

**Döntési helyzetek és mechanizmusok a madarak
költési időszakában**

Doktori értekezés
Készítette: Michl Gábor

Környezettudományi Doktori Iskola

Veszprémi Egyetem
Limnológia Tanszék
2005

Döntési helyzetek és mechanizmusok a madarak költési időszakában

Értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében a Veszprémi Egyetem
Környezettudomány Doktori Iskolájához tartozóan.

Írta: Michl Gábor.

A jelölt a doktori szigorlaton % -ot ért el,

Veszprém, Keszthely
a Szigorlati Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom:

Bíráló neve: igen /nem

.....
(aláírás)

Bíráló neve:) igen /nem

.....
(aláírás)

Bíráló neve:) igen /nem

.....
(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján.....% - ot ért el

Veszprém/Keszthely,.....
a Bíráló Bizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése.....

.....
Az EDT elnöke

Tartalomjegyzék

Kivonatok	6
1. Bevezetés	8
1.1 Döntési helyzetek énekesmadaraknál	8
1.2 Döntés a félrelépésről	10
1.2.1 Melyik nem kontrollálja a spermiumversengést?	10
1.2.2 Az örvös légykapó és a spermiumversengés	11
1.3 A tojók döntése a tojásbefektetésről	12
1.3.1 Párfüggő maternális utódsegítés	13
1.4 Döntés a predációs kockázatvállalásról	15
1.4.1 Hipotézisek a szülői kockázatvállalás mértékére	16
2. Módszerek	18
2.1 Az örvös légykapóról	18
2.2 Az antikopulátoros kísérlet	19
2.2.1 Az antikopulátor hatásosságának ellenőrzése	20
2.3 Spermiumszámlálás	20
2.4 Az inszeminációk jellemzése	21
2.5 A tesztoszteronszint mérése	22
2.6 A tojás és tojássárgája térfogat meghatározása	22
2.7 A kockázatvállalás mértékének meghatározása	22
2.8 Statisztikai analízis	23
3. Eredmények	25
3.1 Döntés a félrelépésről	25
3.1.1 Az antikopulátor hatásossága	25
3.1.2 Spermiumszám mintázatok	26
3.1.3 Az inszeminációk időzítése	27
3.1.4 A felszarvazott hímek jellemzői	28
3.1.5 A tojó döntése és a spermiumszám viszonyok	29
3.2 Döntés a tojásbefektetésről	30
3.3 Döntés a kockázatvállalásról	33
3.3.1 Válaszok karvalyra és léprigóra	33

3.3.2 A költési fázisok összehasonlítása	35
3.3.3 Kockázatok és követők	35
3.3.4 A fészekaljok minőségének hatása	36
4. Az eredmények értelmezése	38
4.1 Döntés a félrelépésről	38
4.1.1 A hím vagy a tojó dönt?	38
4.1.2 Döntés az időzítésről	39
4.1.3 Több apai utódgondozás vagy több jó minőségű utód?	40
4.2 Döntés a tojásbefektetésről	41
4.2.1 Fészekaljon belüli androgénmintázatok	41
4.2.2 Életképes fiókák: jó gének vagy sok androgén?	41
4.2.3 Kedvezőtlen költési körülmények: sok androgén a tojásban	42
4.3 Döntés a kockázatvállalásról	44
4.3.1 Két elvethető hipotézis	45
4.3.2 Szaporodási érték vagy sebezhetőség?	45
4.3.3 Nemtől függő döntési stratégiák	46
5. Összefoglalás	48
6. Köszönetnyilvánítás	49
7. Irodalomjegyzék	50
9. Tézispontok	60

Kivonat

Döntési helyzetek és mechanizmusok a madarak költési időszakában

A doktori értekezés célja az volt, hogy a költési időszak három fázisában egy-egy, az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) szülők előtt álló döntési helyzetet és annak megoldását bemutassa. (1) A félrelépések vizsgálatakor a szerző új módszert vezetett be: a pár-hímek kloákája köré erősített gumigyűrűvel megakadályozta a spermiumtranszfer, így lehetőség nyílt a páron kívüli inszeminációk vizsgálatára. A munka eredményeként kiderült, hogy a kevésbé attraktív hímek párjai félrelépnek és párzási taktikájukkal a vonzó idegen hímek fertilizációs sikerét segítik elő. (2) A tojásbefektetés vizsgálatakor a tesztoszteronszintek RIA-val analizáltuk. A tojók akkor emelik e hormon szintjét tojásaikban, ha későn költenek vagy fiatal, tapasztalatlan párjuk van. (3) Az etető szülők kockázat vállalását a szerző úgy vizsgálta, hogy egy kitömött karvaly jelentette nekik a predációs fenyegetést. A hímek akkor vállaltak nagyobb kockázatot, amikor fiókáik idősebbek vagy viszonylag nehezek voltak. A tojóknál az eredmény fordított volt.

Abstract

Decision-making mechanisms in birds during the breeding season

The aim of the PhD thesis was to present decision-making situations that Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) parents have to face in the three phases of the breeding season and describe their solutions. (1) During the study of cuckoldry, the author introduced a new method: attaching a rubber ring around the cloaca of pair-males prevented sperm transfer, thus it became possible to study extra-pair inseminations. The results showed that the mates of less attractive males cuckold and, with their mating tactic, enhance the fertilization success of the attractive extra-pair male. (2) During the study of egg investment testosterone levels were analyzed with RIA. Females increase the hormone level in their eggs if they breed late or have a young, inexperienced pair-male. (3) The author studied the risk taking of parents in the nestling phase by exposing them to predatory threat, using a stuffed Sparrowhawk (*Accipiter nisus*). Males were willing to take a greater risk when their nestlings were older or relatively heavy. The result in females was the opposite.

Zusammenfassung

Entscheidungssituationen und –mechanismen während der Brutsaison in Vögeln

Das Ziel der Dissertation war es Entscheidungssituationen zu untersuchen, denen Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) Eltern während drei Phasen der Brutsaison ausgesetzt sind, und die in diesen Situationen gegebenen Antworten zu evaluieren. (1) Bei der Untersuchung von Seitensprüngen wandte der Autor eine neue Methode an: mit einem um die Kloake der verpaarten Männchen befestigten Gummiring verhinderte er den Spermientransfer, was die Erforschung von extra-Paar Inseminationen ermöglichte. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Weibchen weniger attraktiver Männchen eher zu Seitensprüngen bereit sind und dass ihre Paarungstaktik den Fertilisationserfolg von attraktiven fremden Männchen begünstigt. (2) Bei der Untersuchung der Investition in die Eier wurde die Testosteron-Konzentration durch RIA analysiert. Die Weibchen erhöhen die Konzentration dieses Hormons, wenn sie spät brüten oder ihr Paar jung und unerfahren ist. (3) Die Risikobereitschaft der fütternden Eltern erforschte der Autor mit Hilfe von einem ausgestopften Sperber (*Accipiter nisus*) als drohendem Predator. Die Männchen nehmen dann mehr Risiko auf sich, wenn die Nackommen älter oder relativ grösser sind. Bei den Weibchen ist dies genau umgekehrt.

1. Bevezetés

1.1 Döntési helyzetek énekesmadaraknál

A kistestű énekesmadarak általában rövid életidejűek, emiatt életük során egyszer vagy csak néhányszor van alkalmuk arra, hogy génjeiket továbbadják a következő nemzedéknek. Az erős szaporodási késztetés arra sarkallja őket, hogy kedvezőtlen szociális (pár-hím minősége) vagy más ökológiai viszonyok között is optimalizálják szaporodási sikerüket. A szaporodási ciklus során néhányszor döntési helyzetbe kerülnek és a döntések kimenetele erősen függhet a környezettől.

A rövid életidő miatt ezekre a madarakra nem jellemző a tartós párkapcsolat (Black 1996), ami azzal jár, hogy a szaporodási ciklus kezdetén ismételten új pároknak kell kialakulniuk (Lundberg & Alatalo 1992; Møller 1994/a). Különösen igaz ez a hosszútávú migránsoknál, amelyek esetében a nemek általában külön vonulnak (Alerstam 1993). A párválasztás jórészt a tojók döntésén alapul (Dale *et al* 1990; Bensch & Hasselquist 1992; Gibson & Langen 1996), amelyek gyakran a fekunditásukat közvetlenül növelő erőforrások (territórium minősége, apai utódgondozó-képesség) alapján választanak párt maguknak (Ligon 1999; Michl 2003). A másik opció az, hogy a tojók valamilyen öröklődő vizuális vagy akusztikus hím jelleg alapján választanak partnert: a kifejezettebb jellegzetességgel rendelkező hímek általában valamilyen szempontból jobb minőségűek a többinél (Andersson 1994). A tojók az attraktív hímek választásával eltérő közvetett haszon(ok)hoz juthatnak. Ha az attraktivitást hordozó jellegnek nincs más fontos funkciója, a tojó haszna az, hogy fiai vonzók lesznek más tojók számára (Fisher 1930; Weatherhead & Robertson 1979). Amennyiben az attraktivitás jó genetikai minőséget is jelez, a tojó fiai és lányai is valamilyen tulajdonság(ok) tekintetében jobbak lesznek az átlagosnál (Zahavi 1975; Hamilton & Zuk 1982).

Az apró énekesmadarak nagy részében az apai utódgondozás jelentős komponense a tojó költési sikerének (Bart & Tornes 1989), ezért a fajok döntő többségében a tojók nem választanak olyan hímet, amelynek már van párja, vagyis az egynejűség a tipikus párzási rendszer (Møller 1986). Ez azt is jelenti, hogy a tojók egy része kénytelen kevésbé vonzó/rossz genetikai minőségű párral megelégedni (Birkhead & Møller 1992). A félrelépéssel, azaz egy attraktív idegen hímmel való párzással, a fenti mechanizmusok révén, feljavíthatnák utódaik genetikai minőségét, de ennek is költsége van. A pár-hímek számos faj esetében képesek apaságuk mértékének becslésére és félrelépés esetén a tojó számára annyira fontos utódgondozást részben visszatartatják (Dixon *et al.* 1994). A párkapcsolaton kívüli párzások a

hímek szemszögéből nézve jelentős haszonnal bírnak, mert anélkül növelhetik szaporodási sikerüket, hogy többlet utódgondozást kellene végezniük. Az empirikus adatok azonban azt mutatják, hogy a hímeknek csak egy kis hányada képes ilyen módon szaporodási sikerének növelésére. Ez a tény arra utal, hogy a félrelépés költségei nagyok és/vagy a mechanizmust nem a hímek irányítják (Birkhead & Møller 1992, 1998).

Testnagyságukhoz képest a madarak képezik a gerincesek között a legnagyobb petesejteket (tojássárgája), amelyek lipidekkel látják el a fejlődő embriót, míg a petesejtet körülvevő albumin a fehérjéket biztosítja. A tápanyagok tojásba történő felhalmozása - amelynek mértékét a tojásméret jelzi - költséges, ám haszna is van, mert a méretnek pozitív hatása van az utódok rátermettségére (Williams 1994; Mousseau & Fox 1998). Az utóbbi évek eredményei azt mutatták, hogy a tojásmérettől függetlenül a tojók képesek a tojássárgájába juttatni olyan biológiailag aktív molekulákat (hormonok, immunglobulinok, karotinoidok), amelyek koncentrációjuktól függően fenotípusos eltéréseket okozhatnak az utódok között (Schwabl 1993; Saino *et al.* 2003). Néhány esetben már sikerült bizonyítani, hogy a biológiailag aktív molekulák deponálásának, csakúgy, mint a tápanyagok felhalmozásának, költségei is vannak (Sockman & Schwabl 2000; Hill 2000; Blount *et al.* 2004). A tojók tehát a tojásbefektetést illetően döntési helyzetbe kerülnek: korai maternális befektetésükkel milyen mértékben segítsék utódaik rátermettségét, fészekaljon belül és/vagy a populáción belül.

A kistestű énekesmadarak fiókái rendkívül gyorsan fejlődnek, a keléstől a kirepülésig eltelt 12-16 nap alatt akár megtízszerezhetik testsúlyukat (O'Connor 1984). A szülők, hogy a rossz életkilátásokat jósoló alultápláltságot (Metcalf & Monaghan 2001) elkerüljék, naponta 200-800-szor etetik őket. A fészek körül előre kiszámíthatóan mozgó madarak felkelthetik a ragadozók figyelmét, amelyek, típusuktól függően veszélyesek lehetnek a fiókákra és/vagy a szülőkre. A madárszülők ismét döntés előtt állnak, ha felfüggesztik az utódgondozást, csökkenthetik a predációs kockázatot, ennek azonban az a költsége, hogy fiókáik esetleg éheznek. Ha nem hagyják abba az utódgondozást, növelik utódaik és/vagy saját maguk predációs kockázatát (Dale *et al.* 1996).

Ez az értekezés három döntési helyzet megoldását elemzi egy modellfajon, a kistestű, rovarvő énekesen, az örvös légykapón (*Ficedula albicollis*). Az első vizsgált helyzet a párba állás után alakul ki, amikor dönteni kell a félrelépésekről. A második a tojók döntése a tojásbefektetés mértékéről. A harmadik a fiókanevelés fázisában van, amikor a szülők az utódgondozást predációs fenyegetettség alatt végzik.

1.2 Döntés a félrelépésről

A huszadik század közepéig, tudományos berkekben az ivari kiválasztódásnak két, még Darwin (1871) által javasolt mechanizmusát ismerték: a nemen belüli vetélkedést és a párválasztást. A hatvanas években megfigyelték, hogy egyes rovarfajok nőtényei rendszeresen több hímmel párzanak. Parker (1970) rájött arra, hogy ezeknél a fajoknál a nőtények ivarszerve versengés „színtere”, amely a különböző hímek spermája között zajlik a petesejtek megtermékenyítéséért. A spermiumversengésnek elnevezett folyamat növeli a hímek szaporodási sikerének varianciáját, tehát az ivari kiválasztódás egyik formájának tekinthető (Birkhead & Møller 1998).

A nyolcvanas években egyre több megfigyelés támasztotta alá, hogy a madarak tojói párkapcsolaton kívüli hímekkel is párosodhatnak, azaz a rájuk jellemző szociális egynejtűség valószínűleg nem párosul minden faj esetében genetikai egynejtűséggel (Birkhead *et al.* 1987; Birkhead & Møller 1992). A modern DNS-technikákkal végzett apaságvizsgálatok (Burke & Bruford 1987) igazolták a sejtéseket, mert kiderült, hogy a vizsgált madárfajok nagyobb részében található páron kívüli párzásokból származó fiókák, amelyek aránya 0-76% között variál (Møller & Cuervo 2000; Griffith *et al.* 2002). Az a feltételezés is igazolódott, hogy a spermiumversengés madárfajok esetében is lehet az ivari szelekció egyik fontos komponense (Møller & Ninni 1998; Bennett & Owens 2002).

1.2.1 Melyik nem kontrollálja a spermiumversengést?

Néhány vizsgálat igazolta, hogy a páron kívüli párzások bekövetkeztének valószínűsége egy hím jellegzetességhez (fenotípushoz) kötött (Birkhead & Møller 1998). A kevésbé kifejezett akusztikus (Hasselquist *et al.* 1996) vagy vizuális bélyegekkel (Sundberg & Dixon 1996) rendelkező hímek fészekaljaiban gyakoribbak az idegen apaságú fiókák, mint az extravagáns jellegzetességeket hordozókéban. A jelenségre két magyarázat lehet (Lifjeld *et al.* 1994).

A Hímek Vezérelte Spermiumversengés Hipotézis szerint, a hímek fertilis párjuk őrzésében eltérő képességekkel rendelkeznek (Birkhead & Møller 1992), amit valamilyen bélyeg jelezhet. Az attraktívok, például, meg tudják védeni párjukat az idegen hímek párzási próbálkozásaitól és sikeresen párosodnak más tojóval, míg azok, amelyeknél ez a jelleg kevésbé kifejezett, nem eléggé hatékonyak a védelemben és nincs lehetőségük idegen tojókkal párosodni. Ebben a mechanizmusban a tojók teljesen passzívok, elfogadják a hím-hím versengés kimenetelét. A Hímek Vezérelte Spermiumversengés Hipotézis egyik predikciója,

nevezetesen, hogy a párörzés intenzitása és az apaság foka egyenesen arányos, néhány esetben igazolódott (Komdeur *et al.* 1999; Chuang-Dobbs *et al.* 2001).

A Tojók Vezérelte Spermiumversengés Hipotézis azt állítja, hogy a tojók képesek mind a páron belüli, mind a párkapcsolaton kívüli párzások kontrollálására és a hímeknek a kopulációs mintázat kialakításában kevés szerepük van. A tojók szerepe akkor került előtérbe, amikor igazolódott, hogy párkapcsolatokon kívüli párzásokkal előnyökhöz juthatnak: például, fiaik vonzóbbak és/vagy utódaik jobb genetikai minőségűek lesznek (Kempnaers *et al.* 1992; Hasselquist *et al.* 1996; Sheldon *et al.* 1997; Sheldon *et al.* 1999/a). Ebben a modellben a tojók kondicionális szaporodási stratégiát követnek, amelyben taktikájuk a párjuk minőségétől függ. Ha attraktív és/vagy jó minőségű párjuk van, nem lépnek félre, ám ha az kevésbé vonzó és/vagy nem jó minőségű, aktívan keresnek (Parker & Burley 1998; Westneat & Stewart 2003) vonzóbb kopulációs partnert maguknak (Lifjeld *et al.* 1994; Saino *et al.* 1997; Johnsen *et al.* 1998). Néhány fajon bizonyították, hogy a fertilis tojók képesek a párkapcsolaton belüli és kívüli párzások kontrolljára (Sheldon 1994; Kempnaers *et al.* 1995; Michl 2003), ami erős támogatást adott a Tojók Vezérelte Spermiumversengés Hipotézisnek.

A paternitásvizsgálatok egyik figyelemre méltó eredménye volt, hogy a fészekaljok között az idegen apaságú fiókák nem véletlenszerűen oszlottak el. A fészekaljok nagy részében nem találni idegen apaságú fiókat, míg az érintett fészekaljok a vártnál nagyobb számú idegen paternitású utódot tartalmaztak (Stutchbury *et al.* 1994; Yezerinac *et al.* 1995; Sheldon & Ellegren 1999). A megoszlást létrehozó mechanizmus ismeretlen. Ennek elsősorban az az oka, hogy a megfigyelésekből származó párzási mintázatok megbízhatatlanok, mivel a madaraknál (a hiányzó párzószerv miatt) lehetetlen elkülöníteni a kloákakontaktussal járó sikeres párzásokat azoktól, amelyekben, elsősorban a tojó kooperációjának hiánya miatt, spermaátadás nem jött létre. A másik nehézség az, hogy a megfigyelt páron kívüli párzások viszonylag ritkák, ám arányukhoz képest az idegen apaságú utódok aránya a vártnál magasabb (Lifjeld *et al.* 1993; Mulder *et al.* 1994; Dixon *et al.* 1994). Ezt magyarázhatjuk úgy, hogy a páron kívüli párzások rejtettek és ezért nehéz őket megfigyelni, de azzal is, hogy ezek a párzások valóban ritkák, ám nagyon hatásosak, ezért viszonylag magas arányban eredményeznek idegen apaságú utódokat.

1.2.2 Az örvös légykapó és a spermiumversengés

Szabadföldi vizsgálatok szerint az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) tojók a nagy homlokfoltú hímeket preferálják párnak (Qvarnström *et al.* 2000) és a kifejezett homlokfolttal

rendelkező hímek gyakrabban válnak többnejűvé, mint a kis homlokfoltúak (Gustafsson *et al.* 1995). A homlokfolt egy másodlagos nemi jelleg, amely erősen befolyásolja a hímek sikerét a spermiumversengés folyamatában (Gustafsson *et al.* 1995; Ellegren *et al.* 1996; Sheldon *et al.* 1997). A kis homlokfoltú hímek a nagy homlokfoltúak javára vesztenek genetikai apaságukból (Sheldon & Ellegren 1999; Sheldon *et al.* 1999/b). A nagy homlokfoltú hímek genetikai utódai jobb kondícióban vannak kirepüléskor, mint kis homlokfoltúaké (Sheldon *et al.* 1997). A tojók tehát amikor nagy homlokfoltú hímet választanak félrelépéskor jó géneket nyerve, javítják leszármazottaik minőségét.

Hogy az örvös légykapón, mint modellállaton, felderítsük a spermiumversengés eddig rejtett mechanizmusát, és magyarázatot adjunk az idegen apaságú fiókák nem-egyenletes eloszlására a fészekaljok között, az inszeminációk szintjén vizsgáldtunk. Az inszeminációk mintázata nem más, mint a valóban sikeres pázásoké, ezért jóval valóságosabb képet adnak a történésekről, mint amelyet a szabadföldi pázások megfigyelései adhattak. A tojássárgája membránokon való spermiumszámlálással „láthatóvá” tettük az inszeminációkat, míg a kísérleti hímekre helyezett gumigyűrűvel megakadályoztuk, hogy spermát adhassanak át párjuknak. A kísérleti párok fészekaljaiban számolt spermiummennyiségek tehát, a páron kívüli inszeminációkról szolgáltatott adatokat (gyakoriság, időpont, átvitt spermiummennyiség).

Kísérleti munkánknak az volt a célja, hogy az örvös légykapó populációban megismerjük:

- milyen gyakoriak az inszeminációk és milyen az időbeli eloszlásuk;
- fenotípushoz kötött-e a páron kívüli inszeminációk bekövetkeztenek valószínűsége;
- milyen gyakoriak a párkapcsolaton kívüli inszemináció és milyen az időbeli eloszlásuk;
- melyik ivar ellenőrzi a spermiumversengést;
- követnek-e a félrelépő tojók egy egységes kopulációs taktikát, amivel előnyben részesíthetik az idegen (jó minőségű/attraktívabb) utódok arányát fészekaljukban;
- hatásosak-e a páron kívüli inszeminációk?

1.3 A tojók döntése a tojásbefektetésről

Hubert Schwabl-nak 1993-ban sikerült kimutatni néhány nagyon alacsony koncentrációban előforduló androgén hormont kanári (*Serinus canaria*) tojások sárgájában, és észrevette, hogy a tojások közötti hormonkoncentráció különbségek a fejlődő embriókra hatva fenotípusos

különbségeket eredményezhetnek a kikelő fiókák között. A megnövelt androgéntartalmú tojásokból kikelő fiókák táplálékkérő viselkedése intenzívebb volt, ezért nagyobb részt kaptak a táplálékból. Ennek megfelelően növekedési rátájuk és kirepülési súlyuk nagyobb volt a kontroll csoportokénál (Schwabl 1993; 1996/b). Hasonló androgén hatást mutattak ki egy fészekhagyó madáron, a dankasirályon (*Larus ridibundus*) is (Eising *et al.* 2001; Eising & Groothuis 2002). A tojásokban egymástól és a tojótól függetlenül fejlődő madártestvérek tehát nemcsak génekészletükben különbözhetnek, hanem az anyjuktól „útravalóul” kapott hormonmennyiségekben is. A tojáshormonok kapcsolatot jelentenek két generáció között és általuk a tojók eltérő életkilátásokat nyújthatnak utódaiknak, a tojásrakás sorrendjétől függően akár egy fészekaljjon belül is. A tojó számára az egyenlőtlen androgén elosztás hatásos mechanizmus arra, hogy befolyásolja a testvérek közötti versengés kimenetelét (Schwabl *et al.* 1997; Lipar *et al.* 1999; Whittingham & Schwabl 2002). Mint a következőkben láthatjuk, fészekaljak között is lehetnek különbségek a tojássárgája androgéntartalma tekintetében.

1.3.1 Párfüggő maternális utódsegítés

A Differenciális Allokáció Hipotézis az eredeti megfogalmazás szerint azt mondja ki, hogy azok a tojók, amelyeknek attraktív párjuk van, jobban segítik utódaikat, mint azok, amelyeké kevésbé vonzó (Burley 1988). Az eltérő maternális befektetés megnyilvánulhat az ivararány eltolásában (Ellegren *et al.* 1996), a fészekaljméretben (Petrie & Williams 1993), a tojásméretben (Cunningham & Russel 2000), az etetési aktivitásban (Burley 1986; de Lope & Møller 1994). Gil és munkatársai (1999, 2003, 2004) kimutatták, hogy a zebrapinty (*Taenopygia guttata*) és a füsti fecske (*Hirundo rustica*) tojók, ha attraktív párjuk van, vagy a kanári (*Serinus canaria*) tojók, ha vonzó éneket hallanak, emelik tojásaik átlagos androgénszintjét, tehát a Differenciális Allokáció Hipotézis ennél a mechanizmusnál is érvényesül. A fészekaljak között tehát nemcsak a génekészletekben lehet különbség, hanem az embrió fejlődésére szintén nagy befolyással bíró hormonmilióben is. Ezek az eredmények bizonytalanná tehetik a Jó Gének Modellt (Zahavi 1975) eddig alátámasztó eredményeket. Ez utóbbi modell szerint az attraktív hímek az átlagnál jobb génekészlettel bírnak és az őket választó tojók utódai is jobb genetikai minőségűek az átlagosnál (Andersson 1994). Mivel a modellt támogató vizsgálatok (például: Møller 1994/b; Sheldon *et al.* 1997) nem analizálták a tojáshormonokat, nem eldönthető, hogy a nehezebb, életképebb, tehát jobb minőségű utódok fenotípusát az attraktív apától örökölt gének és/vagy a tojók fokozott androgén allokációja alakította-e (Vogel 2000).

A Differenciális Allokáció Hipotézis kiterjeszhető kompenzációs irányba is. Eszerint, a tojó akkor növeli anyai befektetését, ha kevésbé vonzó és/vagy rosszabb minőségű párja van. Ilyen mechanizmust találtak a füsti fecske (*Hirundo rustica*) esetében, ahol a tojók több luteint (pozitív biológiai tulajdonságokkal bíró karotinoid) raktak tojásaikba, amikor kevésbé vonzó párjuk volt (Saino *et al.* 2002).

Schwabl (1996/a) kimutatta, hogy a tojások hormonszintjére más környezeti tényezők is hatnak: a nappalok hosszának mesterséges változtatása pl. változást eredményezett a tesztoszteronszintekben. Az egyes fészkekből kirepülő fiókák száma és tömege a költési időszak előrehaladtával egyre csökken, csakúgy, mint a táplálék mennyisége (Garamszegi *et al.* 2004/b). A költéskezdet relatív dátuma, amit jellemezhet az első tojás lerakásának időpontja, tehát reprezentálhatja a környezet minőségét és az erre adott válasz, a differenciális tojásba történő hormonbefektetés, lehetne preferenciális vagy kompenzatórikus.

Az androgén tojáshormonok eltérő depozíciója közvetetten arra utal, hogy a mechanizmus költséges. Ha ez így van, a befektetés mértéke és a tojó minősége között összefüggést tételezhetünk fel, hiszen csak a jó minőségű tojók engedhetnék meg maguknak a magas androgén tojáshormonszinteket. A tojó minőségétől függő androgén befektetést eddig három vizsgálat támasztotta alá. Seregély (*Sturnus vulgaris*) esetében az idősebb, füsti fecske (*Hirundo rustica*) esetében, a korábban érkező tojók fészekaljaiban a tojás androgénszint magasabb volt (Pilz *et al.* 2003; Gil 2003). Csüllőknél (*Rissa tridactyla*) a tojássárgájába több immunglobulint allokáló tojók (valószínűleg ezek jobb minőségűek a többinél) fészekaljaiban a tojás androgénszintek is magasabbak voltak a többiekénél (Gil 2003).

Számos munka igazolta, hogy egy adott fajon, sőt egyeden belül a tojásméret variál, és a tojások nagyságával arányosan nő azok szárazanyag- és energia tartalma (Cichon 1997; Christians 2002). A nagyobb tojás jobb minőséget jelent, és nemcsak abban különbözik a kisebbektől, hogy nagyobb a víztartalma. Williams (1994) a tojásméret és a fiókák rátermettségének összefüggéseivel foglalkozó összefoglalójában kimutatta, hogy a két változó között összefüggés van. Az összefoglalóban ismertetett tíz munkából nyolc pozitív kapcsolatot talált a tojásméret és a kikelő fióka növekedése és túlélése között a kelés körüli időszakban. A tojók tehát, fiókáik életkilátásait nemcsak a különböző biológiailag nagyon aktív molekulák (hormonok, karotinoidok, immunglobulinok) deponálásával befolyásolhatják, hanem a tojásba helyezett tápanyagok (lipidek, fehérjék) mennyiségével is. A mennyiségi befektetést munkámban a tojás és tojássárgája térfogattal jellemeztem. A mennyiségi és androgén hormon befektetést együtt tojásbefektetésnek neveztem.

Vizsgálati céljaim a következők voltak:

- a fészekaljon belüli tojásbefektetés meghatározásával annak kiderítése, hogy van-e tojássorrendtől függő maternális részrehajlás;
- van-e az örvös légykapónál a tojásbefektetés tekintetében differenciális allokáció: (a) befolyásolja-e a tojók döntését párjuk attraktivitása, és/vagy genetikai minősége; (b) milyen egyéb, szociális partnerrel kapcsolatos tulajdonság mutat összefüggést a tojásbefektetéssel;
- van-e a mechanizmusnak kapcsolata más környezeti tényezőkkel valamint
- függ-e a tojásbefektetés magától a tojó minőségétől?

1.4 Döntés a predációs kockázatvállalásról

A madarak fejlett utódgondozásának nyilvánvaló hasznán kívül számos költsége van, és a szülői stratégiák ezek figyelembevételével alakulhatnak (Stearns 1992; Roff 1992). Az utódgondozás alatt beálló környezeti változások módosíthatják az utódgondozás költségét, amihez a szülői viselkedésnek alkalmazkodnia kellene. A predációs fenyegetettség növekedése, például, számos fajnál az utódgondozási aktivitás csökkenésével jár (Lima & Dill 1990; Martin 1992).

Az egyébként egész évben kiszámíthatatlanul mozgó madarak szaporodáskor fészekükhöz „kötöttek”, repülési útvonalaik kiszámíthatóak, ezért ebben az időszakban a predáció kockázata nagy. Vizsgálatok szerint a felnőtt madarak mortalitási rátája a költési időszak különböző fázisaiban eltérő lehet és a szülői befektetések arányában növekszik (Slagsvold *et al.* 1995; Slagsvold & Dale 1996). Ismert az is, hogy a fejlődő utódok is fokozottan veszélyeztetettek. Különösen magas a fészekpredáció a fészeklakó fajok esetében (Ricklefs 1969; Newton 1998).

A madárszülők gyakran kerülnek olyan helyzetbe, amikor az utódgondozás folyamatát, a predációs kockázat miatt, valamiképpen módosítaniuk kell, aminek szintén lehetnek költségei. Legalább négy olyan döntési helyzetet ismerünk, amelyben a madárszülők viselkedésmódosítással igyekeznek önmaguk és/vagy utódaik predációs kockázatát optimalizálni.

(1) Néhány madár úgy oldja meg a helyzetet, hogy módosítja a kirepítés időpontját. Azokon a területeken, ahol a fehérfejű rétisasok (*Haliaeetus leucocephalus*) nagy sűrűségben élnek, az orrszarvú lundapárok (*Cerorhinca monocerata*) az etetés felfüggesztésével előbb készítetik kirepülésre csibéiket, ellentétben azokkal a párokkal, amelyeket nem veszélyeztetnek

sasok. Ebben az esetben a szülők az utódaik túlélési valószínűségének terhére csökkentik saját predációs kockázatukat (Ydenberg 1994; Harfenist & Ydenberg 1995).

(2) A madarak többsége nem képes lényegesen változtatni a fiókanevelés időtartamán. Az örvös légykapó szülők, például, a ragadozók sűrűségétől függetlenül, kb. 13 napos korban repítik ki fiókáikat. Azonban az ilyen fajok is érzékenyek a ragadozókra: ha egy felbukkan a fészek környékén, rövidebb-hosszabb időre felfüggesztik az utódgondozást és általában támadják és/vagy zaklatják a ragadozót. A fészek védelmezésekor a szülők saját predációs kockázatuk növelésével csökkentik a fészekpredáció valószínűségét (Montgomerie & Weatherhead 1988; Forbes *et al.* 1994).

(3) Amikor a ragadozó eltávozik a fészek környékéről, a szülők még percekig nem folytatják fiókáik etetését, hanem kivárnak. Ezt a viselkedést veszély-függő felfüggesztett utódgondozásnak (VFU) neveztem és ebben a munkába részletesen vizsgáltam. Kísérleteink előtt ezt a viselkedést csak kormos légykapón (*Ficedula hypoleuca*) és réti pityyeren (*Anthus pratensis*) tanulmányozták (Dale *et al.* 1996; Bures & Pavel 1997). Dale és munkatársai (1996) szerint, predátortípustól függően, a VFU-nak különböző költsége és haszna lehet. Amikor a ragadozó elsősorban az utódokra jelenthet veszélyt (fészekpredátorok: kígyók, pelék, menyétfélék, harkályok, varjúfélék), a VFU költségét a fészekalj károsodása jelenti (a tojások kihülése vagy a fiókák éhezése a szülők távolmaradása miatt), hasznát az, hogy a predátor, nem látván az etető szülőket, nehezebben fedezheti fel a fészket. A VFU-val tehát, a szülők némi kárt okozhatnak fészekaljuknak, ám ugyanakkor csökkentik a fészekpredáció valószínűségét. Északi szajkók (*Perisoreus infaustus*) esetében az etetési aktivitás valóban a fentiek szerint alakult. Nagy predációs fenyegetettség esetén (sok varjúféle mozgott a territóriumon) a szülők erőteljesen csökkentették a fészeklátogatások gyakoriságát (Eggers *et al.* 2005).

(4) A madárspecialista ragadozómadarak nem tudnak ártani a fészekodúban lapuló fiókáknak, viszont könnyen elfoghatják a szülőket. Ebben az esetben a VFU költsége hasonló az előbbi esetéhez: kárt okozhat az utódoknak. A viselkedés haszna azonban más: a szülők a VFU idejének növelésével saját predációs kockázatukat csökkentik (Dale *et al.* 1996).

1.4.1 Hipotézisek a szülői kockázatvállalás mértékére

A VFU viselkedés-mintázatának következményeit a szülői rátermettségre legalább négy hipotézissel magyarázhatjuk.

(1) Az Újra Fészkelés Költsége Hipotézis szerint, az a nem fog nagyobb kockázatot vállalni, amely számára a költség megismétlése nagyobb ráfordítást igényelne (Barash 1975;

Martin 1987; Rytköinen *et al.* 1993). Az általunk vizsgált faj, az örvös légykapó esetében kizárólag a tojó építi a fészket és melengeti a tojásokat, ezért egy megismételt költés a számára nagyobb költséget jelentene. E hipotézis jóslatai tehát a következők: (a) a költési időszak kezdetén, amikor az újra fészkelési potenciál magas, a tojók nagyobb kockázatot vállalnának, mint párjuk és (b) a költés egy adott fázisában a korán fészkelő tojók többet kockáztatnának, mint a későiek.

(2) A Kizárólagos Szülői Feladat Hipotézis azt mondja ki, hogy az a nem, amelynek feladatát a párja nem képes átvenni, kevesebb kockázatot fog vállalni, mivel halála esetén az utódok túlélése gyakorlatilag zéró volna. Az örvös légykapó esetében a tojásokat és az ektoterm fiókákat kizárólag a tojó melengeti. E hipotézis szerint tehát az várható, hogy a tojó ilyenkor kevesebbet kockáztat, mint a hím (Regelmann & Curio 1986).

(3) A Szaporodási Érték Hipotézis azt állítja, hogy a szülői kockázatvállalás közvetlenül függ a fészkalj nagyságától és a fiókák túlélésének valószínűségétől. Jóslatai pedig a következők: a kockázatvállalás növekedni fog (a) a költési ciklus előrehaladtával (tojások, ektoterm fiókák, endoterm fiókák), (b) nagyobb fészkaljak és jó minőségű fiókák (pl. átlagosnál nagyobb tömegű) és (c) korai fészkaljak esetén (Andersson *et al.* 1980; Clutton-Brock 1991).

(4) Az Utódoknak Okozott Kár Hipotézis szerint, minél érzékenyebbek a fiókák a utódgondozás felfüggesztésére, annál nagyobb kockázatot hajlandók a szülők vállalni (Dale *et al.* 1996). A jóslatok a következők: (a) mivel az utódok sebezhetősége fejlődésük során csökken, a költés előrehaladtával a szülők kockázatvállalási hajlandósága is egyre lanyhul, illetve (b) a kockázatvállalás, azonos korú fiókák esetén, a jó minőségű fészkaljak esetében kisebb.

Munkám célja az volt, hogy megvizsgáljam,

- mekkora kockázatot hajlandóak az örvös légykapó szülők vállalni a fiókanevelés fázisaiban: ektoterm, korai endoterm és kései endoterm fészkaljak esetében;
- hogy a fészkaljak minősége és a költéskezdet időpontja befolyásolja-e a kockázatvállalást, valamint
- hogy eltérő-e a két szülő döntési stratégiája?

2. Módszerek

A vizsgálatok helye, az Eötvös Loránd Tudományegyetem kutatási területe (47° 42' É; 19° 01' K) kiterjedt odútelep a Pilisben, Pilisszentlászló mellett. A telep egy nagy kiterjedésű, tipikus Közép-európai lombhullató erdőben fekszik, ahol a tölgyfajok (*Quercus*) a dominánsok (Török & Tóth 1988/a, 1988/b, 1990). A területen mintegy 600 fészekodú van kihelyezve, s már húsz éve folynak madarakkal kapcsolatos ökológiai és viselkedésökológiai kutatások. Noha az odvakban gyakran megtelepszik a széncinege (*Parus major*) és a kék cinege (*Parus caeruleus*) is, a kutatások kiemelt faja az utóbbi évekig az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) volt. A mesterséges fészekodúban kiválóan megtelepíthető és a kutatók zavaró hatását jól toleráló örvös légykapó régóta kutatott modellfaj Svédországban is, ahol a nyolcvanas években főként reprodukcióval kapcsolatos ökológiai kutatásokat végeztek (Gustafsson & Sutherland 1988; Gustafsson 1989; Gustafsson & Pärt 1990), majd a kilencvenes években a feljövő új tudományágat, a viselkedésökológiát kezdték művelni, szintén sikeresen (például: Gustafsson *et al.* 1995; Qvarnström *et al.* 2000).

2.1 Az örvös légykapóról

Az örvös légykapó 12-13 g-os rovarévő énekesmadár, amely a közép-európai lombhullató erdők jellegzetes faja. Vonuló madár. A magyar populáció valószínűleg már augusztusban útnak indul afrikai (Uganda, Zambia) telelő területei felé és onnan az első madarak csak április közepén érkeznek vissza.

A korábban érkező hímek fészekodúkat foglalnak és énekükkel, valamint magamutogatással várják a tojókat. A tojók 1-2 napos szemlélést követően párt választanak maguknak, és rögtön fészeképítésbe kezdenek. A hímek ez alatt védik az odú környékét, valamint párjukat a párosodni szándékozó idegen hímeiktől. A fészek elkészülte után 2-3 nappal a tojók lerakják első tojásukat, amelyhez naponta - általában reggel - egy-egy újat raknak. Az átlagos fészekalj hat tojásból áll. A kotlás már a negyedik-ötödik tojás lerakása után megkezdődik, ami (kis mértékű) aszinkron kelést eredményez. Az utolsó fióka azonban általában fejlettségben utoléri a többieket (Rosivall *et al.* 2005). A kotlás és a fiókák melegítése kizárólag a tojó feladata. A fiókákat az első négy napon a hím eteti, a tojó ebbe akkor kapcsolódik be teljesen, amikor a fiókák endotermekké váltak (Michl *et al.* 2000). A fiókák leggyakrabban a kelés utáni 13. napon repülnek ki. A szülők ezután még 10-14 napig etetik

őket.

Az örvös légykapó nemek tollruhájának színezete erősen eltérő. A tojó egyszínű barnás-szürke, míg a hím fekete-fehér mintázatú. A hímen két feltűnő bélyeg van, a fehér szárnyfolt és a fekete fejen hivalkodó, szintén fehér homlokfolt. A fiatal (egyéves) hímeknek viszonylag kis szárnyfoltja van, amely a következő évben átlagosan a duplájára növekszik. A két évnél idősebb hímek összehasonlításakor azt tapasztalhatjuk, hogy a kor-kategóriák között az átlagos foltméret nő. A szárnyfolt-méret tükrözi viselője korát, és így jelzi túlélőképességét, ezért a tojók számára az életképesség (viability) jelzője lehet (Török *et al.* 2003/a). Az örvös légykapó tojók mind a szociális pár választásakor, mind a párkapcsolaton kívüli párzásoknál előnyben részesítik a nagy homlokfoltú hímeket (Sheldon *et al.* 1997; Qvarnström *et al.* 2000), és kiderült, hogy a svéd populációban a preferált hímek utódainak kirepülési tömege az átlagosnál nagyobb, ami jobb életkilátásokat jósol az átlagosnál. A tojók nagy homlokfoltú és genetikailag jó minőségű hímek választásával bizonyítottan közvetett haszonhoz jutnak, mivel utódaik szintén jó géneket hordoznak (Sheldon *et al.* 1997). A pilisi populációban ezt még nem vizsgáltuk, az azonban kiderült, hogy a homlokfolt jelentős örökölhetőséggel bír, tehát a nagy homlokfoltú apák utódai is vonzóak lesznek a tojók számára (Hegyi *et al.* 2002).

Minőséget jelezhet a tojók felé az örvös légykapó hímek éneke is. A kísérletek eredményei azt mutatták, hogy az éneklés gyakorisága tükrözi az egészségi állapotot, míg a strófák száma, azaz az éneklés változatossága pozitív összefüggésben áll a hím immunrendszerének épségével (Garamszegi 2002; Garamszegi *et al.* 2004/c).

A hímek homlokfoltjának méreteit (magasság, szélesség) tolómérővel mértük $\pm 0,1$ mm pontossággal. A homlokfolt nagyságát a két érték szorzatával jellemeztük. Az egyéves hímeket eltérő tollazatuk alapján különítettük el az adultaktól (Svensson 1984). A kétéves vagy ennél öregebb hímeket már nem lehet megbízhatóan megkülönböztetni, ezért a tojásbefektetéssel foglalkozó munkában csak két korkategóriát állítottam fel.

A tojókat három morfológiai tulajdonsággal jellemeztük. A csüd hosszát tolómérővel mértük $\pm 0,1$ mm; a szárny hosszát vonalzóval mértük ± 1 mm pontossággal. A testtömeget Pesola rugósmérleggel állapítottuk meg $\pm 0,1$ g pontossággal. Mivel külső bélyegek alapján a tojók korát nagyon nehéz pontosan meghatározni, kilenc, fióka korban gyűrűzött tojó adataira hagyatkoztunk.

2.2 Az antikopulátoros kísérlet

Három nappal a párba állás után - ami 2-3 nappal előzte meg a tojásrakást - a kísérleti hímeket

befogtuk és kloákájuk köré egy gumigyűrűt ragasztottunk. Hogy a gyűrű napokon át a helyén maradjon, 1-2 cm hosszú vászoncsíkokkal és ragasztóval a környező tollazathoz is rögzítettük. A gumigyűrűnek, amit antikopulátornak neveztünk el, az volt a feladata, hogy megakadályozza a spermaátvitelt. A kísérleti hímeket teleszkópos megfigyeléssel naponta ellenőrizve, azt tapasztaltuk, hogy a gyűrűk nem estek le róluk, és párkapcsolatuk sem károsodott. A hímek, amelyek legalább a tojásrakás végéig viselték antikopulátorukat, a kísérlet alatt nem mutatták jelét annak, hogy a napi aktivitásukban a gumigyűrű zavarná őket. (pl. nem csipkedték az antikopulátort.). A gumigyűrű átmérője olyan nagy volt, hogy a defekációt nem akadályozta. Azok a tojók, amelyek a kísérleti hímek párjai voltak, az antikopulátor felrakása utáni naptól már csak idegen hímmel való párzás révén juthattak spermához.

A 15 kísérleti hím homlokfoltjának nagysága (medián=73 mm² ; min.=49 mm²; max.=85 mm²) a statisztikai teszt alapján nem különbözött a 18 kontroll hímétől (medián=66 mm²; min.=55 mm² ; max.=92 mm² ; Mann-Whitney *U* teszt, $z=1,050$; $P=0,19$).

2.2.1 Az antikopulátor hatásosságának ellenőrzése

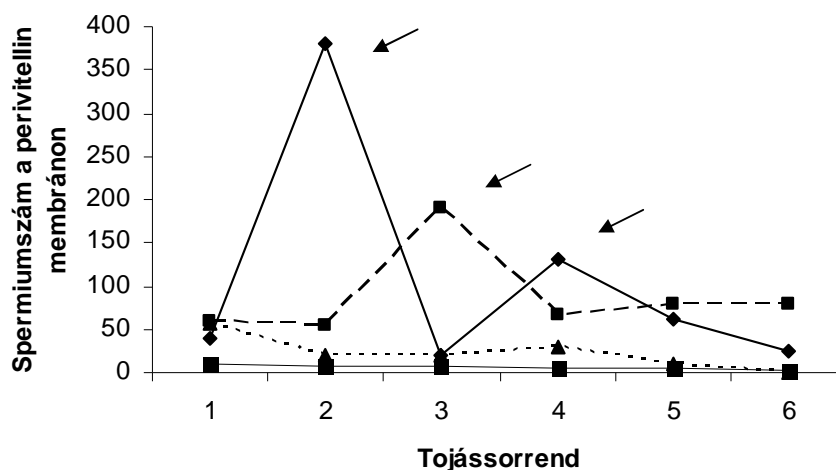
Noha az antikopulátor térbeli méreteiből látszott, hogy a párzások során képes megakadályozni a spermaátvitelt, hatásosságát mégis teszteltük. Abból indultunk ki, hogy ha a gumigyűrű jól működik, hatására a teszt-hímek hímek fészekaljaiban meg kell emelkedni az idegen apaságú fiókák arányának. A tesztelésre kilenc hímet fogtunk be és láttunk el antikopulátorral. A befogások a párba állás után 1-7 (átlag: 3,7 nap) nappal történtek, még a tojásrakás előtt. Három hímet nem találtunk meg a tojás rakás után, ezért az ezek fészkeiben található tojásokat néhány napos inkubáció után begyűjtöttük. Ezekből, két fészekalj esetében az embriókból mintát vettünk és meghatároztuk apaságukat, a harmadik fészekalj teljesen terméketlen volt. A maradék hat fészekalj fiókáitól és szüleitől egyaránt vérmintát vettünk, amelyet szintén genetikai analízisnek vetettünk alá.

Az apaságot három polimorf mikroszattelit lókuszt (FhU2, FhU3, FhU4) allél hasonlósága alapján határoztuk meg úgy, mint korábban a cseh és svéd populációkban tették (Sheldon & Ellegren 1996; Veen *et al.* 2001).

2.3 Spermiumszámlálás

A tojássárgája perivitellin membránján elhelyezkedő hímvarsejtek száma pozitívan korrelál

mind a tojó madár spermaraktáraiban tárolt spermiummennyiségével, mind a petesejtet a megtermékenyítés idején elérő hímivarsejtek számával (Wishart 1987; Brillard & Bakst 1990). A perivitellin membránokon elhelyezkedő hímivarsejtek számát egy elterjedt módszerrel határoztuk meg: a hímivarsejtek sejtmagját fluoreszkáló festékekkel (Hoescht 33342, Sigma) megfestettük, majd mikroszkóp segítségével (Leica, Leitz 2000 lencse, 200-400-szoros nagyítás) megszámoltuk azokat (Birkhead *et al.* 1999).



1. ábra. A grafikonon, példaként, négy kísérleti fészekalj spermiumszám mintázata látható. A nyilak a spermiumszámcsúcsokat jelzik, amelyek alapján inszeminációkra következtetünk. A folytonos vonallal jelzett fészekaljban a 2. és 4. tojáson számoltunk nagy spermiumszám emelkedést, ami arra utal, hogy a -1 és a +1 napokon a tojó félrelépett. A hosszú szaggatott vonallal jelzett fészekaljban a 3. tojáson található spermiumszámcsúcs, ami a 0 napon bekövetkezett inszeminációra utal. A másik két fészekaljban nem található spermiumszámcsúcs, tehát a tojók nem léptek félre.

2.4 Az inszeminációk jellemzése

Inszeminációnak tekintettünk minden olyan eseményt, amikor a fokális tojáson számolt spermiumszám jelentősen, legalább 80-al meghaladta az előzőét. Eddigi adatok szerint, a hímivarsejtek az inszemináció után kb. 48 órával érik el a megtermékenyítés helyét, az infundibulumot (Birkhead *et al.* 1999). Az inszemináció tehát két nappal megelőzi a tojáson detektálható spermiumszám emelkedést, amit figyelembe kell venni a datáláskor. A spermiumszámcsúcsok általában élesek, sokszor csak egy napra korlátozódnak (1. ábra). A csúcsok magassága arányos az inszemináció során bevitt spermiummennyiségekkel, tehát az inszeminációk során bevitt sperma relatív mennyisége becsülhető (Froman *et al.* 2002; Török *et al.* 2003/b). Amennyiben a spermiumszámcsúcs 2-3 napig elhúzódva platót képez, valószínűleg 2 vagy 3 egymást követő napon lehettek inszeminációk.

Egy inszemináció időpontjának meghatározása azért fontos mert, attól függően, hogy a tojó termékeny időszakában mikor következik be, különböző megtermékenyítési valószínűséggel bír (Colegrave *et al.* 1995; Birkhead *et al.* 1995). Egy korai párzás elvileg megtermékenyítheti az egész fészekaljat, de a fertilizáció valószínűsége a spermavesztés miatt tojáról-tojásra egyre csökken. Hátránya még az, hogy egy másik hím későbbi párzása az „utolsó sperma előnyben” szabály miatt, erősen leronthatja a megtermékenyítés további esélyeit (Birkhead 1988). A késői inszeminációk előnye, hogy alacsonyabb a követő idegen inszeminációk esélye, hátrányuk azonban, hogy csak az utolsó 1-2 petesejtet termékenyíthetik meg. A fentiek miatt a vizsgált hat napos termékeny időszakot három periódusra osztottuk: koraira (-2, -1 napok), középsőre (0, +1 napok) és későire (+2, +3 napok), ahol a 0. nap jelzi az első tojás lerakásának napját.

2.5 A tesztoszteronszint mérése

A tojásokat, a véletlenszerűen kiválasztott fészekaljkból, naponta gyűjtöttük, majd +5 C°-on tároltuk. Amikor egy fészekalj teljes lett, mintákat vettünk a tojásokból, majd azokat a kémiai analízisig -20 C°-on tároltuk. Telepünkön a leggyakoribb fészekalj méret a hat tojásos, ezért a munkánkban ezeket használtuk ($N=25$). A metodika miatt a fészekaljak kb. ugyanannyi ideig voltak hűtőszekrényben tárolva.

A tojássárgájában található tesztoszteron koncentrációját egy általánosan használt módszerrel, RIA-val mértük, a Szent István Egyetem Szaporodásbiológiai Tanszékén, amelyet Péczely Péter vezet. (Adkins-Regan *et al.* 1990).

2.6 A tojás és tojássárgája térfogat meghatározása

A tojások hosszából (L) és szélességéből (W) a Hoyt (1979) formula alapján becsültük azok térfogatát (V): $V = 0.507 * L * W^2$. A tojássárgája térfogatát az átmérőből számoltuk.

2.7 A kockázatvállalás mértékének meghatározása

Munkámban egy kitömött adult tojó karvaly (*Accipiter nisus*) utánozta a predátort és egy kitömött léprigót (*Turdus viscivorus*) használtam kontrollként. Az utóbbi azért előnyös, mert szintén él a kísérleti területen és semmilyen ragadozóra sem hasonlít. A kísérlet úgy kezdődött, hogy az egyik modellmadarat kb. 2 méterrel az örvös légykapó pár odúja elé helyeztem,

mintegy egy méter magasságban. Ezután az odútól kb. 40 méter távolságban elrejtőztem és figyeltem a visszatérő szülők hangjait. Azok, amikor észrevették a kitett modellt, jellegzetes vészjelzéseket hallattak. Amikor mindkét szülő vészhangját hallottam, elhoztam a modellmadarat és újra elrejtőzve figyeltem a szülők berepülését az odúba. Azt az időt, ami a modell elhozatala és az odúba repülés között eltelt visszatérési időnek neveztem. Ez a változó jól jellemzi a kockázatvállalás mértékét, hiszen fordított arányban áll vele. A szülő annál nagyobb rizikót vállal, minél előbb tér vissza fészkébe és fordítva. A statisztikai analízisben a visszatérési idővel számoltam.

Egy kísérlet akkor fejeződött be, amikor mindkét örvös légykapó szülő visszatért az odúba. Karvallyal 39, míg léprigóval 23 kísérletet végeztem. Azon kísérletek adatait kihagytam a statisztikából, amelyekben csak egy szülő volt jelen, illetve amelyeket más fajok (széncinege *Parus major*, szajkó *Garrulus glandarius*) jelenléte megzavart. Az elsőnek berepülő szülőt kockázatosnak, a másodikat követőnek neveztem. Adataink függetleneknek tekinthetők, mivel minden párt csak egyszer teszteltünk. A kísérleti elrendezés nagy vonalaiban követte Dale *et al.* (1996) módszerét.

A szülők kockázatvállalását akkor vizsgáltam, amikor az örvös légykapó fiókák 3-4, 6-7 illetve 10-11 naposak voltak. A 3-4 naposak még ektotermek, tollatlanok, tehát melegítést igényelnek. A 6-7 naposak, amelyeket korai endotermeknek neveztem, már önálló hőszabályozásra képesek, noha hiányos tollazatuk miatt még sok hőt veszhetnek. A késői endotermek (10-11 naposak) már teljesen tollasok és 2-3 nap múlva elhagyják a fészket. A fészkealjok minőségét a késői endoterm korban mért átlagos fiókatömeggel jellemeztem. A mérésekben csak a hat fiókás fészkealjkat vontam be, mivel a többiből nem várhattam elegendő számú fészkealjkat. A fiókák tömegét Pesola rugós mérleggel mértem, 0,1 g pontossággal. Ha a fiókák átlagos tömege egyenlő vagy kisebb volt a mediánál, akkor a rossz minőségű (könnyű) fészkealj ($N=8$) kifejezést használtam, ha nagyobb, akkor a jó minőségűt vagy a nehezet ($N=7$). A késői endoterm fázis fészkealjai, a költéskezdet időpontja szerint is csoportosítottam, mert ez a változó is jelezhet minőséget (Garamszegi *et al.* 2004/b). Koraiak (jó minőségűek) voltak azok a fészkealjok ($N=10$), amelyeknél az első tojás lerakásának időpontja a mediánt megelőzte. Értelemszerűen, a másik csoportot késői fészkealjaknak ($N=6$) neveztem.

2.8 Statisztikai analízis

A statisztikai elemzéseknél az adateloszlásoktól függően parametrikus vagy nem-parametrikus

próbastatisztikákat alkalmaztunk. A populációk paternitásviszonyait a fészkek szintjén G-teszttel, a fiókák szintjén általánosított lineáris modell-lel (binomiális eloszlás) teszteltük. A két kísérleti (félrelépő és hűséges) és a kontroll csoport tojóinak tojásain számolható spermiummennyiség eltérését, az inszeminációk és a párkapcsolaton kívüli inszeminációk gyakoriságának eloszlását ismételt méréses ANOVA-val elemeztük, ahol az ismételt méréses változó a fészkekaljon belül az egyes tojásokon számolt spermiumok, inszeminációk illetve párkapcsolaton kívüli inszeminációk száma volt.

Hogy megtudjuk, a tojások lerakási sorrendjének, a hímek korának és attraktivitásának (homlokfolt nagyság) van-e hatása a tojássárgája androgén koncentrációjára illetve a tojássárgája és a tojás méretére, ismételt méréses ANCOVA-t végeztünk. Az első tojás lerakásának időpontját az analízisekben kovariánsként szerepeltettük. Általános lineáris modelleket (teljes modellből a nem szignifikáns változók lépésenkénti eltávolításával) alkalmaztunk arra, hogy kiderüljön, a hím korcsoportokon belül az attraktivitás kapcsolatban van-e a tojássárgája androgén koncentrációjával és/vagy a tojás/tojássárgája térfogatával. Többszörös regressziós analízist végeztünk arra, hogy a tojók morfológiai tulajdonságai (csüd hosszúság, szárnyhosszúság és testtömeg) és a fészkekaljaikban mért átlagos tesztoszteronszint (androgén befektetés) közötti kapcsolatot tisztázzuk. Lineáris regresszióval határoztuk meg a tojók kora és a tojássárgája tesztoszteronszintje közötti összefüggést. A kondíció elemzéseknél nem a tarzusz hossz és a testtömeg regresszióból kapott reziduálisokat használtuk, hanem többváltozós regressziót számoltunk, melyben a tarzusz hossz és a tömeg külön változóként szerepeltek (Freckleton 2002).

A dolgozatban mindenütt a tojássárgája tesztoszteron koncentrációját (tesztoszteron pg/tojássárgája mg) tüntettem fel függő változóként, de akkor is hasonló eredményeket kaptunk, ha a tesztoszteron tartalmat (tesztoszteron ng/tojássárgája) használtuk koncentráció helyett. Mivel a tesztoszteronszint normál eloszlást mutatott a mintákban, az adatokat nem transzformáltuk.

A predációs kockázatvállalás elemzésénél ismételt méréses ANOVA-t alkalmaztunk, ahol az ismételt méréses változó a két nem visszatérési ideje volt.

A statisztikai analíziseket Statistica for Windows (5.5 verzió) szoftverrel végeztük.

3. Eredmények

3.1 Döntés a félrelépésről

3.1.1 Az antikopulátor hatásossága

A kísérletben használt antikopulátor magassága jóval meghaladta az örvös légykapók kloáka kiemelkedésének kétszeresét, ami nagyon kicsivé tette annak lehetőségét, hogy a páron belüli kopulációk során a hímek spermát juttathassanak párjuk nemi szervébe. Elméletileg azonban mégis fennállhatott annak a lehetősége, hogy ez talán megtörténhet. Hogy antikopulátorunk hatékonyságáról meggyőződjünk, azt egy objektív módszerrel teszteltük. Kilenc olyan fészekalj (55 tojás) apaságát vizsgáltuk, amelyben a hímek antikopulátort viseltek. Egy hét tojásos fészekalj teljesen terméketlen volt, amire az utalt, hogy az inkubált tojásokban nem találtunk embriókat. Mivel a teljes terméketlen fészekalj a természetben extrém ritka, valószínű, hogy a terméketlenséget a korán felrakott antikopulátor okozhatta és az, hogy a tojó nem lépett félre. A maradék nyolc fészekaljból hétben találtunk idegen apaságú utódot. Két hímnek, noha végig a párjukkal voltak, egyáltalán nem volt saját utóda a fészekaljban.

Korábban két másik örvös légykapó populációban vizsgálták a genetikai apaságot. Az eredmények hasonlítottak egymáshoz: a fészekaljak 32,9%-a (26/79) (Svédország 1994, Sheldon & Ellegren 1999), 42,9%-a (6/14) és 34,5%-a (10/29) (Svédország 2000, Csehország 2000, Veen *et al.* 2001) tartalmazott idegen fiókat. Antikopulátoros párjaink fészekaljaiban szignifikánsan gyakoribb volt az idegen apaságú fiókat tartalmazók aránya (87,5%), mint a vizsgált svéd és cseh természetes populációkban (G teszt, $G_1 \geq 4,62$, $P < 0,032$). A természetes populációk fészekaljai között az idegen apaság aránya tekintetében nem volt különbség ($G_2 = 0,51$, $P = 0,78$).

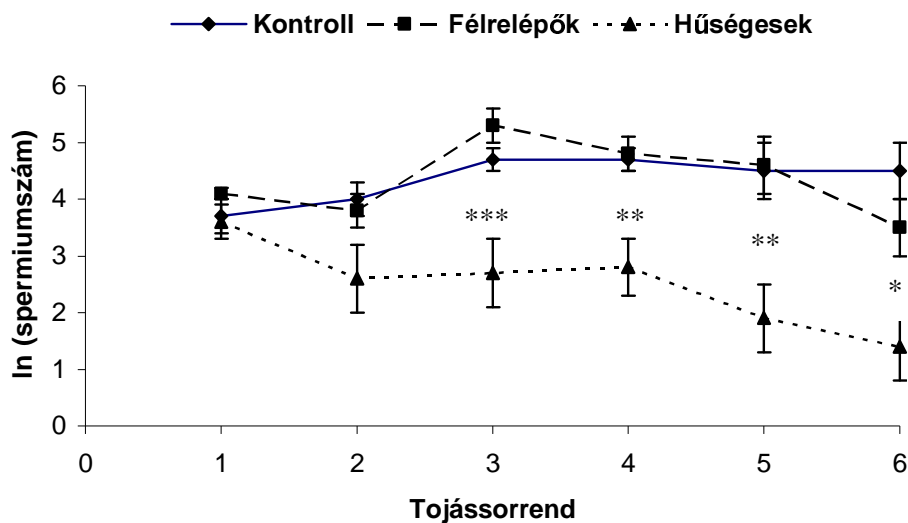
A genetikai analízis során 48 fiókából 30 (63,4 %) bizonyult idegen apaságúnak. Ez az érték sokkal nagyobb, mint a svéd populációban 1994-ben és 2000-ben talált 15,5%-os (71/459), 17,3%-os (14/81) illetve a cseh populációban mért 13,3%-os (21/158) arány (Sheldon & Ellegren 1999; Veen *et al.* 2001). (Általánosított lineáris modell, $F_{3,122} = 4,51$, $P = 0,0049$). Eredményeink azt mutatták, hogy ha a hímeken antikopulátor van, az idegen apaság aránya fészekaljukban közelítőleg megnégyszereződik, aminek nyilvánvalóan a saját hím blokkolt spermaátvitelle lehet az oka. A genetikai apaságvizsgálat tehát igazolta, amit az antikopulátor sztérikus adatai erősen sugalltak: hatásos a spermatransfer megakadályozásában.

Felvetődhet a kérdés, hogy az antikopulátoros hímek miért tudtak bizonyos (36,6%) apaságot szerezni fészkeikben? Az antikopulátort csak a párba állás után néhány nappal lehet

felhelyezni, amikor már a párok kapcsolata megszilárdul. Addig is történnek párzások, tehát a tojók genitális szerveibe tárolódhatnak párjuktól származó spermiumok.

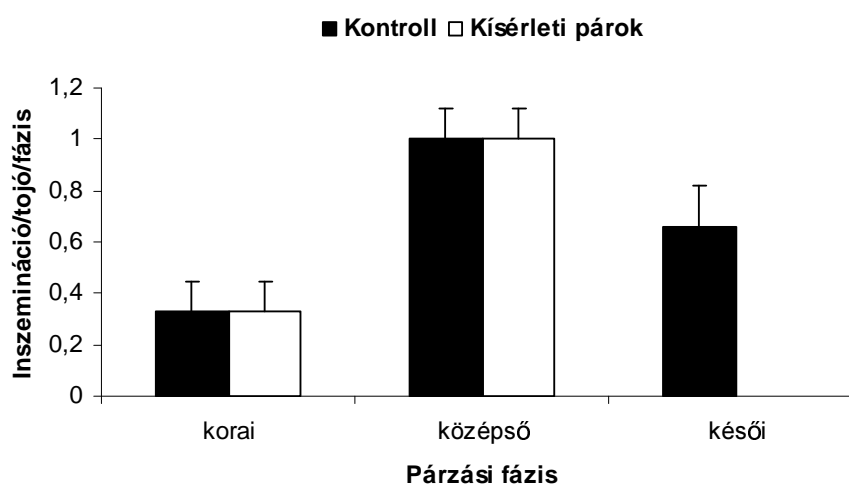
3.1.2 Spermiumszám mintázatok

A kísérleti tojókat (párjuk antikopulátoros volt), a tojásaikon mért spermiumszám mintázat alapján két csoportba oszthattuk. Kilenc húséges tojó (60%) valószínűleg nem kapott spermát a kísérleti idő alatt (6 nap), mivel a perivitellin membránokon az egymást követő tojásokban egyre csökkent a spermiumszám (2. ábra). Hat másik kísérleti tojó (félrelépők) és a 18 kontroll tojó esetében azonban más volt a helyzet, mert fészekaljukban egy vagy két tojás membránján drámai spermiumszám emelkedést tapasztaltunk az előző napihoz képest, ami inszeminációra utalt (2. ábra). A félrelépők fészekaljaiban az utolsó négy tojás perivitellin membránján detektált spermiumszám szignifikánsan nagyobb volt az a húségesekénél (ismételt mérések ANOVA $F_{1,65}=9,674$, $P=0,008$; 2. ábra). A kísérleti tojók spermiumszám mintázatában mutatkozó különbségek az eddigiek alapján azzal magyarázhatók, hogy a tojók 40%-a idegen hímmel párosodott és a spermiumszámcsúcsok páron kívüli inszeminációt jeleznek. Feltételezésünket az is erősíti, hogy a svéd és a cseh populációkban az idegen apaságú utódokat tartalmazó fészekaljok aránya szintén 40% körüli volt (Sheldon & Ellegren 1999; Veen *et al.* 2001).



2. ábra. A három tojó csoport tojásain számolt spermiummennyiség természetes alapú logaritmusának átlagai (\pm SE) a tojások lerakási sorrendjében. A Tukey-próba eredményei szerint, a félrelépők és a húségesek átlagai között a csillagokkal jelzett helyeken szignifikáns különbség van (*, $P<0,05$; **, $P<0,01$; ***, $P<0,001$). Más csoport közötti összehasonlításban nem találtunk szignifikáns különbséget.

Az a kilenc kísérleti fészekalj, amelyben nem találtunk spermiumszámcúcsot lehetőséget adott arra, hogy megbecsüljük a faj tojóira jellemző sperma veszteségi rátát, ami $0,019 \pm 0,008$ ln (kiáramló hímvarsejt) óránként. Ha ezt az értéket összevetjük más monogám fajokéval azt látjuk, hogy egyike a legalacsonyabbaknak, azaz az örvös légykapó tojók viszonylag hosszú ideig képesek a spermát tárolni (Birkhead *et al.* 1994; Sax *et al.* 1998).



3. ábra. Az inszeminációk időbeli eloszlása kontroll párok, és a párkapcsolaton kívüli inszeminációk időbeli mintázata kísérleti párok esetében. Mindkét csoport esetében az inszeminációk nem-egyenletesen oszlanak el és gyakoriságuk a középső fázisban a legnagyobb. A késői fázisban nincsenek páron kívüli inszeminációk, ami azt sugallja, hogy a kontroll csoport késői párzásai főként a pár-hímmel történnek.

3.1.3 Az inszeminációk időzítése

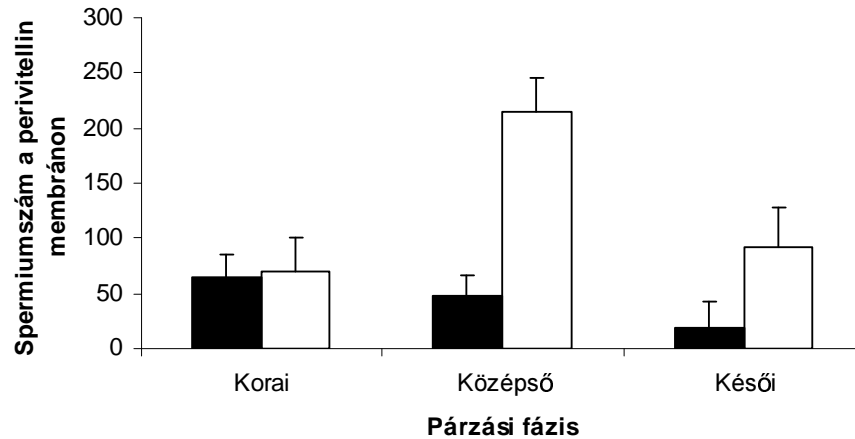
Az inszeminációk gyakoriságát a kontroll párok fészekaljaiban regisztrált spermiumszámcúcsok gyakoriságából becsültük (Török *et al.* 2003/b). A tojók termékeny időszakuk alatt, az egyes fázisokban eltérő gyakorisággal vehetnek részt sikeres párzásban (ismételt mérés ANOVA $F_{2,34}=5,95$, $P=0,006$; 3.ábra). Az inszeminációk a termékeny időszak középső fázisában fordultak elő a leggyakrabban és viszonylag ritkák voltak a korai fázisban (Scheffé-próba: 1. fázis/2. fázis: $P<0,05$; 2. fázis/3. fázis: $P<0,1$; 3. ábra). A becsült inszeminációs gyakoriságokhoz nagyon hasonlítottak a perivitellin membránokon számolt spermiumszámok átlagai is. Az átlagos spermiumszám a korai fázisban 93, a középső fázisban 143, a késői fázisban 113 volt. Mind az inszeminációs gyakoriság, mind az átlagos spermiumszám adatai azt sugallják, hogy a populációban a tojók a tojásrakás előtti 48 órában

tartózkodnak a (sikeres) párzásoktól, de az utána következő két napon ezt az időszakot olyan párzások követik, amelyek spermafelvétellel járnak.

A kísérleti párok tojóinál az inszeminációs mintázat a páron kívüli inszeminációkat mutatja, amelyek nem-random eloszlásúak, mert főleg a középső fázisban fordulnak elő (ismételt méréses ANOVA $F_{2,10}=17,50$, $P=0,0005$; Scheffé-próba: 1. fázis/2. fázis: $P<0,05$; 2. fázis/3. fázis: $P<0,05$ 3.ábra). Ez azt sugallja, hogy a félrelépő tojók képesek a párzások időzítésére. Látható az is, hogy a késői fázisban félrelépések már nem történnek, ami azok kis hasznával magyarázható, hiszen ekkor már csak egy vagy két petesejt apasága dőlhet el. A 3. ábrából az is leolvasható, hogy a páron kívüli inszeminációk ritkák. A félrelépő tojók átlagosan 1,33 sikeres illegitim párzásban vesznek részt.

3.1.4 A felszarvazott hímek jellemzői

Az örvös légykapó hímek fehér homlokfoltja másodlagos nemi bélyeg, amelyet a tojók előnyben részesítenek és genetikai minőséget jelez (Gustafsson *et al.* 1995; Sheldon *et al.* 1997). Ha a tojók aktívan választanak maguknak párkapcsolaton kívüli hímet, feltételezhetjük, hogy azok a tojók fognak félrelépni, amelyek párja kis homlokfoltú. Azok pedig, amelyeknek nagy homlokfoltú, tehát jó minőségű párja van, tartózkodnak az idegen hímekkel való párzásoktól. Az örvös légykapó tojók valóban így döntöttek, hiszen a félrelépők párjainak homlokfoltja szignifikánsan kisebb volt, mint azon tojók párjaié, amelyek hűek maradtak (logisztikus regresszió: $\chi^2_1=4,530$, $P=0,033$). Mind a hat félrelépő tojó párjának kisebb volt a homlokfoltja a mediánnál. Viszont, az a hét tojó, amely párjának homlokfoltja nagyobb volt a mediánnál 36 termékeny napja alatt egyszer sem lépett félre (Fisher-féle exakt teszt, $P=0,007$). Munkánk megerősíti két svéd vizsgálat eredményét, amely szerint a homlokfolt kiemelt szerepet kap a spermiumversengés folyamatában (Sheldon & Ellegren 1999; Sheldon *et al.* 1999/b).



4. ábra. Az idegen illetve a pár-hímtől származó hímvarsejtek száma olyan tojókban, amelyek a középső és a késői fázisban nem párzanak párjukkal. Az üres oszlopok a félrelépő kísérleti tojók tojásain számolt átlagos hímvarsejtszámot mutatják (+SE). A fekete oszlopok olyan kontroll tojók várható (a középső és késői fázis spermiumszámai számolt értékek) spermiumszámaikat mutatják (+SE), amelyeknek kis homlokfoltú párjuk van. A középső és a késői fázisban az oszlopmagasságok aránya 1:5, ami a pár-hímtől származó spermiummennyiség arányát szemlélteti az összmennyiséghez képest.

3.1.5 A tojó döntése és a spermiumszám viszonyok

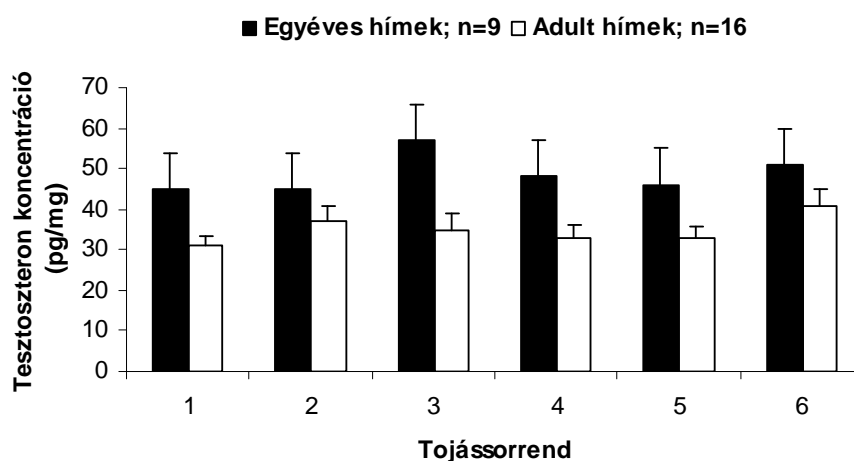
A 4. ábra fekete oszlopai olyan tojókkal kapcsolatosak, amelyeknek kis homlokfoltú párja van és az első oszlop magassága jelzi azt az átlagosan tárolt spermiummennyiséget, amely valószínűleg a párjukkal való korai pázásokból származik. A korai fázis spermiumszámából - a fajra jellemző spermavesztési ráta segítségével - kiszámolhatók a középső és a késői fázisban várható tárolt spermiummennyiségek. A három fekete oszlop tehát egy olyan tojó tárolt spermiummennyiségét mutatja, amely a vizsgált intervallumban párjával már nem pározott. Ha ezeket az értékeket összehasonlítjuk a félrelépő kísérletes tojók által tárolt spermiummennyiségekkel (üres oszlopok), azt találjuk, hogy az utóbbiak, a középső és a késői fázisban, kb. ötszöröse az előzőének. Ha tehát egy rossz minőségű (kis homlokfoltú) hím párja a vizsgált intervallumban tartózkodik a vele való kopulációtól és a középső fázisban egy jó minőségű (nagy homlokfoltú) hímmel párizik, elérheti, hogy petesejtjeit kb. 80 %-os valószínűséggel az idegen hím ivarsejtjei termékenyítsék meg.

3.2 Döntés a tojásbefektetésről

A fészekaljakon belül a tojássárgája tesztoszteron koncentrációja nem mutatott összefüggést a tojássorrenddel (1. táblázat). A fészekaljakon belüli tesztoszteronszint mintázat nem korrelált sem a hímek attraktivitásával (homlokfoltméret), sem korukkal (5. ábra; 1. táblázat).

1. táblázat. Ismételt mérés ANCOVA, amely mutatja a tojás és tojássárgája térfogat valamint a tojássárgája tesztoszteron koncentráció (T) kapcsolatát a hímek korával (csoportosító változó), attraktivitásával (homlokfoltméret, ko-változó), az első tojás lerakásának időpontjával (ko-változó), és a tojások rakási sorrendjével (ismételt mérés változó).

	Tojástérfogat (mm ³)			Tojássárgája térfogat (mm ³)			T (pg/mg sárgája)		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Hímek kora (1)	1(21)	0,013	0,911	1(21)	1,818	0,192	1(21)	15,899	0,001
Homlokfoltméret (2)	1(21)	1,057	0,316	1(21)	0,508	0,484	1(21)	0,321	0,577
Rakás időpontja (3)	1(21)	2,236	0,150	1(21)	0,001	0,979	1(21)	7,411	0,013
Tojássorrend (4)	5(105)	0,689	0,633	5(105)	0,787	0,561	5(105)	1,207	0,311
Interakciók									
1, 4	5(105)	1,178	0,325	5(105)	1,002	0,420	5(105)	0,761	0,580
2, 4	5(105)	0,483	0,788	5(105)	0,878	0,499	5(105)	1,331	0,257
3, 4	5(105)	0,349	0,882	5(105)	0,789	0,560	5(105)	0,833	0,529



5. ábra. A fészekaljakkal tojásainak átlagos (+SE) tesztoszteron koncentrációja (pg/mg tojássárgája) egyéves és adult hímekben.

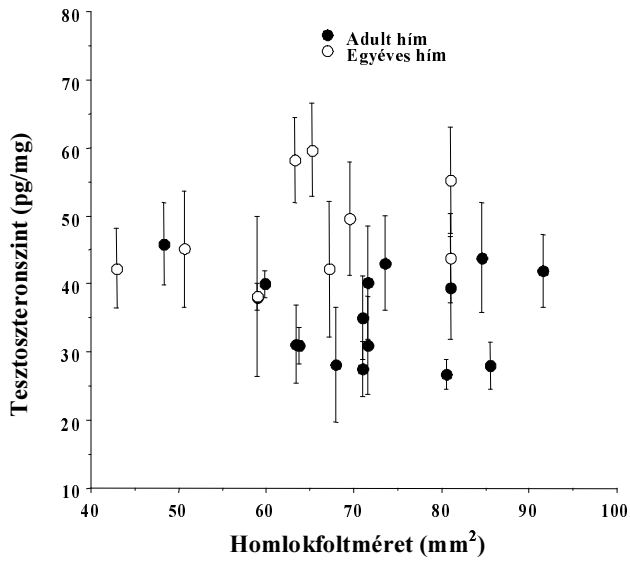
A nem-szignifikáns kor-homlokfolt interakció azt mutatja, hogy a hímek homlokfoltjának

hatása a fészekaljok átlagos tesztoszteron koncentrációjára a korcsoportok között nem különbözött (6. ábra; 2. táblázat). Azok a tojók, amelyek egyéves (fiatal) hímekkel álltak párba, olyan fészekaljakat produkáltak, amelyekben az átlagos tesztoszteronszint magasabb volt, mint azokéban, amelyeknek adult párjuk volt (5. ábra; 1. táblázat).

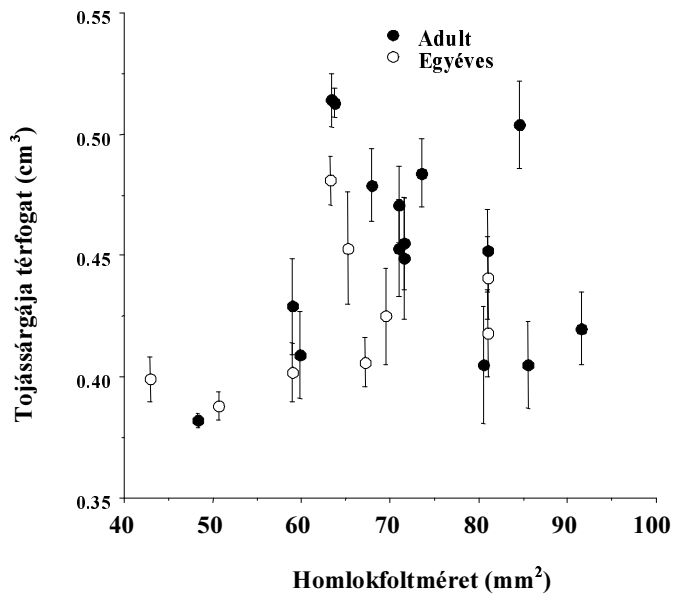
2. táblázat. Általános lineáris modellek eredményei, amelyek mutatják a fészekaljok ($N=25$) átlagos tojás, tojássárgája térfogatának valamint tesztoszteron koncentrációjának (T) kapcsolatát a hímek korával (csoportosító változó), homlokfoltméretével (ko-változó) és az első tojás lerakásának időpontjával (ko-változó).

	Tojástérfogat (mm ³)		Tojássárgája térfogat (mm ³)		T (pg/mg sárgája)	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Hímek kora (1)	0,017	0,898	3,188	0,087	19,909	0,001
Homlokfoltméret (2)	1,308	0,265	0,412	0,247	0,321	0,577
Rakás időpontja(3)	2,622	0,119	0,233	0,634	7,355	0,013
Interakciók						
1, 2	0,490	0,492	1,002	0,420	0,263	0,613
1, 3	0,771	0,390	1,755	0,200	0,098	0,758

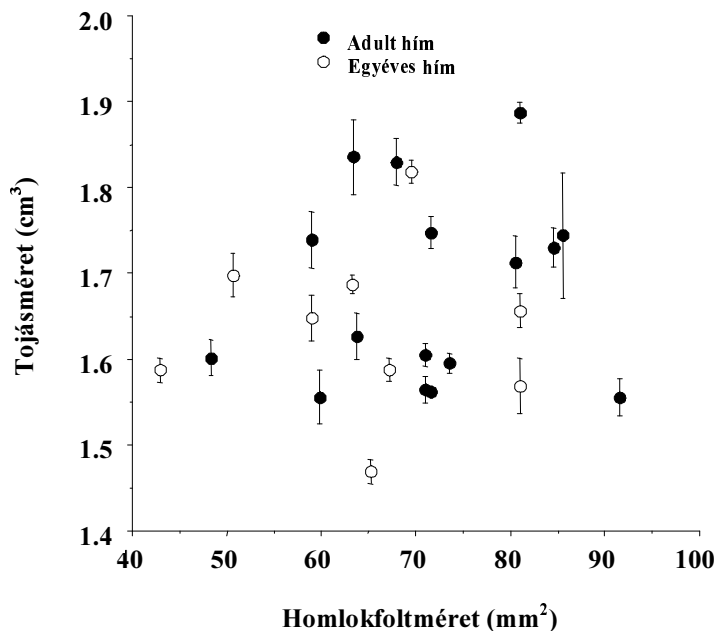
A fészekaljok átlagos tesztoszteron koncentrációja és a költéskezdés időpontja között pozitív kapcsolatot találtunk. A késői tojók fészekaljaiban a tesztoszteron koncentráció nagyobb volt (1. táblázat). A tojások és a tojássárgája térfogata nem függött sem a tojások sorrendjétől, sem az első tojás lerakása dátumától (1. táblázat). A fészekaljok átlagos tojás és tojássárgája térfogata nem mutatott összefüggést a hímek korával és attraktivitásával. (7., 8. ábra; 2.táblázat). A fészekaljok átlagos tesztoszteronszintje nem volt szignifikáns kapcsolatban sem a tojók morfológiai paramétereivel (csüd hosszúság, szárnyhosszúság és testtömeg; többszörös regressziós analízis: $r^2=0,032$, $F=0,101$, $P=0,905$, $df=2,6$), sem azok korával (9 ismert korú tojóra, amelyek 1-4 évesek voltak; lineáris regresszió: $r= - 0,627$, $F=3,882$, $P=0,096$).



6. ábra. A fészekaljok tojásainak átlagos tesztoszteron koncentrációja (\pm SE) és a pár-hímek attraktivitása (homlokfolt nagyság) egyéves és adult hímek esetén.



7.ábra. A fészekaljok átlagos tojássárgája térfogata (\pm SE) és a pár-hím attraktivitása (homlokfolt méret) egyéves és adult hímek esetén.



8. ábra. A fészekaljok átlagos tojástérfogata (\pm SE) és a pár-hím attraktivitása (homlokfolt méret) egyéves és adult hímek esetén

3.3 Döntés a kockázatvállalásról

3.3.1 Válaszok karvalyra és léprigóra

Alapvető volt annak kiderítése, hogy az örvös légykapó párok eltérő viselkedést mutattak-e a karvalyra és a kontrollként használt léprigóra, ugyanis, ha nem találunk különbséget a léprigóra és a karvalyra mutatott visszatérési idő között, azt úgy értelmezhetjük, hogy a légykapók a karvaly modellt nem ismerik fel és/vagy nem ragadozóként kezelik. Statisztikában ismételt méréses ANOVA-talkalmaztunk, amelyben a költési fázisok (a fiókák fejlődési állapotai: ektoterm, korai endoterm, kései endoterm) és a stimulus modellek voltak a független változók és a két nem visszatérési ideje volt az ismételt faktor. Mind a három költési fázisban a szülők szignifikánsan hosszabb visszatérési idővel reagáltak a karvaly látványára, mint a léprigóra (3., 4. táblázat).

3. táblázat. Az örvös légykapó tojók és hímek átlagos visszatérési ideje (perc) (\pm SD, adatszámokkal) fészkekhez karvaly illetve léprigó modellek prezentációja után, három különböző fejlettségű (korú) fészkalj esetén.

	Tojó visszatérési ideje (perc)	<i>N</i>	Hím visszatérési ideje (perc)	<i>N</i>
Karvaly				
Ektoterm	5.1 \pm 2.75	12	19.0 \pm 2.09	12
Korai endoterm	9.6 \pm 2.27	11	14.4 \pm 3.44	11
Kései endoterm	9.4 \pm 6.34	16	10.2 \pm 4.73	16
Léprigó				
Ektoterm	1.8 \pm 0.99	10	1.6 \pm 0.82	10
Korai endoterm	2.1 \pm 0.90	6	2.2 \pm 0.82	6
Kései endoterm	1.9 \pm 0.96	7	2.3 \pm 1.39	7

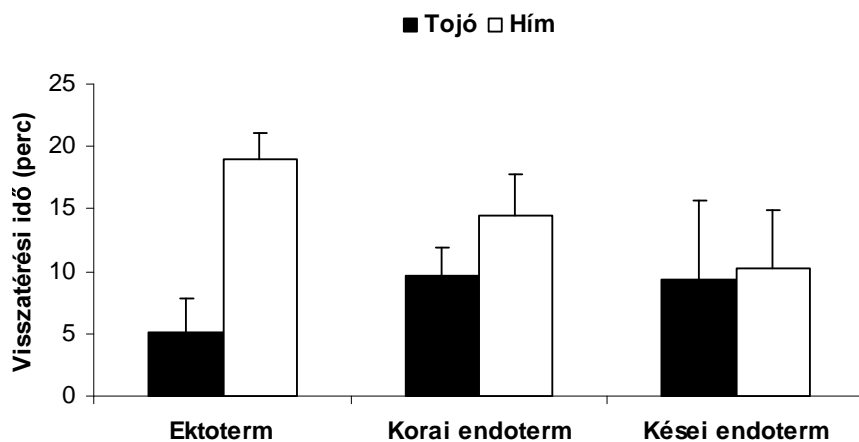
4. táblázat. Ismételt mérés ANOVA, amely mutatja a modell madár (karvaly és léprigó) és a fiókák fejlettségi állapotának (ektotermek, korai endotermek és késői endotermek) hatását a két nem visszatérési idejére, ami az analízisben ismételt mérés változó volt.

	<i>df</i>	Közepes négyzetösszeg	<i>F</i>	<i>P</i>
Modell madár (1)	1	2279,73	249,85	<0,001
Költési fázis (2)	2	13,32	1,46	0,24
Nem (3)	1	297,64	20,50	<0,001
Interakciók				
1, 2	2	18,09	1,99	0,14
1, 3	1	270,22	18,61	<0,001
2, 3	2	104,03	7,16	<0,002
1, 2, 3	2	115,29	7,94	<0,001

A léprigó modellre adott válaszokra nem volt hatással sem a szülők neme, sem a költési fázis (3, 4. táblázat; Duncan-próba: NS). A nemtől és fészkaljtól független gyors visszatérések azt jelzik, hogy a léprigó modellnek csak aspecifikus zavaró hatása lehet az utódgondozást végző szülőkre. A karvaly modellre mindkét nem, minden fázisban hosszabb visszatérési idővel reagált, ami arra utal, hogy a légykapók tartanak tőle, tehát ragadozóként kezelik. Ezt erősíti az a megfigyelés is, hogy a szülők, három esetben (23 kísérlet), még a léprigó modell jelenlétében is berepültek a fészkekodúba, míg karvaly esetében ilyen egyszer sem tettek. Továbbiakban a karvalyra adott specifikus válaszokat ismertetem.

3.3.2 A költési fázisok összehasonlítása

Az örvös légykapó tojók, amikor ektoterm fészekaljuk volt, előbb tértek vissza a fészekodójukba, mint amikor fiókáik idősebbek voltak (Duncan-próba az ektoterm-korai endoterm fázisra: $P=0,02$; ektoterm-késői endoterm fázisra: $P=0,019$; 9. ábra; 3.,4.. táblázat). A tojók tehát akkor vállalnak nagyobb kockázatot, amikor az utódok sebezhetőbbek, ami összhangban van az Utódoknak Okozott Kár Hipotézissel és egyben ellentétes a Szaporodási Érték Hipotézissel. A hímeknél ellentétes trendet tapasztaltunk: visszatérési idejük a három fázisban rendre csökkent (Duncan-próba az ektoterm-korai endoterm fázisra: $P=0,013$; a korai endoterm-késői endoterm fázisra: $P<0,001$; 9. ábra; 3., 4. táblázat), ami a Szaporodási Érték és nem az Utódoknak Okozott Kár Hipotézist igazolja. A fiókák fejlettségi állapota, kétséget kizáróan, mindkét nem döntését alapvetően befolyásolja.



9.ábra. Az örvös légykapó szülők átlagos visszatérési ideje (+SE) fészekükhöz a predációs fenyegetettség megszűnése után, három különböző fejlettségű (korú) fészekalj esetén.

3.3.3 Kockázatok és követők

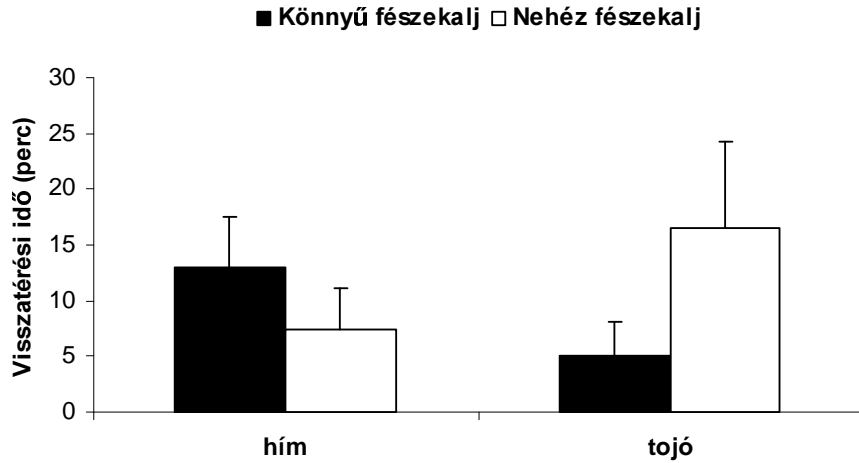
A két szülő közül azt, amelyik előbb tért vissza a fészekodúba, kockáztatónak, míg a másikat követőnek neveztük. A két szerep betöltése jórészt kondicionálisnak bizonyult. Ha a fészekaljak viszonylag sebezhetőek voltak (ektoterm, korai endoterm fiókák), minden esetben

a tojó ment be előbb ($N=23$ pár). Kései endoterm fiókák esetén, a két szerep tekintetében nem volt különbség a két nem között: a tojók kilenc esetben, míg a hímek hét esetben voltak kockázatosak (Wilcoxon előjelteszt: $Z=0,4137$, $N=16$ pár, $P=0,679$). Ez azt jelenti, hogy, ahogy a szaporodási érték nőtt és a sebezhetőség csökkent, a két szerep megoszlása kiegyenlítődött. Ha a késői endoterm fészkaljakat rossz minőségűekre (könnyűek) és jó minőségűekre (nehezek) osztottuk, a nemtől függő szerepek ismét megjelentek. A könnyű fészkaljak esetén, a tojók (8 eset) gyakrabban voltak kockázatosak mint a hímek (egy eset) (Wilcoxon előjelteszt: $Z=2,547$, $N=9$ pár, $P=0,011$). Nehéz fészkaljak esetén fordított tendencia mutatkozott: hét kísérletből hatban a hím volt a kockázatos (Wilcoxon előjelteszt: $Z=1,775$, $N=7$ pár, $P=0,076$).

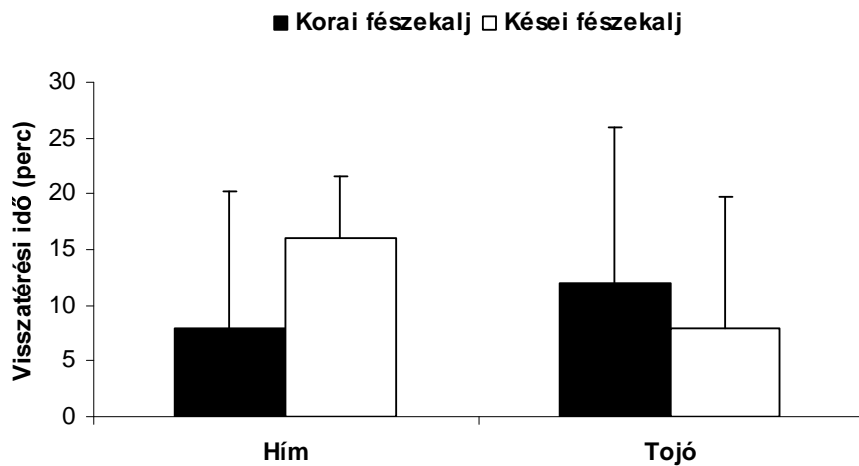
3.3.4 A fészkaljak minőségének hatása

A késői endoterm fészkaljak minőségének hatását a szülők viselkedésére ANOVA-val teszteltük, ahol a szülők visszatérési ideje volt az ismételt méréses változó, míg a fészkaljak átlagos tömege szerepelt független változóként. Az analízis eredménye az volt, hogy a fiókák átlagos tömege lényegesen befolyásolja a szülők döntéseit ($F_{1;14}=32,496$, $P<0,001$; 10. ábra). A tojók akkor repültek korábban az odúba, ha ott könnyű fiókák voltak, míg a hímek esetében éppen fordított volt a helyzet. A hímek tehát a Szaporodási Érték, míg a tojók az Utódoknak Okozott Kár Hipotézisek megfelelő predikcióit követték.

A korai költsékből származó fiókák túlélésének és szaporodásának nagyobb az esélye, mint későiekének, emiatt ezek nagyobb reprodukciós értékkel és kisebb sebezhetőséggel bírnak (Newton 1989). Az előbbieknél alapján azt várhatnánk, hogy a két nem döntésében a költségkezdést is "figyelembe veszi". Az alkalmazott ANOVA, amelyben a két nem visszatérési ideje volt az ismételt méréses változó és az első tojás lerakásának időpontja volt a független változó, azt mutatta, hogy a költség kezdetének valóban hatása van a visszatérési időre ($F_{1;14}=6,962$, $P=0,019$; 11. ábra). A korán költő hímek előbb repültek be a fészekbe, mint a későiek, a tojóknál most is az ellenkező tendencia érvényesült.



10. ábra. A légykapó szülők átlagos visszatérési ideje (+SD) a predációs fenyegetés megszűnése után könnyű és nehéz fészekaljok esetén.



11. ábra. Az örvös légykapó szülők átlagos visszatérési ideje (+SD) korai (az első tojás lerakásának időpontja nem későbbi a mediánál) és késői fészekaljok esetén.

4. Az eredmények értelmezése

4.1 Döntés a félrelépésről

Munkánkban az általunk kidolgozott antikopulátoros technikát, a perivitellin membránokon való spermiumszámlálással ötvöztük. A két módszer együttes alkalmazásával először sikerült közvetlenül követni egy szabadon élő madárpopuláció tojóinak spermium felhasználását a fertilitási időszakuk legfontosabb részében, a petesejtek megtermékenyítésének időszakában. Noha az antikopulátor „mellékhatására” nem kontrolláltunk, a felszarvazott hímek jellemzői azt valószínűsítik, hogy az nem zavarta a párzásokat. Metódusunk révén szintén először nyílt lehetőség a párkapcsolaton kívüli inszeminációk időpontjának meghatározására. A kísérlet további fontos eredménye volt, hogy betekintést kaptunk a tojókban tárolt, különböző hímektől származó sperma mennyiségi viszonyaiba. Az adatok azt sugallják, hogy a spermiumversengés az örvös légykapó esetében a tojók ellenőrzése alatt álló folyamat. Azok az egyedek, amelyek párja kevésbé attraktív és/vagy jó minőségű, hogy utódaik minőségét javítsák, igyekeznek attraktív, jó génekkel rendelkező hímekkel párosodni. A spermiumversengés kimenetelét párzási taktikájukkal úgy befolyásolják, hogy a preferált (külső) hím spermája előnyt élvezzen a petesejtek egymás utáni megtermékenyítése során.

4.1.1 A hím vagy a tojó dönt?

Noha úgy tűnik, hogy a spermiumversengés kimenetelére elsősorban a tojók viselkedése van befolyással, alternatívaként meg kell vizsgálnunk a hímek lehetséges szerepét is. A Hímek Vezérelte Spermiumversengés Hipotézis szerint, a párkapcsolatban lévő és az idegen hímek között a petesejtek megtermékenyítése tekintetében érdekkonfliktus alakul ki. A pár-hím szorosán követi és intenzíven védi párját a „törvénytelen” párzásoktól. A spermiumversengés kimenetelét a két hím versengése dönti el, a tojó csak passzív szereplője a folyamatnak (Lifjeld *et al.* 1994). Néhány munka eredménye alátámasztotta a hipotézist, mivel párörzés intenzitása negatívan korrelált az észlelt illegitim párzások gyakoriságával (Davies 1985; Alatalo *et al.* 1987) és egyenesen arányos volt az apaság fokával (Komdeur *et al.* 1999; Chuang-Dobbs *et al.* 2001).

Pärt és munkatársai (1997) azt találták, hogy az örvös légykapó hímek hevesen versengenek a legjobb minőségű fészkelő helyekért és a versengések kimenetelét a homlokfolt nagyság előre megjósolja: a nagy homlokfoltúak nagyobb eséllyel nyerték a versengéseket.

Ezek alapján eredményeinket magyarázhatnánk a Hímek Vezérelte Spermiumversengés Hipotézis alapján is. Ha a kis homlokfoltúak nem tudják megvédeni párjukat a domináns, nagy homlokfoltú hímeiktől, míg a nagy homlokfoltúak erre képesek, akkor a párkapcsolaton kívüli inszeminációk valószínűsége szintén a tojó párjának homlokfoltjával variálna együtt.

Két olyan alapos érvünk van, amely mégis azt sugallja, hogy a spermiumversengés kimenetele elsősorban a tojók döntéseitől függ. Sheldon és munkatársai (1999/b) eltávolították a kísérleti pároknál a hímeket és megfigyelték a tojók viselkedését, valamint meghatározták a fészekaljok apaságát. A vizsgálat azt mutatta, hogy a nagy homlokfoltú hímek párjai ritkábban álltak újra párba és fészekaljukban az idegen apaságú fiókák aránya kisebb volt, mint azoknál, akiknek az eredeti párja kis homlokfoltú volt. Mivel a kísérleti elrendezés kizárta a párkapcsolatban élő hím és az idegen hím versengését, az eredmények azt erősítik, hogy az örvös légykapó tojók képesek kontrollálni a párzásokat, azaz, hasonlóan néhány más énekesmadárhoz (Michl 2003), visszautasíthatják az idegen hímek párzási próbálkozásait. A tojók meghatározó szerepét erősíti az is, hogy a párkapcsolaton kívüli párzások időzítettek. Abban az esetben ugyanis, ha a kis homlokfoltú hím nem tudná távol tartani a domináns nagy homlokfoltúakat a párjától (tehát a hímek vezérelte mechanizmus valósulna meg) az inszeminációk gyakorisága nagy, eloszlásuk pedig egyenletes volna. Az általunk talált mintázat azonban nem ilyen, sokkal inkább illik a tojó törekvéseihez, amint azt a továbbiakban tárgyalni fogjuk.

4.1.2 Döntés az időzítésről

A spermiumversengés kimenetelére a spermiummennyiségeken (Møller & Briskie 1995; Froman *et al.* 2002) kívül döntő hatással van a párzások időzítése. Az állandó spermavesztés miatt egy adott tojóval később párzó hím - azonos bevitt spermiummennyiség mellett - fertilizációs előnyt élvez, ami egyenesen arányos a két hím párzása közötti időintervallummal (Birkhead *et al.* 1988; Colegrave *et al.* 1995; Birkhead & Biggins 1998). A tojók tehát úgy növelhetik a páron kívüli hím megtermékenyítési esélyeit, ha a félrelépés előtti napokon nem párzanak a párjukkal és hagyják a tőle származó spermát kiürülni. A 3. és 4. ábra szerint valóban ez történik, hiszen a tojásrakás előtti két napon (korai fázis) a tojók ritkán párzanak és ennek megfelelően a tojásrakás kezdetén viszonylag kevés spermát tárolnak. A legalább két napos „absztinencia” után, a középső fázis megemelkedett értékei azt jelzik, hogy a tojók ebben az időszakban legalább egyszer sikeresen párzanak (3. ábra) és ennek megfelelően a tárolt spermiummennyiség is megnövekszik, amit a spermiumszám jól mutat (4. ábra). A kis

homlokfoltú hímek párjai a páron belüli és kívüli párzások időbeli elkülönítésével jelentősen eltolhatják a spermiumszám arányokat, növelve ezzel az idegen hím megtermékenyítési esélyeit.

Ha a kontroll csoport (3. ábra: fekete oszlopok) és kísérleti csoport félrelépő tojóinak (fehér oszlopok) inszeminációs gyakoriságát összehasonlítjuk, azt találjuk, hogy azok a korai és a középső fázisban szinte azonosak, míg a késői fázisban jelentősen különböznek. Az első két fázis mintázata alapján azt mondhatjuk, hogy a tojók párzási döntései az időzítés tekintetében, függetlenül párjuk homlokfolt nagyságától, hasonlóak. Különbség abban van, hogy a középső fázisban a jó minőségű hímek tojó párjukkal, míg a másik csoport tojó idegen hímmel párosodnak. Az egyféle párzási mintázat mögött talán genetikai meghatározottság, vagy más ok, mint például spermiumhiány lehet (Török *et al.* 2003/b). A késői fázis adataiból az következtethető ki, hogy ekkor már a tojók nem lépnek félre, hanem a párjukkal párzanak. A félrelépő örvös légykapó tojók inszeminációs mintázatából az jósolható, hogy fészekaljokban átlagosan 2-3 idegen apaságú fióka várható, ami egybevág egy svéd populáció paternitás vizsgálatának adataival (Sheldon & Ellegren 1999).

4.1.3 Több apai utódgondozás vagy több jó minőségű utód?

A rovarévó énekesmadarak utódainak felnevelése idő- és energiaigényes viselkedés, tehát a szülők számára nagy költségekkel jár (Drent & Daan 1980; Clutton-Brock 1991). Mivel az énekesek nem ismerik fel saját genetikai utódaikat (Kempnaers & Sheldon 1996), azoknál a fajoknál, amelyeknél spermiumversengés létezik, a felszarvazott hímek számára az utódok etetése extrém nagy költségekkel járna. Néhány vizsgálat azonban azt mutatta, hogy a fajok egy részénél, a hímek képesek genetikai apaságuk mértékének becslésére és a szülői befektetésüket eszerint alakítják (Dixon *et al.* 1994; Westneat & Sergeant 1996). Az örvös légykapó is ilyen faj, hiszen ha a hímek apaságukat nem érzik biztosnak a fészekaljban, etetési aktivitásukat ezzel arányosan csökkentik (Sheldon *et al.* 1997; Sheldon & Ellegren 1998). Ezek alapján a spermiumversengés folyamatában még egy döntési helyzetet kell feltételeznünk. Ha a félrelépő tojó a jó minőségű idegen hímtől származó utódait maximálni akarná a fészekaljban és emiatt, nem párzana a késői fázisban párjával, talán az apai utódgondozást kockáztatná. Viszont, egy túl korai páron belüli inszemináció alaposan lerontaná az idegen, jó minőségű fiókák arányát a fészekaljban. Az örvös légykapó tojók „kompromisszumot kötve”, optimalizálják döntésüket: mivel egy késői inszemináció csak az utolsó egy vagy két utód apaságára van hatással, a páron belüli párzás költsége nem túl nagy a hasznához, az apai

utódgondozás elnyeréséhez képest.

4.2 Döntés a tojásbefektetésről

4.2.1 Fészekaljon belüli androgénmintázatok

Sok taxonban - így a madarak között is - a szülők az optimálisnál több utódot hoznak létre, amelyek közül a testvérek közötti, erőforrásokért folyó versengésben egyesek elpusztulhatnak. A szülők inkubációs viselkedésükkel és a tojásba helyezett eltérő androgénmennyiségekkel előnyben részesíthetnek bizonyos utódokat (Mock & Parker 1997; Schwabl *et al.* 1997/a,b). A pásztorgém (*Bubulcus ibis*) esetében, ahol a testvérgyilkosság gyakori, a tojó két mechanizmussal is segíti az első két fióka versenyképességét: a harmadikhoz képest magasabb androgéntartalmú tojásokban fejlődnek és 2-4 nappal korábban kelnek (Schwabl *et al.* 1997/b). Ugyanakkor, a kanári (*Serinus canaria*), a seregély (*Sturnus vulgaris*) és a pirosvállú csiröge (*Agelaius phoeniceus*) esetében a két mechanizmus egymás ellen dolgozik: a később kikelő fiókák nagyobb androgéndózist kapnak embrionális fejlődésük során, ami csökkentheti a késői kelésből fakadó hátrányukat (Schwabl 1993; Lipar *et al.* 1999; Pilz *et al.* 2003). Vizsgálatunk egy harmadik változatot tárt fel: a fészekaljakon belüli tesztoszteron koncentráció nem mutatott összefüggést a tojások lerakási sorrendjével. Mivel a tojássárgája és a tojás térfogatra is ezt kaptuk, elmondható, hogy az örvös légykapó tojók a kelés előtti időszakban a lerakási sorrenddel kapcsolatosan nem preferálják a fiókákat.

4.2.2 Életképes fiókák: jó gének vagy sok androgén?

A Jó Gének Modell (Zahavi & Zahavi 1997) bizonyítása azért nehéz, mert a feltételezett génhatásokat néhány más faktor utánozhatja (Michl 2003). Egyes vizsgálatokban sikerült kiküszöbölni a differenciális utódgondozás (Norris 1993), illetve a differenciális utódgondozás plusz anyai génhatás (Petrie 1994) zavaró hatását. Sheldon és munkatársai (1997) örvös légykapók olyan természetes fészekaljait használták, amelyekben idegen apaságú fiókák is voltak. Összehasonlítva a különböző apától származó féltestvérek paramétereit, kiderült hogy a nagy homlokfoltú (idegen) apától származó fiókák nehezebbek voltak kirepüléskor, mint a kis homlokfoltú pár-hímtől származó féltestvéreik. Ez a vizsgálat ugyan kontrollálta a külső környezeti és anyai génhatásokat de nem „figyelt” a kelés előtti anyai hatásokra. Gil és munkatársai (1999) ugyanis kimutatták, hogy a zebra-pinty (*Taeniopygia guttata*) tojók, ha párjuk attraktív, (piros gyűrűt hord) több tesztoszteront raknak tojásaikba, mint azok,

amelyeknek a párja kevésbé vonzó (zöld gyűrűs). Ugyanez áll az akusztikus bélyegekre is: azok a kanári (*Serinus canaria*) tojók, amelyek a tojásrakás idején vonzó éneket hallanak, szintén több tesztoszteront juttattak fészekaljukba, mint más tojók (Gil *et al.* 2004). A korai maternális hatások kételyt támasztottak az eddigi Jó Gének Modell érvényességét igazoló munkákkal szemben (Vogel 2000).

Tudomásunk szerint, a mi munkánk volt az első, amely a korai maternális hatások egyik komponensét vizsgálta egy olyan fajon, amely esetében a Jó Gének Modell már bizonyítottan tűnt (Sheldon *et al.* 1997). Az örvös légykapó tojók 7-8 nappal a tojásrakás előtt állnak párba. Ez az idő elegendő lenne arra, hogy párjuk másodlagos nemi jellegének megfelelően alakítsák tojásbefektetésüket. Eredményeink azt mutatták, hogy a tojók nem élnek ezzel a lehetőséggel, hiszen sem a fészekaljak átlagos tojás/tojássárgája térfogata, sem azok átlagos tesztoszteron koncentrációja nem volt kapcsolatban a pár-hím attraktivitásával. A faj esetében a Jó Gének Modell érvényessége továbbra is fennáll, de a jövőben a vizsgálatokat más, a tojássárgájában található biomolekulákra is ki kell terjeszteni (karotinok, immunglobulinok). Természetesen megállapításaink csak akkor helytállóak, ha a tojásbefektetés a svéd populációban hasonló a magyaréhoz.

4.2.3 Kedvezőtlen költési körülmények: sok androgén a tojásban

Vizsgálatunk másik fontos eredménye az volt, hogy összefüggést találtunk a pár-hímek kora és a tesztoszteron koncentráció között. Az egyéves, fiatal hímek fészekaljaiban a tojássárgája tesztoszteron koncentrációja magasabb volt, mint az idősebbekében. Mivel eredményünk korrelatív volt, óvatosnak kell lenni az interpretálásakor.

Az egyik magyarázat az apai utódgondozással kapcsolatos; azzal, hogy az apró rovarévó énekeseknél az apai utódgondozás nagyon fontos komponense a tojó szaporodási sikerének és az apák tapasztalatuk alapján eltérő minőségűek lehetnek. A paternális hozzájárulás fontosságát jól mutatja az, hogy az özvegy vagy a másodlagos örvös légykapó tojók (ezek poligin páruktól az etetésben kevés segítséget kapnak) szaporodási sikere szignifikánsan kisebb a monogámiában élőkénél (Török *et al.* 1999; Garamszegi *et al.* 2004/a). Az egyéves, még nem költött hímek etetési aktivitása, szülői tapasztalatlanságuk (Forslund & Pärt 1995), a táplálék megszerzésében való járatlanságuk (Marchetti & Price 1989) vagy csökkent etetési hajlandóságuk (Clutton-Brock 1991) miatt, kisebb lehet, mint az idősebb hímeké. Fiatal pár-hím esetén a tojók azért raknának több tesztoszteront tojásaikba, hogy, neuromuszkuláris rendszerük relatív fejlettsége miatt (Lipar & Ketterson 2000, 2001),

életerősebb utódaik legyenek, amelyek táplálékkérő aktivitása az átlagosnál nagyobb (Schwabl 1996/b; Eising *et al.* 2001). Mivel a táplálékkérő aktivitás stimulálja az etetés intenzitását (Ottoson *et al.* 1997), ezáltal a fiatal hímek fokozott utódgondozásra lennének serkentve. A tojók tehát egy hormon közvetítette mechanizmussal kompenzálnák azt, hogy tapasztalatlan hímmel álltak párba. E magyarázatot cross-foster kísérlettel jövőben bizonyítani szeretnénk: az egyéves és az adult hímek fészekaljainak kicserélésével elérhető lenne, hogy a fiatal, tapasztalatlan hímek a fiókák felől eltérő intenzitású táplálékkérő szignálokat kapjanak.

A másik mérlegelendő magyarázat a költéskezddel kapcsolatos. Az ökológiai körülmények romlása (pl. táplálékellátottság csökken) miatt, az örvös légykapó tojók szaporodási sikere a költési időszak előre haladtával egyre csökken (Wiggins *et al.* 1994; Garamszegi *et al.* 2004/b). A későn költő tojók azért növelnék tesztoszteron befektetésüket, hogy életerősebb fiókáik révén csökkentsék szaporodási hátrányukat. Az eredmények alátámasztják ezt az elképzelést, hiszen minél későbbben kezd költeni egy tojó, annál magasabb tesztoszteron koncentráció várható tojásaiban. A fiókák felől érkező az átlagosnál intenzívebb táplálékkérő viselkedés miatt, a késői fészekaljokban a hímek (és talán maguk a tojók is) aktívabban keresnek a szűkösen rendelkezésre álló táplálékállatokat utódaik számára. Mivel az egyéves hímek később érkeznek a költőhelyre, mint az adultak, úgy tűnhet, mintha a tojók döntése a tesztoszteron befektetésről a hímek korával lenne kapcsolatos, holott valójában a költéskezddés a kulcstényező. Eredményeink szerint, az első tojás lerakásának időpontja és a tojás tesztoszteronszintje között pozitív korreláció van, ami alátámasztja a költéskezddés és ezen keresztül a romló ökológiai viszonyok szerepét. Ugyanakkor, ha statisztikailag az első tojás lerakásának dátumára kontrolláltunk, a hímek kora akkor is szoros összefüggést mutatott a tojások tesztoszteronszintjével. Úgy tűnik tehát, hogy a kor és a költéskezddés egymástól függetlenül meghatározói a tojók döntésének.

Mivel az adult hímek általában jobb genetikai minőségűeknek tekinthetők, mint az egyévesek (Brooks & Kemp 2001), és a korán költők szaporodási sikere nagyobb a későiekénél (Garamszegi *et al.* 2004/b), elmondható, hogy a tojók akkor emelik fészekaljaikban a tesztoszteronszintet, amikor kedvezőtlen szociális és környezeti milióban kell szaporodniuk. Ez a kompenzatórikus mechanizmus eddig ismeretlen volt, hiszen a két vizsgált esetben a tojók akkor raktak több androgént a tojásokba, amikor az átlagosnál jobb minőségű partnerük volt (Gil *et al.* 1999; Gil *et al.* 2004). Az örvös légykapó esetében talán a hímek közötti minőségi különbségek (amit a homlokfolt nagyság tükrözhet) kisebbek, mint a fiatal és az adult hímek között az utódgondozó képességben fennálló eltérések illetve az idő-függő ökológiai kondíciókban fennálló eltérések, és a tojók ezért használják döntéseikben

kulcsfaktorként a kort és a költségkezdést.

Seregély (*Sturnus vulgaris*) esetében kimutatták, hogy az idősebb tojók több androgént helyeznek a tojássárgájába a fiatalabbaknál (Pilz *et al.* 2003). Ez a tanulmány felveti a tojó minőségének szerepét. Ha a tesztoszteron befektetés a tojó valamilyen tulajdonságával lenne kapcsolatos és e tekintetben a tojók nem véletlenszerűen állnának párba a fiatal és az adult hímekkel, akkor a hímek korának szerepe hamis is lehetne. Eredményeink azt mutatták, hogy ez az elképzelés valószínűtlen, mivel sem a tojók kora, sem morfológiai tulajdonságaik nem korreláltak a tojássárgája tesztoszteronszintjével. Továbbá az általunk vizsgált populációban nincs korhoz kötődő asszortatív párba állás (lineáris regresszió: $r^2=0,042$, $F=0,598$, $P=0,214$; $N= 38$ ismert korú pár).

Felmerülhet a kérdés, hogy miért vannak a populációban olyan tojók, amelyek viszonylag keveset fordítanak a tesztoszteronszint emelésére. A differenciált tojásandrogén befektetést több fajon is kimutatták, ami a folyamat költségességét sugallja. A költségek egyaránt kapcsolatban lehetnek magával a tojóval (Nelson 2000), de az utódokkal is (Sockman & Schwabl 2000). A tojók döntéseit költségek és a hasznok egyenlege irányítaná. Sajnos, napjainkban még mindkét tényezőről keveset tudunk.

4.3 Döntés a kockázatvállalásról

Munkám során ugyanazt a kitömött karvalyt használtam, tehát az örvös légykapó szülők egyforma predációs fenyegetettséggel néztek szembe. A predátor elvitele után a predációs kockázat - ami az odúba repülés költsége - egyre csökken. A visszatérési idő pontosan mutatja azt a helyzetet, amikor e költségek és az utódgondozás folytatásából származó hasznok az egyedek szintjén egyensúlyba kerülnek. A viszonylag rövid visszatérési idő nemcsak nagy kockázatvállalást jelent, hanem azt is, hogy az utódgondozás folytatásának nagy a haszna a szülő számára. A módszer tehát, alkalmas az egyedi szülői hasznok „feltérképezésére” is az utódgondozás során.

4.3.1 Két elvethető hipotézis

Rytkönen és munkatársai (1993) kormosfejű cinegék (*Parus montanus*) fészekvédő magatartását vizsgálva bizonyítékokat találtak a már ismertetett Újra Fészkelés Költsége Hipotézisre. Ennél a fajnál a tojók a költési időszak első felében agresszívebben védik fészkeiket a predátorokkal szemben, mint a hímek; később azonban a hímek válnak aktívabbakká. Ez az eredmény látszólag összecseng az örvös légykapóban találtakkal, hiszen a tojók, amelyek esetében egy újabb költés

elkezdésének nagyobb költsége lenne, mindkét faj esetében a költés kezdetén nagyobb kockázatot vállalnak a hímeknél. Ennek ellenére, mégsem mondható az, hogy a légykapók viselkedése igazolná ezt a hipotézist. Ennek oka abban keresendő, hogy vizsgálatunk kezdetére a helyi populációban már megszűnt a fészkepítés és a tojásrakás ami azt jelzi, hogy az újrafészkelés lehetősége gyakorlatilag nulla valószínűségre csökkent. Az örvös légykapók hosszútávú vándorok, amelyek csak április második felében érkeznek meg afrikai telelő területeikről és július végén már indulnak is vissza. Indulás előtt még vedlenek is, ami szintén szűkíti a költésre fordítható időt. Ezek a kényszerítő tényezők csak egy-két hetes időtartamra teszik lehetővé az újra fészkelést a költési időszak legelején.

Ha egy inkubáló vagy fiókáit melengető örvös légykapó tojó elpusztul, párja – mivel nem képes a feladat elvégzésére egyedül – otthagyja a fészket és a fészkealj szintén elpusztul. A Kizárólagos Szülői Feladat Hipotézis (Regelman & Curio 1986) szerint az várható, hogy az inkubáció és a melengetés időszakában a tojók kevesebb kockázatot vállalnának a ragadozókkal szemben, mert így jelentősen növelhetnék utódjaik túlélési esélyeit. Eredményeink azt mutatták, hogy a tojók éppen a melengetés időszakában vállalták a legnagyobb rizikót és a hímek a legkevesebbet, tehát ez a hipotézis elvethető.

4.3.2 Szaporodási érték vagy sebezhetőség?

Három olyan változót vizsgáltam (fiókák kora, kirepülési súlya és a költéskezdés), ami meghatározó lehet a Szaporodási Érték és az Utódoknak Okozott Kár Hipotézisek tesztelésében. A fiókák túlélési esélye nyilvánvalóan növekszik a korrallal. Az idősebb fiókák tehát nagyobb szaporodási értéket jelentenek a szülők számára, mint a fiatalabbak. Ugyanakkor az azonos korú utódok sem feltétlenül jelentenek hasonló reprodukciós értéket. Számos munka igazolta, hogy a nehezebb és/vagy a korábban kelt fiókák túlélési valószínűsége nagyobb (Newton 1989; Daan & Tinbergen 1997).

Ha a szülők úgy döntenek, hogy egy időre felfüggesztik az utódgondozást, az káros következményekkel járhat az utódokra nézve. Az okozott kár nem csak az időtartamtól függhet, hanem a fiókák fejlettségi állapotától is. A fiókák első napjaikban még nem képesek testhőmérsékletüket szabályozni, csupaszok, testfelszín/testtömeg arányuk magas, ezért könnyen lehűlnek. A lehűlés az anyagcsere lassulásával jár, és a táplálékkérő viselkedés intenzitása csökken. A tojók csak kitartó melengetéssel tudják visszaállítani az eredeti élettani állapotot (O'Connor 1984; Strack & Ricklefs 1998). Kevésbé érzékenyek az utódgondozás felfüggesztésére a korai endoterm (6-7 napos fiókák), mivel ezek önnálló hőszabályozásra képesek, melengetést

tehát nem igényelnek. Ugyanakkor az erőteljes növekedés és tollasodás miatt viszonylag több energiára és fehérjére van szükségük, mint a tollas, majdnem kifejlett késői endotermeknek (10-11 naposak). A korral tehát a szülői gondoskodás időleges visszatartása egyre kevesebb kárt okozhat (Brooke & Birkhead 1991; Strack & Ricklefs 1998). Az azonos korúak között a nagyobb fiókák kevésbé sebezhetőek, mert több tartalékuk lehet és viszonylag kisebb testfelületük miatt relatíve kevesebb hőt vesztenek.

Az Utódoknak Okozott Kár Hipotézis egyik jóslata azt állítja, hogy a sebezhetőbb utódok jobban károsodnak a szülői utódgondozás felfüggesztésekor, ezért a szülők fiatalabb vagy rossz kondícióban lévő fiókák esetén, több kockázatot vállalnak a ragadozókkal szemben. Következésképpen, Az Utódoknak Okozott Kár és a Szaporodási Érték Hipotézisek jóslatai a fiókák kora és minősége tekintetében ellentétesek egymással, ezért érvényességük jól tesztelhető.

4.3.3 Nemtől függő döntési stratégiák

Vizsgálatainkban az örvös légykapó hímek több kockázatot vállaltak idősebb, nehezebb, valamint korai fészekaljok esetében, ami nemcsak alátámasztja a Szaporodási Érték Hipotézis érvényességét, hanem ellentétes az Utódoknak Okozott Kár Hipotézis predikcióival. Számos tanulmány alátámasztotta, hogy a madár szülők fészük védelmezésekor szintén a Szaporodási Érték Hipotézisnek megfelelő viselkedési mintázatot mutatnak (Montgomerie & Weatherhead 1988; Clutton-Brock 1991). Úgy tűnik tehát, hogy sok madárfaj esetében a ragadozóval szembeni kockázatvállalás egyenesen arányos az utódok túlélési esélyeivel.

Az örvös légykapó tojók viselkedése teljesen ellentétes volt párjaikéval. Sokkal többet kockáztattak, ha ektoterm, könnyű és késői fészekaljuk volt. Továbbá páronkénti összehasonlítás során azt találtam, hogy ha ektoterm vagy korai endoterm fiókáik voltak, a tojók mindig előbb repültek be a fészekodúba, mint párjaik, míg a késői endoterm fázisban már nem figyelhettünk meg ilyen tendenciát. Ugyanakkor, ha a kései endoterm fészekaljakat könnyűekre és nehezekre osztottuk a tojók preferenciája újra megmutatkozott: előbb repültek az odúba etetni, amikor könnyű, rossz állapotban lévő fiókáik voltak. Ezek az eredmények egyértelműen kizárják a Szaporodási Érték Hipotézis érvényességét és alátámasztják az Utódoknak Okozott Kár Hipotézist. Fontosnak tartom hozzátenni, hogy eddig, két fajon végeztek hasonló kísérleteket és ezekben a tojók hasonlóan viselkedtek. A kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) tojók kevesebb rizikót vállaltak, idősebb vagy jó kondícióban lévő fiókák esetén (Dale *et al.* 1996; Listøen *et al.* 2000), illetve a réti pityer (*Anthus pratensis*) tojók többet kockáztattak, amikor lehűlt ektoterm, nagyon sebezhető fiókáik voltak (Bures & Pavel 1997).

Az eredmények alapján van egy olyan kérdés, amely óhatatlanul felvetődik: miért döntenek a hímek az utódok szaporodási értéke, míg a tojók a sebezhetőség szerint. Könnyen belátható, hogy a két szempont összefügg: minél nagyobb a szaporodási érték, annál jobban csökken a sebezhetőség. A tojók tehát, kis szaporodási értékkel bíró, nagyon sebezhető fészekaljok esetén kockáztatnak többet. A természetben ez az állapot jellemző a kelés utáni fészekaljakra. Addig a tojók sokat fektettek a tojásokba és az inkubációba, valamint kizárólagosan övék a melengetés gondja is. Az utódok korai pusztulása tehát a tojók számára nagyobb költséggel járna. Ezért ha a fiókák túlélési esélye kicsi, nagyobb kockázatot hajlandók vállalni a hímnél. A tojómadarak nemcsak a ragadozókkal szembeni kockáztatás során viselkednek így, hanem az utódgondozás más területén is. Kormos légykapók (*Ficedula hypoleuca*) és hullámos papagájok (*Melopsittacus undulatus*) esetében a tojók többet etettek gyengébb minőségű fiókák esetében, ami szintén összhangban van azzal, hogy a sebezhetőséggel egyenesen arányos a maternális befektetés (Stamps *et al.* 1987; Göttlander 1987).

Lényeges különbség a két nem között, hogy, amíg a tojók csak a szülői utódgondozás fokozásával növelhetik költési sikerüket, addig a hímek polígín státusszal és/vagy párkapcsolaton kívüli párzásokkal egyaránt emelhetik reprodukciós sikerüket. Ugyanakkor a félrelépések miatt, a hímek nem lehetnek biztosak apaságukban, míg a tojóknál ilyen kétség nem állhat fenn. Ezek a tényezők magyarázhatják, hogy a két korai fázisban szignifikánsan kisebb a hímek kockázatvállalása, mint a tojóké. A hímek aktuális szaporodási erőfeszítése (ennek része lehet a kockázatvállalás is) negatív kapcsolatban van homlokfoltjuk következő évi nagyságával (Gustafsson *et al.* 1995). Mivel a homlokfolt csökkenés jelentős reprodukciós hátrányt jelent, az várható, hogy a hímek csak akkor vállalnak nagy kockázatot, amikor az utódok túlélési esélye, azaz szaporodási értéke nagy.

5. Összefoglalás

A disszertációban örvös légykapón (*Ficedula albicollis*), mint modellállaton, a költési időszak három fázisában (közvetlenül a párba állás után, a tojásérlelés és rakás időszakában valamint az etetési időszakban) egy-egy döntés-hozatali mechanizmust vizsgáltam.

A párban állás után mindkét nem hasznot húzhat a párkapcsolaton kívüli párzásokból. A hímek növelhetik fiókáik számát, míg a tojók párjuknál jobb genetikai minőségű és/vagy attraktívabb idegen hímmel párosodva javíthatják utódaik genetikai minőségét. A félrelépéseknek azonban mindkét nem számára vannak költségei is. Azt vizsgáltam, hogy a félrelépéseket, amelyek alapját képezik az ivari kiválasztódás egyik formájának, a spermiumversengésnek, melyik nem döntése irányítja és részleteiben milyen a mechanizmus. A párkapcsolaton kívüli inszeminációk ritkák és időzítettek, ami azt sugallja, hogy a spermiumversengést főként a tojók irányítják. Csak azok a tojók (40%) lépnek félre, amelyek párja kis homlokfoltú, azaz kevésbé attraktív. Ezek azonos párzási taktikát követnek: a korai fázisban tartózkodnak a párzásoktól, majd, miután spermiumraktáraik kiürültek a középső fázisban egy idegen hímmel párzanak és így elérik, hogy az utolsó négy tojás megtermékenyítésekor az idegen hím spermája túlsúlyba kerüljön. Hogy párjuk ne vonja vissza az apai utódgondozást, a késői fázisban még egyszer párzanak vele.

Az örvös légykapó tojók, más madárfajokhoz hasonlóan, sok energiát és tápanyagot fektetnek tojásaikba. A tesztoszteron deponálása szintén költséges folyamat, ám jelentős haszonnal járhat a tojó számára: a magas androgéntartalmú tojásokból rátermettebb utódok kelhetnek. A tojásérlelés és a tojásrakás időszakában a tojók dilemmája az, hogy a költségeket figyelembe véve tojásbefektetésükkel milyen mértékűre állítsák be utódaik kompetitív képességét, életkilátásait. Munkám fő eredménye az volt, hogy a tojók akkor, fektetnek többet tojásaikba, amikor hátrányos helyzetbe kerülnek. Amikor párjuk költésben tapasztalatlan, egyéves hím vagy amikor a táplálék szűkössége miatt, a viszonyok kedvezőtlenek a fiókanevelésre, a tojók egyaránt megemelik tojásaik tesztoszteronszintjét. Azokból a tojásokból, amelyek tesztoszteronszintje magas olyan életerős fiókák kelnek, amelyek az átlagosnál intenzívebben kéri a táplálékot. Mivel ez az etetési aktivitás fő stimulálója, a hormon közvetítette mechanizmussal a tojók fokozhatják tapasztalatlan párjuk és talán saját maguk etetési aktivitását.

Egy madárspecialista ragadozó látványára, a szülők nemcsak abbahagyják utódaik etetését, hanem annak távozása után több-kevesebb ideig várnak, mielőtt az utódgondozást folytatnák. Ezt a viselkedést veszély-függő felfüggesztett utódgondozásnak (VFU) neveztem. Ha a

ragadozó madárspecialista, például karvaly, a VFU haszna nyilvánvalóan az, hogy a kivárási idejével arányosan csökken a szülők predációs kockázata. A hosszú kivárásnak pedig az a költsége, hogy az etetés kimaradása miatt az utódokat kár érheti. Munkámban egy kitömött karvaly jelentette a predációs fenyegetést és a visszatérési idő mérésével jellemeztem a szülői kockázatvállalás mértékét, mert a két változó reciprok viszonyban áll. A szülők kockázatvállalásának mértéke függött a fészekalj korától, minőségétől, és a kockáztató madarak nemétől. A hímek és a tojók tökéletesen ellentétes stratégiát követtek. A hímek a fiókák fejlődésével arányosan egyre nagyobb kockázatot vállaltak. Azonos korú fészekalj esetében akkor kockáztattak többet, amikor korai vagy nehéz, tehát jó minőségű fiókáik voltak. Viselkedésük kielégítette a Szaporodási Érték Hipotézis predikcióit. A tojók ektoterm fiókák esetén többet kockáztattak, mint idősebbeknél, azonos korú fiókák esetében pedig akkor vállaltak több rizikót, amikor késői vagy könnyű fészekaljuk volt. Ezzel a viselkedési mintázattal az Utódoknak Okozott Kár Hipotézist támasztották alá.

6. Köszönetnyilvánítás

Hálás vagyok Padiák Judit professzorasszonynak, azért, hogy átnézte a kéziratot és észrevételeivel emelte annak színvonalát. A másik kitűnő személyiség, akinek sokat köszönhetek Török János docens (ELTE), akivel közel egy évtizede együtt dolgozom. Az értekezés alapját képező cikkek kéziratát T. Birkhead, Hegyi Gergely, A.P. Møller, L.W.Simmons, Szentesi Árpád és G.J. Wishart nézték át és észrevételezték. Köszönet mindenkinek érte. A terepi munkában nyújtott segítségért Hargitai Ritát, Szöllősi Esztert, Hegyi Gergelyt, Rosivall Balázst illeti köszönet. Munkám során az alábbi pályázatok anyagi támogatását élveztem: OTKA (T22014, T29763, T34880), Oktatási Minisztérium FKFP 304/2000. Az örvös légykapó tojások begyűjtését a Környezetvédelmi Minisztérium engedélyével végeztük (1255/2).

7. Irodalomjegyzék

- Adkins-Regan, E., Abdelnabi, M., Mobarak, M. and Ottinger, M.A. 1990: Sex steroid levels in developing and adult male and female zebra finches (*Poephila guttata*). *General Comparative Endocrinology* 78: 93-109.
- Alatalo, R.V., Gustafsson, L. and Lundberg, A. 1987: Extra-pair copulations and mate-guarding in the polyterritorial pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behaviour* 101:139-155.
- Alerstam, T. 1993: *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Andersson, M. 1994: *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andersson, M., Wiklund, C.G. and Rundgren, H. 1980: Parental defence of offspring: a model and an example. *Animal Behaviour* 28: 536-542.
- Barash, D.P. 1975: Evolutionary aspects of parental behavior: distraction behavior of the alpine accentor. *Wilson Bulletin* 87: 367-373.
- Barracough, T.G., Harvey, P.H. and Nee, S. 1995: Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 259: 211-215.
- Bart, J. and Tornes, A. 1989: Importance of monogamous male birds in determining reproductive success: evidence for house wrens and a review of male-removal studies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 109-116.
- Bennett, P.M. and Owens, I.P.F. 2002: *Evolutionary ecology of birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Bensch, S. and Hasselquist, D. 1992: Evidence for active female mate choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour* 44: 301-311.
- Birkhead, T. R. 1988: Behavioural aspects of sperm competition in birds. *Advanced Study of Behaviour* 18: 35-72.
- Birkhead, T. R., Atkin, L. and Møller, A. P. 1987: Copulation behaviour of birds. *Behaviour* 101: 101-138.
- Birkhead, T.R. and Biggins, J.D. 1998: Sperm competition mechanisms in birds: models and data. *Behavioral Ecology* 9: 253-260.
- Birkhead, T.R. and Møller, A.P. 1992: *Sperm competition in birds*. Academic Press, London.
- Birkhead, T.R. and Møller, A.P. (eds.) 1998: *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, London.
- Birkhead, T., Martinez, J.G., Burke, T. and Froman, D.P. 1999: Sperm mobility determines the outcome of sperm competition in the domestic fowl. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 266: 1759-1764. (DOI: 10.1098/rspb.1999.0843)
- Birkhead, T.R., Pellatt, E.J. and Hunter, F.M. 1988: Extra-pair copulation and sperm competition in the zebra finch. *Nature* 334:60-62.
- Birkhead, T.R., Schwabl, H. and Burke, T. 2000: Testosterone and maternal effects-integrating mechanisms and function. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 86-87.
- Birkhead, T. R., Sheldon, B. C. and Fletcher, F. 1994: A comparative study of sperm-egg interactions in birds. *Journal of Reproduction and Fertility* 101: 353-361.

- Birkhead, T.R., Wishart, G.J. and Biggins, J.D. 1995: Sperm precedence in the domestic fowl. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 261: 285-292.
- Black, J.M (ed.) 1996: *Partnerships in birds*. Oxford: Oxford University Press.
- Blount, J.D., Houston, D.C, Surai, P.F. and Møller, A.P. 2004: Egg-laying capacity is limited by carotenoid pigment availability in wild gulls *Larus fuscus*. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 271: S79-S81.
- Brooke, M. and Birkhead, T. 1991: *The Cambridge Encyclopedia of Ornithology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Brooks, R. and Kemp, D.J. 2001: Can older males deliver the good genes? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 308-313.
- Bures, S. and Pavel, V. 1997: The effect of nestling condition on risk-taking in meadow pipits. *Animal Behaviour* 54: 1531-1534.
- Burley, N. 1988: The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *American Naturalist* 132: 611-628.
- Burke, T. 1989: DNA fingerprinting and other methods for the study of mating success. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 139-147.
- Burke, T. and Bruford, M.V. 1987: DNA fingerprinting in birds. *Nature* 327: 149-152.
- Catchpole, C.K. and Slater, P.J.B. 1995: *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Christians, J.K. 2002: Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77: 1-26.
- Chuang-Dobbs, H.C., Webster, M.S. and Holmes, R.T. 2001: The effectiveness of mate guarding by male black-throated blue warblers. *Behavioral Ecology* 12: 541-546.
- Cichoń, M. 1997: Egg weight variation in Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ornis Fennica* 74: 141-147.
- Clutton-Brock, T.H. 1991: *The evolution of parental care*. Princeton university Press. Princeton.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. and Guinness, F.E. 1982: Competition between female relatives in a matrilineal mammal. *Nature* 300: 178-180.
- Colegrave, N., Birkhead, T.R. and Lessels, C.M. 1995: Sperm precedence in zebra finches does not require spatial mechanisms of sperm competition. *Proceedings of the Royal Societies of London, B*. 259: 223-228.
- Cunningham, E.J.A. and Russell, A.F. 2000: Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* 404: 74-77.
- Curio, E. 1996: Conservation needs ethology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 260-263.
- Daan, S. and Tinbergen, J.M. 1997: Adaptation of life histories. In: *Behavioural ecology* (Ed. by J.R. Krebs and N.B. Davies), pp. 311-333. London: Blackwell Scientific Publications
- Dale, S., Amundsen, T, Lifjeld, J.T. and Slagsvold, T. 1990: Mate sampling behaviour of female pied flycatchers: evidence for active mate choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 87-91.
- Dale, S., Gustafvsen, R. and Slagsvold, T. 1996: Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behavioural Ecology and Sociobiology*

39: 31-42.

- Darwin, C. 1871: *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Davies, N.B. 1985: Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. *Animal Behaviour* 33: 628-648.
- De Lope, F. and Møller, A.P. 1994: Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution* 47: 1152-1160.
- Dixon, A., Ross, D., O'Malley, S.L.L. and Burke, T. 1994: Paternal care inversely related to the degree of extra-pair paternity in the red bunting. *Nature* 371: 698-700.
- Drent, R.H. and Daan, S. 1980: The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- Eggers, S., Griesser, M. and Ekman, J. 2005: Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*). *Behavioral Ecology* 16:00-00. (DOI: 10.1093/beheco/arh 163).
- Eising, C.M., Eikenaar, C., Schwabl, H. and Groothuis, T.G.G. 2001: Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: consequences for chick development. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 268: 839-846.
- Eising, C.M. and Groothuis, T.G.G. 2002: Long-term effects of maternal yolk androgens: an experimental approach. *ISBE 2002, Abstracts*, 35-36.
- Ellegren, H.L., Gustafsson, L. and Sheldon, B.C. 1996: Sex ration adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 93: 11723-11728.
- Fisher, R.A. 1930: *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Forbes, M.R.L., Clark, R.G., Weatherhead, P.J. and Armstrong, T. 1994: Risk-taking by female ducks: intra- and interspecific tests of nest defence theory. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 34: 79-85.
- Forslund, P. and Pärt, T. 1995: Age and reproduction in birds: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 374-378.
- Freckleton, R.P. 2002: On the misuse of residuals in ecology: regression of residuals vs. multiple regression. *Journal of Animal Ecology* 71: 542-545.
- Froman, D.P., Pizzari, T., Feltmann, A.J., Castillo-Juarez, H. and Birkhead, T.R. 2002: Sperm mobility: mechanisms of fertilizing efficiency, genetic variation and phenotypic relationship with male status in the domestic fowl, *Gallus gallus domesticus*. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 269: 607-612. (DOI: 10.1098/rspb.2001.1925)
- Garamszegi, L.Z. 2002: Parasitism and the evolution of bird song. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris and ELTE, Budapest.
- Garamszegi, L. Z., Török, J., Michl, G. and Møller, A.P. 2004/a: Female survival, lifetime reproductive success and mating status in a passerine bird. *Oecologia* 138: 48-56. (DOI: 10.1007/s00442-003-1408-z)
- Garamszegi, L. Z., Török, J., Tóth, L. and Michl, G. 2004/b: Effect of timing and female quality on clutch size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Bird Study* 52: (in press)
- Garamszegi, L. Z., Møller, A.P., Török, J., Michl, G., Péczely, P. and Richard, M. 2004/c:

- Immune challenge mediates vocal communication in a passerine bird: an experiment. *Behavioral Ecology* 15: 148-157.
- Gibson, R.M. and Langen T.A. 1996: How do animals choose their mates? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 468-470.
- Gil, D. 2003: Golden eggs: maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds. *Ardeola* 50: 281-294.
- Gil, D., Graves, J., Hazon, N. and Wells, A. 1999: Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science* 286: 126-128.
- Gil, D., Leboucher, G., Lacroix, A., Cue, R. and Kreutzer, M. 2004: Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. *Hormones and Behavior* 45: 64-70.
- Göttlander, K 1987: Parental feeding behaviour and sibling competition in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica* 18: 269-276.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F., Thuman, K.A. 2002: Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* 11: 2195-2225.
- Gustafsson, L. 1989: Collared flycatcher. In: Newton, I. (ed) *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press; London, pp. 75–88.
- Gustafsson, L. and Pärt, T. 1990: Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs. *Nature* 347: 279-281
- Gustafsson, L. and Sutherland, W.J. 1988: The cost of reproduction in the collared flycatcher. *Nature* 335: 813-817.
- Gustafsson, L., Qvarnström, A. and Sheldon, B.C. 1995: Trade offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature* 375: 311-313.
- Hamilton, W.D. and Zuk, M. 1982: Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.
- Harfenist, A.E. and Ydenberg, R.C. 1995: Parental provisioning and predation risk in rhinoceros auklets (*Cerorhinca monocerata*): effects on nestling growth and fledging. *Behavioral Ecology* 6: 123-129.
- Hasselquist, D., Bensch, S. and von Schantz, T. 1996: Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232.
- Hegyi, G., Török, J. and Tóth, L. 2002: Qualitative population divergence in proximate determination of a sexually selected trait in the collared flycatcher. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 710-719.
- Hill, G.E. 2000: Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31: 559-566.
- Hoyt, D.F. 1979: Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96: 73-77.
- Johnsen, A., Lifjeld, J.T., Rohde, P.A., Primmer C.R. and Ellegren, H. 1998: Sexual conflict over fertilizations: female bluethroats (Aves: *Luscinia s. svecica*) escape male paternity guards. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 401-408.
- Johnson, T.H. & Stattersfield, A.J. 1995: A global review of island endemic birds. *Ibis* 132:

167-180.

- Kempnaers, B and Sheldon, B.C. 1996: Why do male birds not discriminate between their own and extra-pair offspring? *Animal Behaviour* 51: 1165-1173.
- Kempnaers, B., Verheyen, G.R., and Dhondt, A.A. 1995: Mate guarding and copulation behaviour in monogamous and polygynous blue tits: do males follow a best-of-a-bad-job strategy? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 33-42.
- Kempnaers, B., Verheyen, G.R., Vanderbroek, M., Burke., T., Vanbroeckoven, C. and Dhondt, A.A. 1992: Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* 357: 494-496.
- Komdeur, J., Kraaijeveld-Smit, F., Kraaijeveld, K. and Edelaar, P. 1999: Explicit experimental evidence for the role of mate guarding in minimizing loss of paternity in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 266: 2075-2081.
- Krebs, J.R. and Davies, N.B. 1978: *Behavioural ecology*. Oxford: Blackwell.
- Kroodsma, D.E. and Miller, E.H. 1996: *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Lifjeld, J.T., Dunn, P.O. and Robertson, R.J. and Boag, P.T. 1993: Extrapair paternity in monogamous tree swallows. *Animal Behaviour* 45: 213-229.
- Lifjeld, J.T., Dunn, P.O. and Westneat, D.F. 1994: Sexual selection by sperm competition in birds: male-male competition or female choice? *Journal of Avian Biology* 25: 244-250.
- Ligon, D. 1999: *The evolution of avian breeding systems*. Oxford University Press, Oxford.
- Lima, S.L. and Dill, L.M. 1990: Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- Lipar, J.L. and Ketterson, E.D. 2000: Maternally derived yolk testosterone enhances the development of the hatching muscle in the red-winged blackbird *Agelaius phoeniceus*. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 267: 2005-2010.
- Lipar, J.L. and Ketterson, E.D. 2001: Yolk steroids and the development of the hatching muscle in nestling European starlings. *Journal of Avian Biology* 32: 231-238.
- Lipar, J.L., Ketterson, E.D. and Nolan, J.R. 1999: Intraclutch variation in testosterone content of red-winged blackbird eggs. *Auk* 116: 231-235.
- Listøen, C., Karlsen, R.F. and Slagsvold, T. 2000: Risk taking during parental care: a test of the harm-to-offspring hypothesis. *Behavioral Ecology* 11: 40-43.
- Lundberg, A. and Alatalo, R.V. 1992: *The pied flycatcher*. T and AD Poyser, London.
- Marchetti, K. and Price, T. 1989: Differences in foraging of juvenile and adult birds: The importance of developmental constraints. *Biological Reviews* 64: 51-70.
- Martin, T. E. 1987: Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18: 453-487.
- Martin, T.E. 1992: Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithology* 9:163-197.
- Metcalf, N.B. and Monaghan, P. 2001: Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 254-260.
- Michl, G. 2003: *A Birders' Guide to the Behaviour of European and North American Birds*. Gavia Science Ltd, Budapest.

- Michl, G., Török, J., Garamszegi, L.Z. and Tóth, L. 2000: Sex-dependent risk taking in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*, when exposed to a predator at the nestling stage. *Animal Behaviour* 59: 623-628.
- Michl, G., Török, J., Griffith, S. and Sheldon, B.C. 2002: Experimental analysis of sperm competition mechanisms in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 99: 5466-5470.
- Michl, G., Török, J., Péczely, P., Garamszegi, L.Z. and Schwabl, H. 2005: Maternal testosterone investment into the yolk is related to male age and not to attractiveness in collared flycatchers. *Behavioral Ecology* 16: 383-388.
- Michl, G., Török, J., Garamszegi, L.Z. and Péczely, P. 2000: The hormonal background of sperm competition in male Collared Flycatchers (Aves). VII. International Endocrinological Congress, poster, Abstract Book p. 150.
- Mock, D.W. and Parker, G.A. 1997: *The evolution of sibling rivalry*. Oxford: Oxford University Press.
- Montgomerie, R.D. and Weatherhead, P.J. 1988: Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Quarterly Review of Biology* 6: 167-187.
- Mousseau, T.A. and Fox C.W. 1998: The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 510-514.
- Møller, A. P. 1986: Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128: 234-250.
- Møller, A. P. 1994/a: *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford: Oxford University Press.
- Møller, A. P. 1994/b: Male ornament size as a reliable cue to enhance offspring viability in the barn swallow. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A* 91: 6929-6932.
- Møller, A.P. and Briskie, J.V. 1995: Extra-pair paternity, sperm competition and the evolution of testis size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 357-365.
- Møller, A.P. and Cuervo, J.J. 1998: Speciation and feather ornamentation in birds. *Evolution* 52: 859-869.
- Møller, A.P. and Cuervo, J.J. 2000: The evolution of paternity and parental care in birds. *Behavioral Ecology* 11: 472-485.
- Møller, A.P. and Ninni, P. 1998: Sperm competition and sexual selection: a meta-analysis of paternity studies of birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 345-358.
- Mulder, R.A., Dunn, P.O., Cocburn, A., Lazenby-Cohen, K.A. and Howell, M.J. 1994: Helpers liberate female fairy-wrens from constraints on extra-pair female choice. *Proceedings of the Royal Society of London B.* 255: 223-229.
- Nelson, R.J. 2000: *An introduction to behavioral endocrinology*. Sinauer, Sunderland: Massachusetts.
- Newton, I. (ed.) 1989: *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press, London.
- Newton, I. 1998: *Population limitations in birds*. London: Academic Press.
- Norris, K.J. 1993: Heritable variation in a plumage indicator of viability in male great tit *Parus major*. *Nature* 362: 537-539.
- O'Connor, R.J. 1984: *The growth and development of birds*. Chichester: John Wiley.
- Ottoson, H., Backman, J. and Smith, H.G. 1997: Begging affects parental effort in the pyed flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 381-384.

- Parker, G.A. 1970: Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biological Reviews* 45: 525-567.
- Parker, P.G. and Burley, N.T. (eds) 1998: Avian reproductive tactics: female and male perspectives. *Ornithological Monographs* 49.
- Pärt, T. and Qvarnström, A. 1997: Badge size in collared flycatchers predicts outcome of male competition over territories. *Animal Behaviour* 54: 893-899.
- Petrie, M. 1994: Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371: 598-599.
- Petrie, M., Doums, C. and Møller, A.P. 1998: The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 95: 9390-9395.
- Petrie, M., Schwabl, H., Brande-Lavridsen, N., and Burke, T. 2001: Sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature* 412: 498.
- Petrie, M. and Williams, A. 1993: Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 251:127-131.
- Pilz, K.M., Smith, H., Sandell, M.I. and Schwabl, H. 2003: Interfemale variation in egg yolk androgen allocation in the European Starling: do high-quality females invest more? *Animal Behaviour* 65: 841-850.
- Qvarnström, A., Pärt, T. and Sheldon, B.C. 2000: Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature* 405: 344-347.
- Regelmann, K. and Curio, E. 1986: Why do great tit (*Parus major*) males defend their brood more than females do? *Animal Behaviour* 34: 1206-1214.
- Ricklefs, R.E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contribution to Zoology* 9: 1-48.
- Roff, D. 1992: *The evolution of life histories: theory and analysis*. New York: Chapman and Hall.
- Rosivall, B., Szöllösi, E. and Török, J. (in press): Maternal compensation for hatching asynchrony in the Collared Flycatcher. *Journal of Avian Biology*.
- Rytkönen, S., Orell, M. and Koivula, K. 1993: Sex-role reversal in willow tit nest defence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 275-282.
- Saino, N., Bertacche, V., Ferrari, R.P., Martinelli, R., Møller, A.P. and Stradi, R. 2002: Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order, maternal infection and paternal ornamentation. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 269: 1729-1733. (DOI: 10.1098/rspb.2002.2088).
- Saino, N., Ferrari, R.P., Romano, M., Rubolini, D. and Møller, A.P. 2003: Experimental manipulation of egg carotenoids affects immunity of barn swallow nestlings. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 270: 2485-2489.
- Saino, N., Primmer, C.R., Ellegren, H., Møller, A.P. 1997: An experimental study of paternity and tail ornamentation in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution* 51: 562-570.
- Sax, A., Hoi, H. and Birkhead, T. R. 1998: Copulation rate and sperm use by female bearded tits, *Panurus biarmicus*. *Animal Behaviour* 56: 1199-1204.
- Schwabl, H. 1993: Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proceedings*

- of the National Academy of Sciences, U.S.A. 90: 11466-11470.
- Schwabl, H. 1996/a: Environment modifies the testosterone levels of a female bird and its eggs. *Journal of Experimental Zoology* 276: 157-163.
- Schwabl, H. 1996/b: Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comparative Biochemistry and Physiology* 114A: 271-276.
- Schwabl, H. 1997/a: Maternal steroid hormones in the eggs. In: Harvey, S. and Etches, R.J. (eds.) *Perspectives in Avian Endocrinology*. Journal of Endocrinology Ltd, Bristol.
- Schwabl, H., Mock, D.W. and Gieg, J.A. 1997/b: A hormonal mechanism for parental favouritism. *Nature* 386: 231.
- Sheldon, B.C. 1994: Sperm competition in the chaffinch: the role of the female. *Animal Behaviour* 47: 163-173.
- Sheldon, B.C., Andersson S., Griffith S.C., Örnborg J. and Sendecka, J. 1999/a: Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* 402: 874-877.
- Sheldon, B.C., Davidson, P. and Lindgren, G. 1999/b: Mate replacement in experimentally widowed collared flycatchers (*Ficedula albicollis*): determinants and outcomes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 141-148.
- Sheldon, B.C. and Ellegren, H. 1996: Offspring sex and paternity in the collared flycatcher. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 263:1017-1021.
- Sheldon, B.C. and Ellegren, H. 1998: Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 265: 1737-1742.
- Sheldon, B.C. and Ellegren, H. 1999: Sexual selection resulting from extra-pair paternity in collared flycatchers. *Animal Behaviour* 57: 285-298.
- Sheldon, B.C., Merilä, J., Qvarnström, A., Gustafsson, L. and Ellegren, H. 1997: Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 264: 297-302.
- Slagsvold, T. and Dale, S. 1996: Disappearance of female pied flycatcher in relation to breeding stage and experimentally induced molt. *Ecology* 77: 461-471.
- Slagsvold, T., Dale, S. and Kruszewicz, A. 1995: Predation favours cryptic colouration in breeding male pied flycatchers. *Animal Behaviour* 50: 1109-1121.
- Sockman, K.W. and Schwabl, H. 2000: Yolk androgens reduce offspring survival. *Proceedings of the Royal Society of London, B.* 267: 1451-1456.
- Stamps, J., Clark, A., Arrowood, P. and Kus, B. 1987: The effect of parent and offspring gender on food allocation in budgerigars. *Behavior* 101: 177-199.
- Stearns, S. 1992: *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Strack, M. and Ricklefs, R.E. 1998: *Avian growth and development*. Oxford University Press, USA.
- Stutchbury, B.J., Morton, E.S. 2001: *Behavioral ecology of birds*. Academic Press, San Diego.
- Stutchbury, B.J., Rhymer, J.M. and Morton, E.S. 1994: Extrapair paternity in hooded warblers. *Behavioral Ecology* 5: 384-392.
- Sundberg, J. and Dixon, A. 1996: Old, colourful male yellowhammers, *Emberiza citrinella*, benefit from extra-pair copulations, *Animal Behaviour* 52: 113-122.

- Svensson, L. 1984: *Identification guide to European passerines*. Thetford: Svensson, Stockholm.
- Török, J., Hegyi, G. and Garamszegi, L.Z. 2003/a: Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behavioral Ecology*, 14: 382-388.
- Török, J., Michl, G., Garamszegi, L.Z. and Tóth, L. 1999: Costs and benefits in a complex mating system from female perspective. (oral poster) 26th IEC, (Bangalore, India), *Advances in Ethology* 34. (Suppl. to *Ethology*) 185.
- Török, J., Michl, G., Garamszegi, L.Z. and Barna, J. 2003/b: Repeated inseminations required for natural fertility in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 270: 641-647. (DOI: 10.1098/rspb.2002.2257).
- Török, J. and Tóth, L. 1988/a: Density dependence in reproduction of the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) at high population levels. *Journal of Animal Ecology* 57: 251-258.
- Török, J. and Tóth, L. 1988/b: Density-dependence in reproduction of a migrating, small passerine species (*Ficedula albicollis*). *Ornithological Research in Pilis Biosphere Reserve* 44-50.
- Török, J. and Tóth, L. 1990: Cost and benefits of reproduction of the Collared Flycatcher, *Ficedula albicollis*. In: Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J-D. and McCleery, R. (eds.) *Population Biology of Passerine Birds. An Integrated Approach*. NATO ASI Series Vol. G24 Springer-Verlag pp. 307-319.
- Veen, T., Borge, T., Griffith, S.C., Saetre, G-P., Bures, S., Gustafsson, L. and Sheldon, B.C. 2001: Hybridization and adaptive mate choice in flycatchers. *Nature* 411: 45-50.
- Vogel, G. 2000: Handsome finches win a boost for their offspring. *Science* 286: 22-23.
- Weatherhead, P.J. and Robertson, R.J. 1979: Offspring quality and the polygyny threshold: 'The sexy son hypothesis'. *American Naturalist* 113: 201-208.
- Westneat, D.F. and Sargent, R.C. 1996: Sex and parenting : effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 87-91.
- Westneat, D.F. and Stewart, I. 2003: Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 365-396.
- Wiggins, D.A., Pärt T. and Gustafsson, L. 1994: Seasonal decline in collared flycatchers *Ficedula albicollis* reproductive success: an experimental approach. *Oikos* 70: 359-364.
- Williams, T.D. 1994: Interspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* 68: 35-59.
- Wishart, G.J. 1987: Regulation of the length of the fertile periode in the domestic fowl by numbers of oviductal spermatozoa, as reflected by those trapped in layed eggs. *Journal of Reproduction and Fertility* 80: 493-498.
- Wittingham, L.A. and Schwabl, H. 2002: Maternal testosterone in tree swallow eggs varies with female aggression. *Animal Behaviour* 63: 63-67.
- Ydenberg, R.C. 1994: The behavioural ecology of provisioning in birds. *Ecoscience* 1: 1-14.
- Yezerinac, S.M., Weatherhead, P.J. and Boag, P.T. 1995: Extra-pair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous bird (*Dendroica petechia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 179-188.

Zahavi, A. 1975: Mate selection – a selection for handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.

Zahavi, A. and Zahavi, A. 1997: *The handicap principle*. Oxford University Press, Oxford.

Kézirat

Michl, G. and Török, J. 2004: Loudness of the broods' begging call and the risk-taking behaviour of collared flycatcher parents (kézirat).

A disszertáció alapját a következő publikációk jelentették:

Michl, G., Török, J., Garamszegi, L.Z. and Tóth, L. 2000: Sex-dependent risk taking in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*, when exposed to a predator at the nestling stage. *Animal Behaviour* 59: 623-628.

Michl, G., Török, J., Griffith, S. and Sheldon, B.C. 2002: Experimental analysis of sperm competition mechanisms in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 99: 5466-5470.

Michl, G., Török, J., Péczely, P., Garamszegi, L.Z. and Schwabl, H. 2005: Maternal testosterone investment into the yolk is related to male age and not to attractiveness in collared flycatchers. *Behavioral Ecology* 16: 383-388.

8. Tézispontok

1. Döntés a félrelépésről. A spermiumversengés mechanizmusa

1.1 A vizsgált örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) populációban a petesejtek megtermékenyítésének időszakában (6 napos időtartam) az inszeminációk viszonylag ritkák: átlagosan egy tojó csak két inszeminációban vesz részt.

1.2 Az inszeminációk időbeli eloszlása nem-egyenletes (ismételt méréses ANOVA $F_{2,34}=5,95$, $P=0,006$), legritkébbak a korai fázisban (0,33 inszemináció/tojó), leggyakoribbak a középső fázisban (1 inszemináció/tojó).

1.3 A spermiumversengés intenzív: a tojók kb. 40%-a félrelép, sikeresen párosodik idegen hímmel.

1.4 A párkapcsolaton kívüli inszeminációk bekövetkeztének valószínűsége összefügg a pár-hím homlokfoltméretével (logisztikus regresszió: $\chi^2_1=4,530$, $P=0,033$). Kizárólag a kis homlokfoltú (rossz minőségű) hímek párjai lépnek félre.

1.5 A hat félrelépő tojóból öt csak egyszer lépett félre. A páron kívüli inszeminációk gyakorisága: 1,33 inszemináció/félrelépő tojó.

1.6 A páron kívüli inszeminációk időbeli megoszlása nem-egyenletes (ismételt méréses ANOVA $F_{2,10}=17,50$, $P=0,0005$), ritkák a korai fázisban, leggyakrabban a középső fázisban történnek. Mivel a késői fázisban félrelépések nincsenek, a populáció késői inszeminációi a pár-hímmel való párzásokból származnak.

2. A tojók döntése a tojásbefektetésről.

2.1 A tojásbefektetés nem mutatott összefüggést a pár-hím attraktivitásával, azaz homlokfoltméretével (ismételt méréses ANCOVA: minden $F < 1,057$ és minden $P > 0,316$), sem a tojó minőségével (tarzushossz, szárnyhossz és tömeg: többszörös regressziós analízis: $F=0,101$, $P=0,905$, $df=2,6$) és korával (lineáris regresszió: $r = -0,627$, $F=3,882$, $P=0,096$).

2.2 Azok a tojók, amelyek egyéves (fiatal) hímmel álltak párba, olyan fészkaljakat produkáltak, amelyek tojásaiban az átlagos tesztoszteronszint magasabb volt, mint azokéban, amelyeknek adult párjuk volt (ismételt méréses ANCOVA: $F_{1,21}=15,899$, $P=0,001$).

2.3 A fészkaljak tojásainak átlagos tesztoszteron koncentrációja és a költségkezdés összefüggött (ismételt méréses ANCOVA: $F_{1,21}=7,411$, $P=0,013$). A késői tojók fészkaljaiban, a pár-hím korától függetlenül, magasabb volt a tesztoszteronszint, mint a koraikéban.

2.4 Fészkaljakon belül a tojásbefektetés nem mutatott kapcsolatot a tojások lerakási

sorrendjével (ismételt mérés ANCOVA: minden $F < 1,207$ és minden $P > 0,311$).

3. Döntés a predációs kockázatvállalásról.

3.1 Mind a három költési fázisban a szülők szignifikánsan hosszabb visszatérési idővel reagáltak, azaz kisebb kockázatot vállaltak a karvaly látványára, mint a léprigóra (ismételt mérés ANOVA: modell \times költési fázis \times ivar interakció: $F=7,94$, $P < 0,001$). A léprigó modellel adott válaszokra nem volt hatással sem a szülők neme, sem a költési fázis (Duncan-próba: NS).

3.2 Az örvös légykapó tojók, amikor ektoterm fészekaljuk volt, előbb tértek vissza a fészekodújukba, mint amikor fiókáik idősebbek voltak (Duncan-próba az ektoterm-korai endoterm fázisra: $P=0,02$; az ektoterm-késői endoterm fázisra: $P=0,019$). A hímeknél elletétes trendet tapasztaltunk: visszatérési idejük a három fázisban rendre csökkent (Duncan-próba az ektoterm-korai endoterm fázisra: $P=0,013$; a korai endoterm-késői endoterm fázisra: $P < 0,001$).

3.3 A késői endoterm fázisban a fészekaljok fiókáinak átlagos tömege lényegesen befolyásolta a szülők döntéseit (ANOVA: $F_{1;14}=32,496$, $P < 0,001$). A tojók akkor repültek korábban az odúba, ha ott könnyű fiókák voltak, míg a hímek esetében éppen fordított volt a helyzet.

3.4 A késői endoterm fázisban a költéskezdetnek is hatása volt a visszatérési időre (ANOVA: $F_{1;14}=6,962$, $P=0,019$). A korán költő hímek előbb repültek be a fészekbe, mint a későiek, a tojóknál most is az ellenkező tendencia érvényesült.

Results of the PhD thesis

1. Decision on cuckolding. The mechanism of sperm competition

1.1 In our Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) populations, inseminations are relatively rare. During the period of the fertilization of the ova (a period of 6 days), a female is inseminated only twice on average.

1.2 The temporal distribution of inseminations is not even (repeated-measures ANOVA: $F_{2,34}=5.95$, $P=0.006$). They occur most rarely in the early phase (0.33 inseminations/female), and most frequently in the middle phase (1 insemination/female).

1.3 Sperm competition is intense: about 40% of the females engage in extra-pair insemination.

1.4 The probability of extra-pair inseminations is related to the size of the pair-male's forehead patch (logistical regression: $\chi^2_1=4.530$, $P=0.003$). Only the mates of pair-males with a small forehead patch (low quality) cuckold.

1.5 Five out of six cuckolding females engaged in extra-pair insemination only once. The frequency of extra-pair inseminations: 1.33 inseminations/cuckolding female.

1.6 The temporal distribution of extra-pair inseminations is not even (repeated-measures ANOVA: $F_{2,10}=17.50$, $P=0.0005$). They are rare in the early phase and occur most frequently in the middle phase. Because there is no cuckoldry in the late phase, the late inseminations are likely to originate from pair-males.

2. The decision of females on egg investment

2.1 Egg investment (egg and yolk volume, yolk testosterone level) showed no correlation with the attractiveness of the pair-male, i.e. with the size of the forehead patch (repeated-measures ANCOVA: each $F < 1,057$ and each $P > 0,316$), or with the quality (tarsus length, body mass, and wing length: multiple stepwise regression: $F=0.101$, $P=0.905$, $df=2.6$) and age of the female (linear regression: $r = -0.627$, $F=3.882$, $P=0.096$).

2.2 Females with a one-year-old (young) male produced clutches in which the average testosterone level was higher than in the clutches of those females whose mate was an adult (repeated-measures ANCOVA: $F_{1,21}=15.899$, $P=0.001$).

2.3 The average testosterone concentration of clutches and the laying date correlated with each other (repeated-measures ANCOVA: $F_{1,21}=7.411$, $P=0.013$). In the clutches of females that laid their eggs later, the level of testosterone was higher than in the early clutches, irrespective of the age of the pair-male.

2.4 Within-clutch egg investment did not show any correlation with the laying order of eggs (Repeated-measures ANCOVA: each $F < 1.207$ and each $P > 0.311$).

3. Decision on risk taking under predatory threat

3.1 In all three breeding phases, parents responded to the Sparrowhawk model with a significantly longer return time than to the Mistle thrush model (repeated-measures ANOVA: $\text{modell} \times \text{breeding phase} \times \text{sex}$ interaction: $F = 7.94$, $P < 0.001$). Neither the sex of the parents, nor the breeding phase had any impact on the responses given to the Mistle thrush model (Duncan-test: NS).

3.2 Collared Flycatcher females, when they had an ectothermic brood, returned to their nest-boxes sooner than when their nestlings were older (Duncan-test on the ectothermic–early endothermic phase: $P = 0.02$; on the ectothermic–late endothermic phase: $P = 0.019$). In males, the results showed the opposite trend: their return time in the three consecutive nestling phases gradually decreased (Duncan-test on the ectothermic–early endothermic phase: $P = 0.013$; on the early endothermic–late endothermic phase: $P < 0.001$).

3.3 In the late endothermic phase, the average weight of nestlings in the broods had a significant impact on the decisions of the parents (ANOVA: $F_{1,14} = 32.496$, $P < 0.001$). Females with a lighter brood entered the nest-box sooner than those whose nestlings were heavier, whereas in males the results were the opposite.

4.4 In the late endothermic phase, the laying date also had an impact on return time (ANOVA: $F_{1,14} = 6.962$, $P < 0.019$). Males that started breeding earlier entered the nest-box sooner than the ones that bred later, whereas females followed the opposite strategy this time as well.