták megvizsgálni, hogy a két ivar színezeti tengelyei mennyire egyeznek egymással akár ősszel, akár tavasszal. A jelen munkánkban ezekre a kérdésekre keressük a választ, három év párhuzamos őszi és tavaszi adatait felhasználva. Ehhez bevezetünk egy statisztikai módszert, amelyet eddig a morfológiai integráció területén használtak. A fenti fő célokon kívül azt is felmérjük, hogy a két testtáj közös színezeti változásai összefüggenek-e a kondícióval és alapvető szaporodási változókkal, valamint mutatnak-e kölcsönös párválasztásra utaló jeleket.

2. Anyag és módszer

2.1. Terepi módszerek – Mintavétel

A terepi mintavétel a Pilis hegységben, Szentendréhez közel egy mesterséges odútelep-rendszerben történt, melyet az odúlakó énekesmadarak két évtizede tartó hosszútávú populációs vizsgálatának céljából hoztak létre (*Id. Török & Tóth, 1988, 1999*). A 2005 és 2007 közötti években, októberben és november elején, színcinegét fogtunk két napraforgómaggal töltött etetőnél kihelyezett függönyhálókkal. Tavasszal a 2006-tól 2008-ig terjedő években költő párokat fogtunk odúcsapdázással a fiókanevelés endoterm szakaszában. A megfogott madarakat számozott fémgűrűkkel gyűrűztük és Svensson (1992) leírása alapján meghatároztuk az ivarukat és a bináris korukat (egyéves vagy idősebb). A madarak tarsus hosszát tolómérővel 0,1 mm pontossággal, tömegüket rugós erőmérővel 0,1 g

pontossággal mértük. Adott pozícióból minimum 8-8 tollat gyűjtöttünk mind a sárga mellről, mind a fekete fejtetőről, majd a tollmintákat a későbbi spektrométeres analízisig borítékokba helyeztük. Az őszi mintavételkor begyűjtöttük a jobb- és baloldali második szélső faroktollakat is, amelyeket szintén borítékban tároltunk, majd később ezek tollnövekedési rátájának meghatározásával becsültük a vedléskori kondíciót. Az őszi szezonokból összesen 161 hím és 87 tojó tollmintái és tollnövekedési adatai álltak rendelkezésünkre, a tavaszi szezonokban pedig összesen 45 költő pártól voltak teljes tollmintáink. A hasonló évszakban kétszer is megfogott madarak második észlelésének adatait, valamint ősszel a még mindig vedlő madarakat kihagytuk az analízisekből. Az elemzések során felhasznált költéssiker mutatók (költés kezdete, tojásszám) a költések rendszeres ellenőrzéséből származnak. A költési időt az első tojás lerakásának napjával becsültük.

2.2. Mintafeldolgozás

A sárga mell és a fekete fejtető tollmintáinak spektrális reflektanciáját Mini-DT deutérium-tungsten-halogén fényforrással rendelkező Ocean Optics USB2000 spektrométer (Ocean Optics Europe) segítségével mértük. A kétágú száloptikás szondára egy fekete műanyag cső volt erősítve a mérési távolság standardizálása és környező fény kizárása érdekében. A mérési pont átmérője 3 mm volt. Nyolc tollat helyeztünk egymás tetejére fekete bársonyon, mely alacsony reflektanciájú, és karakterisztikus reflektancia görbével rendelkezik, lehetővé téve, hogy kiszűrjük és elkerüljük a háttér visszaverésének befolyását a mérésekre. A lámpát az egymásra helyezett tollak felületére merőlegesen tartva mintánként és testtájanként 2-2 mérést végeztünk WS-2 fehér referenciával szemben (Ocean Optics Europe). A reflektancia görbék tárolására az OOIBase programot használtuk (Ocean Optics Europe).

A vedléskori kondíciót a faroktollak növekedési rátájának mérésével becsültük, ezt a módszert ptilokronológiának nevezik (*Grubb, 1995; alkalmazását a tollazati díszekre ld.: Hill & Montgomerie, 1994; Keyser & Hill, 1999; széncinegére kidolgozott módszer: Senar et al., 2003; Hegyi et al., 2007*). Intenzív megvilágítás alatt tolómérővel mértük az első 10 látható növekedési sávot (sötét és világos sávok együtt) a toll disztális végétől kezdve, 0,1 mm pontossággal, 8-8 mintánként felváltva a jobb- és baloldali faroktollakon. A kétoldali mérések átlagaként létrehozott tollnövekedési rátát használtuk az analízisekben. A módszer ismételhősége igen nagy (*Hegyi et al., 2008*).

2.3. Statisztikai módszerek: közös színezeti tengelyek

A főkomponens analízis (PCA) statisztikai dimenziócsökkentési módszer (*Stevens, 1986*). Az eredeti sokváltozós tér varianciájának nagy részét néhány főkomponens tengelybe sűríti, amelyek merőlegesek egymásra. Jelen esetben is a testtájak színezetének olyan főtengeleit kerestem, amelyek az egyedek közti különbségek minél nagyobb részét magyarázzák. A PCA segítségével kétféleképpen kombinálhatjuk az egyes testtájakból nyert spektrális információkat. Használhatnánk az egyes testtájakra levezetett változókat (pl. élénkség, telítettség, árnyalat), de érdemes inkább a nyers spektrális adatokra támaszkodni, mivel a levezetett változók nem feltétlenül tükrözik pontosan az egyes régiók spektrális varianciájának fő irányát (*Cuthill et al., 1999; Peters et al., 2004; Siitari et al., 2007*). Annak érdekében, hogy megbízhatóan meghatározhassuk két vagy több tollazati régió korrelált spektrális varianciájának irányát, mindegyik testtáj nyers spektrális adatait egy közös főkomponens analízisben érdemes elemeznünk (*Hegyi et al., 2008*). Itt gondot okoz, hogy minden színezeti folt mért változatosságának legnagyobb részét (több mint 90%-át) a teljes visszaverés (brightness) magyarázza, amely erősen függ a tollak kopásától, és nagy mérési hiba is terheli (*Cuthill et al., 1999; Mennill et al., 2003; Hegyi et al., 2008*). Ha a spektrum alakjára vagyunk főként kíváncsiak (amely karotinoid és szerkezeti színeknél az alapvető információt hordozza), akkor érdemes minden nyers spektrumot korrigálnunk a teljes visszaveréssel úgy, hogy a hullámhossz-sávonkénti reflektancia értékeket elosztjuk a teljes görbe átlagos reflektancia értékével (*lsd. pl. Endler & Théry, 1996; Stein & Uy, 2006*). A jelen vizsgálatban ezeket a brightness-standardizált spektrumokat használtam. A sárga mell és fekete fejtető felvett reflektancia-spektrumait a cinegék látási tartományában, a 320-700 nm-es hullámhossz-tartományban 20 nm-es sávonként átlagoltam. Az analízisek során azonban testtájanként csak minden páratlan számú hullámhossz-sáv reflektancia-értékeit használtam fel, hogy elkerüljem a szomszédos hullámhossz-sávok közt fellépő autokorreláció hatásait az elemzésekre. Így testtájanként 10, összesen 20 változóval végeztem a két testtájra együttes főkomponens analízist az őszi és tavaszi, illetve szezonokon belül a hímek és a tojók adataira külön-külön, hogy statisztikailag tesztelhessek, hogy az őszi illetve a tavaszi szezon közt mennyire hasonlítanak a két tollazati régió közös színezeti tengelyei, valamint a két ivar színezeti tengelyei mennyire egyeznek meg ősszel, illetve tavasszal.

A szezononként illetve ivaronként számolt főkomponens tengelyek összehasonlítására egy a korrelációs mátrixok hasonlóságának vizsgálatához kidolgozott statisztikai módszert, a Common Principal Components (CPC) programot (*Phillips and Arnold, 1999*) használtam,

amely Bernhard Flury mátrix hierarchia módszerével működik (Flury, 1988). A program a két (vagy több) összehasonlítandó csoport főkomponens tengelyeit (amelyek maximális száma az eredeti változók számával egyenlő) a megmagyarázott variancia, azaz fontosság szerint csökkenő sorba rendezi, és egy hasonlósági hierarchia segítségével hasonlítja össze. Figyelembe veszi a főkomponens tengelyek irányát (hogy a létrehozó eredeti változók relatív hozzájárulása megegyezik-e a két csoportban), relatív fontosságát (egymáshoz képest mekkora varianciát magyaráznak a két csoportban) és abszolút fontosságát (abszolút értékben mekkora varianciát magyaráznak a két csoportban). A hasonlósági rangsor első szintje a függetlenség (Unrelated), mely azt jelenti, hogy a legfontosabb főkomponens tengely iránya eltér. A második szint, a CPC (1) (= egy közös főkomponens) azt jelenti, hogy az első, legnagyobb rangú főkomponens iránya megegyezik, az összes többi főkomponens iránya eltér. A CPC (2) (= két közös főkomponens) az első két legnagyobb rangú főkomponens irányának megegyezését jelenti, és így tovább, mindaddig, míg az összehasonlítandó főkomponensek száma a változók számánál eggyel kevesebb lesz. Ez a szint a CPC, mely azt jelenti, hogy az összes főkomponens iránya megegyezik. Ugyanis ha pl. tíz főkomponensből kilenc megegyezik, akkor a tizedik is meg fog egyezni, mert az első kilenc meghatározza a tizediket. A következő szint az arányosság (Proportionality), mely azt jelenti, hogy a főkomponenseknek nemcsak az iránya, hanem az egymáshoz viszonyított relatív hozzájárulása, vagyis az általuk megmagyarázott variancia hányada is megegyezik. Az utolsó szint a mátrix egyenlőség (Equality), mely azt jelenti, hogy az összes főkomponens iránya, valamint az általuk magyarázott variancia aránya és annak abszolút mértéke is megegyezik. Az adatoknak legjobban megfelelő hasonlósági szint kiszámítását a program Akaike Információs Kritérium (AIC) alapján végzi. Az AIC a modell illeszkedését és a paraméterek számát igyekszik kiegyensúlyozni. A kisebb AIC érték jelenti a megfelelőbb modellt, de nagyon hasonló AIC értékek esetén a modellek hasonlóan teljesítenek.

2.4. Statisztikai módszerek: kondíciófüggés, párbaállítás és költés

Az őszi spektrális adatokon vizsgáltam a közös színezeti tengelyek mentén mérhető változatosság és a vedléskori kondíció összefüggését általános lineáris modell segítségével. A függő változó az első vagy a második közös főkomponens (PC1, PC2) volt. Az év, az ivar és a kor diszkrét független változóként, a mérési dátum, a tarsushossz és a tollnövekedési ráta pedig folytonos független változóként kerültek a modellbe. A mérési dátum kódolásakor

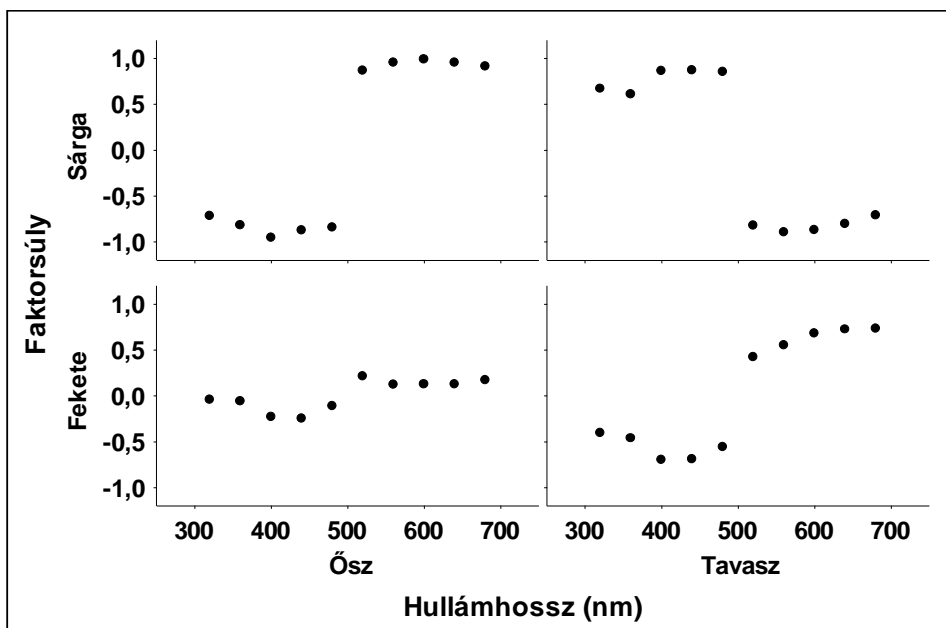
vonatkozási pontként október első napját használtam. A modellben kétutas interakciókat is számoltam, kivéve a két folytonos változót tartalmazó kettős interakciókat, valamint a kor és ivar közti interakciót, mivel bizonyos években kevés tojóra vonatkozó adatom volt. Csökkenő p érték szerint kihagytam a nem szignifikáns paramétereket, végül egyenként visszaépítettem őket a végső modellbe. A modellben ivarra standardizált tarsushosszt, valamint évre és ivarra standardizált tollnövekedési rátát használtam.

A tavaszi adatok közös főkomponens értékeit használtam az asszortatív párbaállási mintázat keresésére. Először általános lineáris modellel megvizsgáltam az év- és korhatást mind a hímek, mind a tojók PC értékeire, és ez alapján az első PC-k értékeit standardizáltam az évre. Ezután Pearson korrelációval becsültem a két ivar közötti összefüggést mindkét spektrális főkomponensre. Az itt elemzett két költési paraméter közül a költési időt az éves mediánhoz viszonyítottam, a tojásszámot pedig évre standardizáltam, majd mindkét paramétert korreláltattam a két ivar spektrális főkomponens változóival, a mediánhoz képesti költési dátumot Spearman nem parametrikus korrelációval, az év-standardizált tojásszámot pedig Pearson korrelációval.

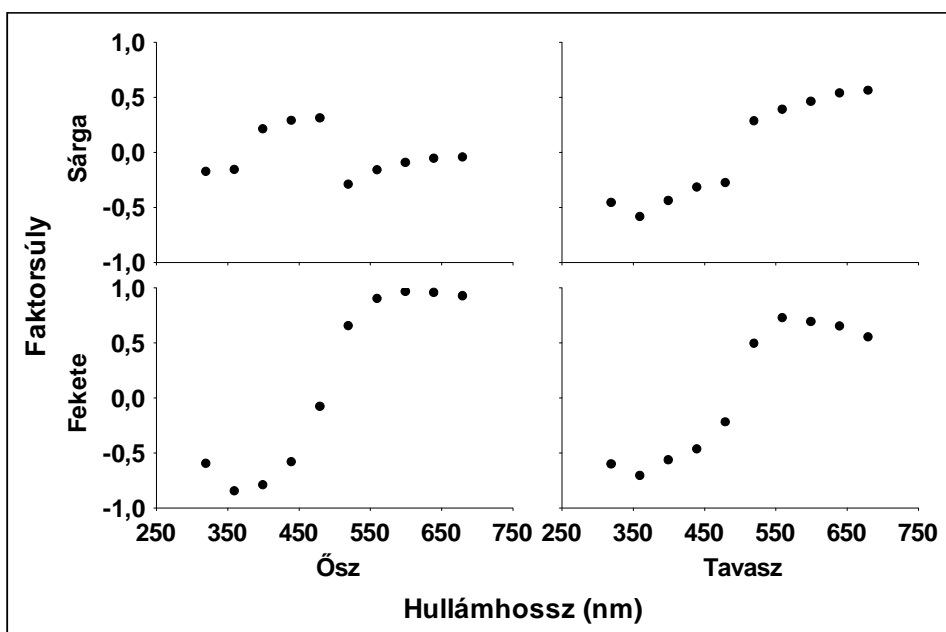
3. Eredmények

3.1. Közös színezeti tengelyek

A két testtáj színezeti változatosságának ősszel mintegy 32, de tavasszal mintegy 77 százaléka közösnek bizonyult, mivel mindkét testtáj reflektanciájával korreláló főkomponens tengelyek fedték le (ősz: PC1 40,97%, csak egy testtáj, PC2 31,87%, két testtáj; tavasz: PC1 50,39%, két testtáj, PC2 26,92%, két testtáj). A faktorsúlyok a két testtáj között kiegyenlítettebbek voltak tavasszal, ami nagyobb integrációra utal. Ősszel az első főkomponens mindkét testtáj esetében a relatív UV visszaverést ($R_{320-400}/R_{320-700}$) jelentette, de a fejtető esetében a korreláció nem volt szignifikáns (mell: $r=-0,836$, $n=248$, $p<0,001$, fejtető: $r=-0,041$, $n=248$, $p=0,523$). A második főkomponens hullámhosszszávokkal való korrelációinak mintázata a mell sárga telítettségének az inverzéhez (korreláció a sárga chromával ($(R_{700}-R_{450})/R_{700}$): $r=-0,236$, $n=248$, $p<0,001$) és a fekete fejtető relatív UV visszaverésének inverzéhez hasonlított (korreláció az UV chromával ($R_{320-400}/R_{320-700}$): $r=-0,790$, $n=248$, $p<0,01$). Tavaszra a két PC relatív fontossága megcserélődött, az első főkomponens jelentette a sárga testtáj telítettségét (korreláció a sárga chromával ($(R_{700}-R_{450})/$



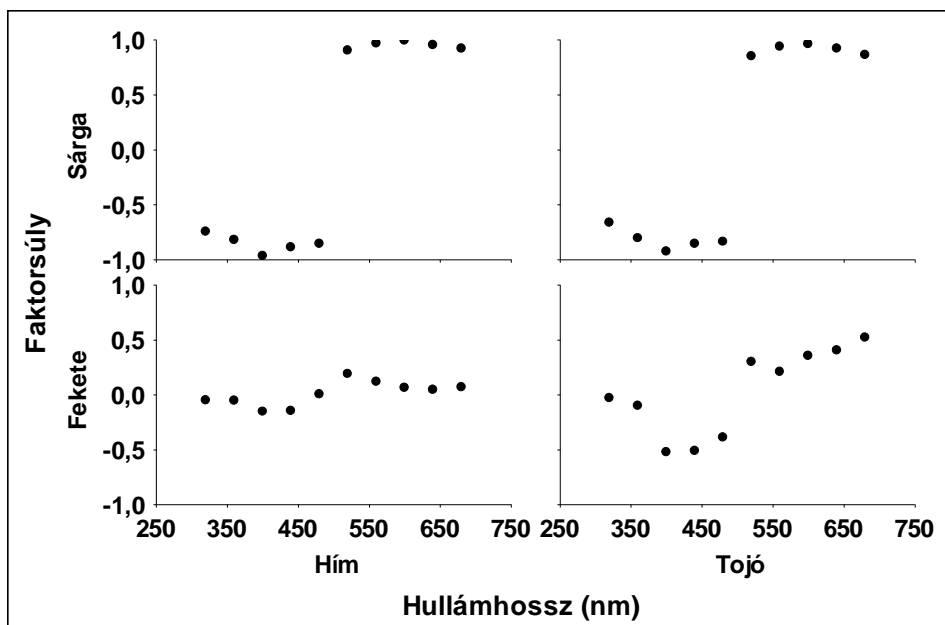
PC1



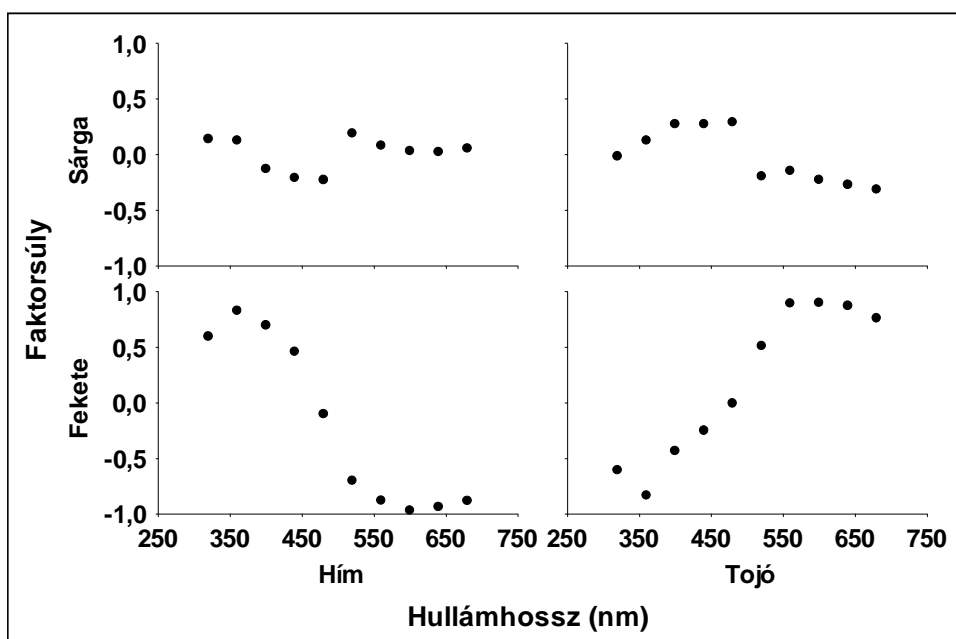
PC2

1. ábra: A sárga mell és a fekete fejtető közös spektrális főkomponens értékeinek korrelációja a hullámhossz sávokkal ősszel és tavasszal.

R_{700}): $r=-0,901$, $n=90$, $p<0,01$) és a fejtető relatív UV visszaverését (korreláció az UV chromával ($R_{320-400}/R_{320-700}$): $r=-0,462$, $n=90$, $p<0,001$), míg a PC2 mindkét testtájra a relatív UV visszaverés görbéjét ($R_{320-400}/R_{320-700}$) rajzolta ki (mell: $r=-0,300$, $n=90$, $p=0,004$, fejtető: $r=-0,674$, $n=90$, $p<0,001$). (1. ábra). Az őszi és tavaszi adatok esetében a korrelációs mátrixok



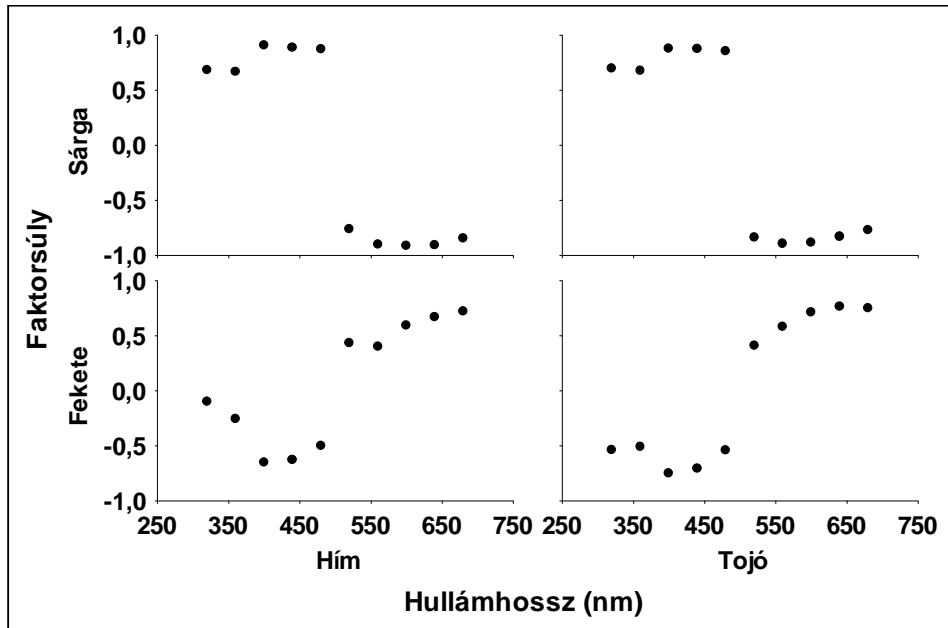
PC1



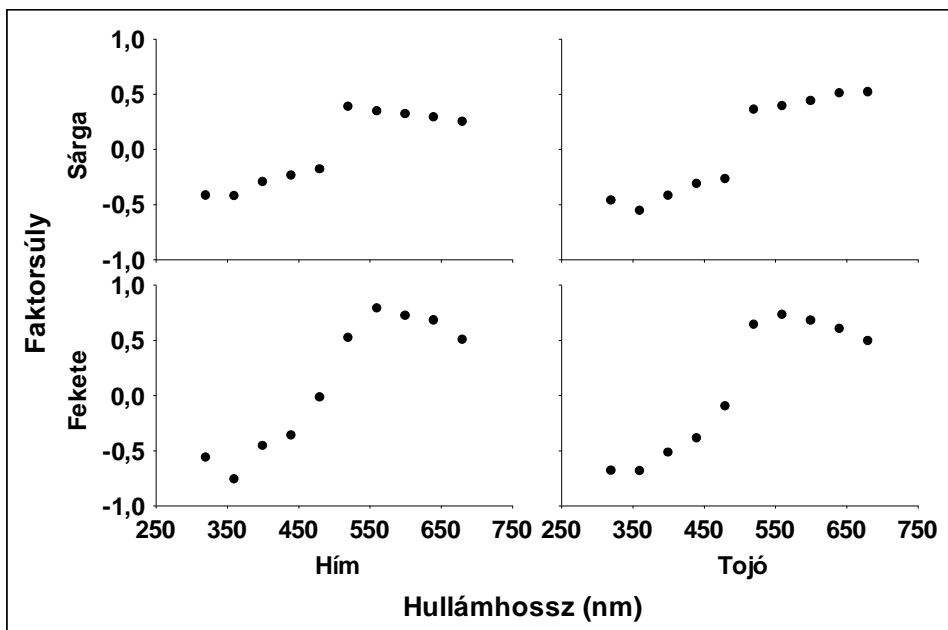
PC2

2. ábra: A sárga mell és a fekete fejtető közös spektrális főkomponens értékeinek korrelációja a hullámhossz sávokkal összeül külön a hímek és a tojók esetében. A második tengely az ivarok között előjelet váltott, de egyébként gyakorlatilag megegyezik.

összehasonlításakor nem találtam a két szezon között megegyező főkomponenseket, mivel minden hasonlósági szint AIC értéke a függetlenségi szint értékénél nagyobb volt (4. a. ábra). Szezonokon belül a két ivarnál hasonló mintázatot kaptam a faktorsúlyok és a hullámhosszsávok korrelációira. Összeül a hímekre és tojókra számolt első főkomponens is



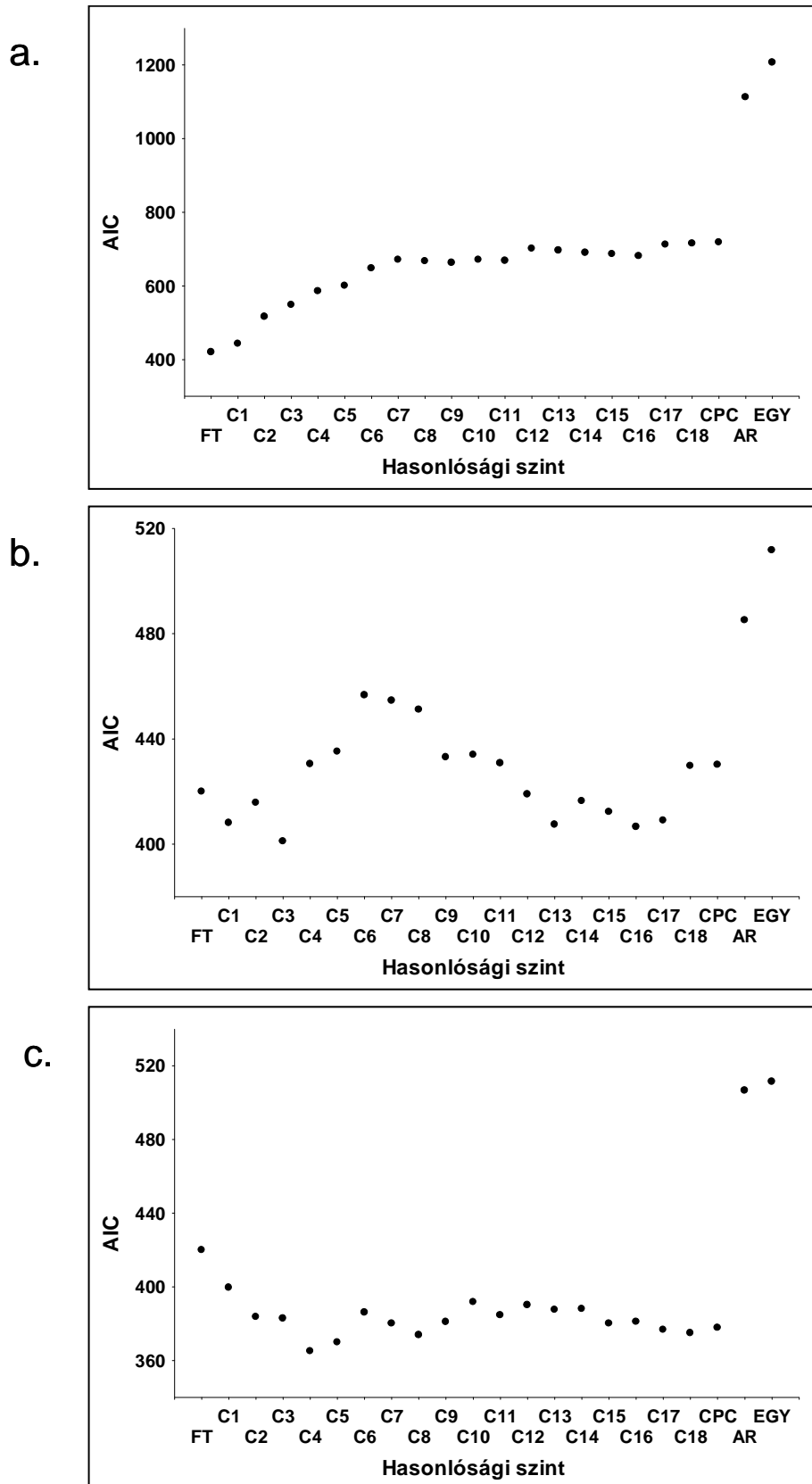
PC1



PC2

3. ábra: A sárga mell és a fekete fejtető közös spektrális főkomponens értékeinek korrelációja a hullámhossz sávokkal tavasszal külön a hímek és a tojók esetében.

a relatív UV visszaverést, míg a második főtenyely a mell sárgaságának telítettségét, illetve a fejtető relatív UV visszaverését jelentette (2. ábra). Tavaszra a főtenyelyek a két ivar összevont elemzéséhez hasonlóan megcserélődtek, de hímek és tojók között konzisztens maradt a mintázat (3. ábra). A korrelációs mátrixok ivarok közti összehasonlításakor összel



4. ábra: A közös főkomponens tengelyek összehasonlítása Common Principal Components programmal. A hasonlósági hierarchia szintjei közül a legkisebb információs kritériummal (AIC) rendelkező modell mutatja a legjobb teljesítményt. **a.)** Őszi és tavaszi szezon összehasonlítása. **b.)** Ősszel a hímek és a tojók főkomponenseinek összehasonlítása. **c.)** Tavasszal a hímek és a tojók főkomponenseinek összehasonlítása. FT=független, C1-C18=CPC(1)-CPC(18), AR=arányos, EGY=egyenlő

az első három főkomponens tengely iránya statisztikailag megegyezett (CPC(3): AIC=401,109), azonban a 12-17 főkomponens irányának megegyezését leíró modellek AIC értéke is a függetlenségi szint értékénél kisebb volt (4. b. ábra). Tavasszal a hímek és tojók között az első négy főkomponens irányának egyezését alátámasztó modell teljesített legjobban (CPC(4): AIC= 365,182), viszont emellett az egyenlőség és arányosság szintjének kivételével minden modell a függetlenségi szintnél jobb teljesítményt mutatott (4. c. ábra).

3.2. Kondíciófüggés

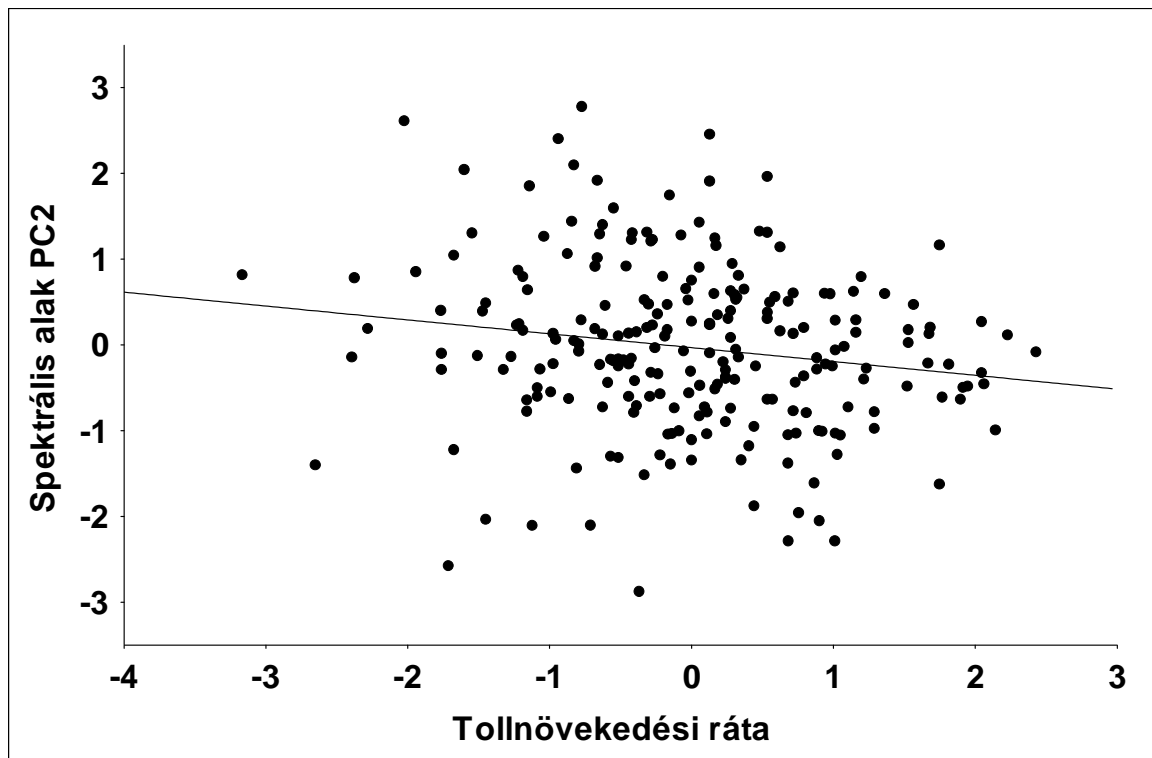
Az őszi madarak vedlés utáni első színezeti főtengele erősen szignifikáns évhatást mutatott, és gyengén összefüggött a mérési dátummal is (1. táblázat). Az első PC-nél nem találtam szignifikáns összefüggést a tollnövekedési rátával, a második főkomponens azonban szignifikánsan negatívan korrelált a tollnövekedési rátával (5. ábra), valamint erős év- és ivarhatást is találtam rá (1. táblázat).

1. táblázat. A két vizsgált tollazati régió közös spektrális főkomponenseinek összefüggései az évvel, az ivarral, a bináris korrall, a mérési dátummal, a tarsus hosszal és a faroktollak növekedési rátájával az ősszel fogott széncinegék esetében

	PC1	PC2
Év	9,21*** (2, 227)	19,41*** (2, 225)
Ivar	0,88 (1, 226)	166,96*** (1, 225)
Kor	1,84 (1, 226)	0,01 (1, 224)
Mérési dátum	6,15* (1, 227)	18,05*** (1, 225)
Tarsus hossz	1,16 (1, 226)	1,42 (1, 224)
Tollnövekedési ráta	0,02 (1, 226)	5,03* (1, 225)
Év x ivar	0,31 (2, 224)	1,58 (2, 223)
Év x kor	0,63 (2, 224)	0,55 (2, 222)
Év x mérési dátum	0,33 (2, 225)	2,51 (2, 223)
Ivar x mérési dátum	0,14 (1, 225)	1,71 (1, 224)
Kor x mérési dátum	0,44 (1, 225)	2,21 (1, 223)
Év x tarsus hossz	0,49 (2, 224)	1,99 (2, 222)
Ivar x tarsus hossz	1,17 (1, 224)	1,58 (1, 223)
Kor x tarsus hossz	0,41 (1, 224)	0,02 (1, 222)
Év x tollnövekedési ráta	2,39 (2, 224)	2,58 (2, 223)
Ivar x tollnövekedési ráta	1,29 (1, 224)	0,07 (1, 224)
Kor x tollnövekedési ráta	2,05 (1, 224)	0,71 (1, 223)

Megjegyzés: Általános lineáris modellt használtunk, és modellszelekcióval csökkenő p érték szerint kihagytuk a nem szignifikáns paramétereket, végül egyenként visszaépítettük őket a végső modellbe. A táblázatban az F-értékek vannak feltüntetve, zárójelben a hatás és hiba szabadsági fokával (effect és error degrees of freedom).

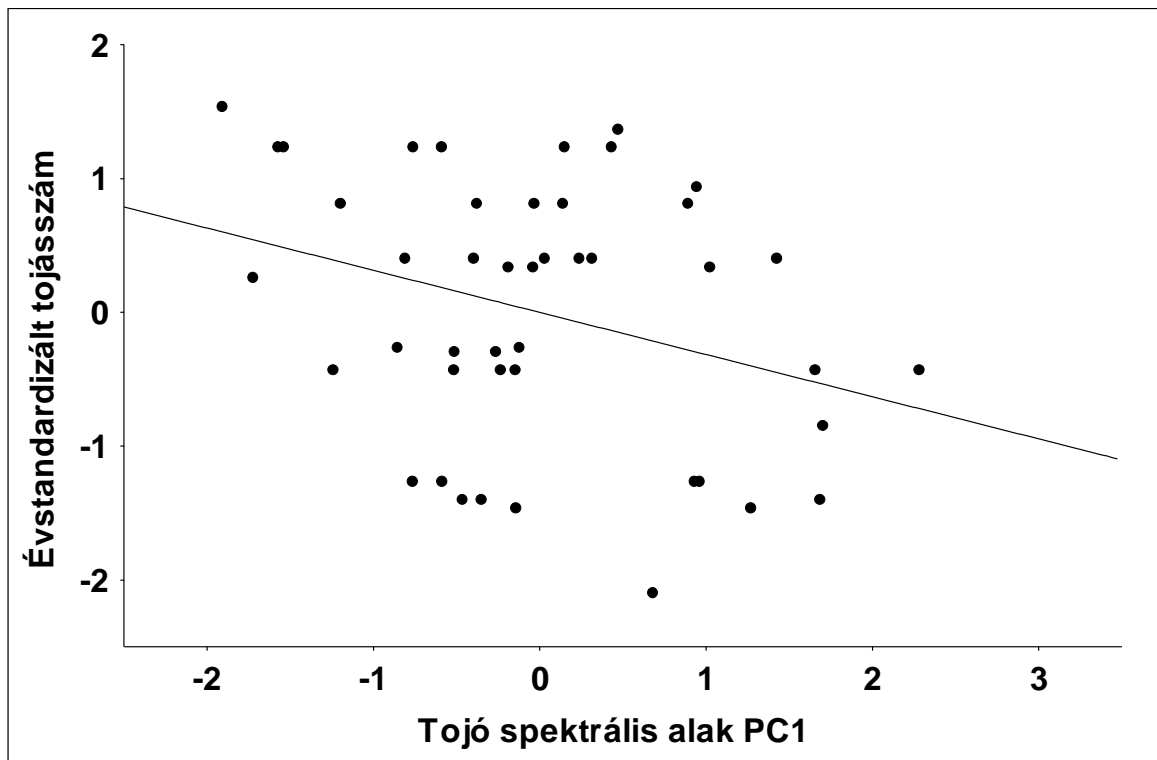
* $P < 0,05$; *** $P < 0,001$



5. ábra: A második spektrális főkomponens összefüggése a tollnövekedési rátával

3.3. Párbaállási és költési mintázatok

A tavaszi költő madaraknál az első főkomponens esetében mind a hímeknél, mind a tojóknál találtunk évhatást (hímek: $F_{2,42}=2,97$, $p=0,018$; tojók: $F_{2,42}=4,19$, $p=0,019$), így mindkét ivarnál standardizáltam az évre. A második főkomponens esetében egyik ivarnál sem találtam évhatást (hímek: $F_{2,42}=1,07$, $p=0,351$; tojók: $F_{2,42}=0,31$, $p=0,733$). Ivartól függetlenül sem a kor, sem az év és a kor közti interakció nem volt szignifikáns egyik PC-re sem ($p>0,695$). Sem az első, sem a második év-standardizált főkomponensre nem találtam szignifikáns asszortatív párbaállási mintázatot (PC1: $r=0,002$, $n=45$, $p=0,989$; PC2: $r=-0,038$, $n=45$, $p=0,807$). A hímek első főtengele közel szignifikánsan összefüggött az éves mediánhoz viszonyított költési dátummal (Spearman $r=0,262$, $n=45$, $p=0,082$), de a tojóké sokkal kevésbé korrelált vele (Spearman $r=0,124$, $n=45$, $p=0,417$). A tojók esetében a PC1 szignifikáns negatív összefüggést mutatott az év-standardizált tojásszámmal (Pearson $r=-0,315$, $n=45$, $p=0,035$), de a hímeknél nem volt szignifikáns kapcsolat (Pearson $r=-0,068$, $n=45$, $p=0,656$) (6. ábra). A második spektrális főkomponens egyik ivarnál sem függött össze a költési paraméterekkel (hímek: dátum Spearman $r=-0,132$, $n=45$, $p=0,386$, tojásszám Pearson $r=0,185$, $n=45$, $p=0,224$; tojók: dátum Spearman $r=0,091$, $n=45$, $p=0,554$, tojásszám Pearson $r=0,068$, $n=45$, $p=0,656$).



6. ábra: A tojók első spektrális főkomponensének összefüggése az év-standardizált tojásszámmal

4. Megbeszélés, következtetések

A melanin, a karotinoid és a szerkezeti alapú tollszínezetnek a különböző eredet miatt eltérő jelzésértéket tulajdonítanak, és ezeket a jelzéseket egymástól függetlennek tételezik fel. Bár az utóbbi időben ez az elképzelés változni látszik, a többféle színezeti típus párhuzamos mozgásait kevesen vizsgálták (Sieffermann & Hill, 2003; Barreira et al., 2007, Hegyi et al., 2008). A színezeti integráció vizsgálatának kitűnő modellfaja a szécinege, mivel karotinoid, melanin és szerkezeti alapú színezeti folttal is rendelkezik. A sárga mellszínezet tulajdonságait és összefüggését más jellemzőkkel már sokan vizsgálták. Dufva és Allander (1995) összefüggést találtak a mell sárga színezetének élénksége és az immunválasz intenzitása (fehérvérsejt szám) között. Mások azt találták, hogy a mell sárgasága ivarok és élőhelyek között eltér (Horak et al., 2001), tükrözi a környezet szennyezettségét (Eeva et al., 1998), valamint összefügg a túléléssel (Horak et al., 2001), illetve a vedlési kondícióval és a pigmentszerző képességgel (Senar et al., 2008). A sárgaság szexuális szelekciós szerepét azonban csak egy vizsgálat becsülte korrelatívan, és negatív eredményt kapott (Hegyi et al., 2007). A közelmúltban felmerült a kombinált melanin és szerkezeti alapú fekete fejtető lehetséges jelzés szerepe is (Hegyi et al., 2007). A fejtető az általunk is vizsgált populációban az UV tartományban ivari kétalakúságot mutatott, relatív UV visszaverése nőtt a vedlés kori

kondícióval, és pozitívan korrelált a párok tagjai között. A sárga mell és a fekete fejtető színezetének eltérő eredete ellenére ugyanebben a populációban azt találták, hogy a színezetnek közös tengelyei vannak, amelyek vedlés után és a költési időszakban egyaránt a színezeti variancia nagy részét megmagyarázták, vagyis a két testtájra a spektrális alak változatosságának nagy része közös volt (*Hegyí et al., 2008*).

A jelen vizsgálatban nagyobb, hároméves adatsort, ráadásul párhuzamos szezonomat elemeztünk, vagyis mind az őszi, mind a tavaszi adataink mögött azonos három év nyári vedlése állt. A tavaszi és az őszi szezonom esetleg eltérő mintázatait ezért nem okozhatták évminőség hatások. Eredményeink hasonlóak voltak a korábbi vizsgálatához, de nem egyeztek vele teljesen. Az első PC ősszel az alacsony és magas hullámhosszakot állította szembe mindkét testtáj esetében, de a fejtető hozzájárulása ehhez a változóhoz nagyon gyenge volt, ezért ezt nem tekinthetjük közös főtengetynek. A második őszi PC ellenben a sárga mellszínezet telítettségét és a fekete fejtető relatív UV visszaverését kapcsolta össze, mindkét testtáj robusztus hozzájárulásával, tehát ez valóban közös főkomponens volt. Tavasszal mindkét domináns főkomponens összekapcsolta a testtájakat, a két testtáj relatív faktorsúlyai kiegyenlítettébbé váltak, ami erősebb integrációra utal.

Érdekes módon a főtengetyek relatív fontossága az őszhöz képest megcserélődött. A helycsere oka a differenciális tollkopás lehet. A széncinege évente egyszer, nyár végén vagy ősz elején vedli le a teljes tollzatát (*Svensson, 1992*), ezután a színezet változatosságát tavaszig csak a tollkopás befolyásolja. A különböző színű régiók különböző mértékben kopnak, a karotinoid alapúak erősebben mint a melanin alapúak, mivel a lerakódott melanin erősíti, a karotinoidok viszont gyengíthetik a tollakat (*Bleiweiss, 2004; Griffith et al., 2006*). Az eltérő kopás megváltoztathatja a testtájak egymáshoz való viszonyát is. Esetünkben a színezeti főtengetyek kopás okozta helycsereje megnövelte a színezet információtartalmát a vedléstől a párválasztás felé haladva. Tavaszra ugyanis előtérbe került a sárga telítettség – fejtető UV tengely, melyre vizsgálatunk során szignifikáns kondíciófüggést kaptunk (pozitív korreláció a tollnövekedési rátával közvetlenül a vedlés után). A főkomponens által összekapcsolt két testtáj színezetének háttérmechanizmusa eltérő. A mell sárgaságának telítettsége a tollak karotinoid tartalmától függ (*Shawkey et al., 2006*), míg a fejtető relatív UV reflektanciáját a tollak mikrostruktúrája határozza meg (*Shawkey et al., 2003*). Azonban a szín kifejeződésének mértéke mindkét esetben függhet az általános kondíciótól, így elképzelhető, hogy a két testtáj színezetét a kondíció közös háttere kapcsolta össze (*Tomkins et al., 2004*). A „jó gén” hipotézis értelmében a közös kondíciófüggés akár genetikai kapcsolatot is jelenthet a jelzések között (*Cooperman et al., 2007*).

A szaporodásban a hímek és tojók szerepe eltér, mert a hímek a párszerzésbe, a tojók az utódok létrehozásába fektetnek többet. Már Darwin óta tudjuk, hogy többnyire a hímek a díszesebbek (*Andersson, 1994*), azonban újabban a tojók szexuális jelzései is figyelmet kaptak. A tojók díszei is jelezhetnek szociális rangot a limitált források (pl.: territórium, vagy pár) birtoklásában, jelezhetik a szaporodási, szülői illetve a genetikai minőséget, és ezért a válogatós hímek szemében előnyt élvezhetnek (*Amundsen, 2000; Komdeur et al., 2005; Kraaijeveld et al., 2007*). A két ivar eltérő szerepe miatt a hímek és tojók jelzéseinek kifejeződésében és információtartalmában is különbséget várunk. Klasszikus ivari szerepek esetén a hímek díszeinél várjuk a nagyobb kifejezettséget és erősebb minőségjelzést, a rájuk ható erősebb szelekció miatt. Ennek ellenére a mi esetünkben a hím és tojó színcinegék között a fő színtengelyek ősszel és tavasszal is hasonlítottak. Ennek az lehet az oka, hogy a két ivarban közös a színezet genetikai háttere, amely meggátolja a szétválást (*Lande, 1987; Lande & Arnold, 1985*), vagy esetleg mindkét ivarban fontos jelzésként szerepel a színezet, ami szintén okozhat hasonlóságot a színezet integrációjában (*Jones & Hunter, 1993; Amundsen et al., 1997*). A hasonlóság okának tisztázása további vizsgálatokat igényel, hiszen, meglepő módon, a sárga mell és a fekete fejtető szexuális szelekciós szerepét eddig csak korrelatíván vizsgálták (*Hegyí et al., 2007*), kísérletesen soha egyikét sem.

Néhány madárfajnál a két ivar hasonló díszességét megmagyarázhatják a hímek és tojók hasonló preferenciái. Kölcsönös preferenciákat és így kölcsönös párválasztást olyan fajoknál várunk, ahol a mindkét ivar rátermettsége inkább függ a párja minőségétől, mint mennyiségétől. Ilyenek pl. azok a fajok, ahol a hím is jelentős mértékben fektet energiát az utódgondozásba, vagy ahol a hím szaporodási sikere függ a tojó szülői képességeitől, mert itt a hím is válogathat a tojók között, és nemcsak fordítva. (*Johnstone et al., 1996; Kokko & Johnstone, 2002*). A kondíció kölcsönös jelzése olyan fajoknál fordulhat elő, ahol mindkét ivar egyedi minősége jelentősen változik évek között, és mindketten nagymértékben részt vesznek az utódgondozásban (pl.: *Komdeur et al., 2005*). Azonban a hímek és tojók színezetének páron belüli korrelációját okozhatja egy indirekt mechanizmus is, amelyet szociális szelekciónak neveznek. Ez olyan szociális kompetíciót jelent, melyben az egyedek más-más forrásokért versengve kerülnek párba. A hímek pl. versenghetnek a territóriumokért, a tojók pedig a hímekért, így a színesebb egyedek úgy állhatnak egymással párba, hogy közvetlenül nem is választották egymást (*Kraaijeveld et al., 2007*). Jelen vizsgálatban nem találtunk szignifikáns asszortatív párbaállási mintázatot, melynek az lehet a magyarázata, hogy a két ivarban eltérő szerepet játszik a színezet, és emiatt nem kölcsönös rá a szexuális szelekció.

A hímek főként a párszerzésre törekednek, ennek sikerét jelezheti a korábbi párbaállítás (pl.: *Siefferman & Hill, 2003*). Ha a színezet a minőséget jelzi, akkor azt várjuk, hogy a vonzóbb hímek korábban állnak párba, mivel a tojók őket részesítik előnyben, és így hamarabb „elkelnek”. Eredményeink tendenciát mutatnak a költéskezdet és a kondíciófüggő közös színezeti tengely összefüggésére. További adatok gyűjtése szükséges ennek az eredménynek a megerősítésére. Ezt a tendenciát egyaránt okozhatja a jelzés alapú párválasztás, illetve a territóriumszerzési siker és a territórium minősége is (*Alatalo et al., 1986*). A tojók viszont a szaporodási sikerüket az utódszám növelésével csak korlátozottan emelhetik, mivel a nagy tojások létrehozási költsége jelentős (*Bateman, 1948*), és így a források limitáltsága miatt a fészekaljméret növelését korlátozza a szám-minőség trade-off. Ha az adott szexuális jelzés a forrásszerző képességet mutatja (pl.: a karotinoidszerző képességen vagy a vedlési kondíción keresztül, *Senar et al. 2008*), akkor pozitívan korrelálhat a tojásszámmal (*Doutrelant et al., 2008*), amit eredményeink alá is támasztanak. Ezt a korrelációt azonban az is okozhatja, hogy a jelzés szerepet játszik a territórium-szerzésben, és emiatt pozitív az összefüggése a territórium minőséggel (*LeBas, 2006*).

Munkánk során egy új módszert is teszteltünk a színezeti változatosság fő irányainak statisztikai összehasonlítására, jelen esetben a szezonok és ivarok között (Common Principal Components program). Eredményül legfeljebb egy vagy néhány tengely egyezését kaptuk, nem pedig arányosságot vagy egyenlőséget. Ez azt sugallja, hogy a legnagyobb változatosságot magyarázó tengelyek iránya hasonló lehet, de a relatív és főleg az abszolút hozzájárulásuk megegyezése nem várható. A CPC program tehát esetünkben viszonylag jól értelmezhető eredményeket adott, ami ígéretessé teszi a további használatát. A program alkalmazása a jelen célra bizonyos esetekben korlátokba ütközhet, mert csak a hasonlósági rangsor mentén tud dolgozni, azaz csak az első valahány főkomponenst (1, 2, stb.) képes összehasonlítani, és nem egyenként bármelyiket. Esetleg lehetséges egy egyénileg felállított más főkomponens rangsor mentén számolni, de ekkor a rangsornak az összehasonlítandó csoportok között meg kell egyeznie. Emiatt, ha két főkomponens tengely megegyezik, de szezonok között fontosságuk felcserélődik, és különösen, ha magas rangú tengelyek cserélnek helyet, a program biztosan nem tudja detektálni a hasonlóságot, valamint érzékeny módszer lévén kisebb különbségek esetén is különbözőséget fog találni. További feladat lehet annak megállapítása több fajnál, hogy mennyire gyakoriak a szezonok illetve ivarok közti tengelycserék, valamint hogy a legtöbb varianciáért felelős tengelyek mentén koncentrálnak-e a testtájak hasonlósága. Tesztelni kell a program és más hasonló szoftverek érzékenységét is a fentieket figyelembe véve.

Összefoglalásképp elmondhatjuk, hogy a különböző eredetű tollazati színek párhuzamosságait érdemes és fontos vizsgálni, hiszen eredményeim azt mutatják, hogy a széncinege több különböző eredetű tollazati régió színének együttes becslésével, azaz egy egységes, integrált jelzésrendszer használatával hatékonyan választhat párt, mert több jelzés a közös információt megbízhatóbban és hatékonyabban közvetítheti, mint az egyes jelzések külön-külön. Hogy tisztábban átláthassuk ezt a rendszert, a jövőben még fontos lenne kísérletesen vizsgálni széncinegénél a kondíciófüggés és a színezeti integráció kapcsolatát, részletesen felmérni a párválasztást, valamint érdemes volna bevonni több testtáját (pl.: a hassáv színe és mérete) a jelzések integrációjának vizsgálatába. Végül az is fontos kérdés, hogy más fajok esetében mennyire általános, milyen mértékű és mennyire robusztus a hasonló, illetve a különböző eredetű színezeti elemek integrációja (*Sieffermann & Hill, 2003; Barreira et al., 2007*).

5. Összefoglalás

A széncinege tollazati színezete mint egységes jelzésrendszer

Az állatok párválasztási jelzései információt nyújthatnak az egyed minőségéről, de ez az információ igen sokféle lehet. Gyakori egy fajon belül egyszerre több jelzés használata, de a jelzések egymáshoz való viszonya általában tisztázatlan. Különösen ritkán vizsgált kérdés, hogy a különféle jelzések által közvetített információban mennyi a párhuzamosság. Jó példa erre, hogy a madarak különböző eredetű színezeti foltjait, mint a karotinoid alapú és szerkezeti színezet, egymástól függetlennek tételezték fel, korrelációjukat és párhuzamos változásukat még nem vizsgálták. Jelen munkámban hím és tojó széncinegéken (*Parus major*) a karotinoid alapú sárga mellszínezet és a szerkezeti alapú fekete fejtetőszínezet fenotípusos integrációját vizsgáltam ősszel (a nyári vedlés után), illetve a tavaszi költési időszakban végzett mintavételek segítségével. Arra voltam kíváncsi, hogy a spektrális adatokból a két testtájra számolt közös főkomponens tengelyek mennyi varianciát magyaráznak, mennyire hasonlóak szezonok és ivarok között, mutatnak-e kondíciófüggést, illetve lehet-e szerepük a szaporodási időszakban. Azt találtam, hogy a két testtáj színezete közt erősebb volt a kapcsoltság tavasszal, mint közvetlenül a vedlés után. A különböző színezeti tengelyek fontosságának megváltozása miatt, amelyet a tollkopás okozhatott, az őszi és tavaszi főtengelek statisztikailag eltérőnek bizonyultak. A két ivar közt viszont ősszel és tavasszal is hasonlóak voltak a színezeti tengelyek. A sárga mell telítettségét és a fejtető ultraibolya visszaverését összekapcsoló színváltozó ősszel összefüggött a vedléskori kondícióval, tavasszal pedig költéssiker mutatókkal: a hímeknél a költéskezddés idejével, a tojóknál pedig a tojákszámmal. Eredményeink azt mutatják, hogy a különböző eredetű tollazati színek párhuzamosságait érdemes és fontos vizsgálni. Munkánk során egy új statisztikai módszert is teszteltünk a színezeti integráció vizsgálatára.

6. Summary

Plumage coloration as an integrated signal system in great tits

Mate choice signals in animals may convey information on individual quality, but this information can be very diverse. Multiple signals are often present in a single species, but the relationship of these signals to one another is usually unclear. The extent to which information provided by different signals is parallel is particularly rarely examined. In birds, for example, color patches of different origin, such as carotenoid and melanin colors, have been regarded as independent of each other, and their correlations and parallel changes have not yet been examined. In our present work on male and female great tits (*Parus major*), we assessed the phenotypic integration of carotenoid based yellow breast color and structurally based black crown color, using samples taken in autumn (after the summer molt) and in the spring breeding season. We calculated common principal component axes from spectral data of the two plumage areas, and investigated the amount of variance explained by these axes, the similarity of the axes between seasons and sexes, their condition-dependence, and their possible role in the breeding season. We found a stronger relationship in color between the two plumage areas in spring than immediately after molt. Due to a change in the relative role of different color axes, the principal axes were statistically different in spring than in autumn, probably due to feather abrasion. The two sexes showed similar color axes in both autumn and spring. The color variable linking the saturation of the yellow breast to the ultraviolet reflectance of the crown was correlated with condition during molt in autumn, and with breeding success variables in spring: breeding time in males and clutch size in females. Our results show that it is worth and important to investigate the parallelism of plumage colors of different origin. During this work, we also tested a new statistical method for the assessment of color integration.

7. Irodalomjegyzék

- Alatalo, R. V., Lundberg, A. and Glynn, C. 1986. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics. - *Nature*, 323: 152-153.
- Amundsen, T. 2000. Why are female birds ornamented? - *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 149-155.
- Amundsen, T., Forsgren, E. and Hansen, L. T. T. 1997. On the function of female ornamentation: male bluethroats prefer colourful females. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 264: 1579-1586.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. - Princeton University Press, New Jersey
- Andersson, S., Pryke, S. R., Örnborg, J., Lawes, M. J. and Andersson, M. 2002. Multiple receivers, multiple ornaments, and a trade-off between agonistic and epigamic signaling in a widowbird. - *American Naturalist*, 160: 683-691.
- Badyaev, A. V. and Young, R. L. 2004. Complexity and integration in sexual ornamentation: an example with carotenoid and melanin plumage pigmentation. - *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 1317-1327.
- Barreira, A. S., Lijtmaer, D. A., Loughheed, S. C. and Tubaro, P. L. 2007. Subspecific and temporal variation in the structurally based coloration of the ultramarine grosbeak. - *Condor*, 109: 187–192.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. - *Heredity*, 2: 349-368
- Blas, J., Pérez-Rodríguez, L., Bortolotti, G.R., Vinuela, J. and Marchant, T.A. 2006. Testosterone increases the bioavailability of carotenoids: insights into the honesty of sexual signalling. - *Proceedings of National Academy of Science USA*, 103: 18633-18637.
- Bleiweiss, R. 2004. Novel chromatic and structural biomarkers of diet in carotenoid-bearing plumage. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 271: 2327-2335.
- Candolin, U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. - *Biological Review*, 78: 575-595.
- Cooperman, A. F., Polak, M., Evans, C. S. and Taylor, P. W. 2007. Different sexual traits show covariation among genotypes: implications for sexual selection. - *Behavioral Ecology*, 18: 311-317.
- Cornwallis, C. K. and Birkhead, T. R. 2008. Plasticity in reproductive phenotypes reveals status-specific correlations between behavioral, morphological, and physiological sexual traits. - *Evolution*, 62: 1149-1161.
- Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D., Partridge, J. C. and Maier, E. J. 1999. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. - *American Naturalist*, 153: 183-200.
- Dallimer, M., Jones, P. J., Pemberton, J. M. and Cheke, R. A. 2003. Lack of genetic and plumage differentiation in the red-billed quelea *Quelea quelea* across a migratory divide in southern Africa. - *Molecular Ecology*, 12: 345-353.

- Darwin, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. - London, Murray
- Doucet, S. M., Mennill, D. J., Montgomerie, R., et al. 2005. Achromatic plumage reflectance predicts reproductive success in male black-capped chickadees. - *Behavioral Ecology*, 16: 218-222.
- Doutrelant, C., Gregoire, A., Grnac, N., Gomez, D., Lambrechts, M. M. and Perret, P. 2008. Female coloration indicates reproductive capacity in blue tits. - *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 226-233.
- Dufva, R. and Allander, K. 1995. Intraspecific variation in plumage coloration reflects immune response in Great Tit (*Parus major*) males. – *Functional Ecology*, 9: 785-789.
- Eeva, T., Lehikoinen, E. and Rönkä, M. 1998. Air pollution fades the plumage of the Great Tit. - *Functional Ecology*, 12: 607-612.
- Endler, J. A. and Théry, M. 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. - *American Naturalist*, 148: 421-452.
- Flury, B. 1988. Common principal components and related multivariate methods. - Wiley, New York.
- Garamszegi, L. Z., Hegyi, G., Heylen, D., Ninni, P., De Lope, F., Eens, M. and Møller, A. P. 2006. The design of complex sexual traits in male barn swallows: associations between signal attributes. - *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 2052-2066.
- Goodwin, T. W. 1984. The biochemistry of the carotenoids, Vol. 2. Animals. - Chapman and Hall, London.
- Gray, D. A. 1996. Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. - *American Naturalist*, 148: 453-480.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. and Burke, T. 1999. Environmental determination of a sexually selected trait. - *Nature*, 400: 358-360.
- Griffith, S. C., Parker, T. H. and Olson, V. A. 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? - *Animal Behaviour*, 71: 749-763.
- Grubb, T. C. 1995. Ptilochronology: a review and prospectus. - *Current Ornithology*, 12: 89-114.
- Hamilton, W.D. and Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? - *Science*, 218: 384–387
- Hegyi, G., Szigeti, B., Laczi, M., Eens, M. and Török, J. 2008. Correlated variation of colour between melanin and carotenoid pigmented plumage areas in great tits. - *Evolutionary Ecology Research*, 10: 559-574.
- Hegyi, G., Szigeti, B., Török, J. and Eens M. 2007. Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments - information content and role in great tits *Parus major*. - *Journal of Avian Biology*, 38: 698-708.
- Hill, G. E. 2006. Female mate choice for ornamental coloration. - In: Hill, G. A. and McGraw, K. J. (eds). *Bird coloration, volume 2: function and evolution*. Harvard University Press, pp. 137-200.

- Hill, G. E. and Montgomerie, K. 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 258: 47-52.
- Hill, G. K. 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. - *Auk*, 109: 1-12.
- Hill, G. E. and Brawner, W. R. 1998. Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265: 1105-1109
- Hofmann, C. M., Cronin, T. W. and Omland, K. E. 2007. Melanin coloration in New World orioles II: ancestral state reconstruction reveals lability in the use of carotenoids and phaeomelanins. - *Journal of Avian Biology*, 38: 172-181.
- Horak, P., Ots, I., Vellau, H., Spottiswoode, C. and Møller, A. P. 2001. Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. - *Oecologia*, 126: 166-173.
- Johnsen, A., Delhey, K., Andersson, S. and Kempenaers, B. 2003. Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. - *Proceedings of the Royal Society B*, 270: 1263-1270.
- Johnstone, R. A., Reynolds, J. D. and Deutch, J. C., 1996. Mutual mate choice and sex differences in choosiness. - *Evolution*, 50: 1382-1391.
- Johnstone, R. A. 1996. Multiple displays in animal communication: 'Backup signals' and 'multiple messages'. - *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 351: 329-338.
- Jones, I. L. & Hunter, F. M. 1993. Mutual sexual selection in a monogamous seabird. - *Nature*, 362, 238-239.
- Keyser, A. J. and Hill, G. E. 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet colouration of a structurally based plumage ornament. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266: 771-777.
- Keyser, A. J. and Hill, G. E. 2000. Structurally based plumage colouration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. - *Behavioral Ecology*, 11: 202-209.
- Klingenberg, C. P. 2008. Morphological Integration and Developmental Modularity. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 115-132.
- Kokko, H., Johnstone R. A., 2002. Why is mutual mate choice the norm? Operational sex ratios, sex roles, and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signaling. - *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 357: 319-330.
- Komdeur, J., Oorebeek, M., van Overveld, T. and Cuthill, I. C. 2005. Mutual ornamentation, age, and reproductive performance in the European starling. - *Behavioral Ecology*, 16: 805-817.
- Kotiaho, J.S., Simmons, L.W. and Tomkins, J.L. 2001. Towards a resolution of the lek paradox. - *Nature*, 410: 684-686.

- Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F. J. L. and Komdeur, J. 2007. The evolution of mutual ornamentation. - *Animal Behaviour*, 74: 657-677.
- Lande, R. & Arnold, S. J. 1985. Evolution of mating preference and sexual dimorphism. - *Journal of Theoretical Biology*, 117: 651-664.
- Lande, R. 1987. Genetic correlations between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences. - In: *Sexual Selection: Testing the Alternatives* (Ed. by J. W. Bradbury & M. B. Andersson), pp. 83-95. Chichester: Wiley.
- LeBas, N. 2006. Female finery is not for males. - *Trends of Ecology and Evolution*, 21: 170-173.
- McGraw, K. J. 2006. Mechanics of Carotenoid-Based Coloration. *Bird Coloration*. Vol. 1. Mechanisms and Measurements (eds G.E. Hill & K. McGraw), pp. 177-242. - Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- McGraw, K. J. and Ardia, D. R. 2003. Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experimental test. - *American Naturalist*, 162: 704-712.
- McGraw, K. J., Correa, S. M. and Adkins-Regan, E. 2006. Testosterone upregulates lipoprotein status to control sexual attractiveness in a colorful songbird. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 117-122.
- McGregor, P. K., Krebs, J. R. and Perrins, C. M. 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). - *American Naturalist*, 118: 149-159.
- Mennill, D. J., Doucet, S. M., Montgomerie, R. and Ratcliffe, L. M. 2003. Achromatic color variation in black-capped chickadees, *Poecile atricapilla*: black and white signals of sex and rank. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53: 350-357.
- Møller, A. P. 1991. Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*) .1. Determinants of tail ornament size. - *Evolution*, 45: 1823-1836
- Møller, A. P. and Petrie, M. 2002. Condition dependence, multiple sexual signals, and immunocompetence in peacocks. - *Behavioral Ecology*, 13: 248-253.
- Møller, A. P. and Pomiankowski, A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? - *Behavioral Ecology*, 32: 167-176.
- Møller, A. P., Biard, C., Blount, J. D., Houston, D. C., Ninni, P., Saino, N. et al. 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? - *Avian and Poultry Biology Reviews*, 11: 137-159.
- Moreno, J. and Møller, A.P. 2006. Are melanin pigments signals of antioxidant and immune capacity in birds? *Acta Zoologica Sinica*, 52: 202-208.
- Norris, K. J. 1990. Female choice and the evolution of the conspicuous plumage colouration of monogamous male great tits. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26: 129-138.
- Olson, V. A. and Owens, I. P. F. 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends of Ecology and Evolution*, 13: 510-514.

- Owens, I.P.E and Short, R.V. 1995. Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. *Trends of Ecology and Evolution*, 10: 44-47.
- Parker, T. H., Stansberry, B. M., Becker, C. D. and Gipson, P. S. 2003. Do melanin- or carotenoid-pigmented plumage ornaments signal condition and predict pairing success in the Kentucky warbler? - *Condor* 105: 663-671.
- Partali, V., Liaaen-Jensen, S., Slagsvold, T. and Lifjeld, I. T. 1987. Carotenoids in food chain studies: II. The food chain of *Parus* spp. monitored by carotenoid analysis. - *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 87: 885-888.
- Perrier, G., de Lope, F., Møller, A. P. and Ninni, P. 2002. Structural coloration and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. - *Behavioral Ecology*, 13: 728-736.
- Peters, A. 2007. Testosterone and carotenoids: an integrated view of trade-offs between immunity and sexual signalling. - *Bioessays*, 29: 427-430.
- Peters, A., Delhey, K., Denk, A. G. and Kempenaers, B. 2004. Trade-offs between immune investment and sexual signalling in male mallards. - *American Naturalist*, 164: 51-59.
- Phillips, P. C. and S. J. Arnold. 1999. Hierarchical comparison of genetic variance-covariance matrices. I. Using the Flury hierarchy. - *Evolution*, 53: 1506-1515
- Poston, J. P., Hasselquist, D., Stewart, I. R. K. and Westneat, D. F. 2005. Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. - *Animal Behaviour*, 70: 1171-1181.
- Prum, R. O., Torres, R H., Williamson, S. and Dyck, J. 1998. Constructive interference of light by blue feather barbs. - *Nature* 396: 28-29.
- Prum, R. O. 2006. Anatomy, physics and evolution of avian structural colors. - In: *Bird Coloration vol. I: Mechanisms and Measurements* (G. E. Hill and K. J. McGraw, eds), pp. 295-353. Harvard Univ Press, Cambridge, MA.
- Rowe, L. and Houle, D. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition-dependent traits. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 263: 1415-1421.
- Saino, N., Galeotti, P., Sacchi, R. and Møller, A. P. 1997. Song and immunological condition in male barn swallows (*Hirundo rustica*). - *Behavioral Ecology*, 8: 364-371
- Senar, J. C. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance. ! In: Hill, G. A. and McGraw, K. J. (eds). *Bird coloration, volume 2: function and evolution*. - Harvard University Press, pp. 87-136.
- Senar, J. C., Camerino, M., Copete, J. L. and Metcalfe, N. B. 1993. Variation in black bib of the eurasian siskin (*Carduelis spinus*) and its role as a reliable badge of dominance. - *Auk*, 110: 924-927.

- Senar, J. C., Negro, J. J., Quesada, J., Ruiz, I. and Garrido, J. 2008. Two pieces of information in a single trait The yellow breast of the great tit (*Parus major*) reflects both pigment acquisition and body condition. - *Behaviour*, 145: 1195-1210.
- Senar, J.C, Figuerola, J. and Domenech, J. 2003. Plumage coloration and nutritional condition in the great tit *Parus major*: the roles of carotenoids and melanins differ. - *Naturwissenschaften*, 90: 234-237.
- Shawkey, M. D. and Hill, G. E. 2005. Carotenoids need structural colors to shine. - *Biology Letters*, 1: 121-124.
- Shawkey, M. D., Estes, A. M., Siefferman, L. M. and Hill, G. E. 2003. Nanostructure predicts intraspecific variation in ultraviolet-blue plumage color. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 270: 1455-1460.
- Shawkey, M.D., Hill, G.E., McGraw, K.J., Hood, W.R. and Huggins, K. 2006. An experimental test of the contributions and condition dependence of microstructure and carotenoids in yellow plumage coloration. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 273: 2985-2991.
- Siefferman, L. and Hill, G. E. 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. - *Behavioral Ecology*, 14: 855-861.
- Siitari. H., Alatalo, R. V., Halme, P., Buchanan, K. L. and Kilpimaa, J. 2007. Color signals in the black grouse (*Tetrao tetrix*): signal properties and their condition dependency. - *American Naturalist*, 169: S81-S92.
- Silva, N., Avilés, J. M., Danchin, E. and Parejo, D. 2008. Informative content of multiple plumage-coloured traits in female and male European Rollers. - *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 1969-1979.
- Stein, A.C. and Uy, J.A.C. 2006. Plumage brightness predicts male mating success in the lekking golden-collared manakin, *Manacus vitellinus*. - *Behavioral Ecology*, 17: 41-47.
- Stevens, J. 1986. *Applied Multivariate Statistics for the Social Sciences*. - Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*. - Stockholm: Svensson.
- Tarof, S. A., Dunn, P. O. and Whittingham, L. A. 2005. Dual functions of a melanin-based ornament in the common yellowthroat. - *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 272: 1121-1127.
- Tomkins, J. L., Radwan, J., Kotiaho, J. S. and Tregenza, T. 2004. Genic capture and resolving the lek paradox. - *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 323-328.
- Török, J. and Tóth, L. 1988. Density dependence of reproduction of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) at high population levels. - *Journal of Animal Ecology*, 57: 251-258.
- Török, J. and Tóth, L. 1999. Asymmetric competition between two tit species: a reciprocal removal experiment. - *Journal of Animal Ecology*, 68: 338-345.

- Veiga, J. P. and Puerta, M. 1996. Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. - Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 263: 229-234.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. - Journal of Theoretical Biology, 53: 205–214.

8. Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Hegyi Gergelynek az egész munkám során kapott rengeteg nélkülözhetetlen segítségért és türelemért. Köszönöm belső konzulensemnek, Kövér Szilviának a dolgozat átnézésében nyújtott segítségét. Köszönöm Török János egyetemi tanárnak, a Viselkedésökológiai Csoport és az ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék vezetőjének a kutatómunkában való részvétel és a tanszéken való munka lehetőségét. Köszönöm a terepi munkában való sok segítséget az alábbiaknak: Bádonyi Krisztina, Blázi György, Cserepes Mihály, Főző Rita, Hargitai Rita, Herényi Márton, Laczi Miklós, Lakatos András, Michl Gábor, Nagy Gergely, Rosivall Balázs, Siklódi Botond, Szegedi Anikó, Szigeti Beáta, Szöllősi Eszter, Török János. Köszönet illeti a tollminták feldolgozásában való részvételéért Főző Ritát, Laczi Miklóst, Lakatos Andrást, Nagy Gergelyt és Szigeti Beátát. Köszönet illeti még a családomat, barátaimat és barátomat: Bakos Rékát, Barna Mónikát, Biró Juditot, Kötél Évát, Kötélné Szakos Klárát, Kötél Józsefet, Papp Kamillát, Pivarcsi Juditot, Sándor Istvánt, Vili Nórát, amiért átolvasták a kész dolgozatomat. Valamint mindenki másnak is szeretném megköszönni, ha valamilyen módon hozzájárult a munkám elkészültéhez.