

37. OTDK Biológia Szekció

A széncinege (*Parus major*) emberekkel szembeni kockázatvállaló viselkedésének genetikai háttere

Készítette: Vig Eszter Aletta

Eötvös Loránd Tudományegyetem

Természettudományi Kar

Biológus MSc. II.

Témavezető: Dr. Pipoly Ivett

Pannon Egyetem, Természettudományi Központ

Budapest

2024

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	3
1.1. A kockázatvállalás jelenléte az állatokban	3
1.2. A kockázatvállalás és az élőhely közötti kapcsolat.....	3
1.3. D4-es típusú dopamin receptort kódoló gén (DRD4) és a kockázatvállalási viselkedés.	4
1.4. Célkitűzés	5
2. Módszerek.....	7
2.1. Vizsgált faj	7
2.2. Vizsgált terület.....	7
2.2.1 Budapesti grádiens:	7
2.2.2 Veszprémi grádiens:	7
2.3. Terepi adatgyűjtés.....	7
2.3.1. Fészekmonitoring	7
2.3.2 Emberi zavarás mérése a fészeknél.....	8
2.4. Genetikai vizsgálatok.....	9
2.5. Adatelemzés	10
3. Eredmények és megvitatásuk.....	13
3.1. Figyelő viselkedés különbsége a genotípusok között bemenetelkor.....	13
3.2. Figyelő viselkedés különbsége a genotípusok között kijövetelkor	15
4. Konklúzió	20
5. Összefoglalás	21
6. Szerzői Hozzájárulás.....	22
7. Köszönetnyilvánítás	22
8. Irodalomjegyzék.....	23

1. Bevezetés

1.1. A kockázatvállalás jelenléte az állatokban

A személyiség, ami alatt a különböző helyzetekben való reakciók következetességét értjük, meghatározza az egyed fizikai és szociális helyzetekben lévő kihívásaihoz való hozzáállását [1]–[3]. Az állatvilágban a kockázatvállalás, a bátorság és a felfedezésre való hajlam fontos személyiségjegyek. Kockázatvállalásnak hívhatunk minden olyan magatartást, aminek eredménye a haszon és költség arányát nézve bizonytalan [4]. A legtöbb kutatásban két főbb személyiségtípust különítettek el az állatokban, a gyors és lassú személyiséget [5]–[7]. Ez a két típus elkülönül az új élőhelyek felfedezésében, agresszióban és kockázatvállalásban [8]. A személyiség befolyásolhatja ragadozókra adott reakciót és az ezzel összefüggő túlélést [9], [10], a fitneszt [11], [12], az egyed étrendjét és lehetséges parazitáit [6], [7]. A személyiségtől függhet a párválasztás [13], [14] és az egyed rangja és kapcsolatai a szociális hálóban [15].

1.2. A kockázatvállalás és az élőhely közötti kapcsolat

Az emberi tevékenységek jelentős hatást gyakorolnak a környezetünkre [16]–[19]. Bár a környezet az emberek megjelenése előtt is igencsak változó volt, ezek a gyors és nagy kiterjedésű antropogén változások olyan környezeti feltételek elé állítják a fajokat, amellyel korábban még nem találkoztak. Tanulmányok rávilágítottak arra, hogy a viselkedés nagy hatással van arra, hogyan is tudnak alkalmazkodni az antropogén változásokhoz a fajok [20], [21]. Ez magyarázhatja azt is, hogy miért képesek egyes fajok túlélni, sőt egyes esetekben előnyt kovácsolni a megváltozott, urbanizálódott környezetből [22].

Az élőlény gyors alkalmazkodási képessége a nagy sebességgel változó urbanizált környezetben előnyös [23]. Az állatok három kulcsfontosságú módon reagálhatnak a környezeti változásokra: elvándorlás, alkalmazkodás a fenotípusos plaszticitáson keresztül, vagy alkalmazkodás genetikai változásokon keresztül. Az elvándorlás fizikai akadályok, az élőhelyek további leromlása és feldarabolódása miatt korlátozott [24]. Egy metaanalízisben kimutatták, hogy az antropogén tevékenységek által kiváltott fenotípusos változások általában nagyobbak, mint a természetes környezeti változásokkal kapcsolatosak és, hogy ezek a változások nagyrészt a fenotípusos plaszticitásnak köszönhetők, ez alapján tudjuk, hogy ez egy fontos módja az alkalmazkodásnak [25]. Bár nem gyors, de fontos adaptációs mechanizmus a

DNS szekvenciában bekövetkező genetikai változás. Mechanizmusa, hogy szelekciós nyomás hatására magasabb fitneszt elősegítő allélek terjednek majd el a következő generációban. Bár lassabban jön létre, mint a fenotípusos plaszticitás, de néhány generáció alatt kialakulhat, így befolyásoló erő az urbanizációhoz való alkalmazkodásban. Az is elképzelhető, hogy egyes tulajdonságok kialakulását mind a genetikai változás, mind a fenotípusos plaszticitás egyaránt befolyásolhatja.

Az élőhely-urbanizáció gyorsuló mértéke és egyre nagyobb térhódítása miatt a közelmúltban az urbanizációhoz való adaptív viselkedési jellegek vizsgálata, és mechanizmusainak feltárása egyre fontosabb kutatási irányvonallá vált. A biodiverzitás megőrzéséhez fontos megértenünk, hogy a vadon élő állatok hogyan és milyen ütemben tudnak alkalmazkodni ehhez a jelentős környezet átalakító tevékenységhez. Az urbanizált környezetben sikeres fajok fontos tulajdonsága az emberekkel szembeni kockázatvállalás, hiszen az állatok úgy reagálnak egy közeledő emberre, mint egy ragadozóra [26].

1.3. D4-es típusú dopamin receptort kódoló gén (DRD4) és a kockázatvállalási viselkedés

A DRD4 vagyis a D4-es típusú dopamin receptort kódoló gén gyakran vizsgált genom szakasz a kockázatvállaló viselkedéssel összefüggésben. A dopamin az állatvilágban szinte minden idegrendszerrel rendelkező taxonban jelen van, mint neurotranszmitter. Hatása sokoldalú: embereknél befolyásolja a mozgás koordinálását, a motiváció és jutalom-érzést, predikciót, függőség kialakulását és a szexuális viselkedést [27], [28].

Különböző fajokban már kimutatták a DRD4 kapcsolatát az újdonságkereséssel, aktivitással, impulzivitással, figyelmetlenséggel, a temperamentummal [29]–[32]. Madarakban a DRD4 polimorfizmus asszociálódik az aktivitással, agresszióval, bátorsággal, exploratív tevékenységekkel, kommunikációval, vonulási viselkedéssel, szülői és egyéb más szociális viselkedésekkel [33], [34].

Kutatásokból tudjuk, hogy a DRD4 gén polimorfizmusai és a kockázatvállalás között összefüggés van [35], [36], valamint az SNP554 polimorfizmus és az újdonságkerülés között is, így valószínű, hogy a DRD4 polimorfizmusok összefüggésbe hozhatók a félelmet vagy stresszt kiváltó viselkedések szabályozásával is [37].

A receptor a dopaminerg rendszer része. Nagyfokú polimorfizmus jellemző rá. A D4-es változatot kódoló gén emberben a 11-es kromoszómán található [38], ahol például a 3. exon 48 bázispárból álló hosszúság-polimorfizmusán 2-11 közötti ismétlés számú polimorfizmus lehetséges. Az emberiség 90%-a 2R, 4R vagy 7R polimorfizmussal rendelkezik [39].

A széncinegékre is nagyfokú polimorfizmus jellemző e téren. Korábbi, a széncinegét és azok kockázatvállalását kutató vizsgálat kimutatta, hogy eltérés van az urbán és természetes környezetben élő madarak DRD4 polimorfizmusai között, és ezek összefüggésben lehetnek a kockázatvállalással [34], [40]. A széncinegékben a DRD4-ben eddig 73 polimorfizmust találtak, 66 egy pontos nukleotid-polimorfizmust (SNP, single nucleotide polymorphism) és 7 inzerció-deléción (in-del) szakaszt (GenBank: DQ006801.1) [33]. Bár a DRD4-et több viselkedéssel összefüggésben kutatták már, olyan vizsgálat alig van, ami az emberrel szembeni kockázatvállalást és a DRD4 kapcsolatát mutatja [36].

1.4. Célkitűzés

A DRD4 génen belül öt genetikai markert vizsgálok. Kettő intron (ID7054, ID8489), kettő promóter régióban található (ID1213, ID15) és egy a 3. exonban elhelyezkedő (SNP830) polimorfizmus.

- Az ID7054 főleg humán vonalon vizsgált, 48 bázispáros ismétlődő szakasz. Humán vonalon a figyelemhiányos hiperaktivitás zavarral (ADHD) és agresszióval hozták összefüggésbe [41].
- Az ID8489 a DRD4 egy in-del szakasz, mely a génexpresszió szabályozásában fontos [33].
- Az ID1213 egy in-del szakasz, ahol az ismétlődés száma összefügg a széncinegék korai felfedező viselkedésével [33].
- Az ID15 szintén in-del szakasz 5' helyzetben a DRD4 gén transzkripciót indító promóter régiójában, ahol az enzimhasító helyen SNP található [33].
- Az SNP830 egy citozin-timin SNP, ami a széncinege populációk között eltérést mutat mind jelenlétben, mind az újdonságkereső viselkedésre való hatásban [33], [42], [43].

Vizsgálom, hogy az emberi zavarás tolerálásához történt-e genetikai alkalmazkodás, azaz, hogy a vizsgált genetikai markereken a különböző genotípusokkal rendelkező madarak különböznek-e az emberi zavarásra adott viselkedési válaszukban, és ez az élőhely

urbanizáltságának mértékével eltér-e. Ehhez mesterséges odútelepeken szaporodási időszakban monitorozott széncinege szülő egyedek emberi zavarás utáni fiókaetetési viselkedését vizsgálom.

A dolgozatban vizsgált kutatási kérdés: A tojó és hím madarak fiókák gondozása alatti viselkedése emberi zavarás (fészek megközelítése, odúban lévő fészekalj vizsgálata standardizált erősségű emberi hang lejátszással kiegészítve) után korrelál-e a genotípusukkal?

2. Módszerek

2.1. Vizsgált faj

A széncinege egy hazánkban is elterjedt generalista énekesmadár [44]. Odúban költő faj, mesterségesen készített odúkat is szívesen foglal el, a fiókanevelésben mindkét szülő részt vesz. A széncinegénél kis mértékű ivari dimorfizmus van színezetben, így akár videófelvétel alapján is elkülöníthető a két ivar [45]. Megfigyelték, hogy urbanizált környezetben mutatott viselkedésük eltérő, mint a természetes területeken, aminek köszönhetően sikeresen alkalmazkodhatott a városias élőhelyekhez [46]–[49]. Kockázatvállalása, agressziója és tanulékonyága is egy öröklődő tulajdonság [50], [51], alkalmazkodásuk sikerességének genetikai alapjai lehetnek, tehát az urbanizált környezetben élő széncinegék más genotípusokkal rendelkezhetnek egyes lókuszokon, mint a természetes élőhelyen megtalálható egyedek [52], [53], így rendkívül alkalmas modellállat a tervezett vizsgálatához.

2.2. Vizsgált terület

Jelen kutatást a HUN-REN-PE Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport végezte különböző mértékben urbanizált területeken monitorozott mesterséges költőodú telepeken, Magyarország területén, két urbanizációs grádiens mentén.

2.2.1 Budapesti grádiens: A fővárosban összesen 220 odúval dolgoztunk 5 helyszínen, ebből 4 városi (Vérmező, Városmajor, Tabán, Gesztenyés-kert) és 1 szuburbán (Ördög-orom).

2.2.2 Veszprémi grádiens: Veszprémben és környékén 370 odú van kihelyezve, ebből 1 városi (Veszprém), 1 szuburbán (Gulya domb és Laczkó forrás), valamint 2 természetes erdei (Szentgál, Vilmapusztá) élőhelyen.

2.3. Terepi adatgyűjtés

2.3.1. Fészekmonitoring

Jelen kutatáshoz a terepi adatgyűjtés 2021 költési időszakában történt. Az odúkat a költési időszak kezdetén 3-4 naponta, majd a tojások lerakása után 1-2 naponta ellenőriztük. Ez a beosztás lehetővé tette a fiókák kelésének pontos becslését. Az odúellenőrzés során a mesterséges odúkat leemeltük a fáról, majd a tetőt felnyitva feljegyeztük a benne lévő tojások

és fiókák számát, a szülők viselkedését (lásd alább). A költsék során minden jelöletlen szülőt megpróbáltunk megfogni odúcsapda segítségével, a fiókák 6-15 napos kora között. A csapdázott felnőtt egyedek három műanyag színes gyűrűt, valamint egy egyedi kóddal ellátott nagypozáta méretű alumíniumgyűrűt kaptak, lábanként 2-2 elrendezésben. A színek jól láthatók és leolvashatók távcső, vagy az odúra helyezett kamera segítségével, így a szülők akár megfogás nélkül is azonosíthatók. A befogáskor a szülő madaraktól a szárnyvénából kis mennyiségű, ca. 25 µl vért vettünk 96 %-os etanolt tartalmazó 1,5 ml-es Eppendorf-csövekbe, amiket a laboratóriumi vizsgálatokra használtunk fel.

2.3.2 Emberi zavarás mérése a fészeknél

Az emberi zavarás stimulus több zavarás-elemből állt: a fészek megközelítése, az odú levétele és kinyitása, valamint közben egy emberi beszédet tartalmazó hangfelvétel lejátszása. A teszt célja, hogy a szülők rövid emberi zavarással szembeni toleranciáját mérjük. A fészek megközelítése, az odú levétele és kinyitása a rendszeres fészekmonitoring része, az ellenőrzés során lejátszott standardizált hangerősségű, emberi beszéd célja pedig az volt, hogy a fészektől esetleges távolabb tartózkodó szülőmadarak nagyobb eséllyel észleljék a zavarást. A tesztet egy költés alatt háromszor végeztük el, a fiókanevelési időszakban egyenletesen elosztva, azaz a kikelés utáni 4-7, 8-10 és 9-12 nap között. A hangfájlt random választottuk ki egy 12 fájlt tartalmazó repertoárból, egy fészkelésnél egy hangfájl csak egyszer szerepelt. A hangzavarás bizonyítottan befolyásolja a madarak viselkedését [54]. Ez a zavarás 3 percig tartott, ez idő alatt a megfigyelő ellenőrizte a fészket és elhelyezett egy kisméretű kamerát (GoPro Inc. vagy SJCAM Technology Co.) a költési időszak előtt felszerelt tartóba. Mivel a kameratartó még költési időszak előtt felkerült, így a madarak az odú elfoglalása alatt hozzászoknak a jelenlétéhez és a kamera behelyezése már nem zavarja meg őket [55]. A beszéd hangereje kb. 80 dB volt, ami elég nagy ahhoz, hogy a madarak akkor is meghallják, ha távolabb mentek a territóriumtól. A videófelvétel kezdete után 30 perccel a megfigyelő visszatért és begyűjtötte a kamerát. Ha egy szülő madár az odúban tartózkodott az odúellenőrzéskor, akkor nem kezdtük meg az emberi zavarás tesztet.

A videófelvételeket a költési időszak befejeztével elemeztük. Feljegyeztük az odúk azonosítóját, a szülőmadarak gyűrűkombinációjának kódját, valamint az odúba történő belépéseket és kijöveleteket. A be- és kimenetel közben mutatott figyelő viselkedést minden szülőegyed első három érkezését és első három távozását vizsgálva jegyeztük fel. Ha a szülők a videófelvétel készítésekor nem rendelkeztek egyedi gyűrűkombinációval, akkor a színezeti különbségek alapján különítettük el a hím és tojó egyedet. A videófelvételeket két független

személy értékelt, random elosztva a vizsgálatba vont odúkat a helyszínek között, úgy, hogy adott odú összes videója (1-3) azonos elemző személyhez került. Összesen 357 videófelvételt elemeztünk, 133 fészkelésről.

2.4. Genetikai vizsgálatok

A DNS-t az Állatorvostudományi Egyetemen a Konzerváció-Genetikai Kutatócsoport laboratóriumában izoláltam. A DNS izolálást E.Z.N.A.® Tissue DNA Kit (Omega Biotek) izoláló kittel történt, amely elvégzése során követtem a gyártó által megadott utasításokat.

A DRD4 génben lévő ötféle polimorfizmus vizsgálata a Semmelweis Egyetem Orvosi Vegytani, Molekuláris Biológiai és Patobiokémiai Intézetének laboratóriumában történt. Az elemzett génszakaszokhoz szükséges primereket már megjelent, a színcinegék viselkedését és a genotípusok összefüggését vizsgáló cikkekből választottuk ki (1.táblázat). Egyedül az „ID7054” jelű primer esetén módosítottuk a nukleotid sorrendet, hogy specifikusabb kötődést érjünk el.

1.táblázat: A vizsgálat során használt DRD4 markerek összesítő táblázata. A markerek neve megegyezik azzal a névvel, amivel az eredeti hivatkozásban közölték. A szekvenciánál a forward primert félkövér betűtípussal jelöltük. A T_A hőmérséklet az adott primer optimális tapadási hőmérsékletét jelenti. A közölt fragment méretek az RFLP módszer esetén mindig a hasítás utáni méretet jelentik. „1x” jelenti a rövid és „2x” jelenti a hosszú allélváltozatot. Az SNP830 esetén „C” citozint, „T” timint jelöl a vizsgált nukleotid pozícióban.

Marker neve	Referencia a primerhez	Primer szekvencia (F, R)	T_A (°C)	Restrikciós enzim	Fragmentek mérete (bp)
ID7054	Mueller et al. 2013 módosításokkal (89)	ACCAGAATGGGC TGACTTAGAA CTATAAACCCCTTC CCTTTCCCCA	60	-	1x: 427 2x: 475
ID8489	Mueller et al. 2013 (89)	GGGTTTGTACCT GGGTGAGA ACCTGGAAATGTT GGCTCTG	58	-	1x: ~220 2x: 200
ID1213	Mueller et al. 2013 (89)	TCACATCTGGGC TGAGGTTT GCAGGATGCACTT CAAAAGG	58	AluI	1x: 112+143 2x: 261
ID15	Fidler et al. 2007 (65)	CCTCTGGAAGCA GAATTTGAGGA GCCCCAAAGTTCC CTTACTCTT	58	HpyCH4 V	1x: 254 2x: 269
SNP830 (C/T)	Fidler et al. 2007(65)	AAGCTGAGAGGC TGCATCTATGG GTTGATCTTGCC CGCTTGTG	62	Nae I	C: 105+117 T: 222

2.5. Adatelemzés

Az elemzéshez a fészkelésekről készült videó felvételek adatait használtam. Minden odúnál próbáltunk három felvételt készíteni, azonban előfordult, hogy a fészkalj pusztulása vagy a kamera meghibásodása miatt ennél kevesebb értékelhető felvétel állt rendelkezésre a fészkelésről. Minden szülőegységnek csak egy fészkelése került az elemzésbe, illetve csak olyan szülő madarak kerültek az elemzésbe, amelyeknek mind az öt vizsgált markeren ismert volt a genotípusa. Kizártam az elemzésből azokat a szülőket, melyek valószínűleg nem vettek részt a

fiókanevelésben. Az urbanizáció mértékének számszerűsítéséhez minden vizsgálatba vont fészkelés odújának 100 m sugarú környezetére urbanizációs indexet számoltam, publikált módszer szerint [56].

A statisztikai próbákat R szoftverkörnyezetben végeztem [57]. A szülő madarak odúba bemenetelkor és kijövetelkor mutatott figyelő viselkedésének elemzéséhez általánosított lineáris kevert modelleket (General Linear Mixed-effect Models, GLMM) használtam, binomiális hibataggal az „lme4” R csomag [58] glmer függvényével. A modellekhez olyan adatstruktúrát használtam, melyben egy rekord az adott egyednek egy videóban egy figyelési viselkedése, külön változó a figyelés bemenetkor és kijövetelkor. Így összesen 159 szülőegyedről 1077 rekordnyi adat állt rendelkezésre az elemzéshez, összesen 105 fészkelésből (2. táblázat). A figyelési viselkedést bináris változóként (0 = egyből bemegy az odúba / kijön az odúból, 1 = vár / nézelődik > 1 s-t bemenetel / kijövetel előtt) használtam, függő változóként a modellekben. A magyarázó változók az egyes genetikai markerek (5 db, mindegyik 3-szintű faktor típusú változó), az urbanizációs index, mint folytonos változó, a genetikai markerek interakciója az urbanizációs index-szel, az ivar és az ivar interakciója az egyes genetikai markerekkel, valamint a két vizsgálati helyet elkülönítő változó (Veszprém vagy Budapest, kétszintű faktor változó) voltak. A random hatások a fészkalj, az egyed, valamint a videofelvétel azonosítói voltak egymásba ágyazva, mert az egyes fészkeléseken belül a szülők egymástól nem függetlenek, az egyedeknek több megfigyelése egymástól nem független, illetve egy egyednek azonos videón mért viselkedése sem független. Külön modellt építettem a bemenetelkori és kijövetelkori figyelési viselkedés, mint függő változók elemzéséhez. A modellben a multikollinearitás vizsgálatához megnéztem a variancia inflációs faktor (VIF) értékeket a „car” csomag [59] vif függvényét használva, minden modellemben $2 > VIF$ értékeket kaptam, ami alapján nincs számottevő multikollinearitás [60]. A modellben szereplő változók hatását 3-as típusú ANOVA tábla alapján értékeltem, szignifikancia szintnek minden esetben $p < 0,05$ határt alkalmaztam.

Amennyiben szignifikáns genotípus hatást, vagy genotípus-interakciós hatást találtam a viselkedés változók vizsgálatánál, ahhoz, hogy el tudjam különíteni melyik genotípus hogyan befolyásolja a vizsgált viselkedést, a viselkedés és urbanizáció kapcsolatot, vagy a viselkedés különbözőségeit az ivarok között, post-hoc összehasonlítást végeztem lineáris kontraszt becslések segítségével, melyhez az „emmeans” csomag [61] emmeans, emtrends és contrast függvényeit használtam. Ezekben az összehasonlításokban páronként összevettem az egyes genotípusok különbségeit a viselkedés és az urbanizáció mértékének kapcsolata, illetve a

viselkedés egyes ivarokban talált különbözőségei között. A többszörös összehasonlítások miatt a p-érték korrekciót false discovery rate (FDR) módszerrel végeztem.

2. táblázat Egyes genotípusok és a vizsgálat során kimutatott mintaelemszámaik

Grádiens	Budapest			Veszprém		
Genotípus	1_1	1_2	2_2	1_1	1_2	2_2
ID1213	2	12	75	2	21	67
ID15	14	51	24	6	35	50
ID7054	60	27	4	39	48	10
ID8489	26	16	49	38	20	38
Genotípus	CC	CT	TT	CC	CT	TT
SNP830	40	44	10	38	44	14

3. Eredmények és megvitatásuk

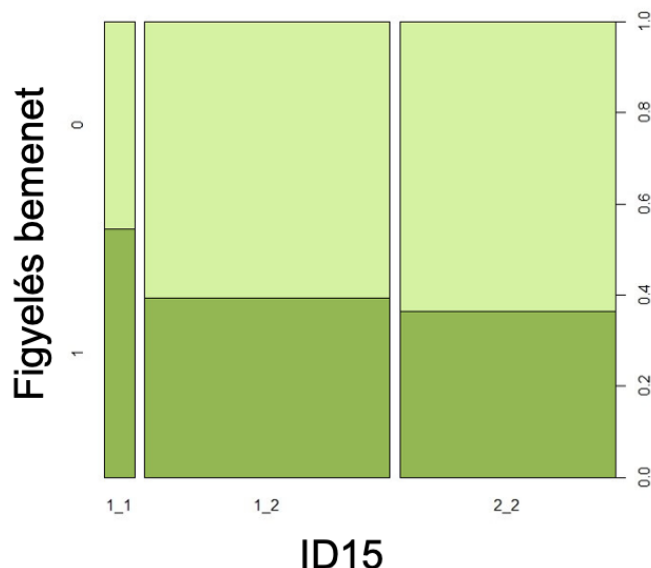
3.1. Figyelő viselkedés különbsége a genotípusok között bemenetelkor

A széncinege szülők emberi zavarás utáni figyelő viselkedése esetén a bemenetelkori figyelő viselkedésnél a kezdeti teljes modellben egyik vizsgált változónál sem találtunk szignifikáns hatást (3. táblázat A) rész). A végső szelektált modellünk a bemenetkori figyelő viselkedés esetén az ID15 markert tartalmazza (3. táblázat B) rész). A post-hoc összehasonlítások szerint (3. táblázat C) rész) az 1_1 genotípusú madarak szignifikánsan gyakrabban lassabbak bemenetelnél, mint az 2_2 genotípusúak (1. ábra). Érdeemes megjegyezni, hogy az 1_1 genotípus a legritkább ezen a génszakaszon. Marginálisan nem-szignifikáns ($0.05 < p < 0.1$) különbség mutatkozik az 1_1 és 1_2 genotípusú egyedek között is, szintén azért, mert az 1_1 genotípusú egyedek inkább lassabbak bemenetelkor, míg az 1_2 genotípusúak között több az egyből odúba menő egyed. A nézegetés, várakozás odúba bemenés előtt lehet annak a jele, hogy az egyed felderíti a potenciális veszélyforrást, például az azt megelőzően a fészekodút manipuláló embereket. Az ID15 esetén mutatott hatások, azért fontosak, mert korábbi kutatásokban az SNP830-al való interakcióban vizsgálták, változatos összefüggéseket mutatott [33], [42]. Jelen vizsgálatunkban az körvonalazódik ki, hogy az ID15 génszakasz variabilitása önmagában is hatással lehet a széncinegék kockázatvállalására.

3. táblázat: A széncinege szülők odúba bemenetkori figyelő viselkedés elemzésének eredményei. A) a teljes, legbővebb modell, B) a szűkített, kiléptetési szelekció utáni modell, és C) post-hoc lineáris kontraszt összehasonlítás az ID15 marker genotípusai között. A) és B) esetben 3-as típusú ANOVA táblával C) esetben a genotípus csoportok hatásának összehasonlítását logit skáláról visszatranszformált kontraszt becslésekkel, többszörös összehasonlításokra FDR korrekcióval számolt p-értékekkel bemutattva. Itt az odds ratio, azaz esélyhányados azt mutatja meg, hogy hányszor nagyobb eséllyel lesz lassabb bemenetelnél az elsőként jelölt genotípusú egyed, mint a másodikként jelölt genotípusú. A szignifikáns ($p < 0.05$) eredmények félkövér jelöléssel kiemelve.

A) Teljes modell			
	df	χ^2	p-érték
ID7054	2	2.024	0.364
Urbanizációs index	1	0.010	0.752
ID8489	2	0.330	0.848
ID1213	2	0.483	0.785
ID15	2	2.753	0.253
SNP830	2	1.646	0.439
Grádiens	1	0.085	0.771
Urbanizációs index:ID7054	2	3.611	0.164
Urbanizációs index:ID8489	2	1.56	0.459
Urbanizációs index:ID1213	2	1.177	0.962
Urbanizációs index:ID15	2	0.748	0.688
Urbanizációs index:SNP830	2	0.285	0.867
B) Szűkített modell			
ID15	2	7.881	0.019
C) Genotípus csoportok közötti különbségek (lineáris kontrasztok)			
	odds ratio	SE	p-érték
1_1 vs. 1_2	2.66	1.282	0.062
1_1 vs. 2_2	3.68	1.759	0.019
1_2 vs. 2_2	1.38	0.336	0.185

Befelé figyelés pontok eloszlása az ID15 marker genotípusai között



1. ábra: A széncinege szülők odúba bemenetelkori figyelő viselkedése (0= egyből bemegy, 1=várok, nézeget bemenés előtt) az ID15 marker genotípusainál. Egy adatpont egy odúba bemenetelt reprezentál. N= 108 rekord 1_1, 666 rekord 1_2 és 576 rekord 2_2 genotípushoz.

3.2. Figyelő viselkedés különbsége a genotípusok között kijövetelkor

A kijövetelkori figyelő viselkedés esetén a teljes modellben az ivar interakciója az ID8489 marker genotípusaival, az urbanizáció mértékének interakciója az SNP830 marker genotípusaival, valamint a két vizsgálati helyszínt elkülönítő gradiens változó bizonyult szignifikáns hatásúnak (4. táblázat A) rész), itt a budapesti vizsgálati helyszínen nagyobb arányban figyeltünk meg gyors, várakozás nélkül kijövő egyedeket a veszprémi helyszínhez képest. A kijövetelkori figyelő viselkedés végső, szűkített modelljénél ezek a hatások is megmaradtak, valamint az ID15 és ID1213 genotípusok is a modellben maradtak (4. táblázat B) rész). A post-hoc összehasonlításokat (4. táblázat C) rész) az egyes markerekre és interakciós tagokra a szűkített modellből számoltam, azaz az egyes összehasonlítások kontrollálnak a többi, szignifikáns hatású változóra is.

A post-hoc összehasonlítások alapján az ID15 marker esetében az 1_1 genotípusú egyedek szignifikánsabban gyorsabbak kijövetelkor, mint az 1_2 és 2_2 genotípusú egyedek,

valamint az 1_2 és 2_2 genotípusú egyedek is szignifikánsan különböznek, a heterozigóta 1_2 egyedek lassabbak kijövetelnél (2. ábra bal panel). Érdeemes megjegyezni, hogy az ID15 génszakaszon az 1_1 genotípus viselkedése be- és kimenetkor eltérő, míg bemenetnél lassabb, kijövetelkor gyorsabb a többi genotípusnál. Elképzelhető azonban, hogy a gyorsaság odúba be- és kimenetkor más jelent, azaz, ha utóbbi esetben a gyors egyedek igyekeznek elmenekülni az odútól vagy annak feltűnő bejáratától, ahol potenciális veszélyforrás (emberi zavarás) van jelen, akkor értelmezhető úgy, hogy az 1_1 genotípusú egyedek a legkevésbé kockázattűrők, ami egybeesik a bemenetkor mutatott viselkedéssel. Érdeemes lenne tovább vizsgálni, hogy a különböző polimorfizmusok milyen hatásmechanizmust fejtenek ki a génexpresszióra, például lehetséges-e, hogy ugyanaz a receptor molekula másképpen vesz részt a kétféle viselkedés (bátor vagy félős) szabályozásában.

Az ID1213 marker esetében az 1_1 genotípusú egyedek szignifikánsan lassabban jönnek ki az odúból, mint az 1_2 és 2_2 genotípusú egyedek, azaz nagyobb arányban vannak köztük, amelyek kijövetelkor többet várnak, figyelnek (2. ábra jobb panel). Meg kell azonban jegyezni, hogy az ID1213 esetében az 1_1 genotípus elég ritka a másik két genotípushoz képest. Az interakciós hatások esetében SNP830 markeren talált genotípusok kapcsolata a kijövetelkori figyelő viselkedéssel változó az urbanizáció mértékével. A CT genotípusú egyedek szignifikánsan különbözően viselkednek mind a CC, mind a TT genotípusúaktól, mert az alacsony urbanizáltságú területeken jönnek ki gyorsabban, a magasabb urbanizáltságú helyeken lassabban, míg a másik két genotípus esetében ilyen eltérés az urbanizáció mértékével nem látszik (3. táblázat C) rész). Ez részben eltér az eddig látott eredményektől, hisz korábban azt találták, hogy az SNP830 esetén a T allél felelős a kockázattűrő viselkedésért [33], és nem láttunk a T allél domináló jellegére utaló jeleket. Ez szintén utalhat az előbb említett különbségre a be- és kimenetelkori gyorsaság értelmezésében, azaz míg befelé inkább bátorságra, kifelé inkább félősségre utalhat a viselkedés.

A kijövetelkori figyelő viselkedés és az ID8489 génszakaszon talált genotípusok kapcsolata különbözik az ivarok között, a hímek esetében az 1_2 és 2_2 genotípusú egyedek között mutatkozik szignifikáns eltérés, az 1_2 genotípusú egyedek szignifikánsan gyakrabban jönnek ki gyorsan az odúból, mint a 2_2 genotípusú egyedek. A tojók esetében az 1_1 genotípusú egyedek különböznek a 2_2 genotípusú egyedektől, előbbiek gyakrabban jönnek ki gyorsan az odúból.

4. táblázat: A széncinege szülők odúból kijövetelkori figyelő viselkedés elemzésének eredményei. A táblázatot az érthetőség kedvéért három altáblázatra bontottuk (lásd alább). A szignifikáns ($p < 0.05$) eredmények félkövér jelöléssel kiemelve.

4. Táblázat A) A teljes modell 3-as típusú ANOVA táblával

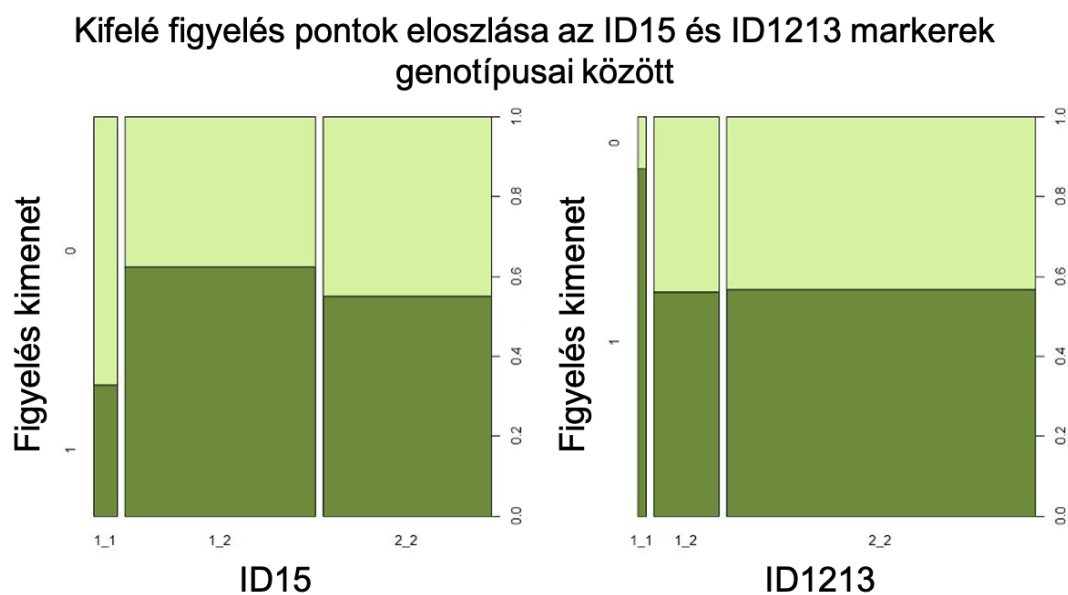
A) Teljes Modell			
	df	χ^2	p-érték
ID7054	2	5.4188	0.067
Urbanizációs index	1	0.0027	0.958
Ivar	1	0.1257	0.723
ID8489	2	1.4336	0.488
ID1213	2	1.3010	0.522
ID15	2	4.7880	0.091
SNP830	2	2.3843	0.304
Grádiens	1	14.1401	< 0.001
Urbanizációs index:ID7054	2	4.1130	0.128
Ivar:ID7054	2	3.1525	0.207
Urbanizációs index:ID8489	2	4.1289	0.127
Ivar:ID8489	2	11.4066	0.003
Urbanizációs index:ID1213	2	3.0941	0.213
Ivar:ID1213	2	0.0616	0.970
Urbanizációs index:ID15	2	3.5491	0.170
Ivar:ID15	2	0.9059	0.636
Urbanizációs index:SNP830	2	12.8249	0.002
Ivar:SNP830	2	4.0663	0.131

4. Táblázat B) A szűkített modell 3-as típusú ANOVA táblával

B) Szűkített modell			
Urbanizációs index	1	0.0082	0.928
Ivar	1	0.0027	0.958
ID8489	2	2.8609	0.239
ID1213	2	7.0009	0.030
ID15	2	17.5224	< 0.001
SNP830	2	2.0822	0.353
Grádiens	1	12.7927	< 0.001
Urbanizációs index:ID8489	2	4.2820	0.118
Ivar:ID8489	2	7.5153	0.023
Urbanizációs index:SNP830	2	15.5504	< 0.001

4. Táblázat C) Genotípus csoportok közötti különbségek (lineáris kontrasztok), logit skáláról visszatranszformált kontraszt becslésekkel, többszörös összehasonlításokra FDR korrekcióval számolt p-értékekkel bemutatva. Az odds ratio, azaz esélyhányados azt mutatja meg, hogy hányszor nagyobb eséllyel lesz lassabb kijövetelkor az elsőként jelölt genotípusú egyed, mint a másodikként jelölt genotípusú.

C) Genotípus csoportok közötti különbségek (lineáris kontrasztok)			
	odds ratio	SE	p-érték
ID15 marker			
1 1 vs. 1 2	0.101	0.058	< 0.001
1 1 vs. 2 2	0.187	0.107	0.005
1 2 vs. 2 2	1.851	0.502	0.023
ID1213 marker			
1 1 vs. 1 2	13.651	13.493	0.017
1 1 vs. 2 2	10.894	10.302	0.017
1 2 vs. 2 2	0.798	0.261	0.491
ID8489:ivar hatás különbségek			
Hímek			
1 1 vs. 1 2	2.646	1.260	0.062
1 1 vs. 2 2	0.580	0.216	0.143
1 2 vs. 2 2	0.219	0.107	0.006
Tojók			
1 1 vs. 1 2	0.425	0.203	0.109
1 1 vs. 2 2	0.254	0.104	0.002
1 2 vs. 2 2	0.597	0.258	0.233
SNP830:urbanizáció mértéke közti hatás különbségei			
	becslés	SE	p-érték
CC vs. CT	-0.068	0.018	< 0.001
CC vs. TT	0.007	0.027	0.779
CT vs. TT	0.076	0.029	0.012



2. ábra: A széncinegék kijövetelkori figyelő viselkedése az ID15 (bal panel) és az ID1213 (jobb panel) markerek genotípusainak függvényében. A kijövetelkori figyelő viselkedés 0 (= egyből kijön) és 1 (kijövetelkor várakozik, nézeget) értéket vehet fel. Egy adatpont egy odúból kijövetelt reprezentál.

Eredményeink azt mutatják, hogy több marker is befolyással lehet a széncinegék kockázatvállalására. Ebből felmerül az a magyarázat, hogy a széncinegék kockázatvállaló viselkedését több marker hangolja össze, így ezek hatását érdemes együttesen, pontosabban is vizsgálni.

4. Konklúzió

Kutatásunk rávilágít, hogy a DRD4 gén madaraknál fontos szerepet játszhat nemcsak a kockázatvállalás és felfedezés, hanem az emberi jelenlét tolerálásában is, a városi környezethez való genetikai alkalmazkodás egyik fontos genomi szakasza lehet. Vizsgálatunk után azt látjuk, hogy lehetnek összefüggések a genotípusok és az emberrel szembeni viselkedés, kockázatvállalás között. A kutatás során használt több genetikai marker is ígéretesnek tűnik az emberi zavaráshoz való genetikai alkalmazkodás vizsgálatához. Pontosabb és biztosabb eredményekhez azonban további elemzéseket lenne szükséges készíteni, nagyobb mintaelemszámmal, ezáltal nagyobb és biztosabb statisztikai erővel, hogy a ritka genotípusok kiegyenlítetlenségének befolyását kizárhassuk. A vizsgált figyelő viselkedés egy terepen relatíve egyszerűen gyűjthető adat és előnye, hogy mivel a fiókákat mindkét szülő eteti, így itt a hím és tojó szülő viselkedését is vizsgálatba lehet vonni. Összességében vizsgálatunk eredményei felhasználhatók a módszerek továbbfejlesztésére és további kutatások tervezésére. Ugyancsak fontos lenne annak megértése, hogy az egyes markerek polimorfizmusai milyen változásokat okoznak a DRD4 receptor fehérje expressziójában vagy működésében, ami magyarázhatja a viselkedésben okozott fenti különbségeket.

5. Összefoglalás

Az emberi zavaráshoz való adaptáció egy összetett mechanizmus, amiben fontos szerepet játszhat a genetikai alkalmazkodás, ami kutatások szerint megjelenik az urbanizált állat-populációkban. Ha ezeket a változásokat szabályozó génszakaszokat azonosítjuk, teljesebb képet kaphatunk a hatásmechanizmusokról is. Vizsgálatunk során a D4-es típusú dopamin receptort kódoló gén (DRD4), a kockázatvállalással összefüggésbe hozott agyi receptor gén kapcsolatát néztük széncinegék (*Parus major*) ember jelenlétében mutatott viselkedésével fiókanevelés során, két urbanizációs grádiens mentén. A DRD4 öt szakaszán lévő genotípusokat hasonlítottuk össze 159 széncinege szülő emberrel szemben mutatott kockázat-vállalásával. Eredményeinkben a szülő madarak zavarás utáni figyelő viselkedése több vizsgált markerrel is kapcsolatot mutatott. A legerősebb összefüggéseket az ID15, az ID1213 markereken és az SNP830 urbanizációval való kapcsolata között kaptuk. Eredményeink megmutatják, hogy egyes markerek akár önmagukban is hatással lehetnek a kockázatvállalásra, de több marker együttes hatása is alakíthatja a viselkedést. A bemutatott emberrel szembeni kockázatvállaló viselkedés-elemek jól indikálják a kockázatvállalás mértékét, a vizsgált markerek közül több ígéretesnek tűnik az emberi zavaráshoz való genetikai változások vizsgálatához. Pontosabb eredmények érdekében azonban érdemes a vizsgálat folytatása nagyobb minta-elemszámmal, hogy a ritka genotípusok hatásáról is erősebb képet kaphassunk.

6. Szerzői Hozzájárulás

A dolgozat készítése során részt vettem a 2021-es terepi munkában, ahol odúkat ellenőriztem, viselkedéstesztet hajtottam végre és odúcsapdáztam a terepi kollégák segítségével.

A 2021 évi terepi adatokat digitalizáltam, ez az összes odú egész költési szezon során felvett adatait tartalmazta, majd a videófelvevételek felét ($n=177$) elemeztem.

A labormunka során DNS-t izoláltam a 2021 szezonban gyűjtött vérmintákból ($n=170$), majd részt vettem a PCR és a gélelektroforézis kivitelezésében is.

A vizsgálat végén kiválogattam a dolgozatba kerülő madarak adatait és ezekkel a szükséges statisztikai elemzéseket és az eredmények értékelését elvégeztem.

“Ezúton nyilatkozom, hogy TDK konferencián korábban nem értem el helyezést. Ha a jelen BTDK Konferencia előtt másik TDK konferencián helyezést érek el, arról a BTDK szervezőit még a konferencia előtt értesítem, a nyertes pályamunkát eljuttatom hozzájuk.”

7. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom mindennek előtt témavezetőmnek Dr. Pipoly Ivettnek, hogy lehetővé tette dolgozatom megírását, valamint a rengeteg szakmai és technikai tanácsért. Folyamatos biztatásáért nagyon hálás vagyok. Köszönöm Dr. Liker Andrásnak a sok észrevételt, segítséget és a lehetőséget a kutatócsoport munkájába való becsatlakozáshoz. Köszönet illeti Dr. Cikkelyné Ágh Nórárt az laborfeladatokban való folytonos segítségéért és tanításaiért. Köszönöm a munkáját Dr. Rónai Zsoltnak és csapatának. Hálás vagyok továbbá a HUN-REN-PE Evolúciós Ökológiai Kutatócsoportban dolgozóknak és mindenkinek, aki a terepi adatgyűjtésben részt vett. Végül köszönöm a páromnak és családomnak, az állandó biztatást és rengeteg segítséget.

8. Irodalomjegyzék

- [1] S. Gosling, 'From mice to men: What can we learn about personality from animal research?', *Psychol Bull*, vol. 127, pp. 45–86, Feb. 2001, doi: 10.1037//0033-2909.127.1.45.
- [2] S. Dall, A. Houston, and J. McNamara, 'The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective', *Ecol Lett*, vol. 7, pp. 734–739, Aug. 2004, doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x.
- [3] S. Budaev, "'Personality" in the Guppy (*Poecilia reticulata*): A Correlational Study of Exploratory Behavior and Social Tendency', *J Comp Psychol*, vol. 111, pp. 399–411, Dec. 1997, doi: 10.1037/0735-7036.111.4.399.
- [4] R. M. Trimpop, *The Psychology of Risk Taking Behavior*, 1st ed. 1994.
- [5] C. Carere, P. J. Drent, L. Privitera, J. M. Koolhaas, and T. G. G. Groothuis, 'Personalities in great tits, *Parus major*: Stability and consistency', *Anim Behav*, vol. 70, no. 4, 2005, doi: 10.1016/j.anbehav.2005.01.003.
- [6] K. Coleman and D. S. Wilson, 'Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: Individual differences are context-specific', *Anim Behav*, vol. 56, no. 4, 1998, doi: 10.1006/anbe.1998.0852.
- [7] D. S. Wilson, K. Coleman, A. B. Clark, and L. Biederman, 'Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): an ecological study of a psychological trait', *J Comp Psychol*, vol. 107, no. 3, 1993, doi: 10.1037/0735-7036.107.3.250.
- [8] C. Marchetti and P. J. Drent, 'Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits', *Anim Behav*, vol. 60, no. 1, 2000, doi: 10.1006/anbe.2000.1443.
- [9] O. Lapiedra, T. W. Schoener, M. Leal, J. B. Losos, and J. J. Kolbe, 'Predator-driven natural selection on risk-taking behavior in anole lizards', *Science (1979)*, vol. 360, no. 6392, 2018, doi: 10.1126/science.aap9289.
- [10] L. A. Dugatkin, 'Tendency to inspect predators predicts mortality risk in the guppy (*Poecilia reticulata*)', *Behavioral Ecology*, vol. 3, no. 2, 1992, doi: 10.1093/beheco/3.2.124.
- [11] C. Both, N. J. Dingemanse, P. J. Drent, and J. M. Tinbergen, 'Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success', *Journal of Animal Ecology*, vol. 74, no. 4, 2005, doi: 10.1111/j.1365-2656.2005.00962.x.

- [12] B. Smith and D. Blumstein, 'Fitness consequences of personality: A meta-analysis', *Behavioral Ecology*, vol. 19, pp. 448–455, Mar. 2008, doi: 10.1093/beheco/arm144.
- [13] J. G. J. Godin and L. A. Dugatkin, 'Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*', *Proc Natl Acad Sci U S A*, vol. 93, no. 19, 1996, doi: 10.1073/pnas.93.19.10262.
- [14] L. A. Dugatkin and J. G. J. Godin, 'Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*)', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 249, no. 1325, 1992, doi: 10.1098/rspb.1992.0101.
- [15] L. Snijders, M. Naguib, and K. Van Oers, 'Dominance rank and boldness predict social attraction in great tits', *Behavioral Ecology*, vol. 28, no. 2, 2017, doi: 10.1093/beheco/arw158.
- [16] P. M. Vitousek, H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo, 'Human domination of Earth's ecosystems', *Science (1979)*, vol. 277, no. 5325, 1997, doi: 10.1126/science.277.5325.494.
- [17] C. Parmesan and G. Yohe, 'A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems', *Nature*, vol. 421, no. 6918, 2003, doi: 10.1038/nature01286.
- [18] E. Shochat, S. Lerman, and E. Fernández-Juricic, 'Birds in Urban Ecosystems: Population Dynamics, Community Structure, Biodiversity, and Conservation', 2015. doi: 10.2134/agronmonogr55.c4.
- [19] E. Shochat, P. S. Warren, S. H. Faeth, N. E. McIntyre, and D. Hope, 'From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology', *Trends Ecol Evol*, vol. 21, no. 4, 2006, doi: 10.1016/j.tree.2005.11.019.
- [20] U. Tuomainen and U. Candolin, 'Behavioural responses to human-induced environmental change', *Biological Reviews*, vol. 86, no. 3, 2011, doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00164.x.
- [21] B. B. M. Wong and U. Candolin, 'Behavioral responses to changing environments', *Behavioral Ecology*, vol. 26, no. 3. 2015. doi: 10.1093/beheco/aru183.
- [22] A. Sih, M. C. O. Ferrari, and D. J. Harris, 'Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change', *Evol Appl*, vol. 4, no. 2, 2011, doi: 10.1111/j.1752-4571.2010.00166.x.
- [23] A. S. Griffin, K. Netto, and C. Peneaux, 'Neophilia, innovation and learning in an urbanized world: a critical evaluation of mixed findings', *Current Opinion in Behavioral Sciences*, vol. 16. 2017. doi: 10.1016/j.cobeha.2017.01.004.
- [24] R. P. Cincotta, J. Wisniewski, and R. Engelman, 'Human population in the biodiversity hotspots', *Nature*, vol. 404, no. 6781, 2000, doi: 10.1038/35010105.

- [25] A. P. Hendry, T. J. Farrugia, and M. T. Kinnison, 'Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations', *Mol Ecol*, vol. 17, no. 1, 2008, doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03428.x.
- [26] A. Frid and L. Dill, 'Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk', *Ecology and Society*, vol. 6, no. 1, 2002, doi: 10.5751/es-00404-060111.
- [27] I. Z. Ben Zion *et al.*, 'Polymorphisms in the dopamine D4 receptor gene (DRD4) contribute to individual differences in human sexual behavior: desire, arousal and sexual function', *Mol Psychiatry*, vol. 11, no. 8, pp. 782–786, 2006, doi: 10.1038/sj.mp.4001832.
- [28] D. T. A. Eisenberg *et al.*, 'Polymorphisms in the Dopamine D4 and D2 Receptor Genes and Reproductive and Sexual Behaviors', *Evolutionary Psychology*, vol. 5, no. 4, p. 147470490700500400, 2007, doi: 10.1177/147470490700500402.
- [29] J. N. Bailey, S. E. Breidenthal, M. J. Jorgensen, J. T. McCracken, and L. A. Fairbanks, 'The association of DRD4 and novelty seeking is found in a nonhuman primate model', *Psychiatr Genet*, vol. 17, no. 1, 2007, doi: 10.1097/YPG.0b013e32801140f2.
- [30] M. Wan *et al.*, 'DRD4 and TH gene polymorphisms are associated with activity, impulsivity and inattention in Siberian Husky dogs', *Anim Genet*, vol. 44, no. 6, 2013, doi: 10.1111/age.12058.
- [31] Y. Momozawa, Y. Takeuchi, R. Kusunose, T. Kikusui, and Y. Mori, 'Association between equine temperament and polymorphisms in dopamine D4 receptor gene', *Mammalian Genome*, vol. 16, no. 7, 2005, doi: 10.1007/s00335-005-0021-3.
- [32] Y. Hori *et al.*, 'Breed differences in dopamine receptor D4 gene (DRD4) in horses', *J Equine Sci*, vol. 24, no. 3, 2013, doi: 10.1294/jes.24.31.
- [33] A. E. Fidler, K. Van Oers, P. J. Drent, S. Kuhn, J. C. Mueller, and B. Kempenaers, 'Drd4 gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 274, no. 1619, 2007, doi: 10.1098/rspb.2007.0337.
- [34] S. Riyahi, M. Björklund, F. Mateos-Gonzalez, and J. C. Senar, 'Personality and urbanization: behavioural traits and DRD4 SNP830 polymorphisms in great tits in Barcelona city', *J Ethol*, vol. 35, no. 1, 2017, doi: 10.1007/s10164-016-0496-2.
- [35] J. C. Mueller *et al.*, 'Behaviour-related DRD4 polymorphisms in invasive bird populations', *Mol Ecol*, vol. 23, no. 11, 2014, doi: 10.1111/mec.12763.
- [36] W. van Dongen, R. Robinson, M. Weston, R. Mulder, and P.-J. Guay, 'Variation at the DRD4 locus is associated with wariness and local site selection in urban black swans', *BMC Evol Biol*, vol. 15, Dec. 2015, doi: 10.1186/s12862-015-0533-8.

- [37] L. Z. Garamszegi *et al.*, ‘The relationship between DRD4 polymorphisms and phenotypic correlations of behaviors in the collared flycatcher’, *Ecol Evol*, vol. 4, no. 8, 2014, doi: 10.1002/ece3.1041.
- [38] J. Gelernter, J. L. Kennedy, H. H. M. van Tol, O. Civelli, and K. K. Kidd, ‘The D4 dopamine receptor (DRD4) maps to distal 11p close to HRAS’, *Genomics*, vol. 13, no. 1, 1992, doi: 10.1016/0888-7543(92)90222-E.
- [39] E. Wang *et al.*, ‘The Genetic Architecture of Selection at the Human Dopamine Receptor D4 (DRD4) Gene Locus’, *Am J Hum Genet*, vol. 74, no. 5, 2004, doi: 10.1086/420854.
- [40] K. Timm, V. Tilgar, and P. Saag, ‘DRD4 gene polymorphism in great tits: gender-specific association with behavioural variation in the wild’, *Behav Ecol Sociobiol*, vol. 69, no. 5, 2015, doi: 10.1007/s00265-015-1887-z.
- [41] D. Turic, J. Swanson, and E. Sonuga-Barke, ‘DRD4 and DAT1 in ADHD: Functional neurobiology to pharmacogenetics’, *Pharmacogenomics and Personalized Medicine*, vol. 3, no. 1. 2010. doi: 10.2147/pgpm.s6800.
- [42] P. Korsten *et al.*, ‘Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits: A test across four wild populations’, *Mol Ecol*, vol. 19, no. 4, 2010, doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04518.x.
- [43] A. Fidler, ‘Personality-Associated Genetic Variation in Birds and Its Possible Significance for Avian Evolution, Conservation, and Welfare’, 2011. doi: 10.1007/978-4-431-53892-9_13.
- [44] Szép T., Csörgő T., Halmos G., Lovászi P., Nagy K., and Schmidt A., *Magyarország madáratlasza*. Agrárminisztérium, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, 2021.
- [45] K. Mullarney, L. Svensson, and D. Zetterström, *Madárhatározó - Európa és Magyarország legátfogóbb terepi határozója*. 2018.
- [46] A. Charmantier, V. Demeyrier, M. Lambrechts, S. Perret, and A. Grégoire, ‘Urbanization is associated with divergence in pace-of-life in great tits’, *Front Ecol Evol*, vol. 5, no. MAY, 2017, doi: 10.3389/fevo.2017.00053.
- [47] B. Preiszner *et al.*, ‘Problem-solving performance and reproductive success of great tits in urban and forest habitats’, *Anim Cogn*, vol. 20, no. 1, 2017, doi: 10.1007/s10071-016-1008-z.
- [48] E. Vincze *et al.*, ‘Great tits take greater risk toward humans and sparrowhawks in urban habitats than in forests’, *Ethology*, vol. 125, no. 10, 2019, doi: 10.1111/eth.12922.

- [49] E. Vincze *et al.*, ‘Consistency and plasticity of risk-taking behaviour towards humans at the nest in urban and forest great tits, *Parus major*’, *Anim Behav*, vol. 179, pp. 161–172, 2021, doi: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.06.032>.
- [50] P. J. Drent, K. Van Oers, and A. J. Van Noordwijk, ‘Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*)’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 270, no. 1510, 2003, doi: 10.1098/rspb.2002.2168.
- [51] K. Van Oers, P. J. Drent, P. De Goede, and A. J. Van Noordwijk, ‘Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities’, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 271, no. 1534, 2004, doi: 10.1098/rspb.2003.2518.
- [52] S. Riyahi, M. Sánchez-Delgado, F. Calafell, D. Monk, and J. C. Senar, ‘Combined epigenetic and intraspecific variation of the DRD4 and SERT genes influence novelty seeking behavior in great tit *Parus major*’, *Epigenetics*, vol. 10, no. 6, 2015, doi: 10.1080/15592294.2015.1046027.
- [53] P. Salmón *et al.*, ‘Continent-wide genomic signatures of adaptation to urbanisation in a songbird across Europe’, *Nat Commun*, vol. 12, no. 1, 2021, doi: 10.1038/s41467-021-23027-w.
- [54] R. N. Abbey-Lee, A. Kaiser, A. Mouchet, and N. J. Dingemanse, ‘Immediate and carry-over effects of perceived predation risk on communication behavior in wild birds’, *Behavioral Ecology*, vol. 27, no. 3, 2016, doi: 10.1093/beheco/arv210.
- [55] G. Seress *et al.*, ‘Effects of capture and video-recording on the behavior and breeding success of Great Tits in urban and forest habitats’, *J Field Ornithol*, vol. 88, no. 3, 2017, doi: 10.1111/jofo.12205.
- [56] M. Corsini, E. M. Schöll, I. Di Lecce, M. Chatelain, A. Dubiec, and M. Szulkin, ‘Growing in the city: Urban evolutionary ecology of avian growth rates’, *Evol Appl*, vol. 14, no. 1, 2021, doi: 10.1111/eva.13081.
- [57] R. C. Team, ‘R: A language and environment for statistical computing v. 3.6. 1 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2019)’, *Sci Rep*, vol. 11, 2021.
- [58] D. Bates, M. Mächler, B. M. Bolker, and S. C. Walker, ‘Fitting linear mixed-effects models using lme4’, *J Stat Softw*, vol. 67, no. 1, 2015, doi: 10.18637/jss.v067.i01.
- [59] J. Fox and S. Weisberg, ‘An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition’, *Thousand Oaks CA: Sage.*, no. September 2012, 2019.
- [60] M. H. Graham, ‘Confronting multicollinearity in ecological multiple regression’, *Ecology*, vol. 84, no. 11, 2003, doi: 10.1890/02-3114.

- [61] R. Lenth, H. Singmann, J. Love, P. Buerkner, and M. Herve, ‘Emmeans: Estiamted marginal means, aka least-squares means’, *R package version 1.1*. 2018.