

Válaszok Dr. Pogány Ákos bírálatra

amely Preiszner Bálint: *The effects of behavioural flexibility on social and reproductive success in birds* című PhD értékezéséről készült

Preiszner Bálint válaszai félkövérrel formázva láthatók.

Mindenekelőtt köszönöm a bírálónak az értekezés részletes értékelését. Köszönöm továbbá az előbírálóban feltett kérdéseket, megjegyzéseket, amelyek nagyobb részét beépítettem a dolgozatba. Itt a bírálóban felmerült felvetésekre, kérdésekre igyekszem megfelelő mértékben reflektálni.

Kritikai észrevételek, kérdések, megjegyzések

- A címben viselkedési flexibilitás szerepel, míg a dolgozat jelentős részben problémamegoldási képességről/innovációról szól: ennek kontextusában vezeti be a kísérleteket, és értelmezi az eredményeket a szerző. Mivel a szerző a disszertáció bevezetőjében maga is taglalja a fogalmak összefüggéseit, de explicite ki is mondja, hogy a viselkedési flexibilitás nem keverendő az innovációval, így felmerül a kérdés, hogy vajon miért nem a szűkebb fogalom (problémamegoldás/innováció) szerepel a címben? A viselkedési flexibilitás jóval tágabb, amelynek innováción kívüli doménjével egyáltalán nem foglalkozik a dolgozat. Gyakori technikai probléma, hogy a doktori munka kezdetén, a tervvel leadott cím – mint jelent esetben is – nem illeszkedik tökéletesen a több évvel később készülő dolgozat témájához. A doktori iskolák ezzel általában tisztában vannak, és a kezdetben meghatározott cím kisebb módosítása elé nem gördítenek akadályt – jelen esetben is érdemes lett volna kérvényezni a cím módosítását.

A megjegyzéssel egyetértek, magam is azt gondolom, hogy a szélesebb körű „behavioural flexibility” használata helyett a szűkebb „problem-solving performance” vagy „innovativeness” szerencsésebb lett volna, ám a Doktori Iskola szabályzata nem teszi lehetővé, hogy az értekezés címe eltérjen a doktori munka előre megadott témacímétől. A címmódosítást így csak témamódosítással lehetett volna megoldani, ezt a lehetőséget azonban sajnos csak nem sokkal az értekezés leadása előtt vettem fontolóra, így már nem állt módomban időben végrehajtani a módosítást.

- Általánosan, az eredmények interpretációjával kapcsolatban: ahogy a szerző maga is utal rá, az innováció komplex összefüggésekben értelmezendő, számos más personality- és kognitív jelleggel interakcióban nyilvánul meg. Mivel egyedül az 5. fejezetben találunk manipulatív kísérletet (azonban a manipulációnak sajnos itt nem volt hatása), az összes tanulmány eredménye korrelatív, és meglátásom szerint nem elég meggyőző az alternatív magyarázatok, az innováció mellett ható egyéb jellegek hatásainak kísérletes kiszűrése. Ez azt jelenti, hogy az eredmények innováció szempontjából történt értelmezése bizonytalan

lábakon áll, és – a parszimónia elvét követve – sokszor nem az innováció tűnik a legkézenfekvőbb magyarázatnak a kapott eredményekre (például 5. fejezet, agresszív viselkedés – innováció kapcsolata), hanem az innovációval együtt mozgó egyéb jellegek, azaz a viselkedési szindróma más elemei.

A kérdés komplexitása ugyanakkor azt is jelenti, hogy hatalmas és bizonyos értelemben megoldhatatlan feladatra vállalkozik, aki vizsgálni kezdi, és épp az 5. fejezet (amely megjelent tanulmányt első szerzőként jegyez a szerző) példa arra is, hogy a jelölt elköpesztő energiákat fordított az innováció szerepének feltárására.

Az állati innovatív viselkedést tárgyaló legfrissebb szakirodalom nem az egyed többi (pl. személyiségbeli vagy kognitív) tulajdonságaitól elkülönült jellegének, hanem számos egyéb jelleg kölcsönhatásából létrejövő, emergens tulajdonságnak tekinti az innovativitást (Griffin, 2016). Tehát a jelenlegi álláspont szerint az innováció nem egy szindróma része, hanem maga egy szindróma. Az innováció ezen természetéből adódóan vannak olyan egyedi jellegek, amik az innovatív viselkedés kialakulásában meghatározóak lehetnek (1.2 fejezet, 13-14. oldalak), azonban a dolgozatom pilléreit adó, alapvetően korrelatív vizsgálatokban ezek közül nem mindet mértem. Dolgozatom alapvető célja azonban nem az egyedi innovativitást meghatározó jellegek beazonosítása volt. E helyett az innovatív viselkedés és az egyedek sikeressége közötti összefüggésekre vonatkozó ismeretek hiányát kíséreltem meg csökkenteni. Az 5. fejezetben megjelent tanulmány tudomásom szerint ezidáig az egyetlen, amiben az egyedi problémamegoldási sikert manipulálták. Az ilyen jellegű kísérletek hiánya is rámutat, hogy egy az innovativitáshoz hasonló emergens tulajdonság manipulációja komoly nehézségekbe ütközik, amennyiben az adott tulajdonságot meghatározó jellegektől függetlenül próbáljuk kísérletesen befolyásolni. Ez utóbbi korlát jelentősen megnehezíti a tulajdonság – meghatározó jellegek hatásától különválasztott – következményeinek kísérletes vizsgálatát.

A disszertáció foglalkozik többször is azzal a kérdéskörrel, hogy az innováció nem tekinthető az egyedre jellemző, általános jellegnek, hanem inkább kontextus-függő jellegként értelmezendő. Ha ehhez hozzávesszük, hogy megnyilvánulása adott helyzetben más egyedi tulajdonságoktól, jellemzően személyiség-jegyektől is függhet, kimutatása és vizsgálata viselkedéses tesztekben problémás lehet több szempontból is. Milyen módszerrel lehetne (lehet-e egyáltalán?) validálni például az értekezésben alkalmazott tesztek: vajon sikerült-e adekvát teszthelyzeteket teremteni, azaz, olyan tesztek tervezni, amelyek alkalmasak arra, hogy az egyedeket azok tényleges problémamegoldó képessége mentén skálázzák?

Az innovatív viselkedést befolyásoló jellegek és azok kölcsönhatásai a különböző élethelyzetekben eltérő viselkedési választ eredményezhetnek. Ennek fényében egyik általam használt problémamegoldási feladatra vonatkozóan sem állítanám, hogy az teljességében leírja az egyedek innovativitását. Az egyre bővülő szakirodalom szerteágazó, és többször ellentmondásos eredményeket mutat be akár egy-egy adott fajon belül is. Ezek alapján az innovatív viselkedés kifejeződése a szerveződés több szintjén – egyeden, (például a harkálpinty Tebbich et al., 2002; a pásztormejtnő Sol et al., 2012; és barbadosi pirókpinty Audet et al., 2016 esetében) és populáción belül egyaránt –

kontextusfüggőnek tekinthető. Éppen ezért a recens szakirodalom azt sugallja, hogy nem beszélhetünk egy egyedre (vagy fajra) jellemző általános innovativitásról, problémamegoldó képességről. Mindegyik teszt eredménye az adott helyzetben értelmezett innovációs készségre ad becslést – ezért a teszteket úgy igyekeztünk megtervezni, hogy azok ökológiailag releváns helyzeteket modellezzenek. Amennyiben ez teljesült, feltételezhetjük, hogy az adott kontextusra vonatkozóan a tényleges problémamegoldó képességet mértük, azaz vizsgálataim ezt szem előtt tartva adnak lehetőséget a tényleges problémamegoldási képesség alapján történő rangsorolásra.

Egy-egy teszt validálása meglehetősen nehéz feladatnak tűnik. Amennyiben arra vagyunk kíváncsiak, hogy egy-egy feladattípusban az adott teszt megbízhatóan méri-e az adott kontextusra vonatkozó problémamegoldó képességet, akkor egyrészt vizsgálhatjuk az ismételhetőségét. Ezt meg is tettem színcinegéknel az egyik tesztre vonatkozóan, ahol a tesztben mért teljesítmény jó ismételhetőséget mutatott (31. oldal 3.3.1. fejezet). Ugyanakkor ez esetben a tanulás miatt az ismételt teszt nem feltétlenül az innovatív viselkedést méri. Ezért egy másik lehetőség lenne a méréseink validálására, ha az egyedek adott feladatra vonatkozó teljesítményét különböző kontextusokban (pl. fogság/terepi, szaporodási időszak/tél) mérnénk. Azonban éppen a problémamegoldás általam is tapasztalt kontextusfüggősége megkérdőjelezi ennek a módszernek a használhatóságát, így azzal együtt, hogy egy ilyen jellegű vizsgálat hatalmas energiabefektetést jelentene, összességében a tesztek ilyen értelemben történő validálása nehézkes feladatnak tűnik.

- (Az előző kérdéssel összefüggésben) amint az az innováció és szaporodási sikert vizsgáló 3. fejezetből is kiderült, ugyanazon egyedek két külön problémamegoldó tesztje sem mutatott összefüggést – ez hangsúlyozza a fenti probléma fontosságát, és a tanulmányhoz hasonló tesztek általánosíthatóságát kérdőjelezi. Ugyanazon egyedek két, elméletileg ugyanazon jellegű vizsgálat tesztjében ekkora eltérések vagy a vizsgált jelleg erős kontextus-függését, vagy metodológiai kérdéseket vetnek fel legalább az egyik teszt validitásával kapcsolatban (pl. „túl nehéz”/vagy természetes viselkedési repertoárba nem tartozó mozgulatsort kívánó teszt – más, az innovációval összefüggő, de nem szoros értelemben ehhez köthető jelenségek teszthelyzet-specifikus hatása, pl. általános kognitív képességek, motiváció stb). A disszertációban ezzel kapcsolatban azt érzem kissé kiegyenlítetlennek, hogy a feltett kérdések és tesztek az innovációt mintha általánosabb, állandóbb, kontextus-függetlenebb jellegként értelmeznék. Az én olvasatomban az urbanizációval, rátermettséggel való kapcsolat keresése már önmagában egyed szinten állandóbb, populáció-szinten is homogénebb, általánosabb értelmezést feltételeznek, míg a kapcsolódó korábbi szakirodalom (és az értekezésben foglalt tesztek eredményei is) arra engednek következtetni, hogy ez nem megalapozott feltevés. Felmerül a kérdés, hogy a vizsgálatok megkezdése előtt mennyi információ állt rendelkezésre azzal kapcsolatban, hogy az innovatív viselkedések kognitív- és személyiségjegyeiktől sem függetlenek, és mivel megnyilvánulásukban, ezért kimutathatóságukban is kontextusfüggő jellegek? – ez a kérdés segít árnyalni, mennyire tekinthetjük meglepőnek és újszerűnek a kapott eredményeket.

A tudományterületnek az utóbbi évtizedben indult, és részben jelenleg is zajló paradigmaváltása - miszerint az innovatív viselkedés feltehetőleg több más kognitív és fiziológiai jelleg eredőjeként jön létre - rávilágít, hogy az innováció nem egy minden körülmények között megbízhatóan prediktálható viselkedés. Léteznek ugyanakkor arra

utaló eredmények, hogy egy-egy jelleg jól jelezheti a problémamegoldási sikerességet (pl. generalista-specialista tengelyen: Henke-von der Malsburg & Fichtel, 2018), ami azt sugallja, hogy legalább egy-egy kontextuson belül valószínű a problémamegoldó teljesítmény viszonylagos állandósága. Tehát azokban a szituációkban például, ahol főleg a motiváció, kitartás vagy motoros készségek határozzák meg az innovativitást, ott következetesen azoktól az egyedektől várható jobb teljesítmény, amelyek ezekben a tulajdonságokban kiemelkedőek, míg például a speciálisabb kognitív képességeket igénylő helyzetekben (pl. tárgyállandóság felismerése) más egyedek teljesíthetnek jobban. A természetben sokféle helyzetben nyílt lehetőségek innovációra, és ezek különböző készségeket igényelhetnek, így például valószínű, hogy egy új, ismeretlen tárgyból történő táplálékszerzéshez szükséges az újdonságtól való félelem legyőzése, míg egy ismert táplálék új módon való kiaknázása nem feltétlenül (pl. a híres krumplicosáshoz szükséges víz és krumppli feltehetőleg nem váltottak ki neofóbiát). Bizonyos típusú helyzetekben való találékonyság az adott populációban előnyökhöz juttathatja az erre hajlamos egyedeket. Ebben az esetben, amennyiben sikerül ökológiailag releváns feladatokban mérni a problémamegoldó képességet, feltételezhető a rátermettséggel való kapcsolat. Az innováció kontextusfüggő mivoltával kapcsolatos szakirodalom a doktori munkám vizsgálatainak tervezése, azok kivitelezése és az értekezés alapját képező tanulmányok írása alatt bővült jelentős mértékben; a kezdeti túlzottan leegyszerűsítő hozzáállás (miszerint az innovativitás egy jól körülhatárolható tulajdonság) is ez idő alatt kezdett megváltozni. Bízom benne, hogy értekezésemben bemutatott eredmények (melyek megjelenésük idején mindenképp újak voltak, ha nem is meglepőek) is hozzájárultak a tudományterület állati innovativitással kapcsolatos nézeteinek formálódásához.

- Az élőhely-hatásban megnyilvánuló ivar-specifikus különbségekre a fejezet diszkussziójában felvetett érvelés – miszerint a tojók motiváltabbak lehetnek a szaporodási kontextus miatt – nem egyértelmű magyarázat, ezért specifikálni kellett volna, hogy mire gondol pontosan a szerző a motivációs különbségek okaként. Ugyanakkor bármire is gondolt a szerző, mivel az élőhely-különbség nyilvánult meg a tojóknál, amíg a hímeknél nem, valószínűleg az élőhely-ivar interakciós hatást kellene megindokolni (a tojók motivációs különbsége még csak élőhelytől független ivari különbséghez vezetne, és nem ivar-specifikus élőhely különbséghez). Milyen potenciális magyarázatok adhatók a kimutatott interakcióra?

A két ivar között egyrészt azért várható motivációs különbség, mert a tojók biztosak lehetnek abban, hogy a fiókák tőlük származnak, a hímek azonban nem (széncinegéknel a fajon belüli fészekparazitizmus ritka, de a páron kívüli megtermékenyítés gyakori). E mellett a két ivar szülői befektetése sem egyforma: a fiókák melengetését széncinegéknel csak a tojók végzik, kotlófolt csak náluk alakul ki. A tojók motivációja a fiókák melengetésére a tesztjeink ideje alatt is fontos lehetett, mivel a fiókák akkor még nem voltak kitollasodva, ezért az akadályeltávolító tesztben az tojók motivációja az ivarspecifikus szülői feladat (a tojónak mindenképp be kell jutnia a fészekhez, hogy a fiókák ne hüljenek ki) következtében erősebb lehetett. Az akadályeltávolító tesztben, ha csak a megoldó egyedeket vesszük figyelembe, nehezen értelmezhető az élőhely-ivar interakció felvetése, mert ebben a feladatban nagyon kevés hímről rendelkezünk latencia adattal (2 erdei, és 3 városi egyed), így ennek az ivarnak az esetében az élőhelyi különbség

hiánya az alacsony mintaszámból is eredhet. Az alacsony hím mintaszám oka akár épp az ivarok közötti motivációbeli eltérés is lehet: e szerint a tojók mindkét élőhelyen annival motiváltabbak voltak ebben a feladatban, hogy mindkét élőhelyen kevés lehetőséget hagytak a hímeknek a megoldásra. Ebből következően a hímek teljesítményében nehéz az esetleges élőhelyi különbség kimutatása: bár nem volt szignifikáns a habitat hatása, de a becsült hatásmagyság a két ivar esetén hasonló volt (ld. 3.3.2. fejezet, és 3.4 fejezet első bekezdés), így akár az is feltételezhető, hogy az ivarok közötti motivációs különbség mindkét élőhelyen hasonló volt. Ugyanakkor éppen az élőhelyek közötti különbség kérdőjelezi meg a tojók motivációjának jelentőségét az adott tesztben, hiszen (ahogy azt a 3.4 fejezet negyedik bekezdésének végén említettem is az értekezésben) ez esetben a nagyobb erdei fészkeknek kellett volna motiválóbbnak lenniük a tojók számára, mégis a városi élőhelyeken volt jobb a teljesítményük. Tehát összességében úgy gondoljuk, hogy a két ivar közötti motivációs különbség lehetett az oka annak, hogy a tolltesztet szinte minden esetben a tojók oldották meg, viszont azt, hogy milyen gyorsan oldották meg és melyik élőhelyen voltak gyorsabbak, feltehetőleg nem elsősorban (vagy legalábbis nem kizárólag) az egyedek közti (tojákon belüli) motivációbeli különbségek határozták meg.

- A problémamegoldó tesztek eredményeivel kapcsolatban az alternatív magyarázatokat bár röviden tárgyalja a szerző, véleményem szerint nem meggyőző pusztán érvek mentén vizsgálni ezeket, mivel az eredményekből levont következtetéseket alapvetően befolyásolják. A gyűjtött adatokból valószínűleg össze lehetne hasonlítani a próbálkozások gyakoriságát/idejét az élőhelytípusok függvényében, ahogy a csak sikeres megoldásokra fókuszálva össze lehetne vetni a próbálkozások számát/idejét is, amik a megoldáshoz vezettek. Ezzel pontosabb képet kaphatnánk a problémamegoldó képességről, amely a fenti zavaró hatásoktól mentes és/vagy kvantifikálhatóvá tesz, így nem maradna nyitva az eredmények alternatív magyarázata. Elképzelhető, hogy ezzel egyúttal a két problémamegoldó teszt különbségeinek oka is feltárulna. Ezzel összhangban a nem problémamegoldó teszt helyzetben felvett viselkedéseket is lehetne használni arra, hogy az egyedek különböző, a kísérlet eredményeit valószínűsíthetően befolyásoló személyiségjegyeinek (pl. aktivitás, motiváció, stressztűrés) hatását figyelembe lehessen venni, de a feladatot nem megoldók próbálkozásainak jellegzetességei is informatívak lehetnek (következtetni lehet pl. az aktivitásra, motiváltságra). A disszertációból kiderül, hogy erre kísérletet tett a szerző, azonban ennek részletei nem láthatók. Ugyanakkor elképzelhető, hogy ezek a komplex, és valószínűleg sok esetben additív hatások az adott mintaszám mellett egyenként nem érik el pl. modell-szelekcióban a szignifikancia szintet, azonban ez nem zárja ki, hogy az eredményeket befolyásolhatták.

A meglevő adatokkal minden olyan lehetséges okot igyekeztem megvizsgálni, ami szerepet játszhatott a megfigyelt viselkedések egyedek közötti különbségeinek kialakulásában: mind a megoldási helyzetben, mind azon kívül mért változókat (neofóbia, kockázatvállalás ragadozó illetve ember jelenlétében, élőhely, teszt előtti etetésszám, teszt dátuma, fiókakor, napszak, egyed kora, és egyed csapdázottsági státusza). Egyetértek a bírálóval, hogy a próbálkozások számának mérése az egyedek kitartásának számszerűsítésére hozzájárulhatott volna a mintázat megértéséhez, és a vizsgálat értékelése során fel is merült a használatának lehetősége. Sajnos azonban a

videofelvételek elemzése közben derült rá fény, hogy az általunk használt tesztekben az elkészült felvételek alapján ezt csak nagy pontatlansággal tudtuk volna mérni a következő okok miatt. Amennyiben azt tekintjük próbálkozásnak, hogy az egyed fizikailag megérinti a „problémát” (pl. eltávolítandó akadályt), akkor csak azok a próbálkozások számolhatók, amelyek a felvételen egyértelműen látszóttak, pl. nem takarta ki a madár (vagy annak párja) a testével. Elsősorban technikai/tervezési hiányosságra visszavezethetően – a kamerák pozíciójából eredően – azonban ez az esetek jelentős részében előfordult. A viszonylag kis mintaszám mellett véleményem szerint a számos viszonylag pontosan mért potenciális magyarázó változóval egyidejűleg egy ilyen „zajos” változó hatását nem lehetett volna hatékonyan figyelembe venni. Mindezek alapján elvettem a próbálkozások számszerűsítésének lehetőségét.

- Az értekezésben említésre kerül, hogy a nagymértékű innovációnak lehetnek negatív fitness következményei is. Ugyanakkor a harmadik-negyedik fejezet hipotézisei szerinti pozitív összefüggés az innováció és a fitness (szaporodási siker, promiszkuitás) között arra utal, hogy a szerző irányító szelekcióit feltételez (vagyis, az innováció költségeit a nyeresége felülmúlja). Felmerül a direkcionális szelekcióval kapcsolatos klasszikus kérdés, hogy amennyiben valóban fennállna ilyen kimutatható összefüggés, vajon mi tartaná fenn a populáción belüli variabilitást? (Mi akadályozza meg egy ilyen scenárióban a kevésbé innováló egyedek kisselektálódását)? Amennyiben az innováció mind előnyökkel, mind hátrányokkal járhat, valamint fluktuáló környezetben előnyös elsősorban, mi az oka, hogy épp pozitív (és nem mondjuk negatív) összefüggést prediktált a vizsgálatokban?

Egy innovatív viselkedés egyidejűleg járhat előnyökkel és hátrányokkal. Antropogén anyagok használata a fészeképítésben például rövidtávon előnyös lehet a paraziták elleni harcban, de egy későbbi időpontban hátrányos lehet, mert potenciálisan megnövelheti az utódok mortalitását, illetve csökkentheti szaporodási sikerüket (cigaretta csikk a fészekben, ld. Suárez-Rodríguez et al., 2013; Suárez-Rodríguez & Garcia, 2014). Az innováció pozitív fitness következményeinek ellenére tapasztalt variabilitásra tehát egyrészt magyarázatot adhatnak az innovativitás költségei, amelyeknek következtében az innovatív viselkedés időről időre negatív fitness következményekkel járhat. Másrészt, ha elfogadjuk, hogy az innováció több jellegből, azok együttes hatásaként jön létre, akkor belátható, hogy az innovációt létrehozó jellegegyüttes egyes tagjai bizonyos környezeti feltételek mellett pozitív, más környezetben negatív fitness következménnyel járhatnak. Így hiába lesz például egy jó innovátor egyednek több utóda a fészkelőhelyen, ha a magas kockázatvállalása megnöveli a predáció veszélyét a telelőhelyen, így csökkentve az élettartama alatt mért szaporodási sikerét. Harmadrészt a költség-haszon trade-off eltérő lehet akár az ivarok között, akár az eltérő korú egyedek esetében is (Lee, 2003). Összességében tehát hosszú távon az innovatív és a konzervatív viselkedés hatékonysága kiegyenlítődhet, így fenntartva a variabilitást a populációban. Az intraspecifikus variabilitás hosszútávú fennmaradása tehát előnyökkel jár, mert elősegíti az egyedek eltérő környezeti feltételekhez való alkalmazkodását; stabil környezetben kisebb szükség lehet az innovációra, így ott például az innováció költségei miatt lecsökkenhet az innovatív egyedek gyakorisága, míg időről-időre fluktuálóvá váló környezet esetén előnyös az innovatív vonalak fennmaradása. Vizsgálataimban részben ez utóbbi miatt éltem főleg a pozitív összefüggés predikcióval, mert a városi környezet bár bizonyos szempontból (pl. táplálékellátottság) stabilabb is lehet, de sok tényezőt tekintve fluktuálóbbs (pl. zajszint,

emberi zavarás) a természetes élőhelyekhez viszonyítva (Seress & Liker, 2015). Az innovatív viselkedés költségeinek vizsgálata jelentős érdeklődésre tarthat számot, és bár a doktori munkámban nem vizsgáltam, egy potenciálisan gyümölcsöző kutatási irányvonalat jelöl ki.

- Az 5. fejezet hipotézisei mind arra épülnek, hogy egy innovatív egyedet egy csoportosan élő fajnál a többi egyed vagy közvetlenül jobban kihasználhat (potyázás), vagy hosszú távon hátrányos számára az interakció (szociális tanulás sikeresebb, ha a közelében tartózkodnak, azonban minél többen tanulják meg az innovatív, új viselkedést, annak relatív előnye egyre kisebb lehet). Azaz, ezek a hipotézisek a társak előnyének oldaláról közelítik meg a kérdést, míg a fokális egyed számára hátrányt jelentenek ezek az interakciók. A szelekció azonban elsősorban a fokális egyed génkészletén nyilvánul meg (amennyiben a csoportban nincs jelentős beltenyésztettség). Felmerül a kérdés, hogy amennyiben ennyire nyilvánvaló (értsd, kísérletesen kimutatható) hátrányt várunk az innovációval kapcsolatban, reális-e feltételezni, hogy ezt túlszárnyalhatja az innovátor oldalán az előny? Az innovációt itt értelmezhetjük kooperációs dilemmaként: az innovátor kooperál, míg a társak ezt kihasználják. A csoport számára egyértelmű az innovátor nyújtotta előny, azonban kiterjedt elméleti és gyakorlati irodalom támasztja alá, hogy a csoport szinten jelentkező szelekció rendszerint jóval gyengébb, mint az egyed szinten jelentkező szelekció, így a csoportszelekciós magyarázat nem valószínű (speciális helyzetektől eltekintve) az innováció fennmaradására. Miért éri meg akkor az innováció, ha egy kevésbé innovatív egyedhez képest szociálisan hátrányba kerülhet a fokális egyed? (Lásd még La Fontaine és a „Mással kapartatja ki a gesztenyét” esete).

Az 5. fejezet két predikciója közül az egyik feltételezi, hogy a jobb problémamegoldó képességű egyedeket nagyobb mértékben támadják a csapattársaik. Ez esetben valóban elképzelhető lenne, hogy akkora hátrányt jelent ez az innovátor egyedeknek, hogy az innovativitásra hajlamosító tulajdonságok kisselektálódjanak a populációból. Ugyanakkor, ha feltételezzük, hogy a csoport számára hasznos az innovátor jelenléte, elképzelhető, hogy az innovátort túlzott mértékben kihasználó viselkedések szelektálódjanak ki. A másik predikció szerint a csapattársak közelebbi kapcsolatot ápolnak az innovatívabb egyedekkel, így viszont egy-egy innováció viszonylagos előnye a társak általi tanulás révén valóban csökkenhet. Az innovatív egyedek azonban rendszeresen innoválhatnak (azaz például rendre ők kezdenek el elsők között használni egy addig kiaknázatlan forrást), ezért összességében az innovativitás mégis előnnyel járhat az új forrásokhoz való első hozzáférések révén, illetve esetleges további előnyök által is (pl. a társak közelsége a szociális facilitáció révén az innováció nélküli forráskihasználás mellett az innováció segítségével megszerzett forrás kiaknázását is segítheti, vagy a szorosabb térbeli kapcsolatok a ragadozóellenes stratégia részeként az innovátor túlélését is segíthetik). Lehetséges tehát, hogy az innovatív viselkedés az erőforrások annival jobb kihasználását teszi lehetővé az adott egyed számára, ami túlszárnyalhatja a kizsákmányolásból eredő hátrányokat (azaz pl. több élelem megszerzését teszi lehetővé, mint amit a társak el tudnak venni az egyedtől), így összességében a csoport és az egyed szintű trade-off is az innovativitás fennmaradását szolgálja. Megjegyzendő továbbá, hogy az innovativitás evolúciójával kapcsolatban az egyik meghatározó elmélet (például O'Shea et al., 2017) szerint jellemzően a gyenge

kompetíciós képességű egyedek innoválnak. Így könnyen elképzelhető egy fordított oksági kapcsolat is, azaz nem az innovátor kihasználásának lehetősége indukálja az agresszív viselkedést, hanem a hierarchiában alacsonyabban álló egyedek kényszerülnek rá az innovativitásra az elegendő forrás birtoklásának érdekében. Ebben az esetben az innováció egy "best out of a bad job" megoldás, ami bizonyos egyedek (pl. gyenge kompetitorok) számára a fitness maximalizálását teszi lehetővé, de nem minden egyed számára megtérülő.

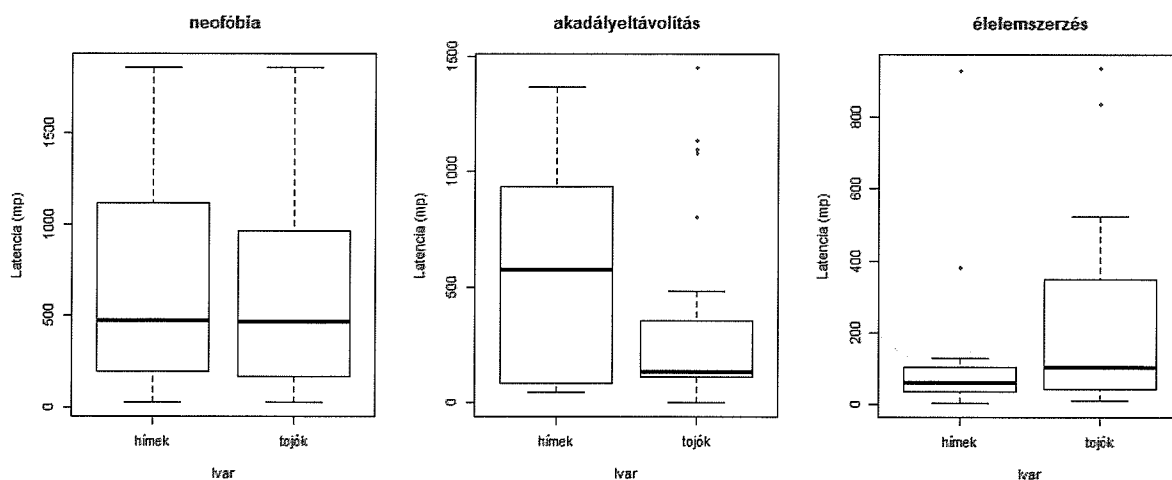
- A 6. fejezetben a mortalitás és a tartási körülmények kapcsolatánál nem kérdés, hogy a madarak stresszelve voltak, és ezen valószínűleg a kísérleti szempontok miatt alkalmazott vizuális szeparáció nem segített (a stresszre utal a külső ketrecekbe mozgatókor újra gyakoribbá váló mortalitás is). Ugyanakkor, amennyiben a nyolc, hirtelen gyűjtött madárcsoportból az utolsó háromnál változott a korábbi öthöz képest a tartási körülmény, úgy a tartási körülmény és az idő (az első befogástól eltelt napok száma) nem teljesen szétválasztható, átfedő hatások. Amennyiben ez részleges kollinearitást okoz a modellekben, úgy elképzelhető, hogy ami tartási körülményként, szignifikáns hatásként jelentkezik, az valójában a szezon hatása: a tél elmúltával a befogott egyedek jobban viselték a stresszt. A statisztikai leírás alapján backwards modell-szelekciót alkalmazott a szerző, így nem derül ki, hogy a fenti lehetséges összefüggésnek utánajárt-e. Szignifikáns-e a hatása a szezonnak (napok száma), ha csupán ez az egyedüli magyarázó változó? Miben különbözik egy olyan modell, amiben a szezont két értékkel (első fél, második fél) tesszük be egy olyan modellből, amiben csak a tartási körülmény van benne? Az értekezés 6.1. fejezetében foglalkozik a kérdéssel a szerző, azonban szerintem nem tűnik valószínűtlennek, hogy hirtelen változhat az időjárás, és ezzel a mortalitás a tél vége felé – erre nézve a meteorológiai adatok adhatnak némi támpontot (pl. hőmérséklet emelkedése, csapadék (hó) eltűnése stb). Az említett magyarázat a madarak belső mortalitásának megnyilvánulásával kapcsolatban ugyanakkor nem tűnik valószínűnek – sem a mintázatra (korai nagyobb mortalitás), sem a mindössze 8 hetes periódusra való tekintettel.

Egyetértek, hogy a 6. fejezetben statisztikailag nehezen szétválasztható a tartási körülmény és az idő hatása. Mivel azonban az eredeti vizsgálatot nem a tartási körülmény hatásainak tesztelésére terveztük, igyekeztem a lehetőségekhez mérten statisztikai módszerekkel elkülöníteni a két hatást. A tartási körülmény és az idő a modellekben nagy valószínűséggel okozhat multikollinearitást. Cox túlélés függvény alapján a dátum hatása egyedüli magyarázó változóként a modellben nem szignifikáns ($p=0.131$), a két időszakon belül sem (első öt csoport $p=0.362$, utolsó három csoport $p=0.998$; ld. 6.1 fejezet, 84. oldal első bekezdés). Amennyiben a szezon kétszintű faktorként kerülne a modellbe, az értelmezhetetlenné tenné az eredményeket, mert a szezon két kategóriája teljesen egybeesne a tartási körülmény két kategóriájával. A mortalitás összefüggését az időjárással érdemes lehet megfontolni, bár szinte bizonyos, hogy nem tudunk megfelelő meteorológiai adatokat szerezni az összes befogási helyszínre. Összefoglalva azt gondolom, hogy statisztikailag nem tudjuk egyértelműen bizonyítani, hogy a talált hatás független a szezonnak (dátum), illetve a meteorológiai viszonyok hatásától, ugyanakkor nehezen képzelhető el, hogy ezek hatása a mortalitásra egyik hétről a másikra olyan jelentős mértékben változzon, hogy a tapasztalt hatásért önmagában felelős legyen. Különösen valószínűtlennek tűnik, hogy a természetes mortalitás változása pontosan egybeessen a tartási körülmények megváltoztatásával.

Egyéb megjegyzések

- 44. oldal, 4.2.2 fejezet. A neofóbia tesztben mindkét szülő egyszerre történő tesztelése problémás, mivel miután az első (bátrabb) szülő legyőzte a neofóbiáját, a második szülő ezt megtapasztalhatja, vagy kommunikációjukon keresztül „behívhatja” a társa, azaz a két szülő tesztje nem biztos, hogy független. Ez még akkor is fennáll, ha egyébként statisztikailag nem mutatható ki összefüggés (Fig IV.1), mivel a statisztikai összefüggés hiányának számos egyéb oka is lehet (pl. eloszlások, mintaszámok). Volt-e szisztematikus ivari különbség (hímek vagy tojók hamarabb oldották-e meg a feladatot a megoldók között a táplálékszerzési feladatra gondolok, ahol voltak sikeres hím megoldók is)?

Az értekezésből sok exploratív, illetve post-hoc elemzés eredményét kihagytam. Sem neofóbiában (t-teszt, $t_{50} = 0.16976$, $p = 0.866$), sem a két problémamegoldási tesztben nem találtunk ivari különbséget a latenciákban a megoldó egyedek között (Cox modellben az ivar, mint egyedüli változó: akadályeltávolító teszt $p = 0.455$, élelemszerző teszt $p = 0.325$).



A válaszban hivatkozott irodalom:

Audet, J.-N., Ducatez, S. & Lefebvre, L. (2016) The Town Bird and the Country Bird: Problem Solving and Immunocompetence Vary with Urbanization. *Behavioral Ecology* 27, 637–644.

Griffin AS (2016) Innovativeness as an emergent property: a new alignment of comparative and experimental research on animal innovation. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 371:20150544.

Henke-von der Malsburg, J. & Fichtel, C. (2018) Are Generalists More Innovative than Specialists? A Comparison of Innovative Abilities in Two Wild Sympatric Mouse Lemur Species. *Royal Society Open Science* 5, 180480.

Lee, P. C. (2003) Innovation as a Behavioural Response to Environmental Challenges: A Cost and Benefit Approach. In *Animal innovation* (Reader, S. M., Laland, K. N., eds), pp. 3–35 Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.

O'Shea, W., Serrano-Davies, E. & Quinn, J. L. (2017) Do Personality and Innovativeness Influence Competitive Ability? An Experimental Test in the Great Tit. *Behavioral Ecology* 28, 1435–1444.

Seress, G. & Liker, A. (2015) Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zool Acad Sci Hungaricae* 61:373–408.

Sol, D., Griffin, A. S. & Bartomeus, I. (2012) Consumer and Motor Innovation in the Common Myna: The Role of Motivation and Emotional Responses. *Animal Behaviour* 83, 179–188.

Suárez-Rodríguez, M. & Garcia, M. (2014) There Is No Such a Thing as a Free Cigarette; Lining Nests with Discarded Butts Brings Short-Term Benefits, but Causes Toxic Damage. *Journal of Evolutionary Biology* 27, 2719–2726.

Suárez-Rodríguez, M., López-Rull, I. & Garcia, C. M. (2013) Incorporation of Cigarette Butts into Nests Reduces Nest Ectoparasite Load in Urban Birds: New Ingredients for an Old Recipe? *Biology Letters* 9, 9–12.

Tebich, S., Taborsky, M., Fessler, B. & Dvorak, M. (2002) The Ecology of Tool-Use in the Woodpecker Finch (*Carpodacus pallidus*). *Ecology Letters* 5, 656–664.

Tihany, 2020.07.25.



Preiszner Bálint