

PhD értekezés tézisei

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

Michl Gábor

**Veszprémi Egyetem
2005**

1. Bevezetés

Az olyan kistestű, rovarévó énekesmadarak, mint modellállatunk az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*), általában rövid életidejűek, fiókáik rendkívül gyorsan fejlődnek; emiatt felnevelésük nagy szülői befektetést igényel. Biparentális utódgondozás jellemző rájuk, mert az apai hozzájárulás fontos komponense a szülők szaporodási sikerének. Ezek az életmenet komponensek befolyásolhatják azoknak a döntési helyzeteknek a megoldását, amelyek a szaporodási ciklus során keletkeznek.

1.1 Döntés a félrelépésről

A magas mortalitás és amiatt, hogy a nemek külön vonulnak, az örvös légykapók minden évben új párt választanak maguknak. A pár-hímek attraktivitásban és genetikai minőségben különböznek egymástól: a nagy homlokfoltúak vonzóbbak a tojók számára, mert az átlagnál jobb genetikai minőségűek. Azok a tojók, amelyeknek gyengébb minőségű párja van párkapcsolaton kívüli párzással, a spermiumversengés révén, feljavíthatnák utódaik minőségét. Azonban a félrelépésnek költsége is van, például az, hogy válaszul a pár-hím csökkentheti az apai utódgondozás mértékét. Hímek szemszögéből nézve a félrelépések nagy haszonnal járnak, hiszen többlet utódgondozás nélkül növelhetik szaporodási sikerüket. Azonban néhány énekesmadárfajon kapott eredmény szerint, a hímeknek csak egy kis hányada növelheti szaporodási sikerét ilyen módon, ami arra utal, hogy a félrelépéseknek a hímek számára is költsége van és/vagy nem azok kontrollálják a folyamatot.

Az örvös légykapónál, számos más énekesmadárhoz hasonlóan, az idegen apaságú fiókák eloszlása a fészekaljok között nem véletlenszerű: a fészekaljok kb. 60%-ában nincsenek „törvénytelen” utódok, míg a többiben leggyakrabban

két-három van. E jellemző mintázat kialakulásának mechanizmusa eddig rejtve maradt.

Hogy felderítsem a félrelépések döntési helyzeteit és megoldásukat, azaz a spermiumversengés mechanizmusát, az inszeminációk szintjén vizsgáloódtam. A tojás perivitellin membránokon való spermiumszámlálással meghatárooztam és datáltam a spermiumfelvételeket, azaz inszeminációkat, míg a kísérleti hímekre helyezett antikopulátor révén a szeparáltan vizsgálhattam a párkapcsolaton kívüli inszeminációk mintázatát. Munkám célja az volt, hogy felderítsem melyik nem irányítja a spermiumversengést, valamint az, hogy a páron belüli és kívüli inszeminációk mintázatából (gyakoriság, időbeli eloszlás) megértsük a idegen fiókák fentebb ismertetett nem-egyenletes eloszlását a fészekaljok között.

1.2 A tojók döntése a tojásbefektetésről

Testnagyságukhoz képest, a madártojók érlelik a gerincesek között a legnagyobb petesejteket (tojássárgája), amelyek főleg lipidekkel látják el a fejlődő embrió, míg a petesejtet körülvevő albumin a fehérjét biztosítja. A tápanyagok mennyiségi növelésével, amit a tojás és a tojássárgája térfogat jól tükröz, a tojók javíthatják utódaik rátermettségét, ám a nagyobb mennyiségi befektetésnek költségei is nőnek. A tojássárgája tartalmaz még nagyon alacsony koncentrációban előforduló biológiailag aktív molekulákat (hormonok, karotinoidok, immunglobulinok), amelyek deponálása költséges, de az embrió illetve a kikelt utód rátermettségét koncentrációjukkal arányosan javíthatják. A magas androgénszint, például, akcelerált növekedést és nagyobb kirepülési tömeget biztosít, mivel a fiókák táplálék kérő viselkedése intenzívebb az átlagnál.

A Differenciális Allokáció hipotézis szerint azok a tojók, amelyeknek attraktív párjuk van, többet fektetnek az utódokba, például a tojásokba, mint amelyeknek párja kevésbé vonzó. A hipotézis kiterjeszthető kompenzációs irányba is, amely szerint a tojók éppen akkor fektetnének többet a tojásokba,

amikor párjuk kevésbé vonzó. A tojásbefektetésről hozott döntést befolyásolhatják más ökológiai viszonyok (pl. táplálék ellátottság) és magának a tojónak a minősége is.

A tojásérlelés és a tojásrakás időszakában a tojók döntési helyzetbe kerülnek, a dilemmájuk az, hogy a költségeket figyelembe véve korai maternális befektetésükkel milyen mértékűre „állítsák be” utódaik kompetitív képességét, életkilátásait. Ezt a döntéshozatalt vizsgáltam örvös légykapó tojókon, ahol a tojásbefektetést a tojás és tojássárgája térfogattal valamint a tojássárgája tesztoszteron koncentrációval jellemeztem.

1.3 Döntés a predációs kockázatvállalásról

A kistermetű énekesmadarak utódai a kikelés után rendkívül gyorsan fejlődnek, a fészekben eltöltött 12-16 nap alatt tömegük több mint tízszeresére nő. A nagy energia- és tápanyagigény miatt, az örvös légykapó szülők is a fiókák korától függően, 100-500-szor etetik utódaikat naponta. A szülők megszokott berepülő útjaikon gyakran feltűnnek a fészek körül, felkeltve a ragadozók érdeklődését. A ragadozó megpillantásakor a szülők nemcsak abbahagyják az utódok etetését, hanem még annak távozta után is rövidebb-hosszabb ideig kivárnak, mielőtt folytatnák az etetést. Ezt a viselkedést veszély-függő felfüggesztett utódgondozásnak (VFU) nevezttem. Ha a ragadozó madárspecialista, például karvaly, a VFU haszna nyilvánvalóan az hogy a kivárás idejével arányosan csökken a szülők predációs kockázata, minél később repülnek be a fészekbe annál kisebb az esélye annak hogy a ragadozó elfogja őket. A hosszú kivárásnak pedig az a költsége, hogy az etetés kimaradása miatt az utódokat kár érheti.

Munkámban e helyzetet úgy szimuláltam, hogy egy kitömött karvalyt használtam predációs fenyegetésként és mértem a modell eltávolítása és a berepülés között eltelt un. visszatérési időt, amivel a kockázatvállalás fordítottan arányos. A visszatérési idő pontosan mutatja azt a helyzetet, amikor a predációs kockázat költségei 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. Munkámban azt vizsgáltam, hogy a fészekaljak kora és minősége valamint a szülők neme mennyire befolyásolja a kockázatvállalást.

2. Módszerek

A vizsgálataim 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 dominánsak. A területen, ahol mintegy 600 fészekodú van kihelyezve, már húsz éve folynak madarakkal kapcsolatos ökológiai és viselkedésökológiai kutatások. Noha az odvakban gyakran megtelepszik a széncinege (*Parus major*) és a kékcinege (*Parus caeruleus*) is, a kutatások kiemelt faja az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*).

2.1 Az örvös légykapóról

Az örvös légykapó 12-13 g-os ro varevő énekesmadár, amely a közép-európai lombhullató erdők jellegzetes faja. Vonuló madár. A 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.

Az tojók mind a szociális pár választásakor, mind a párkapcsolaton kívüli párzásoknál előnyben részesítik a nagy homlokfoltú hímekeket, és kiderült, hogy egy svéd populációban a preferált hímeke utódainak kirepülési tömege az átlagosnál nagyobb, ami jobb életkilátásokat jósol az átlagosnál. A tojók nagy homlokfoltú és genetikailag jó minőségű hímeke választásával bizonyítottan közvetett haszonhoz jutnak, mivel utódaik szintén jó génekeket hordoznak. A magyar populációban ezt még nem vizsgáltuk, az azonban kiderült, hogy a homlokfolt jelentős örökölhetőséggel bír, tehát a nagy homlokfoltú apák fiai is

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

A tojókat három morfológiai tulajdonsággal jellemeztük. A csüd hosszát tolómérővel mértük 0,1 mm, a szárny hosszát vonalzóval mértük, 1 mm pontossággal. A testtömeget Pesola rugósmérleggel állapítottuk meg, 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 ($N=15$) befogtuk és kloákájuk köré egy gumigyűrűt ragasztottunk. A gumigyűrűnek, amit antikopulátornak nevezünk el, az volt a feladata, hogy megakadályozza a spermiumátvitelt. Azok a tojók, amelyek a kísérleti hímek párjai voltak, az antikopulátor felrakása utáni naptól már csak idegen hímekkel való párzás révén juthattak spermához. A kontroll pároknál ($N=18$) a hímek szabadon párosodhattak tojóikkal.

2.3 Spermiumszámlálás

A tojássárgája perivitellin membránján elhelyezkedő hímivarsejtek száma pozitívan korrelál mind a tojó madár spermiumraktáraiban tárolt spermiummennyiségével, mind a petesejtet a megtermékenyítés idején elérő hímivarsejtek számával. A perivitellin membránokon elhelyezkedő hímivarsejtek számát egy elterjedt módszerrel határoztuk meg: a hímivarsejtek sejtmagját fluoreszkáló festékkel (Hoescht 33342, Sigma) megfestettük, majd mikroszkóp

segítségével (Leica, Leitz 2000 lencse, 200-400-szoros nagyítás) megszámláltuk azokat.

2.4 Az inszeminációk jellemzése

Egy inszemináció, az előző tojáson mért értékhez képest, drámai spermiumszám emelkedést okoz a perivitellin membránon. Eddigi adatok szerint, a hímivarsejtek az inszemináció után kb. 48 órával érik el a megtermékenyítés helyét, az infundibulumot. 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. A csúcsok magassága arányos az inszemináció során bevitt spermiummennyiségekkel, tehát az inszeminációk során bevitt sperma relatív mennyisége becsülhető.

Egy inszemináció időpontjának meghatározása azért fontos mert, attól függően hogy a tojó termékeny időszakában mikor következik be, különböző megtermékenyítési valószínűséggel bír. Egy korai párzás elvileg megtermékenyítheti az egész fészekaljat, de a fertilizáció valószínűsége, a spermavesztés miatt, tojásról-tojásra egyre csökken. Hátránya még az, hogy egy másik hím későbbi párzása az „utolsó sperma előnyben” szabály miatt, erősen leronthatja a megtermékenyítés további esélyeit. A késői inszeminációk előnye, hogy csökkent 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 időpontját.

2.5 A tesztoszteronszint mérése

A tojásokat, a véletlenszerűen kiválasztott fészekaljakból, 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 fészekaljméret a hat tojásos, ezért a munkánkban ezeket használtuk (N=25). A metodika miatt a fészekaljok 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 irányít.

2.6 A tojás és tojássárgája térfogat meghatározása

A tojások hosszából (L) és szélességéből (W) a Hoyt 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.

A szülők kockázatvállalását, melynek mértéke a visszatérési idő reciprokával arányos, 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

veszthetnek. 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 fészkealjakat vontam be, mivel a többiből nem várhattam elegendő számú fészkealjat. 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 fészkealjait, a költéskezdés időpontja szerint is csoportosítottam, mert ez a változó is jelezhet minőséget. Koraiak (jó minőségűek) voltak azok a fészkealjok ($N=10$), amelyeknél az első tojás lerakásának időpontja a mediánt megelőzte. Értelemszerűen, a másik csoportot késői vagy rossz minőségű fészkealjaknak ($N=6$) neveztem.

3. Eredmények és értékelés

3.1 Döntés a félrelépésről: a spermiumversengés mechanizmusa

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

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

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

3.1.4 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.

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

3.1.6 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.

Azok a tojók, amelyeknek a párja kis homlokfoltú, hogy utódaik minőségét feljavítsák egy idegen, nagy homlokfoltú hímmel párosodnak. A félrelépő tojók legalább 48 órával a félrelépés előtt (a korai fázis alatt) már tartózkodnak a párzásoktól, hagyják a párjuktól kapott spermát kiürülni raktáraikból, majd a középső fázisban egy idegen hímmel párzanak, általában csak egyszer. Párzási taktikájukkal elérik, hogy, annak ellenére, hogy csak egyszer lépnek félre, spermiumraktárjaikban a hímivarsejtek 80%-a az idegen hímtől származzék, ami a párkapcsolaton kívüli párzások hatékonyságát igazolja. A tojó kopulációs döntéseiben figyelembe veszi azt is, hogy párja a félrelépésért később az etetési aktivitás csökkentésével „büntetheti” ezért, csak egyszer lép félre illetve a késői fázisban általában még párosodik párjával. A fentiek alapján az inszeminációs mintázatokból jól magyarázható, miként alakulhat ki az idegen apaságú utódok már említett nem-egyenletes eloszlása a fészekaljok között. Azon tojók nagy része, amelyeknek kis homlokfoltú párja van, a középső fázisban félrelép, majd a késői fázisban a párjával kopulál. Ez a mintázat a megtermékenyítések valószínűsége alapján 2-3 idegen utódot eredményez az érintett fészekaljokban.

A félrelépések időzítettsége azt sugallja, hogy a örvös légykapó esetében a spermiumversengést a tojók irányítják. Hímek vezérelte mechanizmus esetében ugyanis az illegitim inszeminációk gyakoriak lennének és időben egyenletes eloszlásúak

3.2. A tojók döntése a tojásbefektetésről.

3.2.1 A tojásbefektetés nem mutatott összefüggést a pár-hím attraktivitásával, azaz homlokfoltméretével (ismételt méréses ANCOVA: minden $F_{1,21} < 1,057$ 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: $F = 3,882$, $P = 0,096$, $N = 9$).

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

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

3.2.4 Fészekaljakon belül a tojásbefektetés nem mutatott kapcsolatot a tojások lerakási sorrendjével (ismételt méréses ANCOVA: minden $F_{5,105} < 1,207$ és minden $P > 0,311$).

Egy svéd populációban kimutatták, hogy az attraktív, nagy homlokfoltú hímek utódai kirepüléskor nehezebbek, életkilátásaik jobbak, tehát a Jó Gének Modell bizonyítottnak tűnt. Nem analizálták azonban a tojás tesztoszteronszinteket, ami azért lett volna szükséges, mert az androgénhatások utánoszhatják a génhatásokat és így hamis megállapításokhoz vezethetnek. Mivel eredményeink szerint az attraktivitás nem mutatott összefüggést a fészekalj tesztoszteronszintjével, elmondható, hogy a faj esetében a Jó Gén Modell továbbra is fennáll.

A másik fontos eredmény az volt, hogy, ha egy tojónak egyéves, még a költésben tapasztalatlan párja van, emeli a fészekalj tojásainak átlagos tesztoszteronszintjét. Számos vizsgálat szerint az először költők utódgondozó képessége gyengébb, mint az idősebbeké. A megemelt androgénszinttel a tojók

fokoznák fiókáik táplálékkérő viselkedésének intenzitását, ami stimulálólág hat a fiatal hím etetési aktivitására. A tojók tehát egy tojáshormon közvetítette mechanizmussal kompenzálják, azt, hogy tapasztalatlan pár jutott nekik.

Az örvös légykapó populációkban a költési időszak előre haladtával, többek között a táplálék ellátottság rosszabbodása miatt, a párok szaporodási sikere egyre csökken. A költéskezdet, amit jól jellemez az első tojás lerakásának viszonylagos időpontja, és a fészekaljak tojásainak tesztoszteronszintje között pozitív kapcsolatot találtam. Az ökológiai viszonyok romlásával tehát, a tojók emelik androgén befektetésüket.

3.3. Döntés a predációs kockázatvállalásról.

3.3.1 Mind a három költési fázisban a szülők szignifikánsan hosszabb visszatérési idővel reagáltak, azaz kisebb kockázatot vállaltak a karvaly látványára, mint a léprigóéra (ismételt méréses ANOVA: modell $\times$ költési fázis $\times$ ivar interakció: $F_2=7,94$, $P<0,001$). A léprigó modellre adott válaszokra nem volt hatással sem a szülők neme, sem a költési fázis (Duncan-próba: NS).

3.3.2 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: $P=0,02$; 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: $P<0,001$).

3.3.3 A késői endoterm fázisban a fészekaljak 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.

3.3.4 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.

A léprigó modellre adott válaszokra nem volt hatással sem a szülők neme, sem a költési fázis. A nemtől és a fészekalj minőségétől független gyors visszatérések azt jelzik, hogy a léprigó modellnek csak aspecifikus zavaró hatása lehet az utódgondozást végző szülőkre. A karvaly modellre mindkét nem, minden fióka fázisban hosszabb visszatérési idővel reagált, ami arra utal, hogy a légykapók tartanak tőle, tehát ragadozóként kezelik. A karvaly modell tehát alkalmasnak bizonyult hogy predátorként használjam a VFU tanulmányozására.

Az Utódoknak Okozott Kár Hipotézis szerint, minél érzékenyebbek a fiókák a utódgondozás felfüggesztésére, annál nagyobb kockázatot hajlandók a szülők vállalni. A jóslatok a következők: (a) mivel az utódok sebezhetősége fejlődésük során csökken, a költés előre haladtával a szülők kockázatvállalási hajlandósága is egyre lanyhul, illetve (b) a kockázatvállalás, azonos korú fiókák esetén, a jó minőségű (nehezebb fiókák, korai költés) fészekaljak esetében kisebb. Eredményeink azt mutatják, hogy a tojók kockázatvállalása teljes mértékben alátámasztja a hipotézist, míg a a hímek viselkedése pontosan ellentétes azzal.

A Szaporodási Érték Hipotézis azt állítja, hogy a szülői kockázatvállalás közvetlenül függ a fiókák túlélésének valószínűségétől. Jóslatai pedig a következők: a kockázatvállalás növekedni fog (a) a költési ciklus előrehaladtával (ektoterm; korai, késői endoterm fiókák), (b) azonos korú fiókák esetén, a jó minőségű fészekaljakban. A hímek viselkedése mindkét predikciónak megfelelt, ugyanakkor a tojóké ellentétes volt azokkal.

4. Publikációs tevékenység

Tudományos szakkönyv

Michl, G. 2003: *A Birder's Guide to the Behaviour of European and North American Birds*. Gavia Science.

Tudományos cikkek

Referált folyóiratban megjelent cikkek

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 in the nestling period. *Animal Behaviour* 59: 623-628. (IF: 2,557, 2003)

Garamszegi, L.Z., Boulinier, T., Møller, A.P., Török, J., **Michl, G.** and Nichols, J.D. 2002: The estimation of size and change in composition of avian song repertoires. *Animal Behaviour* 63: 623-630. (IF: 2.557, 2003)

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. (IF: 10,272, 2003)

Török, J., **Michl, G.**, Garamszegi, L.Z., and Barna, J. 2003: 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) (IF: 3,544, 2003)

Garamszegi, L.Z., Møller, A.P., Török, J., **Michl, G.**, Péczely, P. and Richard, M. 2004: Immune challenge mediates vocal communication in a passerine bird: an experiment. *Behavioral Ecology* 15(1): 148-157. (DOI 10.1093/beheco/arg108) (IF: 2,473, 2003)

Garamszegi, L.Z., Török, J., **Michl, G.** and Møller, A.P. 2004: Female survival, lifetime reproductive success and mating status in a passerine bird. *Oecologia* 138: 48-56. (DOI 10.1007/s00442-003-1408-z) (IF: 3,128, 2003)

Garamszegi, L.Z., Török, J., Tóth, L. and **Michl, G.** 2004: Effect of timing and female quality on clutch size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. Bird Study 51: 270-277. (IF: 0,631, 2003)

Török, J., Moskát, C., **Michl, G.** and Péczely, P. 2004: Common cuckoos (*Cuculus canorus*) lay eggs with larger yolk but not more testosterone than their great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) hosts. Ethology Ecology & Evolution 16(3): 271-277. (IF: 0,842, 2003)

Michl, G., Török, J., Péczely, P., Garamszegi, L.Z. and Schwabl, H. 2004: Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. Behavioral Ecology 16: 383-388. (IF: 2,473, 2003)