

XXXI. OTDK Biológia Szekció

Környezeti tényezők szerepe a kooperatív költés evolúciójában madaraknál

Készítette: ifj. **Nagy Jenő**

Biológus MSc II. évfolyam

Viselkedésökológiai Kutatócsoport

Debreceni Egyetem



Témavezető: **Dr. Tökölyi Jácint**

Viselkedésökológiai Kutatócsoport

Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék

Debreceni Egyetem



2013. január 7.

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék.....	2.
Összefoglalás	3.
I. Bevezető	3.
II. Anyag és módszer.....	7.
II.1. Adatgyűjtés.....	7.
II.2. Statisztikai elemzés	7.
III. Eredmények	8.
III.1. Kooperatív költési rendszer, életmenet jellegek és klíma.....	8.
III.2. Kooperatív költési rendszer, promiszkuitás, életmenet jellegek és klíma.....	10.
IV. Diskusszió	11.
IV.1. Kooperatív költési rendszer, életmenet jellegek és klíma	11.
IV.2. Kooperatív költési rendszer, promiszkuitás, életmenet jellegek és klíma.....	12.
V. Köszönetnyilvánítás	14.
Irodalomjegyzék.....	14.
Függelék	16.
Nyilatkozat.....	19.

Környezeti tényezők szerepe a kooperatív költés evolúciójában madaraknál

Összefoglalás. Jelen vizsgálatban olyan kérdésre kerestem választ, hogy vajon milyen tényezők befolyásolhatják a kooperatív költési rendszer jelenlétét egy adott környezetben és a páron kívüli kapcsolatok hogyan változtatják meg ezeket az összefüggéseket. Az irodalomban fellelhető korábbi tanulmányok nyomán feltételezhetjük, hogy a páron kívüli kapcsolatok, kooperatív költési rendszerek és környezet között fennálló összefüggések egyik legfontosabb pillére a környezet befolyásoló hatása, mely a promiszkuitást és a kooperatív költési rendszert esetleg egymástól függetlenül is meghatározhatja. Ebben a tanulmányban a kooperatív költési rendszer (továbbiakban, kooperációként, ilyen értelemben szerepelhet) két kategóriában lett definiálva: 1) jellemző-e a segítő (kooperatív), 2) segítő nem jellemző a fajra (nem kooperatív). A több mint 9000 madárfajra gyűjtött életmenet és klimatikus adatok felhasználásával próbáltam a kérdésekre választ kapni. A 4125 madárfajjal történő vizsgálat a kooperatív költési rendszer megjelenését befolyásoló tényezők között a fészekalj méretét, az elterjedési területen mért átlagos hőmérsékletet, a testtömeget és a vonulást mutatta a legfontosabb tényezőknek. Ellenben a 193 fajos filogenetikai elemzés esetében a kooperatív költés, életmenet jellemzők és a klíma kapcsolata mellett a promiszkuitás jelenlétének hatását is elemeztem. Ebben az esetben a klimatikus tényezők fontossága mellett a kooperáció jelenlétében alacsonyabb promiszkuitás szint adódott.

I. Bevezető

Kooperáció a madarak költési rendszerében, az a jelenség, mikor a tényleges szülőpáron kívül segítő egyedek is részt vesznek egy fészekalj felnevelésében. Sok példa megfigyelhető arra, mikor egy költőpár előző fészekaljából származó fiókák nem költenek, hanem a szülők territóriumán maradnak segíteni; vagy amikor egy hím vagy nőstény, költő státuszt oszt meg más egyedekkel (kooperatív poligámia) egy szociális csoporton belül (Hatchwell és Komdeur 2000). A segítségnyújtás a költésben, az utódok etetésében, a fészek,

illetve territórium védelmében is megnyilvánulhat, hisz a segítségnyújtók gyakran a segített pár rokonai (Hatchwell és Komdeur 2000).

Számos hipotézis létezik, melyek megpróbálták feltárni a kooperáció fontosságát, illetve a segítségnyújtás kialakulásának evolúciós hátterét. Néhány intraspecifikus tanulmány erősen támogatja az „ökológiai korlátok hipotézisét” (the ecological constraints hypothesis, továbbiakban: ECH). A kooperatív költés igen elterjedt a következő családokban: *Pomatostomidae*, *Maluridae*, *Crotophaginae* (Arnold & Owens 1998). Például a lazúr tündérmadár (*Malurus cyaneus*) esetében Pruett-Jones és Lewis (1990) azt találta, hogy az élőhely és a társ elérhetősége igen fontos korlátok. A kokárdás harkály (*Picoides borealis*) esetében is hasonló eredményeket kaptak (Walters 1991; Walters és mtsai 1992). Azonban ahhoz, hogy átfogó képet kaphassunk a kooperatív költési rendszer kialakulásáról, először meg kell vizsgálnunk azt a kérdést, hogy bizonyos fajok vagy leszármazási ágak esetén miért alakulhatott ki, míg másoknál nem (Koenig és mtsai 1992; Hatchwell és Komdeur 2000). Ebből a szempontból az ECH kevésbé volt eredményes. A kooperatív költés mindösszesen a madárfajok 3.2%-nál ismert jelenség (308 fajnál 9672-ből; Arnold és Owens 1998; Hatchwell és Komdeur 2000). Épp olyan fontos megkérdeznünk azt, egy faj miért nem kooperatív, mint az, hogy miért igen. Számos interspecifikus kutatás próbálta azonosítani azokat a közös tényezőket, melyek elősegíthették a kooperáció kialakulását bizonyos fajoknál, míg másoknál nem. Ezek az összehasonlítások a kooperatív költés, élőhely telítettség, élőhely jellegzetességek közötti kapcsolatok meglétére utalnak, de a kooperatív viselkedés evolúciós hátterét, kialakulását nem magyarázzák (Hatchwell és Komdeur 2000). Az már régebb óta bizonyos, hogy földrajzi mintázatok figyelhetőek meg a kooperatív költés elterjedésében. Sarki, illetve északi régiókban kevesebb kooperatív faj él, gyakoriságuk sokkal magasabb a trópusi területeken. (Jetz és Rubenstein 2011). Ausztráliai madárfajok esetében (Ford és mtsai 1988) kimutatták, hogy a segítségnyújtás sokkal általánosabb olyan rovar fogyasztó fajok esetében, ahol az aszezonális élőhelyeken stabil rovarpopuláció figyelhető meg az év folyamán, ellenben a nem-kooperatív fajok szezonális környezetben élnek. Ez az eredmény azonban ellentmond annak a feltételezésnek, miszerint egy szezonális környezetben magasabb szintű kooperációt várnánk, a táplálék elérhetőségének instabilitása miatt. Ford és mtsai (1988) eredményeivel szemben, DuPlessis és mtsai (1995) azt találták, hogy Dél-Afrikában a kooperatív költés szezonális környezettel áll kapcsolatban. Minden esetre az bizonyosnak látszik, hogy a kooperáció földrajzi mintázatai nagyban függenek a környezet változatosságától. Változatos klimatikus nichek (a hőmérséklet és csapadék variabilitásával és szezonálisával) több kooperatív fajt jósolnak egy meghatározott területen (Jetz és

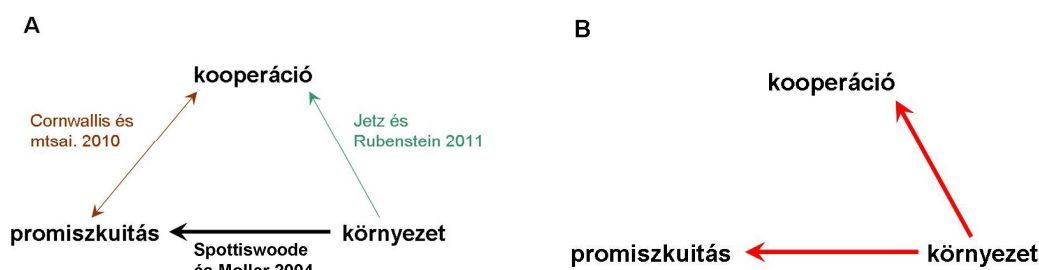
Rubenstein 2011). Egy kevésbé megjósolható tulajdonságokkal rendelkező területen (pl.: szavannák) nagyobb számú kooperatív fajt várnánk, mint egy stabilabb környezetben. (lásd például: Rubenstein és Lovette 2007; Jetz és Rubenstein 2011).

A fent említett tanulmányok az ECH vizsgálatában nem igazán mutatták meg a segítségnyújtáson alapuló viselkedés evolúciós eredetét. Ezzel ellentétben az „életmenet hipotézis” (life history hypothesis, továbbiakban: LHH) tesztelése során, egy összehasonlító vizsgálatban (182 faj, 139 család), Arnold és Owens (1998) a következőket találták: (1) kooperatív költés számos családban korlátozott; (2) a kooperatív költés szintje összefüggésben áll az alacsony felnőtt mortalitással és a kis fészekalj mérettel; (3) az alacsony felnőtt mortalitás megnövekedett helyhűtlenséggel áll kapcsolatban; (4) a kooperatív költés gyakorisága egy családon belül, alacsony időszakos halálozással korrelál. Ezek az eredmények azt támasztják alá, hogy a legtöbb kooperatív madárfaj a trópusi és szubtrópusi területeken (Ausztrália, Afrika, Dél-Amerika) figyelhető meg, mert a stabil klíma, alacsony populációs turnover és lecsökkent diszperzió szaturált környezethez vezet (Hatchell és Komdeur 2000).

A legnagyobb különbség az ECH és LHH között, hogy az LHH szerint, az általános kooperatív költés azokon a leszármazási vonalakon alakultak ki, ahol megfelelő életmenet jellegek biztosítottak voltak. Ezzel szemben az ECH azt feltételezi, hogy bármelyik faj lehet kooperatív, amennyiben a megfelelő környezeti feltételek biztosítottak (Hatchwell és Komdeur 2000).

Egy másik jelenség, mely szoros kapcsolatban állhat a költési rendszerekkel, a promiszkuitás (páron kívüli kapcsolatok). Gerinceseknél, a segítségnyújtás gyakran nem rokonok között is megfigyelhető; és a promiszkuitás mértéke itt a legmagasabb. Cornwallis és mtsai (2010) azt állapították meg, hogy a kooperatív költés kapcsolatban áll a promiszkuitással, még hozzá a segítségnyújtás gyakoribb alacsonyabb szintű promiszkuitás mellett (267 madárfaj filogenetikai elemzése). Ezekkel az eredményekkel szemben Leggett és mtsai (2011), azt találták, hogy a segítségnyújtás megjósolt mértéke a promiszkuitás mértékének növekedésével emelkedik. A promiszkuitás hatása a kooperáció jelenlétére sokkal összetettebb lehet, mint elméleti érvek alapján (Leggett és mtsai 2011). A maradás és segítségnyújtás csökkenti annak az esélyét, hogy egy testvér, aki szintén marad segíteni, megörökölheti a szülők territóriumát, másfelől viszont az alacsony szintű promiszkuitás valóban kedvez a kooperációnak, hisz a testvérek segítése csökkenti a versengést (Leggett és mtsai 2011).

Spottiswoode és Moller (2004) a kooperatív költés földrajzi mintázatához hasonlóan, a páron kívüli kapcsolatok mértékével kapcsolatban, a különböző szélességi körökön költő madárfajoknál találtak összefüggéseket. Tehát a környezet befolyásoló hatása a promiszkuitás szintjét is meghatározza. Magasabb szélességeken a madarak hajlamosabbak a költés szinkronizálására, mely összefüggést mutat a promiszkuitás magasabb mértékével. A vonulást meghatározó tényezők (pl.: távolság, érkezési idő) pedig erősen meghatározzák a promiszkuitás szintjét különböző szélességeken (Spottiswoode és Moller 2004).



I. ábra. (A) Az irodalmi adatok alapján feltételezett kapcsolatok. (B) Egy lehetséges elképzelés a tényleges kapcsolatrendszeréről.

Összefoglalva a fentieket, az életmenet jellemzők, klímahatások és a kooperáció kialakulása közötti kapcsolatrendszer nem teljesen világos. Ezt a képet még tovább bonyolítja a promiszkuitás jelensége. Céлом ebben a vizsgálatban az volt, hogy felderítsem, milyen kapcsolat áll fenn az életmenet jellemzők, különböző klimatikus tényezők és a kooperáció jelenléte között, illetve a promiszkuitás mértékének van-e valamilyen hatása a segítségnyújtásra.. Ha valóban fennáll az az összefüggés, miszerint azokon az evolúciós vonalakon alakul ki gyakrabban a kooperatív költés, ahol alacsonyabb a promiszkuitás szintje (Cornwallis és mtsai 2010), tehát a segítségnyújtás gyakoribb olyan fészkekben, ahol alacsonyabb a páron kívüli fiókák száma; illetve a kooperatív költés földrajzi mintázata egybeesik azon területek elhelyezkedésével, ahol a környezet csapadék szempontjából változatosabbnak bizonyul (Jetz és Rubenstein 2011), úgy a kooperáció és a klimatikus hatások között is fennáll egyfajta kapcsolat; akkor érdemes lehet megvizsgálni azt a kérdést, hogy valóban megfigyelhetők-e a fentebb említett jelenségek közötti ilyen jellegű összefüggések, vagy esetleg a környezet lehet az a kulcstényező (Spottiswoode és Moller 2004), mely a segítségnyújtást és a promiszkuitás mértékét, esetleg, egymástól függetlenül határozza meg egy adott területen (I. ábra).

II. Anyag és módszer

II.1. Adatgyűjtés

Vizsgálatomban két nagy kérdésre kerestem a választ, melyhez különböző elemzéseket alkalmaztam. Az elemzések elvégzéséhez számos forrást felhasználva gyűjtöttem adatokat a lehető legtöbb madárfajra (9110 faj). A kooperatív költési rendszerre vonatkozó adatok Jetz és Rubenstein (2011) kiegészítő táblázatából származnak. Testtömeg adatok a CRC Handbook of Avian Body Masses (Dunning 2008) második kiadásából származnak. Az átlagos, hímekre vonatkoztatott testtömegeket használtam fel elemzéseim során. A BirdLife (<http://www.birdlife.org/datazone/home>) digitalizált térképeit felhasználva kiszámoltam a fajra jellemző vonulási értéket, vagyis egy adott faj esetében elterjedési területének hány százalékán vonul. Ezeken felül, a térképeket felhasználva, klimatikus adatokra is végeztem számításokat (hőmérséklet és csapadék átlaga, szórása, varianciája) a Climatic Research Unit (http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.UEA/.CRU/.TS3p1/.dataset_documentation.html) adatbázisában szereplő adatokat használva. Az átlagos fészekalj méret Jetz és mtsai (2008) munkájából kerültek be az adatsoromba. A promiszkuitási adatok Cornwallis és mtsai (2010) közléséből származnak.

II.2. Statisztikai elemzések

Az elemzéseket R programozási környezetben végeztem (R Development Core Team 2008). A függő változó mindkét elemzésben a kooperáció volt. Binárisan kódoltam, aszerint, hogy megfigyelték-e annál a fajnál a segítő egyedek jelenlétét a fészkekben (kooperatív) vagy nem jellemző ez a viselkedés a fajra (nem kooperatív).

A kooperációt meghatározó életmenet jellemzők és klimatikus hatások vizsgálatára használt adatsorban 4125 fajról voltak teljes körű adataim. Ebben az esetben egy kevert, lineáris modellt alkalmaztam (lme4 csomag R-ben; Bates és mtsai 2012). Random faktorként a „csoport”, „klád” és „faunabirodalom” változókat használtam. A „csoport” és „klád” változók a rokonsági kapcsolatok kontrollja végett kerültek be a random faktorok közé, míg a „faunabirodalom” változót azért használtam, mert az azonos régióból származó mintapontok sem lehetnek teljes mértékben függetlenek egymástól, mivel hasonló környezeti feltételek tartoznak hozzájuk. Ennél az adatsornál modellszelekcióval próbáltam megállapítani az egyes

változók fontosságát (MuMIn csomag R-ben; Barton 2012). A modellszelekció úgy működik, hogy az általunk elkészített teljes modellben levő összes változó minden lehetséges kombinációjával elvégzi a számításokat.

A legalább 15 kooperatív fajt tartalmazó kládok esetében egy általánosított lineáris modell segítségével elemeztem, hogy az egyes családok esetében mennyire térnek el a segítségnyújtást befolyásoló életmenet jellegek és klimatikus hatások.

A második adatsorban az életmenet jellemzők és klímátényezők mellett a promiszkuitást is elemeztem 193 fajjal. Ebben az esetben egy Bayes-i filogenetikai, többváltozós, kevert modellt használtam (MCMCglmm csomag R-ben, Hadfield és Nakagawa 2010). Ez a modell azért jó, mert felépítésében kontrollálni lehet egy törzsfára (az általam használt törzsfát lásd a Függelékben), figyelembe véve a leszármazási kapcsolatokat, miszerint a fajok nem teljes mértékben függetlenek egymástól. A modellben 110000 generációt használtam (első 10000 „burn-in”).

III. Eredmények

III.1. Kooperatív költési rendszer, életmenet jellegek és klíma

A kooperációt meghatározó életmenet jellegek és klimatikus hatások vizsgálata során a modellszelekcióval 1120, a fix változók különböző kombinációit tartalmazó modell készült. Az I. táblázat foglalja össze a kapott eredményeket és a hozzájuk tartozó értékeket.

I. táblázat. (A) A modellszelekció első 5 modellje. Modell: a modell sorszáma, Változók: a modellben szereplő változók, DIC: Deviance Information Criterion. Minél kisebb a DIC érték annál erősebb a modellünk. (B) Az egyes változókra, illetve interakciókra kapott fontossági értékek a modellszelekció alapján. (C) A vizsgált változók becsült paraméter-értékei a modellszelekció első modellje alapján.

A

Modell	Változók	DIC
4096	testtömeg, fészekalj méret, vonulás, átlagos csapadék, csapadék szórása, csapadék szezonálisitása, átlagos hőmérséklet, hőmérséklet szórása, hőmérséklet szezonálisitása, interakció 1*, interakció 2**, interakció 3***	1956.2344
3840	testtömeg, fészekalj méret, vonulás, átlagos csapadék, csapadék szórása, csapadék szezonálisitása, átlagos hőmérséklet, hőmérséklet szórása, interakció 1*, interakció 2**, interakció 3***	1956.2370

3584	testtömeg, fészekalj méret, vonulás, átlagos csapadék, csapadék szórása, csapadék szezonálisitása, átlagos hőmérséklet, hőmérséklet szórása, hőmérséklet szezonálisitása, interakció 2**, interakció 3***	1956.2572
3328	testtömeg, fészekalj méret, vonulás, átlagos csapadék, csapadék szórása, csapadék szezonálisitása, átlagos hőmérséklet, hőmérséklet szórása, interakció 2**, interakció 3***	1956.2590
3072	testtömeg, fészekalj méret, vonulás, átlagos csapadék, csapadék szórása, csapadék szezonálisitása, átlagos hőmérséklet, hőmérséklet szórása, hőmérséklet szezonálisitása, interakció 1*, interakció 3***	1956.4694

* átlagos hőmérséklet és átlagos csapadék interakciója

** átlagos hőmérséklet és a csapadék szórásának interakciója

*** átlagos hőmérséklet és a csapadék szezonálisitásának interakciója

B	
Változó	Fontosság
Testtömeg	0.9904
Fészekalj méret	0.9999
Vonulás	0.9760
Átlagos csapadék	0.8743
Csapadék szórása	0.8682
Csapadék szezonálisitása	0.8486
Átlagos hőmérséklet	0.9992
Hőmérséklet szórása	0.8966
Hőmérséklet szezonálisitása	0.5353
Interakció 1 (átlagos hőmérséklet - átlagos csapadék)	0.4850
Interakció 2 (átlagos hőmérséklet – csapadék szórása)	0.4826
Interakció 3 (átlagos hőmérséklet – csapadék szezonálisitása)	0.6916

Aa – a legfontosabb tényezők

C	
	Becsült paraméter-érték
Testtömeg	-0.27
Fészekalj méret	-0.31
Vonulás	1.31
Átlagos csapadék	0.61
Csapadék szórása	0.14
Csapadék szezonálisitása	-0.29
Átlagos hőmérséklet	-0.11
Hőmérséklet szórása	-0.80
Hőmérséklet szezonálisitása	<0.001
Interakció 1 (átlagos hőmérséklet - átlagos csapadék)	-0.01
Interakció 2 (átlagos hőmérséklet – csapadék szórása)	0.11
Interakció 3 (átlagos hőmérséklet – csapadék szezonálisitása)	0.02

Az eredmények alapján elkülöníthetjük egymástól az egyes változókat, fontosságukat tekintve (I. B táblázat). A testtömeg, fészekalj méret, vonulás, átlagos hőmérséklet (>0.97) nagyon jelentősek; a közepesnél nagyobb fontossággal bírnak az átlagos csapadék, csapadék szórása, csapadék szezonálisága, hőmérséklet szórása és a harmadik interakció ($0.69 < x < 0.9$) változók; az első és második interakciónak, illetve a hőmérséklet szezonáliságának közepes értékek adódtak ($0.48 < x < 0.54$).

A családszintű elemzés során a következő eredményeket kaptam. Az ausztrálposzáta-félék (*Acanthizidae*) családjában az átlagos hőmérséklet ($p=0.0376$), illetve az átlaghőmérséklet és a csapadék szezonálisága közötti interakció ($p=0.0454$) mutatkozott befolyásoló tényezőként. A pergőlégykapó-féléknél (*Platysteiridae*) és a bokorgébicsfélék (*Malaconotidae*) családjában a testtömeg ($p=0.0286$) és a fészekalj mérete ($p<0.001$) mutatott szignifikáns kapcsolatot. A varjúféléknél (*Corvidae*) és gébicsféléknél (*Laniidae*) az átlagos hőmérséklet ($p=0.183$) és az átlaghőmérséklet illetve átlagos csapadék mennyisége közötti interakció ($p=0.0143$) volt szignifikáns eltérés. A tukánféléknél (*Ramphastidae*) a kooperatív költés előfordulását elsősorban a testtömeg ($p=0.0379$), a fészekalj mérete ($p=0.0215$), a hőmérséklet szórása ($p=0.0464$), a csapadék szórása ($p=0.0156$), valamint az átlagos csapadék mennyisége ($p=0.001$) befolyásolja. A timália-féléknél (*Timalidae*) viszont a testtömeg ($p=0.001$) mellett a hőmérséklet átlaga ($p=0.003$) és a csapadék átlaga ($p=0.004$) volt szignifikáns.

III.2. Kooperatív költési rendszer, promiszkuitás, életmenet jellegek és klíma

Ebben az esetben egy Bayes-i filogenetikai, többváltozós, kevert modell elemezte a kooperáció jelenlétét vagy hiányát, speciális változóként tartalmazva a fajokra jellemző promiszkuitás mértékét. Eredményeimet a II. táblázat foglalja össze.

II. táblázat. (A) A teljes modell redukciójából kapott utolsó modell változói és a hozzá tartozó értékek. (B) A minimálisan megfelelő modell.

A		
	Becsült paraméter-érték	p
Promiszkuitás	1.65	0.016
Vonulás	96.09	0.060
Átlagos hőmérséklet	-5.62	0.006
Átlagos csapadék	151.16	0.020

B		
	Becsült paraméter-érték	p
Promiszkuitás	1.69	0.018
Átlagos hőmérséklet	-7.82	<0.001
Átlagos csapadék	148.76	0.006

A minimálisan megfelelő modellben a promiszkuitás, átlagos hőmérséklet és átlagos csapadék mutatott szignifikáns összefüggést a kooperatív költséssel (II. B táblázat), azonban ehhez a modellhez jóval nagyobb deviancia információs kritérium (DIC: 5.90) tartozott, mint az I. A táblázatban feltüntetett modell esetében (DIC: 3.94). Éppen ezért láttam helyesnek bemutatni ez utóbbi modell eredményeit, ahol egy újabb változó, a vonulás, is megfigyelhető, mely esetében az összefüggés nem szignifikáns, de marginális.

IV. Diszkusszió

IV.1. Kooperatív költsési rendszer, életmenet jellegek és klíma

Eredményeim alapján jól látszik, hogy a segítségnyújtást négy tényező befolyásolja igazán. Egy adott környezetben a fészekalj mérete az a tényező, mely a legfontosabb. Azoknál a fajoknál, ahol nem jellemző a segítségnyújtás, a fészekaljak mérete kisebb a kooperatívakhoz képest. Ez tehát azt jelentheti, hogy azokban az esetekben, ahol nincs segítő egyed a szülőpár kevesebb tojást tud rakni és megfelelően gondozni, kevesebb utódot tud táplálni, mint a segítő egyedek jelenlétében (pl.: arab rigótimália (*Turdoides squamiceps*); Wright 1998). Minél több tojás van egy fészekaljban, annál több energia szükséges a kikeltésükhöz, illetve ahhoz hogy több utódot tudjon felnevelni egy költőpár, több táplálékot kell szerezniük az utódok megfelelő etetéséhez, mely esetekben előnyös lehet a segítségnyújtás.

A testtömeg esetében is hasonló összefüggés adódik, miszerint a nem kooperatív fajok alacsonyabb súllyal rendelkeznek a kooperatív költsési rendszerben költő fajokhoz képest. Moreno (1989) eredményei szerint az inkubáció során könnyebben tudják a madarak fenntartani súlyukat, ha a párok kooperálnak egymással. Az előző eredményhez hasonlóan, nagyon testtömeg fenntartásához több táplálékra van szükség, és ha hozzávesszük még az utódok felneveléséhez szükséges energiamennyiséget is, érthetővé válik, a segítségnyújtás fontos szerepe ebben az esetben is.

Mindezekkel szoros összefüggésben áll a fajok elterjedési területének átlagos hőmérséklete, mely szintén jelentős hatást gyakorol a kooperációra, ugyanis a segítségnyújtás gyakoribb a melegebb területeken (Rubenstein és Lovette 2007; Jetz és Rubenstein 2011). Miért pont a melegebb területeken fontosabb a segítségnyújtás? Valószínűleg azért, mert a melegebb területeken viszonylag nagyobb környezeti stabilitást feltételezhetünk, a táplálékellátottság hosszútávon is jobb lehet, éppen ezért megnövekedhet az egyed-, és fajsűrűség (lásd trópusok), mely a versengés kiéleződését eredményezheti (Ford és mtsai 1988; Hatchell és Komdeur 2000). Ebben az esetben viszont a kooperáció kifizetődő stratégia lehet ezeken a területeken.

Végül a vonulás is fontos tényezőnek bizonyult. A nem kooperatív fajok az elterjedési területük nagyobb százalékán vonulnak. Világos, hogy a segítségnyújtás lehetővé teszi azt, hogy egy területen tovább, vagy nagyobb számban maradhassanak a fajok, a fentebb leírtakhoz hasonlóan. Ugyanakkor a vonulás időben történő elkezdése, az utódok megfelelő felkészítése, a vedlés befejezése is nagyban függhet attól, hogy van-e segítő egyed a fészeknél, vagy nincs. Ha figyelembe vesszük Spottiswoode és Moller (2004) eredményeit a promiszkuitás kapcsán, akkor ezek a feltételezések a kooperációra is érvényesek lehetnek.

A család szintű elemzés során az ausztrálposzáta-félék (*Acanthizidae*), a gébicsfélék (*Laniidae*) és a varjúfélék (*Corvidae*), bokorgébicsfélék (*Malaconotidae*) és pergőlégykapó-félék (*Platysteiridae*), a tukánfélék (*Ramphastidae*), illetve a timália-félék (*Timalidae*) voltak azok a családok, melyekben a család méretéhez képest jelentős százalékban írtak le kooperatív fajokat (lásd például: Arnold & Owens 1998; Jetz és Rubenstein 2011). Minden esetben olyan tényezők voltak összefüggésben a segítségnyújtással, melyek a táplálékellátottságot nagyban befolyásolják, vagy épp attól jelentős mértékben függnék (Ford és mtsai 1988; Hatchell és Komdeur 2000; Rubenstein és Lovette 2007; Jetz és Rubenstein 2011). Az említett családokba tartozó fajok nagy része elterjedését tekintve a trópusokra tehető, mely jól alátámasztja a kooperáció földrajzi elterjedésében megfigyelhető mintázatot (Hatchell és Komdeur 2000; Jetz és Rubenstein 2011).

IV.2. Kooperatív költési rendszer, promiszkuitás, életmenet jellegek és klíma

A páron kívüli kapcsolatok mértékére csak 271 faj esetében sikerült adatokat gyűjteni az irodalomból, és tovább csökkentette ezt a számot, hogy nem minden magyarázó változó esetében találtam megfelelő információt az összes fajra. Így a filogenetikai elemzésben 193 faj szerepelt. Jól látszik, hogy a klíma befolyásoló hatása a fentebb leírtakhoz hasonlóan

meghatározza a kooperatív költés megjelenését egy adott földrajzi környezetben (Rubenstein és Lovette 2007; Jetz és Rubenstein 2011). Ebben, a filogenetikai kontrollal készített elemzésben kapott értékek jól alátámasztják a modellszelekcióval kapott eredményeket, hisz az összefüggések irányultsága a becsült paraméterek alapján megegyezik mindkét esetben.

Egy érdekes észrevételre azonban felhívnom a figyelmet. Cornwallis és mtsai (2010) ugyanezekkel a fajokkal dolgoztak és azt az eredményt kapták, hogy a kooperatív költés nagyobb valószínűséggel jelenik meg olyan evolúciós vonalaknál, ahol alacsonyabb a promiszkuitás szintje (kevesebb a páron kívüli utódok aránya a fészkekben). Azonban, abban a vizsgálatban nem kontrolláltak a környezet befolyásoló hatására, pedig az életmenet jellemzőknek és a klímának nem elhanyagolható a hatása sem a promiszkuitás, sem a kooperáció esetében (Spottiswoode és Moller 2004; Jetz és Rubenstein 2011). Ezek alapján sikerült kimutatni azt, hogy a kooperatív költés megjelenését a páron kívüli kapcsolatok igenis meghatározzák, de sokkal fontosabb szerepet kap a klíma ebben a kapcsolatrendszerben (kooperatív fajok a melegebb, viszont csapadékban szegényebb területeken jellemzőek).

A fenti eredmények is nyilvánvalóvá teszik, hogy a madárvilágban megfigyelhető párzási rendszerek igen összetettek. A segítségnyújtás megléte, így a kooperatív költési rendszer kialakulása előnyt jelenthetett olyan környezetben, ahol a viszonylag stabil feltételek mellett megnövekedett a faj-, egyedsűrűség, vagy épp az instabilitás következtében a táplálék elérhetőségének csökkenése következtében az utódok felnevelése, a szülőpárok saját testtömegének fenntartása (túlélés) érdekében fontos a segítő egyedek jelenléte egy fészkeknél (Hatchwell és Komdeur 2000). Eredményeimből is jól látszik, hogy egy adott terület klímájának befolyásoló hatása óriási, mely hatást egyaránt meghatározza a hőmérsékletben és csapadékban megmutatkozó variabilitás. A promiszkuitás jelensége ezt a rendszert meglehetősen átformálhatja (Cornwallis és mtsai 2010; Leggett és mtsai 2011), de az mindenképpen bizonyos, hogy a környezeti tényezők hatása a páron kívüli kapcsolatok mértékére is kihat (Spottiswoode és Moller 2004). A madárfajokra vonatkozó, bővülő ismereteink a jövőben lehetővé tehetik, hogy a páron kívüli kapcsolatok esetében is egyértelmű következtetéseket tudjunk majd levonni. A továbbiakban érdekes lehet ezen kérdéskör mélyebb tanulmányozása, felhasználva az újabb kutatási eredményeket ebben a témában.

V. Köszönetnyilvánítás

Szeretném megköszönni a segítséget, a hasznos tanácsokat témavezetőmnek: Dr. Tökölyi Jácintnak, és az Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék vezetőjének: Prof. Dr. Barta Zoltánnak.

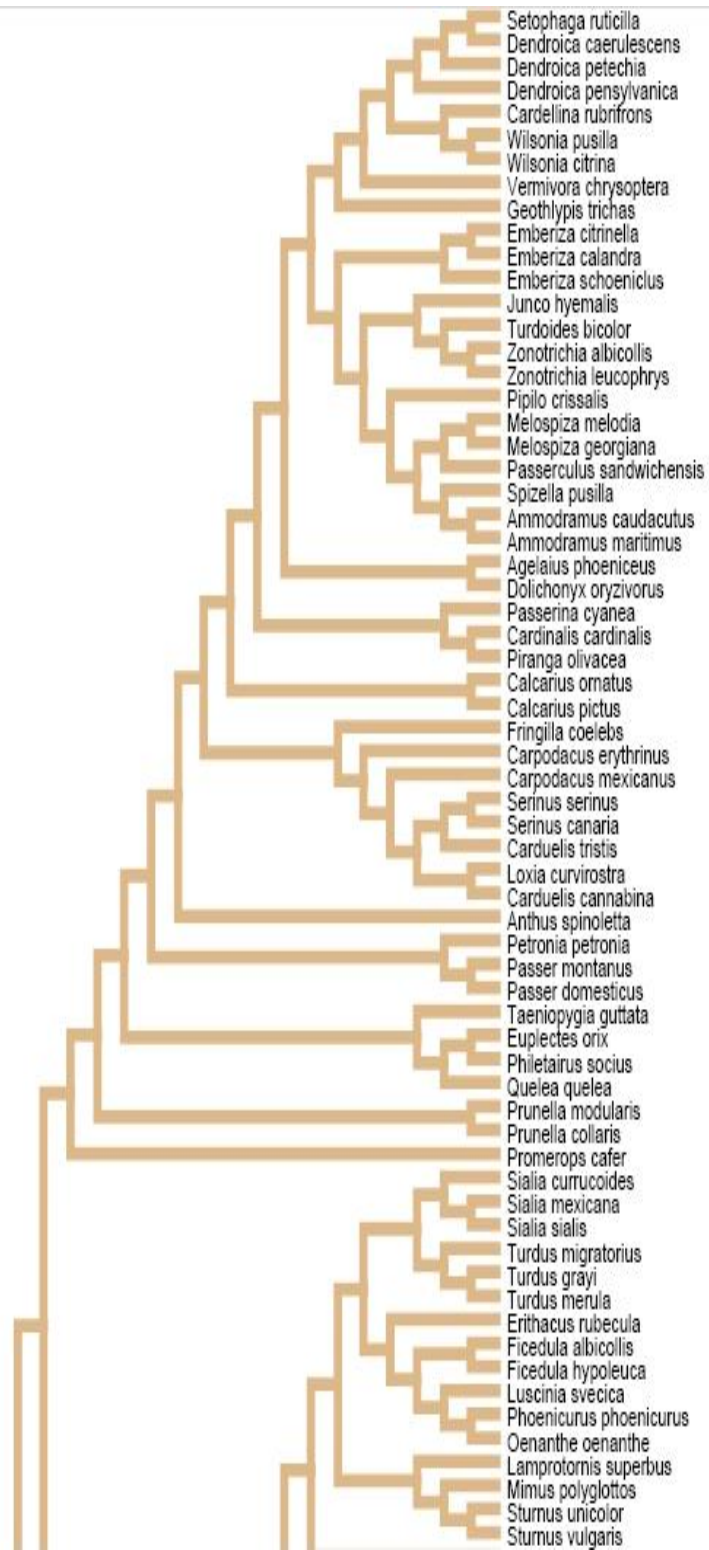
Irodalomjegyzék

- Arnold, K. E. és Owens, I. P. F., (1998) Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B* 265: 739–745.
- Barton, K., (2012) Multi-model inference. Available : <http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/>.
- Bates, D., Maechler, M. és Bolker, B., (2012) Linear mixed-effects models using S4 classes. Available: <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>.
- Cornwallis, C. K., West, S. A., Davis, K. E. és Griffin, A. S., (2010) Promiscuity and the evolutionary transition to complex societies. *Nature* 466: 969-972.
- Dunning, J. B., (2008) *CRC Handbook of Avian Body Masses* Second Edition. CRC Press, Boca Raton.
- DuPlessis, M. A., Siegfried, W. R. és Armstrong, A. J., (1995) Ecological and life history correlates of cooperative breeding in South African birds. *Oecologia* 102(2): 180–188.
- Ford, H. A., Bell, H., Nias, R. és Noske, R., (1988) The relationship between ecology and the incidence of cooperative breeding in Australian birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22(4): 239–249.
- Hadfield, J. D. és Nakagawa, S., (2010) General quantitative genetic methods for comparative biology: phylogenies, taxonomies, and multi-trait models for continuous and categorical characters. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 494–508.
- Hatchwell, B. J. és Komdeur, J., (2000) Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Animal Behaviour* 59: 1079–1086.
- Jetz, W., Sekercioglu, C. H. és Böhning-Gaese, K., (2008) The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biology* 6(12): 2650-2657.
- Jetz, W. és Rubenstein, D. R., (2011) Environmental uncertainty and the global biogeography of cooperative breeding in birds. *Current Biology* 21(1): 1-7.

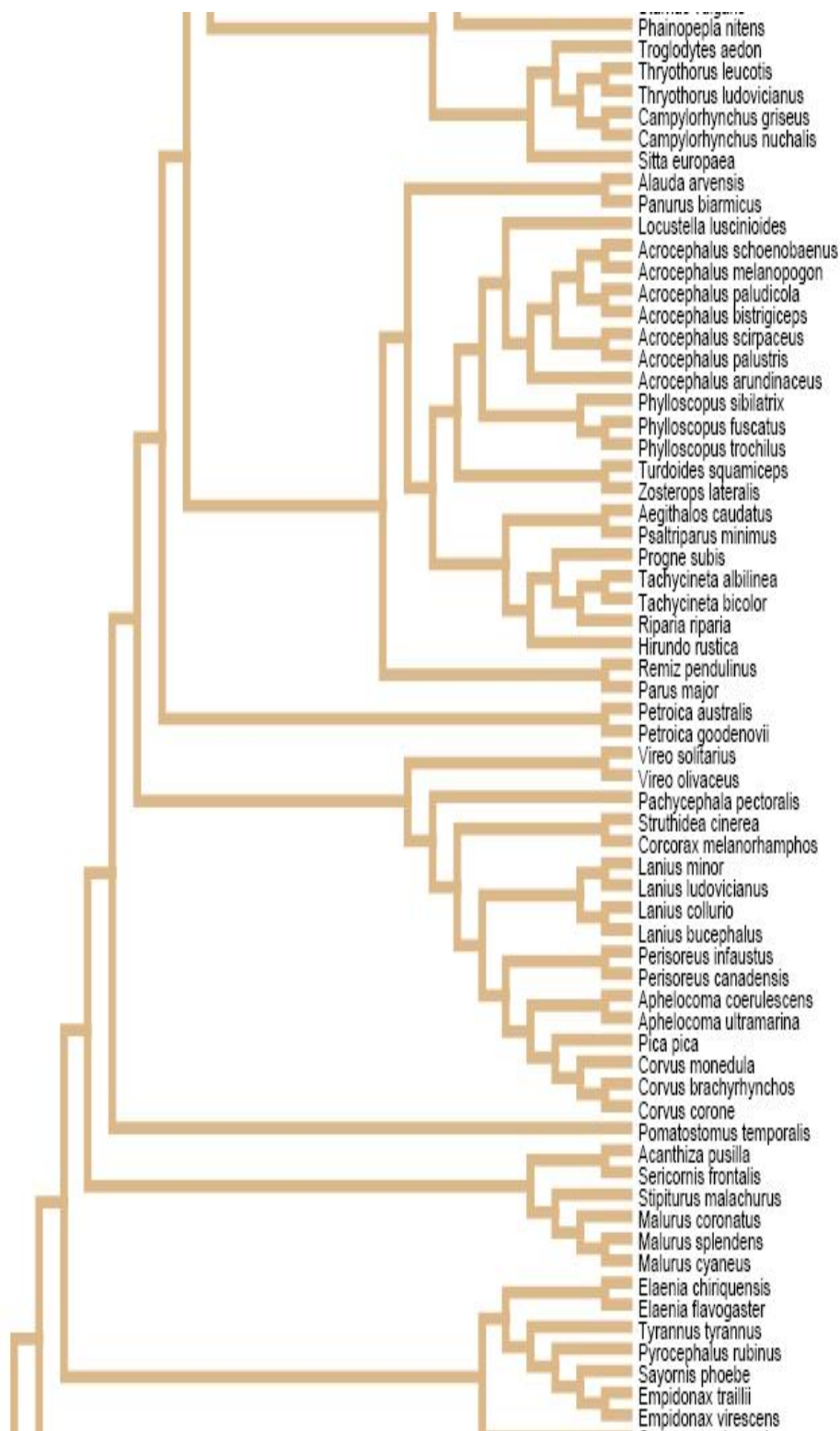
- Koenig, W. D., Pitelka, F. A., Carmen, W. J., Mumme, R. L. és Stanback, M. T., (1992) The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quarterly Review of Biology* 67(2): 111–150.
- Leggett, H. C., Mouden, C. E., Wild, G. és West, S., (2011) Promiscuity and the evolution of cooperative breeding. *Proceedings of the Royal Society B* 279(1732): 1405-1411.
- Moreno, J., (1989) Strategies of mass change in breeding birds. *Biological Journal of the Linnean Socirb* 37: 297-310.
- Pruett-Jones, S. G. és Lewis, M. J., (1990) Sex ratio and habitat limitation promote delayed dispersal in superb fairy wrens. *Nature* 348: 541–542.
- R Development Core Team, (2008) R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available: <http://www.r-project.org>.
- Rubenstein, D. R. és Lovette, I. J., (2007) Temporal environmental variability drives the evolution of cooperative breeding in birds. *Current Biology* 17(16): 1414–1419.
- Spottiswoode, C. és Moller, A. P., (2004) Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behavioral Ecology* 15(1): 41–57.
- Walters, J. R., (1991) Application of ecological principles to the management of endangered species: the case of the red-cockaded woodpecker. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 505–523.
- Walters, J. R., Copeyon, C. K. és Carter, I. J. H., (1992) Test of the ecological basis of cooperative breeding in red-cockaded woodpeckers. *The Auk* 109(1): 90–97.
- Wright, J., (1998) Helping-at-the-nest and group size in the arabian babbler *Turdoides squamiceps*. *Journal of Avian Biology* 29(2): 105-112.

Függelék

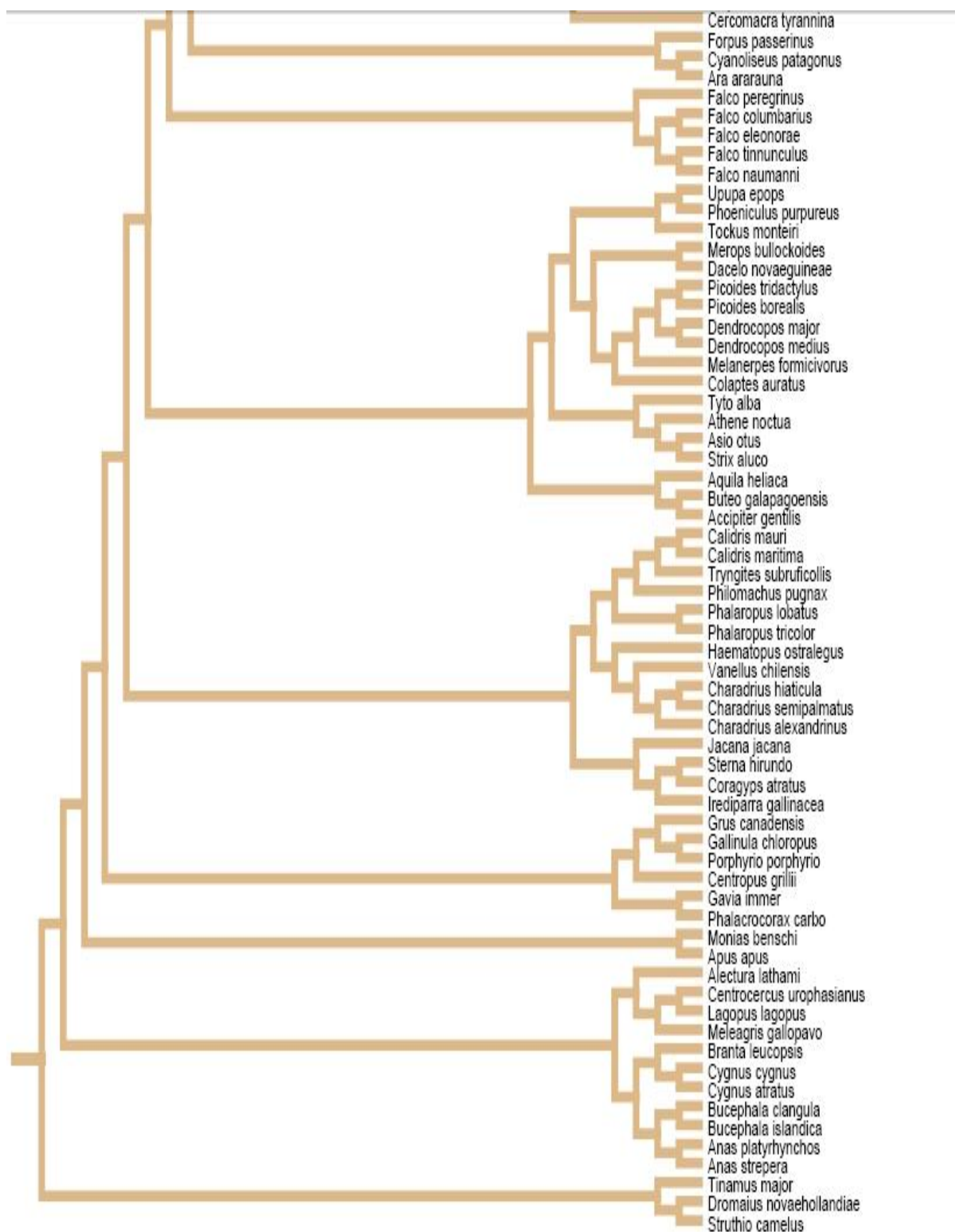
A filogenetikai elemzés során használt törzsfá, mely a 193 madárfaj leszármazási és rokonsági kapcsolatait mutatja.



Függelék (folytatás)



Függelék (folytatás)



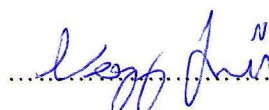
Nyilatkozat a pályázó egyéni hozzájárulásáról a pályaműben leírt eredményekhez

Alulírott **ifj. Nagy Jenő** a dolgozatban leírt munkafolyamatok közül a(z):

- adatgyűjtést,
- statisztikai elemzéseket (lineáris modelleket, filogenetikai elemzést, modellszelekciót),
- törzsfaszerkesztést

végeztem el.

Debrecen, 2013. január 7.


aláírás