

Debreceni Egyetem
Természettudományi és Technológiai Kar
Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék

36. OTDK Biológia Szekció

A kortikoszteron testtömegfüggő hatása örvös légykapó fiókák növekedésére

Készítette: **Kozma Ferenc Sándor**

Biológia BSc hallgató

Harmadév (2020)

Témavezető: **Dr. Lendvai Ádám Zoltán**

Egyetemi docens

Debrecen, 2023

1. Tartalomjegyzék

1.	Tartalomjegyzék	2
2.	Bevezetés	3
3.	Célkitűzések	11
4.	Anyag és módszertan	12
4.1.	A modellfaj és a terület bemutatása	12
4.2.	A kísérletes kezelés bemutatása	14
4.3.	Labor munkálatok	14
4.4.	Adatkezelés és statisztikai elemzés	15
4.4.1.	Adatfeldolgozás	15
4.4.2.	Növekedés mintázatának elemzése	15
4.4.3.	Növekedési paraméterek kiszámítása	16
5.	Eredmények	17
5.1.	A növekedést meghatározó tényezők	17
5.2.	A maximális növekedés	20
5.3.	A maximális növekedés elérésének időpontja	21
5.4.	A 12. napos testtömeg	22
5.5.	A 12. napos növekedés	23
6.	Értékelés	25
7.	Köszönetnyilvánítás	29
8.	Összefoglalás	30
9.	Irodalomjegyzék	31

2. Bevezetés

A növekedés az élet egyik legalapvetőbb jelensége. A többsejtű élőlények a parányi muslicától az elefánton át a mammutfenyőig életüket egyetlen sejtként kezdik, majd egyedfejlődésük során el kell érniük az ivarérettséghez szükséges szerveződést és testméretet. Bár a növekedés univerzális jelenség az élővilágban, az uniformitás egyáltalán nem jellemző rá. A növekedési mintázatok eltérhetnek nagyobb rendszertani kategóriák közt, fajok, populációk, sőt egyedek között is. Ez a sokféleség pedig az élőlények evolúciós léptékű alkalmazkodásának köszönhető.

A növekedés lehet determinált vagy indeterminált. Fő különbségük, hogy a determinált növekedési típusok kismértékű növekedési pálya változást tesznek lehetővé az egyed számára a növekedés megkezdése után. Ezzel szemben az indeterminált növekedés során az egyedek életük során többször is megváltoztathatják növekedési pályájukat. A determinált és az indeterminált növekedések esetében is lehet szó aszimptotikus növekedésről, ilyenkor az állat egy növekedési platót (aszimptotát) ér el, aminél tovább nem tud növekedni. Vannak más esetek is, amikor nem állapítható meg aszimptota a növekedési pályán, ezeket csillapodó vagy lassuló növekedésnek nevezzük. Ez a növekedés akkor fordul elő, mikor az állat a növekedési pályájának prediktálható aszimptotáját fizikailag képtelen elérni, vagy ha az egyedek élettartama rendszeresen túl rövid ahhoz, hogy elérjék a pálya által prediktálható aszimptotát (Sebens 1987; Omeyer és mtsai. 2018).

Általánosságban az ektoterm állatokat indeterminált növekedésűnek, az endotermeket determináltak tartják, bár ez az elmélet mára meghaladottá kezd válni. Gerinceseknél a halakat és kételtűeket inkább az indeterminált növekedés jellemzi (bár akadnak ellenpéldák itt is), míg az emlősök esetében a determinált növekedés az elterjedtebb (Frýdlová és mtsai. 2020; Omeyer és mtsai. 2018). Érdekes kivétel pl. az ázsiai elefántok esete, ahol indeterminált növekedést figyeltek meg (Mumby és mtsai. 2015). A növekedési jellegek az evolúció során sokszor változhatnak, ezt bizonyítja az is, hogy a pikkelyes hüllők (*Squamata*) kládjában feltételezhetően többször, egymástól függetlenül alakult ki az indeterminált növekedés (Frýdlová és mtsai. 2020). Van azonban egy klád, ahol ez a változatosság nem figyelhető meg, mert minden eddig vizsgált faj determinált, aszimptotikus növekedéssel jellemezhető: ez a madarak (*Aves*) kládja.

A madarak növekedésének legjelentősebb időszaka közvetlenül a kikelés utáni periódusban következik be (Nash és mtsai. 2014). A saját súlyukat hetek alatt megsokszorozó

fiókákat gyakran a szülők etetik, ezeknél a fajoknál a fiókának szinte csak a növekedésre és fejlődésre kell fordítania a szervezetébe bejutó tápanyagokat, megspórolva ezzel a táplálék felkutatásába (esetenként megszerzésébe) fektetendő energiát. Ezért a növekedés és a rátermettség (Gebhardt-Henrich és Richner 1998), illetve a kirepüléskor mérhető testtömeg és a rátermettség szoros kapcsolatban állnak a fészeklakó madarak fiókáinál (Schmutz 1993; Ludwigs és Becker 2006; Cam és Aubry 2011).

Ahhoz, hogy egy fióka sikeresen kirepüljön, a rendelkezésre álló időn belül kell elérnie a szükséges fejlettségi szintet. Ezért minden fióka elsődleges érdeke, hogy az optimális növekedéshez szükséges tápanyagmennyiséghez hozzájusson. A különböző madarak fészekalj mérete igen változatos, de a versengés a fiókák között általánosnak mondható. Vannak fajok (például a koronás sas (*Stephanoaetus coronatus*)), ahol a fiókák megölik testvérüket (ez az úgynevezett küzdő versengés egyik fajtája). Ezt a testvérekkel szembeni agresszív magatartást káinizmusnak nevezik (Simmons 1988). A versengés egy enyhébb és általánosabb formája (az úgynevezett tülekedő versengés egyik esete) például a fiókák táplálék kéregetése. Ilyenkor a fiókák gyakran intenzív vokalizációval kísérve csőrüket szüleik felé kitátva koldulnak táplálékot. Számos vizsgálat kimutatta, hogy a kéregető viselkedés stimulálja a szülőket a fiókák táplálására, és emiatt az intenzívebben kolduló fiókák előnybe kerülhetnek kevésbé aktívan kéregető testvéreikkel szemben. A kéregető viselkedés tehát befolyásolhatja, hogy melyik egyed mennyi táplálékot kap és ezáltal hatással lehet a növekedési pályákra is (Kilner 2001; Rodríguez-Gironés, Zúñiga, és Redondo 2001; Leonard, Horn, és Porter 2003; Neuenschwander és mtsai. 2003).

A versenytársak és a rövid rendelkezésre álló idő tehát rákényszeríti a fiókát, hogy sok energiát investáljon saját növekedésébe. Több tényező befolyásolja ezt az energiabefektetést és ezáltal a növekedést is. Ilyen tényező lehet a fészekalj mérete. Minél nagyobb ugyanis egy fészekalj, annál kevesebb táplálék jut egy fiókára, és ez a növekedését negatívan befolyásolja (Davies, Krebs, és West 2012). Hasonló a hatás egy csapadékosabb, hidegebb időszakban is, ilyenkor szintén kevesebb táplálékhoz jutnak a fiókák (Radford és mtsai. 2001; Marques-Santos és Dingemanse 2020). A fészekalj növelésével a paraziták megjelenésének az esélye is nő. Ezek a paraziták pedig csökkentik a fertőzött fiókák növekedését, túlélését. Következésképp minden fészeklakó fajnak van egy, a fajra jellemző optimális fészekalj mérete. Az optimális méretű fészekalj etetésére még képes a szülőpár, és a parazita fertőzés esélye sem túl magas. Így a fiókák száma többet ad a szülők szaporodási sikeréhez, mint amennyit a táplálék esetleges hiánya és a parazita fertőzés esélye elvesz. Ezért, bár a fióka számára ideális volna, ha csak ő

lenne a fészekben, a szülők számára mégis előnyösebb egy nagyobb fészekalj fenntartása (Davies, Krebs, és West 2012).

Nem csak a fészekalj mérete, de a fiókák gondozásában résztvevő egyedek száma is befolyásolja a fiókák növekedését. Van, hogy a szülők egyike elhagyja a fészket és nem eteti tovább a fiókákat (ez általában a hímekre jellemzőbb), vagy áldozatul esik egy predátornak. Ilyenkor a pár másik tagja egyedül eteti tovább a fiókákat. Ez a fiókák növekedésére negatívan hat (Santema és Kempenaers 2018). A floridai bozótszajkóknál (*Aphelocoma coerulescens*) azonban ennek az ellenkezője figyelhető meg. A fiatal egyedek segítenek szüleiknek a következő generációk felnevelésében (etetésében). Ez a viselkedés pozitívan hat a fiókák növekedésére és kirepülési sikerére (Burt és Peterson 1993).

Szintén pozitívan hat a fiókák növekedésére a testvéreikhez viszonyított nagyobb kezdeti testtömeg. Általánosságban a nagyobb fiókák több élelemhez jutnak a fészkaljon belül, ezáltal hamarabb érik el a végleges testtömeget és több energiájuk marad a szervi fejlődéshez. Ezzel szemben a kisebb kezdeti testtömeg hátrányt jelent a versengésben és negatívan befolyásolja a fiókák növekedését (Grant 1991). Ezt a testtömeg hátrányt sok esetben a kelési aszinkronia váltja ki. A verébalakúaknál gyakori, hogy a tojó hamarabb kezdi meg a tojások inkubációját, mint hogy lerakná az utolsó tojásokat (Stoleson és Beissinger 1995). Egyes fajoknál már az első tojás lerakását követően megkezdheti a tojó a kotlást (például nagy kócsagoknál (*Ardea alba*)), bár meg kell jegyezni, hogy a kotlás megkezdésének ideje nagy változatosságot mutat fajon belül is (Maxwell és Kale 1977; Haftorn 1981; Wiebe, Wiehn, és Korpimäki 1998; Álvarez és Barba 2014). Az inkubáció megkezdése után lerakott tojások azonban rendszerint később kelnek ki, mint az inkubálás kezdete előtt lerakott tojások. Ez a kelési aszinkronia. A később kikelt fiókák, bár keléskori tömegük nem feltétlen tér el nagymértékben korábban kikelt testvéreik keléskori tömegétől, mégis csökkent növekedésűek lesznek, hiszen testvéreik már jóval nagyobbak náluk (Magrath 1990). Bizonyos fajok (például a danka sirály (*Larus ridibundus*) vagy a kanári (*Serinus canaria*)) nőtényei a kelési aszinkronia hatásait valamelyest kompenzálni tudják. Ilyenkor a nőtény nagyobb tojásokat rak le az inkubáció megkezdése után, vagy azokat extra hormonokkal látja el, hogy a később kikelő fiókák keléskori testtömegét növeljék, így a fészekaljhoz viszonyított relatív testtömegük kevésbé lesz elmaradott (Schwabl 1993; Eising és mtsai. 2001; Rosivall, Szöllősi, és Török 2005). A növekedést tehát közvetve, a lerakott tojás mérete is befolyásolja. Minél nagyobb a tojás (ami egy nagyobb embrió kifejlődését teszi lehetővé), annál nagyobb lesz a kezdeti testtömeg, ami pozitívan hat a növekedésre.

Vannak azonban olyan tényezők, amelyek negatívan befolyásolják a fiókák növekedését. Ilyen például a fiókák számára kedvezőtlen időjárás. A kedvezőtlen időjárás vagy egyéb környezeti hatások egyik legkézenfekvőbb következménye, hogy a táplálék ellátottság mértéke az optimális szint alá csökken. Emiatt a túl erős hideg, vagy túl nagy forróság csökkenti a fiókák növekedési rátáját, szélsőséges esetben a fiókák el is pusztulhatnak (Dakin és mtsai. 2016). Amennyiben a növekedés során a táplálék ellátottság szintje nem éri el a szükséges szintet, a növekedés ideiglenesen lelassul, majd a környezeti feltételek javulásával felgyorsul, hogy a fiókák be tudják hozni a lemaradást. Ez a jelenség a kompenzáló növekedés, amely sok fajnál megfigyelhető (például fehérfejű gyurgyalag (*Merops bullockoides*) (Emlen és mtsai. 1991), örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) (Hegyi és Török 2007), vagy zebrapinty (*Taeniopygia guttata*) (Alonso-Alvarez és mtsai. 2007)). A kisebb kelési méret, vagy a későbbi kikelés okozta mérethátrányt a fiókák a kompenzáló növekedés két fajtájával próbálják leküzdeni. Az egyik a parallel növekedés, amivel a fióka a táplálék hiányában is egy folytonos növekedés révén éri el végső testméretét. Ezzel szemben a felzárkózó növekedés esetében a fióka a táplálék ellátottság helyreállítását követően, egy meredekebb növekedési rátával képes ledolgozni testvéreéhez viszonyított méretbeli hátrányát (Hegyi és Török 2007; Hector és Nakagawa 2012). Ennek a kompenzáló növekedésnek azonban hátrányai is vannak (Metcalfé és Monaghan 2001). A parallel növekedés során a fióka szervei fejletlenebbek maradnak, mivel a fiókának többlet energiára van szüksége (Hegyi és Török 2007). Annál a fiókánál pedig, amelyik felzárkózó növekedés révén éri el végleges méretét, teljes élettartama alatt megemelkedett nyugalmi metabolikus ráta figyelhető meg, továbbá az egyed szervezete kitettebb lesz az oxidatív károsodásra nézve. A kompenzáló növekedés tehát csökkenti az egyed későbbi rátermettséget (Metcalfé és Monaghan 2001; Alonso-Alvarez és mtsai. 2007; Criscuolo és mtsai. 2008).

A növekedést negatívan befolyásoló tényezők, stresszt okoznak a fiókának, ezért az ilyen hatásokat sztrezoroknak, vagy stresszhatásoknak hívják. A stresszor egy olyan, a szervezet számára kellemetlen, és előre nem megjósolható esemény, amely a szervezet számára kellemetlen, amely hatást gyakorol a szervezet nyugalmi állapotára, és amely jellegzetes reakciót (stresszválaszt) vált ki (Blas 2015). A stresszválaszért felelős hormonális útvonal a hipotalamusz-hipofízis-mellékvese (az angol hypothalamo-pituitary-adrenal alapján általánosságban HPA-ként rövidített) tengely. Ez a tengely a stressz válaszban kulcsfontosságú szerepet játszó glükokortikoid hormonok termelését szabályozza (Hau és mtsai. 2016). Míg emlősök esetében ez a glükokortikoid főként a kortizol, addig a madaraknál ennek a szerepét a kortikoszteron tölti be (Hau és mtsai. 2016). A hipotalamusz idegi alapon informálódik a stresszről. Ezt a jelet a hipotalamusz a kortikotropin felszabadító (az angol corticotropin-

releasing hormone alapján általánosságban CRH-ként rövidített) hormon szekretálásával továbbítja a hipofízisbe. A hipofízis pedig az adrenokortikotrop (az angol adrenocorticotropic hormone alapján általánosságban ACTH-ként rövidített) hormonon keresztül váltja ki a glükokortikoid termelést a mellékvese kéregállományában (Hau és mtsai. 2016). A glükokortikoidok stressz hatás nélkül is jelen vannak a véráramban. Ez az alap glükokortikoid szint (Sapolsky, Romero, és Munck 2000). Ez a szint változhat szezonálisan (például költöző madarak esetében a vándorlási időszak alatt) (Landys, Ramenofsky, és Wingfield 2006; Michael Romero 2006), vagy kiugrásszerűen (például egy predátor szervezet elől való menekülés során) (Hau és mtsai. 2016).

A glükokortikoid hormonok különböző szintjei különböző hatásokat váltanak ki. A négy legalapvetőbb stresszre adott glükokortikoid hatás a megengedő, a serkentő, az elnyomó és az előkészítő válasz (Sapolsky, Romero, és Munck 2000). A megengedő (permisszív) válasz az alap glükokortikoid szintnek köszönhető. Ez felelős a gyors stresszválaszért, mivel nem szükséges a glükokortikoid szint megemelkedése a hatáshoz. A megengedő válasz célja, hogy lehetővé tegye a védelmi mechanizmusok aktivitását. A serkentő válasz már az emelkedett glükokortikoid szint által kiváltott hatás, ezért ez a stressz megjelenése után később jelentkezik, hatását lassabban fejti ki, mint a megengedő válasz. A serkentő válasz feladata, hogy szabályozottan fokozza a stresszválaszokat. Az elnyomó válasz az előbbi két válasszal ellentétes hatású. Feladata, hogy megakadályozza a stresszválasz által keletkező károkat a szervezetben, csillapítsa a stresszválaszt, és ne engedje azt egy megadott maximum fölé emelkedni. A serkentő válaszhoz hasonlóan, az elnyomó választ is a megemelkedett glükokortikoid szint aktiválja. Emiatt ez a válasz is jellemzően a stresszor megjelenése után több mint 1 órával jelentkezik. Az előkészítő válasz feladata pedig a szervezet felkészítése egy rendszeresen megjelenő stresszorra, ezáltal segítve az adaptációt (Sapolsky, Romero, és Munck 2000). A glükokortikoidokon keresztül tehát a stressz közvetve hat a szervezetre. A stressz összetettebb komplex hatásai közé tartozik a stressz madarak növekedésére gyakorolt hatása.

Bár az akut stressz hatására megemelkedett kortikoszteron az azonnali túléléshez szükséges folyamatokat helyezi előtérbe és így adaptív jellegnek tekinthető, a krónikusan emelkedett kortikoszteron szint jelentős károkat okozhat. A tartósan magas kortikoszteron madaraknál pl. csökkenti a teljes testtömeget, valamint csökkenti a lép és más limfotikus szervek, az izomzat, a herék és a petevezetékek tömegét is, miközben fokozza a zsírraktározást (Buyse és mtsai. 1987; Hull és mtsai. 2007). A kortikoszteron hatással van a fiókák növekedési rátájára is, a magas kortikoszteron szint csökkenti a fiókák növekedési rátáját (Hull és mtsai. 2007; Müller, Jenni-Eiermann, és Jenni 2009).

A kortikoszteron növekedésre gyakorolt hatásának leghatékonyabb vizsgálata a kortikoszteronszint közvetlen manipulálásával érhető el. A kortikoszteron vérben keringő szintjének manipulálására több módszer is alkalmazható. Egyik lehetőség ACTH bejuttatása a szervezetbe, így a HPA-tengely működését kihasználva közvetve emelhető a kortikoszteron szint (Puvadolpirod és Thaxton 2000). A kortikoszteron azonban közvetlen is manipulálható. Fiókáknál pl. a megnövelt kortikoszteron szint a beadott dózistól függően befolyásolja a növekedést. Kisebb dózis esetén a hatás gyengül, nagyobb dózison pedig nő (Hull és mtsai. 2007). Kezeléskor az invazív módszerek, mint az ozmotikus pumpa, a bőr alá helyezett hormon tabletta vagy a napi injekció, ugyan rendelkezésre állnak (Etches, Williams, és Rzasa 1984; Davison, Freeman, és Rea 1985; Buyse és mtsai. 1987), azonban előnyösebb lehet ezeket kiváltani nem invazív módszerekkel. A nem invazív módszerek előnye, hogy megkímélik az egyedeket az esetleges fájdalomtól és kellemetlenségektől, és ezáltal a kortikoszteron szint manipulációja elérhető a stresszválasz kiváltása (vagy annak minimalizálása), és ezáltal a fokozott endogén kortikoszteron termelés nélkül is. Kortikoszteron kezelés esetén is van lehetőség nem invazív módszerekre, ilyen például a kortikoszteron táplálékkal vagy folyadékkal történő orális beadása. Ezek a nem invazív módszerek is hatásosan emelik meg a fiókák vérében keringő kortikoszteron szintjét (Gebhardt-Henrich és Richner 1998; Hull és mtsai. 2007).

A kortikoszteron a növekedésre gyakorolt hatását egy összetett, és a táplálék ellátottsággal kapcsolatban álló komplex rendszerben fejt ki. A növekedést proximálisan meghatározó hormon az inzulin-szerű növekedési faktor 1 (amelyet az angol insulin-like growth factor-1 elnevezés alapján IGF-1-nek rövidítenek). Az IGF-1 termelődése a HPA-tengelyhez hasonlóan szintén egy, a hipotalamuszból és az agyalapi mirigyből induló hormonális tengely ellenőrzése alatt áll. A hipofízisben termelődő növekedési hormon (az angol growth hormone alapján általánosságban GH-ként rövidítve) indukálja a perifériális szövetekben, elsősorban a májban az IGF-1 fokozott termelését (Clemmons 2004; Kenyon 2011). A megnövekedett IGF-1 a véráramba kerülve a szervezet számos pontján képes hatást kifejteni (tehát a kortikoszteronhoz hasonlóan, ún. pleiotropikus hatással bír). Az IGF-1 serkenti a sejtprolifерációt, és ezáltal gerincesekben a növekedés egyik fő mediátora (Lodjak és Verhulst 2020).

Az IGF-1 hormon termelésére azonban dózis-függő hatást gyakorolnak a glükokortikoidok. Alacsony szinten a glükokortikoidok megengedő (permisszív) hatást fejtenek ki a GH/IGF-1 tengely működésére, míg magasabb szinten ez a hatás gátlóvá válik (Mehls és mtsai. 2001). Az IGF-1 és a kortikoszteron kapcsolatát vizsgálták fészekalj-manipulált szencinege populáció fiókáiban. A jobb kondícióban lévő és magasabb növekedési

rátájú fiókák esetében a két hormon pozitív összefüggést mutatott (ezek a csökkentett létszámú fészekaljak lakói). Az összefüggés azonban negatív volt a rosszabb növekedésű és kondíciójú fiókáknál (ezek a megemelt létszámú fészekaljak lakói). Az eredmények alapján azt a következtetést vonták le, hogy a növekedési feltételek (például a táplálék ellátottság) minőségileg befolyásolják a két hormon kölcsönhatását és ezáltal a növekedési pályát (Lodjak, Tilgar, és Mägi 2016; Lodjak és Verhulst 2020). A jelen vizsgálatban ezt a hipotézist kívántuk tesztelni egy hasonló testméretű és életmenetű énekesmadár, az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) esetén.

Az örvös légykapók növekedését több tényező befolyásolja. Az egyik ilyen tényező a fiókák ivara. Az örvös légykapóknál a két ivar végleges testmérete megegyezik, tehát ivaronkénti méretét tekintve a faj monomorf. Az ivaronkénti méretben monomorf fajoknál egyelőre nem figyeltek meg szabályszerűséget azzal kapcsolatban, hogy melyik nem az érzékenyebb a környezeti tényezőkre (Rosivall és mtsai. 2010). Örvös légykapók esetében a hímek érzékenyebbek. Jobb körülmények között a hímek növekedési rátája meghaladja a nőstényekét, a rosszabb körülményeket azonban megsínylik, és alacsonyabb növekedési rátát érnek el, mint a nőstény fiókák (Rosivall és mtsai. 2010). Az örvös légykapó fiókák közötti méretkülönbséget a kelési aszinkronia is okozhatja. A fiókák harmadik napos testtömegeinek eltérése pedig összefüggést mutatott a kelési aszinkroniával. Ezek alapján kiszámolható a fiókák harmadnapos relatív testtömege (Rosivall, Szöllősi, és Török 2005). Az örvös légykapóknál a tojó ugyan tud kontrollálni a kelési aszinkroniára, ám ezt a rosszabb években nem teszi (a rosszabb év rosszabb környezeti feltételekkel járó költési szezont jelent) (Szöllősi, Rosivall, és Török 2007). A kelési aszinkronia miatt később kikelt fiókák viszont képesek a felzárkózó növekedésre (Hegyi és Török 2007). A fajra jellemző fészekalj méret 5-7 tojás. A megnövelt fészekalj méret csökkenti a fiókák növekedési rátáját (Rosivall és mtsai. 2010).

Bár az örvös légykapók növekedéséről sok ismeret áll rendelkezésünkre, nem volt még olyan kutatás, amely a kortikoszteron növekedésre gyakorolt hatását vizsgálta volna az örvös légykapó fiókáknál. Kortikoszteron kezelést ugyan sok madárfajjal végeztek már, például házi tyúkokkal (*Gallus gallus domesticus*) (Davison, Rea, és Rowell 1983), japán fürjekkel (*Coturnix coturnix japonica*) (Hull és mtsai. 2007), vörös vércsékkel (*Falco tinnunculus*) (Müller, Jenni-Eiermann, és Jenni 2009), vagy gyöngybaglyokkal (*Tyto alba*) (Almasi és mtsai. 2012), de az örvös légykapónál eddig még nem végeztek kortikoszteron kezelést. Továbbá, a kortikoszteron hatása és a fiókák kondíciója között már mutattak ki összefüggést (például házi verebeknél (*Passer domesticus*) a fiókák kéregetésére gyakorolt hatásnál (Loiseau és mtsai. 2008)), tudomásunk szerint azt viszont még senki nem vizsgálta, hogy a fióka kezdeti

testtömege befolyásolja-e, és ha igen miként a kortikoszteron növekedésre gyakorolt hatását madárfiókáknál.

3. Célkitűzések

Kutatásunk célja, hogy teszteljük azt a hipotézist, miszerint a növekedési körülmények befolyásolják a kortikoszteronnak a növekedési pályára gyakorolt hatását (Lodjak, Tilgar, és Mägi 2016). Ezt az elképzelést az örvös légykapón vizsgáltuk, amelyre jellemző az aszinkron növekedés és ezáltal a markánsan eltérő növekedési pályák megléte (Hegyi és Török 2007; Szöllősi, Rosivall, és Török 2007). Ezért egy olyan kísérletet hajtottunk végre, amelyben a fiókák kortikoszteron szintjét testtömegük alapján kialakított kategóriákban nem invazív módon, orális kezeléssel megnöveltük, majd növekedésüket pontosan nyomon követtük a fiókakor majdnem teljes szakaszában. A kezelés és a kikelést röviddel követő testtömeg hatásán túl, molekuláris módszerekkel meghatároztuk a fiókák ivarát, és erre a hatásra is kontrolláltunk az elemzések során.

4. Anyag és módszertan

4.1. A modellfaj és a terület bemutatása

Az örvös légykapó kis termetű, (kb. 13 centi hosszú 12-16g testtömegű), hazánkban gyakori énekesmadár. A hím fekete-fehér színezetű homlokán fehér foltot visel (1. kép). A tojó szürkés-barnás. Rovarevő faj, fiókáikat első sorban hernyókkal táplálják, de szűkösebb időkben poloskát, pókot és hártványászárnyúakat is adnak nekik. Költöző fajunk, Dél-Afrika és Közép-Afrika határán telel át. Költési szezonja április végétől július elejéig tarthat. Tojásain a tojó 14 napig kotlik, majd a hímekkel közösen további 14 napig etetik a fiókákat. Fészkeket odvakba rakják és fűszálakból fonják. Egyaránt fészkel lombhullató és örökzöld erdőkben (Briedis és mtsai. 2016; Taylor 2020).



1. kép: Fiókáinak eleséget hozó hím örvös légykapó, a Debreceni Egyetem Botanikus Kertjében kihelyezett odún. (A képet készítette: Palczert Zoltán)

A kísérletet a Debreceni Egyetem Botanikus Kertjében és a Debreceni Egyetem Egyetem téri Campusán végeztük. A vizsgálat környezete szuburbán fás liget, mely

nagyobbrészt lombhullató, kisebbrészt örökzöld fák-ból áll. A fákon kihelyezett madárodúkban többnyire széncinegék és örvös légykapók költenek. Az odúk többsége 2 és 4 méter közötti magasságban található. A terepi munkálatokat 2021. április 16-án kezdtük meg és 2021. június 19-én fejeztük be.

Ahhoz, hogy tudjuk mely odúkban milyen madár költ szükséges volt a kihelyezett madárodúk előzetes monitorozása. Ez az odúk felkutatását, levételét, szemrevételezését és az ezt követő visszahelyezését jelentette. Ezt 2-3 naponként hajtottuk végre. A monitorozás során az odúban található fészkekről állapítottuk meg, mely madárfaj foglalta el az odút a költési szezonra. Azokat az odúkat ellenőriztük tovább, ahol örvös légykapó fészket találtunk vagy az odú még üres volt. Az üres, vagy félkész fészkek monitorozását a kezelési időszak alatt is folytattuk, így a későbbi fészkealjkat is betudtuk vonni a vizsgálatba.

Mikor egy örvös légykapó fészkekben tojást találtunk, a monitorozást naponként folytattuk, hogy nyomon kövessük a fészkealj kialakulását. A teljes fészkealj méret elérése után a fészkek ellenőrzését a várható kelési idő eléréséig felfüggesztettük, hogy az inkubációs időszakban ne zavarjuk a tojót zavarni. Az inkubációs időszak minimális hossza kiszámítható az utolsó tojás lerakási dátumának segítségével (Taylor 2020). Így a legkorábbi becsült kelési naptól kezdve kellett csak újra bevonni a fészket a monitorozásba. Egy odú monitorozása akkor ért véget, amikor az első fióka kikelt, amit a fiókakor 0. napjának tekintettünk.

A vizsgálatot a fiókakor 3-12. napja között végeztük. A kezelést a 4. napon kezdtük meg. A 7. és 12. napokon vért vettünk a fiókáktól. A vizsgálat során naponként lemértük a fiókák testtömegét (0,01 g pontossággal) és naponként kétszer nem invazív, orális kezelést végeztünk rajtuk. Egy fészkealjon belül a fiókákat 3. napi testtömegük alapján csökkenő sorba rendeztük, majd a testtömegük alapján diádokat (blokkokat) hoztunk létre. Egy blokkon belül a diád egyik tagját véletlenszerűen a hormonkezelt, míg a másik tagját a kontroll csoportba soroltuk. Ennek a kísérleti elrendezésnek az volt a célja, hogy eltérő kezdeti testtömeggel rendelkező fiókák között tudjuk tesztelni a kezelés hatását. A kelési aszinkroniát nem vettük figyelembe, tehát egy adott fészkealjbán a később kelt fióka a testvérei életkorát kapta névleges életkornak. Az eltérés nem volt több 3 napnál, viszont majdnem minden fészkealjnál jelen volt 1 vagy 2 fióka esetében.

A 4 grammnál nehezebb fiókákat meggyűrűztük egy egyedi számozású alumínium gyűrűvel. A 4 gramm alatti fiókákat ideiglenesen színes filccel jelöltük meg a fejükön, mivel az ilyen kicsi fiókák lábáról a gyűrű még lecsúszott volna.

A vizsgálat során 28 fészkekkel dolgoztunk. Összesen 142 fiókát vizsgáltunk és 140 fiókát osztottunk kezelési csoportba. A hormonkezelt és a kontroll csoport is 70 fiókából állt. A

kontroll csoportból 9, a hormonkezelt csoportból 5 fióka pusztult el a szezonban. Ezen kívül 2 fióka elpusztult mielőtt kezelési csoportba oszthattuk volna őket.

4.2. A kísérletes kezelés bemutatása

A fiókák nem invazív, orális kezelését napi kétszer végeztük. A délelőtti és a délutáni kezelés között minimum 4 óra telt el. A hormonkezelésbe vont fiókák napraforgóolajban oldott kortikoszteron oldatot (0,75 mg/ml) kaptak. A kontroll csoport pedig csak napraforgóolajat kapott kortikoszteron nélkül. Az oldatot egy automata pipetta segítségével mértük ki és adtuk be a fióka szájnyílásán át. A pipettára külön használtunk hormonos és kontroll hegyet, nehogy a kortikoszteron felszívás közben átoldódjon a kontroll csoport oldatába a pipetta hegyének belső faláról. Az orális hormonkezelés mértékét a fiókák testtömegéhez igazítottuk oly módon, hogy a fiókák annyi mikroliter oldatot kaptak, ahány grammosok voltak aznap. A fiókák testtömegének megállapításához egy hordozható precíziós zsebmérleget használtunk.

A 7. és 12. napi vérvételeket a délelőtti kezelés után végeztük. Az etetés után eltelt idő minimum 15 maximum 60 perc volt, legtöbbször nem telt el közte több mint 30 perc. A fiókák brachiális vénáját 26G vastagságú, steril tűvel szúrtuk meg, majd a kicsorduló vért heparinizált üvegapillárisal fogtuk fel és egy mikrocentrifuga csőbe fűjtük ki. Intenzív vérzés esetén a sebet vattával tamponáltuk, amíg a vérzés el nem állt. A vérvétel során minden egyedhez új tűt és új kapillárist használtunk, hogy a vérminták ne keveredjenek, illetve az egyedek között ne vigyünk át esetleges fertőzéseket. A vérmintákat a vérvétel alatt egy hűtött dobozban tároltuk és legkésőbb 90 perc elteltével eljuttattuk a laborba további kezelésre.

4.3. Labor munkálatok

A vérmintákat lecentrifugáltuk, úgy, hogy a sejtes elemek különváljanak a plazmától. A centrifugálást 10.000 fordulat/másodpercen 5 percig futtattuk. Ezt követően egy Hamilton fecskendő segítségével elválasztottuk a vérplazmát a sejtes elemektől. A vérplazmát egy másik mikrocentrifuga csőbe töltöttük, és a sejtes elemekkel együtt -20 °C fagyaszttva tároltuk későbbi vizsgálatok céljából.

A vérminták segítségével PCR alapú ivar meghatározást végeztünk, ehhez pedig ivar-specifikus markereket használtunk. A CHD1 madaraknál a W és Z kromoszómán is megtalálható ivarspecifikus gén. A gént amplifikáltuk, amihez 2550F/2718R primereket

alkalmaztunk (Griffiths és mtsai. 1998). Az elektroforézishez agaróz gélt használtunk. A géntermékek segítségével elkülöníthetők a hímek és nőtények. A hímeknél ugyanis a CHD1-Z géntermék van csak meg (ez egyetlen sávként jelentkezik), míg a nőtények esetében a CHD1-W géntermék is jelen van (a két géntermék eltérő hossza miatt két sáv látható).

4.4. Adatkezelés és statisztikai elemzés

4.4.1. Adatfeldolgozás

Az adatok kezeléséhez az R programozási környezetet használtam (R Core Team 2022). Az adatok kezeléséhez és ábrázolásához a ‘dplyr’ és a ‘ggplot2’ csomagokat használtam (Wickham és mtsai. 2022; Wickham 2016).

A fiókák kezdeti testméretét a 4. napi testtömegükkel jellemeztük (kezdeti testtömeg). Bár a fiókák testtömegének mérését a fészkek túlnyomó többségében a 3. napon kezdtük, azért választottuk mégis a 4. napi testtömeget, mivel a 3. napi adatok nem voltak elérhetőek néhány fészkek esetén, így ezek hiányzó adatként szerepeltek volna az elemzésekben.

Meghatároztuk a fiókák testtömegének korrigált eltérését is, Szöllösi és mtsai. (2007) alapján. Ez a -1 és $+1$ közötti érték megmutatja, milyen mértékben tért el egy fióka testtömege a fészkek alján belül az átlagos testtömegétől. A korrigált eltérést minden fészkek alján az első fióka kikelésétől számított 4. napon mért testtömegekkel számoltuk. Ez esetben is azért választottuk a 4. napot, mivel a 3. napos adatok bizonyos fiókák esetében hiányosak voltak. A korrigált eltérés adatait is megvizsgáltuk a statisztikai elemzések során. A 4. napi korrigált eltéréssel és a 4. napi testtömeggel (továbbiakban: kezdeti testtömeg) számított statisztikai elemzések kvalitatíven hasonló eredményeket mutattak, és a korrigált eltéréssel végzett elemzések nem befolyásolták a következtetéseinket, így azokat az eredményekben nem tüntetjük fel külön.

4.4.2. Növekedés mintázatának elemzése

A növekedés mintázatának elemzéséhez általános kevert additív modellt (GAMM) használtunk az ‘mgcv’ csomag használatával (Wood 2017). A függő változó az egyedek testtömege volt, míg a független változó a mérés pontos ideje (percre pontosan rögzítve). Random hatásként a fiókák azonosítóját határoztuk meg. Három modellt illesztettünk az adatokra: az első (null) modellben fix hatásként csak a mérés időpontja szerepelt. A második modellben figyelembe vettük a fiókák kezdeti testtömegét, végül a harmadik modellben

interakciós hatásként figyelembe vettük a kezelést. Az egyes modellek támogatását az alacsony mintaszámra kontrollált Akaike Információs Kritérium (AICc) értékei közötti különbsége alapján határoztuk meg.

4.4.3. Növekedési paraméterek kiszámítása

A fiókák testtömeg adatai alapján, minden egyedre egy általános additív modellt (GAM) illesztettünk, ahol a független változó a mérés pontos ideje volt. Ezekből a GAM modellekből minden fióka esetén megjósoltuk a fiókák növekedését 0,01 napos közőkre levetítve a 3. és 12. nap között, és ezen modellek alapján meghatároztuk a növekedés néhány kulcsparaméterét (1. ábra). Ilyenek voltak a maximális növekedési ráta, a maximális növekedés elérésének időpontja, és a 12. napon (a kirepülés közelében) mért növekedési ráta.

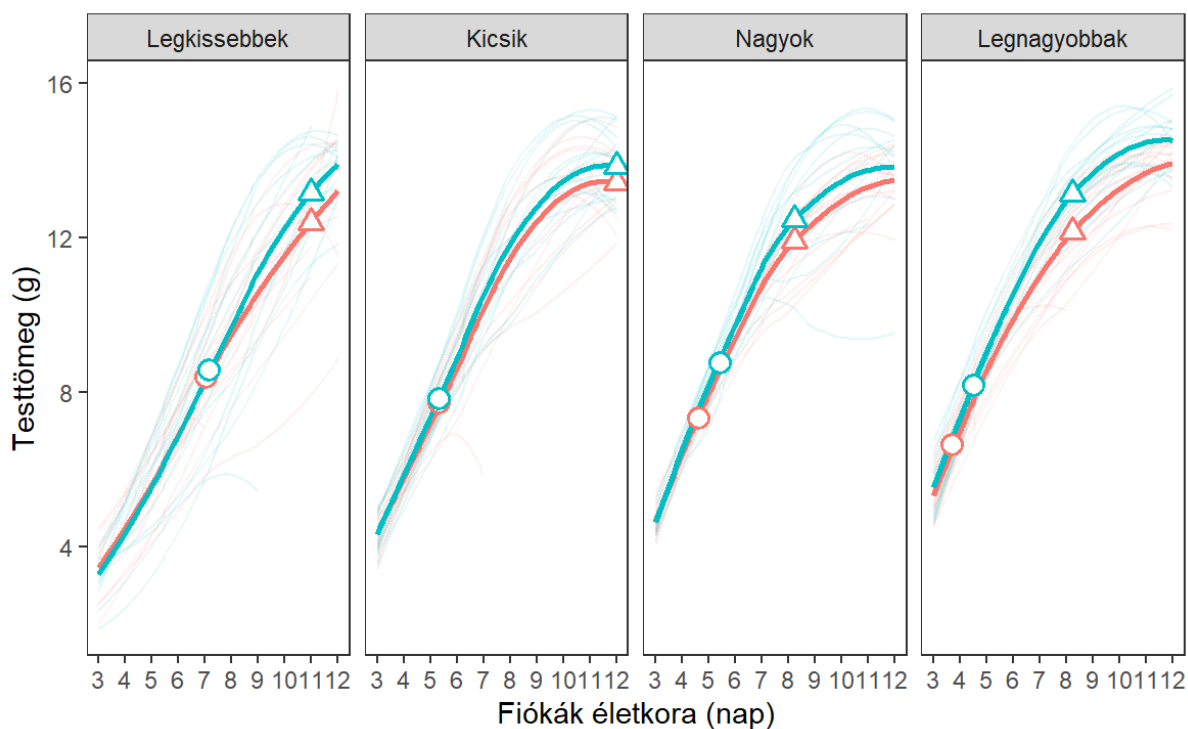
Ezt követően ezeket a növekedési paramétereket elemeztük egy általános kevert lineáris modellben az ‘lme4’ csomag használatával (Bates és mtsai. 2015), ahol random hatásként figyelembe vettük a fészekalj azonosítóját, mivel az egy fészekaljon belüli fiókák növekedése egymástól nem független.

Minden esetben független változó volt a kezelés és a fiókák kezdeti testtömege, valamint ezek interakciója. Amennyiben ez az interakció nem volt szignifikáns, akkor azt eltávolítottuk a modellből. Bár a fiókák kezdeti testtömege folytonos változóként szerepelt a modellben, a hatékonyabb illusztrálhatóság érdekében ezt a változót négy kvartilisre bontottuk fel (“legkisebbek”, “kicsik”, “nagyok” és “legnagyobbak”).

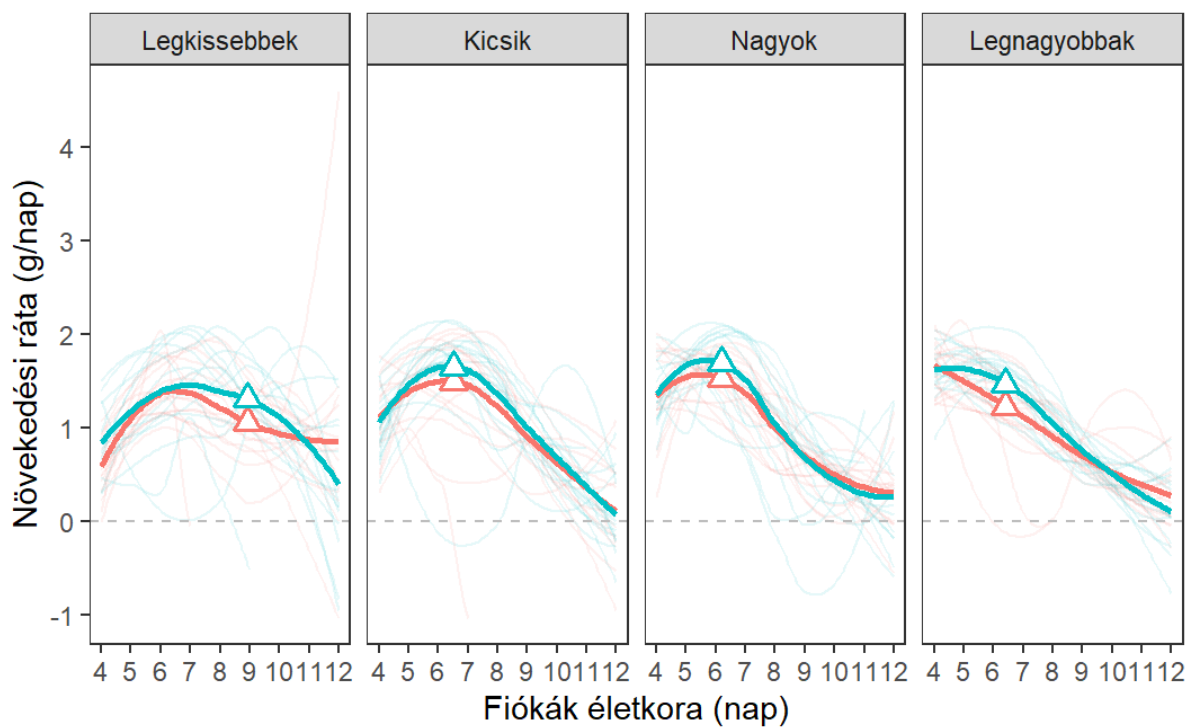
5. Eredmények

5.1. A növekedést meghatározó tényezők

A fiókák testtömegének gyarapodásában jelentős változatosságot találtunk (1. és 2. ábra). Egyrészt, a fiókák testtömeg-gyarapodásának mintázata jellemzően nem lineáris mintázatot mutatott, amelyet azonban markánsan befolyásolt a kezdeti testtömeg (a kezdeti testtömeget tartalmazó és azt nem tartalmazó modellek között: $\Delta AICc > 410$). A legkisebb fiókák növekedésére kezdetben gyorsuló, majd lassuló tendencia volt jellemző, ám ezek a fiókák még a vizsgálati periódus végén is aktívan növekedtek. Ezzel szemben a kicsi és nagy fiókák testtömege egy kezdeti, látszólag lineáris növekedés után a vizsgálat végére már nem növekedett számottevően (1. ábra). Ez a folyamat jól megfigyelhető a növekedési rátákon, ami a kis és nagy fiókáknál egy rövid gyorsuló szakasz után elérte maximumát, majd ezt követően stabilan csökkent és a vizsgálat végére megközelítette a 0-t (2. ábra). A legnagyobb fiókák növekedési rátája szinte a kezdetektől folyamatosan csökkent (2. ábra). Másrészt, a kezelés is befolyásolta a testtömeg-gyarapodás mértékét ($\Delta AICc > 14$), vissza vetette a fiókákat a növekedésükben (1. és 2. ábra). Ezen felül az egyedek között is jelentős különbségek voltak a növekedés mintázatában ($F = 428.9$, $p < 0,001$).



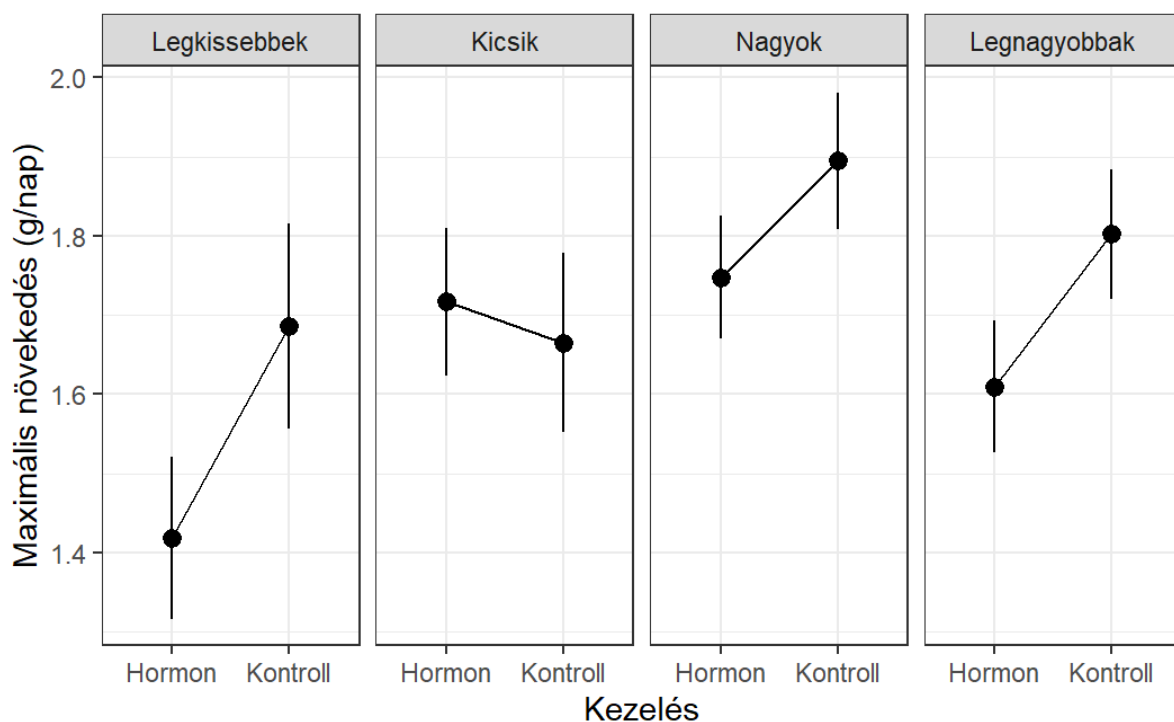
1. ábra: Az örvös légykapó fiókák testtömegének alakulása (y tengely) a kikelésüktől eltelt napok (x tengely) előrehaladtával, a kezdeti testtömeg alapján felvett kvartilisek bontásában. A halvány vonalak a különböző egyedekhez tartoznak. A vastag vonalak a GAM modell által illesztett görbék az egyedi adatok alapján. A vonalak és körök színe a kezelési csoportot jelenti. Piros: kezelt, kék: kontroll. A Δ azt a pontot jelöli, ahol a legnagyobb hormonkezelt és kontroll csoport testtömegének különbsége. A $\circ$ azt a pontot mutatja, ahol a csoport növekedése maximális volt.



2. ábra: Az örvös légykapó fiókák növekedési rátájának (y tengely) alakulása a kikelésüktől számított napok (x tengely) elteltével, a kezdeti testtömeg alapján felvett kvartilisek bontásában. A halvány vonalak a különböző egyedekhez tartoznak. A vastag vonalak a GAM modell által illesztett görbék az egyedi adatok alapján. A vonalak színe a kezelési csoportot jelenti. Piros: kezelt, kék: kontroll. A Δ azt a pontot jelöli, ahol a legnagyobb a hormonkezelt és a kontroll csoport növekedési rátáinak különbsége. A szaggatott vonal a 0 gramm/napos növekedési rátát jelöli.

5.2. A maximális növekedés

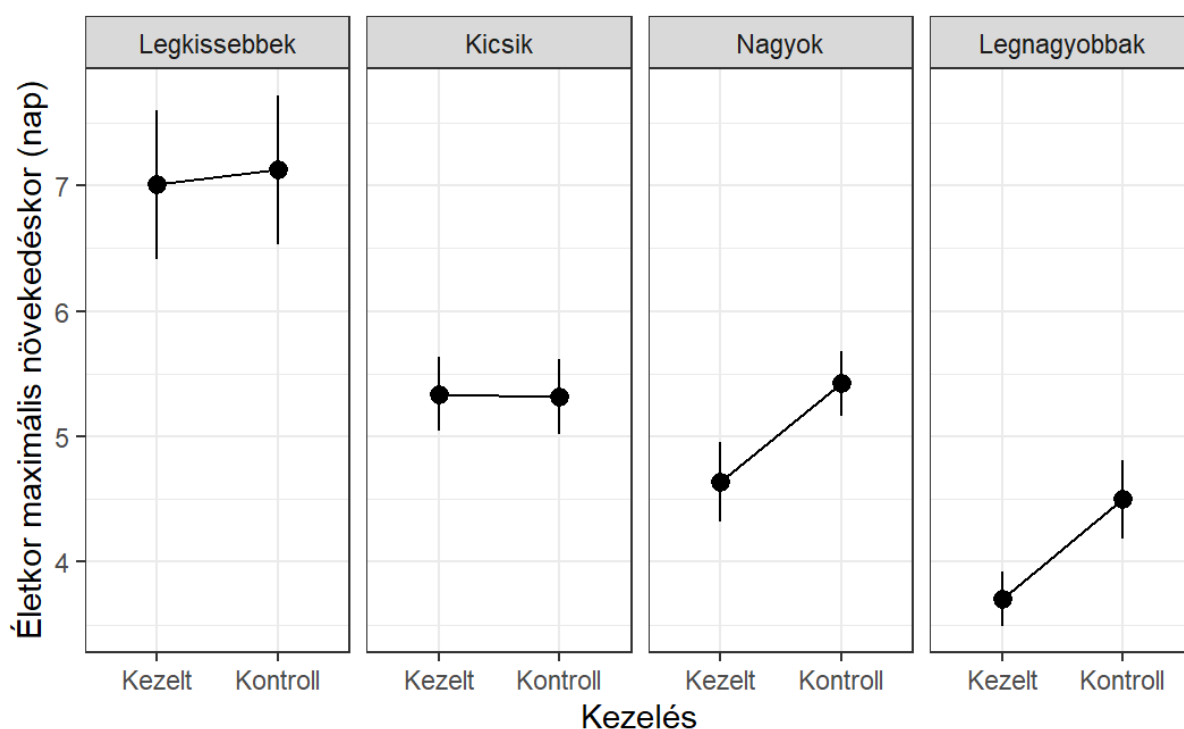
A kezelés negatívan hatott a fiókák maximális növekedésére ($t = 3,225$; $p = 0,002$) (a 3. ábra ennek ellenkezőjét egyedül a “Kicsik” -nél sugallja, ez azonban statisztikailag nem volt szignifikáns). Szintén befolyásolta a maximális növekedés értékét a fiókák kezdeti testtömege ($t = 4,034$; $p < 0,001$). A nagyobb fiókák, nagyobb maximális növekedést voltak képesek elérni. A kezdeti testtömeg és a kezelés interakciója nem volt szignifikáns, a kezelés hatása ugyanolyan volt kisebb és nagyobb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókáknál ($t = -1,332$; $p = 0,186$; 3. ábra). A maximális növekedésre hatással volt a kikelés dátuma is. A fiókák minél később keltek ki a költési időszak során, annál alacsonyabb maximális növekedést értek el ($t = -3,609$; $p < 0,001$). A kikelés dátuma és az ivar kölcsönhatása is szignifikáns volt a maximális növekedésre nézve ($t = 2,11$; $p = 0,0373$). A nőstény fiókák a költési szezon elején nagyobb maximális növekedést értek el, mint a velük egy időben kikelt hímek. A költési szezon vége felé azonban a nőstény fiókák kisebb maximális növekedést értek el, mint a velük egy időben kikelt hímek.



3. ábra: Az örvös légykapó fiókák maximális növekedése (y tengely) látható kezelési csoportonként (x tengely), a kezdeti testtömeg alapján felvett kvartilisek bontásában. A pontok az adatok átlagát, a függőleges vonalak az átlag hibáját (standard error) mutatják.

5.3. A maximális növekedés elérésének időpontja

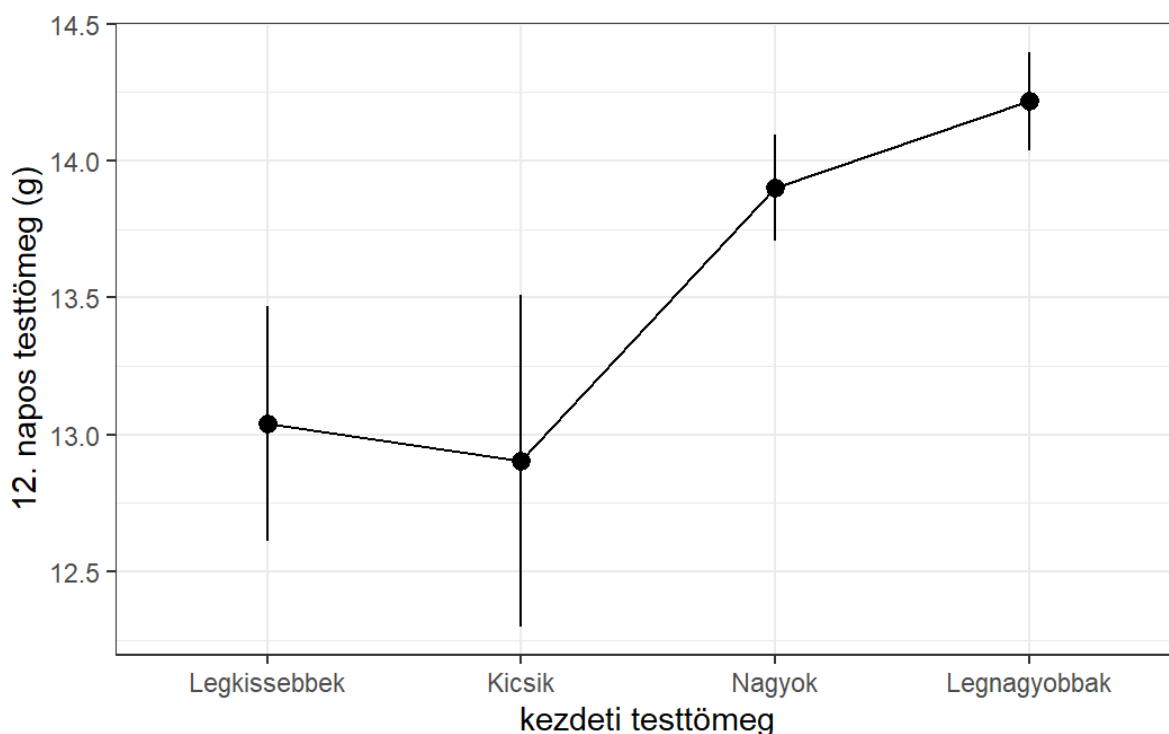
A kezelés marginálisan ($t = 1,924$; $p = 0,057$), a kezdeti testtömeg szignifikánsan ($t = -9,437$; $p < 0,001$) befolyásolta az életkort, amikor egy fióka elérte a maximális növekedését: minél nagyobb volt egy fióka kezdeti testtömege, annál korábban érte el a maximális növekedését. A kezelt fiókák valamivel korábban érték el a maximális növekedésüket, mint kontroll csoportba tartozó társaik. Ez utóbbi hatás a nagyobb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókáknál mutatkozott inkább, bár a kezdeti testtömeg $\times$ kezelés interakció nem volt szignifikáns (4. ábra).



4. ábra: Az örvös légykapó fiókák életkora a maximális növekedés elérésekor (y tengely), kezelési csoportonként (x tengely), a kezdeti testtömeg alapján felvett kvartilisek bontásában. A pontok az adatok átlagát, a függőleges vonalak az átlag hibáját (standard error) mutatják.

5.4. A 12. napos testtömeg

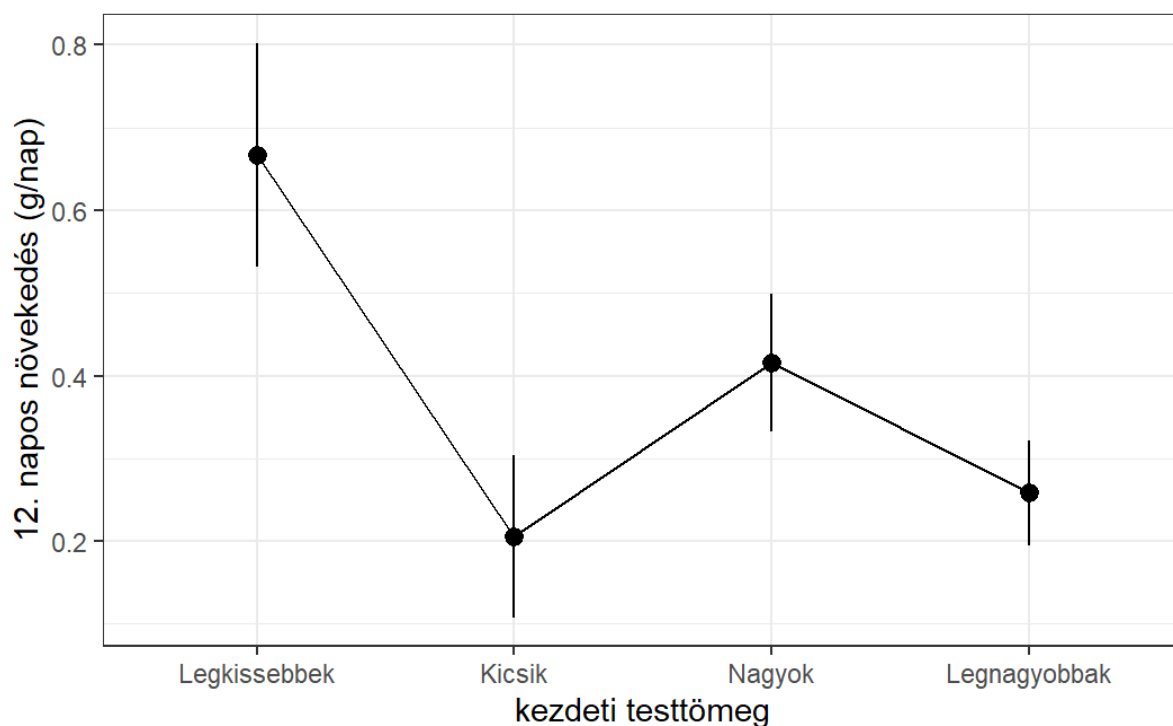
A kezelés nem okozott szignifikáns eltérést a fiókák 12. napos testtömegében ($t = 1,135$; $p = 0,259$), azonban a nagyobb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókák nagyobb testtömeget értek el a 12. napra, mint a kisebb kezdeti testtömegű testvéreik ($t = 2,875$; $p < 0,01$; 5. ábra).



5. ábra: Az örvös légykapó fiókák 12. napos testtömege (y tengely) összevetve a kezdeti testtömegük alapján felvett kvartilisekkel (x tengely). A pontok az adatok átlagát, a függőleges vonalak az átlag hibáját (standard error) mutatják.

5.5. A 12. napos növekedés

A kezelés nem volt hatással a fiókák 12. napi növekedésére ($t = -1,129$; $p = 0,262$), míg a kezdeti testtömeg negatív hatással volt ugyan erre nézve: az alacsonyabb kezdeti testtömegű fiókák 12. napi növekedése nagyobb volt, mint azoké, akik magasabb kezdeti testtömeggel rendelkeztek ($t = -4,334$; $p < 0,001$; 6. ábra).



6. ábra: Az örvös légykapó fiókák 12. napos növekedése (y tengely) összevetve a kezdeti testtömegük alapján felvett kvartilisekkel (x tengely). A pontok az adatok átlagát, a függőleges vonalak az átlag hibáját (standard error) mutatják.

Az eredmények rövid összefoglalását az 1. táblázat tartalmazza.

1. táblázat: Az örvös légykapó fiókákön végzett kortikoszteron kezelés főbb eredményei.

Magyarázó változó	Válaszváltozó(k)	A hatás iránya
Kortikoszteron kezelés	Testtömeg-gyarapodás, Maximális növekedés	–
	Maximális növekedés elérésének életkora	(–)
	12. napos testtömeg 12. napos növekedés	0
Kezdeti testtömeg	Testtömeg-gyarapodás, Maximális növekedés Maximális növekedésselérésének életkora 12. napos testtömeg 12. napos növekedés	+
Kikelés dátuma	Maximális növekedés	–
Kikelés dátuma (hímek a nőstényekhez képest)	Maximális növekedés	+

6. Értékelés

A növekedési körülmények jelentős mértékben módosíthatják egy fejlődő organizmus növekedési pályáját. A jelen vizsgálatban örvös légykapó fiókákon teszteltük azt a hipotézist, hogy a növekedés során fellépő kedvezőtlen hatásokat jelző kortikoszteron eltérő hatással van a növekedésre a fiókák kezdeti testtömegének függvényében. Megállapítottuk, hogy mind a fiókák kezdeti testtömege, mind a kortikoszteron kezelés jelentős hatást gyakorolt a növekedés több paraméterére is, azonban a két hatás interakcióját alátámasztó bizonyítékot nem találtunk (1. táblázat).

Korábban többször leírták már azt a jelenséget, hogy a fiókák növekedési periódusa alatt tartó rendszeres kortikoszteron kezelés visszaveti a fiókákat a növekedésben és fejlődésben (Davison, Rea, és Rowell 1983; Hull és mtsai. 2007; Müller, Jenni-Eiermann, és Jenni 2009). A kísérletünk során mi is ezt a hatást találtuk, ami megerősíti azt, hogy a krónikus stressz negatívan befolyásolja a növekedést. Kutatásunkat egy vadon élő madár populáción végeztük, amire kortikoszteron kezelés esetén kevés példa volt eddig (de lásd például: Almasi és mtsai. 2012). Vizsgálatunk tehát rámutat arra is, hogy a kortikoszteron növekedésre gyakorolt hatása fogságban tartott madaraknál és a természetben élő madarak esetében is hasonló.

A kortikoszteron tehát csökkentette a testtömeg növekedését a fiókákban. Ez látható egyrészt a kezelt és kontroll csoportba tartozó fiókák növekedési rátáinak különbségén (2. ábra), másrészt az általuk elért maximális növekedések közötti különbségen (3. ábra). Ennek ellenére a 12. napos testtömegben nem volt eltérés a kezelési csoportok között (az adatokban nincs feltüntetve). Ennek az oka lehet az örvös légykapóknál megfigyelhető felzárkózó növekedés (Hegyi és Török 2007). Ezt az előbbi feltevést az is alátámasztja, hogy a kisebb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókák növekedési rátáinak görbéi később esnek vissza, mint a nagyobb kezdeti testtömeggel rendelkező társaiknak (2. ábra). A felzárkózó növekedésből adódik az is, hogy a nagyobb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókáknál a kezelt és kontroll fiókák közti maximális testtömeg eltérése nem a 12. napra, hanem attól korábbra esett (1. ábra). A kisebb kezdeti testtömeggel rendelkező egyedeknél valószínűleg azért tolódik ki a maximális testtömeg eltérés időpontja, mert a hormonkezelt és a kontroll csoportnak is a felzárkózó növekedés stratégiáját kellett követnie, hiszen a 4. napon a populáció (és így valószínűleg saját fészekaljuknak is) testtömegben elmaradottabb egyedei közé tartoztak.

A kezdeti testtömeg összefüggést mutatott a 12. napos testtömeggel és a 12. napos növekedéssel. A nagyobb kezdeti testtömegű fiókák nagyobb 12. napos testtömegre tettek szert,

mint a kisebb kezdeti testtömeggel rendelkező társaik (5. ábra). A 12. napos növekedésnél ez az összefüggés ellenkező irányú volt. A kisebb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókák többet növekedtek a 12. napon, mint azok, amelyeknek nagyobb kezdeti testtömege volt (6. ábra). Az összefüggés rámutat arra, hogy a kezdeti testtömeg jelentősen meghatározza egy fióka növekedésének jövőbeli lehetőségeit, hiszen a felzárkózó növekedés ellenére sem tudja teljes mértékben bepótolni a lemaradását. Mivel a fészekhagyó madarak esetében a növekedés a maximális testméret elérésekor lelassul, megáll, így a testtömeg gyarapodás a nagyobb testtömegű fiókáknál visszaesett a 12. napra, míg a kisebbek továbbra is növekedtek, hogy beérjék nagyobb testtömegű testvéreiket. Ez megmagyarázza miért növekedtek a kisebb kezdeti testtömegű fiókák gyorsabban a 12. napon és miért volt kisebb a 12. napos testtömegük azoknál, akik nagyobb kezdeti testtömeggel indultak a növekedésnek.

A kezelés hatott a fiókák maximális növekedésére is. A kezelt csoport maximális növekedése alacsonyabb volt, mint a kontroll csoporté (3. ábra). Az alacsonyabb maximális növekedés kevésbé meredek növekedési pályára utal a kezelt fiókáknál, ami magyarázza a kezelt fiókák alacsonyabb testtömegét a kontroll csoporthoz képest a növekedés időszakában (1. ábra). A kezdeti testtömeg is befolyással volt a maximális növekedésre. A kisebb kezdeti testtömegű fiókák maximális növekedése alacsonyabb volt a nagyobb kezdeti testtömegűekénél (3. ábra). Bár marginálisan, de befolyásolta a kezelés a maximális növekedés elérésének életkorát is. Itt a hatás a nagyobb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókáknál mutatkozott inkább, és azt mutatta, hogy a kezelt fiókák érték el korábban a maximális növekedésüket (4. ábra). Ez egybecseng a maximális növekedésnél tapasztalt hatással, ugyanis az alacsonyabb maximális növekedést könnyebben (és ezáltal hamarabb is) képes elérni a fióka. Továbbá érdekes az is, hogy miért volt jelentősebb a hatás a nagyobb kezdeti testtömegű fiókáknál. Egy lehetséges magyarázat, hogy a nagyobb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókák növekedése plasztikusabb, mint a felzárkózó növekedésre kényszerülő kisebb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókáké. A fióka életkora maximális növekedés elérésekor és a kezdeti testtömeg szintén összefüggött. A kisebb kezdeti testtömegű fiókák később érték el maximális növekedésüket, mint a nagyobb kezdeti testtömegűek, de ezt az eltérést elsősorban a legkisebb kezdeti testtömegű egyedek adják (4. ábra). Ebből tehát az látható, hogy a fiókák kezdeti testtömegében van egy olyan kritikus pont, amely alatt a növekedésük jelentősen csökken a kikelés utáni fejlődés korai szakaszában. Emiatt csak később képesek emelni növekedési rátájukat és elérni maximális növekedésüket, annak ellenére, hogy maximális növekedésük kisebb is, mint a nagyobb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókáké.

Az ivar egy növekedési paraméter esetében sem befolyásolta közvetlenül a kortikoszteron hatását, és a fiókák növekedésében sem találtunk eltérést az ivarok között. Az ivar és a kelési dátumok (szezón) kölcsönhatása azonban hatott a fiókák maximális növekedésre. A szezon elején kikelő nőtények magasabb maximális növekedést értek el, mint a szezon elején kikelő hímek, míg a szezon végén kikelő nőtények alacsonyabb maximális növekedést értek el, mint a velük egy időben kikelt hímek. Ennek egy oka lehet az, hogy az örvös légykapó fiókáknál a nőtények érzékenyebben reagálnak a felmelegedő időjárásra, mint a hímek. Ez kiegészíti az örvös légykapóknál eddig megfigyelt ivarhatást, mely szerint a hímek érzékenyebbek a környezeti változókra (elsősorban élelemhiány), mint a nőtények (Rosivall és mtsai. 2010), és segíthet megmagyarázni az örvös légykapóknál található egyenlőtlen ivarmegoszlást a szezon során (Rosivall és mtsai. 2004). Szükséges azonban megemlíteni, hogy a maximális növekedés csak egyetlen növekedési paraméter, és önmagában nem írja le egy fióka növekedésének értékét. Továbbá korlátozó tényező, hogy az elemzéseknél csupán a kelési dátumokat vettük figyelembe, nem vizsgáltuk az ezekhez kapcsolódó időjárási viszonyokat, és bár jellemzően az időjárás melegsik április és június között, mégis pontosíthatja az eredményt egy időjárási viszonyosságokat is figyelemmel kíséző elemzés.

Az eredményeket pontosíthatja szülők etetési preferenciájának megfigyelése és a tojások méretének és összetételének megvizsgálása is. Az etetési preferencia a fészekalj-méret függvényében változhat és befolyásolja az egy fészekaljon belüli fiókák közötti különbséget a táplálék ellátottságban (Brode és mtsai. 2021), ezért ennek a tényezőnek a figyelembevétele erősítheti vagy gyengítheti is a kapott eredményeket. A tojások mérete pedig pozitív összefüggésben áll a kelési testtömeggel, ezáltal hathat a kezdeti testtömegre és az eredményeinkre is. A tojások összetételének ezzel szemben nem feltétlen azonnal mutatkozik a hatása. Az összetételben felfedezhető különbségek hatása akár egy héttel később is jelentkezhet a fiókák növekedési paraméterein (Liu és mtsai. 2012; Groothuis és Schwabl 2008). A kísérlet egy további fejlesztése lehet még a testméret (pl. tarzusz- vagy mellcsont- vagy szárnyhossz) növekedési adatainak felvétele is, ugyanis így a fiókák kondíciója is megállapítható. A kapott eredményt tehát érdemes lehet vizsgálni ezeknek a változóknak a figyelembevételével is. A kísérletnek továbbá az is korlátja, hogy csak egy évben és csak egy populáción végeztük. Ennek kizárása érdekében a kísérletet érdemes lehet újra elvégezni más örvös légykapó populáción.

A kísérlet során sehol nem tapasztaltuk, hogy a kortikoszteron serkentő hatással bírt volna a növekedésre, annak ellenére, hogy a kortikoszteronnak mutatták már ki növekedés serkentő hatását is (Schmidt, MacDougall-Shackleton, és MacDougall-Shackleton 2012). Erre lehet

magyarázat, hogy az örvös légykapóknál kivételesen nem figyelhető meg ez a jellegzetesség. Egy másik érdekesség, hogy a kortikoszteron serkentő hatását ivarhoz kötötten találták (énekes verébsármányok (*Melospiza melodia*) hím egyedeinél). Mivel a mi esetünkben nem találtunk ivarhatást (kivéve a szezonális hatással kölcsönhatásban), ezért az is feltételezhető, hogy a közvetlen ivarhatás követelménye a kortikoszteron növekedés serkentő hatásának.

A korábban Lodjak (2016) által felállított hipotézist, miszerint a kortikoszteron és az IGF-1 növekedési hormon által mediált növekedés kapcsolata függ a fióka növekedési körülményeitől, vizsgálatunk nem támasztotta alá, mivel a testtömeg adatok és az azokból kalkulált növekedési paraméterek nem mutattak sehol sem pozitív összefüggést a kortikoszteron kezeléssel. A kezdeti testtömegek alapján elkülönített kvartilisek között hasonló növekedésbeli eltérést tapasztaltunk, mint más kutatásokban a csökkentett és megnövelt fészekaljok között. A kisebb kezdeti testtömegű fiókák növekedése hasonlított azokéhoz, amelyek rosszabb növekedési körülmények között fejlődtek, míg a magasabb kezdeti testtömeggel rendelkező fiókák növekedése pedig azokéhoz hasonlított, amelyek jobb növekedési körülmények között fejlődtek (például: Neuenschwander és mtsai. 2003; Rosivall és mtsai. 2010). A kísérleti elrendezésünk egyik előnye, hogy egy fészekaljon belül tudtuk tesztelni a kezelés hatását különböző fejlettségű fiókákra, így kontrolláltunk a fészekaljok közötti növekedési körülményeket potenciálisan befolyásoló tényezőkre (például a szülők eltérő minőségére).

Mivel a növekedés és az IGF-1 összefüggése nem teljesen tisztázott (főleg nem vadon élő állatok esetében), ezért a kutatás folytatható a fiókáktól a 7. és 12. napon vett vérminták IGF-1 hormon plazmaszintjének vizsgálatával. Ezeknek a mintáknak az elemzése jelenleg folyamatban van, így az adatok tükrében mélyebb betekintést nyerhetünk a fiókák növekedésének ütemét meghatározó fiziológiai folyamatokba.

7. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom Dr. Lendvai Ádám Zoltán Debreceni Egyetem Természettudományi és Technológiai Kar Evolúciós Állattani és Humánbiológia Tanszék docensének a téma vezetéséért, a szükséges eszközök biztosításáért, statisztikai elemzésekért valamint az ábrák elkészítésében, a terepen és a dolgozat megírásában nyújtott segítségéért; Mester Valériának az ivarmeghatározásért; Ladányi Bálint Ádámnak a terepi és labor munkálatokban nyújtott segítségéért; Bujnóczki Noéminek a labor munkában nyújtott segítségéért; Bürgi Sándornak a terepen nyújtott segítségéért; Palczert Zoltánnak az örvös légykapókról készített és rendelkezésemre bocsátott képeiért.

8. Összefoglalás

A fészeklakó madarak növekedési pályáját jelentős mértékben modulálhatja a növekedést meghatározó hormonális és egyéb környezeti tényezők kapcsolata. Recens kutatások feltételezték, hogy a növekedési körülményektől függően a fokozott energiaigényt jelző kortikoszteron eltérő hatással lehet a testtömeg gyarapodására. Eszerint a hipotézis szerint a növekedést befolyásoló hormonális rendszeren keresztül a jobb körülmények között fejlődő fiókák esetén a kortikoszteron serkenti, míg rosszabb körülmények között fejlődő fiókáknál gátolja a növekedést. Ezt a hipotézist teszteltük örvös légykapó fiókákon egy terepi kísérletben. A vizsgálat során a fiókákat különböző méretkategóriákba soroltuk, és az egyes kategóriákon belül a fiókák felét nem invazív módon kortikoszteronnal kezeltük. A kezelés minden méret kategórián belül negatívan befolyásolta a növekedés ütemét, míg a fiókák kezdeti testtömege pozitív összefüggést mutatott a növekedési paraméterekkel. A kezelés hatását nem befolyásolta a fiókák kezdeti testtömege. Ugyanakkor sehol nem tapasztaltuk, hogy a kortikoszteron pozitívan hatott volna a növekedésre. A fenti eredményeket a fiókák ivara nem befolyásolta, bár a maximális növekedés szezonális változása eltért a hím és a tojó fiókák között. Kísérletünk nem támogatja a vizsgált hipotézist, és fényt derít arra, hogyan hat a kezdeti testtömeg a növekedésre. Későbbiekben a hipotézis alaposabb teszteléséhez a kísérlet során vett vérmintákból meghatározott plazma IGF-1 szintek, a kezdeti testtömeg, a növekedés és a kezelés adatait tervezzük összevetni. Vizsgálatunk összességében tehát betekintést nyújt a fiókák növekedési pályáját meghatározó tényezőkbe és felveti azt a kérdését, hogy annak kontextus-függő szabályozása milyen hormonális mechanizmusokon keresztül valósul meg.

9. Irodalomjegyzék

- Almasi, B., A. Roulin, F. Korner-Nievergelt, S. Jenni-Eiermann, és L. Jenni. 2012. „Coloration Signals the Ability to Cope with Elevated Stress Hormones: Effects of Corticosterone on Growth of Barn Owls Are Associated with Melanism”. *Journal of Evolutionary Biology* 25 (6): 1189–99. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02508.x>.
- Alonso-Alvarez, C., S. Bertrand, B. Faivre, és G. Sorci. 2007. „Increased Susceptibility to Oxidative Damage as a Cost of Accelerated Somatic Growth in Zebra Finches”. *Functional Ecology* 21 (5): 873–79. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01300.x>.
- Álvarez, Elena, és Emilio Barba. 2014. „Incubation and hatching periods in a Mediterranean Great Tit *Parus major* population”. *Bird Study* 61 (2): 152–61. <https://doi.org/10.1080/00063657.2014.908819>.
- Bates, Douglas, Martin Mächler, Ben Bolker, és Steve Walker. 2015. „Fitting Linear Mixed-Effects Models Using Lme4”. *Journal of Statistical Software* 67 (október): 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Blas, Julio. 2015. „Chapter 33 - Stress in Birds”. In *Sturkie's Avian Physiology (Sixth Edition)*, szerkesztette Colin G. Scanes, 769–810. San Diego: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407160-5.00033-6>.
- Briedis, Martins, Steffen Hahn, Lars Gustafsson, Ian Henshaw, Johan Träff, Miroslav Král, és Peter Adamík. 2016. „Breeding latitude leads to different temporal but not spatial organization of the annual cycle in a long-distance migrant”. *Journal of Avian Biology* 47 (6): 743–48. <https://doi.org/10.1111/jav.01002>.
- Brode, Madison, Kelly D. Miller, Ashley J. Atkins Coleman, Kelly L. O’Neil, LeighAnn E. Poole, és E. Keith Bowers. 2021. „Parental Favoritism in a Wild Bird Population”. *Animal Cognition* 24 (4): 677–87. <https://doi.org/10.1007/s10071-020-01463-3>.
- Burt, D. Brent, és A. Townsend Peterson. 1993. „Biology of Cooperative-Breeding Scrub Jays (*Aphelocoma coerulescens*) of Oaxaca, Mexico”. *The Auk* 110 (2): 207–14. <https://doi.org/10.1093/auk/110.2.207>.
- Buyse, J., E. Decuypere, P. J. Sharp, L. M. Huybrechts, E. R. Kühn, és C. Whitehead. 1987. „Effect of Corticosterone on Circulating Concentrations of Corticosterone, Prolactin, Thyroid Hormones and Somatomedin C and on Fattening in Broilers Selected for

- High or Low Fat Content". *The Journal of Endocrinology* 112 (2): 229–37.
<https://doi.org/10.1677/joe.0.1120229>.
- Cam, Emmanuelle, és Lise Aubry. 2011. „Early Development, Recruitment and Life History Trajectory in Long-Lived Birds”. *Journal of Ornithology* 152 (1): 187–201.
<https://doi.org/10.1007/s10336-011-0707-0>.
- Clemmons, David R. 2004. „The Relative Roles of Growth Hormone and IGF-1 in Controlling Insulin Sensitivity”. *The Journal of Clinical Investigation* 113 (1): 25–27.
<https://doi.org/10.1172/JCI20660>.
- Criscuolo, François, Pat Monaghan, Lubna Nasir, és Neil B Metcalfe. 2008. „Early nutrition and phenotypic development: ‘catch-up’ growth leads to elevated metabolic rate in adulthood”. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1642): 1565–70. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0148>.
- Dakin, Roslyn, Jenny Q. Ouyang, Ádám Z. Lendvai, Mark F. Haussmann, Ignacio T. Moore, és Frances Bonier. 2016. „Weather Matters: Begging Calls Are Temperature- and Size-Dependent Signals of Offspring State”. *Behaviour* 153 (8): 871–96.
<https://doi.org/10.1163/1568539X-00003370>.
- Davies, Nicholas B., John R. Krebs, és Stuart A. West. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology*. John Wiley & Sons.
- Davison, T. F., B. M. Freeman, és J. Rea. 1985. „Effects of Continuous Treatment with Synthetic ACTH1–24 or Corticosterone on Immature Gallus Domesticus”. *General and Comparative Endocrinology* 59 (3): 416–23. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(85\)90399-5](https://doi.org/10.1016/0016-6480(85)90399-5).
- Davison, T. F., J. Rea, és J. G. Rowell. 1983. „Effects of Dietary Corticosterone on the Growth and Metabolism of Immature Gallus Domesticus”. *General and Comparative Endocrinology* 50 (3): 463–68. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(83\)90267-8](https://doi.org/10.1016/0016-6480(83)90267-8).
- Eising, C. M., C. Eikenaar, H. Schwabl, és T. G. G. Groothuis. 2001. „Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: consequences for chick development”. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268 (1469): 839–46. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1594>.
- Emlen, Stephen T., Peter H. Wrege, Natalie J. Demong, és Robert E. Hegner. 1991. „Flexible Growth Rates in Nestling White-Fronted Bee-Eaters: A Possible Adaptation to Short-Term Food Shortage”. *The Condor* 93 (3): 591–97. <https://doi.org/10.2307/1368191>.
- Etches, R. J., J. B. Williams, és J. Rzaša. 1984. „Effects of Corticosterone and Dietary Changes in the Hen on Ovarian Function, Plasma LH and Steroids and the Response

- to Exogenous LH-RH". *Reproduction* 70 (1): 121–30.
<https://doi.org/10.1530/jrf.0.0700121>.
- Frýdlová, Petra, Jana Mrzílková, Martin Šeremeta, Jan Křemen, Jan Dudák, Jan Žemlička, Bernd Minnich, és mtsai. 2020. „Determinate growth is predominant and likely ancestral in squamate reptiles”. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287 (1941): 20202737. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2737>.
- Gebhardt-Henrich, Sabine, és Heinz Richner. 1998. „Causes of Growth Variation and Its Consequences for Fitness”, *Avian Growth and Development: Evolution within the Altricial-Precocial Spectrum*, , 324–39.
- Grant, Murray C. 1991. „Relationships between Egg Size, Chick Size at Hatching, and Chick Survival in the Whimbrel *Numenius Phaeopus*”. *Ibis* 133 (2): 127–33.
<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1991.tb04823.x>.
- Griffiths, Richard, Mike C. Double, Kate Orr, és Robert J. G. Dawson. 1998. „A DNA Test to Sex Most Birds”. *Molecular Ecology* 7 (8): 1071–75. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00389.x>.
- Groothuis, Ton. G.G, és Hubert Schwabl. 2008. „Hormone-mediated maternal effects in birds: mechanisms matter but what do we know of them?” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363 (1497): 1647–61.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0007>.
- Haftorn, Svein. 1981. „Incubation during the Egg-Laying Period in Relation to Clutch-Size and Other Aspects of Reproduction in the Great Tit *Parus major*”. *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)* 12 (3): 169–85.
<https://doi.org/10.2307/3676074>.
- Hau, M., S. Casagrande, J. Q. Ouyang, és A. T. Baugh. 2016. „Chapter Two - Glucocorticoid-Mediated Phenotypes in Vertebrates: Multilevel Variation and Evolution”. In *Advances in the Study of Behavior*, szerkesztette Marc Naguib, John C. Mitani, Leigh W. Simmons, Louise Barrett, Sue Healy, és Marlene Zuk, 48:41–115. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.asb.2016.01.002>.
- Hector, Katie L., és Shinichi Nakagawa. 2012. „Quantitative Analysis of Compensatory and Catch-up Growth in Diverse Taxa”. *Journal of Animal Ecology* 81 (3): 583–93.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01942.x>.
- Hegyi, Gergely, és János Török. 2007. „Developmental Plasticity in a Passerine Bird: An Experiment with Collared Flycatchers *Ficedula Albicollis*”. *Journal of Avian Biology* 38 (3): 327–34. <https://doi.org/10.1111/J.2007.0908-8857.03872.x>.

- Hull, K. L., J. F. Cockrem, J. P. Bridges, E. J. Candy, és C. M. Davidson. 2007. „Effects of Corticosterone Treatment on Growth, Development, and the Corticosterone Response to Handling in Young Japanese Quail (*Coturnix Coturnix Japonica*)”. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 148 (3): 531–43. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.06.423>.
- Kenyon, Cynthia. 2011. „The first long-lived mutants: discovery of the insulin/IGF-1 pathway for ageing”. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1561): 9–16. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0276>.
- Kilner, Rebecca M. 2001. „A growth cost of begging in captive canary chicks”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (20): 11394–98. <https://doi.org/10.1073/pnas.191221798>.
- Landys, Mèta M., Marilyn Ramenofsky, és John C. Wingfield. 2006. „Actions of Glucocorticoids at a Seasonal Baseline as Compared to Stress-Related Levels in the Regulation of Periodic Life Processes”. *General and Comparative Endocrinology* 148 (2): 132–49. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.02.013>.
- Leonard, Marty L., Andrew G. Horn, és Jackie Porter. 2003. „Does Begging Affect Growth in Nestling Tree Swallows, *Tachycineta Bicolor*?” *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54 (6): 573–77. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0668-2>.
- Liu, He-He, Ji-Wen Wang, Rong-Ping Zhang, Xi Chen, Hai-Yue Yu, Hai-Bo Jin, Liang Li, és mtsai. 2012. „In Ovo Feeding of IGF-1 to Ducks Influences Neonatal Skeletal Muscle Hypertrophy and Muscle Mass Growth upon Satellite Cell Activation”. *Journal of Cellular Physiology* 227 (4): 1465–75. <https://doi.org/10.1002/jcp.22862>.
- Lodjak, Jaanis. 2016. „Association of Insulin-like Growth Factor 1 and Corticosterone with Nestling Growth and Fledging Success in Wild Passerines”.
- Lodjak, Jaanis, Vallo Tilgar, és Marko Mägi. 2016. „Does the Interaction between Glucocorticoids and Insulin-like Growth Factor 1 Predict Nestling Fitness in a Wild Passerine?” *General and Comparative Endocrinology* 225 (január): 149–54. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.10.016>.
- Lodjak, Jaanis, és Simon Verhulst. 2020. „Insulin-like Growth Factor 1 of Wild Vertebrates in a Life-History Context”. *Molecular and Cellular Endocrinology* 518 (december): 110978. <https://doi.org/10.1016/j.mce.2020.110978>.
- Loiseau, Claire, Simon Fellous, Claudy Haussy, Olivier Chastel, és Gabriele Sorci. 2008. „Condition-Dependent Effects of Corticosterone on a Carotenoid-Based Begging

- Signal in House Sparrows". *Hormones and Behavior* 53 (1): 266–73.
<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.10.006>.
- Ludwigs, Jan-Dieter, és Peter Becker. 2006. „Individual quality and recruitment in the Common Tern, *Sterna hirundo*”. *Acta Zoologica Sinica* 52 (január): 96–100.
- Magrath, Robert D. 1990. „Hatching Asynchrony in Altricial Birds”. *Biological Reviews* 65 (4): 587–622. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1990.tb01239.x>.
- Marques-Santos, Fernando, és Niels J. Dingemanse. 2020. „Weather Effects on Nestling Survival of Great Tits Vary According to the Developmental Stage”. *Journal of Avian Biology* 51 (10). <https://doi.org/10.1111/jav.02421>.
- Maxwell, George R., II, és Herbert W. Kale II. 1977. „Breeding Biology of Five Species of Herons in Coastal Florida”. *The Auk* 94 (4): 689–700.
<https://doi.org/10.2307/4085265>.
- Mehls, O., R. Himmele, M. Hömme, D. Kiepe, és G. Klaus. 2001. „The Interaction of Glucocorticoids with the Growth Hormone-Insulin-like Growth Factor Axis and Its Effects on Growth Plate Chondrocytes and Bone Cells”. *Journal of Pediatric Endocrinology & Metabolism: JPEM* 14 Suppl 6: 1475–82.
- Metcalf, Neil B., és Pat Monaghan. 2001. „Compensation for a Bad Start: Grow Now, Pay Later?” *Trends in Ecology & Evolution* 16 (5): 254–60. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02124-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02124-3).
- Michael Romero, L. 2006. „Seasonal Changes in Hypothalamic-Pituitary-Adrenal Axis Sensitivity in Free-Living House Sparrows (*Passer Domesticus*)”. *General and Comparative Endocrinology* 149 (1): 66–71.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.05.011>.
- Mumby, Hannah S., Simon N. Chapman, Jennie A. H. Crawley, Khyne U. Mar, Win Htut, Aung Thura Soe, Htoo Htoo Aung, és Virpi Lummaa. 2015. „Distinguishing between determinate and indeterminate growth in a long-lived mammal”. *BMC Evolutionary Biology* 15 (október): 214. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0487-x>.
- Müller, Claudia, Susanne Jenni-Eiermann, és Lukas Jenni. 2009. „Effects of a short period of elevated circulating corticosterone on postnatal growth in free-living Eurasian kestrels *Falco tinnunculus*”. *Journal of Experimental Biology* 212 (9): 1405–12.
<https://doi.org/10.1242/jeb.024455>.
- Nash, Kirsty L., Craig R. Allen, Chris Barichiev, Magnus Nyström, Shana Sundstrom, és Nicholas A. J. Graham. 2014. „Habitat Structure and Body Size Distributions: Cross-

- Ecosystem Comparison for Taxa with Determinate and Indeterminate Growth". *Oikos* 123 (8): 971–83. <https://doi.org/10.1111/oik.01314>.
- Neuenschwander, Samuel, Martin W. G. Brinkhof, Mathias Kölliker, és Heinz Richner. 2003. „Brood size, sibling competition, and the cost of begging in great tits (*Parus major*)". *Behavioral Ecology* 14 (4): 457–62. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg025>.
- Omeyer, Lcm, Wj Fuller, Bj Godley, Rte Snape, és Ac Broderick. 2018. „Determinate or Indeterminate Growth? Revisiting the Growth Strategy of Sea Turtles". *Marine Ecology Progress Series* 596 (május): 199–211. <https://doi.org/10.3354/meps12570>.
- Puvadolpirod, S., és J. P. Thaxton. 2000. „Model of Physiological Stress in Chickens 1. Response Parameters12". *Poultry Science* 79 (3): 363–69. <https://doi.org/10.1093/ps/79.3.363>.
- R Core Team. 2022. „R: A Language and Environment for Statistical Computing". Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Radford, A.N., R.H. McCleery, R.J.W. Woodburn, és M.D. Morecroft. 2001. „Activity patterns of parent Great Tits *Parus major* feeding their young during rainfall". *Bird Study* 48 (2): 214–20. <https://doi.org/10.1080/00063650109461220>.
- Rodríguez-Gironés, Miguel A., Jesús M. Zúñiga, és Tomás Redondo. 2001. „Effects of begging on growth rates of nestling chicks". *Behavioral Ecology* 12 (3): 269–74. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.3.269>.
- Rosivall, Balázs, Eszter Szöllősi, Dennis Hasselquist, és János Török. 2010. „Males Are Sensitive — Sex-Dependent Effect of Rearing Conditions on Nestling Growth". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64 (10): 1555–62. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-0969-1>.
- Rosivall, Balázs, Eszter Szöllősi, és János Török. 2005. „Maternal Compensation for Hatching Asynchrony in the Collared Flycatcher *Ficedula Albicollis*". *Journal of Avian Biology* 36 (6): 531–37. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2005.03458.x>.
- Rosivall, Balázs, János Török, Dennis Hasselquist, és Staffan Bensch. 2004. „Brood Sex Ratio Adjustment in Collared Flycatchers (*Ficedula Albicollis*): Results Differ between Populations". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56 (4): 346–51. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0796-3>.
- Santema, Peter, és Bart Kempenaers. 2018. „Complete Brood Failure in an Altricial Bird Is Almost Always Associated with the Sudden and Permanent Disappearance of a Parent". *Journal of Animal Ecology* 87 (5): 1239–50. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12848>.

- Sapolsky, Robert M., L. Michael Romero, és Allan U. Munck. 2000. „How Do Glucocorticoids Influence Stress Responses? Integrating Permissive, Suppressive, Stimulatory, and Preparative Actions*”. *Endocrine Reviews* 21 (1): 55–89.
<https://doi.org/10.1210/edrv.21.1.0389>.
- Schmidt, Kim L., Elizabeth A. MacDougall-Shackleton, és Scott A. MacDougall-Shackleton. 2012. „Developmental stress has sex-specific effects on nestling growth and adult metabolic rates but no effect on adult body size or body composition in song sparrows”. *Journal of Experimental Biology* 215 (18): 3207–17.
<https://doi.org/10.1242/jeb.068965>.
- Schmutz, Joel A. 1993. „Survival and Pre-Fledging Body Mass in Juvenile Emperor Geese”. *The Condor* 95 (1): 222–25. <https://doi.org/10.2307/1369404>.
- Schwabl, H. 1993. „Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90 (24): 11446–50.
<https://doi.org/10.1073/pnas.90.24.11446>.
- Sebens, Kenneth P. 1987. „The Ecology of Indeterminate Growth in Animals”. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 371–407.
- Simmons, Robert. 1988. „Offspring Quality and the Evolution of Cainism”. *Ibis* 130 (3): 339–57. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1988.tb08809.x>.
- Stoleson, Scott H., és Steven R. Beissinger. 1995. „Hatching Asynchrony and the Onset of Incubation in Birds, Revisited”. In *Current Ornithology*, szerkesztette Dennis M. Power, 191–270. Current Ornithology. Boston, MA: Springer US.
https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1835-8_6.
- Szöllősi, Eszter, Balázs Rosivall, és János Török. 2007. „Is hatching asynchrony beneficial for the brood?” *Behavioral Ecology* 18 (2): 420–26.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arl100>.
- Taylor, Barry. 2020. „Collared Flycatcher (*Ficedula Albicollis*), Version 1.0”. *Birds of the World*. <https://doi.org/10.2173/bow.colfly1.01>.
- Wickham, Hadley. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wickham, Hadley, Romain François, Lionel Henry, és Kirill Müller. 2022. „dplyr: A Grammar of Data Manipulation”. <https://dplyr.tidyverse.org>,
<https://github.com/tidyverse/dplyr>.

- Wiebe, KAREN L., JÜRGEN Wiehn, és ERKKI Korpimäki. 1998. „The Onset of Incubation in Birds: Can Females Control Hatching Patterns?” *Animal Behaviour* 55 (4): 1043–52. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0660>.
- Wood, Simon N. 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R, Second Edition*. 2. kiad. New York: Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>.