

A hematokrit és az egyedi minőség kapcsolata örvös légykapónál

XXXI. OTDK

Biológia Szekció

Készítette:

BOROSS NÓRA

Biológus mesterszak, II. évfolyam

Eötvös Loránd Tudományegyetem

Témavezető:

Dr. TÖRÖK JÁNOS

tanszékvezető, egyetemi tanár

Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

Budapest, 2013

Tartalomjegyzék

Bevezetés	3
Célkitűzések	4
Anyagok és módszerek	6
Mintavételezés	6
Statisztikai módszerek	7
Eredmények	9
Diszkusszió.....	15
Konklúzió	21
Összefoglaló	23
Summary	24
Nyilatkozat a szerzői hozzájárulásról	25
Köszönetnyilvánítás	25
Irodalomjegyzék	26

Bevezetés

Humán klinikai gyakorlatban elterjedt vizsgálati objektum a hematokrit. Egyre több helyen alkalmazzák természetes populációk egyedeinek egészségi állapot becslésére is, ezt az egyszerű, vérből mérhető fiziológiai változót. A természetes populációkban végzett vizsgálatok többségét madarakon végezték. Kutatásom alanya, egy Európában gyakran vizsgált modellfaj, az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*).

A hematokrit a vér sejtjes alkotóinak arányát jelzi a teljes vértérfogathoz képest. A relatív vörösvérsejtszám - mely a sejtjes elemek legnagyobb hányadát teszi ki - becslésén keresztül tükrözi a felvehető oxigén mennyiségét és az oxigén transzport hatékonyságát a szövetekhez (Ots és mtsai. 1998). Az egyed teljesítőképességére hatással lehet az aktuális hematokrit szintje.

Ha felmerül az igény a vér oxigén szállítási kapacitásának növelésére, megnő az egyed hematokrit értéke. Ennek bizonyítására több kísérletet végeztek, Hőrak és mtsai. (1998) szécinegék fészekalj manipulációjával, Saino és mtsai. (1997b) pedig füstifecskék farok tollának meghosszabbításával igazolták a hipotézist. Mindkét esetben a kísérletes beavatkozás eredményeként megnövekedett a madarak energiaigénye, és hematokrit szintjük is megemelkedett.

Alacsony hematokrit szint esetén, kis hatékonyságú oxigén felvétel és transzport mellett, anabolikusan metabolizált energiához juthat az egyed, ezáltal csökken a repülési teljesítménye, ami befolyásolhatja a túlélését (Potti és mtsai. 1999).

Számos alkalommal próbáltak kapcsolatot keresni az egyedi minőség és a hematokrit érték nagysága között. A vizsgálatok döntő része korrelatív volt, melynél nem alkalmaztak kísérletes beavatkozást. Svensson és Merilä (1996) összefüggést találtak kék cinegékénél (*Parus caeruleus*) a bőr alatti zsírréteggel. Fogságban nevelt tarjvarjúkat (*Geronticus eremita*) vizsgálva Sánchez-Guzmán és mtsai. (2004) a hematokrit kondícióval való kapcsolatát mutatták ki. Fiatal fekete kacsák (*Anas rubripes*) tömeg gyarapodása és hematokrit értéke korrelált Rattner és mtsai. (1987) vizsgálatában. Potti és mtsai. (1999) azt találták, hogy jó kondíciójú kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) fiókák magas hematokrit szinttel rendelkeznek. Füstifecskék (*Hirundo rustica*) kondíció vizsgálata gyenge korrelációt mutatott a hematokrittal (Cuervo és mtsai. 2007), míg Saino és mtsai.-nál (1997b) a vándorlás után mért hematokrit szint pozitívan korrelált a farok toll hosszúságával. Jenni és mtsai. (2006)

repülés hatását vizsgálták énekesmadarakon, a soványak megterhelés után alacsonyabb hematokrit szinttel rendelkeztek. A sarki partfutó (*Calidris canutus*) esetén a hematokrit szint arányos volt a testtömeggel.

Az általam vizsgált fajjal rokon kormos légykapónál azonban nem mutatott összefüggést a felnőttek hematokrit értéke és a kondíció becslésére használt testtömeg (Potti és mtsai. 1999), ahogy sok más kutatás eredménye sem támogatja a hematokrit, mint kondícióbecslő komponens használatát. (Fair és mtsai. 2007; Cuervo J és mtsai. 2007).

Egyelőre vita folyik arról, hogy a hematokrit alkalmas és megbízható minőségjelző lenne. Ennek egyik oka a hematokrit különböző környezeti faktorokra mutatott érzékenysége lehet (Fair és mtsai. 2007). Kísérletes vizsgálatokkal kimutatták, hogy a táplálékélérhetőség növelésével a madarak hematokrit szintje emelkedett (Santangeli és mtsai. 2012; Hoi-Leitner és mtsai. 2001; Merino és Potti 1998). Parazitákkal mesterségesen fertőzött egyedeknél a hematokrit csökkenését tapasztalták (Heylen és Matthysen 2008; Palinauskas és mtsai. 2008). A klímaviszonyok is befolyással lehetnek a hematokritra. Az utóbbi években egyre nagyobb hangsúlyt kap a klímaváltozás és a fiziológiai változók kapcsolatának vizsgálata. Trópusokon az esőzések varianciája összefüggött a madarak (fehértorkú pipra, *Corapipo altera*) hematokrit értékével (Boyle és mtsai. 2010), míg szárazságban a folyadékvesztés okozhatja a vér magas hematokrit szintjét.

Az előbbiek alapján a hematokrit értékének ingadozását feltehetőleg sok tényező befolyásolja. A kérdés, hogy képes-e az egyed minőségéről informálni a jelleg, létezik-e egyedet jellemző szint, és az abban megmutatkozó eltérések vajon milyen mértékűek, azokat milyen tényezők alakíthatják?

Célkitűzések

1.) A hematokrit mintázata

Vizsgálatom célja, egy hazai örvös légykapó populáció hematokrit mintázatának felderítése. Több éven át követtem nyomon a hematokrit értékek eloszlását, hogy választ kapjak az évek között változó környezeti faktorok esetleges befolyásoló hatásáról. A különböző években jelentősen eltérő környezeti feltételek lehetnek jellemzőek. A táplálékellátottság vizsgálatára az örvös légykapó táplálékként szolgáló hernyó biomasszáját becsülték a vizsgálati területünkön, mely évek között nagyfokú ingadozást mutatott (Török és mtsai. 2004). Ezek

alapján a hematokrit évek közötti különbözőségét várom. Feltételezem, hogy az eltérő energia befektetés következtében az általam vizsgált két szaporodási fázis (udvarlás, fiókanevelés) és az ivarak hematokrit értéke között is különbség van.

2.) Hematokrit egyedi változókkal való kapcsolata

A kutatás célkitűzései között szerepel a hematokrit különböző egyedi változókkal (kor, kondíció, homlokfolt, szárnyfolt, oxidatív állapot), valamint egy közvetlenebb fenotípusos rátermettség komponenssel, a fészekalj nagysággal mutatott kapcsolatának korrelatív vizsgálata. Feltételezem, hogy a magas hematokrit szint jó egészségi állapotot tükröz, ezért pozitív kapcsolatot várok a hematokrit és a különböző minőségjelző változók között.

3.) Hematokrit érték változás a becsült egyedi minőség függvényében

A szaporodási stádiumok (udvarlás és fiókanevelés) között megfigyelt hematokrit értékbeli változások udvarlás alatti szinthez viszonyított mértékének függvényében vizsgálom az egyedek szaporodási sikerét, és a mért minőségjelző bélyegeiket. Megfigyelhető-e a hematokrit érték változásában különbség aszerint, hogy milyen a madár becsült minősége (homlokfolt, szárnyfolt, kondíció, szaporodási siker)?

4.) Hematokrit érték változás és a minőségjelző bélyegek változásának kapcsolata

Két évben, azonos stádiumban visszafogott egyedek hematokrit értékbeli különbségeit összevetem, az egyedek egyes minőség jelző komponenseiben (homlokfolt, szárnyfolt, kondíció) megfigyelt változásokkal. Egyedi szinten a hematokrit és a bélyegek együttes változását várom.

5.) "Assortative mating" és repetabilitás vizsgálat

Végül a párba álló egyedek hematokrit értékei alapján vizsgálom az „assortative mating” hipotézisét, majd repetabilitást számolok a különböző években visszafogott egyedek hematokrit értékeinek viszonylagos állandóságát feltételezve.

Anyagok és módszerek

Mintavételezés

Vizsgálataimat a Pilis hegységben, a Duna-Ipoly Nemzeti Park területén, kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) és csertölgy (*Quercus cerris*) dominált gyertyános-tölgyesben (47°43' N, 19°01' E) végeztem. Az 1986-ban telepített, ma mintegy 800 -1000 odút számláló mesterséges odútelepen vizsgáltam a leggyakoribb költő fajt, az örvös légykapókat (*Ficedula albicollis*). Három



Pilisi kutatóterület

egymást követő évben (2008, 2009 és 2010-ben) mintavételeztem. Vonulásból visszaérkező madarakat mértem udvarlás alatt, a megérkezéstől eltelt egy héten belül, így 2008-ban 21 hímtől, míg 2010-ben 87 hímtől származott adat. A fiókanevelési stádium alatt (6-10 napos fiókák mellett) 2009-ben 41 tojó és 41 hím, 2010-ben 47 tojó és 71 hím egyed mintavételezése történt. Összesen tehát 308 mintával dolgoztam.



hím örvös légykapó



örvös légykapó tojó

A madarakat az odúban csapdáztuk, a fogást követő 20 percen belül vért vettünk, és lemértük a morfológiai jellemzőket. A vérvétel a brachialis vénából (50-70µl) heparinizált kapillárisokba történt. Ezeket 10.000 rpm-en centrifugáltuk 10 percig, a mintavételtől eltelt 5 órán belül. A hematokrit értékét a vörösvértestek által meghatározott sejtes rész és a teljes vér által elfoglalt kapillárisrész hányadosaként határoztuk meg. A plazmát ezután -20°C-on tároltuk további analízisig. Másik mért fiziológiai változó az oxidatív állapot, melyet a reaktív oxigén származékok (ROM) és az antioxidáns kapacitás (OXY) hányadosaként határoztunk

meg, $OS = ROM/OXY \times 1000$. A 2008-as és 2009-es vérminták oxidatív elemzését D. Costantini végezte Olaszországban. A ROM és OXY meghatározásának módszerét leírják Markó és mtsai. (2010).

A megfogott madaraknak mértük a csüd hosszát és a tömegét. A tömeg és tarsus regressziós egyenesének reziduálisát használtam a kondíció becslésére. A kormeghatározás során 1 éves, juvenilis és 1 évesnél idősebb, adult csoportokba osztottam a madarakat, az elemzések során a bináris kort használtam. A homlokfoltot hímeiken mértük (a folt legnagyobb szélességének és magasságának szorzata). A szárnyfolt a 4-8. elsőrendű evezőtollak külső ágán, a fedők által nem takart fehér folt hosszainak összege. Szárnyfoltot mindkét ivar esetén mértük.

Az odúk ellenőrzései során feljegyeztük a lerakott tojások számát. 2010-ben a kirepülési adatokat is gyűjtöttünk. A kirepült fiókák számát osztva a lerakott tojások számával határoztam meg a szaporodási siker „breeding success” értékeit, ebben az évben.

Statisztikai módszerek

A hematokrit évek, ivarok és szaporodási stádiumok közötti kapcsolatának statisztikai analízisét, általános lineáris modell (General Linear Model, GLM) segítségével végeztem. Az egyedet jellemző változók (kondíció, homlokfolt, szárnyfolt és kor) összefüggését a hematokrittal szintén GLM-ben számoltam, az előző mintázat becslő analízisek eredményeit figyelembe véve, külön évekre és ivarokra bontva az adatokat (2009. tojó, 2009. hím, 2010. tojó, 2010. hím, valamennyi nevelési stádium alatt). A kiindulási, teljes modellből a nem szignifikáns változókat szignifikancia szintjük csökkenő sorrendjében történő kizárásával végeztem az analízist, míg csak szignifikáns kapcsolatok nem maradnak a modellben. Mivel egyetlen változó esetén sem kaptam szignifikáns eredményt a módszert alkalmazva (minden $p > 0,1$), ezért az eredmények részben a kiindulási modelleket közlöm.

A fészekalj nagyság hematokrit kapcsolatát, és évvel való interakcióját szintén GLM-ben vizsgáltam.

A hematokrit szintnek a másik mért fiziológiai változóval, az oxidatív állapottal mutatott kapcsolatára Pearson korrelációt számoltam, külön évek és nemek szerint.

A szaporodási stádiumok között (2010-ben) megfigyelt hematokrit érték változás (az udvarlás alatti értékből a nevelés alatt mért értéket kivonva) és az udvarlás alatti hematokrit érték regressziós egyenesének reziduálisával hasonlítottam össze az egyedeket jellemző minőségjelző bélyegeket és a fiókanevelési sikerüket (kirepült fiókaszám/ lerakott tojásszám).

Az arányszámok eloszlását arcus sinus transzformációval normalizáltam. Az összefüggés leírására GLM modellt alkalmaztam. A szignifikáns eredmény kirajzolásához Pearson korrelációt végeztem.

A fiókanevelési stádiumban 2009-ben és 2010-ben is megfogott egyedeknél, a hematokrit értékekben megfigyelt változást GLM modellel vetttem össze, az egyedek egyéb minőségjelző bélyegeikben leírt változásaival. Szignifikáns eredményt nem kaptam, a dolgozatban a kiindulási modellt közlöm. Az egyedek hematokrit értékének változását, illetve egyéb minőségjelző bélyegeikben leírt eltéréseket, a 2009-ben jellemző értékből a 2010-es érték kivonásával határoztam meg.

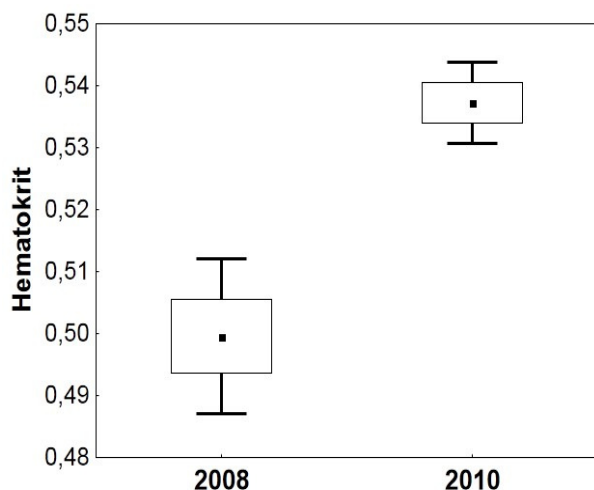
Az "assortative mating" hipotézisét Pearson korrelációval vizsgáltam 2009 és 2010-ben.

A 2009-ben nevelés alatt mért, majd 2010-ben azonos stádiumban visszafogott egyedek hematokrit értékének repetabilitását számoltam Lessels és Boag (1987) alapján.

Az statisztikai tesztek R 2.12.2 programmal végeztem.

Eredmények

Udvarlás alatt mért hímek hematokrit értékei a 2008-as és 2010-es év összehasonlítása során jelentősen különböztek (1. ábra). ($F=27,02$; $p<0,0001$; $Df=106$) 2010-ben magasabb hematokrit értékek voltak jellemzőek.



1. ábra Örvös légykapó hímek udvarlás alatt mért hematokrit értékei szignifikánsan nagyobbak 2010-ben, mint 2008-ban. $F=27,02$; $p<0,0001$; $n_{(2008)}=21$; $n_{(2010)}=87$;
Megjegyzés: A boxplot ábrán a pont az értékek átlagát mutatja, a négyzet a standard hibát ábrázolja, a vonallal jelzett tartomány a 95%-os konfidencia intervallumot jelöli.

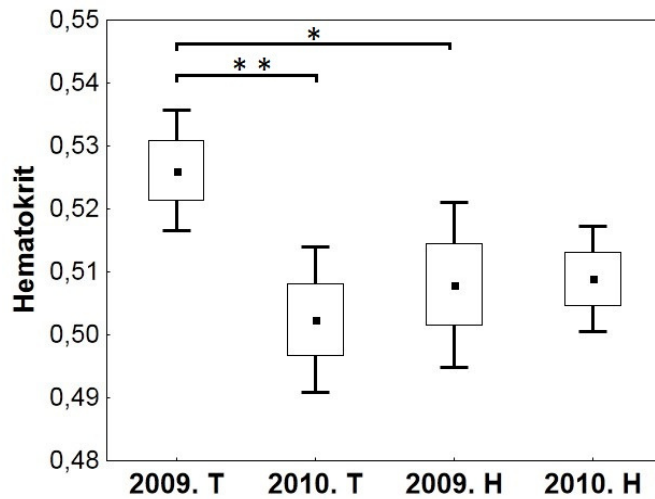
Nevelési fázisban vizsgáltam a 2009-es és 2010-es év és a két ivar hatását a hematokritra. Az év és ivar interakciója szignifikánsnak bizonyult ($F=5,31$; $p=0,022$; 1. táblázat).

Ivaronként vizsgálva az évek közötti hematokrit megoszlást, a tojók értékei 2009-ben magasabbak voltak, mint 2010-ben ($F=9,75$; $p=0,0025$; $Df=84$). Hímeknél a különbség nem volt szignifikáns ($F=0,016$; $p=0,899$; $Df=109$). (2. ábra)

Évenként elemezve az ivarok közötti eltérést, 2009-ben szignifikánsan nagyobb hematokrit értékkel rendelkeztek a tojók, mint a hímek ($F=5,057$; $p=0,027$; $Df=79$), míg 2010-ben nem volt eltérés az ivarok között ($F=0,866$; $p=0,35$; $Df=114$). (2. ábra)

1. táblázat Év- és ivarhatás, illetve interakciójuk: 2009-ben és 2010-ben, nevelési stádiumban mért hematokrit értékek alapján.

	Df	SS	MS	F	p
Ivar	1	0,001	0,001	0,86	0,355
Év	1	0,005	0,005	3,68	0.05639
Ivar*Év	1	0,01	0,01	5,31	0.02229
Reziduális	193	0,26	0,001		

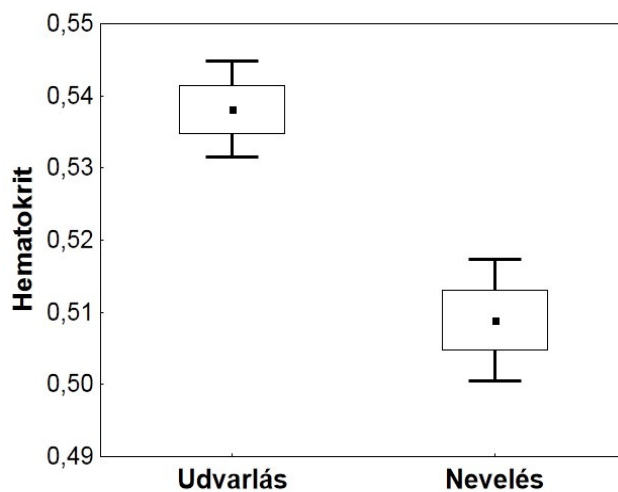


2. ábra A hematokrit értékekben megmutatkozó évek és ivarok közötti különbség, nevelési fázisban. A tojók 2009-ben szignifikánsan magasabb hematokrit szinttel rendelkeztek, mint 2010-ben ($F=9,75$; $p=0,0025$). 2009-ben nagyobb volt a tojók hematokrit értéke a hímeknél ($F=5,057$; $p=0,027$).

$n_{(2009, \text{tojó})}=41$; $n_{(2010, \text{tojó})}=46$; $n_{(2009, \text{hím})}=41$; $n_{(2010, \text{hím})}=70$

Megjegyzés: a boxplot magyarázatát lásd 1. ábra; * $p=0,027$; ** $p=0,0025$

A szaporodási stádiumok között jelentősen különbözött a hímek hematokrit szintje 2010-ben (3. ábra). ($F=33,48$; $p<0,0001$; $Df=123$) Nevelési stádiumban alacsonyabb hematokrit szint volt megfigyelhető, mint udvarlás alatt.



3. ábra: 2010-ben a hímek udvarlás alatt magasabb hematokrit értékkel rendelkeztek, mint fiókanevelésnél. $F=33,48$; $p<0,0001$; $n_{(\text{udvarlás})}=70$; $n_{(\text{nevelés})}=87$;

Megjegyzés: a boxplot magyarázatát lásd 1. ábra.

A fészekalj nagysága (lerakott tojások száma) nem mutatott kapcsolatot a tojók nevelés alatt mért hematokrit értékével. ($F=2,29$; $p=0,13$) 2009-es és 2010-es, nevelési adatok alapján csak az évnak volt hatása. (2. táblázat)

2.táblázat: A fészekalj nagyság (lerakott tojások száma) és a tojók nevelés alatt mért hematokrit értéke nem mutatott kapcsolatot, 2009-ben és 2010-ben mért, 86 adat alapján.

	Df	F	p
(Intercept)	82	18269,9	<.0001
Fészekalj nagyság	82	2,29	0,134
Év	82	8,64	0,004
Fészekalj n. * Év	82	0	0,979

Az egyedi változók - kor, kondíció, szárnyfolt és hímek esetén homlokfolt – kapcsolatát a hematokrittal az előzőekben tapasztalt év-, ivar- és stádiumhatást figyelembe véve, 4 csoportban vizsgáltam. Nevelési fázis során külön elemeztem a két év (2009, 2010) és a két ivar értékeit. Egyik esetben, egyik változónál sem kaptam összefüggést a hematokrittal, GLM, backward stepwise módszert alkalmazva (minden $p>0,1$). A független változók kizárása előtti teljes modelleket mutatja a 3-4. táblázat.

3. táblázat: Hímek nevelés alatt mért hematokrit értékének kapcsolata az egyedi változókkal, 2009-ben és 2010-ben (2009: $F=0,186$; $p=0,95$; $Df=35$; 2010: $F=0,83$; $p=0,51$; $Df=63$)

2009					2010			
	Estimate	SE	t	p	Estimate	SE	t	p
(Intercept)	0,543	0,051	10,66	1.56e-12	0,484	0,03	16,09	<2e-16
Kor	0,027	0,038	0,71	0,482	-0,005	0,025	-0,19	0,85
Kondíció	0,0002	0,002	0,1	0,921	0	0,001	-0,58	0,564
Homlokfolt	-0,0003	0,001	-0,45	0,657	-0,0001	0,0003	-0,48	0,63
Szárnnyfolt	-0,001	0,001	-0,61	0,548	0,001	0,0005	1,48	0,145

4. táblázat: Tojók nevelés alatt mért hematokrit értékének kapcsolata az egyedi változókkal, 2009-ben és 2010-ben. (2009: $F=0,59$; $p=0,21$; $Df=35$; 2010: $F=0,77$; $p=0,52$; $Df=37$)

2009					2010			
	Estimate	SE	t	p	Estimate	SE	t	p
(Intercept)	4.979e-01	1.894e-02	26,29	<2e-16 ***	0,494	0,025	19,93	<2e-16
Kor	1.696e-02	9.600e-03	1,77	0.086 .	0,016	0,011	1,49	0,144
Kondíció	5.455e-05	6.779e-04	0,08	0,936	0	0,001	-0,16	0,875
Szárnnyfolt	7.120e-04	7.661e-04	0,93	0,359	0	0,001	0,23	0,822

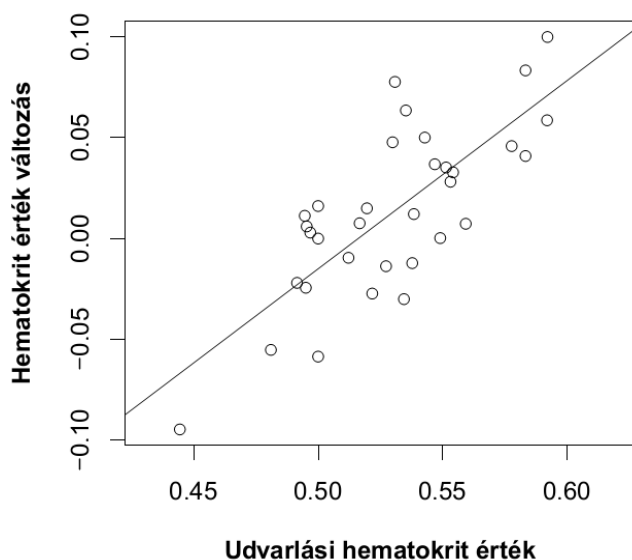
Az egyes hematokrit értéke és oxidatív állapota nem mutatott összefüggést. 2008-ban és 2009-ben, ivaronként külön elemeztem az egyedek fiziológiai változóinak kapcsolatát. (5. táblázat)

5. táblázat: A hematokrit érték és az oxidatív állapot kapcsolata, Pearson korrelációval számolva.

Magyarázat: OXY: antioxidáns kapacitás, ROM: reaktív oxigén származékok, OS: oxidatív állapot (ROM/OXYx1000)

Hematokrit	OXY		ROM		OS	
	p	rho	p	rho	p	rho
2008. tojó	0,18	-0,31	0,95	-0,01	0,37	0,21
2008. hím	0,73	0,1	0,42	0,22	0,67	0,13
2009. tojó	0,42	-0,15	0,03	0,4	0,89	0,03
2009. hím	0,55	0,12	0,69	-0,08	0,47	-0,14

2010-ben udvarlás és fiókanevelés alatt is lemerő egyedeknél a hematokrit értékében megmutatkozó eltérések, a „kiindulási”, azaz udvarlás alatti hematokrit értékek függvényében eltérő mértékben változtak. A magasabb udvarlási hematokrit értékkel jellemezhető hímek esetén a nevelési stádiumra nagyobb mértékű hematokrit érték csökkenés volt jellemző (Pearson korreláció: $\rho=0,76$; $p<0,001$; $N=33$). (A hematokrit változását az udvarlás alatti értékből a fiókanevelés alatti érték kivonásával kapjuk.)



4. ábra: A 2010-ben udvarlás és fiókanevelés alatt is megfogott egyedek hematokrit értékében megfigyelt változások, az udvarlás alatti hematokrit értékek függvényében. Pearson korreláció: $\rho=0,76$; $p<0,001$; $N=33$

Az előbbi összefüggés alapján a szaporodási stádiumok közötti hematokrit értékbeli változások udvarlás alatti szinthez viszonyított mértékével (a regressziós egyenes reziduálisaival számolva) vettem össze az egyedek szaporodási sikerét ("fledging success"), és a mért minőségjelző bélyegeiket. A hematokrit értékek változásának származtatott értékei (reziduálisok) nem mutattak összefüggést a változókkal becsült egyedi minőséggel ($F=0,898$; $Df_{1/2}=4/27$; $p=0,479$). A szaporodási siker számolásakor a predált fészkeket kihagytam az elemzésből ($F=2,1$; $p=0,16$; $Df=24$).

6. táblázat: 2010-ben a szaporodási stádiumok között, az egyedek hematokrit értékében megmutatkozó változás és az udvarlás alatti hematokrit értékek regressziós egyenesének reziduálisai, és az egyedi minőségjelző bélyegek nem mutatnak összefüggést. $F=0,898$; $p=0,479$; $Df_{1/2}=4/27$

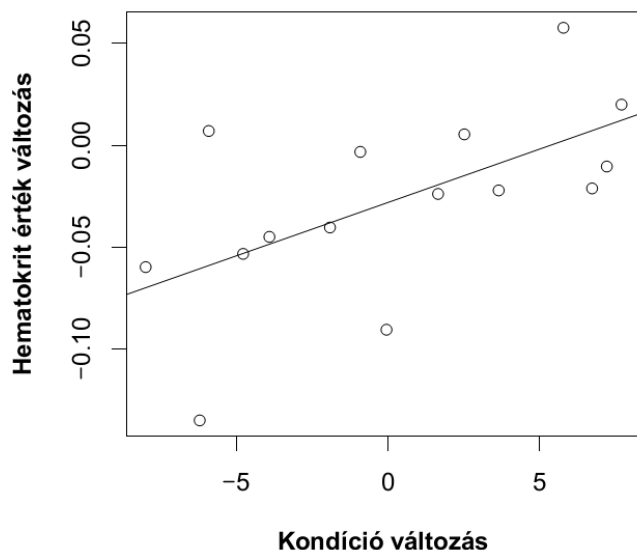
	Estimate	SE	t	p
(Intercept)	-0,048	0,037	-1,29	0,21
Kor	0,004	0,004	1,10	0,28
Kondíció	-0,001	0,001	-1,17	0,25
Szárnyfolt	0,000	0,001	0,83	0,41
Homlokfolt	0,000	0,000	0,28	0,79
Szaporodási siker*	0,014	0,096	1,45	0,16

Megjegyzés*: A nevelési sikerrel való összehasonlítás során a predált fészkek kihagyásával végeztem az analízist ($F=2,1$; $Df=24$).

A fiókanevelési stádiumban, 2009-ben majd 2010-ben is lemért egyedek hematokrit értékbeli különbségeit összevetve a vizsgált minőségjelző bélyegekben tapasztalt eltérésekkel, a kondíció szignifikáns kapcsolatot mutat a hematokrit változásával, $F=7,086$; $p=0,02$; $Df=13$ (7. táblázat). A összefüggést az 5. ábra mutatja. A tollazati változóknál mért különbségek nem mutattak kapcsolatot a hematokrit értékének változásával ($p_{szf}=0,44$; $p_{hf}=0,41$).

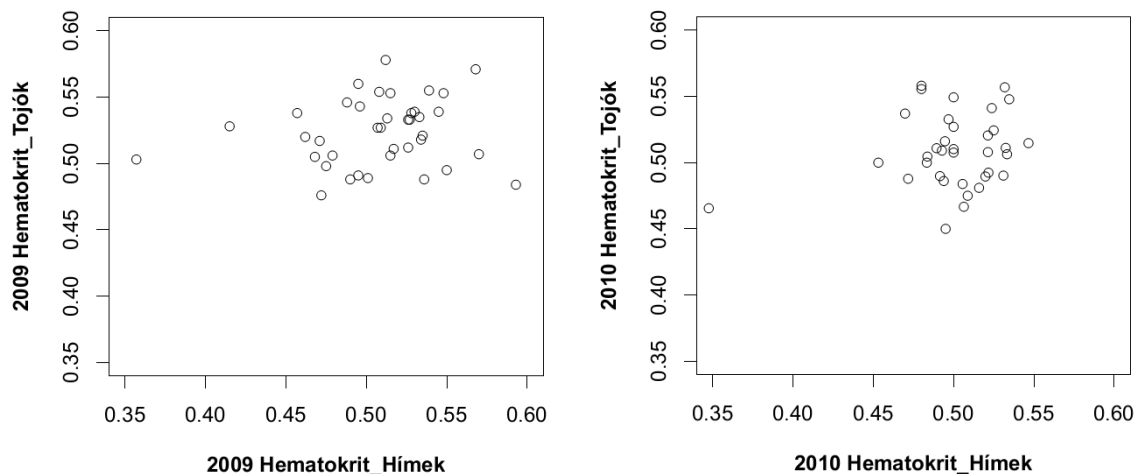
7. táblázat: Nevelési stádiumban, 2009-ben és 2010-ben is mért egyedek hematokrit értékében megmutatkozó eltérések kapcsolta a különböző egyedi bélyegekben mért változásokkal. $N=15$

	Estimate	SE	t	p
(Intercept)	-0,015	0,017	-0,88	0,39
Homlokfolt nagyság változás	0,001	0,001	0,85	0,41
Szárnyfolt nagyság változás	0,001	0,001	0,79	0,44
Kondíció változás	0,005	0,002	2,66	0,0196



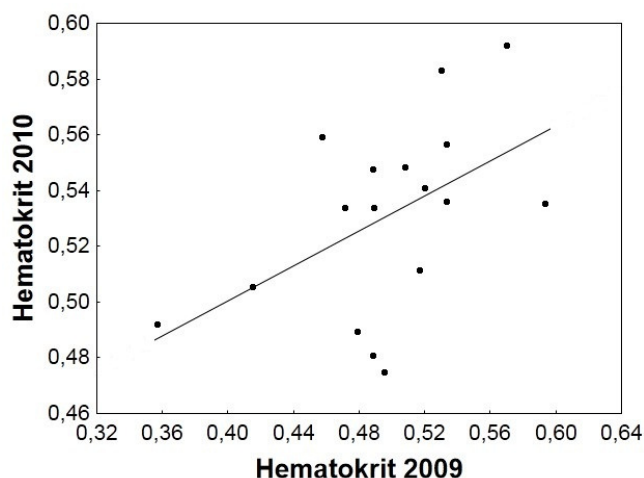
5. ábra: 2009-ben és 2010-ben nevelési stádiumban visszafogott egyedek hematokrit- és kondíció változásának kapcsolata, Pearson korreláció: $\rho=0,59$; $p=0,02$, $N=15$.

Az "assortative mating" hipotézise esetünkben nem igazolódott, nem kaptam összefüggést sem 2009-ben ($\rho=0,11$; $p=0,504$; $t=0,675$; $Df=38$), sem 2010-ben ($\rho=0,24$; $p=0,168$; $t=1,41$; $Df=33$) a párba álló madarak hematokrit értéke között. (6-7. ábra)



6-7. ábra "Assortative mating" hipotézisét Pearson korrelációval tesztelve, nem kaptam összefüggést a párok hematokrit értékei között. 2009-ben: $p=0,5$; $\rho=0,11$, 2010-ben: $p=0,17$; $\rho=0,24$. $n_{(2009)}=40$ pár ; $n_{(2010)}=35$ pár

A fiókanevelési stádiumban, 2009-ben és 2010-ben is megfogott egyedeket vizsgálva, becsültük a hematokrit évek közötti repetabilitását. (8. ábra) A hematokrit értékek egyedenként összefüggést mutatnak (repeatabilitás: $0,676$, $p=0,038$).



8.ábra A nevelés során 2009-ben mért, majd 2010-ben visszafogott egyedeken repetabilitást vizsgálva, az egy egyedhez tartozó hematokrit értékek összefüggést mutatnak, 6 tojó és 11 hím egyed alapján. repetabilitás: 0,676; $p=0,038$

Diszkusszió

1.) A hematokrit mintázata

Különböző madárfajokon végzett kutatások eredményei a hematokrit környezeti faktorokra mutatott érzékenységet bizonyítják, amit az évek közötti eltérések alapján mi is tapasztaltunk. 2010-ben magasabb hematokrit szinttel rendelkeztek a hímek udvarlás alatt, mint 2008-ban (1. ábra). 2009-ben fiókákat nevelő tojóknál nagyobb hematokrit értéket mértünk, mint 2010-ben, de hímeknél a 2009-es és 2010-es év nem mutatott különbséget ebben a szaporodási stádiumban (2. ábra).

A hematokrit variancia környezeti és genetikai háttérét több esetben vizsgálták. Kormos légykapók (*Ficedula hypoleuca*) fiókacserés ("cross foster") kísérlete alapján a genetikai komponens az eltérések csak kis hányadáért felelős (Potti és mtsai. 1999). Füstifecskek vizsgálata is hasonló eredményt hozott (Cuervo és mtsai. 2007). Az egy fészekben nevelt, de nem azonos szülőktől származó fiókák hasonló hematokrit értékekkel rendelkeztek, míg a különböző környezeti feltételek mellett felnevelt, de azonos szülőktől származó fiókák hematokrit értékei nem mutattak összefüggést. Mindkét kísérlet azt mutatja, hogy az egyedek hematokrit értéke érzékeny a tapasztalt környezeti hatásokra.

A táplálék mennyiségének növekedésével több manipulációs kísérletben a hematokrit értékének emelkedését tapasztalták (Santangeli és mtsai. 2012; Hoi-Leitner és mtsai. 2001; Merino és Potti 1998), alacsony táplálékélérhetőség és koplalás következtében pedig csökkent

az egyedek hematokrit szintje (Merilä és Svensson 1995; Boiesmenu és mtsai. 1992). Utóbbi csökkenésben a hematoporezis táplálék ellátottsággal mutatott kapcsolatának lehet szerepe (Merilä és Svensson 1995).

A hőmérséklet is hatással lehet az egyedek hematokrit értékére (Merino és Barbosa 1996). Télen a dehidratáció vagy a termoreguláció fokozott energiaigénye eredményezhet magasabb hematokrit szintet (Fair és mtsai. 2007).

A fentiek alapján feltételezem, hogy vizsgálatom során több tényező is befolyásolta a tapasztalt évek közötti hematokrit különbség kialakulását. A többtényezős mechanizmus azonban nem eredményez feltétlenül lényeges eltéréseket a hematokrit értékében évek között, mivel a változók egymás hatását növelve vagy éppen kioltva hathatnak az egyedek hematokrit szintjére. Az éveket jellemző környezeti faktorok ismeretében, manipulációs kísérletek alapján kaphatnánk pontosabb képet arról, hogy mely tényezők meghatározóak a hematokrit szint kialakításában.

A fiókanevelés alatt összehasonlított tojók és hímek hematokrit értékei 2009-ben különböztek, 2010-ben nem (2. ábra). A tojókra magasabb hematokrit szint volt jellemző, melyet a költési stádiumban megfigyelt nagyobb energia befektetésükkel magyarázok. Az örvös légykapónál a korai szülői ráfordítás a tojókat terheli, mivel a fészkepítés, tojás lerakás és költés az ő feladatukat képezi (Rosivall 2005). A költési fázis első szakaszában a tojókat jellemző fokozott energiaigény hatása megmutatkozhat az egyedek későbbi hematokrit szintjében. A fiókák etetését mindkét ivar végzi, így feltehetőleg ebben a szakaszban az ivarok befektetésének aránya kevésbé okoz eltéréseket. Az egyedek hematokrit szintje az energiaigény függvényében változhat. Széncinegék fészekmanipulációs kísérletében a megnövelt tojásszám hatására megemelkedett a szülők hematokrit értéke, tömegük csökkent, míg a tojások számának csökkentésével az ellenkező hatást tapasztalták (Hörak és mtsai. 1998). Érdekes módon a fészekalj növelésével a hímeknél érték el nagyobb hatást, azonban a kiindulási hematokrit szint magasabb volt a tojóknál, mely megegyezik az általam 2009-ben tapasztalttal. Eredményeim nem adnak egyértelmű választ arra, hogy eltérnek-e az ivarok hematokrit értékei. Különböző években, eltérő környezeti feltételek mellett változhat a hematokrit értékek eloszlása ivarok között. Rokon fajnak, a kormos légykapónak (*Ficedula hypoleuca*), a már korábban említett vizsgálata során nem kaptak ivarok között különbséget (Potti és mtsai. 1999), ami annak a lehetőségét erősíti, hogy a 2009-ben megmutatkozó magas hematokrit szintet a tojóknál egyéb tényezők eredményezték.

A hematokrit mintázatát kialakító tényezők közül a szaporodási stádium jelentős befolyással bírhat. A fiókanevelés alatt a szülőket nagy fizikai aktivitás jellemzi, mely alapján a hematokrit szint növekedését várnánk, a kisebb energia befektetést igénylő udvarlási stádiumhoz képest. Azok a vizsgálatok, melyek a fiókanevelés és az azt követő vedlési stádium összehasonlítását végezték, a nevelés alatt magasabb hematokrit értéket eredményeztek (Merino és Barbosa, 1996; Chilgren és deGraw 1977). A vándorlásból visszaérkező udvarló, majd a fiókákat nevelő örvös légykapó hímeket összehasonlítva azonban az udvarlás alatt magasabb hematokrit érték volt jellemző (3. ábra). A hímek udvarlási stádiumra jellemző hematokrit értékének mérését pár nappal a vonulás után végeztük. Mivel a hematokrit érték arányos a metabolikus aktivitással, mely a mintavételt megelőző pár napos vagy akár hetes periódusban az egyedet jellemezte (Carpenter 1975, Ots és mtsai. 1998), így a hosszú távú repülés fokozott fizikai megterhelésének hatása megmutatkozhat az udvarláskor mért hematokrit értékekben. A hosszú távú vándorlás hematokrit érték növelő hatását mutatták ki a kis godát (*Limosa lapponica*) vizsgálva (Landys-Cianelli és mtsai. 2002). A repülés megszakítása során növekvő hematokrit érték volt megfigyelhető ennél a fajnál. A megelőző oxigénhiányos állapot eredményeként és a megnövekedett oxigénigény kielégítésére, fokozott vörösvérsejtképzést és hemoglobin szám növekedést tapasztaltak (Landys-Cianelli és mtsai. 2002).

Eredményeimmel megegyezően, a füstifecsckénél (*Hirundo rustica*) kimutatták a hematokrit értékének csökkenését a szaporodási időszak alatt (Saino és mtsai. 1997b).

Az említett vizsgálatok azt mutatják, hogy a fiókanevelési befektetés ugyan energiaigényes folyamat, de a vándorláshoz képest kisebb mértékű fizikai aktivitást igényel a szülők részéről. Ennek következménye lehet, hogy nevelési stádiumban csökkent az örvös légykapó hímek hematokrit értéke.

2.) Hematokrit egyedi változókkal való kapcsolata

Vizsgálatom kiindulási pontja az volt, hogy az egyedek hematokrit értéke és minősége pozitív kapcsolatban áll. A hematokrit szint meghatározza az egyedek oxigén felvételi kapacitását és oxigénszállítási hatékonyságát a szövetekhez, mely a teljesítőképességet befolyásolja. A fehérvérsejtek számán keresztül az immunrendszer hatékonyságát is tükrözheti a hematokrit értéke. Így tehát a vérsejtek aránya az egyed túlélését befolyásolja.

A magas hematokrit szint azonban nem feltétlenül társul jó egészségi állapothoz (Shlosberg 1996). A vér viszkozitásának fenntartása felső határt szab a hematokrit érték növekedésének

(Smith és mtsai. 2000). A hematokrit értékének túlzott növekedése az ozmolaritást veszélyeztetheti. Betegség vagy rendellenesség ellen küzdő egyednél is megfigyelhető a vörsejtek arányának kompenzatorikus növekedése. Ennek ellenére a természetben a magas hematokrit szint jó egészségi állapottal való kapcsolatát feltételezhetjük, mert a betegségből származó halálozások a mintaszámot a jó kondícióhoz társuló magas hematokrit szintű egyedek nagyobb aránya felé tolják el (Potti és mtsai. 1999).

A két legfontosabb minőséget jelző tollazati bélyeg az örvös légykapónál a fehér homlokfolt és a szintén fehér szárnyfolt. A bélyegek fenntartásának költsége biztosíthatja a minőségjelzés őszinteségét (Török és mtsai. 2002). A fehér tollak melanin hiányának következtében a toll szerkezete fellazul, így ezek a területek sérülékenyebbek. A melanint tartalmazó tollaknál kisebb keménységűek a fehér színfoltok (Bonser 1995). Ehhez társul, hogy a pigmenteket nem tartalmazó fehér tollakat jobban preferálják a tolltetvek, melyek a tollak roncsolásával a szerkezet további gyengülését okozzák (Kose és Møller 1999). A szerkezetileg gyenge, törött tollaknak aerodinamikai költsége is lehet (Kose és Møller 1999). Továbbá azt is megfigyelték, hogy a nagyobb fehér folttal rendelkező egyedekre nagyobb predációs kockázat hathat (Andersson 1994; Götmark 1997).

A homlokfolt vizsgálata során kimutatták, hogy ivari szelekció hat a bélyegre. Svéd populációban, a nagy homlokfoltú örvös légykapó hímek több tojóval párosodtak és nagyobb volt az élettartam alatti reprodukciós sikerük (Gustafsson és mtsai. 1995). Markó és mtsai. (2010) a hímek antioxidáns kapacitásának pozitív kapcsolatát kapták a homlokfolt nagysággal az általunk vizsgált populációban. Ugyanakkor más vizsgálatok során az egyedek fenotípusos minőségével nem mutatott kapcsolatot homlokfoltjuk (Hegyi és mtsai. 2002, 2006). A költési szezon során is változhat a bélyeg és a szaporodási siker kapcsolata. A későn költők között a nagy homlokfoltúak voltak a sikereesebbek (Qvarnström és mtsai. 2000).

A szárnyfoltot vizsgálva, az örvös légykapók Pilisi populációjában a jelleg őszintének bizonyult. Tojók szárnyfoltja pozitívan korrelált a kondícióval (Hegyi és Garamszegi 2007), míg hímeknél az előző évi kondíciót jelezte (Török és mtsai. 2002).

Mivel az örvös légykapók a költési stádium után évente egyszer vedlik az evezőtollaikat, a következő évben visszaérkező költő egyedek az előző év őszén kialakított szárny színezetet hordozhatják. Így felmerül a kérdés, hogy talán jobb becslést adhat a szárnyfolt az egyedek előző évi állapotáról, mely a vedlés alatt jellemezte őket.

A madarak kondíciójáról a testmérethez viszonyított tömeggel számolva jobb becslést kapunk, mint egyedül a tömeget vizsgálva (Johnson és mtsai. 1985), ezért az örvös légykapók kondícióját az egyedek tömegének és tarsus hosszának összefüggéséből becsültem.

Az előbbieken felsorolt tollazati (szárnyfolt, homlokfolt) és morfológiai (kondíció) minőségjelző komponensek egyikével sem mutatott összefüggést a hematokrit érték az általam vizsgált örvös légykapó populációban (3-4. táblázat).

A korcsoportok közötti eltérő hematokrit szintet számos esetben kimutatták. Jellemzően a korral növekedett az egyedek hematokrit értéke, melyet a növekvő energiaigénnyel (Merino és Barbosa 1996), más esetben megnövekedett vörösvérsejtképzéssel (Fair és mtsai. 2007) hoztak összefüggésbe. A kor előrehaladtával növekszik a madarak tapasztalata, a magasabb kort megért egyedek jó minőségét feltételezhetjük.

Vizsgálatom során nem kaptam összefüggést az örvös légykapók hematokrit értéke és korcsoport beli besorolásuk között.

A kormos légykapók vizsgálata során szintén nem volt kapcsolat az egyedek kora és hematokrit értéke között (Potti és mtsai. 1999).

Vizsgálatomban a lerakott tojásszámmal a tojók hematokrit értékei nem mutattak összefüggést (2. táblázat). Bár a fészekalj nagyság (tojásszám), mint a reprodukciós siker egyik komponense, szoros kapcsolatban áll az egyed rátermettségével, de az egyedek rátermettségének pontosabb becsléséhez szükséges volna a rekruta szám ismerete. Örvös légykapónál az élettartam alatti szaporodási stádiumoknak nagy hatása van a reprodukciós sikerre, és kapcsolatban áll a rekruta számmal (Herényi és mtsai. 2012), mely az élettartamot átívelő vizsgálatok szükségességét szorgalmazza.

Az egyedek oxidatív állapotát a vérből mért reaktív oxigén származékok (ROM) és antioxidáns kapacitás hányadosával jellemeztük. A reaktív oxigén származékok molekuláris oxigénből képződnek, és magas reaktivitással rendelkeznek (Kregel és Zhang 2006). Normál körülmények között az aerob légzés melléktermékeként folyamatosan keletkeznek, és molekuláris oxidatív károkat okoznak (Sohal és mtsai. 2002). A redox homeosztázis fenntartása érdekében a méregtelenítő rendszer antioxidánsokat tartalmaz, melyek a reaktív oxigén származékokat stabilabb molekulákká alakítják (Costantini 2008). A madarak vonulása során a megnövekedett anyagcsere intenzitás fokozott ROM produkciót, így magasabb oxidatív állapotot eredményez (Costantini 2008). Ez összhangban van a hematokrit érték fokozott fizikai aktivitás oxigénigényének fedezésére történő növekedésével.

Elvárásaimmal ellentétben, a két fiziológiai változó nem mutatott kapcsolatot az örvös légykapóknál (5. táblázat).

3.) Hematokrit érték változás a becsült egyedi minőség függvényében

Az udvarlás és fiókanevelés közötti hematokrit érték változás, és az egyedek minőségjelző komponenseinek kapcsolatát is megvizsgáltam, mert azt feltételeztem, hogy a hematokrit változás mértéke reflektálhatja az egyed minőségi állapotát.

Arról már esett szó, hogy a vonulás energiaigényének kielégítésére, az oxigén hiányos állapot következtében tapasztaljuk, feltehetőleg, az udvarlás alatti magas hematokrit értékeket. Az érték növekedésében korlátozó tényező lehet a repülés alatt jellemző alacsony táplálkozási szint. Koplaláskor az egyedek hematokrit értéke csökken (Merilä és Svensson 1995). Ez alapján feltételezem, hogy egy jobb minőségű madár, több időt fordíthat táplálkozásra, így magasabb hematokrit szintet tud fenntartani, ezért a fizikai megterhelés után magasabb hematokrit érték jellemezheti az udvarlási stádiumban. Jenni és mtsai. (2006) kimutatták, hogy a sovány énekesmadaraknál fizikai megterhelés (több órás repülés) után alacsonyabb hematokrit szint volt jellemző, mint a nagyobb tömegűek esetén.

Az udvarlás alatti hematokrit szint összefüggést mutatott az érték stádiumok közötti változásával (4. ábra). A jó minőségű egyedeknél azt várom, hogy egy udvarlás alatti magas hematokrit szintet egy ahhoz képest viszonylag kismértékű hematokrit szint csökkenés követ. Mivel az udvarlási értékek befolyásolják a változás mértékét, az összefüggés regressziós egyenesének vettem a reziduálisait, így a hematokrit eltérésének udvarlás alatti szinthez viszonyított mértékével számoltam.

A hematokrit változás reziduálisa nem mutatott összefüggést az egyed becsült minőségével, sem a szaporodási sikerével (6. táblázat). Az összefüggés hiánya mellett alternatív magyarázatként felmerül, hogy az általam jónak feltételezett, magas hematokrit szintről viszonylag kis csökkenést mutató egyedek hematokrit eltérésének reziduális értéke a modellben megegyezhet a vonulás során alacsony hematokrit szintet fenntartani képes, majd fiókanevelési fázisig ezen érték kis csökkenését, esetleg növekedését mutató, elméletem szerint rosszabb minőségű egyedek értékeivel, mely alapján nem várhatunk összefüggést. Ezen eseteket a 4. ábra vonal alatti területén elhelyezkedő, negatív reziduális értékekkel rendelkező egyedek mutatják, ahol az udvarlás alatti érték vagy nőtt (jellemzően az udvarlás alatti alacsony hematokrit szintek esetén), vagy kis mértékben csökkent csak a nevelési stádium időszakára.

4.) Hematokrit érték változás és a minőségjelző bélyegek változásának kapcsolata

Az évek közötti hematokrit értékek eltérését (2009 – 2010) összevetettem az egyedek minőségjelző bélyegekben megmutatkozó változásaival (7. táblázat). A tollazati bélyegekkel nem mutatott összefüggést a hematokrit változásának mértéke, melynek háttérében a toll színezet viszonylagos állandósága állhat. A homlokfolt és szárnyfolt méretét évenként alakítja újra a madár, míg a hematokrit egy folytonos változásban lévő, aktuális állapotot tükröző jelleg. A kondíció változásával azonban szignifikáns kapcsolatot mutatott a hematokrit értékének változása (5. ábra). Hasonló eredmény született Sánchez-Guzmán és mtsai. (2004) vizsgálata során, a fogságban nevelt tarjvarjúk (*Geronticus eremita*) kondíciója a hematokrit értékükkel együtt változott az évek között. A kondíció gyorsan változó bélyeg, mely képes az egyed aktuális állapotáról informálni, így megmutatkozik a hematokrit értékkel való kapcsolata.

5.) "Assortative mating" és repetabilitás vizsgálat

Az "assortative mating" hipotézisét vizsgáltam a pár hím és tojó tagjainak hematokrit értékeit összehasonlítva. Nem kaptam szoros kapcsolatot a két szülő hematokrit értéke között (6-7. ábra). A párválasztást számos tényező korlátozhatja, például az egyedek térbeli és időbeli eloszlása (Herényi 2012). Emellett az összetett egyedi minőségnek a hematokrit érték csak egy összetevőjét tükrözheti, mely nem biztos, hogy elsődleges szempont a párpreferencia során.

A hematokrit értékek évek közötti repetabilitásának vizsgálata során szignifikáns összefüggést kaptam (8. ábra). Kormos légykapók vizsgálata során az egyedek hematokrit értéke az évek között szintén magas repetabilitást mutatott (Potti és mtsai. 1999). A hematokrit érték érzékenységet több esetben kimutatták a különböző környezeti faktorokra, mégis az egyedet jellemző hematokrit varianciája nem lehet túl nagy mértékű.

Konklúzió

Az örvös légykapónál a szaporodási stádiumok között mutatott eltérés a hematokrit szintekben megerősíti az energiaigénynek megfelelő, metabolikus aktivitást tükröző érték változás elméletét, mely pár napos késéssel mutatkozhat meg az egyed hematokrit értékében.

Ugyan a hematokrit érték ingadozása volt megfigyelhető (pl. szaporodási stádiumok között), mégis évenként az egyedek hematokrit szintje csak kis mértékben változott, a repetabilitás vizsgálat eredménye alapján. Az egyedet jellemző, korlátok között változó hematokrit szint lehetővé teszi, hogy a jelleg informáljon az egyed minőségéről, és ne csak pillanatnyi állapotáról. Az általam használt minőségjelző komponensekkel azonban nem állt kimutatható kapcsolatban a hematokrit érték. Emellett a hematokrit változásának mértéke sem függött a mért minőségjelző komponensektől. A kapcsolat létét egyedül a kondíció változás hematokrit érték változással mutatott szignifikáns kapcsolata erősíti.

Eredményeim alapján lehetséges, hogy a hematokrit, változékonyságát figyelembe véve, mégsem alkalmas az egyedi minőség megbízható becslésére.

Az egyedi minőség összetettsége mellett azonban előfordul, hogy több minőséget becslő komponens egymással nem mutat korrelációt. Az egyes változók az egyed minőségének más aspektusait jelezhetik. Míg a homlokfolt elsődlegesen az ivari szelekción keresztül hathat az egyed sikerességére, addig egy fiziológiai változó, mint a hematokrit, az egyed általánosabb egészségi állapotát jelezheti. Az egészségi állapot hat az egyed túlélésére, a megélt szaporodási időszakok száma pedig az élettartam alatti reprodukciós sikeren keresztül tükrözi az egyed rátermettségét.

A további vizsgálatok során a reprodukciós sikert az élettartam alatti rekruta számmal szeretném becsülni, és annak kapcsolatát vizsgálni a hematokrit értékekkel.

A hematokrit értékét befolyásoló környezeti faktorok vizsgálatára tervezem a mintavételi területen a táplálékélérhetőség hatásának vizsgálatát, az örvös légykapó fő táplálékát adó hernyó biomassza becslésén keresztül.

Az ok-okozati kapcsolatok feltárását csak manipulációs kísérletekkel lehetne elvégezni. A metabolikus aktivitás hatásának kísérletes vizsgálatát tehetjük meg, a madarak tömegének mesterséges növelésével (pl.: hátára kis súly helyezésével). Megvizsgálhatjuk terhelés hatására a hematokrit érték változását. Majd az azonos mértékű megterhelés hatására bekövetkezett hematokrit szint változásait összevethetjük az egyedek minőségjelző bélyegeivel.

További vizsgálatok szükségesek, hogy teljesebb képet kaphassunk a hematokrit és az egyedi minőség kapcsolatáról.

Összefoglaló

A vér hematokrit értéke az egyed fiziológiai állapotáról nyújt információt. Feltehetőleg a magas hematokrit szint jó egészségi állapotot tükröz. A vörösvértestek számának növelésén keresztül nő a felvehető oxigén mennyisége, ami fokozott fizikai igénybevétel esetén teljesítménynövekedést eredményez.

Odútelepen költő, természetes örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) populációban három évben vizsgáltam a hematokrit érték évek, ivarok és szaporodási stádiumok közötti mintázatát. A hematokrit és az egyedi minőséget jelző morfológiai, tollazati és fiziológiai változók, valamint tojók esetén a fészekalj nagyság kapcsolatát elemeztem. A szaporodási stádiumok közötti egyedi hematokrit értékek változását a hímek szaporodási sikerével is összevetettem. A hematokrit és az egyedi változók évek közötti eltéréseinek kapcsolatát vizsgáltam. Az "assortative mating" hipotézisét teszteltem és számoltam az egyedek hematokrit értékének évek közötti repetabilitását.

A hímek udvarlás alatti hematokrit értékei jelentős évhatást mutattak. A fiókákat nevelő tojóknál szintén erős volt az évhatás, a hímek nevelés alatti értékei ellenben nem különböztek évek között. 2009-ben a tojók magasabb hematokrit értékkel rendelkeztek, mint a hímek. A két szaporodási stádium összehasonlítása során a hímek udvarlás alatti hematokrit szintje magasabb volt, mint nevelés esetén. Az egyedek jellemzésére használt változók (kondíció, homlokfolt, szárnyfolt, kor, oxidatív állapot) és a fészekalj nagyság nem mutatott szignifikáns kapcsolatot a hematokrit értékkel. A hematokrit stádiumok közötti eltérése nem korrelált a becsült egyedi minőséggel, azonban az évek közötti hematokrit eltérés az egyedek kondíció változásával szignifikáns összefüggést mutatott. Az „assortativ mating” hipotézise esetünkben nem igazolódott. Az egyedek hematokrit értékei évek között szignifikáns repetabilitást mutattak.

Az évek közötti varianciát az eltérő környezeti feltételek (pl.: táplálékelérhetőség) okozhatják. Az udvarlás alatt mért magas hematokrit a megelőző vonulás nagy energiaigényének következménye lehet. Az egyedi változókkal végzett elemzések alapján, a hematokrit értéke az egyed minőségének más aspektusait jelezheti, mint az általunk használt egyéb minőségjelző változók. Az egyedi hematokrit értékek évek közötti repetabilitása lehetővé teszi, hogy a jelleg az egyed aktuális állapota mellett, általános egészségi állapotáról is informáljon.

Summary

The haematocrit rate of the blood shows the physiological state of an individual. As the haematocrit grows, the higher erythrocyte number results in more efficient oxygen uptake capacity which can lead better performance and probably better survival of an individual. Hence we assume that the high value reflects good health state.

I studied a wild collared flycatcher population during a period of three years. I measured the difference in hematocrit between years, sexes and breeding stadiums (after arriving from migration and when fledglings were about 6 days old in the nests). The haematocrit values differed between most years and during the breeding period. I have found a difference in sexes in one year, but not in the next one.

I tried to elucidate the relationship between the haematocrit value and the measured fitness related traits of individuals. Haematocrit of birds were unrelated to age, wing patch size, forehead patch size, body condition and clutch size.

I studied the relationship between the changes in haematocrit during the breeding period and the estimated quality and breeding success of the individuals. I did not find any correlation.

Analysing the changes between two years, there was a statistically significant relationship between changes in condition index and haematocrit of individuals.

Our data does not support the assortative mating hypothesis, the haematocrit values of female and male birds in pairs did not correlate. Between years, the haematocrit values of an individual showed repeatability.

The different environmental effects and energy demands of individuals may be the driving force behind the observed changes in haematocrit level. As the hematocrit value shows no correlation with the studied fitness related traits, it might indicate a different aspect of individual's quality. The repeatable haematocrit level of individuals means that the character is representative of the individual and can vary within limits. This finding suggests that haematocrit may inform us about the individual's general health state instead only its current status.

Nyilatkozat a pályázó egyéni hozzájárulásáról a pályaműben leírt eredményekhez

Alulírott Boross Nóra a dolgozatban leírt munkafolyamatok közül a:

- vizsgálat mindhárom évében a terepi adatgyűjtésben,
- a hematokrit értékek számolásában

részt vettem,

- a három évben gyűjtött morfológiai, tollazati és költési változók, valamint oxidatív állapot és hematokrit mérések adataiból az összesített adatbázis készítését,
- a statisztikai elemzéseket,
- az eredmények kiértékelését és a dolgozat megírását

végeztem el.

.....
Boross Nóra

aláírás

Budapest, 2013. január 07.

Köszönetnyilvánítás

Elsőként szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Török Jánosnak. A dolgozat megírásában nagy segítséget jelentett, hogy mindig számíthattam hasznos tanácsaira, támogatására. Köszönöm Markó Gábornak és Boross Gábornak a statisztikai elemzésekben nyújtott segítséget, és felmerülő kérdéseim türelmes megválaszolását. Köszönettel tartozom a viselkedésökológiai kutatócsoport tagjainak a terepi adatgyűjtésbe fektetett munkájukért. Köszönöm továbbá D. Costantininek a vérelemzési munkáját. A vizsgálatokat az OTKA (K75618) támogatta.

Irodalomjegyzék

1. Andersson M (1994) Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton
2. Boiesmenu C, Gauthier G, Larochelle J (1992) Physiology of prolonged fasting in Greater Snow Geese (*Chen caerulecens atlantica*). Auk 109:501-521
3. Bonser RH (1995) Melanin and the abrasion resistance of feathers. The Condor 97:590-591
4. Boyle WA, Norris DR, Guglielmo CG (2010) Storms drive altitudinal migration in a tropical bird. Proc R Soc B 277:2511–2519
5. Carpenter FL (1975) Bird hematocrits: effect of high altitude and strength of flight. Comp B Physiol 12:415–417
6. Chilgren JD, deGraw WA (1977) Some blood characteristics of white-crowned sparrows during molt. Auk 94:169-171
7. Costantini D (2008) Oxidative stress in ecology and evolution: lessons from avian studies. Ecology Letters 11:1238-1251
8. Cuervo JJ, Moller AP, de Lope F (2007) Haematocrit is weakly related to condition in nestling Barn Swallows *Hirundo rustica*. Ibis 149:128–134
9. Fair J, Whitaker S, Pearson B (2007) Sources of variation in haematocrit in birds. Ibis 149:535–552
10. Götmark F (1997) Bright plumage in the magpie: does it increase or reduce the risk of predation? Behav Ecol Sociobiol 40:41-49
11. Gustafsson L, Qvarnström A, Sheldon BC (1995) Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. Nature 375:311-313
12. Hegyi G, Török J, Tóth L (2002) Qualitative population divergence in proximate determination of a sexually selected trait in the collared flycatcher. J Evol Biol 15:710-719

13. Hegyi G, Török J, Tóth L, Garamszegi LZ, Rosivall B (2006) Rapid temporal change in the expression and age-related information content of a sexually selected trait. *J Evol Biol* 19:228-238
14. Herényi M (2012) A szaporodási sikert befolyásoló tényezők az örvös légykapónál (*Ficedula albicollis*). phd disszertáció, ELTE
15. Herényi M, Hegyi G, Garamszegi LZ, Hargitai R, Michl G, Rosivall B, Török J (2012) Lifetime offspring production in relation to breeding lifespan, attractiveness, and mating status in male collared flycatchers. *Oecologia* in press doi:10.1007/s00442-012-2362-4
16. Heylen DJA, Matthysen E (2008) Effect of tick parasitism on the health status of a passerine bird. *Funct Ecol* 22:1099-1107
17. Hoi-Leitner M, Romero-Pujante M, Hoi H, Pavlova A (2001) Food availability and immun capacity in serin (*Serinus serinus*) nestlings. *Behav Ecol Sociobiol* 49:333-339
18. Hőrak P, Ots I, Murumägi A (1998) Haematological health state indices of reproducing Great Tits: a response to brood size manipulation. *Funct Ecol* 12:750–756
19. Jenni L, Müller S, Spina F, Kvist A, Lindström A (2006) Effect of endurance flight on haematocrit in migrating birds. *J Ornithol* 147:531-542
20. Johnson DH, Krapu GL, Reinecke KJ, Jorde DG (1985) An evolution of condition indices for birds. *J Wildl Manage* 49:569-575
21. Kose M, Møller AP (1999) Sexual selection, feather breakage and parasites: the importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behav Ecol Sociobiol* 45:430-436
22. Kregel KC, Zhang HJ (2007) An integrated view of oxidative stress in aging: basic mechanisms, functional effects, and pathological considerations. *Am J of Physiol* 292:R18-R36
23. Landys-Ciannelli MM, Jukema J, Piersma T (2002) Blood parameter changes during stopover in a long-distance migratory shorebird, the Bar-tailed Godwit (*Limosa lapponica taymyrensis*). *J Avian Biol* 33:451–455
24. Lessels CM, Boag PT (1987) Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104:116-121

25. Markó G, Costantini D, Michl G, Török J (2010) Oxidative damage and plasma antioxidant capacity in relation to body size, age, male sexual traits and female reproductive performance in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *J Comp Physiol* 181:73-81
26. Merilä J, Svensson E (1995) Fat reserves and health state in migrant Goldcrest (*Regulus regulus*). *Funct Ecol* 9:842-848
27. Merino S, Barbosa A (1996) Haematocrit values in chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*): variation in age and reproductive status. *Polar Biology* 17:14-16
28. Merino S, Potti J (1998) Growth, nutrition and blowfly parasitism in nestling pied flycatchers. *Can J Zool* 76:936-941
29. Ots I, Murumägi A, Hõrak P (1998) Haematological health state indices of reproducing Great Tits: methodology and sources of natural variation. *Funct Ecol* 12:700–707
30. Palinauskas V, Valkiūnas G, Bolshakov CV, Bensch S (2008) *Plasmodium relictum* (lineage P-SGS1): Effects on experimentally infected passerine birds. *Experimental Parasitology* 120:372-380
31. Potti J, Moreno J, Merino S, Frías O, Rodríguez R (1999) Environmental and genetic variation in the haematocrit of fledling pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Oecologia* 120:1-8
32. Rattner BA, Haramis M, Chu DS, Bunck CM (1987) Growth and physiological condition of black ducks reared on acidified wetlands. *Can J Zool* 65:2953-2958
33. Rosvall B (2005) Allocation of parental investment in birds. phd disszertáció, ELTE
34. Saino N, Cuervo JJ, Krivacek M, de Lope F, Moller AP (1997a) Experimental manipulation of tail ornament affects the hematocrit of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Oecologia* 110:186-190
35. Saino N, Cuervo JJ, Ninni P, de Lope F, Moller AP (1997b) Haematocrit correlates with tail ornament size in three populations of the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Funct Ecol* 11:604-610

36. Santangeli A, Hakkarainen H, Laaksonen T, Korpimäki E (2012) Home range size is determined by habitat composition but feeding rate by food availability in male Tengmalm's owls. *Animal behaviour* 83:1115-1123
37. Smith FM, West NH, Jones DR (2000) The cardiovascular system. Whittow GC, *Avian Physiology*. Academic, San Diego, pp 141-231
38. Sohal RS, Mockett RJ, Orr WC (2002) Mechanisms of aging: an appraisal of the oxidative stress hypothesis. *Free Radic Biol Med* 33:575-586
39. Svensson E, Merilä J (1996) Molt and migratory condition in blue tits: a serological study. *Condor* 98:825-831
40. Török J, Hegyi G, Garamszegi L (2002) Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behavioral Ecology* 3:382-388
41. Török J, Hegyi G, Tóth L, Könczey R (2004) Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia* 141:432-443