TOLLAZATI SZÍNEK INFORMÁCIÓTARTALMA KÉT CINEGEFAJNÁL

Doktori értekezés
Készítette: Szigeti Beáta

Témavezető: Dr. Török János
tanszékvezető egyetemi docens

ELTE Biológia Doktori Iskola
Vezető: Prof. Erdei Anna

Zootaxonómia, Állatökológia, Hidrobiológia Doktori Program
Programvezető: Dr. Dózsa-Farkas Klára

Eötvös Loránd Tudományegyetem
Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

2010

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS 4

1.1 A párválasztás adaptív magyarázatai 4

1.1.1 Differenciális szaporodási befektetés 5

1.2 A tojásrakás előtti anyai befektetések 6

1.2.1 A tojásminőség hatása a fiókák rátermettségére 6

1.2.2 A tojásminőséget befolyásoló proximális kényszerek 7

1.3 Többszörös szignalizáció 8

1.3.1 Tollazati színek 8

1.3.2 A kék- és a széncinege tollazati színeinek információtartalma 10

2. CÉLKITŰZÉSEK 11

2.1 Differenciális anyai befektetés a tojásba 11

2.2 Különböző tollazati díszek információtartalma 12

2.3 A tollazati színek közös információtartalma 12

3. MÓDSZEREK 13

3.1 Kutatási terület és vizsgált fajok 13

3.2 Terepi módszerek 14

3.3 A tojásminőség kvantifikálása 15

3.4 A tollazati színek és a hassáv mérése 16

3.5 A tollnövekedési ráta mérése 17

3.6 Statisztikai módszerek 17

3.6.1 A differenciális allokáció elemzése a kék cinegénél 17

3.6.2 A széncinege tollazati jelzéseinek elemzése 19

3.6.3 A széncinege tollazati színezetének közös főkomponens analízise 20

4. EREDMÉNYEK 21

4.1 Anyai befektetés a tojásba a kék cinegénél 21

4.1.1 Allokáció a tojássárgája karotinoidtartalmába 21

4.1.2 Allokáció a tojásméretbe 23

4.2 A széncinege tollazati jelzései 24

4.2.1 Spektrális főkomponensek 24

4.2.2 A tollazati díszek kölcsönös összefüggése 25

4.2.3 A hassávméret 25
4.2.4 A sárga mellkasi reflektancia 25
4.2.5 A fekete fejtető reflektanciája 26
4.2.6 Az összesített párbaállási mintázat 29
4.3 A széncinege tollazati színeinek közös információtartalma 30
4.3.1 A tollazati színvariancia közös tengelyei 30
4.3.2 A közös információtartalom 33
4.3.3 A közös tengelyeken alapuló párbaállási mintázat 35
5. AZ EREDMÉNYEK ÉRTELMEZÉSE 36
5.1 A kék cinege tollazati színei és a tojásminőség 36
5.2 A széncinege tollazati színeinek információtartalma 39
5.3 A széncinege tollazati színei és a párbaállási mintázat 43
6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS KITEKINTÉS 44
7. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS 46
8. IRODALOMJEGYZÉK 48
9. ÖSSZEFOGLALÁS 65
10. SUMMARY 67
11. PUBLIKÁCIÓK 69

1. BEVEZETÉS

Az ivarok közötti feltűnő különbségekre és az ivarokon belüli egyedi variancia okaira a szexuális szelekció elméletei próbálnak magyarázatot adni (Darwin 1871, Andersson 1994). A szexuális szelekció a természetes szelekció alesete, mivel mindkét folyamat során a rátermettségük alapján válogatódnak ki a fenotípusok, azaz a hátterükben álló allélek utódgenerációkban való résztvételi aránya jelenti a szelekciót. A szexuális szelekció elméleteinek egy része szerint pozitív koevolúciós kapcsolat működik a hímek díszei és a nőstények preferenciája között. Másik csoportjukba olyan elméletek tartoznak, melyek szerint a hímek hivalkodó bélyegei a nőstények érzékelőrendszerének már korábban, a természetes szelekció melléktermékeként keletkezett preferenciájára adott válaszként alakulnak ki. Az első csoportba tartozik a fisheri „elszaladó" evolúció, a „jó gén" hipotézis és a „közvetlen előny" hipotézis (ld. Kirkpatrick és Ryan 1991). Fisher elmélete szerint egy eredetileg csak természetes szelekció alatt álló hím bélyeg és az erre spontán megjelenő nőstény preferencia a jobb túlélésű és egyúttal vonzóbb utódok miatt együtt és egymást erősítve elterjed a populációban, egészen addig, míg a túlélésben jelentkező hátrány meg nem állítja a folyamatot. A jó gén vagy indikátor hipotézis is feltételez genetikai korrelációt a hím bélyeg és a nőstény preferencia között: eszerint csak az egészséges, jó kondícióban lévő hímeknek fejeződnek ki teljesen a másodlagos nemi jellegeik, és ezen egészséges, jó túlélésű hímek választásával a nőstények azért tesznek szert evolúciós előnyre, mert utódaiknak továbbítják ezeket a géneket (pl. paraziták elleni rezisztencia gének, Hamilton és Zuk 1982). A közvetlen előny hipotézis szerint nem szükséges genetikai korreláció a preferencia és a tárgyát képező hím tulajdonság között, hanem elég, ha a preferencia hatással van a nőstény rátermettségére. A nősténynek közvetlen előnye származhat például az egészséges hím választásából, mert az nem fertőzi meg betegségekkel, parazitákkal. Olyan fajoknál, ahol a hím eteti a nőstényt és/vagy az utódokat, szintén közvetlen előnyt jelent, ha a nőstény az intenzívebben etető hímet választja. Egyéb közvetlen előnyök származnak a preferenciából akkor, ha a hímek fertilitása különböző vagy a választással elkerülhető a hibridizáció, illetve költséges a párkeresés.

1.1. A párválasztás adaptív magyarázatai

A párválasztás közvetlen (direkt) és indirekt szelekciós magyarázatai nem zárják ki egymást, de míg a direkt szelekció általi preferenciaevolúció viszonylag egyértelmű, az

indirekt szelekció mechanizmusai máig vitatottak (Hettyey et al. 2010). Ezen belül a jó gén hipotézis a legszéleskörűbben vizsgált elmélet (Wiens 2001), kevesebben foglalkoztak a genetikai kompatibilitás és a heterozigóta partner hipotézisével (García-Navas et al. 2009 és a benne levő hivatkozások). De mit is jelentenek a jó gének, amit a hímek a másodlagos nemi jellegeikkel hirdetnek? A genetikai minőség egy egyed teljes rátermettségére ható additív genetikai hatások összessége (Wiens 2001). A teljes rátermettség mérése azonban rendkívül problematikus, ezért különböző rátermettség komponensekkel (pl. túlélés, növekedési ráta, immunkompetencia) szokták becsülni az elméletek empirikus tesztelése során. Azon bélyegek alapján érdemes a nőstényeknek választani a hímek között, amelyek megbízható információt szolgáltatnak a hímek genetikai minőségéről, azaz nem adnak lehetőséget a hímeknek a csalásra, mert kifejeződésük költséges, tehát kondíciófüggők (Cotton et al. 2004).

1.1.1. Differenciális szaporodási befektetés

Mivel a vonzó partner választása közvetlen és közvetett előnyökkel járhat az állatok számára, a többször szaporodó fajoknál az egyedeknek érdemes több energiát fektetniük a jelenlegi szaporodásukba, ha az aktuális párjuk vonzó, mert az ebből származó utódaik nagyobb szaporodási értékűek (Burley 1986, 1988, Sheldon 2000). Ezt a differenciális befektetés hipotézisnek nevezett elméletet a legintenzívebben madarak körében tesztelték, kezdetben a tojók utódgondozással kapcsolatos adaptív döntéseit leíró elméletként, de később kiterjesztették a tojásrakás előtti anyai befektetésekre is (ld. 1.2). Az elmúlt évtized számos vizsgálata vegyes eredményeket hozott (a teljesség igénye nélkül): tőkés récénél (*Anas platyrhynchos,* Cunningham és Russell 2000), zebrapintynél (*Taeniopygia guttata,* Rutstein et al. 2004, Holveck és Riebel 2010), kínai törpefürjnél (*Coturnix chinensis,* Uller et al. 2005), kormos légykapónál (*Ficedula hypoleuca*, Osorno et al. 2006), pávánál (*Pavo cristatus,* Loyau et al. 2007), kéklábú szulánál (*Sula nebouxii,* Velando et al. 2006, Dentressangle et al. 2008) és struccnál (*Struthio camelus*, Bonato et al. 2009) kimutatták, hogy a preferált hímmel párba állt tojók nagyobb vagy nehezebb tojásokat raktak, mint a kevésbé vonzó hímmel párba állt madarak. Mások viszont nem találtak hatást a tojásméretre vagy -súlyra zebrapintynél (Balzer és Williams 1998), házi verébnél (*Passer domesticus*, Mazuc et al. 2003), bankivatyúknál (*Gallus gallus*, Parker 2003), kanárinál (*Serinus canaria*, Gil et al. 2004), örvös légykapónál (Hargitai et al. 2005) és odúfecskénél (*Tachycineta bicolor*, Bitton et al. 2008). A tojásokba juttatott mikrotápanyagok (ld. 1.2.1.) vizsgálata során azt találták, hogy a zebrapinty, a kanári, a füsti fecske (*Hirundo rustica*) és a páva tojók több tesztoszteront

juttattak a vonzó hímtől származó tojásokba (Gil et al. 1999, 2004, 2006; Tanvez et al. 2004, Loyau et al. 2007, Safran et al. 2008, de ld. Rutstein et al. 2004, Gwinner és Schwabl 2005, Marshall et al. 2005, Saino et al. 2006, Bolund et al. 2009). A hím minősége ezenkívül füsti fecskénél a tojások immunglobulin-koncentrációját (Saino et al. 2002b, de ld. Hargitai et al. 2006b), zebrapintynél és örvös légykapónál az antioxidáns-tartalmát (Williamson et al. 2006, Hargitai et al. 2006a) is befolyásolta.

Egy alternatív elmélet szerint a tojók inkább a gyengébb minőségű, például fiatal és tapasztalatlan, vagy kevésbé vonzó hím utódaiba fektetnek több tápanyagot, és így próbálják fokozni a hátrányba került utódok rátermettségét. Ezt a feltételezést eddig kevesebb vizsgálat támasztja alá (Saino et al. 2002a, Michl et al. 2005, Navara et al. 2006b), ami további elméleti és empirikus munkát kíván (Ratikainen és Kokko 2010).

1.2. A tojásrakás előtti anyai befektetések

Az utódok rátermettségére a tojók nem csak a megfelelő pár kiválasztásával tudnak hatni, hiszen az utódok fenotípusos minőségét a szüleiktől örökölt genotípuson kívül a fejlődésük alatt őket ért környezeti hatások is befolyásolják. Az elmúlt években nyilvánvalóvá vált, hogy ezen környezeti hatások nagy részét a szülők, ezen belül is elsősorban az anya fenotípusa jelenti, ami számottevő hatással lehet a fiókák fenotípusára, és ezen keresztül rátermettségére. Ezt a mechanizmust nevezzük anyai hatásnak (“maternal effect”; Bernardo 1996a, Mousseau és Fox 1998).

1.2.1. A tojásminőség hatása a fiókák rátermettségére

Madaraknál a tojás minősége egy fontos rátermettség komponens, mellyel az anya utódai fenotípusát befolyásolhatja (Bernardo 1996b, Mousseau és Fox 1998). A tojások méretében rendkívül nagy fajon belüli változatosság tapasztalható, bár ennek okai még nem egyértelműek (Williams 1994). Általánosságban elmondható, hogy a nagyobb tojásoknak nagyobb a szárazanyag- (fehérje- és lipid-), valamint az energiatartalma (Williams 1994). Számos vizsgálat kimutatta, hogy a nagyobb tojás növeli a fiókák rátermettségét, főként a kelés utáni napok nagyobb túlélési valószínűségén keresztül (Christians 2002). Az anyai hatások a tojássárgájába juttatott mikrotápanyagokon keresztül is érvényesülhetnek. A tojássárgája karotinoid-, vitamin-, hormon- és immunglobulin-tartalma is változatosságot mutat (pl. Schwabl 1993, Saino et al. 2003a, 2003b). Bár ezek a tojás összes

anyagtartalmának csak kis hányadát adják, létfontosságúak a fejlődő embrió számára. Munkám során a karotinoid-befektetést vizsgáltam, mely a tojássárgája jellegzetes narancssárga színéért felelős. A karotinoidok számos élettani funkciója közül kiemelkedő fontosságú az antioxidáns hatás: a DNS-t, a sejtmembránokat és az antitesteket védik az oxidatív károsodástól (Chew 1993). A madárembriók gyorsan növekvő szervezetek, a gyors anyagcsere melléktermékeként pedig nagy mennyiségű szabadgyök keletkezik. Ráadásul az embrionális szövetek nagy mennyiségű telítetlen zsírt tartalmaznak, amelyek különösen hajlamosak az oxidatív károsodásra, ezért a karotinoidok nyújtotta antioxidáns védelem rendkívül fontos ebben az életszakaszban (Surai et al. 2001). A karotinoidok élettani funkciói közé sorolható még a sejtproliferáció szabályozása, a sejtdifferenciáció elősegítése és az immunfunkció erősítése (ld. Møller et al. 2000). Az embriók karotinoid-ellátottsága befolyásolja a fiókák kirepüléskori kondícióját (Biard et al. 2006), immunrendszerük érésének sebességét (Biard et al. 2005), sőt azt is, hogy később milyen mértékben lesznek képesek hasznosítani a táplálékkal bejutó karotinoidokat (Koutsos et al. 2003), és hogyan reagálnak különböző környezeti stresszhatásokra (Berthouly et al. 2008).

1.2.2. A tojásminőséget befolyásoló proximális kényszerek

A fenti összefüggések ismeretében felvetődik a kérdés, hogy miért nem rak minden tojó egyforma, jó minőségű tojást. Kimutatták, hogy a tojásrakás jelentős költségeket ró az anyamadárra (Nager és van Nordwijk 1992, Bernardo 1996b, Monaghan et al. 1998). A tojásképzéshez szükséges energián túl a karotinoidok beépítése további költségekkel jár. Az állatok ugyanis nem képesek *de novo* előállítani a karotinoidokat, hanem a táplálékkal kell megszerezniük ezeket (Goodwin 1984). Mivel a karotinoidok a környezetben korlátozott mennyiségben fordulnak elő (Olson és Owens 1998, Møller et al 2000, Biard et al. 2005), megszerzésük feltehetően költséges az egyedek számára (Hill et al. 2002, Blount et al. 2002, 2004). További költségeket jelenthet a tápcsatornán keresztüli felszívódásuk, transzportjuk és módosításaik (Hill 2000, McGraw et al. 2005). A tojók minősége (kora, tömege, mérete, egészségi állapota) befolyásolhatja, hogy milyen mértékben képesek ezeket a költségeket fedezni (Williamson et al. 2006), tekintve, hogy a karotinoidokat a tojásképzésen kívül saját élettani funkcióikhoz (ld. 1.2.1), bizonyos fajoknál pedig vizuális jelzéseikhez is használják (ld. 1.3.1). A tojásminőség fészekaljak közötti varianciáját a tojó minőségén kívül az eltérő környezeti hatások is okozhatják, pl. különbségek a táplálékellátottságban (Blount et al. 2002) vagy a környezeti hőmérsékletben (Saino et al. 2004).

1.3. Többszörös szignalizáció

A párválasztás gyakran nem egy, hanem egyszerre több különböző jelzés alapján történik pl. akusztikus, vizuális, olfaktórikus szignálok egyidejű használatával (Candolin 2003). Számos elméletet dolgoztak ki az egy fajon belül működő többszörös szignálok evolúciójára (Møller és Pomiankowski 1993, Johnstone 1996). A „többszörös üzenet hipotézis" (multiple message hypothesis) szerint minden jelzés az egyed minőségének egy-egy különálló aspektusát tükrözi. Ezzel ellentétben a „redundáns vagy tartaléküzenet hipotézis" szerint adott bélyegek a minőség ugyanazon aspektusának jelzői. Eszerint a nőstények azért vesznek figyelembe több másodlagos hím nemi jelleget, mert ezek együttese alapján jobban képesek megbecsülni a hímek általános minőségét, mint egyetlen jelzés alapján. Az is elképzelhető azonban, hogy néhány csábító jelzés nem őszinte, pl. nem kondíciófüggő, vagy akár küszöbjelzésként is funkcionálhat a nőstények számára (Holland és Rice 1998). Az utóbbi években felfedezték, hogy egyazon morfológiai bélyeg is szolgáltathat többféle üzenetet (Møller és Petrie 2002, Badyaev és Young 2004), de akár teljesen különálló díszek is alkothatnak egy komplex jelzésrendszert (Møller et al. 1998, Andersson et al. 2002). Több jelzés például abban az esetben hordozhat azonos információt, ha azonos a hormonális szabályozásuk (Owens és Short 1995). Az is elképzelhető azonban, hogy azért korrelál több kondíciófüggő jelzés, mert az általános fizikai kondícióval közös a genetikai hátterük (jó gén hipotézis; Rowe és Houle 1996). Ebben az esetben az egyik szignálra ható szelekció hatással lesz a másik szignál információtartalmára is. Ezért két szignál egymással korreláló varianciahányadára ható szelekció alapvetően befolyásolhatja a többszörös szignálok evolúcióját. Ennek ellenére igen kevés a több másodlagos nemi jelleg kölcsönös kapcsolatára vonatkozó vizsgálat (Garamszegi et al. 2006, Silva et al. 2008).

1.3.1. Tollazati színek

A többszörös jelzések tanulmányozásának egyik legígéretesebb tárgya a madarak tollazata. A tollazati díszek egyrészt jelenthetnek különálló foltokat vagy mintákat, melyek kiterjedése variál (Yezerinac és Weatherhead 1997), más esetekben pedig adott tollazati terület fényvisszaverésében, színében találhatunk varianciát (pl. Safran és McGraw 2004). A foltok mérete, szimmetriája és színe különböző módon korrelálhat is, ami miatt egyetlen dísz többszörös jelzésként funkcionálhat (Badyaev et al. 2001).

A tollazati színek keletkezésük módja szerint hagyományosan két fő típusba sorolohatók: a pigment alapú és a struktúrszínek csoportjába (Jawor és Breitweisch 2003). A tollazatba juttatott legelterjedtebb pigmentek a sárgás-pirosas színű karotinoidok és a barna-fekete melaninok. Mivel a melaninokkal ellentétben a karotinoidokat az állatok nem képesek előállítani, hanem csak a táplálékból juthatnak hozzájuk (Goodwin 1984), valamint számos élettani funkcióhoz is felhasználják őket (ld. 1.2.1), a karotinoid alapú díszeket hagyományosan az egyedi minőség vagy a fizikai kondíció őszintébb jelzőinek tartották, mint a melanin alapú díszeket, amelyeket szigorúan genetikailag kontrolláltnak tartottak (pl. Badyaev és Hill 2000). Ennek a megalapozottsága azonban egyre inkább megkérdőjeleződik (Griffith et al. 2006). Néhány vizsgálatban összefüggést mutattak ki a karotinoid alapú tollazati jelzések és a fizikai kondíció között, pl. aranycsíznél (*Carduelis tristis*, McGraw és Hill 2000) és széncinegénél (*Parus major*, Senar et al. 2003), másokban viszont nem, pl. amerikai rozsdafarkúnál (*Setophaga ruticilla*, Norris et al. 2007) és széncinegénél (Fitze és Richner 2002). Ehhez hasonlóan a melanin alapú jelzések egyes esetekben tükrözték a fizikai kondíciót, pl. örvös légykapónál (*Ficedula albicollis*, Slagsvold és Lifjeld 1992), házi verébnél (Veiga és Puerta 1996) és szalakótánál (*Coracias garrulus*, Silva et al. 2008), más esetekben pedig nem, pl. házi piróknál (*Carpodacus mexicanus,* Hill és Brawner 1998), házi verébnél és barnafejű gulyajárónál (*Molothrus ater*, McGraw et al. 2002). Egy új, populációkat összehasonlító vizsgálatban az egyik populációban egy melanin alapú dísz kifejezettsége, míg ugyanazon faj másik populációjában egy karotinoid alapú dísz kifejezettsége korrelált a vérplazma immunglobulin-koncentrációjával (Dunn et al. 2010). Felfedeztek a melanin alapú színek őszinteségét erősítő mechanizmusokat is, pl. azt, hogy a kifejeződésük függ a szintézisükhöz szükséges bizonyos aminosavak (Poston et al. 2005) és a kálcium elérhetőségétől a táplálékban (McGraw 2007), illetve hogy a szintézisüket stimuláló magasabb tesztoszteronszint egyúttal immunszupresszív is (Evans et al. 2000). Továbbá a melaninokat létrehozó kémiai reakciók egyes enzimei fém kofaktorokat igényelnek, mely fémek magasabb koncentrációban toxikusak (McGraw 2003, Dauwe és Eens 2008). Sőt, a melaninok a karotinoidokhoz hasonlóan hatásos antioxidánsok is (Griffith et al. 2006), továbbá a melaninszintézishez szükséges alacsony glutationszint kompenzálásához antioxidánsok szükségesek (Galván és Alonso-Alvarez 2008). A legújabb kísérletes eredmények szerint a genetikai meghatározottságon kívül az oxidatív stressz erőssége, azaz a fiziológiai környezet is befolyásolja a melanin alapú tollszínezet kifejeződését (Galván és Alonso-Alvarez 2009).

A strukturális színek a fény és a tollak mikrostruktúrája közötti fizikai interakció révén keletkeznek, a fény szóródása révén (Shawkey et al. 2003), mely gyakran ultraibolya, ibolya, kék és türkiz színeket okoz. A pigment alapú és a struktúrszínek azonban sok esetben egymással kombinálódva hoznak létre egy-egy színt, mivel a pigment alapú színek kifejeződése függ a toll keratinjának mikrostruktúrájától, illetve a pigmentek is szerepet játszanak a struktúrszínek kialakításában (Shawkey és Hill 2005, 2006). Újabb vizsgálatok szerint az ultribolya (UV) tartományba eső fényvisszaverés általánosan jellemző a madarakra (Eaton és Lanyon 2003, Hausmann et al. 2003), és nagy varianciát mutat mind fajok között, mind fajokon belül (Bleiweiss 2004, Eaton 2005). Ez információt hordozhat számukra, mivel az emberektől eltérően a madarak érzékelik a közeli UV tartományt (320-400 nm), sőt a gerincesek közt a legkifinomultabb színlátással rendelkeznek (Bennett et al. 1994).A tollazati UV reflektanciáról kimutatták, hogy szexuális szelekció alatt állhat, pl. szerepe lehet a hímek közötti versengésben (Alonso-Alvarez et al. 2004, Poesel et al. 2007) és a párválasztásban (pl. Andersson et al. 1998), és összefügghet a páron kívüli paternitással (Doucet et al. 2005, Delhey et al. 2007b). Találtak összefüggést a hím UV reflektancia és a tojó szaporodási befektetése között is pl. a fiókák ivararányában (Griffith et al. 2003, Delhey et al. 2007a) és a fiókaetetési gyakoriságban (Limbourg et al. 2004). Az akromatikus (reflektanciacsúccsal nem rendelkező) színeken belüli variancia – fehér, szürke, fekete – azonban mindezidáig kevés figyelmet kapott, noha pl. kormos légykapónál (*Ficedula hypoleuca*) ismert, hogy a hímek tollazatának feketesége befolyásolja a tojók párválasztását (Sætre et al. 1994), illetve hogy a tojók a növelt UV reflektanciájú hímeket preferálják a csökkentett UV reflektanciájúakkal szemben (Siitari et al. 2002). Szintén kevés figyelem irányult a többszörös jelzések információtartalmára, különösen a karotinoid alapú, melanin alapú és struktúrszínek kondíciófüggésének együttes vizsgálatára.

1.3.2. A kék és a széncinege tollazati színeinek információtartalma

A kék cinege (*Cyanistes caeruleus*) és a széncinege kiválóan alkalmas a többszörös tollazati jelzések megbízhatóságát célzó vizsgálatokra, egyrészt mivel mindkét faj tollazatában különböző típusú színek találhatók, melyek bizonyos jellemzői feltételezhetően vagy kimutatottan szexuális szelekció alatt állnak, másrészt az egész tollazat egyszerre, az őszi vedlés során cserélődik ki (Svensson 1992), ezért a szignáltípusok közötti, környezet által mediált korreláció feltételezhető.

A kék cinege fejtetői tollazatának kék/UV színe erős ivari dimorfizmust mutat: a hímeké a tojókéhoz képest az UV irányba eltolódott (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998). Kifejeződése hímeknél összefügg a tesztoszteronszinttel (Peters et al. 2006, Roberts et al. 2009), jelzi a túlélési valószínűségüket (Sheldon et al. 1999, Griffith et al. 2003, de ld. Delhey és Kempenaers 2006, Korsten et al. 2007b), a heterozigóciájuk mértékét (Foerster et al. 2003, García-Navas et al. 2009) – amely egy rátermettséget prediktáló jelleg (Kempenaers et al. 1996) –, mindkét nemnél jelzi a kort (Delhey és Kempenaers 2006), kölcsönös párválasztási bélyeg (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, 1999), és szerepe lehet a hímek közötti versengésben (Alonso-Alvarez et al. 2004, Poesel et al. 2007, de ld. Korsten et al. 2007a, b, Vedder et al. 2008), Mivel a közelrokon széncinege fejtetői fekete tollazata is mutat emberi szemmel észlelhető ivari dimorfizmust (a hímek fejtetője csillogó, míg a tojóké matt fekete), kézenfekvő megvizsgálni, hogy kimutatható-e szexuális szelekció erre a bélyegre. A korábbi vizsgálatok alapvetően a széncinege melanin alapú fekete hassávjának méretét és mellkasi tollazatának sárgaságát célozták meg. A tojók a nagyobb hassávú hímeket preferálják (Norris 1990a), amely szülői minőséget (Norris 1990b), és fiókatúlélést jelez (Norris 1993, de ld. Kölliker et al. 1999). A hassáv mérete a páron kívüli paternitással nem függ össze (Strochbach et al. 1998), bár egy japán populációban a nagy hassávval rendelkező hímek fészkében kevesebb volt a más apától származó fióka (Kawano et al. 2009).

A sárga mellkasi tollazat színét a lutein és a zeaxantin adja, melyek a táplálékból módosítatlan formában jutnak a tollazatba (Partali et al. 1987). A sárgaság különbözik az ivarok és a habitatok között (Hõrak et al. 2001), összefügg a habitat szennyezettségével (Eeva et al. 1998, Dauwe és Eens 2008), a vegetációtípussal (Slagsvold és Lifjeld 1985), az egyed egészségi állapotával és életképességével (Dufva és Allander 1995, Hõrak et al. 2001), vedlés alatti fizikai kondíciójával (Senar et al. 2003), fiókaetetési képességével (Senar et al. 2002, Johnsen et al. 2005) és ezen keresztül a fiókák kirepülési súlyával (Senar et al. 2002).

2. CÉLKITŰZÉSEK

2.1. Differenciális anyai befektetés a tojásba

A differenciális allokációra irányuló vizsgálatok ellentmondó eredményeinek ismeretében (ld. 1.1.1) megvizsgáltuk, hogy a kék cinege tojók segítik-e utódaikat differenciálisan – a párjuk minőségétől függően – a tojásba juttatott makro- és

mikrotápanyagokon keresztül (Szigeti et al. 2007). A hímek minőségét egyrészt a fejtető színe alapján, másrészt a mellkas sárgasága alapján becsültük meg, figyelembe véve a kort, a testméretet és a tápláltsági állapotot is, mivel a korról és a testméretről a kék cinegénél kimutatták, hogy összefüggnek a páron kívüli párzási sikerrel (Kempenaers et al. 1997, Delhey et al. 2003, Delhey et al. 2007b, de ld. Krokene et al. 1998). A szülői bélyegek és a tojásminőség jellemzői közötti összefüggések vizsgálatára korrelatív megközelítést alkalmaztunk, amelynek előnye, hogy a hím bélyegek a természetes tartományban vannak, hátránya viszont, hogy az esetleges mintázatokat a differenciális allokáción kívül egyéb alternatív elméletek is magyarázhatják. Ezeket azonban a tojó minőségéből és a környezetből eredő varianciára való statisztikai kontrollálással igyekeztünk kizárni.

2.2. Különböző tollazati díszek információtartalma

Mivel a széncinege fejtetői fekete tollazatára eddig nem tekintettek másodlagos nemi jellegként, megvizsgáltuk, hogy a bélyeg ennél a fajnál is kölcsönös szexuális szelekció alatt áll-e, amit az asszortatív párbaállás jelezhet (Hegyi et al. 2007).

Emellett a széncinege díszeinek kondíciófüggését is vizsgáltuk:

- A fekete fejtető és a sárga mellkas színét, illetve a hassáv méretét prediktálja-e a vedlés alatti fizikai kondíció (a tollnövekedési sebességgel becsülve)?
- Az esetlegesen kapott összefüggés megmarad-e a vedlés után?
- A díszek kifejeződésének mértéke összefügg-e a testmérettel, amely feltételezhetően a szociális dominancia egyik meghatározója (Koivula et al. 1993)?
- A díszítettség kifejeződése és kondíciófüggése különbözik-e az ivarok és a korcsoportok között?

2.3. A tollazati színek közös információtartalma

A többszörös jelzések kontextusában megvizsgáltuk, hogy a széncinegék karotinoid és melanin alapú tollazati színei különböző információt közvetítenek-e (Hegyi et al. 2008):

- Van-e korreláló varianciája a mellkasi sárga és a fejtetői fekete tollak színvarianciájának? A fekete hassáv spektrális adatait azért nem használtuk fel, mert színvarianciájának 99,4%-át az akromatikus intenzitásbeli variancia adja.

- Ezen közös varianciatengelyek különböznek-e az őszi (vedlés utáni) és a tavaszi (szaporodási idénybeli) tollazatban?
- A kétféle jelzés egymással korreláló varianciája kondíciófüggő-e (ha a kondíciót a tollnövekedési sebességgel becsüljük)?
- A tavaszi párbaállási mintázat utal-e kölcsönös párválasztásra a kétféle jelzés egymással korreláló varianciája alapján?

3. MÓDSZEREK

3.1. Kutatási terület és vizsgált fajok

A kutatási terület a Duna-Ipoly Nemzeti Park területén, a Pilis-Visegrádi-hegység keleti részén, Budapesttől 40 km-re található (47°43′É, 19°01′K) erdő. A vegetációban uralkodó fafajok a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) és a csertölgy (*Quercus cerris*). A fák átlagos életkora 80-90 év. A mintegy 100 hektárnyi területen, mely nagy részén 1990-től nem végeznek erdőgazdálkodási tevékenységet, az 1980-as évek eleje óta történik költési adatgyűjtés. A területen közel 800 fészekodút helyeztek el nagyjából négyzethálós elrendezésben, egymástól 20-30 m távolságra (Török és Tóth 1988). Az odúk 80-90%-ában rendszeresen költ három énekesmadárfaj: a leggyakoribb az örvös légykapó, kisebb számban telepszik meg a széncinege és a kék cinege. A cinegék együttes denzitása 0,5-1,5 pár/ha körül alakul.

A széncinege a palearktikus régió nagy részében közönséges, lomberdőkben, fenyvesekben, parkokban, kertekben költő kisméretű (20 g alatti tömegű), rezidens énekesmadár (*Paridae*), kifejezett ivari kétalakúsággal: a legfeltűnőbb különbség az ivarok között az, hogy a hímek fekete hassávja szélesebb. A kék cinege kisebb termetű, színezeti kétalakúsága emberi szemmel nehezen észrevehető, elterjedése a Nyugat-Palearktiszra korlátozódik. Évszaktól függően rovar- és magevők. A költési szezonban a hímek szociálisan monogámok (de ld. Dhondt 1987, Kempenaers et al. 1995), és odújuk körül költési territóriumot védenek. A páron kívüli paternitás variábilis, de mindkét fajnál igen nagyarányú: a széncinege fészekaljak 27-40%-ában (Krokene et al. 1998), a kék cinege fészekaljak 31-47 %-ában találtak idegen apától származó fiókát (Kempenaers et al. 1997, Strochbach et al. 1998). A tojásrakás április végén kezdődik, a fészekalj 8-14 tojásból áll, melyeken a széncinege szülők felváltva kotlanak, a kék cinegénél pedig csak a tojó, melyet a hím eközben

etet. A fiókaetetésben mindkét szülő részt vesz. A fiókák 16-20 napos korukban repülnek ki, és további két hét múlva válnak függetlenné. A széncinegénél gyakori a másodköltés. A költési szezonon kívül több fajból álló csapatokba verődve a táplálékhiánytól függően nagy területen kóborolhatnak (Perrins 1979).

3.2. Terepi módszerek

A differenciális allokáció vizsgálata 2003-ban és 2004-ben zajlott. A kék cinegék fészkeit a fészeképítés kezdetétől naponta megnéztük, és az első három tojást alkoholos filccel megszámoztuk. Még az inkubálás megkezdése előtt, a 6.-7. tojás lerakásakor begyűjtöttük a számozott tojásokat. Helyettük műtojásokat tettünk a fészekbe annak elkerülésére, hogy a tojó elhagyja a fészket. Feltételeztük, hogy az első három tojás átlagos minősége (ld. 3.3) jól reprezentálja a teljes fészekaljba való anyai befektetést, mert a három tojásból számolt repetabilitások (Lessels és Boag 1987) alapján a fészekaljon belüli variancia szignifikánsan kisebb volt, mint a fészekaljak közötti variancia (tojásméret: r (repetabilitás) = 0,75, $F_{9,21}$ = 10,08, $P < 0,001$, és $r = 0,69$, $F_{12,25} = 7,64$, $P < 0,001$; tojássárgája színe: $r = 0,64$, $F_{9,21}$ = 6,47, $P < 0,001$, és $r = 0,67$, $F_{12,25} = 6,91$, $P < 0,001$ 2003-ban és 2004-ben rendre), illetve széncinegénél nem találáltak különbséget sem a tojások tömegében, sem karotinoidkoncentrációjukban a lerakási sorrend szerint (Isaksson et al. 2006).

A szülőket a fiókaetetési időszakban, a fiókák 5-11 napos korában megfogtuk, standard számozott fémgyűrűkkel megjelöltük, ivarukat megállapítottuk, és besoroltuk őket egyéves vagy idősebb korcsoportba (Svensson 1992). A tömegüket 0,1 g pontossággal, rugós erőmérővel, a csüdhosszukat (a továbbiakban tarzuszhossz) 0,1 mm pontossággal, tolómérővel meghatároztuk. Fejtetőjük és mellkasuk standard pontjairól három-tíz tollat kitéptünk, melyeket a spektrofotometriás vizsgálatokig borítékokban tároltunk.

Egy közeli meteorológiai állomásról (Penc) származó hőmérsékleti adatokat használtunk a tojásrakás alatti környezeti hőmérséklet hatásának megállapítására. Az első tojás lerakását megelőző 4, illetve az azt követő 2 nap (7 napos periódus) átlagos napi átlaghőmérsékletével jellemeztük az egyes fészekaljak első három tojásának képzése alatti hőmérsékleti viszonyokat, ugyanis a gyors tüszőnövekedés kistestű énekesmadaraknál az egyes tojások lerakását megelőző 4-5 napra tehető (Walsberg 1983).

A széncinegék tollazati díszeinek vizsgálata egyrészt vedlésük után, 2005 és 2006 őszén, másrészt 2004, 2005 és 2006 tavaszán zajlott. Az őszi fogások során napraforgómaggal megtöltött etetőkhöz helyezett hálókat használtunk. Az elemzésekből kizártuk azt a néhány

egyedet, amelyek kontúr- vagy evezőtollai még nem nőttek ki, a kétszer megfogott egyedeknek pedig csak az első fogásból származó adatait használtuk fel. Tavasszal a madarakat a fiókaetetési időszakban, a fiókák kb. 8 napos korában (az endoterm fázisban) fogtuk meg az odújukban. A madarak gyűrűzése, ivar- és kormeghatározása, valamint tarzusz- és tömegmérése, illetve a tollminták begyűjtése a kék cinegékéhez hasonlóan történt. Az őszi fogások során a tollnövekedési ráta vizsgálatához a bal és jobb oldali második legszélső faroktollakat is begyűjtöttük. 2004-ben és 2005-ben hassáv területet is mértünk, ehhez a madarak hasoldaláról digitális fényképeket készítettünk, rögzített távolságból, kültéri fényviszonyok mellett.

3.3. A tojásminőség kvantifikálása

A tojásokat a begyűjtés napján 4˚C-ra hűtöttük, majd 2-3 napon belül analizáltuk. Hosszukat és szélességüket tolómérővel 0,1 mm pontossággal megmértük, majd térfogatukat kiszámítottuk (Hoyt 1979). A tojássárgáját óvatosan elválasztottuk a fehérjétől, és tömegét elektronikus mérleggel 0,01 g pontossággal megmértük. A tojó karotinoidbefektetését a tojássárgája színével jellemeztük. Mind az összkarotinoid-koncentráció, mind egy adott karotinoidvegyület koncentrációja megbecsülhető a karotinoidtartalmú anyagok objektív színmérésének segítségével (Inouye et al. 2001, Saks et al. 2003), mint amilyen a tojássárgája is (Fletcher 1980, Nys 2000). A tojássárgája színe a piros és a sárga karoinoidok arányát is jelezheti (Fletcher 1980, Nys 2000, Inouye et al. 2001). Mivel a karotinoidok oxigéngyökkötő képessége a maximális abszorpciós hullámhosszuk függvényében nő (ld. Krinsky 1993, Edge et al. 1997), ezért a pirosabb karotinoidok hatékonyabb antioxidációs védelmet nyújthatnak.

A tojássárgájáról digitális fényképet készítettünk egy fehér referencialapocskával együtt, hogy a megvilágítás esetleges különbségeiből adódó varianciát kiküszöbölhessük. A fényképezőgép beállításait és a két fényforrás helyzetét rögzítettük, hogy standard fényviszonyokat biztosítsunk. Ezután Adobe Photoshop program segítségével kiszámítottuk a tojássárgája és a referencia-lapocska területének átlagos piros-zöld-kék (red-green-blue, RGB) értékeit. A módszer ellenőrzése céljából a tojássárgája színét egy releváns hattagú színsorozattal (Faber-Castell) történt vizuális összehasonlítással is megbecsültük.

A referencialapocska értékeiből megbecsült fényingadozásból eredő varianciára úgy korrigáltunk, hogy a referencialapocskáknak az átlagos RGB-értékeiktől való eltérését hozzáadtuk a tojássárgája RGB-értékeihez. Ezután az RGB-értékeket Photoshop segítségével konvertáltuk színárnyalat-színtelítettség-fényesség (hue-saturation-brightness, HSB)

értékekre, amelyek közül a statisztikai elemzésekben csak a színárnyalatot használtuk. Egyrészt azért, mert a fényességről kimutatták, hogy nem függ össze a karotinoidkoncentrációval sárga tollakban (Saks et al. 2003), másrészt a színtelítettség varianciája nagyon kicsi volt (variációs koefficiensek 2003-ban és 2004-ben rendre 1,67% és 0,31%). Továbbá a karotinoidkoncentráció különböző mértékei és a színtelítettség között csak igen gyenge összefüggést mutattak ki tollakban, míg a színárnyalat mind az összkarotinoid-koncentráció, mind a piros és sárga karotinoidok arányának szignifikáns prediktora volt (Inouye et al. 2001). A vizuális becsléssel megállapított színértékeink is szignifikánsan korreláltak a színárnyalattal, míg a színtelítettséggel és a fényességgel nem (H: r_S = -0.57, P < 0,001, S: r_S = 0,09, P = 0,49, B: r_S = -0,12, P = 0,33, összes N = 66). Végül, a korrigált és korrigálatlan értékek maximális különbsége a színárnyalat esetében volt a legkisebb, ami azt jelzi, hogy a három színmérték közül a színárnyalat függ a legkevésbé a fényviszonyoktól. A színárnyalat 360º-os körskálán van meghatározva, de mivel a tojássárgája színárnyalataink 15º-os tartományba estek, ezen belül a skálát lineárisnak tekintettük.

3.4. A tollazati színek és a hassáv mérése

A fejtetőről és a mellkasról begyűjtött tollak reflektanciáját USB-2000 spektrométerrel végeztük, fényforrásként egy Mini-DT deutérium-halogén lámpa szolgált (Ocean Optics Europe). A spektrométerhez és a fényforráshoz egy száloptikás szonda csatlakozott, melynek a végére egy fekete műanyag csövet erősítettünk, hogy állandó mérési távolságot biztosítsunk, valamint hogy kizárjuk a külső fényt. A mérőfejet a mért tollak síkjára merőlegesen tartottuk. A mintavételi terület kb. 3 mm átmérőjű volt. Három-nyolc tollat eredeti helyzetükhöz hasonlóan, tetőcserépszerűen egymásra téve fekete bársonyra helyeztünk, majd felvettük a reflektancia spektrumukat a madáron látható (vagyis a disztális) részükről. A fekete bársony 650 nm fölött önmagában is ver vissza fényt, ezért a görbék lefutása alapján észrevettük és kiküszöböltük, ha a háttérreflektancia befolyásolta a méréseket. Tollmintánként 2-4 spektrumot vettünk fel 0,37 nm-es felbontással, minden mérés előtt megmérve egy standard fehér referenciát (WS-2, Ocean Optics). A spektrális adatokból különböző színjellemzőket számoltunk ki (ld. 3.6), melyeket tollazati régiónként átlagoltunk minden egyednél.

A széncinegék hassávjának lefényképezéséhez először lesimítottuk a tollazatot, majd a madarat egy szivaccsal bélelt dobozba helyeztük, mely megakadályozta a mozgását. A dobozra rögzítettünk egy vonalzót is a mérés kalibrálásához. A képeket a NIH Image programmal elemeztük (letölthető a http://rsb.info.nih.gov/nih-image/ címen). A hassáv

területének kiszámításához a Figuerola és Senar (2000) által kidolgozott módszert használtuk, melyről kimutatták, hogy a hassáv mérésének legnagyobb repetabilitású módja. A hassáv elülső végének azt az inflexiós pontot vettük, ahol a hassáv torokfolttá szélesedik ki. Eme vonal és a hassáv hátsó vége közötti területet mértük le mm^2-es pontossággal. A kétszer egymás után lefényképezett egyedek mérései alapján a hassávmérés repetabilitása (Lessels és Boag 1987) magas volt ($r > 0,96$, $SE < 0,04$, $P < 0,001$ minden vizsgálati időszakra).

3.5. A tollnövekedési ráta mérése

A vedlés alatti fizikai kondíció jellemzésére ptilokronológiát használtunk (Grubb 1995). Ezzel a módszerrel a faroktollak növekedési rátája mérhető a felszínükön látható napi növekedési vonalak szélessége alapján. Mivel a repülőtollak cserélődése rontja a madarak manőverező képességét, direkcionális szelekció hat a gyors tollnövekedésre, mely azonban igen energiaigényes folyamat (Murphy 1996). Ennek következtében a faroktollak növekedési rátája erős pozitív összefüggést mutat a tápláltsági állapottal. (Grubb 1989, 1992). A tollazati jelzések kondíciófüggésének vizsgálatára többen sikeresen alkalmazták a ptilokronológiát (pl. Hill és Montgomerie 1994, Keyser és Hill 1999). Mi a széncinegére adaptált módszert használtuk (Senar et al. 2003): erős, közvetlen megvilágítás mellett tolómérővel megmértük a toll disztális végétől számított első tíz növekedési vonal (sötét és világos csíkok) teljes szélességét 0,1 mm pontossággal. Azonos egyed bal és jobb oldali faroktollait különböző időpontban mértük, és hogy elkerüljük az egyre nagyobb mérésbeli jártasságból eredő torzítást, a bal és a jobb oldalt 8-8 minta lemérése után váltottuk. A tollnövekedési ráta repetabilitása (Lessels és Boag 1987) az egyedek két, különböző időpontban mért adataiból számítva igen magas lett ($r = 0,587$, $SE = 0,059$, $N = 78$, $P < 0,001$). A továbbiakban a két oldal átlagát használtuk tollnövekedési rátaként.

3.6. Statisztikai módszerek

3.6.1. A differenciális allokáció elemzése a kék cinegénél

A statisztikai számításokhoz általános lineáris modelleket használtunk (*general linear models*, *GLM*; Statistica 5.5 és 6.1 programcsomag). A szülői minőség és a tojásba fektetett anyai ráfordítások összefüggésének vizsgálatához 2003-ban 6, 2004-ben pedig 8 olyan fészek állt rendelkezésünkre, ahol mindkét szülőt sikerült megfogni. A szabadsági fokok kis száma

miatt a független változókat lépésenként vittük be a modellekbe (*forward stepwise selection*). E módszer segítségével megkaptuk azokat a változókat, amelyek prediktálják a tojások minőségét, és kizárhattuk azokat, amelyek csak korrelálnak az előbbiekkel. Első lépésként a legerősebb szignifikáns ($P < 0,05$) összefüggést mutató változó került a modellbe, majd egyenként hozzáadtuk az összes többit, hogy kiválasszuk a legnagyobb F értékű, szignifikáns összefüggést mutató változót, és ez a változó került be következőnek a modellbe. A változók kiválogatásának ezen folyamata addig tartott, amíg még volt szignifikáns hatás. Mind az átlagos tojásméret, mind az átlagos tojássárgája szín mint függő változók esetében a fix faktorok az év, a hím és a tojó kora voltak, a folytonos változók pedig a költéskezdés napja (az adott év első kék cinege fészekaljának költéskezdéséhez képest), a tojásszám, a hím és a tojó tarzuszhossza, fizikai kondíciója, mellkasának és fejtetőjének színjellemzői (ld. alább) voltak. A fizikai kondíció hatásának vizsgálatához a testtömeget a tarzuszhosszal együtt vittük be a modellbe. A tojássárgája színének elemzésénél a tojássárgája tömegét (az első három tojás átlaga) is betettük a kezdeti modellbe, hogy kontrolláljunk annak esetleges hatására. A kis mintanagyság miatt interakciókat nem teszteltünk. A költéskezdés napja és a színjellemzők szignifikánsan eltértek az évek között, ezért ezeket az éveken belül standardizáltuk, hogy átlaguk 0 és szórásuk (*SD*) 1 legyen. Minden változón végeztünk normalitás-ellenőrzést.

A kék cinegék tollazati régióinak spektrumaiból színjellemzőket számoltunk. A fejtető színezetét a következő három változóval jellemeztük:

- Átlagos reflektancia (*brightness*), amely a reflektanciaértékek átlaga 320 és 700 nm közt ($R_{320-700}$). Ez a változó adja meg a tollakról visszaverődő fény teljes, a kék cinegék látótartományába eső mennyiségét (Hart et al. 2000).
- UV kontraszt (R_{max}-R_{min}), amely az ultraibolya szín telítettségét jellemzi a 320-700 nm-es tartományban (Keyser és Hill 1999).
- Relatív UV intenzitás (*UV chroma*), amely a visszavert fényintenzitás UV tartományba eső részét adja meg ($R_{320-400}$/ $R_{320-700}$).

Egy negyedik színjellemző, a mások által használt relatív csúcsmagasság ($[R_{max}-R_{min}]/R_{320-700}$, Örnborg et al. 2002, Delhey et al. 2003, Foerster et al. 2003) figyelembe vétele nem változtatta meg az eredményeket. A színárnyalatot (*hue*, λ_{max}) szintén kiszámítottuk, de gyakorlatilag nem különbözött sem az ivarok, sem az egyedek között a mintánkban, ezért nem használtuk az elemzésekben. Az UV kontraszt mind az átlagos reflektanciával (Pearson-féle korrelációs koefficiensek az éveken belül standardizált változókra: $r = 0,41$, $P = 0,15$ hímekre, $r = 0,64$, $P < 0,05$ tojókra), mind a relatív UV intenzitással tendenciát mutatott az

összefüggésre (r = 0,48, P = 0,05 hímekre, r = 0,5, P < 0,05 tojókra), de a két utóbbi csak a tojóknál függött össze (r = -0,3, P = 0,24, összes N = 17 hímekre, r = -0,9, P < 0,01, összes N = 16 tojókra).

- A kék cinegék mellkasi tollazatának spektrumaiból a relatív sárga intenzitást (*yellow chroma*; $(R_{700}-R_{450})/R_{700}$). Értéke közvetlenül mutatja a karotinoidok mennyiségét, mivel ezek legerősebben 450 nm-nél nyelik el a fényt (Johnsen et al. 2003).

3.6.2. A széncinege tollazati jelzéseinek elemzése

A széncinegék spektrumainak esetében, mivel a különböző színű régiók közös információtartalmára is kíváncsiak voltunk, főkomponens analízist (principal component analysis, PCA) alkalmaztunk. Ez a módszer lehetővé teszi az eltérő színekből mért spektrumok alakjában mutatkozó különbségek számszerűsítését, amely a hagyományos színjellemzőkkel nem mindig lehetséges (Cuthill et al. 1999). A főkomponens analízissel a fekete és a sárga tollazat spektrumaiban lévő információt néhány főkomponens tengelybe sűrítettük (Cuthill et al. 1999), amelyek irányultságára jellemző, hogy a megmagyarázott varainciahányadot maximalizálják. Ezzel a módszerrel egyúttal kiküszöbölhető a hagyományos színjellemzők közötti korreláció problémája is, mert a főkomponens tengelyek egymásra merőlegesek, valamint könnyebben értelmezhetővé válnak a többcsúcsú spektrumok, mint amilyen a sárga színé is (Bleiweiss 2004). Először egy-egy tollazati régión belül átlagoltuk egy-egy egyed spektrumait, majd a kapott spektrumokon belül 10 nm-es tartományonként átlagoltuk az intenzitásokat 320-tól 700 nm-ig. A kapott 38 értéket vittük a főkomponens analízisbe. A főkomponenseket a korrelációs mátrix alapján szamítottuk ki, nem alkalmaztunk tengelyforgatást (unrotated opció), és az 1-nél nagyobb sajátértékű tengelyeket fogadtuk el érvényesnek (Kaiser kritérium).

A fejtetői és a mellkasi tollazat kondíciófüggésének külön-külön történő vizsgálatához 2005. október 8-án és november 5-én összesen 89 egyedet fogtunk meg, de az elemzésekben különböző mintaszámok fordulnak elő hiányzó adatok miatt. Külön főkomponens analíziseket végeztünk a sárga és a fekete tollakra, de a hímeket és tojókat együtt elemeztük, mert az ivarok közötti színezetbeli különbségekre is kíváncsiak voltunk. Külön főkomponens analíziseket végeztünk a tavaszi és az őszi mintákon is, mert a kopás miatt jelentős szezonális színezetbeli változást feltételeztünk (Örnborg et al. 2002, Figuerola és Senar 2005, Delhey et al. 2006). A vedlés alatti fizikai kondíció tollazati díszekre kifejtett hatásának vizsgálatához az általános lineáris modellek függő változója vagy a hassáv mérete vagy egy színezeti

főkomponens volt. Fix faktorként a következőket vittük be a modellekbe: mintavétel időpontja (első vagy második alkalom), ivar és bináris kor. A kovariánsok pedig a következők voltak: tarzuszhossz (az ivarra standardizálva), testtömeg (az ivarra és az időpontra standardizálva) és tollnövekedési ráta. A tömeget és a tarzsuszhosszt azért standardizáltuk (átlag = 0 és SD = 1), hogy elkerüljük a diszkrét és a folytonos változók közötti zavaró kovarianciát (Norman és Streiner 2000). A kétszeres és háromszoros interakciókat is figyelembe vettük, kivéve a két vagy három folytonos változó közötti interakciókat, amelyek nehezen értelmezhetők.

Az asszortatív párbaállás vizsgálata a 2004. és 2005. évi tavaszi adatokból történt, a mintázott párok száma rendre 39 és 18 volt. Először a tavaszi spektrális főkomponensek átlagának és varianciájának évek közötti eltérését néztük meg (Student-féle t-próbával és F-próbával), külön a két ivarra. A különbséget mutató változókat az éveken belül standardizáltuk (átlag = 0 és SD = 1). Ezután összesítettük a két év adatait, majd megvizsgáltuk a párok négy színezeti főkomponensének (ld. 4.3) és hassávméretének Pearson-féle korrelációját. Az egyenesek meredeksége közötti különbségeket nem vizsgáltuk amiatt, hogy 2005-ből viszonylag kevés adatpontunk volt.

3.6.3. A széncinege tollazati színezetének közös főkomponens analízise

A fekete fejtetői és a sárga mellkasi tollazat közös információtartalmának vizsgálatához a két régióból származó spektrumok 38-38 eredeti adatpontját együtt vittük be a főkomponens analízisbe. Az átlagos reflektancia erősen változik a tollazat kopásával, és minden tollazati spektrum varianciájának legnagyobb részét ennek az átlagos reflektanciának a varianciája adja (Cuthill et al. 1999, Mennill et al. 2003). Mintánkban az eredeti spektrumok első két közös főkomponense is kizárólag az átlagos reflektanciabeli különbségeket írta le, és ez a két tengely magyarázta a variancia több mint 90%-át (ld. 4.9). Hogy a spektrumok alakbeli különbségeire hegyezzük ki az elemzéseket, minden spektrumot standardizáltunk a saját átlagos reflektanciájára úgy, hogy minden spektrális értéket elosztottunk az adott spektrum átlagos reflektanciájával, majd ezeken az adatokon is futtattunk főkomponens analízist (ld. pl. Stein és Uy 2006). Ha 20 nm-es tartományonként átlagoltuk a spektrumokat, azaz 76 helyett 38 értéket vittünk be az analízisbe, akkor is szinte mennyiségileg azonos eredményeket kaptunk, ezért megállapíthattuk, hogy a bemeneti változók nagy száma nem torzította el a következtetéseinket. Annak ellenőrzésére, hogy a közös PCA-ban kapott

tengelyek nem csak statisztikai műtermékek, a közös főkomponens értékeket korreláltattuk a régiókra külön kiszámolt hagyományos spektrális változókkal.

A különböző tollazati régiók közös információtartalmának vizsgálatához a 2005-ös és 2006-os őszi (192 egyed), valamint a 2004-es, 2005-ös és 2006-os tavaszi adatokat (126 egyed) használtuk fel, szintén külön elemezve a tavaszi és az őszi mintákat. A tollnövekedési rátát néhány madáron nem lehetett megmérni roncsolt, hiányzó vagy vedlés alatt álló faroktollaik miatt. Az őszi adatokból számolt általános lineáris modellek függő változója egy-egy főkomponens volt, fix faktorként az évet, az ivart és a kort, kovariánsként pedig a mérés időpontját, a tarzuszhosszt és a tollnövekedési rátát vittük be. Minden kétszeres és háromszoros interakciót is megvizsgáltunk, kivéve két vagy három kovariáns interakcióit. A tavaszi adatokat a párbaállási mintázat elemzésére használtuk. Először a hímek és a tojók főkomponens értékeinek évek és korok közötti eltérését vizsgáltuk meg kétutas általános lineáris modellekkel, az év és a kor interakcióját is figyelembe véve, majd szükség esetén standardizáltuk ezekre a főkomponens értékeket. Ezután a szociális párok standardizált főkomponens értékei közötti Pearson-féle korrelációkat számoltuk ki. A széncinegék adataiból számolt általános lineáris modellek mindegyikénél a teljes modellből egyenként kivettük a nem szignifikáns változókat (*backward stepwise selection*), hogy elkerüljük a túl sok paraméter miatti szignifikanciahiányt (pl. Peters 2000), majd a végső modellhez egyenként hozzáadtuk őket. A változók kiválogatása minden esetben azonos végső modellt eredményezett.

Az átlagokat az átlag szórásával (SE) közlöm. A statisztikák kétoldalúak, a szignifikancia küszöbértékét $P = 0{,}05$-nek vettük.

4. EREDMÉNYEK

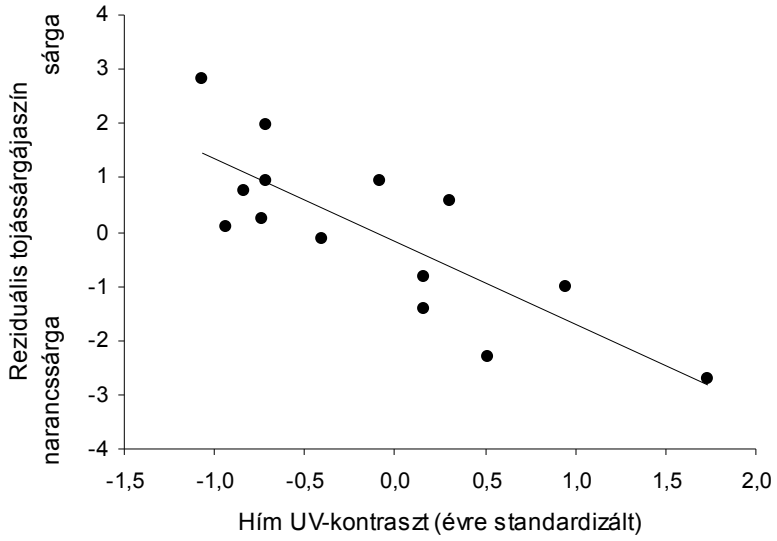
4.1. Anyai befektetés a tojásba a kék cinegénél

4.1.1. Allokáció a tojássárgája karotinoidtartalmába

A kék cinegéknél a tojássárgája színárnyalata szignifikáns negatív összefüggést mutatott a hím tollazati színével (a fejtetői UV kontraszttal) és a költéskezdés időpontjával, illetve pozitívan függött össze a tojássárgája tömegével (1. táblázat). Mivel a színárnyalat értékei a sárgától a piros felé haladva csökkennek, ezek az összefüggések azt jelzik, hogy

magasabb karotinoidkoncentrációjú tojásokat raktak azok a tojók, amelyek telítettebb kék/UV színű tollazattal rendelkező hímekkel álltak párba (1. ábra), és amelyek a szezonon belül később kezdtek tojást rakni, illetve hogy alacsonyabb karotinoidkoncentrációjúak voltak a nagyobb tojássárgáják (ezek a tojássárgája színvarianciájának rendre 13, 8 és 4%-át magyarázták). Megvizsgáltuk, hogy a hím tollazati színével való összefüggést a hím színezet és a tojó fenotípusa közötti korreláció okozza-e. Az UV kontraszt alapján találtunk tendenciát asszortatív párbaállásra (a két ivar standardizált UV kontraszt értékei közötti Pearson-féle korrelációs koefficiens $r = 0{,}43$, $P = 0{,}12$, $N = 14$). Azonban a hím UV kontraszt hatása akkor is szignifikáns maradt, ha a tojó UV kontrasztját is bevittük a végső modellbe, ($F_{1,8} = 22{,}64$, $P < 0{,}01$). A tojó minőségének egyéb lehetséges jellemzői közül, ideértve a költéskezdés időpontját és a fészekaljméretet is, csak a tarzuszhossz mutatott összefüggést a hím UV kontrasztjával ($r = -0{,}57$, $P < 0{,}05$, $N = 14$), és a hím UV kontraszt hatása szignifikáns maradt, ha a tojó tarzuszhosszát is bevittük a végső modellbe ($F_{1,8} = 17{,}97$, $P < 0{,}01$).

Megvizsgáltuk, hogy a tojássárgája színe és a költéskezdés időpontja közötti összefüggést a környezeti hőmérséklet háttérhatása okozza-e. A tojásképzés alatti hőmérséklet hozzáadása a kezdeti modellhez nem mutatott szignifikáns hatást ($F_{1,9} = 0{,}002$, $P = 0{,}96$).



1. ábra. A kék cinege tojássárgája színe (a fészekalj első három tojásának átlaga) az évre, a költéskezdés időpontjára és az átlagos tojássárgája tömegre kontrollálva, a hím fejtető UV kontrasztjának függvényében. A sárgája színe 360º-os skálán szerepel, amelyen az alacsonyabb értékek vörösesebb árnyalatot jelentenek. Parciális $R^2 = 0{,}75$, $P < 0{,}001$, $N = 14$.

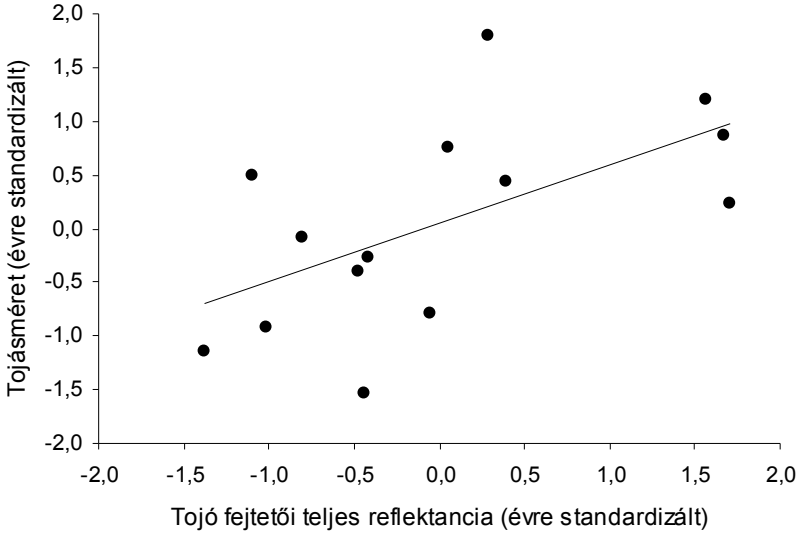
1. táblázat. Az átlagos tojássárgájaszínre és tojásméretre vonatkozó általános lineáris modellek lépésenkénti változóbevitellel. Az év és a szülők kora fix faktorok, a költéskezdés időpontja, valamint a szülők morfológiai és spektrális változói folytonos változók. Az egyenletben nem szereplő változókat egyenként adtuk a végső modellhez. Fészekaljanként az első három tojás átlagát vettük. A költéskezdés időpontja és a spektrális változókat az éveken belül standardizáltuk. A végső modell illesztett korrelációs koefficiensei a tojássárgájaszínre és a tojásméretre rendre 0,94 ($P < 0,001$) és 0,47 ($P < 0,05$) voltak. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

	Tojássárgájaszín			Tojásméret		
	df	F	Beta (SE)	df	F	Beta (SE)
Év	1, 9	177,33***	0,97 (0,07)	1, 11	6,39*	-0,51 (0,20)
Költéskezdés időpontja	1, 9	16,80**	-0,31 (0,08)	1, 10	0,04	0,05 (0,24)
Tojássárgája tömege	1, 9	8,60*	0,22 (0,07)			
Tojásszám	1, 8	0,20	-0,05 (0,11)	1, 10	0,05	0,05 (0,22)
Tojó						
Kor	1, 8	0,49	-0,06 (0,09)	1, 10	0,0004	0,005 (0,24)
Tarzuszhossz	1, 8	0,04	-0,02 (0,11)	1, 10	0,03	-0,04 (0,25)
Fizikai kondíció	1, 7	0,30	0,05 (0,09)	1, 9	0,11	0,08 (0,24)
Relatív sárga intenzitás	1, 8	0,11	-0,04 (0,11)	1, 10	0,29	-0,12 (0,22)
Fejtetői átlagos reflektancia	1, 8	0,16	0,04 (0,11)	1, 11	6,65*	0,52 (0,20)
UV kontraszt	1, 8	0,16	0,05 (0,12)	1, 10	0,59	0,21 (0,27)
Relatív UV intenzitás	1, 8	0,001	-0,004 (0,10)	1, 10	0,93	0,45 (0,47)
Hím						
Kor	1, 8	1,02	-0,17 (0,17)	1, 10	1,81	-0,55 (0,41)
Tarzuszhossz	1, 8	0,19	0,03 (0,08)	1, 10	0,01	0,02 (0,22)
Fizikai kondíció	1, 7	0,56	-0,10 (0,14)	1, 9	0,005	0,02 (0,30)
Relatív sárga intenzitás	1, 8	0,21	0,04 (0,08)	1, 10	2,25	-0,29 (0,19)
Fejtetői átlagos reflektancia	1, 8	0,64	-0,07 (0,09)	1, 10	0,36	0,14 (0,23)
UV kontraszt	1, 9	26,28***	-0,39 (0,08)	1, 10	0,02	-0,03 (0,23)
Relatív UV intenzitás	1, 8	0,94	0,10 (0,11)	1, 10	0,04	-0,05 (0,22)

4.1.2. Allokáció a tojásméretbe

A tojásméret pozitív összefüggést mutatott a tojó fejtetői átlagos reflektanciájával, varianciájának 27%-át magyarázta (1. táblázat, 2. ábra). A tojássárgája színével ellentétben a hím bélyegek nem prediktálták a tojásméretet. A tojó fejtetői reflektanciája nem függött össze sem más tojó tulajdonságokkal (minden $P > 0,16$ a tarzuszhossz, a fizikai kondíció, a standardizált relatív sárga intenzitás esetében), sem a tojásszámmal ($r = -0,27$, $P = 0,31$), de a

tojók fejtetői reflektanciája és a költéskezdés ideje között negatív tendenciát találtunk (r = -0,48, P = 0,06, összes N = 16).



2. ábra. A kék cinege tojásmérete (a fészekalj első három tojásának átlaga) a tojó fejtetőjének átlagos reflektanciája függvényében. Parciális R^2 = 0,38, P < 0,05, N = 14.

Várakozásainkkal ellentétben sem a tojó morfológiai bélyegei, sem a mellkasi tollazat színe nem függött össze a tojásminőségbe való befektetéssel. Azonban mind a tojásméret, mind a tojássárgája színe különbözött a két vizsgált évben: 2004-ben a tojások nagyobbak voltak és a sárgájuk pirosasabb volt, mint 2003-ban (1. táblázat).

4.2. A széncinege tollazati jelzései

4.2.1. Spektrális főkomponensek

Az ősszel mintázott egyedek mellkasának és fejtetőjének nyers spektrumait mutatja a 3. ábra, a belőlük számolt első és második főkomponensek súlyait pedig a 4. ábra. Mind a sárga, mind a fekete tollaknál az első főkomponens (PC1) az átlagos reflektanciát jelentette (a sárgánál a fehérséget, a feketénél a szürkeséget). A második sárga főkomponens (PC2) nagyon erős összefüggést mutatott a relatív sárga intenzitással (ld. 3.6; r = 0,949, P < 0,001),

ezért relatív sárga intenzitásként vagy sárgaságként értelmeztük. A fekete PC2 pedig erős negatív összefüggést mutatott a kék cinegénél használt relatív UV intenzitással (ld. 3.6; r = -0,776, $P < 0,001$), ezért a fekete PC2 növekedése a relatív UV reflektancia csökkenését jelentette. A tavaszi főkomponensekből számított súlyok nagyon erősen összefüggtek az őszi megfelelőikkel ($0,885 < r < 0,981$, összes $P < 0,001$), ami azt jelenti, hogy nagyon hasonló információt tartalmaztak, és hogy a tollkopás nem befolyásolta az eredményeinket.

4.2.2. A tollazati díszek kölcsönös összefüggése

Először megvizsgáltuk az öt tollazati változó (sárga és fekete PC1 és PC2, valamint a hassáv mérete) közötti páros korrelációkat, hogy kiderüljön, egymástól független jelzéseknek tekinthetők-e. A fekete PC1 és PC2, valamint a sárga PC1 és PC2 definíciószerűen merőlegesek egymásra, tehát függetlenek egymástól. A jellegek közötti egyéb páros korrelációk nem voltak szignifikánsak (összes $r < 0,118$, összes $P > 0,271$), kivéve a hassávméret és a fekete PC2 közötti összefüggést (r = -0,647, N = 86, $P < 0,001$). Ezt a korrelációt a mindkét tulajdonságban megtalálható ivarok közötti eltérés okozta, mivel az ivarra standardizált adatok nem korreláltak (r = 0,030, N = 86, P = 0,783). A továbbiakban tehát függetlennek tekinthetjük az öt tollazati változót.

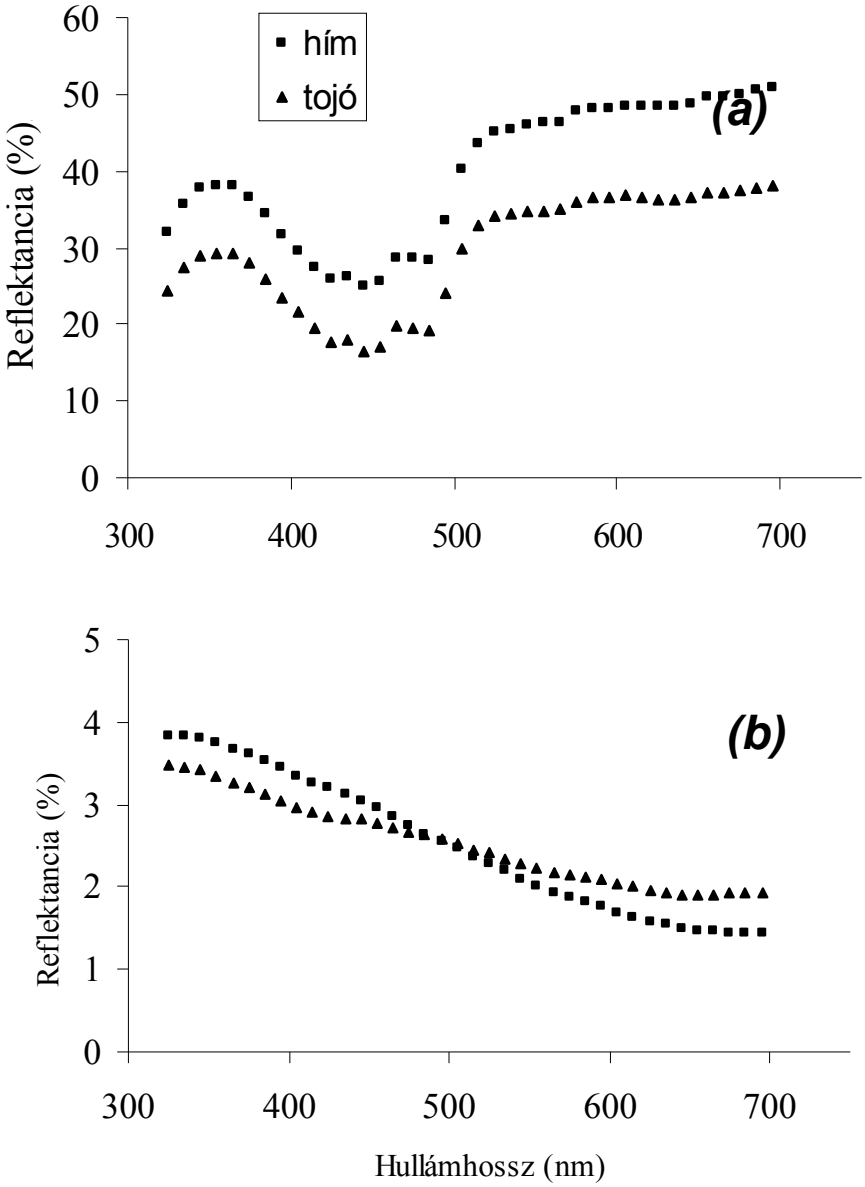
4.2.3. A hassávméret

A tollazati jelzések információtartalmára vonatkozó eredményeket a 2. táblázat foglalja össze. Az átlagos hassávméret novemberben nagyobb volt, mint októberben, valamint a hímeké nagyobb volt, mint a tojóké, illetve az idősebb madaraké nagyobb volt, mint az egyéveseké. A tollnövekedési rátával azonban nem találtunk összefüggést. A hassávméreten alapuló asszortatív párbaállásra nem szignifikánsan pozitív mintázatot kaptunk (r = 0,218, P = 0,125, N = 51).

4.2.4. A sárga mellkasi reflektancia

A sárga PC1 pozitív összefüggést mutatott a tarzuszhosszal, a testtömeggel pedig időpont- és ivarfüggő kapcsolatban állt, de nem függött a tollnövekedési rátától. A sárga PC2 sem függött a tollnövekedési rátától, a testtömeggel azonban negatívan korrelált, és a korral, valamint a tarzuszhosszal való kapcsolata időpontfüggő volt. A párbaállás mintázata nem

szignifikánsan pozitív asszortatív kapcsolatot mutatott a sárga PC1 esetében (r = 0,221, P = 0,115, N = 52), a PC2 esetében viszont nem volt összefüggés (r = 0,043, P = 0,760, N = 52).

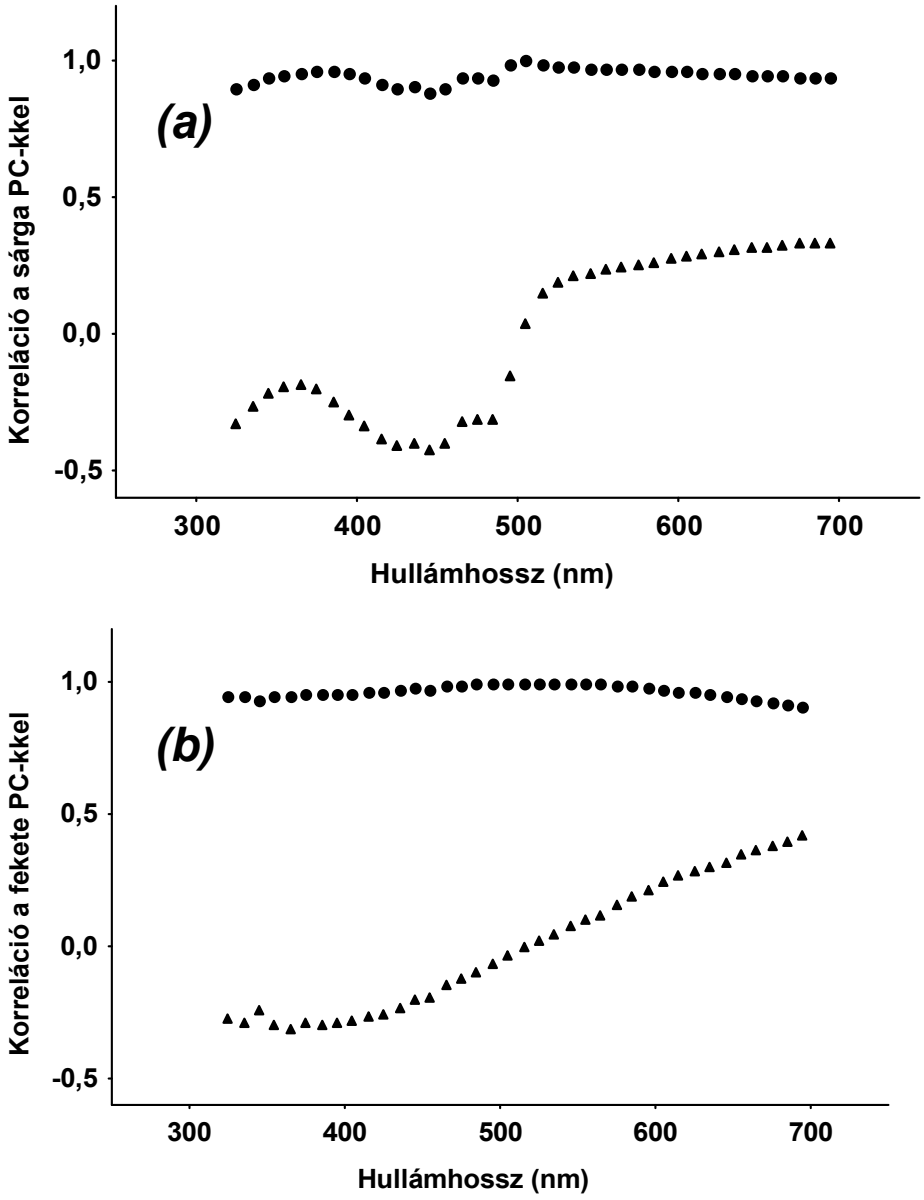


3. ábra. A 2005 őszén mintázott széncinege hímek (N = 50) és tojók (N = 39) sárga mellkasi (a) és fekete fejtetői (b) reflektanciájának átlaga 10 nm-es hullámhossz-sávokban.

4.2.5. A fekete fejtető reflektanciája

A fekete PC1 szignifikáns negatív összefüggést mutatott a tollnövekedési rátával, de az utóbbinak a mintavétel időpontjával való interakciója alapján csak novemberben volt szignifikáns az összefüggés ($F_{1,24}$ = 5,796, P = 0,024), októberben még nem ($F_{1,52}$ = 0,349, P = 0,557). A fekete PC2 sokkal kisebb volt hímeknél, mint tojóknál (5.a ábra), ez a különbség

kicsit kisebb volt novemberben, mint októberben (október: $F_{1,51} = 75{,}637$, november: $F_{1,24} = 25{,}644$; mindkét $P < 0{,}001$). A fekete PC2 erős negatív összefüggést mutatott a tollnövekedési rátával becsült vedlés alatti fizikai kondícióval (5.b ábra). A tollnövekedési ráta a mintavétel időpontjával és az ivarral gyenge háromszoros interakciót is mutatott, de a két ivaron külön végzett elemzésekben a tollnövekedési ráta és az időpont nem adott szignifikáns interakciót (ezek az eredmények itt nem kerülnek bemutatásra). A párbaállás mintázata nem szignifikánsan pozitív asszortatív kapcsolatot mutatott a fekete PC1 esetében ($r = 0{,}253$, $P = 0{,}116$, $N = 40$), és szignifikánsan pozitívat a fekete PC2 esetében ($r = 0{,}320$, $P = 0{,}044$, $N = 40$, 6. ábra).



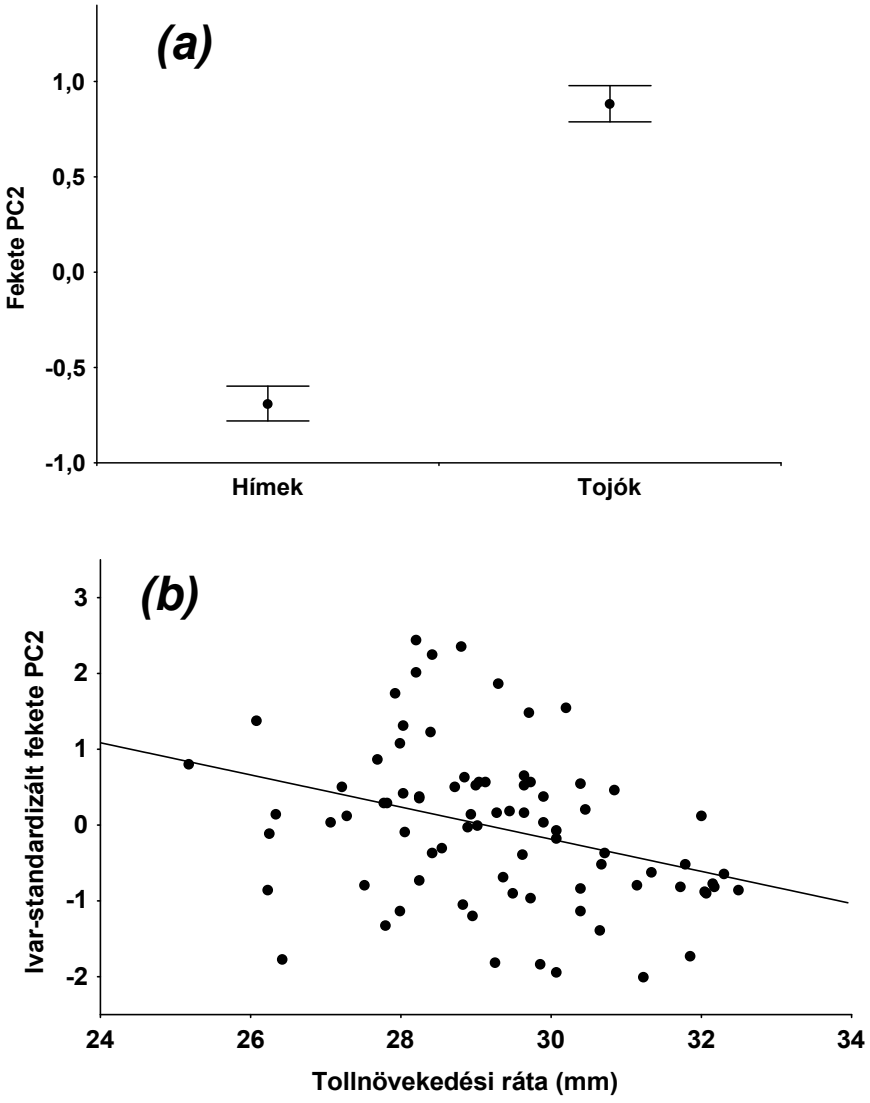
4. ábra. A sárga mellkasi (a) és a fekete fejtetői (b) tollak első és második főkomponensének korrelációja a 10 nm-es hullámhossz sávokban mért egyedi reflektanciákkal. Kör: PC1, háromszög: PC2.

2. táblázat. A széncinege vedlés utáni tollazati díszeit leíró változók a mintavétel időpontja (2005. október vagy november), az ivar, a bináris kor, az ivarra standardizált tarzuszhossz, az időpontra és az ivarra standardizált testtömeg és a tollnövekedési ráta (TNR) függvényében. Általános lineáris modellek lépésenkénti változókihagyással, részletek a Módszerekben (3.6.2 és 3.6.3). Csak a végső modellekben szereplő tételek vannak feltüntetve. A zárójelben lévő jelek a szignifikáns összefüggések irányát jelölik. —: nem szerepel a végső modellben; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$; ***: $P < 0,001$.

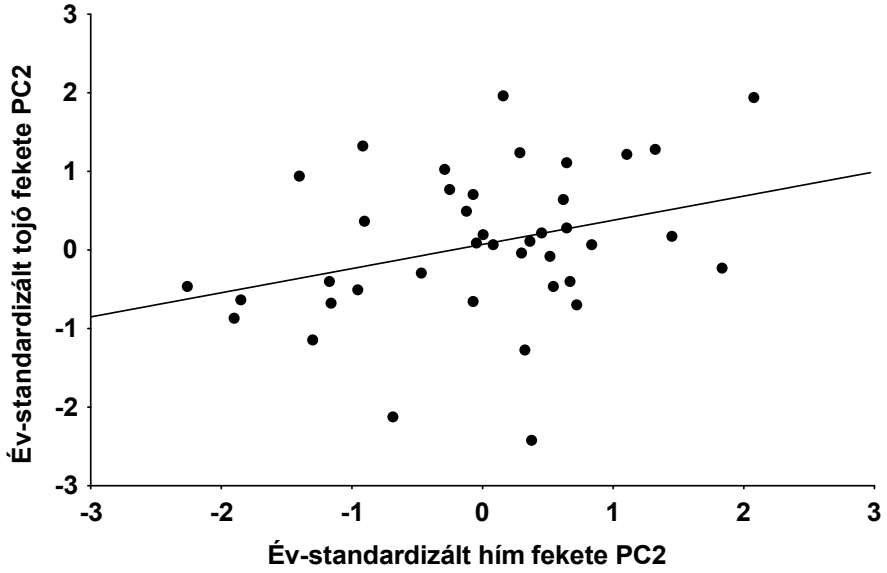
	Hassávméret			Mellkasi sárga PC1			Mellkasi sárga PC2			Fejtetői fekete PC1			Fejtetői fekete PC2		
	F	df1	df2	F	df1	df2	F	df1	df2	F	df1	df2	F	df1	df2
Időpont	22.658***	1	73	6.699*	1	74	2.430	1	73	3.749	1	76	0.179	1	74
Ivar	111.206***	1	73	1.293	1	74	—			—			73.761***	1	74
Kor	3.974*	1	73	—			0.393	1	73	—			—		
Tarzuszhossz	—			7.389** (+)	1	74	0.003	1	73	—			—		
Tömeg	—			5.538* (-)	1	74	6.175* (-)	1	73	—			—		
TNR	—			—			—			6.441* (-)	1	76	11.729** (-)	1	74
Időpont x Ivar	—			—			—			—			4.447*	1	74
Időpont x Kor	—			—			7.153**	1	73	—			—		
Időpont x Tarzuszhossz	—			—			10.365**	1	73	—			—		
Időpont x TNR	—			—			—			3.970*	1	76	—		
Időpont x Ivar x Tömeg	—			4.018*	1	74	—			—			—		
Időpont x Ivar x TNR	—			—			—			—			4.526*	1	74

4.2.6. Az összesített párbaállási mintázat

Megvizsgáltuk az asszortatív párbaállási mintázatot azzal a négy tollazati dísszel összefüggésben, amelyek legalább egy szempontból tükrözték az egyedi minőséget (hassávméret: kor, sárga PC1: testméret, fekete PC1 és PC2: tollnövekedési ráta). A Fisher-féle kombinált valószínűség-próba (Sokal és Rohlf 1981) szignifikáns összefüggést mutatott (χ^2 = 19,040, df = 8, P = 0,015), amelyből e négy tollazati díszen alapuló asszortatív párbaállási mintázatra következtethetünk.



5. ábra. A széncinegék vedlés utáni fekete fejtetői tollainak második főkomponense az ivar (a) és a tollnövekedési ráta (b) függvényében. A hibasávok az átlag ± standard hibát jelölik.



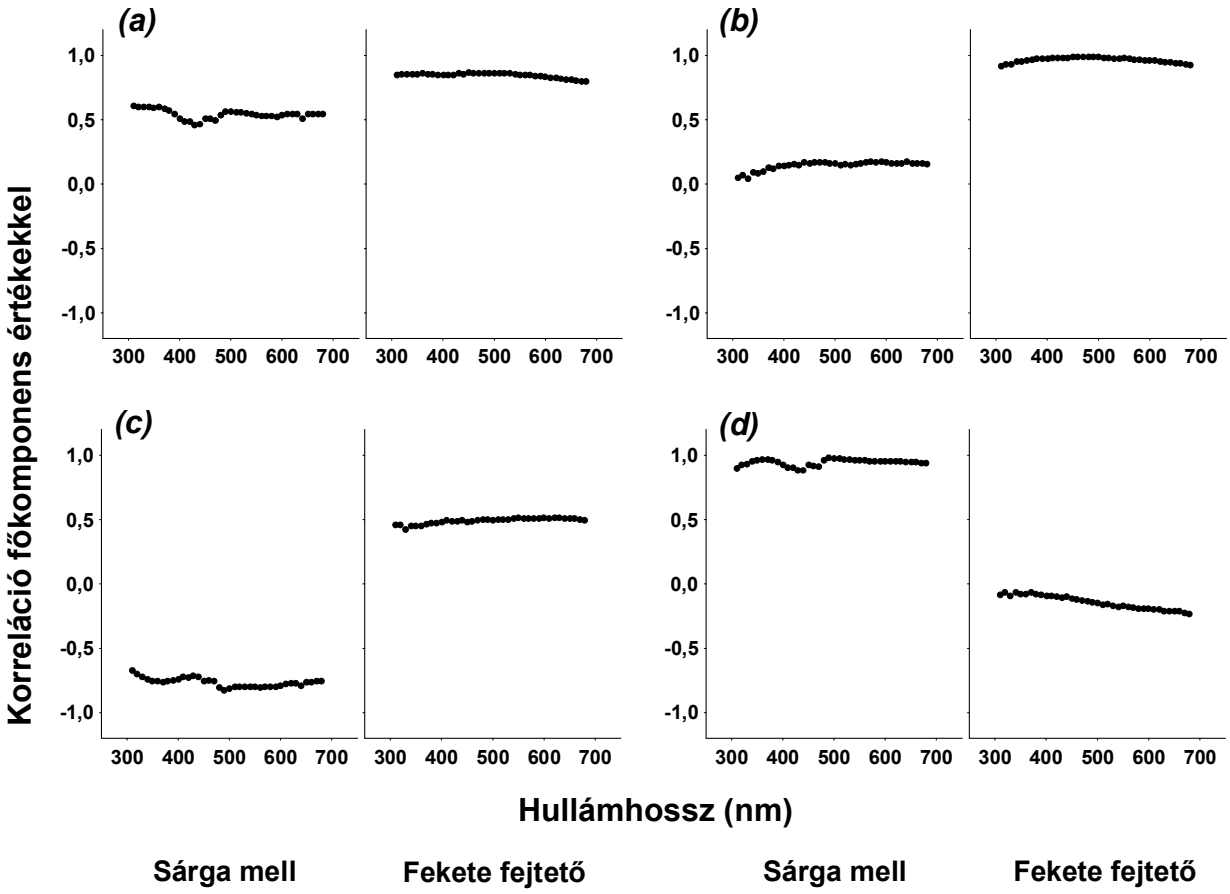
6. ábra. Asszortatív párabaállás széncinegéknél a fekete fejtetői PC2 alapján.

4.3. A széncinege tollazati színeinek közös információtartalma

4.3.1. A tollazati színvariancia közös tengelyei

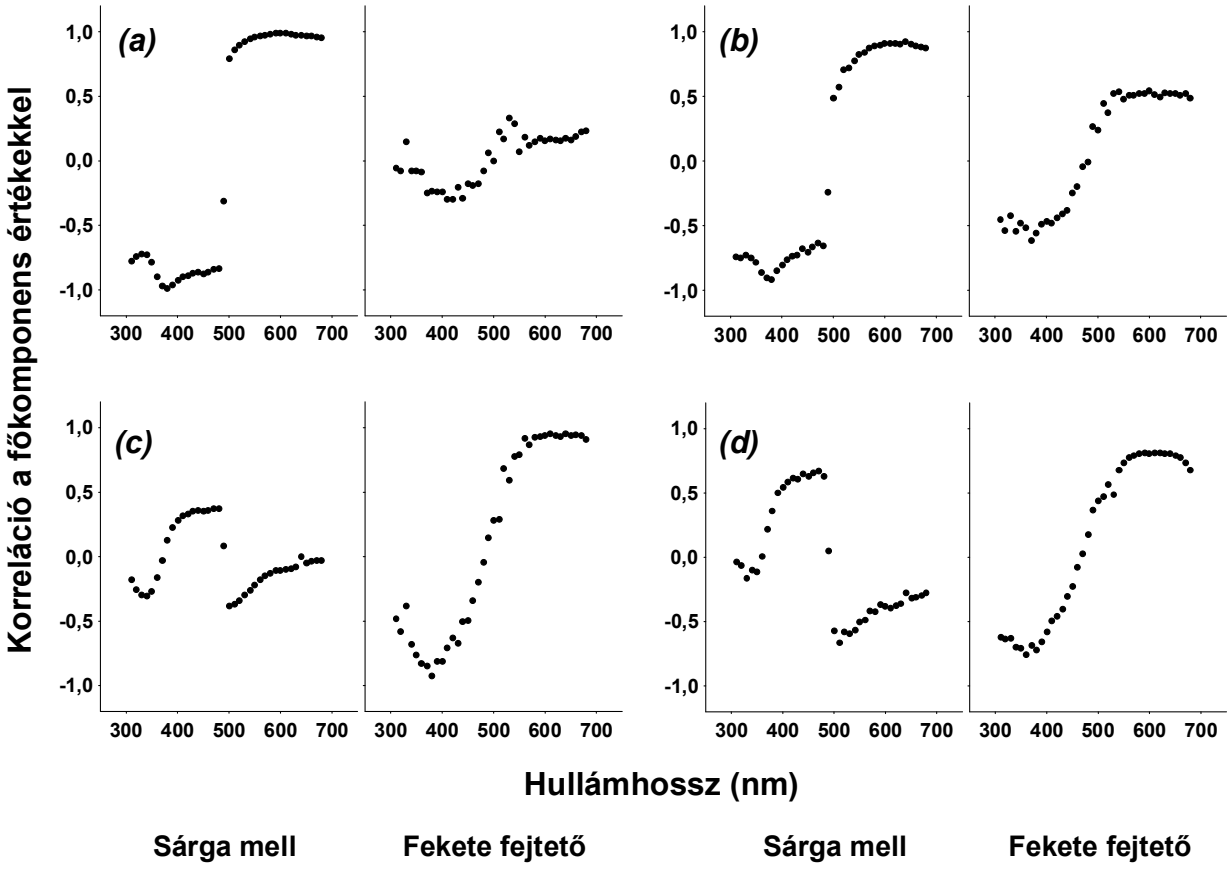
A széncinegék mellkasi és fejtetői tollazatának spektrumaiból számolt közös főkomponensek és a megfelelő tollazati régió külön PC1 értékei szignifikánsan korreláltak ($abs(r) > 0{,}502$, $P < 0{,}001$ mindkét évszakban). A nyers spektrumokból számított közös főkomponens tengelyek az átlagos reflektanciában megmutatkozó varianciát adták vissza. A tengelyek azonban erősen különböztek tavasszal és ősszel (7. ábra). Az őszi első főkomponens a variancia 50,5%-át írta le, és mind a mellkasi, mind a fejtetői tollazat reflektanciájával pozitívan korrelált. Az őszi második főkomponens viszont, amely a variancia további 41,3%-át magyarázta, a mellkas reflektanciájával negatívan, a fejtetőével pozitívan korrelált. A tavaszi főkomponensek (a variancia 47,7 és 45,7%-a) pedig csak az egyik tollazati régióval korreláltak. Ez azt jelenti, hogy a két tollazati régió azonos irányú reflektancia-varianciája a vedlés után tavaszra eltűnt. Ezért nem ezeket az átlagos reflektanciát kifejező főkomponenseket elemeztük a kondíciófüggés és a párbaállási mintázat szempontjából, hanem új főkomponens analízist végeztünk az átlagos reflektanciára standardizált spektrumokon (ld. 3.6.3), hogy megállapítsuk, vajon a mellkasi és a fejtetői tollazat spektrumainak alakja az évszakok között konzisztens párhuzamos varianciát mutat-e.

Az átlagos reflektanciára standardizált spektrumokból számított első két főkomponens megmagyarázta a színvariancia nagy részét mindkét évszakban (ősszel: PC1 42,1%, PC2 30,3%; tavasszal PC1 42,0%, PC2 30,4%). A főkomponens értékek és az egyedi 10 nm-es spektrális értékek közötti korrelációk a 8. ábrán láthatók. A két régióra összesített színezetbeli egyedi különbségek fő tengelyei az évszakok között konzisztenciát mutattak (az őszi és a tavaszi spektrális főkomponens súlyok közötti korreláció: PC1-re $r_{76} = 0{,}931$, $P < 0{,}001$; PC2-re $r_{76} = 0{,}922$, $P < 0{,}001$). A PC1 mindkét évszakban a magas és az alacsony hullámhosszak arányát tükrözte mind a fekete fejtető, mind a sárga mellkas esetében. Azonban a fejtetői reflektancia hozzájárulása ehhez a főkomponenshez őszről tavaszra erőteljesen megnőtt. A PC2 nagyon hasonló volt a tavasszal és az ősszel mintázott madaraknál. A fekete fejtető esetében ez a főkomponens erős negatív összefüggést mutatott a relatív UV intenzitással (ősszel $r_{192} = -0{,}731$, $P < 0{,}001$; tavasszal $r_{126} = -0{,}747$, $P < 0{,}001$). A sárga mellkasi tollazat esetében pedig a főkomponens értékek és az egyedi spektrális értékek korrelációjának görbéje a karotinoidok reflektanciagörbéjének inverzére hasonlított, azaz ez a főkomponens a sárga szín telítettségének inverzét tükrözte (korrelációs koefficiensek a relatív sárga intenzitással: ősszel $r_{192} = -0{,}285$, $P < 0{,}001$; tavasszal $r_{126} = -0{,}561$, $P< 0{,}001$). A tollazati régiók közös elemzésének érvényességét megerősítette, hogy későbbi évek spektrális adataiból számolt közös főkomponensek is konzisztensen hasonló irányú tengelyeket eredményeztek (ezeket az eredményeket itt nem közlöm).



7. ábra. Széncinegék két tollazati régiójának nyers reflektancia spektrumaiból számított közös főkomponens analízisek: a PC értékek és a különböző régiók 10 nm-es hullámhossz sávokban mért reflektanciájának összefüggése ősszel és tavasszal. (a) őszi PC1; (b) tavaszi PC1; (c) őszi PC2; (d) tavaszi PC2.

A harmadik és a negyedik közös főkomponens szintén hasonlított az őszi és a tavaszi tollazat esetében (a főkomponens súlyok korrelációs koefficiensei rendre r_{76} = 0,835 és 0,828). Ezekhez a főkomponensekhez azonban csak az egyik tollazati régió spektrális varianciája járult hozzá erősen. A PC3 a fekete fejtetői tollazat zöldes árnyalatát jellemezte, míg a PC4 a mellkasi tollazat relatív sárga intenzitásának egy olyan komponensét fejezte ki, amely nem függött össze a fekete fejtető reflektanciájával (ezek a részleteket nem kerülnek bemutatásra). Ezért a továbbiakban az első két közös főkomponens proximális meghatározottságával és a párbaállásban játszott lehetséges szerepükkel foglalkoztunk, mivel ezek adták a fekete és a sárga tollazati spektrumok alakjának közös tengelyeit.



8. ábra. Széncinegék két tollazati régiójának az átlagos reflektanciára standardizált spektrumaiból számított közös főkomponens analízisek: a PC értékek és a különböző régiók 10 nm-es hullámhossz sávokban mért reflektanciájának összefüggése ősszel és tavasszal. (a) őszi PC1; (b) tavaszi PC1; (c) őszi PC2; (d) tavaszi PC2.

4.3.2. A közös információtartalom

Ősszel, a vedlés után mintázott madaraknál a színt leíró első közös főkomponens gyenge összefüggést mutatott az évvel, a korral és a mérés időpontjával, valamint az év, az ivar, a kor, a tarzuszhossz és tollnövekedési ráta közötti különböző interakciókkal (3. táblázat). Azonban a post-hoc elemzések eredményei szerint kategóriánkénti bontásban nem találtunk szignifikáns hatásokat, kivéve az adult hímeknél egy gyenge pozitív összefüggést a közös PC1 és a tollnövekedési ráta között (P = 0,048, a többi eredményt nem közlöm). A második közös főkomponens viszont erős összefüggést mutatott az évvel, az ivarral és a tollnövekedési rátával (3. táblázat). A mérés időpontja, a testméret és a kor hatása nem volt szignifikáns. A hímek közös PC2 értékei alacsonyabbak voltak a tojókéinál (9.a ábra), és a PC2 erős negatív összefüggést mutatott a tollnövekedési rátával (9.b ábra). Az év, az ivar és a tollnövekedési ráta között gyenge háromszoros interakció mutatkozott (P = 0,049), de egyik

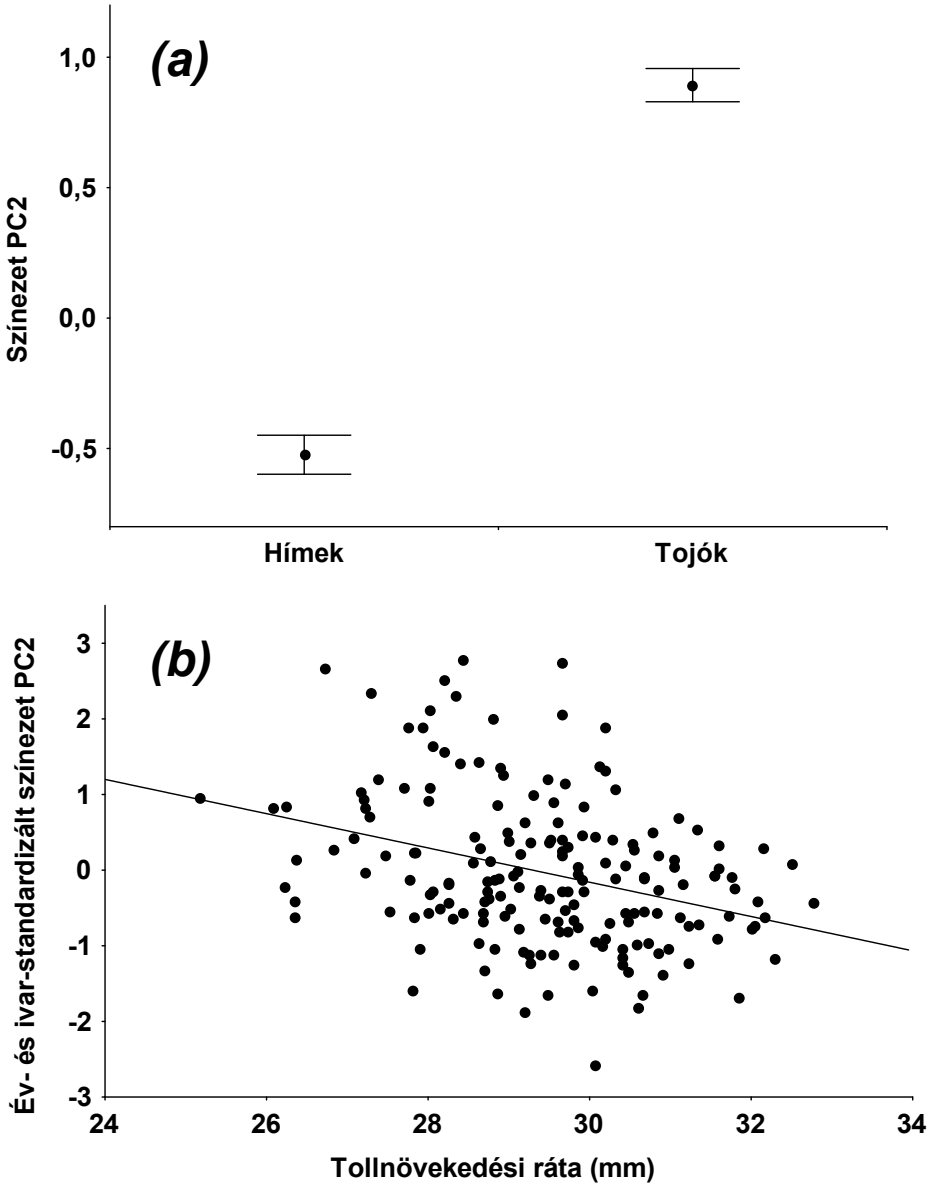
ivarnál sem volt kimutatható az év és a tollnövekedési ráta interakciója ($P < 0,528$). Összességében tehát a közös PC1 egyetlen biológiailag értelmezhető prediktora a mérés időpontja volt, a közös PC2-nél pedig az év, az ivar és a tollnövekedési ráta általános, erős hatása mutatkozott.

3. táblázat. Két tollazati régió közös spektrális főkomponensei ősszel mintázott széncinegéken az év, az ivar, a bináris kor, a mintavétel időpontja, a tarzuszhossz és a tollnövekedési ráta (TNR) függvényében (általános lineáris modellek lépésenkénti változókihagyással). A folytonos változókkal fennálló szignifikáns összefüggések irányát jelöltem. A táblázatban *F*-értékek szerepelnek, zárójelben a szabadsági fokok számával. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

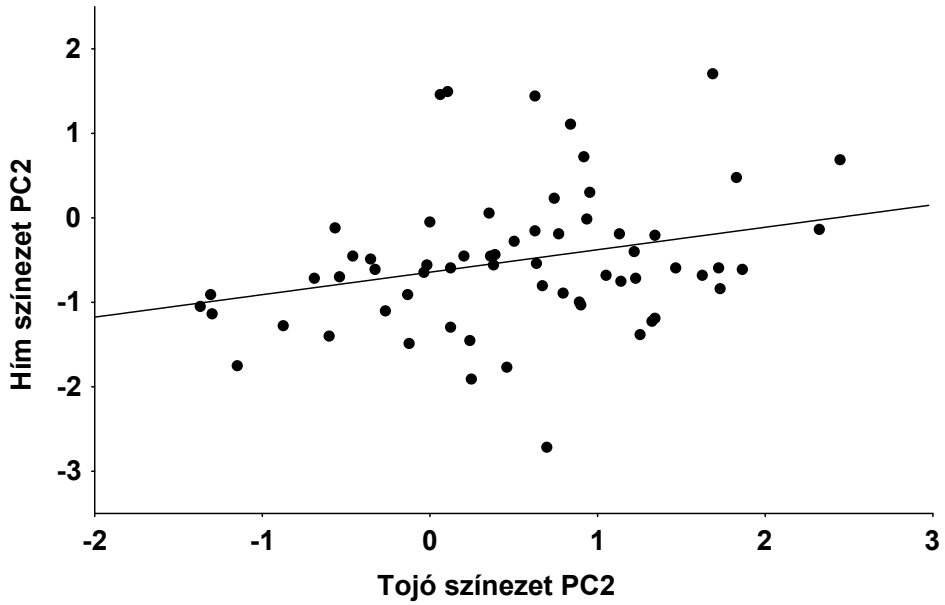
	PC1		PC2	
Év	4,34* (1, 169)		46,08*** (1, 177)	
Ivar	1,60 (1, 169)		216,58*** (1, 177)	
Kor	4,53* (1, 169)		0,10 (1, 176)	
Időpont	4,90* (1, 169)	(-)	0,17 (1, 176)	
Tarzuszhossz	0,00 (1, 169)		0,95 (1, 176)	
TNR	2,44 (1, 169)		18,95*** (1, 177)	(-)
Év x Ivar	6,81** (1, 169)		0,11 (1, 176)	
Év x Kor	0,00 (1, 168)		0,99 (1, 175)	
Ivar x Kor	8,96** (1, 169)		0,00 (1, 175)	
Év x Időpont	0,12 (1, 168)		0,09 (1, 175)	
Ivar x Időpont	1,14 (1, 168)		0,22 (1, 175)	
Kor x Időpont	0,76 (1, 168)		0,30 (1, 174)	
Év x Tarzuszhossz	0,17 (1, 168)		1,75 (1, 175)	
Ivar x Tarzuszhossz	1,44 (1, 168)		2,79 (1, 175)	
Kor x Tarzuszhossz	0,94 (1, 168)		0,64 (1, 174)	
Év x TNR	4,68* (1, 169)		0,28 (1, 176)	
Ivar x TNR	0,06 (1, 168)		1,58 (1, 176)	
Kor x TNR	4,45* (1, 168)		0,74 (1, 175)	
Év x Ivar x Kor	0,00 (1, 168)		0,17 (1, 175)	
Év x Ivar x Időpont	0,73 (1, 168)		0,14 (1, 175)	
Év x Kor x Időpont	0,61 (1, 168)		1,82 (1, 174)	
Ivar x Kor x Időpont	0,17 (1, 168)		0,45 (1, 174)	
Év x Ivar x Tarzuszhossz	6,73* (1, 169)		0,13 (1, 175)	
Év x Kor x Tarzuszhossz	0,00 (1, 168)		1,05 (1, 174)	
Ivar x Kor x Tarzuszhossz	0,57 (1, 168)		0,01 (1, 174)	
Év x Ivar x TNR	0,13 (1, 168)		3,91* (1, 177)	
Év x Kor x TNR	0,00(1, 168)		0,95 (1, 175)	
Ivar x Kor x TNR	8,57** (1, 169)		0,01 (1, 175)	

4.3.3. A közös tengelyeken alapuló párbaállási mintázat

A szaporodási szezonokban a közös PC1 szignifikánsan különbözött az évek között (tojók: $F_{2,58}$ = 6,117, P = 0,004; hímek: $F_{2,60}$ = 7,667, P = 0,001), a PC2-ben viszont nem találtunk évhatást egyik ivarnál sem (tojók: $F_{2,58}$ = 2,001, P = 0,144; hímek: $F_{2,60}$ = 1,888, P = 0,160). A kor és a kor-év interakció viszont nem hatott egyik ivarnál sem, egyik főkomponensre sem (minden P > 0,248). Nem mutatkozott az évre standardizált PC1-en alapuló asszortatív párbaállási mintázat (r_{63} = 0,098, P = 0,444), de ugyanez a PC2-re szignifikánsan pozitív volt (r_{63} =0,279, P = 0,279, 10. ábra) .



9. ábra. Az ősszel mintázott széncinegék tollazati színének második közös főkomponense az ivar (a) és a tollnövekedési ráta (b) függvényében. A hibasávok az átlag ± standard hibát jelölik.



10. ábra. A tollazati szín második közös főkomponensének korrelációja a szociális partnerek között széncinegénél.

5. AZ EREDMÉNYEK ÉRTELMEZÉSE

5.1. A kék cinege tollazati színei és a tojásminőség

Eredményeink szerint a tojásméret és a tojássárgája színe különböző tényezőkkel függnek össze kék cinegénél. A tojássárgája színére szignifikánsan hatott a hím fejtetői színezete, a költéskezdés ideje és a sárgája tömege. A fejtetői színezet kvantifikálására használt három spektrális változó közül csak a hímek UV kontrasztja függött össze a tojássárgája színével. Az UV kontraszt a spektrum ultraibolya tartományba eső csúcsának magasságát tükrözi, amely az UV-színezet kifejezettségére ad becslést. Más vizsgálatok más spektrális változók jelentőségét hangsúlyozták, úgymint az átlagos reflektanciát (Hunt et al. 1998), a színtelítettség leírására szolgáló relatív intenzitást vagy relatív magasságot (Andersson et al. 1998, Sheldon et al. 1999, Foerster et al. 2003, Griffith et al. 2003, Delhey és Kempenaers 2006, Peters et al. 2006, García-Navas et al. 2009, Roberts et al. 2009) és a színárnyalatot (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, Delhey és Kempenaers 2006, Peters et al. 2006). Mi nem találtunk összefüggést a tojássárgája színével sem az átlagos reflektancia, sem a relatív UV intenzitás esetében. Az UV kontrasztot azonban nem vizsgálták korábban a kék cinegénél, és – számítási módjából adódóan – mind az átlagos reflektanciával, mind a

relatív UV intenzitással összefügg. Populációnkban a színárnyalat kevéssé variált, ami arra utal, hogy ez a változó kevés információt nyújthat. Más fajoknál már felvetődött, hogy a tollazati jellegek jelzésértéke eltérhet populációk között (pl. Dale et al. 1999, Hegyi et al. 2002, Dunn et al. 2010), de az is elképzelhető, hogy a spektrofotometriás mérési módszereknek a vizsgálatok közötti apró eltérései okozzák az eredmények különbségét (Santos és Lumeij 2007).

Mivel a tojássárgája színe a karotinoidkoncentrációt és a pirosabb karotinoidok arányát tükrözi (Fletcher et al. 1980, Nys 2000), eredményeink szerint a kék cinege tojók karotinoidbefektetése a tojásokba a párjuk attraktivitásával változik. Az eredmények értelmezésénél azonban figyelembe kell venni, hogy ez egy korrelatív mintázat, bár zebrapintynél már kísérletesen is kimutattak összefüggést az apa attraktivitásával (Williamson et al. 2006). A kapott mintázat egyik kézenfekvő magyarázata a differenciális allokáció hipotéziséből következik (Burley 1986), miszerint a kapott korreláció a tojók adaptív válaszát tükrözi, amelyet a vonzó hímek által nyújtott közvetett (genetikai) vagy közvetlen előnyökre (pl. etetési intenzitás) adnak azzal, hogy növelik az adott időszakban produkált utódok szaporodási értékét. Azonban több alternatív magyarázat is felmerül. Egyrészt, ha a hím UV kontrasztja összefügg a költési territóriumának minőségével, lehet, hogy a tojások magasabb karotinoidkoncentrációja csak a tojó számára a territóriumon elérhető nagyobb karotinoidmennyiség mellékterméke (Biard et al. 2005). Másrészt abban az esetben is kaphatunk ilyen mintázatot, ha a hím UV kontraszt összefügg az udvarlási etetés intenzitásával vagy minőségével. A kék cinege hímek a tojásrakás és az inkubáció időszakában intenzíven etetik párjukat, amely során akár két és félszer annyi táplálékot is visznek neki, mint amennyit egymaga tudna összegyűjteni (Perrins 1979). Ám ha a hím vonzereje összefüggne a territórium minőségével vagy az udvarlási etetéssel, akkor azt várnánk, hogy a vonzóbb hímekkel párbaállt tojók egyúttal nagyobb tojásokat is raknak, de nem ezt tapasztaltuk. Harmadik alternatív magyarázat lehet, hogy az egyedi minőségtől nem független a párbaállási mintázat. Azonban ez sem valószínű, mivel a tojó minőségét leíró lehetséges változók közül csak az UV kontrasztnál találtunk összefüggésre utaló tendenciát, de a hím UV kontraszt hatása megmaradt, miután a tojó UV kontrasztját is bevittük a végső modellbe. A differenciális allokáció fennállását valószínűsítik az ezen a fajon végzett korábbi kísérletes vizsgálatok is, melyekben kimutatták, hogy a tojók szülői befektetésüket a párjuk attraktivitásához igazítják, pl. az ivararány módosításával (Sheldon et al. 1999, Griffith et al. 2003, Delhey et al. 2007a), a tojássárgája tesztoszteron-koncentrációjának variálásával

(Kingma et al. 2009) vagy az etetési intenzitás differenciálásával (Limbourg et al. 2004, Johnsen et al. 2005).

A tojássárgája karotinoidkoncentrációját nem prediktálta a tojó kondíciója, ellentétben a házi piróknál és zebrapintynél talált összefüggéssel (Navara et al. 2006b, Williamson et al. 2006), amit azonban a kondíció és a karotinoidkoncentráció kvantifikálásának különbségei is okozhatnak.

A nagyobb tojássárgáják enyhén, de szignifikánsan halványabbak voltak a kisebbeknél, ami arra utal, hogy az előbbiek hígabbak voltak a karotinoidokra nézve. Mivel kvantitatív módon nem mértük meg a karotinoidok koncentrációját, nem tudjuk, hogyan változott a teljes karotinoidtartalom a sárgája tömegével. A hím fejtetői színezete és a sárgája színe közötti összefüggésnél azonban figyelembe vettük a sárgája tömegét is a többváltozós modellben, ezért nem a sárgája tömegének háttérhatása okozta az összefüggést.

A tojássárgája színe és a szülők mellkasi sárgasága között nem találtunk összefüggést. A hasonló karotinoidmetabolizmussal rendelkező széncinegénél szintén nem találtak differenciális karotinoidallokációt a tojásba az apa mellkasi sárgasága alapján, de a miénknél nagyobb mintán tendenciát kaptak a tojó mellkasi sárgasága és a tojások karotinoidkoncentrációjának korrelációjára (Isaksson et al. 2006). A differenciális allokáció hiánya nem meglepő, ha tekintetbe vesszük, hogy a rokon széncinegénél a mellkasi sárgaságban nem találtunk sem ivari dimorfizmust (ld. 5.3), sem kondíciófüggést (ld. 5.2), ahogy mások sem, akik figyelembe vették az énekesmadarak által látható teljes hullámhossztartományt (Isaksson et al. 2008), ezért nem valószínű, hogy ez egy szexuálisan szelektált bélyeg.

Várakozásainknak megfelelően vizsgálatunkban a korábban lerakott tojások sárgája halványabb volt a későbbieknél, bár ezt a változást nem tudtuk a tojásrakás alatti környezeti hőmérséklettel magyarázni. Füsti fecskénél Saino és munkatársai (2004) különböző erősségű és irányú korrelációkat mutattak ki az egyes tojások luteinkoncentrációja és a tojás lerakása előtti 6-9 nap napi átlaghőmérséklete között. A *Parus* fajok fő karotinoidforrásait jelentő hernyók (Partali et al. 1987) abundanciája azonban a tojásrakás szakaszában a növényfenológia változásaival párhuzamosan időben növekszik, ezért az időponttal való korreláció a tojássárgája összetételére ható karotinoidelérhetőség proximális kényszerét tükrözheti (Blount et al. 2002, Bortolotti et al. 2003, Biard et al. 2005), bár ennek igazolása további vizsgálatokat igényel.

A tojásméretet csak a tojó fejtetői fényessége prediktálta: nagyobb tojásokat raktak a fényesebb fejtetőjű tojók. Ezek egyúttal korábban is kezdtek költeni, ami arra utal, hogy a

fejtetői színezet a tojóknál is jelezhet egyedi minőséget. Ezt alátámasztja egyrészt az, hogy Hunt és munkatársai (1999) szignifikáns hím preferenciát találtak az UV-áteresztő üvegen keresztül bemutatott tojókra azokkal szemben, amelyeket a hímek UV-blokkoló üvegen keresztül láttak. A tojásméretet nem befolyásolta sem a tojó kora, mérete, kondíciója, sem pedig a tojó minőségét közvetetten jelző költéskezdési időpont és tojásszám. Mivel ezek a változók általában a tojásméret varianciájának csak kis hányadát magyarázzák meg (ld. Christians 2002), a kis mintanagyság miatt nem meglepő, hogy nem találtunk szignifikáns korrelációt, bár kék cinegén végzett más vizsgálatokban sem tudták kimutatni ezen tulajdonságok hatását a tojásméretre (Nilsson és Svensson 1993, Nilsson 2000).

Mindkét tojásjellemzőben szignifikáns évhatást tapasztaltunk: 2003-ban a tojások kisebbek, a tojássárgáják pedig halványabbak voltak, mint 2004-ben. Ezt jól magyarázhatja, hogy 2004-ben magasabb volt a tojásképzés alatti környezeti hőmérséklet, aminek kedvező hatása a táplálékellátottságon vagy a termoreguláció költségén keresztül érvényesülhetett (pl. Ojanen et al 1981, Ojanen 1983, Saino et al. 2004).

5.2. A széncinege tollazati színeinek információtartalma

A széncinegék három lehetséges tollazati jelzésének a vedlés alatti kondíciótól való függését vizsgáltuk. A fekete fejtető spektrális jellemzőinél szignifikáns kondíciófüggést találtunk. Ez a dísz egyúttal az ultraibolya tartományban kifejezett szexuális dikromatizmust is mutatott, amelyet ismereteim szerint elsőként mutattunk ki. Sem a hassáv mérete, sem az azt körülvevő sárga terület színe nem függött össze a vedlés alatti fizikai kondícióval, viszont jelezték a kort, illetve a testméretet. Ezen eredmények bővítik a tollazati díszek kifejeződésének anyagcsereútja és az információtartalmuk közötti kapcsolatról, valamint a többszörös jelzésrendszerekről fennálló ismereteinket.

A melanin alapú hassáv kondíciófüggését más populációban már kísérletesen kimutatták: a költő madarak ektoparazitáltságának manipulációját hassávméret-változás követte (Fitze és Richner 2002). A vedlés alatti fizikai kondíció becslésével ezt nem sikerült megerősítenünk. Senar és munkatársainak (2003) hasonló módszerekkel kapott eredményei a mieinkkel vannak összhangban, azaz nem utalnak kondíciófüggésre. Ezek a vizsgálatok együttesen egy adott tollazati dísz populációk közötti eltérő információtartalmára utalhatnak (Hegyi et al. 2006, Kawano 2009). Alternatív magyarázat lehet, hogy nem az általános fizikai kondíció, hanem specifikus anyagcsereköltségek korlátozzák egy tollazati folt kifejeződését (Poston et al. 2005, Galván és Alonso-Alvarez 2008).

A karotinoid alapú sárga mellkasi tollazat második főkomponense negatív összefüggést mutatott a vedlés utáni testtömeggel. Mivel ez a változó nagymértékben tükrözi a relatív sárga intenzitást, amely a tollazat karotinoidtartalmának függvénye (Johnsen et al. 2003, Isaksson et al. 2008), ezért a kapott összefüggés a karotinoidok megszerzésének költségére utalhat (pl. Slagsvold és Lifjeld 1985, Tschirren et al. 2003). A sárga PC1 viszont a testmérettel mutatott kapcsolatot. Eredményeink nem mutattak ki közvetlen kapcsolatot a mellkasi sárgaság és a vedlés alatti fizikai kondíció között, ami egyes vizsgálatokkal összhangban van (Fitze és Richner 2002, Isaksson et al. 2007), másokkal viszont nincs (Senar et al. 2003, 2008). Ebből arra következtethetünk, hogy a vedlés körülményeinek hatása a sárgaságra populációnként eltérhet, illetve függhet attól, hogy hogyan számszerűsítjük a vedlés alatti fizikai kondíciót (pl. a tollnövekedlési ráta, a tápláltsági állapot, a karotinoidszint vagy a parazitáltság mértéke alapján), vagy a tollszínezet kvantifikálásakor figyelembe vesszük-e az UV tartományt.

A fekete fejtető reflektanciájának első főkomponense az akromatikus fényességet tükrözte, azaz a magasabb értékek világosabb tollazatot jelöltek. A fejtető fényessége negatív összefüggést mutatott a vedlés alatti fizikai kondícióval, tehát a jobb kondíciójú madarak sötétebb fejtetői tollazatot növesztettek. Ez az eredmény összhangban van korábbi, más fajokon végzett vizsgálatokkal, amelyekben a fekete tollazati régiók akromatikus fényessége csökkent a vedlés alatti fizikai kondíció növekedésével (Mennill et al. 2003), vagy a táplálékban lévő specifikus melaninprekurzorok arányának növelésével (Poston et al. 2005), illetve a tollazat strukturális eredetű fényessége és telítettsége csökkent a kedvezőtlen években (Masello et al. 2008) vagy a vedlés gyorsításának hatására (Griggio et al. 2009). Érdekes módon a fejtető feketesége nálunk csak bizonyos tollkopás után jelezte a vedlés alatti táplálkozás minőségét, ami arra utalhat, hogy a táplálékellátottság valószínűleg a fejtetői tollak szerkezetének szilárdságára hatott, a tollakba juttatott melanin mennyiségén keresztül (Bonser 1995). Ez összhangban van annak a kísérletnek az eredményeivel is, amely során kék cinegéknél a vedlés alatti tesztoszteron-implantátum hatására a következő tavasszal kromatikusabb lett a fejtetői tollazatuk, ám ősszel még nem mutatkozott különbség a kontrollcsoporthoz képest (Roberts et al. 2009).

A fekete fejtető színének második főkomponense a relatív UV intenzitásnak felelt meg: a PC2 növekedése a relatív UV intenzitás csökkenését tükrözte. Az ultraibolya tartományban növekvő reflektancia szintén nőtt a vedlés alatti fizikai kondíció növekedésével. Mivel ez a színjellemző a tollsugarak szivacsos rétegébe juttatott keratin mennyiségével függ

össze (Shawkey et al. 2003), ezért a vedlés alatti táplálkozás minőségéről nyújthat információt.

Ahhoz, hogy megtudjuk, a melanin és a karotinoid alapú színek egyetlen komplex szignál részeit alkotják-e, a közös varianciájuk kvantifikálására van szükség. Ha a fő varainciatengelyeik egymástól függetlenek, nem valószínű, hogy van közös információtartalmuk. A sárga mellkas és a fekete fejtető spektrumainak közös főkomponens analízisével vizsgáltuk ezt a kérdést. A két régió spektrumát egyformán súlyoztuk az elemzésben. A vedlés utáni időszakból származó nyers spektrumok esetében a fejtető és a mellkas átlagos reflektanciájában kimutattunk korreláló varianciát, ám ez tavaszra eltűnt. Ez a mintázat összhangban van azzal a fent említett eredményünkkel, miszerint a fejtető fényességének információtartalma gyors változást mutatott a vedlés után, valószínűleg a melanintartalom és a tollkopás közötti összefüggés révén. A teljes intenzitásra korrigált spektrumok elemzésekor azonban erős, évszakok között is konzisztens közös varianciát találtunk a két régió spekrumainak alakjában. Érdekes módon az első két főkomponens írta le a mellkas és a fejtető egymással korreláló varianciáját, és ezek magyarázták a spektrumok alakjában lévő variancia több mint 70%-át. A mellkas és a fejtető egymástól független varianciája a kisebb jelentőségű főkomponenseket határozta meg (PC3 és PC4). Az első főkomponens mindkét tollazati régióban a rövid és hosszú hullámhosszakban reflektált fényintenzitás arányát kvantifikálta, a második főkomponens pedig a mellkasi relatív sárga intenzitást kapcsolta össze a fejtető relatív UV intenzitásával.

Kék cinegénél már kimutatták, hogy a tollazat különböző színjellemzői nagymértékben különböznek az évszakok között (Örnborg et al. 2002). A különbségeket legalább részben az egyeden belüli reflektanciaváltozások okozzák, amelyek legvalószínűbb oka a tollazat kopása vagy szennyeződése (Delhey et al. 2006). Vizsgálatainkban nem követtük az egyes madarakat az évszakokon át, ezért az évszakos változás szelekcióra is utalhat. Ezenkívül a fartőmirigy aktivitásának lehetséges szezonális változása is hozzájárulhatott a látszólagos spektrális változásokhoz (Surmacki és Nowakowski 2007). Mindemiatt eredményeink érdekesek abból a szempontból, hogy a fejtető és a mellkas tollazatából származó spektrumok alakjának közös varianciatengelyei hasonlóak voltak az ősszel és a tavasszal mintázott madarakon. Az egyetlen jelentősebb változást az jelentette, hogy a melanin alapú színezet hozzájárulása a PC1-hez megnőtt őszről tavaszra. Ez szintén abból adódhat, hogy a melanintartalom fontos a tollak szerkezeti szilárdsága szempontjából (Bonser 1995), ezért a melaninos régióknak a vedlés után bekövetkező kopása, vagy ektoparaziták, baktériumok és gombák okozta károsodása hozzájárulhat a spektrális

variabilitásukhoz és az információtartalmukhoz (Kose és Møller 1999, Gunderson et al. 2008). Összességében tehát eredményeink azt mutatják, hogy a széncinegék sárga és fekete tollazatának spektrális alakjában fennálló varianciának a legnagyobb része korrelál, amihez hasonló eredményt kaptak a közelmúltban szalakóták (*Coracias garrulus*) melanin és strukturális alapú színeit vizsgálva: kifejeződésük mértéke korrelált (Silva et al. 2008). Több oka is lehet a különböző hátterű díszek kifejeződésében mutatkozó korrelációnak. Egyrészt, a tollazat mikrostruktúrája mindkét tollszínt meghatározza, és mivel a mikrostruktúra egy egyed teljes tollazatában hasonló (Shawkey et al. 2006), ez korrelációt okozhat a kétféle dísz kifejeződésében. Másrészt a melaninok és a karotinoidok tollazatba juttatására is hatnak anyagcsere- és fiziológiai kényszerek, illetve mindkét pigmenttípus antioxidáns funkciót is betölt (Griffith et al. 2006). Továbbá nemrég felfedezték, hogy a tesztoszteron nemcsak a melanin alapú díszek kifejeződését befolyásolja, hanem a karotinoid alapúakét is, mert szabályozza azon lipoproteinek szintjét, amelyek a karotinoidokat a perifériás szövetekbe szállítják (Blas et al. 2006, McGraw et al. 2006). Végül pedig, ha mind a melanin, mind a karotinoid alapú színek kifejeződése kondíciófüggő (Veiga és Puerta 1996, Hill és Brawner 1998), és mindkettő a fizikai kondíció közös fenotípusos vagy genetikai alapját tükrözi (Parker és Garant 2004), korrelálhat a kifejeződésük mértéke. Esetünkben a korreláció mértéke más ősszel, mint tavasszal, de a közös varianciatengely irányultsága konzisztens az évszakok között. Milyen információt hordozhat tehát ez a közös variancia?

A tollszín első közös főkomponense mindkét tollazati régióban a rövid és hosszú hullámhosszakban visszavert fény arányát kvantifikálta. Vörösbegyű kékmadárnál (*Sialia sialis*) a relatív UV reflektanciát a tollsugarak szivacsos rétegében lévő kör keresztmetszetű keratin rudacskák sűrűsége magyarázta (Shawkey et al. 2003). Ezért az első közös főkomponensünk a toll mikrostruktúrájának szabályosságát tükrözheti, amely egy egyed különböző tollazati régióiban hasonló. Ez a főkomponens nem függött össze egyértelműen a vedlés alatti fizikai kondícióval, ami arra utalhat, hogy ez a változó inkább egy olyan egyedspecifikus tulajdonságot jelezhet, mint az egyedfejlődési stabilitás.

A második színezeti főkomponens viszont a fejtető és a mellkas színének olyan jellemzőit kapcsolta össze, amelyeknek valószínűleg nincs közös szerkezeti alapjuk. A mellkasi sárga szín telítettsége a tollak karotinoidtartalmának függvénye (Bleiweiss 2004, Shawkey et al. 2006, Isaksson et al. 2008). A fekete fejtető relatív UV visszaverése viszont tollszerkezeti sajátosságok következménye (Shawkey et al. 2003). Eredményeink szerint az általános tollszín második főkomponense szignifikáns negatív összefüggést mutatott a vedlés alatti fizikai kondícióval, ivartól és kortól függetlenül. Tehát a jó kondíciójú széncinegék

egyaránt magasabb UV visszaverésű tollakat növesztettek a fejtetőjükön, és sárgább tollakat a mellkasukon, mint a rosszabb kondíciójúak, bár a külön vizsgált sárga tollszínezetnél nem, csak a fekete tollszínezetben találtunk kondíciófüggést. Mivel a karotinoid alapú tollszínezet kifejeződése más vizsgálatok szerint sem kondíciófüggő (Fitze és Richner 2002, Isaksson et al. 2007), hanem inkább a táplálék és a karotinoidok elérhetősége határozza meg (Fitze ez al. 2003, Shawkey et al. 2006), az általános színvariancia második főkomponensének közös hátterében a táplálékkereső képesség állhat.

5.3. A széncinege tollazati színei és a párbaállási mintázat

Kék cinegénél már több vizsgálat kimutatott a fejtető színe alapján asszortatív párbaállási mintázatot (Andersson et al. 1998, Hunt et al. 1998, 1999), amire a kis mintanagyságunk ellenére mi is találtunk tendenciát. Széncinegénél azonban meglepő módon, ismereteink szerint a fejtetői színezetet még nem vizsgálták a szexuális szelekció szempontjából. A széncinegénél a fejtetői fekete színezetre találtunk a leginkább asszortatív párbaállásra utaló mintázatot (ld. 5.3), de a többi három minőségjelző dísz esetében is hasonló tendenciákat tapasztaltunk. A fejtetői PC1, azaz a feketeség alapján nem mutatkozott asszortatív párbaállási mintázat, ez azonban nem zárja ki, hogy a bélyegnek szerepe lehet az egyirányú párválasztásban (pl. hölgyválasz) vagy a szexuális szelekció egyéb mechanizmusaiban. A fejtetői PC2 alapján viszont, amely a relatív UV intenzitásnak felelt meg, asszortatív párbaállási mintázatot kaptunk, amely arra utalhat, hogy ezt a bélyeget mindkét ivar használja a párválasztás során (pl. Andersson et al. 1998, Roulin 1999, Jawor et al. 2003, Kraaijeveld et al. 2004, áttekintésért ld. Kraaijeveld et al. 2007). Alternatív magyarázat lehet a kor, a költéskezdés időpontja, a testméret vagy a fizikai kondíció alapján fennálló asszortatív párbaállás, amely látszólagos összefüggést okoz a fejtetői szín alapján. Azonban a fekete PC2 sem a korral (ld. 2. táblázat), sem az első tojás lerakásának időpontjával nem függött össze, a testméret és a testtömeg alapján pedig nem találtunk asszoratív mintázatot (ezek az eredmények itt nem kerülnek bemutatásra).

A mellkas színében nem találtunk ivari kétalakúságot, ami ellentmond korábbi vizsgálatoknak (Hõrak et al. 2001, Senar et al. 2003, 2008). Ezekben azonban csak az emberi szemmel látható színtartományt vették figyelembe, míg egy újabb, a cinegék teljes látótartomáynát használó vizsgálat eredménye árnyaltabb (Isaksson et al. 2008). A sárga PC2 alapján nem találtunk asszortatív párbaállási mintázatot, ami összhangban van a tudomásom szerint egyetlen hasonló vizsgálattal (Isaksson et al. 2006), ahol a PC2-nek megfelelő

sárgaság alapján szintén nem találtak asszortatív párbaállási mintázatot. A PC1 alapján viszont pozitív tendenciát kaptunk. Mivel a PC1-nek megfelelő akromatikus fényességről kiderült, hogy nem függ össze a tollazat karotinoidtartalmával, hanem valószínűleg a tollak proximális, szürke felén lerakott melaninok hatását mutatja (Isaksson et al. 2008), eredményeink megerősítik, hogy ennél a fajnál érdekes módon a sárga tollazatnak nem a karotinoid-, hanem a melanintartalma játszhat szerepet a párválasztásban (Isaksson et al. 2008).

A mellkasi és a fejtetői régiók közös második főkomponense, amely kondíciófüggőnek bizonyult, pozitív összefüggést mutatott a szociális partnerek között. Ezt a mintázatot nem befolyásolta sem a vizsgálati év, sem a madarak kora (ld. 4.3.3), a költéskezdés időpontja, a testméret vagy a fizikai kondíció (Spearman-féle rang-korrelációk és többváltozós regressziók, az eredményeket itt nem közlöm). Ez az összefüggés tehát kölcsönös szexuális szelekcióra utalhat az általános színezet tekintetében (Fitzpatrick és Price 1997, Siefferman és Hill 2005a, Hidalgo-Garcia 2006), de kísérletes megközelítés szükséges a pontos háttérmechanizmus kiderítéséhez (párválasztás vagy ivari versengés; Liu et al. 2007). Összefoglalva tehát nem zárhatjuk ki, hogy a vizuális jelzéseken alapuló szexuális szelekció nem kizárólag egyes jellegeken alapszik, hanem több, egymással korreláló jelzés kombinációján. Ez jelentősen befolyásolhatja a szexuális szelekciós vizsgálatok tervezését a jövőben (ld. még Calkins és Burley 2003, Badyaev és Young 2004).

6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS KITEKINTÉS

Eredményeink szerint a tojók párjuk tollazati színéhez igazítják a tojásokba juttatott karotinoidbefektetésüket, a tojásméretet viszont nem, bár teljesen nem zárhatók ki a kapott mintázat egyéb magyarázatai. Ezzel tudomásom szerint elsőként írtunk le tojásokba irányuló pozitív differenciális karotinoidallokációt szabadon élő madarak esetében. Mivel egy korábbi vizsgálatban kiderült, hogy a karotinoidkoncentráció nem feltétlenül arányos a tojásmérettel (Royle et al. 2003), ezért a jövőben tervezett olyan vizsgálatoknál, amelyekben az utódok rátermettségét a szülői minőséggel összefüggésben vizsgálják, az anyai hatások megbecsléséhez nem elég a tojásméretet figyelembe venni, hanem olyan specifikus tojásösszetevők hatásával is számolni kell, mint a karotinoidok.

Korrelatív eredményeinket szükséges kísérletesen is igazolni, amely a párbaállás után, de még a tojásrakás előtt a hímek színezetének manipulációjával kivitelezhető. Nemrég ehhez

hasonló kísérletben kimutatták, hogy kék cinege tojók a párjuk attraktivitásához pozitívan igazítják a tojások tesztoszteronkoncentrációját (Kingma et al. 2009). A hím minősége és a tojások karotinoidtartalma között általunk talált összefüggés iránya ezzel megegyezik, ami nem meglepő annak a fényében, hogy az androgének immunszupresszív hatásúak (Evans et al. 2000, de ld. Tschirren et al. 2005), így szükséges lehet antioxidánsokkal csökkenteni a káros hatásukat (Safran et al. 2008, Navara et al. 2006a). Korábbi, füsti fecskénél és házi piróknál talált tojáskarotinoid-mintázatokkal viszont ellentétes az általunk kimutatott összefüggés iránya (Saino et al. 2002a, Navara et al. 2006a), ami arra utal, hogy a tojássárgája androgéntartalmához hasonlóan, amellyel a tojók preferenciálisan (ld. Gil 2003, Gil et al. 2006) vagy kompenzálva (Saino et al. 2002a, Michl et al. 2005, Navara et al. 2006b, Bolund et al. 2009) segíthetik utódaikat, a tojássárgájába fektetett karotinoidok allokációjának iránya is eltérhet fajok vagy populációk között, ezért ezt is érdemes fajok széles skáláján vizsgálni. Mivel a pozitív és a negatív (kompenzáló) differenciális befektetés adaptív jellege levezethető ugyanabból a költség-haszon alapú megközelítésből (Harris és Uller 2009), az egyre gyarapodó empirikus eredmények rávilágíthatnak, miért és milyen feltételek vezetnek az egyik vagy a másik mintázathoz (Ratikainen és Kokko 2010).

Néhány fajnál már bebizonyosodott, hogy a tollazat ultraibolya fényvisszaverése kondíciófüggő a fiókáknál (relatív UV intenzitás és színárnyalat: Johnsen et al. 2003), adult hímeknél (fényesség: Siefferman és Hill 2005b) és adult tojóknál (fényesség, relatív intenzitás és színárnyalat: Siefferman és Hill 2005a). Széncinegén végzett vizsgálataink eredményei szerint a fekete fejtetői tollak kis fényvisszaverése az UV tartományban (általában a fehér standard 5%-ánál kevesebb) információt tartalmaz az ivarról és az egyedi minőségről, és szerepe lehet a kölcsönös párválasztásban. Korábbi eredményekkel együtt (Siitari et al. 2002, Mennill et al. 2003) ez azt mutatja, hogy több figyelmet érdemelnek a fekete tollazati régiók spektrális tulajdonságai. A különböző típusú színezeti jelzések megbízhatóságáról fennálló vitában (Griffith et al. 2006) pedig megerősíthetjük, hogy a karotinoid alapú színek nem feltétlenül jelzik jobban a kondíciót, mint a melanin alapúak, és hogy a struktúrszínek különösen megbízható indikátorai az egyedi minőségnek.

A többszörös jelzésekre irányuló szexuális szelekció kontextusában eredményeinkből fontos következtetéseket vonhatunk le. A strukturális színezet jelezte a vedlés alatti fizikai kondíciót, és szerepet játszott a kölcsönös párválasztásban. Más bélyegek viszont a minőség más aspektusait jelezték (kor, testméret), és mind a négy minőségjelző bélyegnél mutatkozott tendencia az asszortatív párbaállásra ($P < 0{,}15$), közös korrelációjuk alapján pedig a párbaállási mintázat szignifikánsan eltért a véletlenszerűtől. Mindez egyszerre támogatja a

többszörös üzenet hipotézist és a redundáns üzenet hipotézist (Møller és Pomiankowski 1993), azaz a kölcsönös párválasztás során több, különböző információtartalmú jelzés alapján mérlegelhetnek a széncinegék ebben a populációban, de van a jelzéseknek közös tengely mentén elhelyezkedő információtartalma is, amely megbízhatóbban vagy hatékonyabban közölhet információt, mint a független jelzések. Lehetséges, hogy az egyedek helyzete a mellkasi sárgaság és a fejtetői UV reflektancia közös, kondíciófüggő tengelyén a „jó gének" hatásán keresztül tükrözi a rátermettséget (Kempenaers et al. 1997). További fajokon végzett vizsgálatok szükségesek az intraspecifikus tollszínezeti variancia részletes háttérmechanizmusának tisztázásához, valamint a közös információtartalmat hordozó jelzésrendszerek felderítéséhez. A széncinegénél kísérletesen kell vizsgálni az általános tollszínezetnek mint komplex jelzésrendszernek a kondíciófüggését és szerepét a szexuális szelekcióban.

7. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Hálás vagyok témavezetőmnek, amiért javasolta nekem a doktori képzést, ajánlotta ezt a számomra nagyon érdekes témát, biztosította hozzá a „terepet", és az évek során végig bízott bennem. Sokat jelentett nekem az ő nyugodt, mindig meghallgatásra kész hozzáállása.

Hegyi Gergely szakmai segítsége nélkül ez a munka nem jött volna létre. Mindig minden bizonytalanságomban maximálisan segített, és neki köszönhetem, hogy a gyereknevelléssel töltött éveim alatt is részt vehettem néhány vizsgálatban.

A Viselkedésökológia Csoport minden madaras tagjának köszönöm a terepmunkában való részvételt, Jánoson és Gergőn kívül különösen Rosivall Balázsnak, Hargitai Ritának, Szöllősi Eszternek, Laczi Miklósnak, Herényi Mártonnak, Garamszegi László Zsoltnak, Blázi Györgynek, Főző Ritának, Nagy Gergelynek, Lakatos Andrásnak, Cserepes T. Mihálynak, Michl Gábornak és Siklódi Botondnak. Laczi Miklósnak külön köszönöm, hogy tartotta velem a kapcsolatot, amíg a gyerekeimmel otthon voltam, és amiért részletesen átnézte ezt a dolgozatot. A cikkek kéziratainak véleményezéséért köszönettel tartozom Peter Hõraknak és Arild Johnsennek.

Köszönöm az ELTE Biológia Doktori Iskola vezetőjének, Dr. Erdei Annának, a Zootaxonómia, Állatökológia, Hidrobiológia doktori program vezetőjének, Dr. Dózsa-Farkas Klárának, valamint az Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék munkatársainak, hogy lehetőséget adtak doktori munkám elvégzésére. A kutatásokhoz az OTKA T49650, T49678

pályázatok nyújtottak anyagi támogatást. Köszönetemet szeretném kifejezni ezenkívül az Erdők a Közjóért Alapítványnak, a Pilisi Parkerdő Zrt.-nek, valamint az Országos Meteorológiai Szolgálatnak.

Hálás vagyok a szüleimnek, amiért támogatták a terveimet, és segítettek a megvalósításukhoz szükséges körülmények megteremtésében. Utánuk a lányaimtól tanultam a legtöbbet, általuk elemi erővel tapasztalhattam meg azokat a szépségeket és nehézségeket, amiket a madarak szaporodással kapcsolatos döntéseiről gondolkodva csak feltételezhetünk. A férjemnek köszönöm a kitartást és a nélkülözhetetlen segítségét minden téren.

8. IRODALOMJEGYZÉK

Alonso-Alvarez C, Doutrelant C, and Sorci G, 2004. Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (Parus caeruleus ultramarinus). Behav Ecol 15: 805-509.

Andersson M, 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.

Andersson S, Örnborg J, and Andersson M, 1998. Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. Proc R Soc Lond B265: 445-450.

Andersson S, Pryke SR, Örnborg J, Lawes MJ, and Andersson M, 2002. Multiple receivers, multiple ornaments, and a trade-off between agonistic and epigamic signaling in a widowbird. Am Nat 160: 683-691.

Badyaev AV, and Hill GE, 2000. Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based colouration. Biol J Linn Soc 69: 153-172.

Badyaev AV, and Young RL, 2004. Complexity and integration in sexual ornamentation: an example with carotenoid and melanin plumage pigmentation. J Evol Biol 17: 1317-1327.

Badyaev AV, Hill GE, Dunn PO, and Glen JC, 2001. Plumage colour as a composite trait: Developmental and functional integration of sexual ornamentation. Am Nat 158: 221-235.

Balzer AL, and Williams TD, 1998. Do female zebra finches vary primary reproductive effort in relation to male attractiveness? Behaviour 135: 297-309.

Bennett ATD, Cuthill IC, and Norris KJ, 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. Am Nat 144: 848-860.

Bernardo J, 1996a. Maternal effects in animal ecology. Am Zool 36: 83-105.

Bernardo J, 1996b. The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. Am Zool 36: 216-236.

Berthouly A, Cassier A, and Richner H, 2008. Carotenoid-induced maternal effects interact with ectoparasite burden and brood size to shape the trade-off between growth and immunity in nestling great tits. Funct Ecol 22: 854-863.

Biard C, Surai PF, and Møller AP, 2006. Carotenoid availability in diet and phenotype of blue and great tit nestlings. J Exp Biol 209: 1004-1015.

Biard C, Surai PF, Møller AP, 2005. Effects of carotenoid availability during laying on reproduction in the blue tit. Oecologia 144: 32-44.

Bitton PP, Dawson RD, and Ochs CL, 2008. Plumage characteristics, reproductive investment and assortative mating in tree swallows Tachycineta bicolor. Behav Ecol Sociobiol 62: 1543-1550.

Blas J, Pérez-Rodríguez L, Bortolotti GR, Viñuela J, and Marchant TA, 2006. Testosterone increases the bioavailability of carotenoids: insights into the honesty of sexual signalling. Proc Natl Acad Sci USA, 103: 18633-18637.

Bleiweiss R, 2004. Novel chromatic and structural biomarkers of diet in carotenoid-bearing plumage. Proc R Soc Lond B271: 2327-2335.

Blount JD, Houston DC, Surai PF, and Møller AP, 2004. Egg-laying capacity is limited by carotenoid pigment availability in wild gulls Larus fuscus . Proc R Soc Lond B (Suppl) 271: S79-S81.

Blount JD, Surai PF, Nager RG, Houston DC, Møller AP, Trewby ML, and Kennedy MW, 2002. Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull Larus fuscus: a supplemental feeding study of maternal effects. Proc R Soc Lond B269: 29-36.

Bolund E, Schielzeth H, and Forstmeier W, 2009. Compensatory investment in zebra finches: females lay larger eggs when paired to sexually unattractive males. Proc R Soc Lond B276: 707-715.

Bonato M, Evans MR, and Cherry MI, 2009. Investment in eggs is influenced by male coloration in the ostrich, Struthio camelus. Anim Behav 77: 1027-1032.

Bonser RHC, 1995. Melanin and the abrasion resistance of feathers. Condor 97: 590-591.

Bortolotti GR, Negro JJ, Surai PF, and Prieto P, 2003. Carotenoids in eggs and plasma of red-legged partridges: effects of diet and reproductive output. Physiol Biochem Zool 76: 367-374.

Burley N, 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. Am Nat 127: 415-445.

Burley N, 1988. The differential allocation hypothesis: an experimental test. Am Nat 132: 611-628.

Calkins JD, and Burley NT, 2003. Mate choice for multiple ornaments in the California quail, Callipepla californica. Anim Behav 65: 69-81.

Candolin U, 2003. The use of multiple cues in mate choice. Biol Rev 78: 575-595.

Chew BP, 1993. Role of carotenoids in the immune response. J Dairy Sci 76: 2804-2811.

Christians JK, 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. Biol Rev 77: 1-26.

Cotton S, Fowler K, and Pomiankowski A, 2004. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? Proc R Soc Lond B271: 771-783.

Cunningham EJA, and Russell AF, 2000. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. Nature 404: 74-77.

Cuthill IC, Bennett ATD, Partridge JC, and Maier EJ, 1999. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. Am Nat 153: 183-200.

Dale S, Slagsvold T, Lampe HM, and Sætre GP, 1999. Population divergence in sexual ornaments: the white forehead patch of Norwegian pied flycatchers is small and unsexy. Evolution 53: 1235-1246.

Darwin C, 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Murray, London.

Dauwe T, and Eens M, 2008. Melanin- and carotenoid-dependent signals of great tits (Parus major) relate differently to metal pollution. Naturwiss 95: 969-973.

Delhey K, and Kempenaers B, 2006. Age differences in blue tit Parus caeruleus plumage colour: within-individual changes or colour-biased survival? J Avian Biol 37: 339-348.

Delhey K, Johnsen A, Peters A, Andersson S, and Kempenaers B, 2003. Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (Parus caeruleus). Proc R Soc Lond B270: 2057-2063.

Delhey K, Peters A, Johnsen A, and Kempenaers B, 2006. Seasonal changes in blue tit crown color: do they signal individual quality? Behav Ecol 17: 790-798.

Delhey K, Peters A, Johnsen A, and Kempenaers B, 2007a. Brood sex ratio and male UV ornamentation in blue tits (Cyanistes caeruleus): coorelational evidence and an experimental test. Behav Ecol Sociobiol 61: 853-862.

Delhey K, Peters A, Johnsen A, and Kempenaers B, 2007b. Fertilization success and UV ornamentation in blue tits Cyanistes caeruleus: correlational and experimental evidence. Behav Ecol 18: 399-409.

Dentressangle F, Boeck L, and Torres R, 2008. Maternal investment in eggs is affected by male feet colour and breeding conditions in the blue-footed booby, Sula nebouxii. Behav Ecol Sociobiol 62: 1899-1908.

Dhondt AA, 1987. Reproduction and survival of polygynous and monogamous Blue Tit Parus caeruleus. Ibis 129: 327-334.

Doucet SM, Mennill DJ, Montgomerie R, Boag PT, and Ratcliffe LM, 2005. Achromatic plumage reflectance predicts reproductive success in male black-capped chickadees. Behav Ecol 16: 218-222.

Dufva R, and Allander K, 1995. Intraspecific variation in plumage coloration reflects immune response in great tit (Parus major) males. Funct Ecol 9: 785-789.

Dunn PO, Garvin JC, Whittingham LA, Freeman-Gallant CR, and Hasselquist D, 2010. Carotenoid and melanin-based ornaments signal similar aspects of male quality in two populations of the common yellowthroat. Funct Ecol 24: 149-158.

Eaton MD, 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. Proc Natl Acad Sci USA 102: 10942-10946.

Eaton MD, and Lanyon SM, 2003. The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance. Proc R Soc Lond B270: 1721-1726.

Edge R, McGarvey DJ, and Truscott TG, 1997. The carotenoids as anti-oxidants – a review. J Photochem Photobiol 41B: 189-200.

Eeva T, Lehikoinen E, and Rönkä M, 1998. Air pollution fades the plumage of the great tit. Funct Ecol 12: 607-612.

Evans MR, Goldsmith AR, and Norris SRA, 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (Passer domesticus). Behav Ecol Sociobiol 47: 156-163.

Figuerola J, and Senar JC, 2000 Measurement of plumage badges: an evaluation of methods used in the Great Tit Parus major. Ibis 142: 482-484.

Figuerola J, and Senar JC, 2005. Seasonal changes in carotenoid- and melanin-based plumage coloration in the Great Tit Parus major. Ibis 147: 797-802.

Fitze PS, and Richner H, 2002. Differential effects of a parasite on ornamental structures based on melanins and carotenoids. Behav Ecol 13: 401-407.

Fitze PS, Kölliker M, and Richner H, 2003. Effects of common origin and common environment on nestling plumage colouration in the great tit (Parus major). Evolution 57: 144-150.

Fitzpatrick S, and Price P, 1997. Magpies' tails: damage as an indicator of quality. Behav Ecol Sociobiol 40: 209-212.

Fletcher DL, 1980. An evaluation of the AOAC method of yolk color analysis. Poultry Sci 59: 1059-1066.

Foerster K, Delhey K, Johnsen A, Lifjeld JT, and Kempenaers B. 2003. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. Nature 425: 714-717.

Galván I, and Alonso-Alvarez C, 2008. An Intracellular Antioxidant Determines the Expression of a Melanin-Based Signal in a Bird. PLoS ONE 3(10): e3335.

Galván I, and Alonso-Alvarez C, 2009. The expression of melanin-based plumage is separately modulated by exogenous oxidative stress and a melanocortin. Proc R Soc Lond B276: 3089-3097.

Garamszegi LZ, Hegyi G, Heylen D, Ninni P, de Lope F, Eens M, and Møller AP, 2006. The design of complex sexual traits in male barn swallows: associations between signal attributes. J Evol Biol 19: 2052-2066.

García-Navas V, Ortego J, and Sanz JJ, 2009. Heterozygosity-based assortative mating in blue tits (Cyanistes caeruleus): implications for the evolution of mate choice. Proc R Soc Lond B276: 2931-2940.

Gil D, 2003. Golden eggs: maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds. Ardeola 50: 281-294.

Gil D, Graves J, Hazon N, Wells A, 1999. Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. Science 286: 126-128.

Gil D, Leboucher G, Lacroix A, Cue R, and Kreutzer M, 2004. Female canaries produce eggs with greater amounts of testosterone when exposed to preferred male song. Horm Behav 45: 64-70.

Gil D, Ninni P, Lacroix A, DeLope F, Tirard C, Marzals A, and Møller AP, 2006. Yolk androgens in the barns swallow (Hirundo rustica): a test of some adaptive hypotheses. J Evol Biol 19: 123-131.

Goodwin TW, 1984. The biochemistry of the carotenoids, vol 2. Chapman and Hall, London.

Griffith SC, Örnborg J, Russell AF, Andersson S, and Sheldon BC, 2003. Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the blue tit. J Evol Biol 16: 1045-1054.

Griffith SC, Parker TH, and Olson VA, 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? Anim Behav 71: 749-763.

Griggio M, Serra L, Licheri D, Campomori C, and Pilastro A, 2009. Moult speed affects structural feather ornaments in the blue tit. J Evol Biol 22: 782-792.

Grubb TC, 1989. Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional status. Auk 106: 314-320.

Grubb TC, 1992. Ptilochronology: a consideration of some empirical results and 'assumptions'. Auk 109: 673-676.

Grubb TC, 1995. Ptilochronology: a review and prospectus. Curr Orn 12: 89-114.

Gunderson AR, Frame AM, Swaddle JP, and Forsyth MH, 2008. Resistance of melanized feathers to bacterial degradation: is it really so black and white? J Avian Biol 39: 539-545.

Gwinner H, and Schwabl H, 2005. Evidence for sexy sons in European starlings (Sturnus vulgaris). Behav Ecol Sociobiol 58: 375-382.

Hamilton WD, and Zuk M, 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. Science 218: 384-387.

Hargitai R, Matus Z, Hegyi G, Michl G, Tóth Gy, and Török J, 2006a. Antioxidants in the egg yolk of a wild passerine: differences between breeding seasons. Comp Biochem Physiol B 143: 145-152.

Hargitai R, Prechl J, and Török J, 2006b. Maternal immunoglobulin concentration in Collared Flycatcher (Ficedula albicollis) eggs in relation to parental quality and laying order. Funct Ecol 20: 829-838.

Hargitai R, Török J, Tóth L, Hegyi G, Rosivall B, Szigeti B, and Szöllősi E, 2005. Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the collared flycatcher (Ficedula albicollis). Auk 122: 509-522.

Harris WE, and Uller T, 2009. Reproductive investment when mate quality varies: differential allocation versus reproductive compensation. Phil Trans R Soc Lond B364: 1039-1048.

Hart NS, Partridge JC, Cuthill IC, and Bennett ATD, 2000. Visual pigments, oil droplets, ocular edia and cone photoreceptor distribution in two species of passerine birds: the blue tit (parus caeruleus L.) and the blackbird (Turdus merula L.). J Comp Physiol A186: 375-387.

Hausmann F, Arnold KE, Marshall NJ, and Owens IPF, 2003. Ultraviolet signals in birds are special. Proc R Soc Lond B270: 61-67.

Hegyi G, Szigeti B, Laczi M, Eens M, and Török J, 2008. Correlated variation of colour between melanin and carotenoid pigmented plumage areas in great tits. Evol Ecol Res 10: 559-574.

Hegyi G, Szigeti B, Török J, and Eens M, 2007. Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in great tits Parus major. J Avian Biol 38: 698-708.

Hegyi G, Török J, and Tóth L, 2002. Qualitative population divergence in proximate determination of a sexually selected trait in the collared flycatcher. J Evol Biol 15: 710-719.

Hegyi G, Török J, Tóth L, Garamszegi LZ, and Rosivall B, 2006. Rapid temporal change in expression and age-related information content of a sexually selected trait. J Evol Biol 19: 228-238.

Hettyey A, Hegyi G, Puurtinen M, Hoi H, Török J, and Penn DJ, 2010. Mate Choice for Genetic Benefits: Time to Put the Pieces Together. Ethology 116: 1-9.

Hidalgo-Garcia S, 2006. The carotenoid-based plumage coloration of adult blue tits Cyanistes caeruleus predicts the health status of their brood. Ibis 148: 727-734.

Hill GE, 2000. Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. J Avian Biol 31: 559-566.

Hill GE, and Brawner WR, 1998. Melanin-based plumage colouration in the house finch is unaffected by coccidial infection. Proc R Soc Lond B265: 1105-1109.

Hill GE, and Montgomerie R, 1994. Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. Proc R Soc Lond B258: 47-52.

Hill GE, Inouye CY, and Montgomerie R, 2002. Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. Proc R Soc Lond B269: 1119-1124.

Holland B, and Rice WR, 1998. Chase-away sexual selection: Antagonistic seduction versus resistance. Evolution 52: 1-7.

Holveck MJ, and Riebel K, 2010. Low-quality females prefer low-quality males when choosing a mate. Proc R Soc Lond B277: 153-160.

Hõrak P, Ots I, Vellau H, Spottiswoode C, and Møller AP, 2001. Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. Oecologia 126: 166-173.

Hoyt DF, 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. Auk 96: 73-77.

Hunt S, Bennett ATD, Cuthill IC, and Griffiths R, 1998. Blue tits are ultraviolet tits. Proc R Soc Lond B265: 451-455.

Hunt S, Cuthill I, Bennett ATD, and Griffiths R, 1999. Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. Anim Behav 58: 809-815.

Inouye CY, Hill GE, Stradi RD, and Montgomerie R, 2001. Carotenoid pigments in male house finch plumage in relation to age, subspecies, and ornamental coloration. Auk 118: 900-915.

Isaksson C, Örnborg J, Prager M, and Andersson S, 2008. Sex and age differences in reflectance and biochemistry of carotenoid-based colour variation in the great tit Parus major. Biol J Linn Soc 95: 758-765.

Isaksson C, Uller T, and Andersson S, 2006. Parental effects on carotenoid-based plumage coloration in nestling great tits, Parus major. Behav Ecol Sociobiol 60: 556-562.

Isaksson C, Von Post M, and Andersson S, 2007. Sexual, seasonal, and environmental variation in plasma carotenoids in great tits, Parus major. Biol J Linnean Soc 92: 521-527.

Jawor JM, and Breitwisch R, 2003. Perspectives in ornithology. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. Auk 120: 249-265.

Jawor JM, Linville SU, Beall SM, and Breitwisch R 2003. Assortative mating by multiple ornaments in northern cardinals (Cardinalis cardinalis). Behav Ecol 14: 515-520.

Johnsen A, Delhey K, Andersson S, and Kempenaers B, 2003. Plumage colour in nestling blue tits: sexual dichromatism, condition dependence and genetic effects. Proc R Soc Lond B270: 1263-1270.

Johnsen A, Delhey K, Schlicht E, Peters A, and Kempenaers B, 2005. Male sexual attractiveness and parental effort in blue tits: a test of the differential allocation hypothesis. Anim Behav 70: 877-888.

Johnstone RA, 1996. Multiple displays in animal communication: 'Backup signals' and 'multiple messages'. Phil Trans R Soc Lond B351: 329-338.

Kawano KM, Yamaguchi N, Kasuya E, and Yahara T, 2009. Extra-pair mate choice in the female great tit Parus major: good males or compatible males. J Ethol 27: 349-359.

Kempenaers B, Adriaensen F, van Noordwijk AJ, and Dhondt AA, 1996. Genetic similarity, inbreeding and hatching failure in blue tits: are unhatched eggs infertile? Proc R Soc Lond B263: 179-185.

Kempenaers B, Verheyen GR, and Dhondt A, 1997. Extra-pair paternity in the blue tit (Parus caeruleus): female choice, male characteristics, and offspring quality. Behav Ecol 8: 481-492.

Kempenaers B, Verheyen GR, and Dhondt AA, 1995. Mate guarding and copulation behaviour in monogamous and polygynous blue tits: do males follow a best-of-a-bad-job strategy? Bahav Ecol Sociobiol 36: 33-42.

Keyser AJ, and Hill GE, 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet colouration of a structurally based plumage ornament. Proc R Soc Lond B266: 771-777.

Kingma SA, Komdeur J, Vedder O, von Engelhardt N, Korsten P, and Groothuis TGG, 2009. Manipulation of male attractiveness induces rapid changes in avian maternal yolk androgen deposition. Behav Ecol 20: 172-179.

Kirkpatrick M, and Ryan MJ, 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of lek. Nature 350: 33-38.

Koivula K, Lahti K, Orell M, and Rytkönen S, 1993. Prior residency as a key determinant of social dominance in the willow tit (Parus montanus). Behav Ecol Sociobiol 33: 283-287.

Korsten P, Dijkstra TH, and Komdeur J, 2007a. Is UV signalling involved in male-male territorial conflict in the blue tit (Cyanistes caeruleus)? A new experimental approach. Behaviour 144: 447-470.

Korsten P, Vedder O, Szentirmai I, and Komdeur J, 2007b. Absence of status signalling by structurally based ultraviolet plumage in wintering blue tits (Cyanistes caeruleus). Behav Ecol Sociobiol 61: 1933-1943.

Kose M, and 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.

Koutsos EA, Clifford AJ, Calvert CC, and Klasing KC, 2003. Maternal carotenoid status modifies the incorporation of dietary carotenoids into immune tissues of growing chickens (Gallus gallus domesticus). J Nutr 133: 1132-1138.

Kölliker M, Heeb P, Werner I, Mateman AC, Lessels CM, and Richner H, 1999. Offspring sex ratio is related to male body size in the great tit (Parus major). Behav Ecol 10: 68-72.

Kraaijeveld K, Gregurke J, Hall C, Komdeur J, and Mulder RA, 2004. Mutual ornamentation, sexual selection, and social dominance in the black swan. Behav Ecol 15: 380-389.

Kraaijeveld K, Kraaijeveld-Smit FJL, and Komdeur J, 2007. The evolution of mutual ornamentation. Anim Behav 74: 657-677.

Krinsky NI, 1993. Actions of carotenoids in biological systems. Annu Rev Nutr 13: 561-587.

Krokene C, Rigstad K, Dale M, and Lifjeld JT, 1998. The function of extrapair paternity in blue tits: good genes or fertility insurance? Behav Ecol 9: 649-656.

Lessels CM, and Boag PT, 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. Auk 104: 116-121.

Limbourg T, Mateman AC, Andersson S, and Lessels CM, 2004. Female blue tits adjust parental effort to manipulated male UV attractiveness. Proc R Soc B271: 1903-1908.

Liu M, Siefferman L, and Hill GE, 2007. An experimental test of female choice relative to male structural coloration in eastern bluebirds. Behav Ecol Sociobiol 61: 623-630.

Loyau A, Saint Jalme M, Mauget R, and Sorci G, 2007. Male sexual attractiveness affects the investment of maternal resources into the eggs in peafowl (Pavo cristatus). Behav Ecol Sociobiol 61: 1043-1052.

Marshall RC, Leisler B, Catchpole CK, and Schwabl H, 2005. Male song quality affects circulating but not yolk steroid concentrations in female canaries (Serinus canaria). J Exp Biol 208: 4593-4598.

Masello JF, Lubjuhn T, Quillfeldt P, 2008. Is the structural and psittacofulvin-based coloration of wild burrowing parrots Cyanoliseus patagonus condition dependent? J Avian Biol 39: 653-662.

Mazuc J, Chastel O, and Sorci G, 2003. No evidence for differential maternal allocation to offspring in the house sparrow (Passer domesticus). Behav Ecol 14: 340-346.

McGraw K, Hill GE, and Parker RS, 2005. The physiological costs of being colourful: nutritional control of carotenoid utilization in the American goldfinch, Carduelis tristis. Anim Behav 69: 653-660.

McGraw KJ, 2003. Melanins, metals, and mate quality. Oikos 102: 402-406.

McGraw KJ, 2007. Dietary mineral content influences the expression of melanin-based ornamental coloration. Behav Ecol 18: 137-142.

McGraw KJ, and Hill GE, 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental colouration. Proc R Soc Lond B267: 1525-1531.

McGraw KJ, Correa SM, and Adkins-Regan E, 2006. Testosterone upregulates lipoprotein status to control sexual attractiveness in a colorful songbird. Behav Ecol Sociobiol 60: 117-122.

McGraw KJ, Mackillop EA, Dale J, and Hauber ME, 2002. Different colours reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. J Exp Biol 205: 3747-3755.

Mennill DJ, Doucet SM, Montgomerie R, and Ratcliffe LM, 2003. Achromatic colour variation in black-capped chickadees, Poecile atricapilla: black and white signals of sex and rank. Behav Ecol Sociobiol 53: 350-357.

Michl G, Török J, Péczely P, Garamszegi LZ, and Schwabl H, 2005. Female collared flycatchers adjust yolk testosterone to male age, but not to attractiveness. Behav Ecol 16: 383-388.

Møller AP, and Petrie M, 2002. Condition-dependence, multiple sexual signals, and immunocompetence in peacocks. Behav Ecol 13: 248-253.

Møller AP, and Pomiankowski A, 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? Behav Ecol Sociobiol 32: 167-176.

Møller AP, Biard C, Blount JD, Houston DC, Ninni P, Saino N, and Surai PF, 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? Avian Poult Biol Rev 11: 137-159.

Møller AP, Saino N, Taramino G, Galeotti P, and Ferrario S, 1998. Paternity and multiple signaling: Effects of a secondary sexual character and song on paternity in the barn swallow. Am Nat 151: 236-242.

Monaghan P, Nager RD, and Houston DC, 1998. The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. Proc Roy Soc Lond B265: 1731-1735.

Mousseau T A, and Fox CW, 1998. The adaptive significance of maternal effects. Trends Ecol Evol 13: 403-407.

Murphy ME, 1996. Energetics and nutrition of moult. In: Carey, C. (ed.) Avian energetics and nutritional ecology. Chapman and Hall, pp. 158-198.

Nager RG, and van Noordwijk AJ, 1992. Energetic limitation in the egg-laying period of Great Tits. Proc R Soc Lond B249: 259-263.

Navara KJ, Badyaev AV, Mendonca MT, and Hill GE, 2006a. Yolk Antioxidants Vary with Male Attractiveness and Female Condition in the House Finch (Carpodacus mexicanus). Physiol Biochem Zool 79: 1098-1105.

Navara KJ, Hill GE, and Mendonça MT, 2006b. Yolk androgen deposition as a compensatory strategy. Behav Ecol Sociobiol 60: 392-398.

Nilsson JÅ, 2000. Time-dependent reproductive decisions in the blue tit. Oikos 88: 351-361.

Nilsson JÅ, and Svensson E, 1993. Causes and consequences of egg mass variation between and within blue tit clutches. J Zool 230: 469-481.

Norman GR, and Streiner DL, 2000. Biostatistics: the bare essentials. B. C. Decker.

Norris DR, Marra PP, Kyser TK, Ratcliffe LM, and Montgomerie R, 2007. Continent-wide variation in feather colour of a migratory songbird in relation to body condition and moulting locality. Biol Lett 3: 16-19.

Norris K, 1990a Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. Behav Ecol Sociobiol 26: 129-138.

Norris K, 1990b. Female choice and the quality of parental care in the great tit Parus major. Behav Ecol Sociobiol 27: 275-281.

Norris K, 1993. Heritable variation in a plumage indicator of viability in male great tits Parus major. Nature 362: 537-539.

Nys Y, 2000. Dietary carotenoids and egg yolk coloration. Arch Geflügelk 64: 45-54.

Ojanen M, Orell M, and Väisänen RA, 1981. Egg size variation within passerine clutches: effects of ambient temperature and laying sequence. Ornis Fenn 58: 93-108.

Ojanen M, 1983. Effects of laying sequence and ambient temperature on the composition of eggs of the great tit Parus major and the pied flycatcher Ficedula hypoleuca. Ann Zool Fennici 20: 65-71.

Olson VA, and Owens IPF, 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? Trends Ecol Evol 13: 510-514.

Osorno JL, Morales J, Moreno J, Merino S, Tomás G, and Vásqez RA, 2006. Evidence for differential maternal allocation to eggs in relation to manipulated male attractiveness in the pied flycatcher (Ficedula hypoleuca). J Ornithol 147: 605-611.

Owens IPF, and Short RV, 1995. Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. Trends Ecol Evol, 10: 44-47.

Örnborg J, Andersson S, Griffith SC, and Sheldon BC, 2002. Seasonal changes in a ultraviolet structural color signal in blue tits, Parus caeruleus. Biol J Linn Soc 76: 237-245.

Parker TH, 2003. Genetic benefits of mate choice separated from differential maternal investment in red junglefowl (Gallus gallus). Evolution 57: 2157-2165.

Parker TH, and Garant D, 2004. Quantitative genetics of sexually dimorphic traits and capture of genetic variance by a sexually-selected condition-dependent ornament in red junglefowl (Gallus gallus). J Evol Biol, 17: 1277-1285.

Partali V, Liaaen-Jensen S, Slagsvold T, and Lifjeld JT, 1987. Carotenoids in food chain studies II. The food chain of Parus spp. monitored by carotenoid analysis. Comp Biochem Physiol 84B: 885-888.

Perrins C, 1979. British Tits. Collins, London.

Peters A, 2000. Testosterone treatment is immunosuppressive in superb fairy-wrens, yet free-living males with high testosterone are more immunocompetent. Proc R Soc Lond B267: 883-889.

Peters A, Delhey K, Goymann W, and Kempenaers B, 2006. Age-dependent association between testosterone and crown UV coloration in male blue tits (Parus caeruleus). Behav Ecol Sociobiol 59: 666-673.

Petrie M, Schwabl H, Brande-Lavridsen N, and Burke T, 2001. Sex differences in avian yolk hormone levels. Nature 412: 498.

Poesel A, Dabelsteen T, Darden SK, Delhey K, and Peters A, 2007. Territorial responses of male blue tits, Cyanistes caeruleus, to UV-manipulated neighbours. J Ornithol 148: 179-187.

Poston JP, Hasselquist D, Stewart IRK, and Westneat DF, 2005. Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, Passer domesticus, but not as expected. Anim Behav 70: 1171-1181.

Ratikainen I, and Kokko H, 2010. Differential allocation and compensation: who deserves the silver spoon? Behav Ecol 21: 195-200.

Roberts ML, Ras E, and Peters A, 2009. Testosterone increases UV reflectance of sexually selected crown plumage in male blue tits. Behav Ecol 20: 535-541.

Romano M, Caprioli M, Ambrosini R, Rubolini D, Fasola M, and Saino N, 2008. Maternal allocation strategies and differential effects of yolk carotenoids on the phenotype and viability of yellow-legged gull (Larus michahellis) chicks in relation to sex and laying order. J Evol Biol 21: 1626-1640.

Roulin A, 1999. Nonrandom pairing by male barn owls (Tyto alba) with respect to a female plumage trait. Behav Ecol 10: 688-695.

Rowe L, and Houle D, 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition-dependent traits. Proc R Soc Lond B263: 1415-1421.

Royle NJ, Surai PF, and Hartley IR, 2003. The effect of variation in dietary intake on maternal deposition of antioxidants in zebra finch eggs. Funct Ecol 17: 472-481.

Rutstein AN, Gilbert L, Slater PJB, and Graves JA 2004. Mate attractiveness and primary resource allocation in the zebra finch. Anim Behav 68: 1087-1094.

Sætre G-P, Dale S, and Slagsvold T, 1994. Female pied flycatchers prefer brightly coloured males. Anim Behav 48: 1407-1416.

Safran RJ, and McGraw KJ, 2004. Plumage colouration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. Behav Ecol 15: 455-461.

Safran RJ, Pilz KM, McGraw KJ, Correa SM, and Schwabl H, 2008. Are yolk androgens and carotenoids in barn swallow eggs related to parental quality? Behav Ecol Sociobiol 62: 427-438.

Saino N, Bertacche V, Ferrari RP, Martinelli R, Møller AP, and Stradi R, 2002a. Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order, maternal infection and paternal ornamentation. Proc Roy Soc Lond B269: 1729-1733.

Saino N, Ferrari R, Martinelli R, Romano M, Rubolini D, and Møller AP, 2002b. Early maternal effects mediated by immunity depend on sexual ornamentation of the male parent. Proc Roy Soc Lond B269: 1005-1011.

Saino N, Ferrari R, Romano M, Martinelli R, and Møller AP, 2003a. Experimental manipulation of egg carotenoids affects immunity of barn swallow nestlings. Proc R Soc Lond B270: 2485-2489.

Saino N, Ferrari RP, Romano M, Martinelli R, Lacroix A, Gil D, and Møller AP, 2006. Maternal allocation of androgens and antagonistic effects of yolk androgens on sons and daughters. Behav Ecol 17: 172-181.

Saino N, Romano M, Ambrosini R, Ferrari RP, and Møller AP, 2004. Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous barn swallow Hirundo rustica . Funct Ecol 18: 50-57.

Saino N, Romano M, Ferrari RP, Martinelli R, and Møller AP, 2003b. Maternal antibodies but not carotenoids in barn swallow eggs covary with embryo sex. J Evol Biol 16: 516-522.

Saks L, McGraw K, and Hõrak P, 2003. How feather colour reflects its carotenoid content. Funct Ecol 17: 555-561.

Santos SICO, and Lumeij JT, 2007. Comparison of multiple-angle spectrometry of plumage versus individual feathers for the assessment of sexual dichromatism in the long-tailed finch (Poephila acuticauda). J Ornithol 148: 281-291.

Schwabl H, 1993. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. Proc Natl Acad Sci USA 90: 11446-11450.

Senar JC, Figuerola J, and Domènech J, 2003. Plumage coloration and nutritional condition in the great tit Parus major: the roles of carotenoids and melanins differ. Naturwiss 90: 234-237.

Senar JC, Figuerola J, and Pascual J, 2002. Brighter yellow blue tits make better parents. Proc R Soc Lond B269: 257-261.

Senar JC, Negro JJ, Quesada J, Ruiz I, and Garrido J, 2008. Two pieces of information in a single trait? The yellow breast of the great tit (Parus major) reflects both pigment acquisition and body condition. Behaviour 145: 1195-1210.

Shawkey MD, and Hill GE, 2005. Carotenoids need structural colors to shine. Biol Lett 1: 121-124.

Shawkey MD, and Hill GE, 2006. Significance of a basal melanin layer to production of non-iridescent structural plumage color: evidence from an amelanotic Steller's jay (Cyanocitta stelleri). J Exp Biol 209: 1245-1250.

Shawkey MD, Estes AM, Siefferman LM, and Hill GE, 2003. Nanostructure predicts intraspecific variation in ultraviolet-blue plumage colour. Proc R Soc Lond B270: 1455-1460.

Shawkey MD, Hill GE, McGraw KJ, Hood WR, and Huggins K, 2006. An experimental test of the contributions and condition dependence of microstructure and carotenoids in yellow plumage coloration. Proc R Soc Lond B273: 2985-2991.

Sheldon BC, 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. Trends Ecol Evol 15: 397-402.

Sheldon BC, Andersson S, Griffith SC, Örnborg J, and Sendecka J, 1999. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. Nature 402: 847-877.

Siefferman L, and Hill GE, 2005a. Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (Sialia sialis). Evolution 59: 1819-1828.

Siefferman L, and Hill GE, 2005b. Male eastern bluebirds trade future ornamentation for current reproductive investment. Biol Lett 1: 208-211.

Siitari H, Honkavaara J, Huhta E, and Viitala J, 2002. Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, Ficedula hypoleuca. Anim Behav 63: 97-102.

Silva N, Avilés JM, Danchin E, and Parejo D, 2008. Informative content of multiple plumage-coloured traits in female and male European Rollers. Behav Ecol Sociobiol 62: 1969-1979.

Slagsvold T, and Lifjeld JT, 1985. Variation in plumage colour of the Great Tit Parus major in relation to habitat, season and food. J Zool LondA 206: 321-328.

Slagsvold T, and Lifjeld JT, 1992. Plumage colour is a condition-dependent sexual trait in male collared flycatchers. Evolution 46: 825-828.

Sokal RR, and Rohlf FJ, 1981. Biometry, 2nd Edn. W. H. Freeman, San Francisco, pp. 779-782.

Stein AC, and Uy JAC, 2006. Plumage brightness predicts male mating success in the lekking golden-collared manakin, Manacus vitellinus. Behav Ecol 17: 41-47.

Strohbach S, Curio E, Bathen A, Epplen JT, and Lubjuhn T, 1998. Extrapair paternity in the great tit (Parus major): a test of the "good genes" hypothesis. Behav Ecol 9: 388-396.

Surai PF, Speake BK, and Sparks NHC, 2001. Carotenoids in avian nutrition and embryonic development. 2. Antioxidant properties and discrimination in embryonic tissues. J Poultry Sci 38: 117-145.

Surmacki A, and Nowakowski JK, 2007. Soil and preen waxes influence the expression of carotenoid-based plumage coloration. Naturwissenschaften 94: 829-835.

Svensson L, 1992. Identification guide to European passerines, 4th edn. Svensson, Stockholm.

Szigeti B, Török J, Hegyi G, Rosivall B, Hargitai R, Szöllősi E, and Michl G, 2007. Egg quality and parental ornamentation in the blue tit Parus caeruleus. J Avian Biol 38: 105-112.

Tanvez A, Beguin N, Chastel O, Lacroix A, and Leboucher G, 2004. Sexually attractive phrases increase yolk androgen deposition in canaries, (Serinus canaria). Gen Comp Endocrinol 138: 113-120.

Török J, and Tóth L, 1988. Density dependence in reproduction of the Collared Flycatcher (Ficedula albicollis) at high population levels. J Anim Ecol 57: 251-258.

Tschirren B, Fitze PS, and Richner H, 2003. Proximate mechanisms of variation in the carotenoid-based plumage coloration of nestling great tits (Parus major L). J Evol Biol 16: 91-100.

Tschirren B, Saladin V, Fitze PS, Schwabl H, and Richner H, 2005. Maternal yolk testosterone does not modulate parasite susceptibility or immune function in great tit nestlings. J Anim Ecol 74: 675-682.

Uller T, Eklöf J, and Andersson S, 2005. Female egg investment in relation to male sexual traits and the potential for transgenerational effects in sexual selection. Behav Ecol Sociobiol 57: 584-590.

Vedder O, Korsten P, Magrath MJL, and Komdeur J, 2008. Ultraviolet plumage does not signal social status in free-living blue tits; an experimental test. Behav Ecol 19: 410-416.

Veiga JP, and Puerta M, 1996. Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, Passer domesticus. Proc R Soc Lond B263: 229-234.

Velando A, Beamonte-Barrientos R, and Torres R, 2006. Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. Oecologia 149: 535-542.

Walsberg GE, 1983. Avian ecological energetics. In: Farner DS, King JR, and Parker KC (eds). Avian biology, vol. 8. Academic Press, London, pp. 161-220.

Wiens JJ, 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. Trends Ecol Evol 16: 517-523.

Williams TD, 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. Biol Rev 68: 35-59.

Williamson KA, Surai PF, and Graves JA, 2006. Yolk antioxidants and mate attractiveness in the zebra finch. Funct Ecol 20: 354-359.

Yezerinac SM, and Weatherhead PJ, 1997. Extra-pair mating, male plumage colouration and sexual selection in yellow warblers (Dendroica petechia). Proc R Soc Lond B264: 527-532.

9. ÖSSZEFOGLALÁS

Ma még nincs egységes álláspont arról, hogy a madarak különböző eredetű tollazati színeit az egyedi minőségük megbízható jelzéseiként használhatják-e a fajtársaik. Bizonyos színezeti jelzésekről már megállapították, hogy szerepük van az intraspecifikus kommunikációban: párválasztási vagy státuszjelző bélyeg lehetnek. Ezeknél a díszeknél érdemes megvizsgálni, hogy a tojók használják-e őket a szaporodási befektetéseiknek az utódok várható szaporodási értékéhez való igazításához (differenciális allokáció hipotézise). A kék cinegénél (*Cyanistes caeruleus*) ismert, hogy a fejtető kék/UV színének intenzitása szexuálisan szelektált jelleg, és a tojók a fiókaetetési befektetésüket a differenciális allokáció hipotézise szerint igazítják a hím fejtetői színe alapján. Jelen dolgozat eredményei szerint a differenciális allokáció már a tojássárgája színében is megmutatkozik, tehát a preferált hímmekkel párbaállt tojók több karotinoidot juttatnak a fejlődő embriók számára.

A széncinegék (*Parus major*) fekete fejtetői színezetének intraspecifikus kommunikációban való szerepe viszont mindezidáig felderítetlen volt, a mellkasi sárgaság információtartalmáról és funkciójáról pedig ellentmondásosan vélekedtek. A dolgozat eredményei szerint a széncinegék fejtetői színezete kondíciófüggő bélyeg, és határozott ivari dimorfizmust mutat, ha az általuk látható UV tartományt is figyelembe vesszük. Ennek megfelelően ennél a fajnál is szerepe lehet a kölcsönös párválasztásban, mivel a széncinegék a fejtetői színezet szerint asszortatív párbaállási mintázatot mutattak.

Az állatok több szignál egyidejű használatával az egyedi minőség különböző aspektusairól közölhetnek információt (többszörös üzenet hipotézis), vagy megbízhatóbb információt nyújthatnak ugyanarról a tulajdonságról (redundáns üzenet hipotézis). A széncinege vizsgált két régiójának együttes elemzése alapján mindkét hipotézis támogatást nyert: a mellkasi sárgaság az egyedek testméretéről, míg a fekete fejtetői színezet a vedlés alatti fizikai kondícióról tudósít, de számottevő korreláló varianciájuk is van, amely alapján számolt közös színezeti tengely szintén függ a vedlés alatti fizikai kondíciótól. A dolgozat eredményeiből több következtetés vonható le. Egyrészt, a jövőben tervezett olyan vizsgálatoknál, amelyekben az utódok rátermettségét a szülői minőséggel összefüggésben vizsgálják, az anyai hatások figyelembevételénél olyan specifikus tojásösszetevők hatásával is számolni kell, mint a karotinoidok. Másrészt további fajoknál szükséges a differenciális allokációt vizsgálni, hogy kiderüljön, milyen feltételek vezetnek a pozitív vagy negatív differenciális allokációhoz. Megállapítható továbbá, hogy a karotinoid alapú tollszínek (pl. sárga) nem feltétlenül jelzik jobban a kondíciót, mint a melanin alapúak (pl. fekete), és hogy a

struktúrszínek (pl. UV) különösen megbízható indikátorai az egyedi minőségnek. Végül, közelebb juthatunk a többszörös jelzések által közvetített információhoz, ha nem csak izoláltan vizsgálunk különböző jelzéseket, hanem lehetséges közös információtartalmukat is felderítjük.

10. SUMMARY

To date, there is no consensus about the reliability of the different types of bird feather colours as signals of individual quality. Some colours have a demonstrated role in intraspecific communication: they are used as mate choice cues or status signals. Therefore, it is worth investigating whether these ornaments are used by females when adjusting their investment in reproduction to the expected reproductive value of their offspring (differential allocation hypothesis, DAH). In the blue tit (*Cyanistes caeruleus*), it is known that the blue/UV coloration of the crest is a sexually selected trait and females adjust their feeding effort to the colour of their mate. Here I show that the DAH appears already in the hue of the egg yolks so as the females mated to more attractive males deposit more carotenoids in the eggs.

However, the role of the black crown of great tits (Parus major) in intraspecific communication has been neglected yet, and results are equivocal about the information content and function of their yellow breast coloration. The results of this thesis show that the colour of the black crown of great tits is a condition-dependent trait with clear sexual dimorphism when considering the whole spectrum seen by this species, including UV-reflection. Therefore, it may be used in mutual mate choice. Indeed, assortative mating is found based on the colour of the black crown.

By using multiple signals, animals may convey information about different aspects of individual quality (multiple message hypothesis) or alternatively, they may transmit information about the same attribute more reliably (redundant message hypothesis). The common analysis of the black crown and yellow breast colours of great tits gave support to both hypotheses. Breast yellowness signalled body size while crown colour indicated body condition during moult, however, the spectral variation of these regions was correlated. The common colour axis derived from this correlated variation was also dependent on body condition during moult. Several conclusions can be drawn from these findings. First, studies assigning offspring fitness to parental quality should consider the potential maternal effects of specific egg components like carotenoids. Second, we need to investigate the DAH in many species in order to elucidate which conditions lead to positive or negative differential allocation. Furthermore, we can infer that carotenoid-based colours are not consistently better signals of body condition than melanin-based colours, and that structural colours are particularly reliable indicators of individual quality. Finally, we could get closer to understand

the role of multiple signals by investigating not only isolated traits but also their potential common information content.

11. PUBLIKÁCIÓK

A dolgozat alapját képező tudományos cikkek

Hegyi G, **Szigeti B**, Laczi M, Eens M, and Török J, 2008. Correlated variation of colour between melanin and carotenoid pigmented plumage areas in great tits. Evol Ecol Res 10: 559-574.

Hegyi G, **Szigeti B**, Török J, and Eens M, 2007. Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: information content and role in great tits Parus major. J Avian Biol 38: 698-708.

Szigeti B, Török J, Hegyi G, Rosivall B, Hargitai R, Szöllősi E, and Michl G, 2007. Egg quality and parental ornamentation in the blue tit Parus caeruleus. J Avian Biol 38: 105-112.

A dolgozat alapját képező konferencia összefoglalók és előadások

Hegyi G, **Szigeti B**, Laczi M, and Török J, 2007. Több jelzés összhangja: az egyedek közti variáció közös tengelyei széncinegék (Parus major) tollazati foltjainak színezetében. MBT, Ökológiai Szakosztály 2007. 04. 28. ülése, Budapest.

Hegyi G, **Szigeti B**, Török J, and Eens M, 2006. Melanin, carotenoid and structural plumage ornaments: condition-dependence and assortative mating in great tits. Ref# 206. 11th Int Cong Soc Behav Ecol , Tours.

Szigeti B, Török J, Hegyi G, Rosivall B, Szöllősi E, Hargitai R, and Michl G, 2004. Preferenciális anyai befektetés a kék cinegénél. előadás, IX. Magyar Etológiai Konferencia, Alsógöd.

Szigeti B, Török J, Hegyi G, Rosivall B, Szőllősi E, Hargitai R, and Michl G, 2004. Differential allocation in blue tits suggested by correlated coloration of egg yolk and male plumage. 11th Int Cong Soc Behav Ecol, Jyväskylä.

Szigeti B, Török J, Hegyi G, Rosivall B, Hargitai R, Szöllősi E, and Michl G, 2005. Egg quality and parental ornamentation in the blue tit. Ref# 271. 29th Int Ethol Cong, Budapest.

Török J, Hargitai R, **Szigeti B**, Blázi Gy, Siklódi B, and Michl G, 2007. Szignálok szerepe az anyai részrehajlásban. MBT, Ökológiai Szakosztály 2007. 04. 28. ülése, Budapest.

Egyéb tudományos cikkek

Hargitai R, Török J, Tóth L, Hegyi G, Rosivall B, **Szigeti B**, and Szöllősi E, 2005. Effects of environmental conditions and parental quality on the inter- and intraclutch egg size variation in the collared flycatcher (Ficedula albicollis). Auk 122: 509-522.

Herényi M, Török J, Garamszegi LZ, Hargitai R, Hegyi G, Michl G, Rosivall B, **Szigeti B**, and Szöllősi E, 2004. Másodlagos nemi jellegek és utódszám kapcsolata a hím örvös légykapóknál. Állattani Közlemények 89: 31-41.

Laczi M, Cserepes TM, Hegyi G, Michl G, **Szigeti B**, and Török J, 2006. A tollazat UV-reflektanciája és a táplálkozás kapcsolata vízimadaraknál. Állattani Közlemények 91: 117-126.