

SZENT ISTVÁN EGYETEM

**A SZAPORODÁSI RENDSZER VIZSGÁLATA EGY
KÉTSZÜLŐS UTÓDGONDOZÁSÚ BOGÁRFAJNÁL**

Doktori (PhD) értekezés

Rosa Márta Erzsébet

Gödöllő

2020

A doktori iskola

megnevezése: Biológia Tudományi Doktori Iskola

tudományága: Biológia tudomány

vezetője: Dr. Nagy Zoltán, DSc
Intézetvezető, Egyetemi tanár
SZIE Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar,
Növényteni és Ökofiziológiai Tanszék

Témavezető: Dr. Kosztolányi András
Tanszékvezető, Egyetemi docens
Állatorvostudományi Egyetem
Ökológiai Tanszék

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS	5
1.1. Témafelvetés.....	5
1.2. Célkitűzések.....	5
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	7
2.1 Szaporodási rendszerek	7
2.1.1 Utódgondozás és nemek közötti munkamegosztás	7
2.1.2 Intraszexuális kompetíció.....	13
2.1.3 A párválasztásnál szerepet játszó feromonok jellemzése.....	19
2.2 A nagyfejű csajkó bemutatása	20
3. ANYAG ÉS MÓDSZER.....	23
3.1 A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatása az utódgondozó viselkedésre	23
3.1.1 Vizsgálati elrendezés.....	23
3.1.2 Viselkedési változók és a szaporodási siker mérése	24
3.1.3 Statisztikai elemzés	25
3.2 A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedése	26
3.2.1 Vizsgálati egyedek	26
3.2.2 Viselkedésteszték	27
3.2.3 Az elemzésnél használt változók.....	29
3.2.4 Statisztikai elemzés	29
3.3 Alternatív szaporodási stratégiák jelenléte	31
3.3.1 Vizsgálati folyamat	31
3.3.2 Statisztikai elemzés	34
3.4 A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációja	35
3.4.1 Y-olfaktométer teszt.....	35
3.4.2 Különböző testrészek extraktumainak elektroantennográfiás vizsgálata.....	36
3.4.3 Illatanyagok összegyűjtése és elemzése élő egyedek feletti légtérből	39
3.4.4 Illatanyagok összegyűjtése és elemzése ürülék feletti légtérből	40
3.4.5 Statisztikai elemzés	42
4. EREDMÉNYEK	43
4.1 A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatása az utódgondozó viselkedésre	43
4.1.1 A járatban töltött idő és levélgyűjtési gyakoriság alakulása	43
4.1.2 Az ivararány és a denzitás hatása az utódok számára és minőségére	44
4.2 A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedése	45
4.2.1 A járat megközelítése, a betolakodás és a teljes összecsapás jellemzése.....	45
4.2.2 A felszín feletti küzdelem jellemzése.....	46

4.2.3 A játszma kimenetele	49
4.3 Alternatív szaporodási stratégiák jelenléte	50
4.3.1 Hím polimorfizmus	50
4.3.2 Agyarhossz	53
4.3.3 Hereméret	53
4.3.4 Spermiumhossz	54
4.4 A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációja	55
4.4.1 Y-olfaktométer teszt	55
4.4.2 Különböző testrészek extraktumainak elektroantennográfiás vizsgálata	55
4.4.3 Illatanyagok összegyűjtése és elemzése élő egyedek feletti légtérből	57
4.4.4 Illatanyagok összegyűjtése és elemzése ürülék feletti légtérből	58
4.5 Az eredmények összefoglalás, új tudományos eredmények	59
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK.....	60
5.1 A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatása az utódgondozó viselkedésre	60
5.2 A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedése	62
5.2.1 Tulajdonosok és betolakodók közti különbségek.....	62
5.2.2 Kis- és nagyméretű betolakodók győzelmi esélyei és kezdeményezőkézsége.....	64
5.2.3 Különbségek a küzdelem hosszában és fokozódásának mértékében	65
5.2.4 Változások a szaporodási időszak során	66
5.3 Alternatív szaporodási stratégiák jelenléte	66
5.4 A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációja	68
6. ÖSSZEFOGLALÁS	71
7. SUMMARY	74
8. PUBLIKÁCIÓS LISTA	77
9. IRODALOMJEGYZÉK.....	78
10. MELLÉKLETEK	95
M1. A nagyfejű csajkó tipikus élőhelye és tápláléka (Csobánka)	95
M2. A nagyfejű csajkó járata.....	96
M3. Az adatok eloszlásának bemutatása: járatban töltött idő	97
M4. Az adatok eloszlásának bemutatása: levélgyűjtési gyakoriság	97
M5. Az adatok eloszlásának bemutatása: az utódszám eloszlása.....	98
M6. Az előtörzselenség és az agyarhossz kapcsolata log-transzformált adatokon.....	99
M7. Az adatok eloszlásának bemutatása: testrészek extraktumaira adott csápválaszok	100
M8. Az adatok eloszlásának bemutatása: élő egyedek illatanyagaira adott csápválaszok	101
M9. Az adatok eloszlásának bemutatása: az ürülék illatanyagaira adott csápválaszok	102
11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	103

1. BEVEZETÉS

1.1. Témafelvetés

A nem-rokon egyedek közötti kooperáció kialakulása és fennmaradása máig az evolúcióbiológia egyik nagy kérdése. A kooperáció egyik példája a kétszülős utódgondozás, ami irodalmi adatok alapján jól megfigyelhető a nagyfejű csajkó (*Lethrus apterus*, Laxmann, 1770, Coleoptera: Geotrupidae) bogárfajnál. Ez az eddig alig vizsgált faj különösen érdekes alanya lehet az ivari szelekcióval kapcsolatos vizsgálatoknak, hiszen szaporodási rendszere sok tekintetben eltér a gyakori modellszervezetektől, például folyamatos a megtermékenyített peték lerakása a szaporodási időszak alatt, valamint az utódgondozás a lárvák kikelése előtti időszakra korlátozódik. Friss kutatások alapján úgy tűnik továbbá, hogy a faj utódgondozó viselkedése igen plasztikus, ugyanis az elmúlt évszázadból származó megfigyelésekhez képest változás következhetett be a hazai populációk nemek közötti munkamegosztásában (KOSZTOLÁNYI et al. 2015). Ennek megfelelően dolgozatom célja a faj szaporodási rendszerének jobb megismerése volt, amit elsősorban a populáción belüli szociális hatások és a hímek közti intraszexuális kompetíció különböző aspektusainak vizsgálatával, valamint a nemek közötti kémiai kommunikáció tanulmányozásával kívántam elérni.

1.2. Célkitűzések

1. A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatásának vizsgálata az utódgondozó viselkedésre
Az olyan kétszülős fajoknál, ahol magas a páron kívüli párzások kockázata és a peterakás folyamatos a szaporodási időszak alatt azt várhatjuk, hogy hímek felé eltolt ivararány (vagyis fokozott hímek közötti kompetíció) mellett a hímek kevesebbet fektetnek a gondozásba és többet a pár őrzésébe. Ezt a hatást tovább erősítheti a nagy egyedsűrűség a gyakoribb interakcióknak köszönhetően. Hipotéziseim teszteléséhez féltermészetes körülmények között vizsgáltam a párok levélgyűjtési gyakoriságát (utódgondozó viselkedés), járatban töltött idejét (a járat egyéb tevékenységek mellett feltehetően egyedüli színtere a pár őrzésének és a kopulációknak) és reprodukciós sikerét háromféle ivararány és háromféle denzitás kezelés minden lehetséges kombinációjában. Predikciónk szerint a hímek arányának növekedésével a párok több időt töltenek járataikban és kevesebb levelet gyűjtenek, esetleg kevesebb vagy kisebb utódokat hozva létre.
2. A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedésének vizsgálata
A nagyfejű csajkó szaporodási rendszerében különösen fontos szerepe lehet az intraszexuális kompetíciónak. A szabadban is gyakran megfigyelhető, tulaj-betolakodó

típusú összetűzések kapcsán a következő hipotéziseket teszteltem: (1) a tulajdonos szerepében lévő egyedeknek általában jelentős előnyük van, így a betolakodók várhatóan csak akkor képesek nyerni, ha átlag feletti fizikai képességekkel rendelkeznek, (2) a kisméretű betolakodók alacsony győzelmi esélyük következtében kisebb valószínűséggel kezdeményeznek összetűzést, mint a nagyok, (3) a betolakodók mérete feltehetően pozitív összefüggésben áll a küzdelmek hosszával és fokozódásának mértékével, valamint (4) a könnyen megszerezhető járatok számának csökkenése miatt a játszmák hossza változik a szaporodási időszak előrehaladtával. A fenti hipotézisek teszteléséhez szélsőségesen kicsi vagy nagy méretkategóriákba tartozó betolakodók véletlenszerűen kiválasztott járattulajdonosokkal szembeni sikerét vizsgáltam terepi körülmények között.

3. Alternatív szaporodási stratégiák jelenlétének vizsgálata

Hipotézisem szerint a kicsi méretkategóriába eső hímek hátrányban vannak a párválasztás és a pár megtartása során, így a nyílt küzdelem helyett előnyösebb lehet valamilyen alternatív (például besurranó) stratégiát választaniuk, ami mellett elképzelhető, hogy fokozott mértékű spermakompetícióval kell szembenéznük. Ebben az esetben arra számítok, hogy a kis méretkategóriába eső hímek testméretükhöz képest rövidebb agyarszerű rágónyúlványokkal (prekopulációs jelleg) és nagyobb ivarmirigyekkel vagy hosszabb spermiumokkal (posztkopulációs jelleg) rendelkeznek a nagyméretű hímekhez képest. Az is elképzelhető, hogy a spermatermelés a kisméretű hímeknél korábban megkezdődik vagy éppen tovább tart, így a szaporodási időszak bizonyos szakaszában szerezhettek spermakompetíciós előnyt. Hipotézisem teszteléséhez először populációs szinten vizsgáltam a hímek közötti polimorfizmus jelenlétét, majd a szaporodási időszak elején és végén begyűjtöttem szélsőségesen kicsi és nagy méretkategóriába tartozó hímeket, lemértem az agyarhosszukat, majd boncolást követően megállapítottam a herék méretét, illetve a spermiumok hosszát.

4. A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációjának vizsgálata

Hipotézisem szerint a párválasztásnál és a pár felismerésénél fontos szerepet töltenek be a szexferomonok, így célom volt ezek jelenlétének és termelődési helyének a beazonosítása. A munka során először viselkedési tesztekét végeztem Y-olfaktométerben, ahol a hímek orientációját vizsgáltam nőstény illatanyagok irányába. Ezt követően elektroantennográfiás módszerrel vizsgáltam izolált rovarcsápok választást különböző testrészekből készített extraktumokra, valamint élő egyedek és ürülék feletti légtérből származó illatanyagra.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1 Szaporodási rendszerek

Szaporodási rendszer alatt jelen esetben minden olyan, elsősorban szociális viselkedést értünk, melynek célja a szaporodási siker maximalizálása. Ebben az értelemben ide sorolhatók a párválasztás, a pár megszerzéséért zajló intraszexuális kompetíció, a hímek és nőtények között kialakuló párkapcsolatok (párási rendszerek), valamint az utódok gondozásával kapcsolatos viselkedések (utódgondozási rendszerek) különböző aspektusai (REYNOLDS 1996). Az alábbi fejezetekben a szaporodási rendszerek általunk vizsgált viselkedésformáit és mechanizmusait fejtem ki részletesebben.

2.1.1 Utódgondozás és nemek közötti munkamegosztás

Utódgondozásnak nevezünk minden olyan szülői viselkedést, mely növeli az utódok rátermettségét (CLUTTON-BROCK 1991). A gondozás azonban jelentős költségekkel járhat, így a jelenlegi utódokba történő szülői befektetés csökkentheti a jövőbeli utódok létrehozásának esélyét (TRIVERS 1972). Az utódaikat gondozó fajoknál jellemzően a nőtények végzik az ezzel kapcsolatos feladatokat, vannak azonban olyan fajok is, ahol a hímek gondoznak, illetve ahol a szülők egymással kooperálva biztosítják az utódok megfelelő fejlődését. Érdekes evolúcióbíológiai kérdés, hogy a kétszülős gondozású rendszerekben hogyan történik a nemek közötti munkamegosztás, hiszen míg a szülők egyformán osztoznak az utódok jelentette fitnesznyereségben, a gondozással járó költségeket egyedileg állják, így mindkét félnek az lenne az érdeke, hogy párjára hárítsa a feladatok nagyobb részét (HOUSTON et al. 2005).

2.1.1.1 Utódgondozás az ízeltlábúaknál

A szaporodással összefüggő szociális viselkedéseket (ezen belül is elsősorban az utódgondozást) célzó vizsgálatok alanyai a legtöbb esetben madarak, mivel ebben a csoportban figyelhető meg legnagyobb arányban a szülők közötti kooperáció (BURLEY és JOHNSON 2002). Az ízeltlábúakon végzett vizsgálatoknak ugyanakkor számos előnye van, aminek köszönhetően kiváló lehetőséget nyújthatnak az utódgondozási rendszerekkel kapcsolatos kérdések megválaszolásához. Ilyen előny például, hogy (1) nagyon változatos párási és utódgondozási viselkedést mutatnak, (2) kis méretük révén költséghatékonyan vizsgálhatók és tarthatók, illetve (3) rövid élettartamuknak és gyors szaporodási rátájuknak köszönhetően általában rövid időn belül elvégezhetünk rajtuk több generációra kiterjedő vizsgálatokat is.

Az ízeltlábúak legalább 16 különböző leszármazási vonalában alakult ki az utódgondozás valamilyen formája (TALLAMY 2001). Különösen gyakori pókoknál, skorpióknál, álskorpióknál

és százlábúaknál (COSTA 2006). Az ízeltlábúakon belül a rovarok több mint 12 rendjében és összesen nagyjából 50 családjában találkozhatunk gondozással (COSTA 2006), ez azonban csupán a rovarfajok 1%-át jelenti, tehát valójában meglehetősen ritka jelenségnek számít. A rovarok többségénél a szikanyag biztosítása és a megfelelő petézőhely kiválasztása elegendő az utódok megfelelő növekedésének és túlélésének biztosításához, így ezeken felül a szülők nem végeznek további gondozást (SMISETH et al. 2012). A nőstények ráadásul gyakran hatalmas számban rakják le a megtermékenyített petéiket, ami még nagy utódmortalitás mellett is biztosítéka lehet a szaporodási sikernek (ZEH és SMITH 1985, TALLAMY és WOOD 1986). Fejlettebb utódgondozásra elsősorban olyan esetekben számíthatunk, ahol szülői segítség nélkül nagyon alacsony lenne az utódok túlélési esélye (például magas a predáció kockázata, az utódok nehezen beszerezhető, esetleg csak előkészítést követően emészthető táplálékot igényelnek), vagy ahol a szülők életmódja (például járatban élő, élelmet felhalmozó fajok) lehetővé teszi az utódok viszonylag kis költséggel járó, hatékony ellátását (TALLAMY és WOOD 1986).

Az ízeltlábúaknál előforduló utódgondozási formák közé tartozik az egy csomóba lerakott peték (pl.: *Elasmucha* poloskák, KUDÔ et al. 1989), illetve a már kikelt utódok őrzése, aktív védelmezése (pl.: *Umbonia crassicornus*, RAMASWAMY és COCROFT 2009), valamint hordozása. Ez utóbbi célra szolgálnak az elsősorban nem-rovar ízeltlábúakra (például a *Phrynus marginemaculatus* ostorlábú fajra) jellemző költőtasakok, de az utódok hordozása csótányoknál is gyakori akár a szárnyak alatt (*Thorax porcellana*, BHOOPATHY 1998) vagy a potroh belsejében (*Diploptera punctata*, NALEPA és BELL 1997). Egy másik érdekes utódgondozási forma a peték és a lárvák tisztogatása, ami nagy valószínűséggel antimikrobiális célokat szolgál és különösen gyakori fülbemászóknál, százlábúaknál (COSTA 2006), illetve az olyan fajoknál, melyek szerves anyagba vagy talajra petéznek, mint például a földipoloskákhoz tartozó *Sehirus cinctus* (SITES és MCPHERSON 1982). Olyan fajok is előfordulnak, melyek maguk hozzák létre az utódok fejlődését biztosító környezetet. Számos pókfaj készít selyemből szőtt fészket, mely nemcsak védelmet nyújt az utódoknak, de megfelelő páratartalmat és hőmérsékletet is biztosít számukra. Más fajok földalatti járatot ásnak, ami szintén megfelelő környezetet biztosíthat akár szélsőséges időjárási viszonyok mellett is. A fészket vagy járatot építő fajoknál gyakran megfigyelhető a fészkek őrzése is a betolakodó hímekkel és a predátorokkal szemben (HALFFTER et al. 1980, KING és FASHING 2007, SCOTT 1990, REID és ROITBERG 1994). Az utódgondozás egyik feltehetően legnagyobb költségekkel járó formája azonban az utódok táplálása. A temetőbogár (*Nicrophorus* sp., EGGERT és SAKALUK 2000) szülők például elhullott állatok maradványaival táplálják utódaikat, számos ganajtúró faj (*Scarabaeoidea*) pedig ürülékből gyúrt galacsinokat készít föld alatt fejlődő lárvái számára.

Az utódgondozást mutató ízeltlábú fajoknál a gondozást többnyire csak a nőtények végzik (TALLAMY 1994), előfordulnak azonban olyan fajok is, ahol a hímek gondoznak (TRUMBO 2012, SUZUKI 2013) sőt, olyanok is akadnak, ahol kétszülős (biparentális) utódgondozási rendszer alakult ki. A nőtények kitüntetett szerepét az utódgondozásban BATEMAN (1948) azzal magyarázta, hogy míg a hímek reprodukciós nyeresége egyenes arányban nő a párzások számával, addig a nőtények sikere az első megtermékenyítést követően nem nő tovább jelentős mértékben. Ebből következik, hogy a hímek számára jobban megéri a párzást követő dezertálás és az új partnerek felkutatása, mint az utódok gondozása, a nőtények ugyanakkor reprodukciós sikerüket az utódok minőségének javításával biztosíthatják, így elsősorban ennél a nemnél számíthatunk a pár alapos megválasztására és az utódok gondozására. Az érvelés egyik gyengesége, hogy a hímek sok esetben nem tudják kihasználni magas potenciális szaporodási rátájukat, így továbbra is kérdéses, hogy a gyengébb kompetíciós képességekkel rendelkező hímek a dezertálás helyett miért nem fektetnek meglévő utódaik gondozásába (KOKKO és JENNIONS 2008). Tovább árnyalhatja a képet az is, hogy a párzások száma nem csak az utódszám emelkedésén keresztül járulhat hozzá a nőtények fitneszének növeléséhez. Amennyiben a párzás egyéb nyereséget jelent a nőtény számára (például a hím territóriumához való hozzáférés vagy nászajándékok révén), ott a nőtényeknek is érdekében állhat a gondozás helyett újabb partnereket felkutatni.

A Bateman által is megállapított különbséget a nemek potenciális szaporodási rátájában TRIVERS (1972) az ivarsejtek eltérő méretére, vagyis az anizogámia jelenségére vezette vissza. Trivers a nőtény gondozás magyarázataként azt is felvetette, hogy a nagyobb, költségesebb petesejtet létrehozó nőtények már a megtermékenyítés előtt többet fektetnek a szaporodásba, mint a hímek, így számukra nagyobb értéket képviselhetnek az utódok. Ezt az érvelést azonban több kritika is érte, hiszen téves azt feltételezni, hogy egy korábbi befektetés miatt nagyobb haszonnal fog járni az adott, jelentős költségekkel járó tevékenység folytatása, mint az azzal való felhagyás („Concorde fallacy”, DAWKINS és CARLISLE 1976). Az anizogámia jelentőségét ennek ellenére nem szabad figyelmen kívül hagynunk, ebből következik ugyanis az ivarsejtek eltérő termelődési rátája, ami miatt a nőténynek számára valóban több időbe és energiába telhet az új utódok létrehozása. A nőtények tehát kevésbé kockáztathatják meg az utódok elvesztését, így ha a gondozást egy szülő is el tudja végezni, az nagy valószínűséggel a nőtény lesz.

Fontos szempont lehet az is, hogy a belső megtermékenyítésű fajoknál a nőtényekkel ellentétben a hímek nem lehetnek teljesen biztosak abban, hogy az utódok valóban tőlük származnak (TRIVERS 1972). Ha fennáll annak a veszélye, hogy a nőtények félrelépése miatt az utódok egy része páron kívüli megtermékenyítésből származik, akkor az apasági bizonytalanság mértékétől függően a hímek gondozás helyett a párzások számának növelésébe fektethetnek (ALONZO 2010). A jövőbeli párzásaik során elért apaságuk ugyan nem lesz feltétlenül magasabb

a jelenleginél (bár ez sem kizárt amennyiben az apaság valószínűsége nő például az életkorral vagy a státusszal, KEHL et al. 2013), a párzások számának növelésével elért nagyobb utódszám mégis nagyobb teljes szaporodási sikert biztosíthat számukra, mint a gondozás (QUELLER 1997). Valójában az apasági bizonytalanság és az utódgondozásba való befektetés mértéke között ennél minden bizonnyal komplexebb kapcsolat áll fenn, amit egyéb változók is befolyásolhatnak, mint például az egyedi minőség és a várható jövőbeli szaporodási siker (ALONZO és KLUG 2012). Mindenesetre az apaság kérdésének jelentőségét mutatja, hogy számos fajnál a hímek igen sokféle, gyakran meglehetősen költséges viselkedésbeli és fiziológiai befektetéseken keresztül igyekeznek biztosítani apaságukat (SIMMONS 2014).

A nemi szerepek alakulásánál az is fontos lehet, hogy amennyiben az utódok felneveléséhez elég csak egy szülő jelenléte, akkor várhatóan az a fél fog gondozni, amelyik később tud dezertálni, hiszen reprodukciós sikerének elvesztését kockáztatná a gondozás megtagadásával (TRIVERS 1972). Mivel a belső megtermékenyítésű fajoknál a hímek a párzást követően azonnal tovább tudnak állni, így nem meglepő, hogy elsősorban a nőstények kerülnek ebbe a kényszerű helyzetbe.

Egyes fajoknál az utódgondozást nem a nőstények, hanem kizárólag a hímek végzik. Ez a fajta utódgondozási rendszer leggyakrabban akkor szokott kialakulni, ha ebből a hímnek fokozott párzási lehetősége adódik (TALLAMY 1994). A *Pseudopucroli* kaszáspókoknál például a petéket őrző hímek jelentősen attraktívabbak a nőstények számára, mint a nem őrzők, ami akár ahhoz is vezethet, hogy a hímek kezdetben idegen szülők petéit kezdik el őrizni (TRUMBO 2012). Ilyen utódgondozási rendszerrel találkozhatunk *Rhinocoris* fajoknál és a vízben élő tutajpoloskánál (Belostomatidae, SMITH 1997, KELLY és ALONZO 2009) is.

A kétszülős (biparentális) utódgondozás az ízeltlábúaknál elsősorban ásó életmódú, fában élő vagy fészket építő fajoknál figyelhető meg (TRUMBO 1996, SUZUKI 2013). Meglehetősen gyakori ez a fajta gondozás a ganajtúrófélék (Scarabaeidae) körében, ahol a szülők sok esetben ürülékből gyúrt galacsinokat hordanak közösen kiásott földalatti járatuk kamráiba, a még ki nem kelt utód számára (SIMMONS és RIDSDILL-SMITH 2011). A peterakást követő (poszt-ovipozíciós) kooperatív gondozás már valamivel ritkább, de megfigyelhető például a *Coprini* és *Oniticellini* csoportokban (HALFFTER 1997), valamint különösen jól dokumentált a temetőbogaraknál (*Nicrophorus sp.*, TRUMBO 1992, TRUMBO és EGGERT 1994, EGGERT és SAKALUK 2000), ahol a lárvák a számukra előkészített tetemben fejlődnek, miközben szüleik felöklendezett táplálékkal is etetik őket. Kétszülős utódgondozásról számoltak még be a szintén ásó életmódú *Parastizopus armaticeps* (Tenebrionidae) fajnál (RASA et al. 1998, HEG és RASA 2004) is, ahol a szülők a földalatti járatokba növényi eredetű táplálékot gyűjtenek az utódok számára. A fában élő csoportok közül érdemes említést tenni az ormányosbogár-félék (Curculionidae) közé tartozó *Scolytinae* és *Platypodinae* alcsaládokról, illetve egyes

cukorbogárfélékről (Passalidae), ahol a hímek a járat tisztogatásával és ragadozókkal szembeni védelmezésével járulnak hozzá az utódok felneveléséhez (REID és ROITBERG 1994, SCHUSTER és SCHUSTER 1997). A hártváásszárnyúak (*Hymenoptera*) rendjében is találkozhatunk kétszülős utódgondozással a fészket építő kaparódarazsaknál (Sphecidae, ALCOCK 1975, BROCKMANN és GRAFEN 1989) és egyes *Polistes* fajoknál (MAKINO 1993, HUNT és NOONAN 1979). A nemek befektetésének aránya azonban a biparentális rendszerekben sem feltétlenül azonos, és sokszor tapasztaljuk, hogy ilyenkor is a nőtények végzik a feladatok nagy részét (KOSZTOLÁNYI et al. 2015, QUINN 1990). A fészekkel rendelkező ízeltlábúaknál például a hímek elsődleges feladata jellemzően a fészkek őrzése (SUZUKI 2013), a többi munkát pedig nagyrészt a nőtények végzik.

A biparentális rendszerekben konfliktusra számíthatunk a szülők között, hiszen az egyedeknek az az érdeke, hogy minél kevesebb energiát fektessenek a gondozásba (és így többet a jövőbeli utódok létrehozásába), és lehetőség szerint kihasználják párjuk kompenzáló képességét (TRIVERS 1972). Éppen ezért érdekes evolúcióbiológiai probléma a kétszülős rendszerek evolúciós léptékű stabilitásának a magyarázata (HOUSTON et al. 2005). A stabilizáló erők közül az egyik legjelentősebb az lehet, ha az utódok túlélési esélye a két szülő jelenléte nélkül nagyon alacsony. Egyes fában élő csótányfajok, mint például a *Cryptocercus kyebangensis* teljesen elhagyják utódaikat, ha az egyik szülő elpusztul vagy dezertál, ami arra utal, hogy egyedül nem lennének képesek felnevelni őket, vagy legalábbis nem érné meg vállalni az ezzel járó többletköltségeket. A munkamegosztásra való specializálódás is segítheti a kétszülős rendszer fennmaradását, ezáltal ugyanis a szülők párjuk hiányában nem lesznek képesek a tökéletes kompenzációra, így mindkettőjükre szükség van az utódok ellátásához (BARTA et al. 2014). Fontos stabilizáló erőként szolgálhat a kooperációból származó egyéb nyereség is, például a felhalmozott források hatékonyabb védelme és a jobb táplálékszerzési lehetőségek, ami a szülők túlélési esélyeit is növelik (KELLER és REEVE 1999). Ez lehet az oka annak, hogy a kooperatív gondozási rendszerű rovarfajok többsége járatokban él vagy fészket épít, ahol a gondozással egy időben táplálékot is felhalmoz.

2.1.1.2 Az ivararány és a denzitás hatásai az utódgondozási rendszerekre

A szaporodási rendszereket befolyásoló hatások közül az ivararány (HOUSTON és MCNAMARA 2002, SZÉKELY et al. 2014) és a populáció egyedsűrűsége (MANICA és JOHNSTONE 2004) különösen nagy figyelmet kapott az elmúlt években. A felnőttkori ivararányt (adult sex ratio, ASR) az ivarérett kort elért hím és nőtény egyedek populációbeli arányaként definiáljuk, míg az operacionális, vagy más néven hatékony, ivararányt (operational sex ratio, OSR) a pározóképes állapotban lévő egyedek arányaként. A két mérőszám értéke sokszor hasonló, fontos különbség

azonban, hogy míg az ASR kizárólag a populáció demográfiai jellemzőiből (például a nemek eltérő ivarérési idejéből, térbeli eloszlásából vagy mortalitási rátájából) következik, addig az OSR-t ezeken felül számos egyéb tényező is befolyásolhatja. Ilyen tényező lehet például az ivarsejtek eltérő termelődési rátája, a vemhességi idő hossza, a nemek utódgondozással töltött ideje és újrapirosodási hajlandósága, de akár a párszerzéshez nélkülözhetetlen források (például fészkelő helyek) limitáltsága is (KVARNEMO és AHNESJÖ 1996). Az eddigi vizsgálatok túlnyomó része az OSR hatásaival foglalkozott (EMLEN és ORING 1977, FORSGREN et al. 2004, POMFRET és KNELL 2008), és habár az ASR feltehetően szintén fontos faktora lehet a szaporodási rendszerek evolúciójának (CARMONA-ISUNZA et al. 2017, KOKKO és JENNIONS 2008, SZÉKELY et al. 2014), ez idáig csak kevés esettanulmányban vizsgálták a hatását (például LE GALLIARD et al. 2005, VAHL et al. 2013).

Az ivararány eltolódásának legfőbb hatása, hogy következtében a gyakoribb nemnek fokozott intraszexuális kompetícióval kell szembenéznie az ellenkező nemért folytatott verseny során (KOKKO és JENNIONS 2008, QUELLER 1997). Minél erőteljesebb ez az eltolódás, annál intenzívebb lesz a kompetíció és így a gyakoribb nemre ható ivari szelekció, aminek számos következménye lehet az ivari szerepek alakulására. Egy hím-túlsúlyos populációban például a hímek várhatóan nehezebben tudnak párt találni, így nem tudják kihasználni a magas potenciális szaporodási rátájukat (KOKKO és JENNIONS 2008). Általában azt várjuk, hogy az ilyen helyzet kedvezni fog a kétszülős utódgondozás kialakulásának, hiszen a hímeknek egy sikeres párzást követően kevés esélyük lesz újabb párt találniuk, vagyis jobban megéri jelenlegi utódaikba fektetni energiájukat (BURLEY és CALKINS 1999, KOKKO és JENNIONS 2012, LIKER et al. 2013, 2014, REMEŠ et al. 2015). A helyzet azonban sokszor nem ennyire egyértelmű (BALSHINE-EARN és EARN 1998, BURLEY és CALKINS 1999), a hím túlsúly ugyanis növelheti a nőstények többszöri, akár szociális partneren kívüli párzásainak (extra-pair copulations, EPC) valószínűségét is. A többszöri párzás előnyös lehet a nőstény számára, amennyiben ezáltal biztosabbá válik a megtermékenyítés, nő az utódok változatossága (indirekt haszon), vagy ha például újabb territóriumokhoz való hozzáférést tesz lehetővé (direkt haszon). Ugyanakkor a többszöri párzást a pár nélkül maradt hímek nőstényekkel szembeni fokozott agresszivitása is kiválthatja (SNOOK 2014). Az EPC következtében a különböző párzási eseményekből származó spermiumok között kompetíció indulhat a petesejt megtermékenyítéséért, ami bizonytalanná teheti a létrejövő utódok apjának kilétét (DAVIES és HATCHWELL 1992). Mivel a hímeknek nem éri meg olyan utódokat gondozniuk, melyek nem biztos, hogy tőlük származnak, ezért ilyenkor elképzelhető, hogy a hímek az utódgondozás helyett vagy dezertálnak (KOKKO és JENNIONS 2012) vagy apaságuk biztosításába fektetnek (FROMHAGE et al. 2008, YAMAMURA 1986, ALONZO 2010).

Az ivararány eltolódásának hatásait tovább erősítheti a populáció denzitásának növekedése is, hiszen az egyedsűrűséggel megnő a nemek lokális előfordulási gyakorisága, ami szintén növelheti a kompetitív interakciók számát (JIROTKUL 1999, SPENCE és SMITH 2005, WARNER és HOFFMAN 1980). A jelenséget jól mutatja a fegyverek evolúciója *Ontophagus* bogaraknál, ahol pozitív összefüggést találtak a fegyverként funkcionáló szarvak hossza és a populáció denzitása között (EMLEN et al. 2005).

Azokat a vizsgálatokat, ahol hím túlsúly mellett a hímek fokozott utódgondozását figyelték meg, javarészt madarakon végezték (KOKKO és JENNIONS 2008), ahol az utódgondozás szinte teljes egészében a spermakompetíció kockázatának elmúltát követően zajlik, amikor a tojó már nem rak újabb tojásokat, így a hímek, még ha nem is rokonaik az összes általuk gondozott fióknak, már nem tehetnek semmit apasági bizonyosságuk növelése érdekében. Az olyan fajoknál azonban, ahol az utódgondozással párhuzamosan, folyamatosan zajlik az újabb utódok létrehozása, mint például a nagyfejű csajkónál is (lásd később), a spermakompetíció kockázata végig fennállhat, és így a hímeknek a gondozással egy időben még apaságuk biztosítására is lehet lehetőségük. Ebben a helyzetben elképzelhető, hogy az apasági bizonytalanságot növelő szignálok (például a magas denzitás vagy a hímek felé eltolt ivararány által generált fokozott kompetitív környezet) jelenlétében a hímek nagyobb mértékben fognak párjuk őrzésébe vagy posztkopulációs kompetitív képességeik javításába fektetni, ami azonban jelentős idő és energia költsége révén várhatóan az utódgondozás kárára fog történni (FROMHAGE és JENNIONS 2016, HOUSTON és MCNAMARA 2002, NEFF 2003, WESTNEAT és SHERMAN 1993).

2.1.2 Intraszexuális kompetíció

Az agonisztikus (támadó, fenyegető) viselkedés számos formájával találkozhatunk az élővilágban, mely rendszerint valamilyen limitált forrás (például ritka vagy foltokban előforduló táplálékforrás, búvóhely vagy párzási lehetőség) megszerzéséért folyik jellemzően azonos fajba tartozó egyedek, elsősorban hímek között (KING 1973). A pár megszerzéséért és megtartásáért zajló intraszexuális kompetíció fontos hajtóereje a különböző fegyverek, díszek és szaporodási stratégiák evolúciójának, ezáltal lényeges szerepe lehet a szaporodási rendszerek kialakulásában (SIMMONS és RIDSDILL-SMITH 2011, BUZATTO és FIRMAN 2016).

2.1.2.1 Tulaj-betolakodó játszmák

Az intraszexuális agonisztikus interakciók (játszmák) vizsgálatára számos játékelméleti modell született (War of attrition típusú játszmák: MAYNARD SMITH és PARKER 1976, Sequential Assessment Model: ENQUIST és LEIMAR 1983, Cumulative Assessment Model: PAYNE 1998). Habár ezek a modellek eltérő módon jellemzik a felek kitartásról és visszavonulásról szóló

döntéshozási folyamatait, abban viszont többnyire egyetértenek, hogy a játszma kimenetét elsősorban az egyedek úgynevezett forrásmegtartó képessége (*resource holding potential*, RHP, PARKER 1974) prediktálja legjobban (TAYLOR és ELWOOD 2003, ARNOTT és ELWOOD 2009, JUNIOR és PEIXOTO 2013). Az RHP-t meghatározó, tehát a játszma kimenetelét befolyásoló jellegnek leggyakrabban a testméretet, a tömeget vagy a fegyverek méretét szokták tekinteni (ARNOTT és ELWOOD 2009, PEIXOTO és BENSON 2011). *Riptortus pedestris* poloskákánál például a hímek erősen megnyúlt hátsó lábai szolgálnak fegyverként és valóban, a hosszabb femurral rendelkező egyedek több összecsapást nyernek, mint a rövidebb lábúak (OKADA et al. 2011). Ennél már nehezebb az RHP jellegek beazonosítása azoknál a fajoknál, ahol nem történik nyílt összecsapás. Ilyenkor a morfológiai képletek helyett nagyobb szerepe lehet a kitartást biztosító fiziológiai tulajdonságoknak, például az energiaraktárak állapotának vagy az androgén hormonok szintjének (VIEIRA és PEIXOTO 2013).

Mivel a versenyfelek győzelmi esélyei jóformán sosem azonosak (például az egyik szinte mindig erősebb vagy nagyobb a másiknál), ezért az egyedek közti játszmákat többnyire aszimmetrikusnak tekintjük (MAYNARD SMITH és PARKER 1976). A nagyobb RHP-val rendelkező egyed annál nagyobb valószínűséggel fog győzelmet aratni az összecsapás során, minél nagyobb a felek közti különbség. WHITEHOUSE (1997) eredményei alapján az *Argyrodus antipodiana* pókfajnál például az egyed tömege akkor befolyásolja a győzelmi esélyt, ha az eltérés legalább 20% (feltéve persze, hogy ezt nem egy harcot megelőző táplálkozás eredményezte).

A várttal ellentétben azonban előfordulhatnak olyan esetek is, amikor a kisebb, látszólag gyengébb egyed kerül ki a játszma győzteseként. Ennek oka, hogy aszimmetriát nem csak az RHP jellegek eltérése okozhat. Az ilyen esetek egyik klasszikus példája az úgynevezett tulaj-betolakodó játszma, ahol az RHP aszimmetriával egy időben egy státuszbeli aszimmetria (tulajdonos vagy betolakodó) is jelen van a rendszerben. Számos esettanulmány bizonyítja, hogy az ilyen játszmákat a vártnál nagyobb arányban nyerik meg a tulajdonosok még akkor is, ha a betolakodó láthatóan fizikai fölényben áll (TURNER 1994, JENNIONS és BACKWELL 1996, KEMP és WIKLUND 2004, JUNIOR és PEIXOTO 2013). A „tulajdonos mindig győz” jelenség magyarázatára számos elképzelés született (KEMP és WIKLUND 2001), melyek közül az alábbiakban ismertetem az öt legjelentősebbet:

1. A korreláció nélküli aszimmetria hipotézise (MAYNARD SMITH és PARKER 1976) szerint a felek kizárólag a szerepbeli aszimmetria jeleit használják a játszma eldöntésére, vagyis ha egyszer már kialakult, hogy melyik egyed a forrás birtokosa (felfedezője), akkor azt a többi tiszteletben fogja tartani. Ebben az esetben azt várjuk, hogy nyílt összetűzésre sosem kerül sor, a tulajdonos pedig mindig győz függetlenül a felek erőviszonyaitól. Az

elméletet sokan kritizálták (lásd például KEMP és WIKLUND 2001), mivel ellentmond a természetben gyakran látható agonisztikus viselkedési formáknak, illetve mert egyértelművé vált, hogy az egyedek fizikai és fiziológiai képességei erősen befolyásolják a játszmák kimenetelét.

2. A felsőbbrendű kompetitor hipotézisének (MAYNARD SMITH 1982) értelmében a forrás már eleve azért kerülhetett a tulajdonos birtokába, mert az átlag feletti képességekkel rendelkezik (nagy a forrásmegtartó képessége), így kicsi az esélye annak, hogy egy betolakodó jelentősen felül tudná múlni. OTRONEN (1988) valóban azt találta, hogy temetőbogaraknál a tulajdonos szerepében lévő párok a populációs átlaghoz képest jellemzően nagyobb testméretűek, ugyanakkor TAKEUCHI (2006) a *Chrysozephyrus smaragdinus* lepkenél nem talált összefüggést a tulajdonosi szerep és az RHP jellegnek tekinthető szárnyhossz között.
3. A forrás-függő aszimmetria hipotézise (STUTT és WILLMER 1998) az előzőhöz hasonlóan a tulajdonos nagyobb forrásmegtartó képességével magyarázza a betolakodók alacsony győzelmi esélyét, a magas RHP azonban eszerint az elgondolás szerint nem előfeltétele, hanem következménye a forrás birtoklásának. STUTT és WILLMER (1998) erdei szemeslepkénél (*Pararge aegeria*) például azzal magyarázta a fák lombjai között beszűrődő fényfoltokat birtokló tulajdonosok gyakori sikerét, hogy a napon több időt töltő, így magasabb testhőmérsékletű egyedek hosszabb ideig képesek repülni, ami végső soron eldönti a játszma kimenetelét. Hasonlóan a források által biztosított magasabb kondícióval magyarázható KOIVULA et al. (1993) eredménye is, miszerint a tulajdonosi szerepben levő kormosfejű cinegék (*Parus montanus*) nagyobb valószínűséggel válnak dominánssá, mint ahogy azt kezdeti testméretük prediktálná. Ezzel a hipotézissel azonban nem magyarázható a tulajdonosok magas győzelmi esélye az olyan esetekben, amikor a tulajdonviszony nőstények vagy más, kizárólag a párválasztásnál szerepet játszó tényezők (például a fészkelőhely) birtoklását jelenti, ezek ugyanis nem járulnak hozzá az RHP emelkedéséhez. Gyakori megállapítás továbbá, hogy a tulajdonos akkor is többször nyer, ha a betolakodó nagyobb méretű (SIGURJONSDOTTIR és PARKER 1981), ami azt sejteti, hogy az RHP mellett más tényezők is szerepet játszanak a folyamatban.
4. A felek eltérő motivációja is magyarázhatja az egyenlőtlen győzelmi arányokat. A tulajdonos számára nagyobb értéke lehet a verseny tárgyának, például mert már kiismerte, energiát fektetett a kialakításába, vagy mert a birtokában lévő nőstény elvesztése a várható szaporodási sikerét csökkentené (CHAPIN és HILL-LINDSAY 2016). TAKEUCHI (2006) megfigyelései látszólag ezt a hipotézist támasztják alá, a *Chrysozephyrus*

smaragdinus lepkefajnál ugyanis a friss tulajdonosok az idő előrehaladtával egyre agresszívebben védték területüket, ahogy az feltehetően egyre értékesebbé vált számukra. ALCOCK és BAILEY (1997) *Hemipepsis ustulata* útonálló darazsakkal végzett eltávolításos vizsgálatában szintén a forrás értékbeli különbségével magyarázta, hogy a tulajdonos rövid időre történő eltávolítása majd visszaengedése után általában sikeresen visszaszerezte a forrást új gazdájától.

5. A kifizetődési aszimmetria hipotézis (ENQUIST és LEIMAR 1987) egy újabb fontos szempontra világít rá, mégpedig, hogy a tulajdonos az esetek nagy részében jobban tisztában lehet a forrás valódi értékével, mint a betolakodó, mely legfeljebb a források átlagos minősége alapján tudja azt becsülni. Ezáltal, ha a forrás jó minőségű, a tulajdonos (ellenben a betolakodóval) tudja, hogy sok energiát érdemes a védelmébe fektetni (SIGURJONSDOTTIR és PARKER 1981, BRIDGE et al. 2000), míg a betolakodó bizonytalanságából kifolyólag hamarabb feladhatja a küzdelmet. Ebben az esetben a tulajdonos agresszivitása és kitartása (a betolakodóéval ellentétben) várhatóan arányos lesz a forrás értékével, a betolakodók pedig gyakrabban nyerik meg a nem kifizetődő harcokat és így többnyire csak gyenge minőségű forrásokat szereznek meg (ENQUIST és LEIMAR 1987). RAND és RAND (1976) fészkelési helyért küzdő nőtény zöld leguánoknál (*Iguana iguana*) valóban a betolakodók nyerési esélyének csökkenését tapasztalta a terület minőségének növekedésével, ugyanakkor ENGLUND és OLSSON (1990) tegzes lárváknál (*Arctopsyche ladogensis*) nem talált összefüggést a forrás minősége és a harc hossza, illetve kimenetele között. A hipotézis gyengesége, hogy nem magyarázza jól, hogy miért nyer többször a tulajdonos olyankor is, amikor változó a források minősége. Bizonytalanságokat okoz továbbá, hogy a források minőségének megítélése igen szubjektív, hiszen ami egy jó minőségű egyed számára gyengének minősül, az egy gyengébb minőségű egyednek még lehet éppen megfelelő.

Ahogy az a fentiekből látszik, sokféleképpen magyarázhatjuk a tulajdonosok magas győzelmi arányát, a kérdés már csak az, hogy ennek ellenére hogyan arathatnak olykor mégis győzelmet a betolakodók. TURNER (1994) mozambiki tilápiákkal (*Oreochromis mossambicus*) végzett kísérletében a tulajdonos a nála kisebb betolakodókkal szemben 15 menetből 14-szer győzött (93,3%). Amennyiben azonban a betolakodó volt a nagyobb, a tulajdonos győzelmi aránya 59,4%-ra csökkent és az összecsapás jelentősen hosszabbra nyúlt. Úgy tűnik tehát, hogy a betolakodók csak jelentős erőfölény esetén tudnak győzelmet aratni, az összecsapás pedig ilyenkor az erőviszonyok alapján vártnál hosszabb és költségesebb lépésekből fog állni, amit a tulajdonos szerepben lévő egyedek nagyobb mértékű kitartásával magyarázhatunk.

A tulaj-betolakodó játszmák kapcsán érdemes még említést tenni a blöffölő stratégiákról is. A sáskarások (*Stomatopoda*) például aktívan őrzik lakhelyüket, a vedlést követően azonban nagyon legyengülnek és védtelenné válnak a betolakodókkal szemben, márpedig a lakhely nyújtotta védelem különösen fontos ilyenkor számukra. Megfigyelték, hogy a vedlő egyedek gyakran blöffölnek és fenyegetően viselkednek a betolakodókkal szemben, ezzel elriasztva az egyébként erősebb ellenfeleket (CALDWELL 1986). Egy másik példa a csalók jelenlétére az *Uca lactea* integető rákoknál figyelhető meg (MURAMATSU és KOGA 2016, TINA et al. 2016). Ezek a rákok erős ollóikkal harcolnak, ami azonban a harc során gyakran megsérül, leszakad. A regenerálódás után az ollók vizuálisan nem különíthetők el az épektől, viszont jelentősen gyengébbek. Az ilyen regenerálódott ollójú hímek gyakran eltúlzott agresszióval reagálnak az ellenfél közeledtére, ami az esetek 41,7%-ában el is éri célját (MURAMATSU és KOGA 2016), ha viszont tényleges harcra kerül a sor, akkor rendszerint hamar feladják a küzdelmet. A blöffölő stratégia elleni válaszként az ép ollójú hímek időnként hajlamosak harcba bocsátkozni akár nagyobb méretű egyedekkel is, ez azonban ritkának mondható.

2.1.2.2 Alternatív szaporodási stratégiák

A szaporodási siker maximalizálása érdekében fontos, hogy a hímek képesek legyenek a pre- és posztkopulációs jellegeik közötti optimális forrásallokációra (SIMMONS és EMLÉN 2006, SIMMONS és FITZPATRICK 2016). Prekopulációs jellegnek tekintjük a költségigényes díszeket, fegyvereket és az udvarló magatartást, melyek célja a nőstény megszerzése, míg posztkopulációs jellegek közé azokat a tulajdonságokat soroljuk, melyek rendeltetése a párzást követően a sikeres megtermékenyítés biztosítása, illetve a spermakompetíciós előny növelése (SIMMONS et al. 2017). Ez utóbbi jellegek közé tartozik többek között a herék mérete, ami a spermatermelési rátával hozható összefüggésbe (MØLLER 1988, STOCKLEY et al. 1997), valamint a spermiumhossz, ami a spermiumok minőségének egy lehetséges mutatója, tekintve, hogy a hosszabb spermiumok feltehetően gyorsabban képesek haladni a nőstény ivartraktusában, illetve hatékonyabb lehet az előző hím spermájának kiszorításában (IMMLER et al. 2011, SIMMONS és FITZPATRICK 2012, SIMPSON et al. 2013).

Amikor a hímek közötti versengés a nőstények teljes monopolizálásáért zajlik, a hímek szaporodási sikerét legnagyobb részt várhatóan prekopulációs befektetésük mértéke fogja meghatározni (PARKER 2016). Ugyanakkor, amennyiben a nőstények egymást követően több hímmel is párosodhatnak (például EPC vagy poliandria esetén), vagyis ha fennáll a spermakompetíció lehetősége, akkor a hímeknek fontossá válhat energiát fektetniük a prekopulációs jellegeik mellett a posztkopulációs jellegeikbe is (SIMMONS és FITZPATRICK 2012, PARKER 2016). A posztkopulációs befektetés és a spermakompetíció kockázatának

mértéke közötti pozitív összefüggést több vizsgálatban igazolták fajok (SIMMONS és FITZPATRICK 2012, PARKER 2016, SIMMONS et al. 2017), kísérleti evolúciós vonalak (HOSKEN et al. 2001, SIMMONS és GARCÍA-GONZÁLEZ 2008, de lásd CRUDGINGTON et al. 2009, MCNAMARA et al. 2016) valamint populációk (BROWN és BROWN 2003, DZIMINSKI et al. 2010) között. A szaporodási jellegekbe történő relatív befektetés azonban egy populáción belül is mutathat intraszexuális eltéréseket. Az ilyen, ivari kompetícióra adott eltérő morfológiai, fiziológiai vagy magatartásbeli válaszokat nevezzük alternatív szaporodási stratégiának (TABORSKY et al. 2008, BUZATTO et al. 2014). A viselkedés tekintetében egy populáción belül előfordulhatnak például udvarló és erőszaktevő hímek (THORNHILL 1981). Az egyes stratégiákra jellemző jellegek kialakulásában szerepe lehet az intraszexuális ivari szelekciónak, a párválasztásnak vagy akár a természetes szelekciónak is (például a predációs kockázatot felvállaló, hívó hangot adó és az azt kerülő, néma hím stratégiák evolúciójánál). Az, hogy egy egyed milyen stratégiát követ, lehet öröklődő, vagyis genetikailag meghatározott (SHUSTER és WADE 1991, RYAN et al. 1992), de kialakíthatják olyan környezeti és szociális hatások is, mint például a táplálékforrás mennyisége vagy minősége a fejlődés korai szakaszaiban, a populáció denzitása és összetétele vagy az egyed rangja egy csoporton belül (ROFF 1996). Ha a stratégia genetikailag meghatározott, akkor azt várjuk, hogy a különböző stratégiát folytató egyedek fitnesze átlagosan azonos lesz, arányuk a populáción belül pedig állandó (RYAN et al. 1992), máskülönben a hátrányos stratégia eltűnne az evolúció során. Ezzel szemben, ha nem genetikai faktorok állnak a háttérben, akkor a különböző stratégiát követő egyedek elképzelhető, hogy átlagosan eltérő fitnessszel fognak rendelkezni (TABORSKY et al. 2008).

Az alternatív szaporodási stratégiák jól ismertek egyes ganajtúró fajoknál (Scarabaeidae), ahol a nagyméretű hímek elsősorban a nőtények monopolizálására törekednek, ennek megfelelően aktívan őrzik földalatti járataikat és megküzdnek az arra tévedő riválisokkal. A kisméretű hímek ezzel ellentétben egy úgynevezett besurranó, parazita stratégiát folytatva igyekeznek harc nélkül belopakodni a nagyméretű hímek járataiba, majd párosodni az ott tartózkodó nősténnyel (SIMMONS et al. 2007, EMLÉN 2008, SIMMONS és RIDSDILL-SMITH 2011). Mivel a besurranó hímek csak más hímekhez tartozó, már jó eséllyel párosodott nőstényekhez férnek hozzá, így (a stratégiák arányától függően, SIMMONS et al. 1999) jellemzően nagyobb mértékű spermakompetíciós kockázattal kell szembenéznük, mint a nagyméretűeknek. Ebből az következhet, hogy a kisméretű egyedek várhatóan viszonylag kevesebbet fektetnek prekopulációs és többet posztkopulációs jellegeikbe (PARKER 1990, SIMMONS et al. 1999, NEFF et al. 2003). Más rovarfajoknál a testmérettel összefüggő alternatív stratégiák sikerét az időzítésbeli különbségekkel magyarázták. A kisméretű hímek például hamarabb érhetik el az ivarérett kort, így a szaporodási időszak korábbi szakaszában párosodhatnak a nőstényekkel, ezzel elkerülve a

nagyméretű hímekkel való közvetlen kompetíciót. Ilyen alternatív stratégiát írtak le az *Amegilla dawsoni* méhfajnál (ALCOCK 1997) és néhány orrszarvúbogárnál is (EBERHARD 1982, KAWANO 1995).

2.1.3 A párválasztásnál szerepet játszó feromonok jellemzése

A kémiai kommunikációban résztvevő vegyületeket együttesen szemiokemikáliáknak, vagy infokemikáliáknak nevezzük. Ezek jellemzője, hogy egyedek közötti információátadást biztosítanak úgy, hogy az interakció eredményeként a fogadó egyedből viselkedési és/vagy fiziológiai válasz váltódik ki (CARDÉ és MINKS 1997). A szemiokemikáliákon belül feromonnak nevezzük azokat a vegyületeket, melyek fajon belüli kommunikációban vesznek részt. A feromonoknak különösen fontos szerepe van a rovarok kommunikációjában. Funkciójuk szerint megkülönböztetünk aggregációs, jelölő, útjelző és riasztó feromonokat, valamint külön kategóriát képviselnek az euszociális rovarfajok speciális feladatokat ellátó, így például a fészektársak felismerésére és a munkamegosztás összehangolására szolgáló feromonjai. Ezeken a típusokon felül különösen nagy jelentőséggel bírnak az úgynevezett szexferomonok, melyek a párválasztásban és a pár felismerésében játszanak fontos szerepet (CHAPMAN et al. 2013).

A szexferomonokat általában a nőtények termelik, habár egyes fajoknál, például a kétszülős utódgondozású feketecsápú temetőbogárnál (*Nicrophorus vespilloides*, CHEMNITZ et al. 2015) a hímek állítanak elő ilyen vegyületeket. Ritkán az is előfordulhat, hogy mindkét nem termel szexferomont (CHAPMAN et al. 2013), ilyenkor ezek jellemzően különböző illatkomponensekből tevődnek össze és csak az ellenkező nemre fejtenek ki csalogató hatást. A szexferomonok hathatnak hosszú vagy rövid távolságokban. A hosszú távolságra ható feromonok csalogató hatásúak és általában a test felületéről párolgással szabadulnak fel, majd a molekulák a levegőben szállítódnak. A párolgást az egyedek gyakran segítik mirigyes testrészeik légáramlatba emelésével, szárnyaik rezegtetésével vagy a mirigyek környékén található szőrökkel. A rövid távolságra ható szexferomonok a test egész felületén szétkenődnek a tisztogatás során, így ha a hím csápja hozzáér a nőtény testének bármelyik részéhez, azonnal felismeri, ha vele azonos fajba tartozó, párzóképes egyedről van szó. Az illatanyagok érzékelése kemoreceptorokkal történik, melyek többnyire szaglószőrök (sensilla trichodea) formájában figyelhetők meg a csápokon, de előfordulhatnak a rágókon, az ajaktapogatókon vagy akár a genitálián is. A szaglószőr jellemzője, hogy kutikuláján apró pórusok sora figyelhető meg, melyeken keresztül a kémiai anyagok a receptor belsejébe jutva ingerületet hoznak létre, ami a rovar agy adott (például antennális) lebenyébe futva váltja ki a megfelelő választ (CHAPMAN et al. 2013). A szexferomonok termelődését és az illatanyagokra való érzékenységet befolyásolhatja a napszak, a hőmérséklet, az ellenkező nem fogadóképessége (így például a repülési viszonyok) és az egyedek életkora.

A Scarabeoidea szuperfamilia több fajánál is kimutatták a szexferomonok jelenlétét, melyek közt vannak zsírsav-, fenol- és terpén származékok is (LEAL 1995). A *Kheper nigroaeneus* hímek jellegzetes, fejen álló testtartást vesznek fel az illatanyagok kibocsátásakor, miközben hátsó lábakkal a potroh oldalát dörzsölve segítik az első potroh szelvény két oldalánál termelődő feromonok levegőbe jutását (EDWARDS és ASCHENBORN 1988). Egyes *Anomala*, *Heptophylla* és *Popillia* nőstények feromontermelő mirigyei szintén a potroh végén találhatóak (TADA és LEAL 1997), a *Holotrichia parallela* pedig potroha végéből egy feromonvegyületet tartalmazó, zsákszerű képlet kiengedésével csalogatja magához a hímeket (TADA és LEAL 1997). Szexferomonokat a *Phyllophaga georgiana*-nál (ROBBINS et al. 2009) és az *Onitis aygulus*-nál is leírtak, ez utóbbinál a feromontermelő mirigyek az elülső lábakon helyezkednek el (HOUSTON 1986). A Scarabeoidea taxonon belül a Geotrupidae családban tudunkkal még nem írtak le feromonokat, bár BRUSAARD 1983-ban felvetette, hogy a *Typhaeus typhoeus* ürülékével üríthet csalogató hatású kémiai anyagokat, hasonlóan egyes szű, zsizsik és egyenesszárnyú fajokhoz (JACOBSON 1972), ezt azonban nem sikerült bizonyítani.

2.2 A nagyfejű csajkó bemutatása

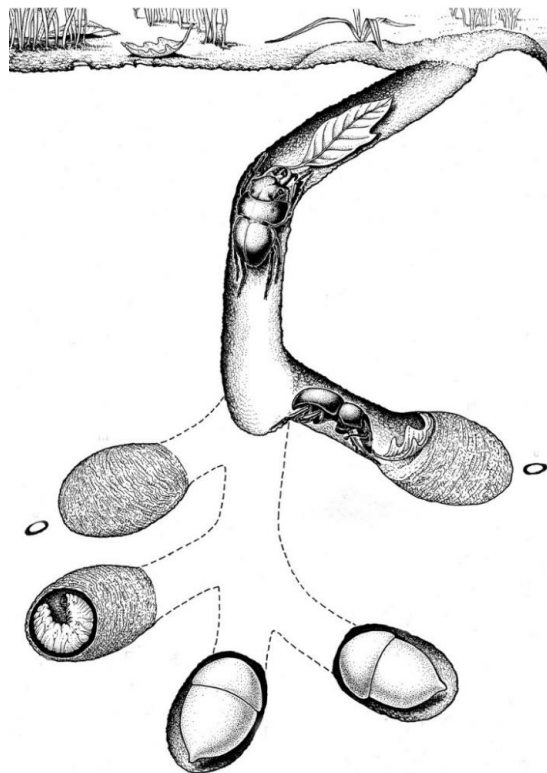
A nagyfejű csajkó (*Lethrus apterus*) a Scarabaeoidea szuperfamilia, azon belül pedig az álganajtúró-félék (Geotrupidae) családjába tartozó, palearktikus elterjedésű bogárfaj (KRÁL et al. 2013), mely hazánkban éri el elterjedési területének nyugati határát. 2012-ben nyilvánították védetté hazánkban, eszmei értéke 10 000 Ft. Fekete színű, 20-25 mm hosszú, röpképtelen, ásó életmódú faj, elsősorban a kötött talajú gyepek területét kedveli (M1 Melléklet). Más *Lethrus* fajokhoz hasonlóan, a hímek rágóin 4-5 mm hosszú, lefelé álló, agyarszerű nyúlványok találhatóak (1. ábra), melyek valószínűleg fegyverként vagy díszként szolgálhatnak, így prekopulációs ivari szelekció alatt álló jellegnek tekinthetők.



1. ábra Hím (bal oldal) és nőstény (jobb oldal) nagyfejű csajkó. A hímek rágóiról lenyúló agyarak alapján a nemek könnyen elkülöníthetők. (Fotó: Bernard Van Elegen,

<http://www.bernardvanelegem.com/>)

Az egyedek március környékén jelennek meg tömegesen, majd június eleje táján, a szaporodási (és egyben aktivitási) időszak lezárultával mélyen a földbe ássák magukat és csak a következő tavasszal jönnek elő újra. A csajkók élettartama nem ismert, de személyes megfigyelések alapján több évig is élnek. Az előbújást követő első hetekben az egyedek 10-20 cm mély lakójáratokat ásnak, melyet a párba állást követően a párok 50-90 cm mély járattá bővítenek (M2 Melléklet). Az egyedek a lyuk nagyjából 3,5 m²-es körzetéből (FRANTSEVICH et al. 1977) különféle leveleket gyűjtenek és hordanak be a járatba (SCHREINER 1906, TEICHERT 1956), melyek egy részét feltehetően maguk fogyasztják el, a többiből pedig labdacsokat gyúrnak a járat bölcsőkamráiban fejlődő, még ki nem kelt utódaik számára. Ez a bomló levéldarabokból gyúrt labdacso lesz az utódok egyedüli táplálékforrása az elkövetkező tavaszig, ezért életben maradásukhoz nélkülözhetetlen ez a szülői befektetés. A nőstények egyszerre csak egy megtermékenyített petét raknak le, majd ha már elegendő levél összegyűlt, a kamrát lezárják és csak ezt követően raknak le egy újabb petét és kezdenek új labdacso készítésébe. Egy évben összesen csupán hat-nyolc utódot hoznak létre (EMICH 1884, KOSZTOLÁNYI et al. 2015).



2. ábra A nagyfejű csajkó utódgondozó viselkedésének illusztrációja. Az ábrán látható, hogy a hím gyűjti a levelet és a nőstény készíti a labdacsoat. A szülők egyszerre egy utód gondozásával foglalkoznak és csak ezt követően történik az újabb megtermékenyített pete lerakása. Az ábrán az alsó járatokban már makk alakú bábölcsők láthatók, míg a fentebbiekben lárva, illetve megtermékenyített pete stádiumban vannak az utódok. (Rajzolta: von LENGERKEN (1939) munkája alapján Sarah Landra. forrás: *The Insect Societies*, WILSON 1971)

Az utódgondozás feladatait (járatásás, levélgyűjtés, labdacskészítés és őrködés) a szülők feltehetően egymással megosztva végzik (2. ábra). A munkamegosztásról SCHREINER (1906) az akkori Oroszország déli részén, EMICH (1884) pedig Magyarország területén élő populációkat vizsgálva számolt be. Mindketten azt figyelték meg, hogy a hímek gyűjtik a leveleket és védelmezik a járatot, a nőstények pedig a föld alatt elkészítik a labdacskokat. Mindkét leírás részletesen kitér a faj szaporodási szokásaira a földfelszín feletti viselkedéstől a földalatti járatok felépítésén át a lárvák fejlődéséig, leírásaik alapján pedig több későbbi cikkben és könyvfejezetben említik a nagyfejű csajkót, mint adott szülői szerepekre specializálódott, kétszülős utódgondozású rovar (ARROW 1951, CLUTTON-BROCK 1991, TRUMBO 1996, WILSON 1971). Ezzel szemben friss felmérések azt mutatták, hogy a hazai csajkók populációk utódgondozásában jelenleg sokkal jelentősebb a nőstények szerepe, mint azt korábban megfigyelték (KOSZTOLÁNYI et al. 2015, ROSA et al. 2017), így például a levélhordást is, amit addig a hímek feladataként említettek, szinte kizárólag a nőstények végzik. Habár nem zárható ki, hogy a korábbi megfigyelések esetleg tévesek voltak, az ezeknek ellentmondó, friss tapasztalatok alapján mégis elképzelhetőnek tűnik, hogy az elmúlt évszázadban változás következett be a fajnál (vagy legalábbis annak egyes hazai populációinál) a szülői szerepekben. Az utódgondozási rendszer ilyen jellegű átalakulása jelezheti a rendszer különböző szociális hatásokra, így például az intraszexuális kompetíció mértékének megváltozására való érzékenységet, ami akár a Scarabaeoidea csoport több fajánál is megfigyelt alternatív szaporodási stratégiák elterjedésének is kedvezhetett. Ezek alapján a faj vizsgálata kiváló lehetőséget nyújthat a szaporodási rendszerek evolúciójának tanulmányozásához.

A fentiek fényében először az ivararány és a denzitás hatásait igyekeztünk felderíteni a nagyfejű csajkó utódgondozási rendszerére, majd ezt követően az intraszexuális kompetíció különböző aspektusait (tulaj-betolakodó játszmák és alternatív szaporodási stratégiák), valamint a nemek közötti kémiai kommunikációt vizsgálva igyekeztünk átfogóbb képet kapni a faj szaporodási rendszerének működéséről.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1 A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatása az utódgondozó viselkedésre

3.1.1 Vizsgálati elrendezés

A terepi vizsgálatokat Nógrád megyében végeztük, Dorogháza közelében (47°59'29"N, 19°53'36"E) egy dombos, kötött talajú, rendszeresen legeltetett gyepterületen, ahol a nagyfejű csajkó igen jelentős egyedszámban fordult elő. A terepi munka a Közép-Duna-völgyi Környezetvédelmi és Természetvédelmi Felügyelőség engedélyével (engedély száma: KTVF: 5866-4/2013) zajlott 2014. április 23. és június 7. között.



3. ábra. Az egy csoportba tartozó vizsgálati egységek terepi elrendezése

(Fotó: Dr. Kosztolányi András)

A kísérlet során a természetes élőhelyen 2×1 m nagyságú, 15 cm magas műanyag ágyásszegéllyel elkerített, zárt vizsgálati egységeket hoztunk létre (3. ábra). Az egységeken belül mesterségesen manipuláltuk az ivararányt (hímek aránya szerint: 0,25, 0,50 vagy 0,75) és az egyedszámot (4, 8 vagy 12 egyed) teljes faktoriális elrendezésnek megfelelően, mind a kilenc lehetséges kombinációban. Mindegyik csoportból három ismétlést végeztünk, így összesen 27 elkerített vizsgálati egységet hoztunk létre 216 egyeddel. A vizsgálati egyedeket nem sokkal a telelő helyükről történő előbújásuk után gyűjtöttük be. Az állatokat lakkmarkerrel (Edding 751, Edding International GmbH vagy Uni-ball PX-21, Mitsubishi Pencil Co. Ltd.) jelöltük, majd véletlenszerűen osztottuk be a különböző vizsgálati csoportokba. Az egyedek a kerítésként használt műanyag ágyásszegélyen nem tudtak átmenni, azt azonban nem tudtuk kizárni, hogy a

kísérlet elején ne bukkanjanak fel újabb egyedek a föld alól. A vizsgálat kezdetekor így előkerült néhány, jelöletlen egyedeket eltávolítottuk a vizsgálati egységekből, a felvételeken már nem láttunk egyértelműen jelöletlen bogarakat. A megfigyelés megkönnyítése érdekében a vizsgálati egységeket hat darab négyes és egy darab hármas csoportra osztottuk. Az egyes csoportokon belüli egységeket egymáshoz közel helyeztük el, hogy megfigyelésüket azonos napokon tudjuk végezni. Az egy csoportba tartozó egységek mindegyike eltérő kezelést kapott. A csoportokat egymástól $225 \pm 26,7$ m (átlag \pm SE) távolságra jelöltük ki.

A vizsgálati egyedek felszín feletti aktivitását webkamerákkal (Logitech C920) rögzítettük 10:00 és 18:00 óra között. Összesen négy kamerával dolgoztunk, amiket az egyes vizsgálati egységek felett felállított állványokra helyeztünk (3. ábra). A webkamerákat kettésével egy-egy noteszgéphez (Acer Aspire V5) kapcsoltuk, melyeket egy DC/AC feszültségátalakító felhasználásával egy 12V-os akkumulátor (Banner Energy Bull 956) látott el árammal. A videófelveledek 2304×1296 felbontásban készültek 1 fps mellett. Néhány esetben rövid záporok miatt le kellett állítani a felvételeket, így az egy napos felvételi idő átlagosan $7,26 \pm 0,14$ SE órára módosult. Az egy csoportba tartozó egységeket egyszerre figyeltük meg és minden egymást követő alkalommal más csoportokhoz helyeztük ki a kamerákat ezzel biztosítva, hogy a csoportokról a szaporodási időszak nagyjából azonos szakaszaiban készüljenek megfigyelések. Hat csoport esetén négy alkalommal végeztünk megfigyelést, egy csoportnál viszont az aktivitási időszak hirtelen lezárulása miatt (az egyedek ilyenkor egyik napról a másikra beássák magukat a földbe és következő tavaszig nem jönnek elő) csak háromszor tudtunk felvételt készíteni.

3.1.2 Viselkedési változók és a szaporodási siker mérése

A videófelveleket az mwrap videóesemény felvételező programmal értékeltük ki (BÁN et al. 2017). A felvételek elemzését három személy végezte, a megfigyelő azonosítójának random faktorként való hozzáadása a végső statisztikai modellekhez (lásd lent) azonban nem növelte a modellek prediktív erejét (minden $p \geq 0,400$), tehát a kódoló személye nem befolyásolta az eredményeket. Az elemzések során rögzítettük a járaton kívül töltött időt és a levélgyűjtési események gyakoriságát (csak azokat az eseteket rögzítettük, amikor az egyed sikeresen be is vitte a járatba a gyűjtött levelet). Az egyedek jelentős időt töltöttek a vizsgálati egységek fala mentén történő körbe-körbe járással, amiről feltételezhető, hogy egy, a bekerítés következtében felerősödött, tigmotaxisból eredő viselkedés (BLOKLAND et al. 2004, SCHÜTZ és DÜRR 2011). Mivel ennek a viselkedésnek valószínűleg nincs köze sem a párkereséshez sem pedig az élelemgyűjtéshez, ezért a teljes megfigyelési idő meghatározásakor a felvételi időből a fal mentén töltött időt kivontuk. A felvételeken az állatokat az egyedi jelölés ellenére sokszor nem tudtuk beazonosítani (például nem lehettünk biztosak abban, hogy ugyanaz az egyed jött ki a megfigyelt

járatból, mint amelyik legutóbb bement), így csak az egyes vizsgálati egységekben megfigyelt teljes aktivitást tudtuk mérni. Ez úgy történt, hogy az elemzés elején kiválasztottunk egy járatot vagy járat nélküli egyed, és leköveltük az ahhoz köthető felszín feletti aktivitást. Ezután újra elindítottuk ugyanazt a felvételt egy újabb járat vagy egyed kiválasztásával és így tovább egészen addig, amíg minden felszín feletti mozgás rögzítésre nem került. Ezzel a módszerrel biztosítható volt, hogy minden eseményt csak egyszer rögzítsünk, illetve, hogy ne maradjon észrevétlen aktivitás. Az így kapott adatokat vizsgálati egységekre vonatkozóan, és nem egyedenként értékeltük.

Az aktivitási időszak lezárultát követően a vizsgálati egységeken belüli járatokat megjelöltük egy leszúrt szöggel, majd 2014. szeptember 2. és 25. között fémkereső (Silver Star 3, Chrenkó F., Szigetszentmiklós, Magyarország) segítségével ezeket beazonosítottuk és a járatokat kiástuk. Ekkorra az utódok már puha szárnyfedelű imágóvá fejlődtek, így megszámlálásukkal meg tudtuk állapítani az egyes vizsgálati egységekre vonatkozó teljes szaporodási sikert. Ezen felül meghatároztuk az utódok nemét, súlyát (digitális mérleg segítségével 0,01 g pontossággal) illetve tolmérő segítségével 0,1 mm-es pontossággal lemértük az előtor (pronotum) szélességüket, valamint a hím utódok agyarának hosszát.

3.1.3 Statisztikai elemzés

Az elemzéseket az R statisztikai programban végeztük (v.3.3.2, R Development Core Team 2018). A felvételek alapján két viselkedési változót határoztunk meg: a járaton belül töltött időt (amit a fal mentén töltött idő nélküli megfigyelési idő és a kint töltött idő különbségeként határoztunk meg), valamint az utódgondozási befektetés mérésére használt levélgyűjtési gyakoriságot. Mivel a vizsgálati egységek mindegyike nagyjából azonos napszakban és a szaporodási időszak azonos stádiumában lett megfigyelve (lásd fent), ezért az egyes vizsgálati egységekről készített négy, illetve három napos felvételek adatait átlagoltuk, majd az így kapott értéket osztottuk el az egységen belüli egyedszámmal. A mért viselkedési változókat minden esetben nyolcórás időtartamra számoltuk ki (ahol rövidebb volt a felvételi idő, mint nyolc óra, ott az értékeket a 8 órás időszakra becsültük). A szaporodási sikert a nőstények számával elosztott egységenkénti utódszámmal határoztuk meg.

A viselkedési változók elemzése kevert lineáris modellekkel (Linear Mixed Model, LMM, lme4 csomag v. 1.1-12, BATES et al. 2016) történt. Random hatásként adtuk meg a csoportazonosítót, ezzel kontrollálva a csoportok elhelyezkedéséből adódó esetleges zavaró hatásokra (például az eltérő vegetáció borítottságból adódó különbségre a levélgyűjtési gyakoriságban). A viselkedési változókon logaritmus transzformációt hajtottunk végre a reziduálisok normalitásának és a szórások homogenitásának biztosítása érdekében. A modellekbe

magyarázó változóként került be az ivararány (faktor három szinttel: 0,25, 0,50 vagy 0,75), az egyedszám (faktor három szinttel: 4, 8 vagy 12) és a köztük lévő interakció.

Az utódok számának és méretének (súly, előtor szélesség és agyarhossz) elemzéséhez, a viselkedési változókhoz hasonlóan, kevert lineáris modelleket használtunk. A nőstények számával korrigált utódszámon logaritmus traszformációt végeztünk a reziduálisok normalitásának érdekében. A kezeléseknak az utódok ivararányára gyakorolt hatását általánosított lineáris kevert modellekkel (GLMER) vizsgáltuk binomiális eloszlást alkalmazva. Az adatok túlszóródását a blmecco (v2.1, KORNER et al. 2015) csomag `dispersion_glmer` függvényével ellenőriztem, ami alapján nem volt túlszóródás (diszperziós faktor = 1,17, ahol az 1-1,4 közötti érték az elfogadható).

A későbbiekben feltüntetett eredmények valószínűségi arány tesztekkel (Likelihood Ratio Test, LRT) történő modellösszehasonlításokból származnak. A fő hatások vizsgálata előtt a nem-szignifikáns interakciókat eltávolítottuk a modelltől. Az utódszámnál kapott szignifikáns interakció esetében kontrasztok (a 0,25, 0,5, 0,75 ASR kezeléseknak megfelelően -1, -1, 2) megadásával vizsgáltuk az egyes denzitáscsoportokon belül a hímek felé eltolt ivararányú kezelés hatásának eltérését a másik két ASR kezeléstől. Az elemzéshez ebben az esetben a multcomp csomag (v.1.4-6, HOTHORN et al. 2016) `glht` függvényét használtuk, és nem végeztünk p-érték korrekciót.

3.2 A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedése

3.2.1 Vizsgálati egyedek

A terepi vizsgálatot 2016-ban végeztük Csobánkán (Pest megye, 47° 38' 25" N 18°56' 10"E), április 15. és május 6. között a Közép-Duna-völgyi Környezetvédelmi és Természetvédelmi Felügyelőség engedélyével (engedély száma: KTVF: 5866-4/2013). Ekkorra már megtörténtek a párba állások és gyakran lehetett látni harcoló hímeket a járatok előtt (4. ábra).



4. ábra Járat előtt harcoló, pózolást mutató hímek (fotó: Kiss Johanna)

A populációból begyűjtöttünk összesen 85 egyedet (ezek közül kilencet végül ki kellett zárunk, lásd később), melyek nagy (előtor szélesség $\geq 13,00$ mm, $n=43$) vagy kicsi (előtor szélesség $\leq 12,00$ mm, $n=42$) méretkategóriába estek. A méretkategóriák határát a populációra jellemző előtorszélesség alsó, illetve felső kvartilis értékeinél húztuk meg, amit 107, kora tavasszal gyűjtött hím leméréseivel állapítottunk meg ($12,49 \pm 0,76$ mm, átlag \pm SD). A testméret gyakran használt mérőszáma az RHP-nak (VIEIRA és PEIXOTO 2013), az előtor szélessége pedig különösen alkalmas változó a méretkategóriák megállapításához, mivel erős pozitív korrelációt mutat a testhosszal (Pearson korreláció, $n=107$, $r=0,941$, $p<0,001$), az agyarhosszal ($r=0,805$, $p<0,001$) és a testsúllyal ($r=0,812$, $p<0,001$). Az előtor szélességének a testméret mutatójaként való alkalmazására a szakirodalomban is több példát lehet találni (pl.: EMLÉN 1997, MOCZEK és EMLÉN 2000, HONGO 2003). Az egyedek lemérése tolómérővel történt $0,1$ mm-es pontossággal, majd ezt követően minden egyed sorszamos jelölést kapott, amihez lakkmarkert használtunk (uni-ball PX-21). Mivel nem volt információnk az egyedek korábbi kompetíciós tapasztalatairól, ami azonban befolyásolhatja a viselkedésüket például a „winner-loser” hatáson keresztül (HSU és WOLF 1999), ezért a vizsgálat előtt a jelölt egyedeket legalább fél óra időtartamra elkülönítettük ($2,3 \pm 1,3$ óra, átlag \pm SD) egy 1×1 m méretű, műanyag ágyásszegéllyel határolt területen. A vizsgálati egyedek a későbbiekben nagy arányban kezdeményeztek betolakodást, ami alapján úgy tűnik, hogy ez az időtartam elég volt ahhoz, hogy új járat után nézzenek.

3.2.2 Viselkedésteszt

A vizsgálatot 12:00 és 18:00 között végeztük a faj fő aktivitási idejében. A lemért és megjelölt fokális egyedek (leendő betolakodók) közül véletlenszerűen kiválasztottunk egyet, majd egy olyan idegen járat elé helyeztük, amiről tudtuk, hogy jelenleg bent tartózkodik a tulajdonosa. A tulajdonosról nem gyűjtöttünk információt, mivel a járat vizsgálat előtti bolygatásával a hím dezertálását kockáztattuk volna, utána pedig sokszor kérdésessé vált a holléte. Feltételezhető azonban, hogy mivel a járatokat véletlenszerűen választottuk ki, a vizsgálat során a kis- és nagyméretű hímeknek átlagosan azonos mérettartományba eső tulajdonosokkal kellett szembenéznük.

Annak érdekében, hogy a betolakodó a járat közelében maradjon a teszt során, az állatokat az előtor és a szárnyfedők között átkötöttük egy $0,16$ mm átmérőjű damillal (Silstar), majd az így kapott „hámhoz”, egy $0,40$ mm átmérőjű, 35 cm hosszúságú damilt erősítettünk (Nevis), mely végét egy fémrúdhoz rögzítettük. A rudat 70° -os szögben szűrtük le a lyuktól 10 cm-re úgy, hogy az egyed kényelmesen be tudjon menni a járatba. Kilenc esetben (négy kicsi és öt nagy betolakodó) a damil összegabalyodása miatt a betolakodó nem tudott szabadon mozogni, így ezeket az

egyedeket utólag kizártuk az elemzésekből. A végleges mintaszám tehát 76-ra (38 kicsi és 38 nagy) csökkent. A betolakodó viselkedését a járat elé helyezését követően 15 percig rögzítettük egy külső akkumulátorhoz (TL-PB10400, TP-Link) kötött akciókamera (SJ4000, SJCAM) segítségével. A felvételek full HD (1920 × 1080) felbontással készültek 30 fps mellett. A teszt végén a járatot megjelöltük és a betolakodót szabadon engedték. Minden járatot és egyedet csak egy tesztben használtunk fel. A vizsgálat során egy egyed sem pusztult el.

A felvételek elemzése a betolakodó méretkategóriájára nézve vakon történt a Solomon Coder viselkedéskódoló program segítségével (PÉTER 2011, beta 17.02.15, 5. ábra) 0,2 másodperces lebontásban. A felvételeken az agonisztikus viselkedés öt különböző szakaszát különítettük el, amik többnyire a következő sorrendben követték egymást: (1) betolakodás (a betolakodó nem, vagy csak részben látszik ki a járatból, ami rendszerint addig tart, amíg a tulajdonos fejével ki nem tolja a betolakodót a járat elé), (2) pózolás (a két egyed a járat előtt egymással szemben áll feltartott fejjel és széttárt rágókkal), (3) kitörés (apró, fenyegető, de valódi fizikai kontaktus nélküli mozdulatok az ellenfél irányába), (4) megragadás (az egyedek rágóikkal egymásba kapaszkodnak), (5) átfordítás (az ellenfél hátára vagy oldalára fektetése és megtartása). A játszma a fentiek közül bármelyik szakaszban véget érhetett, hosszabb küzdelmek esetén pedig bizonyos szakaszok többször is megismétlődhetnek. Feltételezésünk szerint a fenti szakaszok sorrendje egyben azok költségességét is tükrözi, így a szakaszok száma és az egyes szakaszokig eltelt idő alapján az agonisztikus interakció fokozódásának, eskalációjának mértékéről is képet kaphatunk.



5. ábra A Solomon Coder felülete jobb oldalon az egyes eseményekhez rendelt viselkedési kulcsokkal és az időszákkal. A felvételen harcoló hímek láthatók.

3.2.3 Az elemzésnél használt változók

Az elemzés során a következő változókat definiáltuk: a betolakodó földre helyezésétől a bejárat eléréséig eltelt időt (a bejáratot elérve az egyedek gyakran megtorpannak, tehát nem feltétlenül mentek be azonnal a járatba), a betolakodás (vagyis a járatba való bemenetel) és egyes felszín feletti agonisztikus szakaszok (pózolás, megragadás és átfordítás) előfordulását (bináris változó, volt vagy nem volt), időtartamát és a kezdetükig eltelt időt (latenciát). A kitörésekkel kapcsolatban rögzítettük az események számát és elkövetőjük (betolakodó vagy tulajdonos) státuszát. Mivel elképzelhető, hogy a betolakodást követően már a föld alatt megkezdődik a tényleges összecsapás, így magának az agonisztikus viselkedésnek az előfordulását illetve időtartamát két külön módon is mértük: egyrészt, mint a felszín feletti küzdelmet (ez magában foglalja a szembenállást, pózolást, kitörést, megragadást és átfordítást), másrészt pedig, mint a betolakodási szakasszal kiegészített, teljes összecsapást.

A játszma kimenetelét a betolakodó szempontjából nézve állapítottuk meg. Ennek négy lehetséges eredménye: elhagyás (a betolakodó felszín feletti küzdelem nélkül elhagyja a járat környékét), felszíni vereség (a betolakodó felszín feletti küzdelmet követően elhagyja a járat környékét), maradás (a betolakodó felszín feletti küzdelem nélkül a járatban marad), felszíni győzelem (a betolakodó felszín feletti küzdelmet követően a járatban marad, az eredeti tulajdonos pedig elmenekül). A játszma kimenetelét egy két kategóriát tartalmazó változóval is vizsgáltuk, ahol az elhagyás és a felszíni vereség együttesen kudarcként, a maradás és a felszíni győzelem pedig sikerként volt kódolva. A fenti lehetséges eredmények minden megfigyelt eseményt lefedtek, nem talákoztunk tehát például olyan esettel, hogy felszín feletti küzdelmet követően a felvétel végén mindkét egyed a járatban maradt volna.

3.2.4 Statisztikai elemzés

Az adatokat ebben az esetben is az R statisztikai programban elemeztük (v.3.3.3). A teljes összecsapás, a felszín feletti küzdelem és az agonisztikus viselkedés egyes szakaszainak (a kitörési események kivételével) előfordulását binomiális általánosított lineáris modellekkkel (General Linear Model, GLM) teszteltük, ahol függő változóként adtuk meg az adott esemény előfordulását (1 vagy 0), magyarázó változóként pedig a betolakodók méretkategóriáját (nagy vagy kicsi). A kitöréseket a felszín feletti küzdelem többi szakaszától eltérő módon elemeztük, mivel olyan pillanatnyi eseményekről volt szó, amit mindkét fél egymástól függetlenül többször is mutathatott egy küzdelem során. A kitörések gyakoriságának elemzéséhez ezért általánosított kevert lineáris modelleket használtunk, Poisson eloszlást alkalmazva (GLMER, lme4 csomag, v.1.1.13, BATES et al. 2016), ahol a függő változó az egy játszmán belül egyedenként előforduló események

előfordulási gyakorisága, a magyarázó változó pedig az elkövető státusza (betolakodó vagy tulajdonos), a betolakodó méretkategóriája, illetve a köztük lévő interakció volt. A játszma azonosítóját random hatásként adtuk a modellhez.

A járat megközelítése kapcsán nem volt játékelméleti modellekre alapozott predikciónk a szezonális változásokra, így ebben az elemzésben csak a betolakodók két méretkategóriáját hasonlítottuk össze. Mivel a járatot minden egyed megközelítette, így a betolakodó méretkategóriájának hatását a járat eléréséig eltelt időre kétmintás t-próbával elemeztük log transzformációt követően. A teljes összecsapások és a felszín feletti küzdelmek időtartamát, valamint az egyes szakaszok hosszát arány értékekké alakítottuk úgy, hogy a felvétel teljes hosszából először kivontuk a járat eléréséig eltelt időt (ezzel megkapva az aktív versengés idejét), majd ezzel elosztottuk az adott esemény időtartamát. Erre az átalakításra azért volt szükség, mert a versengés aktív ideje kis mértékben eltért az egyes tesztek között (11,5-15 perc között mozgott, az átlag 14 perc volt), és ezért nem lett volna szerencsés közvetlenül összevetni az egyes tevékenységekkel töltött időket. Az arány változókon logit transzformációt végeztünk (WARTON és HUI 2011), elemzésük pedig lineáris modellel (LM) történt, melyekben magyarázó változóként szerepelt a betolakodó méretkategóriája, a vizsgálat kezdete óta eltelt napok száma és a köztük lévő interakció. Az összecsapás hossza és kimenetele (felszíni vereség vagy győzelem) közötti kapcsolatot kétmintás t-próbával, illetve binomiális GLM modellel is elemeztük.

Cox proportional-hazards modellel (survival csomag, v.2.41.3, THERNEAU 2015) teszteltük, hogy van-e különbség a kis- és nagyméretű hímek között az aktív versengés kezdetétől az egyes agonisztikus szakaszok kezdetéig eltelt idő hosszának tekintetében. Az olyan eseteket, amikor a betolakodó a felvétel ideje alatt nem hatolt be a járatba vagy nem kezdett az adott agonisztikus szakaszba, cenzorált eseményként kezeltük. A prediktált értékek meghatározása a `print.survfit` függvény segítségével történt, ahol a korlátozott átlag számításához a felső korlát 15 perc volt.

Az összecsapás kétféle kimenetelének (siker vagy kudarc) mérettől való függését binomiális GLM modellel elemeztük, a négyféle lehetséges kimenetel (elhagyás, felszíni vereség, maradás, felszíni győzelem) esetén pedig multinomiális logisztikus regressziót (MLR, `nnet` csomag, v.7.3.12, VENABLES és RIPLEY 2002) alkalmaztunk. A faktorszintek közötti különbséget az `lsmeans` csomag `pairs` függvényét (v.2.25, LENTH 2016) használva állapítottuk meg, p-érték korrekció nem történt. Mivel voltak nulla kimenetelű eseteink, ezért a multinomiális logisztikus regresszióval kapott eredményeket Fisher-féle egzakt próbával is kiértékeljük.

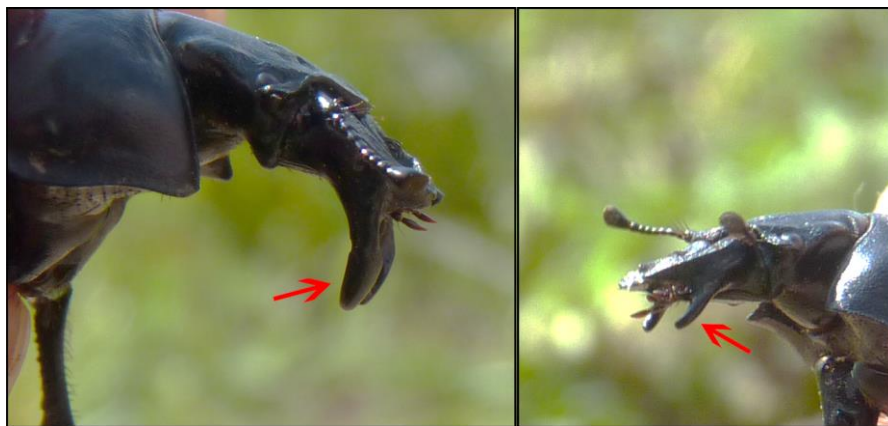
A változók hatását az LM modellek esetén úgy állapítottuk meg, hogy ez egyes változókat egyenként eltávolítottuk a modellből és megvizsgáltuk a magyarázott variancia változását F próbával, míg a GLM, LMER, Cox proportional-hazards és MLR modellek esetén az egyes

változók eltávolítására bekövetkező deviancia változást vizsgáltuk valószínűségi arány tesztel (LRT). Az egyes változók hatásának tesztelésekor tehát mind az F próbák, mind az LRT-k esetén kontrolláltunk a többi, modellben lévő változóra. A fő hatások elemzése előtt minden esetben eltávolítottuk a modellekből a nem-szignifikáns interakciókat, így az LM modellek esetén a fő hatások F értékei II-es típusú eltérés-négyzetösszegeken alapulnak.

3.3 Alternatív szaporodási stratégiák jelenléte

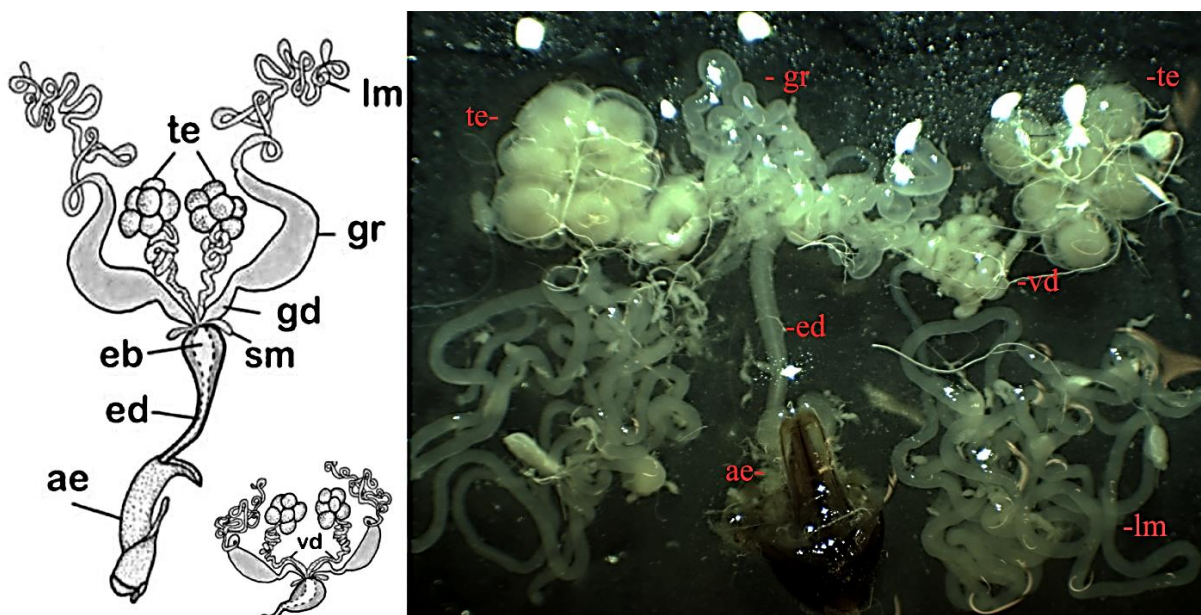
3.3.1 Vizsgálati folyamat

A vizsgálati egyedek gyűjtése 2017 tavaszán zajlott Debrecenben, a Határ úti Ipari Park (47°31'28.6"N 21°34'30.4"E) egy közel 12 hektáros, füves területén, ahol a faj több ezres egyedszámmal volt jelen. A populációra jellemző testméret eloszlás meghatározásához március 4. és május 25. között lemértük 231 hím és 279 nőstény egyed előtor szélességét digitális tolómérővel (Workzone, GT-DC-02) 0,01 mm-es pontossággal. A hímek esetén a jobb oldali agyar hosszát is lemértük. Ezt követően boncolási céllal begyűjtöttünk 30 szélsőségesen kicsi (előtor szélesség \leq 11,00 mm, az előzetesen lemerített egyedek 14,29%-a) és 30 szélsőségesen nagy (előtor szélesség \geq 13,00 mm, 11,69%) méretkategóriába eső hím egyedet. A gyűjtést két turnusban végeztük a szaporodási időszak elején (március 29 - április 06., $n=15$ kicsi és 15 nagy egyed), illetve végén (május 04 – május 12., $n=15$ kicsi és 15 nagy egyed). Minden begyűjtött egyedet sorszámos azonosítóval láttunk el és feljegyeztük előtoruk szélességét, valamint jobb oldali agyaruk hosszát (6. ábra). Az élő állatokat egyesével 50 ml-es centrifugacsövekbe helyeztük, majd a boncolás előtt 4°C-os hűtőben tartottuk 1-4 napon keresztül. A gyűjtéstől a boncolásig eltelt napok száma nem befolyásolta sem a herék (lineáris regresszió, nagyméretű hímek: $p=0,896$, kisméretű hímek: $p=0,908$) sem pedig a spermiumok méretét (nagyméretű hímek: $p=0,462$, kisméretű hímek: $p=0,669$).



6. ábra Nagy- (bal oldal) és kisméretű (jobb oldal) nagyfejű csajkó hím agyara.

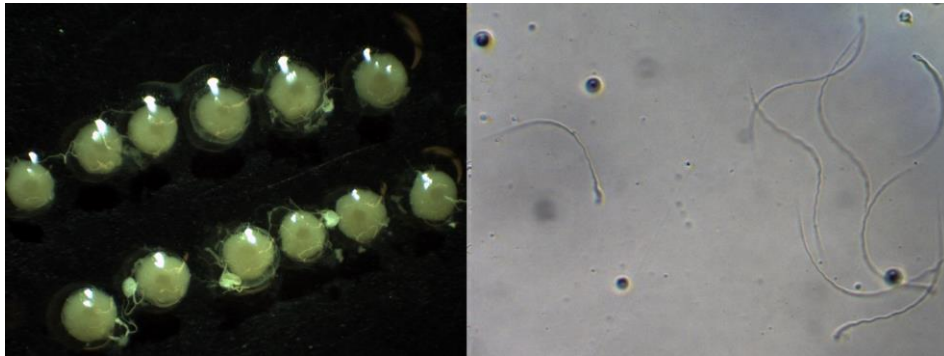
Az ivarmirigyek boncolása egy Euromex StereoBlue SB.1903 sztereomikroszkóp alatt történt hétszeres nagyításon. A boncolást minden esetben Ringer oldatban végeztük (7,5g NaCl, 0,35g KCl, 0,2g CaCl₂, EPHRUSSI és BEADLE 1936). A nagyfejű csajkó hímek több Geotrupidae fajhoz hasonlóan (MARTÍNEZ és TROTTA-MOREU 2010) egy pár, egyenként hat follikulusból álló herével és nagyméretű járulékos mirigyekkel rendelkeznek (7. ábra). A herék eltávolítását követően óvatosan elkülönítettük a 12 follikulust, majd egy Euromex CMEX-5 USB kamera és az ImageFocus4 program (v.2.6) segítségével 2584x1936 felbontású képeket készítettünk róluk (8. ábra). A follikulusok területét pixel egységben állapítottuk meg az ImageJ képfeldolgozó program „elliptic selection” eszközének használatával. A pixel egységeket azonos beállítások mellett befotózott milliméterpapír alapján váltottuk át mm²-be. A mérések pontosságának teszteléséhez 20 random kiválasztott egyed egy-egy follikuluszát öt egymást követő alkalommal is lemértük. A mérésismétlések tesztelését R-ben az rptR csomag (v.0.9.21, STOFFEL et al. 2017) segítségével végeztük, ami alapján a mérések ismételhetőnek bizonyultak (R>0,99, p<0,001). A maximum eltérés két azonos follikuluson végzett mérés között 1,49% ± 0,16 (átlag±SE) volt.



7. ábra A nagyfejű csajkó himivarrendszere (jobb oldal). A bal oldali rajz a Geotrupidae fajokra általánosan jellemző ivarrendszert ábrázolja (rajz forrása: MARTÍNEZ ÉS TROTTA-MOREU, 2010). Ábrajelölések: ae (párzószerv, aedeagus), eb (ejakulációs gumó, ejaculatory bulb), ed (ejakulációs csatorna, ejaculatory duct), gd (mirigycsatorna, glandular duct), gr (a nagy járulékos mirigy központi része, glandular reservoir), lm (nagy járulékos mirigy, large mesadenia), sm (kis járulékos mirigy, small mesadenia), te (here, testis), vd (vas deferens)

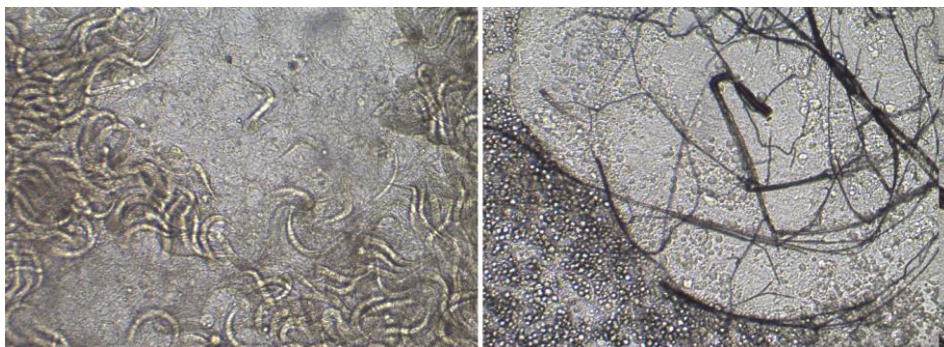
A spermiumhossz megállapításához egyedenként véletlenszerűen kiválasztottunk egy jobb, illetve egy bal oldali heréből származó follikulust, melyeket egymást követően egy csepp Ringer

oldattal együtt tárgylemezre helyeztünk, majd szike és orvosi csipesz segítségével szétszabdaltunk. A nagy számban felszabaduló spermiumokról egy Euromex iScope 1153. PL-PH mikroszkóp alatt készítettünk képeket 200-szoros nagyításon fedőlemez ráhelyezését követően (8. ábra). Follikuluszonként 30db (tehát egyedenként összesen 60db), véletlenszerűen kiválasztott spermiumot mértünk le az ImageJ „segmented line” eszközét használva. A pixel egyéget mm-be váltottuk át. Ebben az esetben is végeztünk mérésismétlést 20 véletlenszerűen kiválasztott spermium ötszöri lemérésével, ami itt is ismételtetőnek bizonyult ($R=0,99$, $p<0,001$), a maximum eltérés két azonos spermium mért értéke között $3,16\% \pm 0,28$ (átlag \pm SE) volt. A méréseket minden esetben az egyedek méretkategóriájának ismerete nélkül végeztük.



8. ábra Egy egyed heréit alkotó 6-6 follikulusz (bal oldal) és nyolc darab hímivarsejt (jobb oldal)

Hét, a szaporodási időszak végén gyűjtött egyed (hat kicsi és egy nagy) esetében a herék szerkezete láthatóan eltért a normálistól (9. ábra), és egyáltalán nem találtunk bennük hímivarsejtet. Mivel nem tudjuk, hogy pontosan mi okozhatta ezt az eltérést, ezért ezeket az egyedeket kizártuk a fő elemzésekből, így a végső mintaszám a szaporodási időszak végén kilenc kicsi és 14 nagy egyedre módosult.



9. ábra Egy normál, rengeteg spermiumot tartalmazó here szerkezete (bal oldal) és egy hímivarsejt nélküli egyed heréje (jobb oldal). Mindkét felvétel 200-szoros nagyítással készült

3.3.2 Statisztikai elemzés

A statisztikai elemzéseket ebben az esetben is az R statisztikai programban (v.3.4.4) végeztük. A hímek közötti polimorfizmus kimutatásához 231 hím adatai alapján vizsgáltuk meg az agyarhossz változását az előtor szélességének függvényében a KNELL (2009) által javasolt módon. Az agyarhossz és előtor szélesség pontdiagramja és az agyarhossz hisztogramja alapján az agyarhossz és az előtor szélessége között folytonos kapcsolatot feltételeztünk. PAINTING és HOLWELL (2013) nyomán összesen nyolc, folytonos kapcsolatot leíró modellt illesztettünk adatainkra, majd ezek között modellösszehasonlításokat végeztünk a legjobban illeszkedő modell kiválasztásához. A vizsgált modellek a következők voltak: (1) lineáris regresszió, (2) másodfokú ortogonális polinom regresszió (poly függvény), (3) két-paraméteres hatvány modell (nls függvény, képlet: $\text{agyarhossz} = a \times \text{torszélesség}^b$), (4) három-paraméteres hatvány modell (nls függvény, képlet: $\text{agyarhossz} = \text{int} + a \times \text{torszélesség}^b$), (5) Weibull növekedési görbe modell (nls és SSweibull függvények) (6) négy-paraméteres logisztikus modell (nls és SSfpl függvények) (7) szegmentált modell egy törésponttal, valamint (8) szegmentált modell két törésponttal (segmented R csomag, 0.5.3.0 verzió). Az allometrikus kapcsolatok vizsgálatát korábban jellemzően log transzformált változókon végezték, mely előnye, hogy a hatvány függvényt lineáris kapcsolattá egyszerűsíti. Ugyanakkor ennek a módszernek is vannak hátrányai (PACKARD 2009, de lásd KERKHOFF és ENQUIST 2009), és mivel a nem-lineáris illesztési módszerek nem igényelnek log transzformációt, így mi az elemzéseinkhez transzformálatlan adatokat használtunk. A log transzformált adatokkal elvégzett modellszelekció egyébként ugyanazt a legjobb modellt adta, mint az itt bemutatott megközelítésünk (M6 Melléklet).

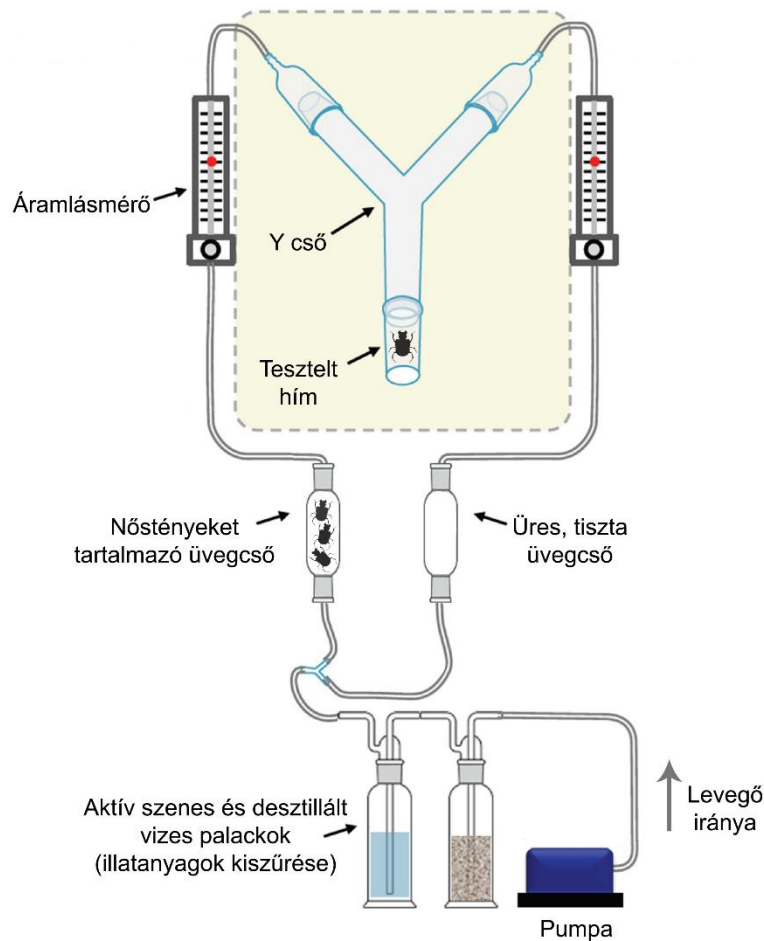
A posztkopulációs jellegek vizsgálata során abszolút hereméretnek tekintettük az egy egyedhez tartozó 12 follikulusz területének összegét, abszolút spermiumhossznak pedig a hímenként lemért 60 spermium hosszának átlagát. Emellett az egyedek viszonylagos befektetésének vizsgálatához a relatív agyarhosszt és a relatív hereméretet is kiszámítottuk az értékek előtorszélességgel való elosztásával. Az elemzésekhez lineáris modelleket (kétutas ANOVA) használtunk, ahol magyarázó változóként adtuk meg az egyedek méretkategóriáját (kicsi vagy nagy), a szaporodási időszak szakaszát (eleje vagy vége) valamint a köztük lévő interakciót. Szignifikáns interakció esetén post-hoc összehasonlítással (lsmeans csomag, v.2.26.3) teszteltük a magyarázó változók egyes szintjeinek hatásait a függő változóra, külön p-érték korrekciót nem végeztünk. A nem-szignifikáns interakciókat a főhatások vizsgálata előtt minden esetben eltávolítottuk a modellekből, így a bemutatott eredmények II-es típusú eltérés-négyzetösszegeken alapulnak.

3.4 A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációja

3.4.1 Y-olfaktométer teszt

Az Y-olfaktométer csalogató hatású feromonok viselkedés alapú vizsgálatára alkalmas berendezés (10. ábra). A vizsgálat során az egyedeket egy Y alakban elágazó üvegcsőbe helyeztük, mely egyik ága felől a feltehetően feromont tartalmazó illatanyag, míg a másik ága felől egy stimulus mentes, kontroll illat, rendszerint tiszta levegő érkezik. Amennyiben a vizsgálati egyedek a véletlen esetén vártnál gyakrabban választják az olfaktométer azon ágát, amely felől a stimulus illatanyagot érzik, akkor feltételezhetjük, hogy az illatanyag csalogató hatással rendelkezik. A levegő egyenletes áramlását az olfaktométer két vége felé egy pumpa biztosítja, mely megfelelő működését egy-egy áramlásmérővel ellenőrizzük. A pumpa felől teflon csöveken keresztül haladó levegő először egy aktív szénrel, majd egy desztillált vízzel töltött üvegpalackon halad át, ezzel biztosítva, hogy ne tartalmazzon idegen illatanyagokat. Az így megszűrt levegő egy T elágazáshoz jutva két irányba folytathatja útját: vagy a stimulus illatanyagot (esetünkben három nőstény egyed) tartalmazó üvegcsővön, vagy pedig egy üres, tiszta üvegcsővön keresztül halad tovább. Végül az üvegcsövek felől a levegő az üvegből készült Y-olfaktométer egy-egy ágához szállítódik. A tefloncsövek megfelelő illeszkedését csiszolatos szűkítők biztosítják, így a levegő egy végig teljesen zárt rendszerben közlekedik, melybe kívülről származó illatanyagok nem juthatnak be. Az üveg berendezések a vizsgálat előtt a szennyeződések eltávolítása érdekében alapos mosáson és hevítéses előkezelésen estek át.

A vizsgálathoz a szaporodási időszak közepén, 2015. május 12-én, Csobánkán (Pest megye, 47° 38' 25" N 18°56' 10"E) begyűjtöttünk összesen 32 hím és három nőstény egyed (ez utóbbiak csak stimulusként szolgáltak). A viselkedésteszt a rá következő napon zajlott a MTA-ATK Növényvédelmi Intézetének (NÖVI) kísérleti telephelyén Dr. Kárpáti Zsolt és Dr. Molnár Béla Péter közreműködésével. Mivel elsősorban a nőstényeknél várható a szexferomonok termelése, így az Y-olfaktométerben a hímek orientálódását vizsgáltuk az élő nőstények felől érkező illatanyagok irányába. Minden futtatás előtt randomizációval döntöttünk a stimulus illatanyag érkezési irányáról (a cső pozíciójáról), ezzel igyekeztünk csökkenteni az esetleges külső, zavaró hatásokat, mint például a szobában lévő elektromos berendezések rezgéséből és a kismértékben eltérő fényviszonyokból adódó különbségeket a két oldal között. A teszt megkezdésekor egy hím egyed helyezettünk az Y-olfaktométer végébe, mely ezt követően szabadon haladhatott a csőben. Minden esetben feljegyeztük a stimulus illatanyag érkezési irányát, valamint, hogy a hím az Y alakú cső elágazását követően melyik irányban haladt tovább.



10. ábra Az Y-olfaktométer működési elve. Az Y alakú cső egyik ágába három élő nőstény egyed felől érkezik a levegő, míg a másikba csak tiszta levegő áramlik. A vizsgálat során a tesztelt egyed elágazást követő haladási irányát figyeljük meg, ami alapján kideríthető, hogy a nőstények felől érkező levegő tartalmaz-e csalogató hatású feromonokat. Az ábra BIASAZIN et al. (2018) nyomán készült.

3.4.2 Különböző testrészek extraktumainak elektroantennográfiás vizsgálata

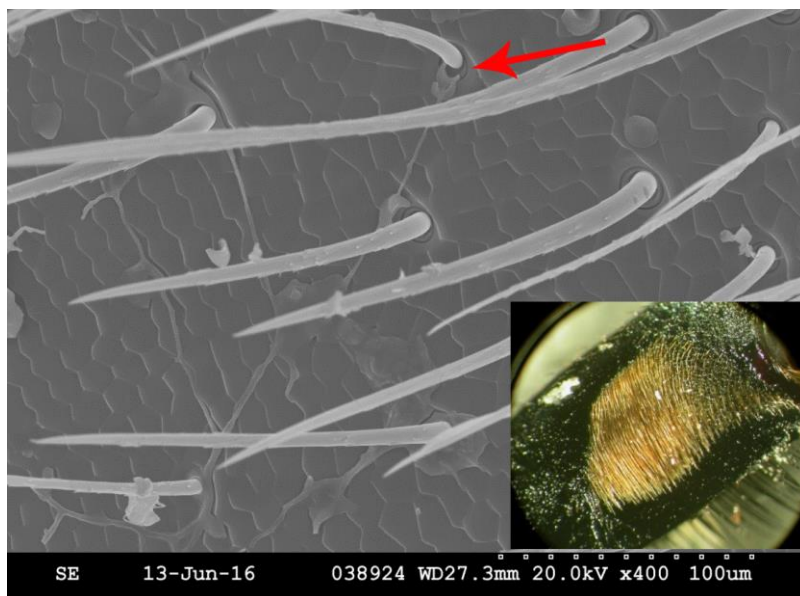
3.4.2.1 Feromontermeléssel összefüggő morfológiai struktúrák beazonosítása

Az olyan fajoknál, ahol a párválasztásban fontos szerepet játszanak a szexferomonok, általában azt várjuk, hogy a feromonokat fogadó ivar több olfaktorikus kemoreceptorral (így például hosszabb vagy szőrösebb csáppal) rendelkezik, mint a feromont kibocsátó. A nagyfejű csajkónál a csápbunkó morfológiájában és a gyűrűsen elhelyezkedő szőrök sűrűségében (11. ábra) azonban nem tapasztaltunk szabad szemmel látható eltérést a nemek között. HALFFTER és MATTHEWS (1966) rávilágított arra, hogy a nemek közötti eltérés hiánya a csáp morfológiájában utalhat arra, hogy az adott fajnál kevésbé fontosak a hosszú távolságokra ható szexferomonok, ez azonban még nem zárja ki jelenlétüket.



11. ábra Hím nagyfejű csajkó csápbunkójának felülnézeti képe

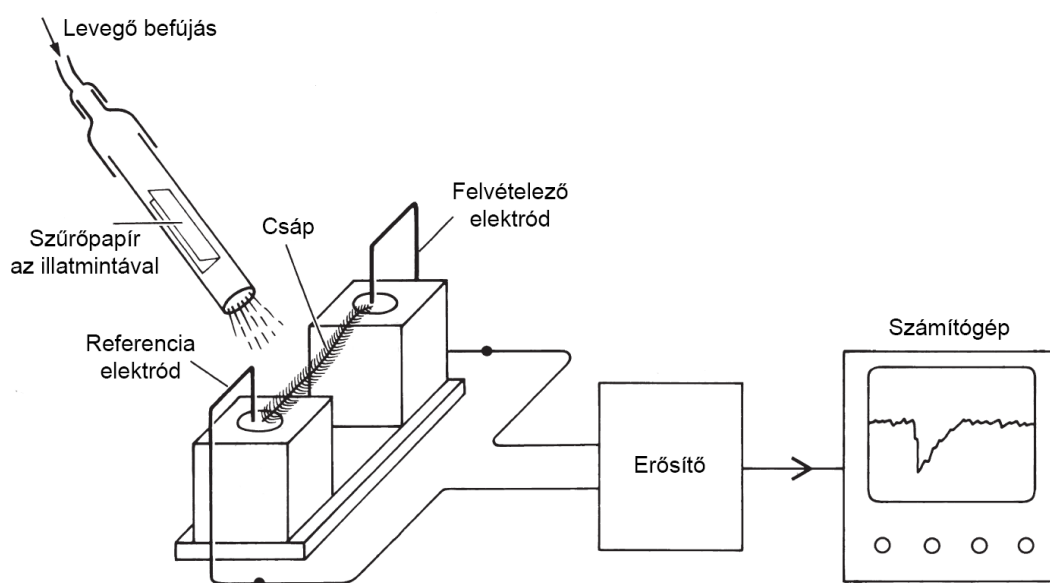
A feromontermelő mirigyek változatos helyeken helyezkedhetnek el, leggyakrabban azonban a potroh felületén találhatóak, így mi is elsősorban itt számítottunk jelenlétükre. Emellett a feromontermelés helyén sok fajnál található az illatanyagok levegőbe jutását segítő szőrök, így érdeklődésünket felkeltették a nagyfejű csajkók elülső lábszárainak (femur) belső oldalán található szőrös foltok (12. ábra). Ezek a képletek ugyan mindkét nemnél előfordulnak, mégis érdemesnek tartottuk vizsgálatukat mivel hasonló, lábszáron lévő szőrös területeket más rovarfajoknál már több esetben is összefüggésbe hoztak a feromontermeléssel (például: Scarabeoidea, HOUSTON 1986, Tenebrionidae, FAUSTINI et al. 1981, Anthribidae, HOLLOWAY 1985). A pásztázó elektronmikroszkópos felvételeken meg is figyelhető valamilyen szekrénum a szőrszálak tövében (12. ábra), így elképzelhető, hogy a foltok valóban feromontermelési helyként funkcionálnak, mivel azonban mindkét nemnél azonos morfológiát mutattak, így kérdéses, bár nem kizárt, hogy szexferomonok termeléséről lenne szó.



12. ábra Nőstény egyed mellső lábszáran látható szőrös képlet pásztázó elektronmikroszkópos és fénymikroszkópos (jobb lent) felvétele (Hitachi S-2600N, a felvételt készítette: Dr. Buczkó Krisztina és Dr. Hornung Erzsébet a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytarában)

3.4.2.2 Mintaelőkészítés és elektroantennográfia (EAG)

A stimulus illatanyagokra adott csápválaszt elektroantennográf (EAG) segítségével vizsgáltuk (SCHNEIDER 1957, OLSSON és HANSSON 2013). Az EAG működési elve, hogy megfelelő stimulus (például feromon) hatására az izolált, de még elektrofiziológiailag aktív rovarcsáp minden erre érzékeny receptorában ingerület keletkezik, az ezzel járó potenciálváltozás pedig detektálható a csáp végeihez kapcsolódó ezüst elektródok segítségével (13. ábra). Az így kapott, majd felerősített jelet monitoron az idő függvényében megjelenítve elektroantennogrammot kapunk, amiről leolvasható a stimulusra adott válasz.

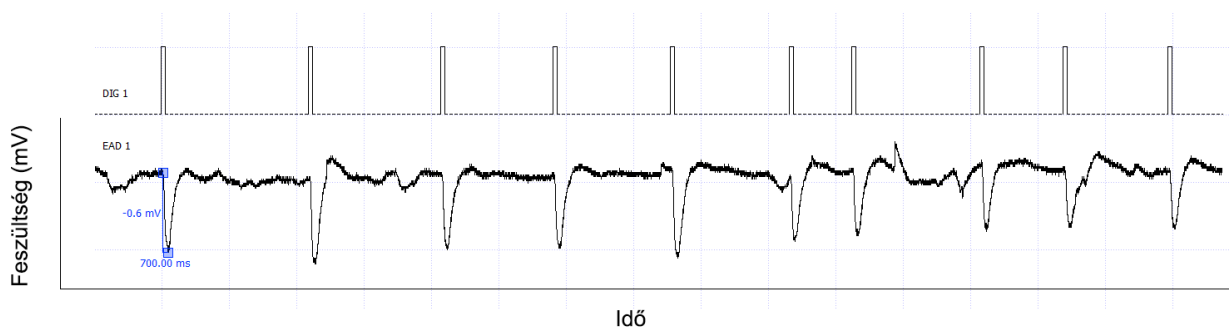


13. ábra Elektroantennográf (EAG) működése (Hansen McInnes illusztrációja nyomán, *The Insects - An Outline of Entomology*, GULLAN és CRANSTON 2010)

Az EAG teszthez TADA és LEAL (1997) megközelítését alkalmazva külön extraktumokat készítettünk hím és nőstény egyedek feromontermeléssel összefüggésbe hozható testrészeiből, vagyis a potroh dorzális, ventrális és csúcsi részéből, valamint a szőrös képlettel rendelkező femurokból. A mintavétel két alkalommal történt, először 2016. március 24-én, Dorogházán (47°59'29"N, 19°53'36"E) pár nappal az első megjelenések után, majd pedig 2016. április 14-én, Csobánkán (47° 38' 25" N 18°56' 10"E), az első párba állások idején. Mindkét esetben 10 hím és 10 nőstény egyedtől vettünk mintát. Az egyedeket a helyszínen felboncoltuk, majd a mintákat 1 ml hexánnal feltöltött üvegfiolákba helyeztük (az azonos nemű egyedek azonos testrészei egy fiolába kerültek, tehát mind a négy vizsgált testrész mintáit nemenként egy-egy fiolába, azaz összesen nyolc fiolába gyűjtöttük az egyes mintavételi napokon). A hexánból öt óra elteltével távolítottuk el a testrészeket. Az EAG teszthez használt stimulusokat a gyűjtést követő napon készítettük el a MTA-ATK NÖVI kísérleti telephelyén. A mintaelőkészítés során a feltételezett illatanyagokat

tartalmazó hexán oldatot először nitrogénnel negyedére töményítettük, majd az így kapott extraktumból 10 µl-t szűrőkorongra pipettáztunk. A stimulus illattal átitatott szűrőkorongokat egy-egy üveg Pasteur-pipetta végébe helyeztük. Kontrollként 10 µl tiszta hexánt használtunk szintén szűrőkorongra pipettázva, ezzel összesen kilencféle mintát kapva.

Az EAG teszthez az első mintavételi napot követően egy hím és két nőstény, míg a második mintavétel után négy hím és négy nőstény csápját használtuk fel, így összesen 11 egyedről származó csáp választát vizsgáltuk a kilencféle (négy testrész × 2 nem + kontroll) stimulusra. A csápot élő egyedektől gyűjtöttük be a mintákkal azonos populációból közvetlenül a mérés előtt. A csápot a csáptő közelében levágtuk, majd a szabaddá vált csonkot láng felett elvékonyított, Ringer oldatot (EPHRUSSI és BEADLE 1936) tartalmazó üveglapillárisba csúsztattuk. A lapillárist a csápdetektor földelt referencia elektródjára húztuk, a csáp csúcsi végét pedig a detektor felvételező elektródjához érintettük. Az üveg Pasteur-pipettákból a stimulus vagy kontroll illatokat tartalmazó levegőt egy, a pipetta végéhez teflon csővel kapcsolódó, pedállal működtetett pumpa segítségével egymás után a preparált csápra injektáltuk. A még élő csápban lévő hemolimfa, mint elektrolit oldat biztosította a csápban keletkező potenciálváltozás elvezetését. A csápok egyes illatmintákra adott potenciál változását (mV) a GcEad 2014 (v1.2.5, Syntech®) program segítségével állapítottuk meg (14. ábra).



14. ábra Példa az EAG vizsgálat eredményeinek megjelenítésére a GcEad 2014 szoftverben. A felül látható oszlopok az illatanyag befújásának pillanatát jelzik, az EAD1 sorban pedig az erre kapott csápválasz látható. Az ábrán az első csúcs mérési eredménye is látható.

3.4.3 Illatanyagok összegyűjtése és elemzése élő egyedek feletti légtérből

Mivel a nagyfejű csajkónál nem ismerjük pontosan a feromon termelődésének helyét, idejét és szociális feltételeit, így következő vizsgálatunkban élő egyedek légtéréből kíséreltük meg a feromonok begyűjtését („volatile collection” módszer). A vizsgálat 2016. április 19. és május 12. között zajlott hat különböző napon a csobánkai populációból (Pest megye, 47° 38' 25" N 18°56' 10"E) frissen begyűjtött egyedek felhasználásával. A módszer során az élő egyedeket szennyeződésmentes üvegcsövekbe helyeztük, majd 24 órán keresztül végeztük a csövek

légterének leszívását és az esetleges illatanyagok megkötését. Ehhez a levegő zárt rendszerben történő, 0,5 l/perc sebességű áramlását a csövek felől egy szívó pumpa biztosította, a csövek légteréből származó illatanyagokat pedig egy vékony üvegcsőbe helyezett aktív szén adszorbens gyűjtötte össze. Minden alkalommal négyféle illatanyaggyűjtést végeztünk: (1) egy hím egyed, (2) egy nőtény egyed, (3) együtt tartott hím és nőtény egyed, valamint (4) két együtt tartott hím egyed feletti légtérből. A hat mintavétel során összesen 24 minta keletkezett 36 egyed bevonásával. Az együtt tartott egyedek egy üvegcső két különböző kompartmentjében tartózkodtak, így érintkezni nem tudtak egymással, azonban a kompartmentek közötti lyukak lehetővé tették a csőben a levegő áramlását és így egymás illatanyagainak érzékelését is. Ezzel a módszerrel elméletileg akkor is kimutathatóvá válik a feromonok jelenléte, ha azok termelésének feltétele egy ellenkező nemű, vagy egy rivális fajtárs jelenléte. Az egyedek csak ablakon besűrődő fényt kaptak, így cirkadián ritmusukat nem zavarhatta meg a mesterséges környezet.

A szűrőket a 24 óra elteltével átmostuk $2 \times 80 \mu\text{l}$ hexánnal, majd az így kapott oldatot 0,15 ml-es üveg inzertekbe pipettáztuk. Az inzerteket a párolgás csökkentése érdekében hexánnal félig feltöltött fiolákba helyeztük és fagyaszóban tároltuk. Az utolsó minta levétele után az azonos csoportokból származó extraktumokat összeöntöttük és nitrogénnel $80 \mu\text{l}$ -re töményítettük. Az így kapott, összesen négy minta mindegyikéből, valamint a kontrollként használt tiszta hexánból $10 \mu\text{l}$ -t pipettákba helyezett szűrőkorongra vittünk, majd az előző fejezetben ismertetett EAG módszerrel vizsgáltuk a mintákra kapott csápválaszokat. Ehhez három-három frissen gyűjtött hím és nőtény egyed csápját használtuk fel. A csápválasz kiértékelése ebben az esetben is a GcEad (2014) programmal történt.

3.4.4 Illatanyagok összegyűjtése és elemzése ürülék feletti légtérből

Mivel ismert, hogy egyes fajok feromonmirigyei a bélbe nyílnak és a feromonok a bélsárral ürülnek (MOLNÁR et al. 2017), így érdemesnek tartottuk az ürülék feletti légtérből gyűjtött illatanyagok EAG tesztelését is. A nagyfejű csajkónál többször találtunk ürüléket a járat belsejében vagy bejáratában, így elképzelhető, hogy ezek az illatanyagok segítenek a járatok megjelölésében, felismerésében, de tartalmazhatnak akár szexferomonokat is. Ez a nem invazív módszer továbbá, az előző vizsgálatokkal ellentétben, lehetőséget ad a kellően nagy számú illatanyagminta elérésére is. A minták begyűjtését 2017 tavaszán végeztük Debrecenben ($47^{\circ}31'28.6''\text{N}$ $21^{\circ}34'30.4''\text{E}$). A szabadban fogott állatokat egyenként 50 ml-es, tiszta centrifugacsövekbe helyeztük, majd a csőben néhány óra alatt összegyűlt ürüléket 1,5 ml-es csövekbe öntöttük, az egyedeket pedig szabadon engedték. A csöveket 1-3 óra elteltével fagyaszóba helyeztük és -20°C -on tároltuk. A minták gyűjtését három időszakban végeztük: márciusban (három nőtény, 22 hím), áprilisban (hat nőtény, 18 hím) és májusban (55 nőtény, 26 hím). Az azonos nemű egyedektől származó, illetve

a márciusban és áprilisban gyűjtött mintákat egyesítettük, ezzel a mintavételi időpont és az ivar alapján négyféle csoportot kapva: március+áprilisban (1) kilenc nőstény és (2) 40 hím, valamint májusban (3) 55 nőstény és (4) 26 hím egyed ürülékmintáját. Az összeöntésre egyrészt azért volt szükség, mert így hatékonyabban lehet csápválaszt kiváltani, mint több, kevésbé tömény mintával, másrészt pedig azért, mert márciusban és áprilisban kevesebb mintát gyűjtöttünk, mint májusban.

A mintákat a korábban ismertetett módszerek alkalmazásával 4 órás légtérből történő illatanyaggyűjtést (15. ábra) követően EAG módszerrel vizsgáltuk az MTA-ATK NÖVI kísérleti telephelyén. A szállítás Debrecenből Budapestre jégakkumulátorral hűtött hungarocell dobozban történt. A 4 óra elteltével az aktív szén szűrőről az illatanyagok 160 µl hexánnal lettek lemosva, majd 80 µl-re betöményítve kerültek fagyasztóba 0,15 ml-es inzertekben 2017. június 2-án. Az ürülék minták mellett kontrollként 10 µl hexánt is teszteltünk, azaz összesen öt stimulust vizsgáltunk. Az EAG teszthez a debreceni populációból származó három hím és négy nőstény csápját használtuk.



15. ábra Az illatanyagok ürülék feletti légtérből történő gyűjtéséhez használt berendezés

3.4.5 Statisztikai elemzés

Az elemzések R-ben (verzió: 3.5.2) történtek. Az Y-olfaktométeres módszer esetén a 32 hím egyed irányválasztásának értékeléséhez binomiális tesztet végeztünk.

Az EAG vizsgálatok eredményinek értékelésekor a minta típusának hatását minden esetben kevert lineáris modellekkel (lme4 csomag, 1.1.21 verzió, lmer függvény) vizsgáltuk, ahol függő változóként adtuk meg a csápválasz (azaz a csápban mért potenciálváltozás) abszolútértékének logaritmusát. Az egyes minta típusokra kapott csápválaszok kontroll illattól való eltérését Dunnett próbával vizsgáltuk. Az olykor jelentős mértékben felerősödő zaj hatásának mérséklése érdekében több csáp esetében egymás után több (1-4 közötti) befűjást is végeztünk ugyanazzal a stimulus illattal (az elemzéshez használt befűjások száma mintánként 10 és 27 között változott az összesen 11 csápon). Mivel ezek nem standard körülmények mellett végzett ismétlések voltak, hanem éppen a zaj okozta mérési pontatlanságok csökkentése volt velük a célunk, ezért az azonos mintákra adott csápválaszokat átlagoltuk, majd az így kapott értékeknek vettük a logaritmusát. A hímek és nőstények EAG válaszát külön modellekben elemeztük, mivel a hím és a nőstény egyedektől származó csápok eltérő érzékenységűnek bizonyultak, amit a kontroll illatanyagra adott válaszbeli eltérés is mutatott (LRT, $\chi^2_1=18,917$, $p<0,001$). A későbbiekben bemutatott eredmények valószínűségi arány tesztekkel (LRT) történő modellösszehasonlításokból származnak. A fő hatások elemzése előtt a nem-szignifikáns interakciókat eltávolítottuk a modellekből.

A különböző testrészek extraktumaira kapott csápválaszok értékelése során összesen 11 (hat nőstény és öt hím), két külön populációból származó csáp EAG válaszát mértük. A futások közül azonban nem volt mindegyik sikeres (elsősorban a zaj vagy a csáp válaszképességének csökkenése miatt), így a hím minták közül a potroh dorzális része esetén a mintaszám kilencre (hat nőstény és három hím csápválasza), a potroh apikális része esetén tízre (öt nőstény és öt hím csápválasza), a nőstény minták közül pedig a potroh ventrális része esetén szintén tízre módosult (hat nőstény és négy hím csápválasza). A modellekben magyarázó változóként adtuk meg a minta típusát (faktor kilenc szinttel: tiszta hexán, mint kontroll és nemenként négy testrész) és beágyazott random hatásként vittük be a mintavételi populációt és a csáp azonosítóját.

Az élő egyedek feletti légtérből származó illatanyagokra kapott csápválaszok (három nőstény és három hím csáp) EAG eredményeinek értékelése során magyarázó változóként adtuk meg a minta típusát (ötszintű faktor: hexán, mint kontroll, és a négyféle légtérből gyűjtött minta) és random hatásként a csáp azonosítóját.

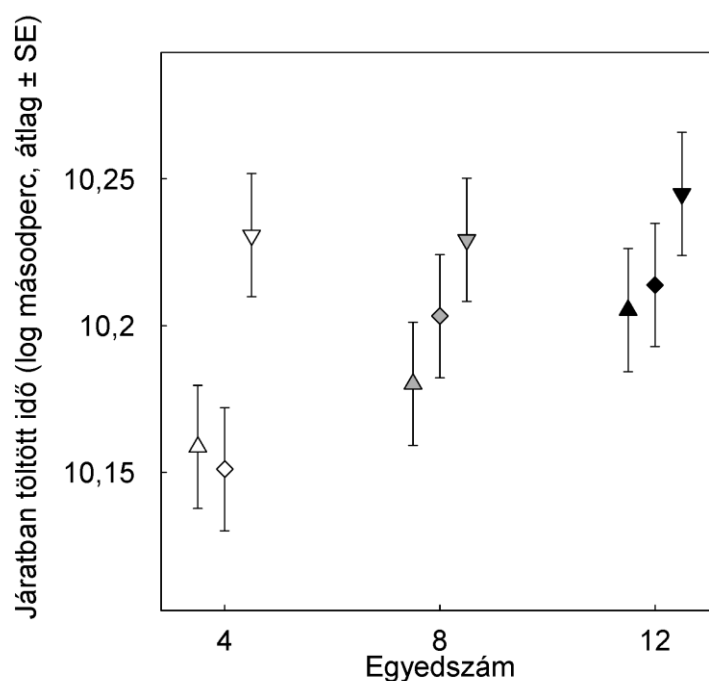
Az ürülék feletti légtérből származó illatanyagokra kapott csápválasz (négy nőstény és három hím csáp) elemzésekor a magyarázó változó szintén a minta típusa volt (ötszintű faktor: hexán, mint kontroll illat, és a négyféle ürülékminta) és a csáp azonosítója random faktorként szerepelt.

4. EREDMÉNYEK

4.1 A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatása az utódgondozó viselkedésre

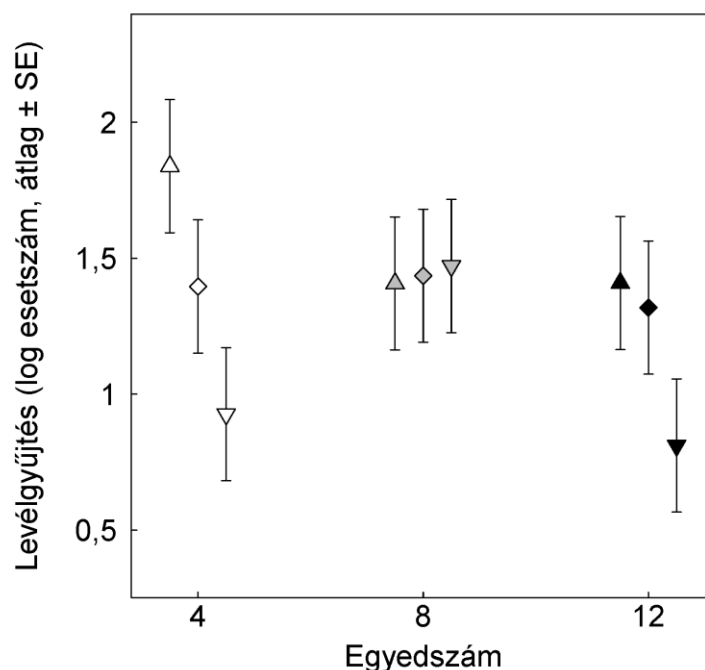
4.1.1 A járatban töltött idő és levélgyűjtési gyakoriság alakulása

Várakozásainknak megfelelően a hímek arányának növekedésével szignifikánsan nőtt a vizsgálati egységeken belüli, egyedszámmal korrigált járatban töltött idő (LRT: $\chi^2_2=12,111$, $p<0,001$, 16. ábra). Hasonlóképpen nőtt a járatban töltött idő a vizsgálati egységeken belüli egyedszám növekedésével is ($\chi^2_2=6,866$, $p=0,032$). Az ivararány és az egyedszám közötti interakció nem volt szignifikáns ($\chi^2_2=3,001$, $p=0,558$).



16. ábra Az egyedek számával korrigált járatban töltött idő alakulása a különböző felnőttkori ivararányú (háromszög: 0,25, rombusz: 0,5, fordított háromszög: 0,75 hím arány) és egyedszámú kezelési csoportokban. A különböző árnyalatok az egyes denzitás csoportba tartozó értékeket jelölik. Az ábrán az ASR*denzitás interakciót tartalmazó LMM modellek prediktált értékei láthatók. A nyers adatokat az M3 Melléklet tartalmazza.

Az egyes vizsgálati egységeken belül megfigyelt, és szintén egyedszámmal korrigált levélgyűjtési gyakoriság részben csökkenő tendenciát mutatott a hímek arányának növekedésével ($\chi^2_2=5,591$, $p=0,061$, 17. ábra), ugyanakkor a denzitás hatása ebben az esetben nem volt szignifikáns ($\chi^2_2=2,432$, $p=0,296$). Az interakció az ivararány és az egyedszám között nem volt szignifikáns ($\chi^2_2=5,301$, $p=0,258$).

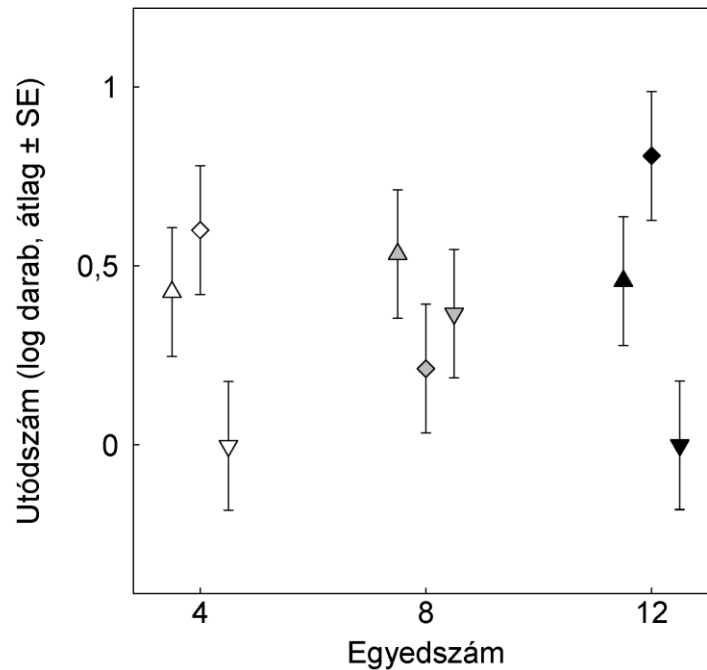


17. ábra Az egyedek számával korrigált levélyűjtési gyakoriság alakulása a különböző felnőttkori ivararányú és egyedszámú kezelési csoportokban (a jelzések magyarázatához lásd a 16. ábrát). A nyers adatokat az M4 Melléklet tartalmazza.

4.1.2 Az ivararány és a denzitás hatása az utódok számára és minőségére

A 27 vizsgálati egység felásása során egységenként 0-13, összesen 72 utódot (70 élő és két elpusztult) számláltunk meg. Az utódok teljes hiányát összesen kilenc esetben tapasztaltuk, melyek közül hét hímek felé eltolt ivararányú kezelési csoportba tartozott (ezek az esetek ennek a csoportnak a 78%-át tették ki), egy nőstények-felé eltolt (11%), egy pedig kiegyenlített ivararány (11%) mellett volt megfigyelhető. Az egy nőstényre jutó utódszám esetében az ivararány és a denzitás közötti interakció szignifikánsnak bizonyult ($\chi^2_4=10,307$, $p=0,036$), ami abból adódott, hogy míg az utódszám alacsony denzitáson marginálisan (GLHT kontraszt: -1, -1, 2 a 0,25, 0,50 és 0,75 ivararányokra, $Z=-2,351$, $p=0,055$), és magas denzitáson szignifikánsan ($Z=-2,885$, $p=0,012$) alacsonyabb volt hímek felé eltolt ivararány mellett, addig közepes egyedsűrűség esetén nem volt számottevő eltérést ($Z=-0,031$, $p=1,000$, 18. ábra).

A 72 utód közül 37 egyed volt nőstény és 35 hím. Az utódok nemének eloszlását sem a denzitás sem pedig az ivararány nem befolyásolta (denzitás: $\chi^2_2=1,332$, $p=0,514$. ASR: $\chi^2_2=2,007$, $p=0,367$). Hasonló módon nem volt hatása a fenti változóknak se az utódok testsúlyára (denzitás: $\chi^2_2=3,611$, $p=0,164$. ASR: $\chi^2_2=0,502$, $p=0,778$), se előtoruk szélességére (denzitás: $\chi^2_2=2,067$, $p=0,356$. ASR: $\chi^2_2=1,158$, $p=0,560$), se pedig a hímek agyarhosszára (denzitás: $\chi^2_2=2,970$, $p=0,227$. ASR: $\chi^2_2=2,833$, $p=0,243$).



18. ábra A nőtények számával korrigált utódszám alakulása a különböző felnőttkori ivararányú és egyedszámú kezelési csoportokban (a jelzések magyarázatához lásd a 17. ábrát). A nyers adatokat az M5 Melléklet tartalmazza.

4.2 A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedése

4.2.1 A járat megközelítése, a betolakodás és a teljes összecsapás jellemzése

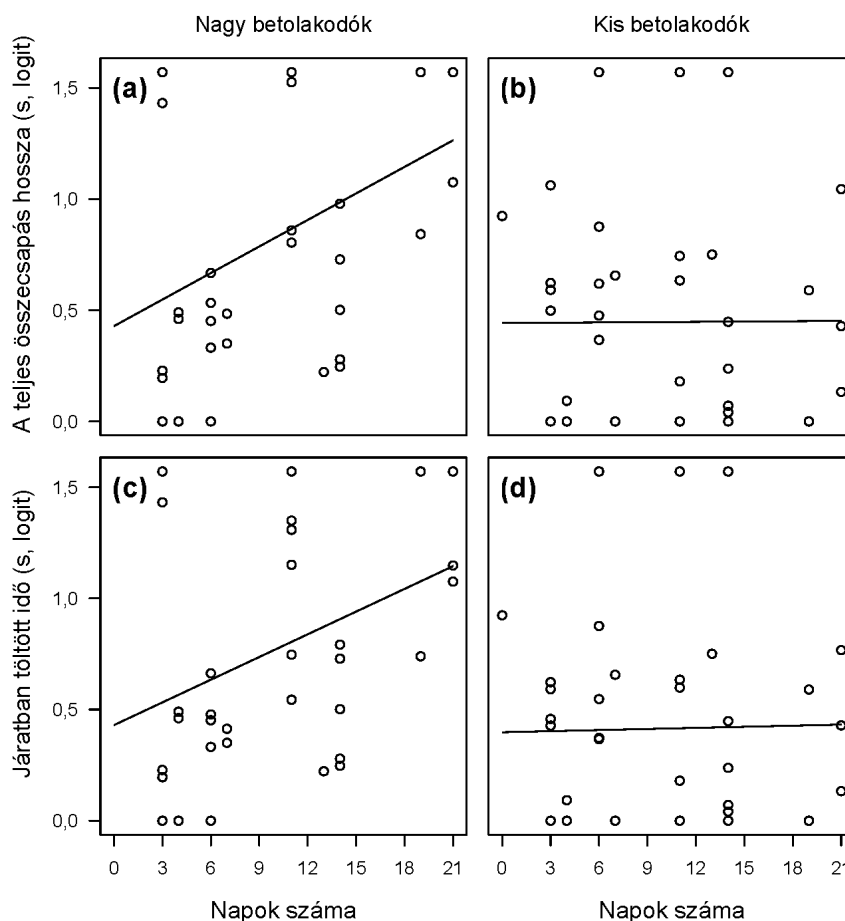
A földre helyezést követően az összes vizsgálati egyed megközelítette az idegen lyuk bejáratát, azonban a nagyméretű betolakodók szignifikánsan rövidebb idő alatt tették ezt meg, mint a kisméretűek (kétmintás t-próba a log transzformált adatokon, $t=3,38$, $df=74$, $p=0,001$).

A 76 viselkedéstesztből összesen 60 alkalommal (78,9%, 33 nagy és 27 kicsi hím esetében) történt betolakodás, vagyis ennyiszor ment be a megfigyelt hím az idegen járatba. A betolakodás előfordulása nem tért el szignifikánsan a méretkategóriák között (GLM, LRT, $\chi^2_1=2,907$, $p=0,088$). Mivel felszín feletti küzdelem egyszer sem történt előzetes betolakodási esemény nélkül, így ezek az előfordulási értékek megegyeznek a teljes összecsapás (betolakodás és felszín feletti küzdelem együttese) előfordulásával is.

A betolakodás kezdetéig eltelt idő nem tért el a csoportok között (Cox modell, LRT, $\chi^2=1,782$, $p=0,182$), viszont a nagyméretű hímek jelentősen több időt töltöttek az idegen járatban, mint a kicsi egyedek (LM, $F_{1,74}=8,452$, $p=0,005$). A járatban töltött idő marginálisan szignifikáns növekedést mutatott a szaporodási időszak alatt ($F_{1,74}=3,612$, $p=0,061$), a méretkategóriák és a szaporodási időszak szakasza közötti interakció csak marginálisan volt szignifikáns ($F_{1,74}=3,655$, $p=0,060$). Fontos megemlíteni, hogy a 76 tesztből 12 alkalommal (9 nagy és 3 kisméretű

betolakodó) a betolakodó hím a járatban maradt a 15 perces felvétel végén, és ezek a le nem zárult események esetleg befolyásolhatták a járatban töltött idő hosszával kapcsolatos eredményeinket. Mivel azonban ez elsősorban azoknál a nagyméretű hímeknél fordult elő, melyek eleve több időt töltöttek a járatok belsejében, így ez feltételezhetően nem befolyásolja a konklúzióinkat.

A teljes összecsapás időtartama esetében a megfigyelési nap és a betolakodó mérete között szignifikáns interakciót találtunk ($F_{1,73}=4,686$ $p=0,034$): a nagyméretű betolakodóknál a teljes összecsapás időtartama növekedést mutatott a megfigyelési időszak során ($F_{1,36}=7,030$, $p=0,012$, 19.a ábra), míg a kisméretű hímeknél változatlan maradt ($F_{1,36}=0,052$, $p=0,822$, 19.b ábra). Ezek az eredmények elsősorban a járatban töltött időnek tudhatók be (19.c és 19.d ábra), mivel a felszín feletti küzdelem nem tért el a méretkategóriák között és nem változott a megfigyelési időszak alatt sem (lásd 4.2.2 fejezet).



19. ábra A teljes összecsapás (a és b) és a betolakodó járatban töltött idejének (c és d) változása a vizsgálat kezdetétől eltelt napok számának függvényében nagy (a és c) és kis (b és d) méretű betolakodók esetén

4.2.2 A felszín feletti küzdelem jellemzése

Felszín feletti küzdelem a 76 viselkedésteztből mindössze 17 esetben volt megfigyelhető (22,4%, 11 nagy és hat kicsi betolakodó esetében), melyek mindegyikét betolakodási esemény előzött meg. A felszín feletti küzdelmek minden esetben lezárultak a felvétel végéig. A betolakodó egyed méretkategóriája alapján nem volt prediktálható sem a küzdelem, sem pedig az egyes szakaszok előfordulásának valószínűsége (1. táblázat).

1. táblázat A tulaj-betolakodó játszma felszín feletti szakaszainak előfordulása nagy- és kisméretű betolakodók esetén (binomiális GLM, LRT eredményei, $df=1$)

Változó	Előfordulás (%)		χ^2	p
	Nagy	Kis		
	betolakodók (n = 38)	betolakodók (n = 38)		
Felszín-feletti küzdelem	28,95% (11 eset)	15,79 (6 eset)	1,917	0,166
Pózolás	26,32 (10 eset)	15,79 (6 eset)	1,278	0,258
Megragadás	21,05 (8 eset)	13,16 (5 eset)	0,842	0,359
Átfordítás	10,53 (4 eset)	7,90 (3 eset)	0,158	0,691

A felszín feletti küzdelem, valamint az egyes szakaszok közül a pózolás és a megragadás időtartama nem tért el a méretkategóriák között és nem változott a megfigyelési időszak során (2. táblázat). Az átfordítási idő tekintetében a betolakodó méretkategóriája és a vizsgálat kezdetétől eltelt napok száma közötti interakció ugyan szignifikánsnak bizonyult, ez azonban a két változó ellentétes, nem-szignifikáns hatásainak volt köszönhető (nagy betolakodók esetén: $b=0,011 \pm 0,006$ SE, $F_{1,36}=3,228$, $p=0,081$, kis betolakodók esetén: $b=-0,002 \pm 0,002$ SE, $F_{1,36}=1,923$, $p=0,174$).

A felszín-feletti küzdelem hossza és a játszma kimenetele között nem volt összefüggés (t-teszt, $t=0,105$, $df=15$, $p=0,917$, binomiális GLM: $p=0,911$), ami akkor sem változik jelentősen, ha a betolakodó méretkategóriáját is a modellhez adjuk ($p=0,483$).

2. táblázat A betolakodó egyed méretének (nagy vagy kicsi) és a vizsgálat kezdetétől eltelt napok számának hatása a felszín feletti küzdelem egyes szakaszainak időtartamára (LM eredményei, hiba df: interakció 73, fő hatások 74)

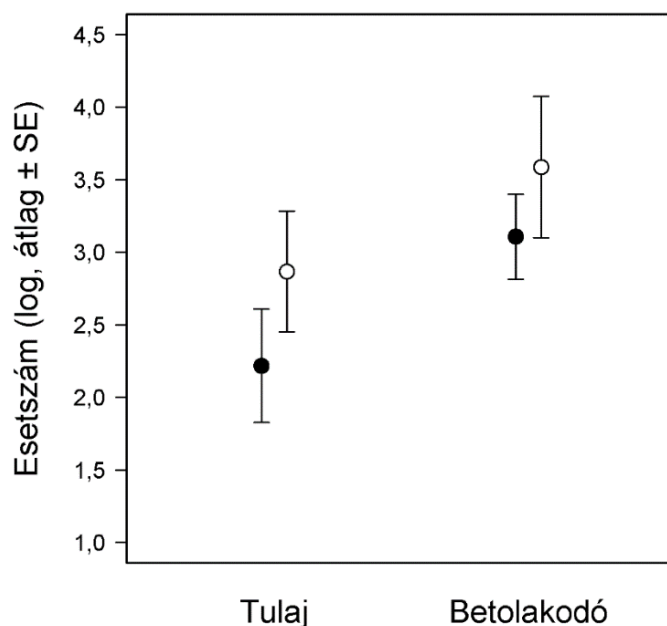
Változó	Méret	Eltelt napok száma	Méret × Napok interakciója
	F (p)	F (p)	F (p)
Felszín-feletti küzdelem	0,223 (0,638)	0,644 (0,425)	2,920 (0,092)
Pózolás	0,042 (0,838)	0,401 (0,524)	2,324 (0,132)
Megragadás	2,164 (0,146)	0,366 (0,547)	3,847 (0,054)
Átfordítás			4,353 (0,040)

A felszín feletti küzdelem szakaszainak kezdetéig eltelt idő nem különbözött a kis- és nagyméretű betolakodók között (3. táblázat).

3. táblázat A játszma felszín feletti szakaszainak kezdetéig eltelt idő nagy-, illetve kisméretű betolakodók esetén. A táblázatban a Cox proportional-hazards modellek prediktált értékei (másodperc, korlátozott átlag ± SE) és LRT eredményei láthatók (df=1, n=76)

Változó	Nagy	Kis	χ^2	p
	betolakodók	betolakodók		
Pózolás	747±27,7	805±30,5	1,063	0,303
Megragadás	782±25,1	824±26,9	0,725	0,394
Átfordítás	843±19,2	857±19,6	0,156	0,693

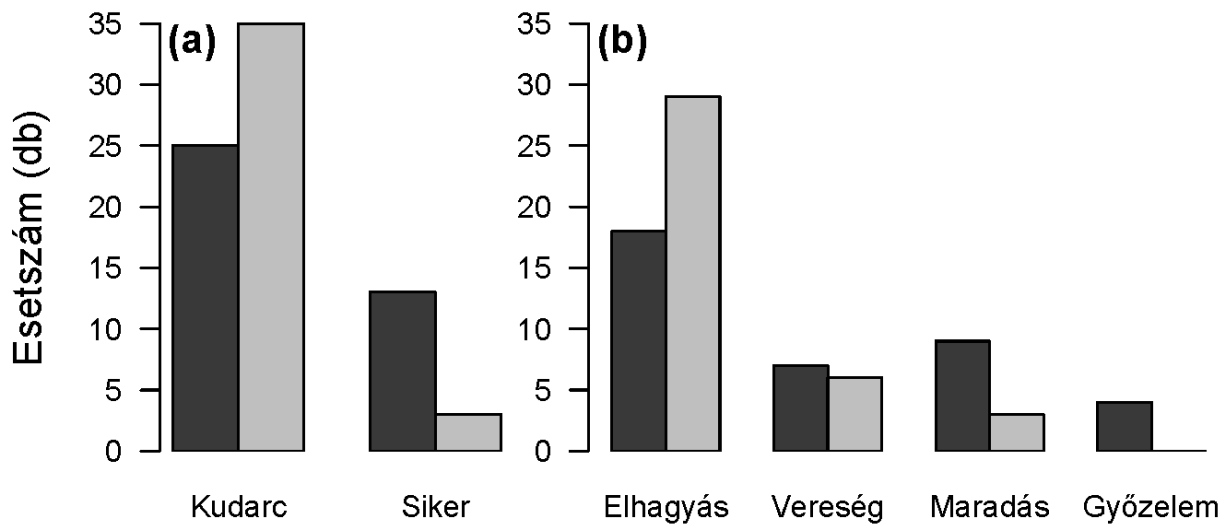
Kitörési eseményeket 14 teszt során figyeltünk meg, ami 10 nagy és 4 kisméretű betolakodót jelentett. A betolakodók szignifikánsan gyakrabban mutatták ezt a viselkedésformát, mint a tulajdonos státuszában lévő egyedek (betolakodók: 37,3±10,8, tulajdonosok: 18,1±5,1 átlag±SE, GLMER, LRT $\chi^2_1=76,42$, $p<0,001$, 20. ábra), függetlenül attól, hogy melyik méretkategóriába estek (kisméretű betolakodók: 53,0±30,5 nagyméretű betolakodók: 30,3±8,9 átlag±SE, $\chi^2_1=1,056$, $p=0,304$). A hím státusza és a betolakodó mérete közötti interakció nem volt szignifikáns ($\chi^2_1=0,024$, $p=0,877$).



20. ábra A tulajdonosok és a betolakodók által végzett apró, fenyegető, de valódi fizikai kontaktus nélküli mozdulatok (kitörések) száma nagy- (fekete kör) és kisméretű (fehér kör) betolakodók esetén

4.2.3 A játszma kimenetele

Várakozásainknak megfelelően a játszmák többségét a tulajdonosok nyerték, mivel a 76 tesztből négy alkalmat leszámítva mindig a járatban maradtak a teszt végén (94,74%) és harcot követően 13/17 alkalommal (76,5%) kergették el sikeresen a betolakodókat. A kétszintű kimenetel alapján a nagyméretű betolakodók a küzdelem során sikereesebbek voltak a kicsiknél (GLM, LRT, $\chi^2_1=8,413$, $p=0,004$), vagyis gyakrabban maradtak a járatban, vagy zavarták el a tulajdonost a megfigyelés végére (sikeres nagyméretű hímek: 13/38, kisméretű hímek: 3/38, 21.a ábra). A küzdelem négyesintű kimenetelét (felszíni győzelem, felszíni vereség, maradás vagy elhagyás) is szignifikánsan befolyásolta a betolakodó méretkategóriája (MLR, LRT, $\chi^2_3=11,360$, $p=0,010$), amit a Fisher-féle egzakt próba is megerősített ($p=0,020$). A kisméretű betolakodók gyakrabban hagyták el a járat környékét felszín feletti küzdelem nélkül (nagyméretű betolakodók: 18 eset, kisméretű betolakodók: 29 eset, MLR összehasonlítás, $p=0,035$), ugyanakkor nem találtunk különbséget a két méretkategória között sem a felszín feletti küzdelem nélküli járatban maradás (nagyméretű betolakodók: 9 eset, kisméretű betolakodók: 3 eset, $p=0,101$), sem a felszín feletti küzdelmet követő vereség (nagyméretű betolakodók: 7 eset, kisméretű betolakodók: 6 eset, $p=0,771$) vagy győzelem ($p=0,079$) tekintetében (21.b ábra). Érdeemes megjegyezni, azonban, hogy az a négy betolakodó, melynek végül sikerült elzavarnia a tulajdonost, a nagy méretkategóriába tartozott és a nem szignifikáns eredményt feltehetően csak a győztes betolakodók alacsony száma okozta.

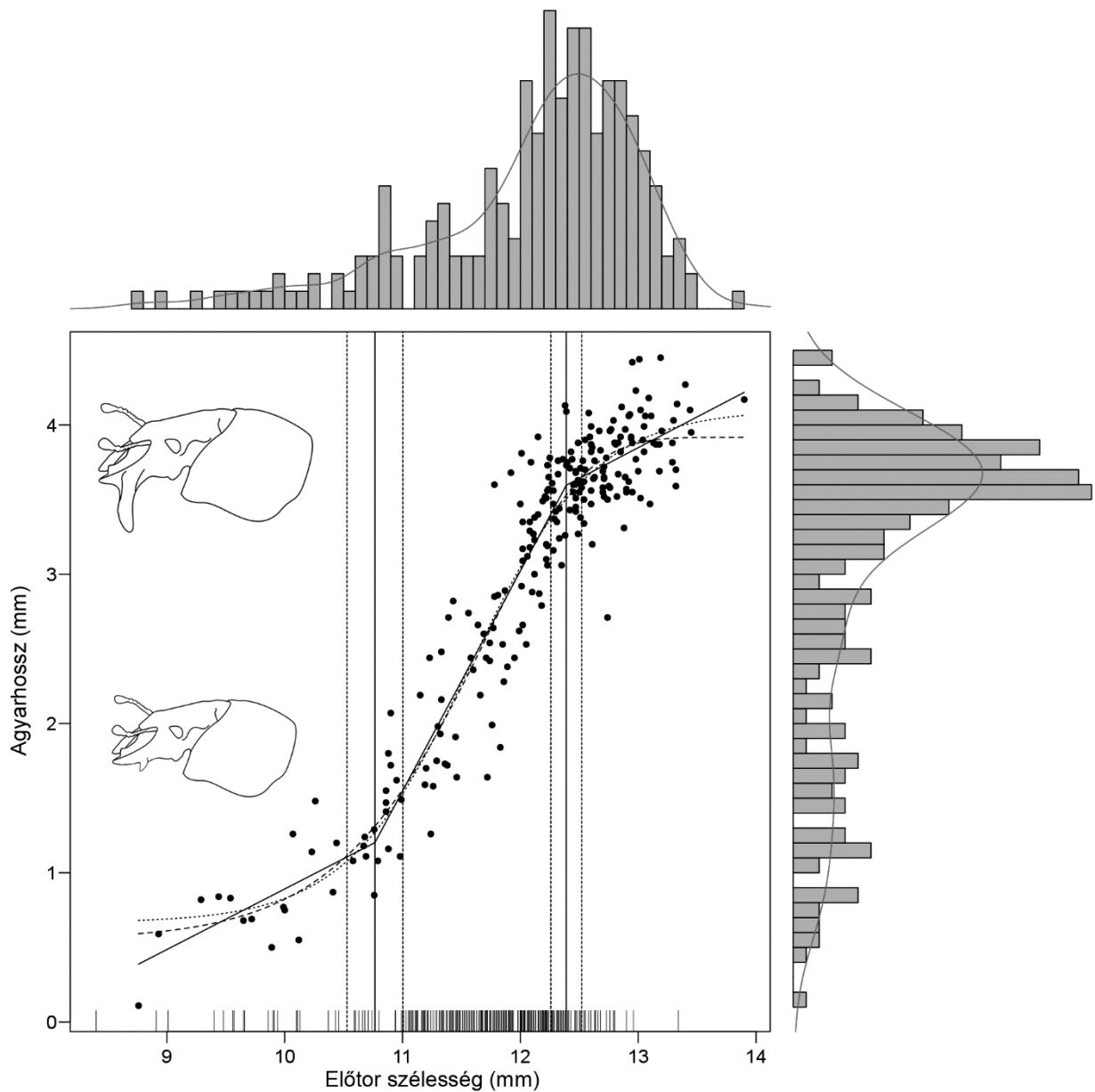


21. ábra A játszma két (a), illetve négy szintű (b) kimenetele nagy (sötét oszlopok) és kis (világos oszlopok) méretű betolakodók esetén (teljes mintaszám: 76). A játszma kimenetelét a betolakodó szemszögéből írtuk le.

4.3 Alternatív szaporodási stratégiák jelenléte

4.3.1 Hím polimorfizmus

Az egyedek előtor szélességét illetően jelentős intraszexuális variabilitást figyeltünk meg (hímek: $12,11 \pm 0,92$, átlag \pm SD, $n=231$, nőstények: $11,70 \pm 0,74$, $n=279$), ami a hímek között szignifikánsan nagyobbak bizonyult, mint a nőstények között (Levene próba, $F_{1,508}=7,314$, $p=0,007$). A hímek agyarhosszát az előtor szélességének függvényében ábrázolva egy nem-lineáris, S-alakú kapcsolatot látunk (22. ábra). A kapcsolatot leíró nyolc modell közül a két töréspontos szegmentált modell illeszkedett a legjobban (4. táblázat). A modellösszehasonlítás alapján a Weibull növekedési görbe modell csaknem ugyanolyan jól illeszkedett, mint a két töréspontos szegmentált modell ($\Delta AIC = 1,034$), harmadik helyen pedig a négy-paraméteres logisztikus modell teljesített ($\Delta AIC = 3,021$). A szegmentált modell által prediktált töréspontok ($10,76 \pm 0,129$ és $12,39 \pm 0,066$ SE) közel voltak azokhoz az értékekhez, melyeket a későbbiekben a kis ($\leq 11,00$) és nagy ($\geq 13,00$) méretkategóriák elkülönítéséhez használtunk. A log transzformált értékekkel végzett elemzések eredményei az M6 Mellékletben találhatóak.



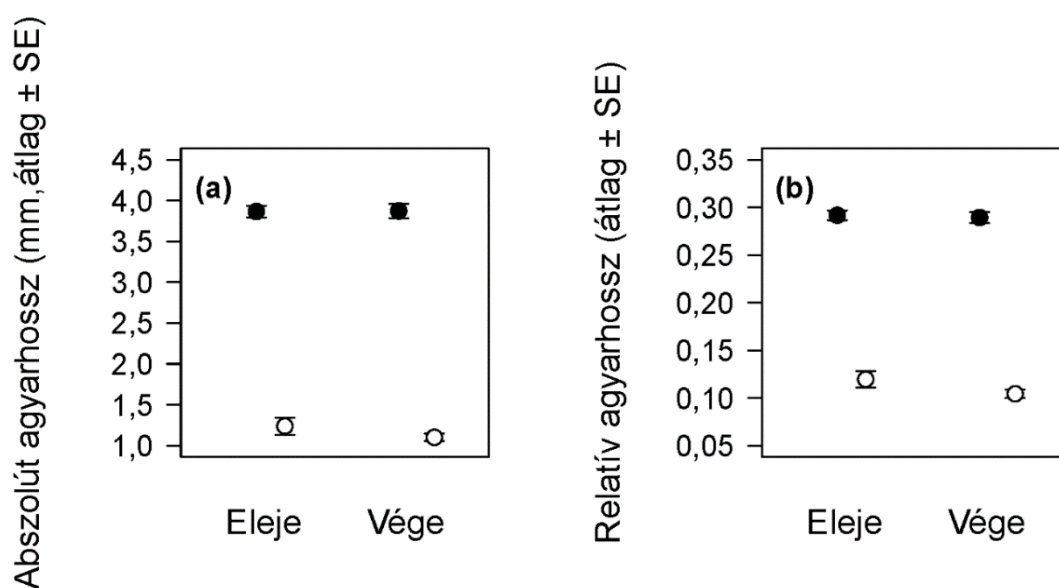
22. ábra Az agyarhossz ábrázolása az előtor szélességének függvényében 231 hím nagyfejű csajkó adatai alapján. A folytonos vonal a két töréspontos szegmentált modell, a szaggatott vonal a Weibull növekedési görbe modell, a pontozott vonal pedig a négy-paraméteres logisztikus modell illeszkedését mutatja. A folytonos függőleges egyenesek a szegmentált modell által becsült töréspontok helyét mutatják, a pontozott függőleges egyenesek pedig a töréspontok 95%-os konfidencia tartományát fogják közre. Az ábra tetején feltüntetett hisztogram a hímek előtor szélességének eloszlását, a jobb oldali hisztogram pedig az agyarhossz eloszlását ábrázolja, mindkét esetben a Kernel sűrűségfüggvény becslésével (folytonos vonalak). A vízszintes tengelyen lévő vonalak a nőstények előtor szélességének eloszlását mutatják ($n=279$), a vonalrajzok pedig egy nagy- és egy kisméretű hím fejét és előtorát ábrázolják oldalnézetből.

4. táblázat Az előtorszélesség és az agyarhossz kapcsolatát leíró modellek illeszkedésének összehasonlítása ($n=231$). A ΔAIC értékek kiszámításakor a legjobban illeszkedő modellhez hasonlítottuk az aktuális modellt.

Modell	AIC	ΔAIC	Modell paraméterek
Szegmentált modell két törésponttal	114,795	0,000	tengelymetszet = -3,17 meredekség 1 = 0,40 meredekség 2 = 1,47 meredekség 3 = 0,41 töréspont 1 = 10,76 töréspont 2 = 12,39
Weibull növekedési görbe modell	115,829	1,034	aszimptota = 3,92 drop = 3,36 ln rate konstans = -37,51 hatvány érték = 15,21
Négy-paraméteres logisztikus modell	117,816	3,021	alsó aszimptota = 0,66 felső aszimptota = 4,10 scale = 0,52 inflexiós pont = 11,57
Szegmentált modell egy törésponttal	179,748	64,953	tengelymetszet = -10,49 meredekség 1 = 1,12 meredekség 2 = 0,44 töréspont = 12,59
Lineáris regresszió	201,915	87,120	tengelymetszet = -9,42 meredekség = 1,03
Három-paraméteres hatvány modell	203,621	88,826	tengelymetszet = -7,28 a = 0,49 b (hatvány érték) = 1,22
Másodfokú ortogonális polinom modell	203,819	89,024	tengelymetszet = 3,04 meredekség 1 = 14,35 meredekség 2 = 0,11
Két-paraméteres hatvány modell	252,999	138,204	a = $4,93 \times 10^{-5}$ b (hatvány érték) = 4,41

4.3.2 Agyarhossz

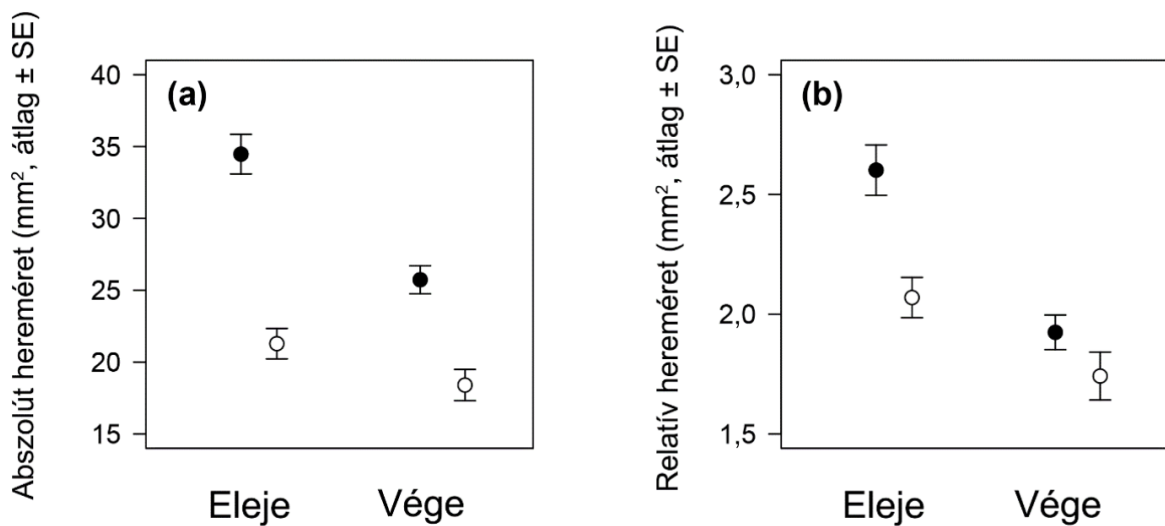
A populációs értékekkel összhangban a vizsgálati egyedeknél is azt tapasztaltuk, hogy a nagy méretkategóriába eső hímek hosszabb agyarral rendelkeznek (LM, $F_{1,50}=926,200$, $p=0,001$), mint a kicsi egyedek (23.a ábra). Ez a megállapítás akkor is fennáll, ha testméretükhöz viszonyítva vizsgáljuk az egyedek agyarhosszát ($F_{1,50}=699,340$, $p<0,001$, 23.b ábra). A szaporodási időszak szakasza nem befolyásolta az agyarhosszt (abszolút agyarhossz: $F_{1,50}=0,403$, $p=0,529$, relatív agyarhossz: $F_{1,50}=1,397$, $p=0,243$), és az interakció egyik elemzésben sem volt szignifikáns (abszolút agyarhossz: $F_{1,49}=0,635$, $p=0,429$. Relatív agyarhossz: $F_{1,49}=0,900$, $p=0,347$).



23. ábra Nagy- (fekete) és kisméretű (fehér) hímek abszolút (a) és relatív (b) agyarhossza a szaporodási időszak elején (15 nagy és 15 kicsi egyed) és végén (14 nagy és 9 kicsi egyed)

4.3.3 Hereméret

Az abszolút hereméret esetén (24.a ábra) szignifikáns interakciót találtunk az egyedek méretkategóriája és a szaporodási időszak szakasza között (LM, $F_{1,49}=5,958$, $p=0,018$). A nagyméretű hímek ugyan a teljes időszak alatt nagyobb herékkel rendelkeztek, mint a kicsi egyedek (post-hoc összehasonlítás a szaporodási időszak elejére: $t_{1,49}=8,457$, $p<0,001$, végére: $t_{1,49}=4,017$, $p<0,001$), viszont míg a hereméret a kis hímek esetén nem változott jelentősen a szaporodási időszak során ($t_{1,49}=1,601$, $p=0,116$), addig a nagy hímeknél szignifikáns csökkenést mutatott ($t_{1,49}=5,509$, $p<0,001$). A testmérethez viszonyított, relatív hereméret esetén (24.b ábra) az interakció nem volt szignifikáns ($F_{1,49}=3,459$, $p=0,069$). A nagy méretkategóriába tartozó hímek testméretükhöz képest is nagyobb herékkel rendelkeztek ($F_{1,49}=16,369$, $p<0,001$), és a relatív hereméret mindkét méretkategóriában szignifikáns csökkenést mutatott a szaporodási időszak alatt ($F_{1,50}=30,201$, $p<0,001$).

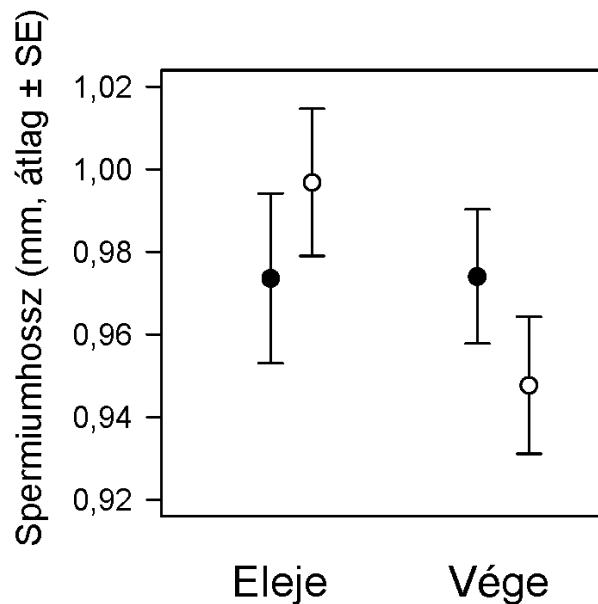


24. ábra Nagy (fekete) és kis (fehér) méretkategóriájú hímek abszolút (a) és relatív (b) heremérete a szaporodási időszak elején (15 nagy és 15 kicsi egyed) és végén (14 nagy és 9 kicsi egyed).

Megjegyzendő, hogy a szokásostól eltérő hereszerkezetű, így az előző elemzésekből kizárt hét egyed (lásd 3.3.1. fejezet) bevitelével továbbra is szignifikáns az interakció a méretkategória és a szaporodási időszak szakasza között ($F_{1,56}=5,144$ $p=0,027$), ám ebben az esetben a hereméret csökkenés mindkét méretkategórián belül szignifikánsnak bizonyul (post-hoc összehasonlítás, nagyméretű egyedek: $t_{1,56}=5,78$, $p<0,001$, kisméretű egyedek: $t_{1,56}=2,56$, $p=0,013$). A relatív hereméretnél továbbra sincs jelentős interakció ($F_{1,56}=2,951$ $p=0,091$), és mind a méretkategória, mind a szaporodási időszak szakasza jelentősen befolyásolja a relatív hereméretet (minden $p<0,001$).

4.3.4 Spermiumhossz

A spermiumhossz tekintetében a méretkategória és a szaporodási időszak szakasza között nem volt szignifikáns interakció (LM, $F_{1,49}=1,708$, $p<0,197$, 25. ábra). A spermiumhossz nem tért el jelentősen a méretkategóriák között ($F_{1,49}=0,015$, $p=0,903$), és nem befolyásolta a szaporodási időszak szakasza sem ($F_{1,49}=1,256$, $p=0,268$).



25. ábra Nagy (fekete) és kis (fehér) méretkategóriájú hímek spermiumhossza a szaporodási időszak elején (15 nagy és 15 kicsi egyed) és végén (14 nagy és 9 kicsi egyed).

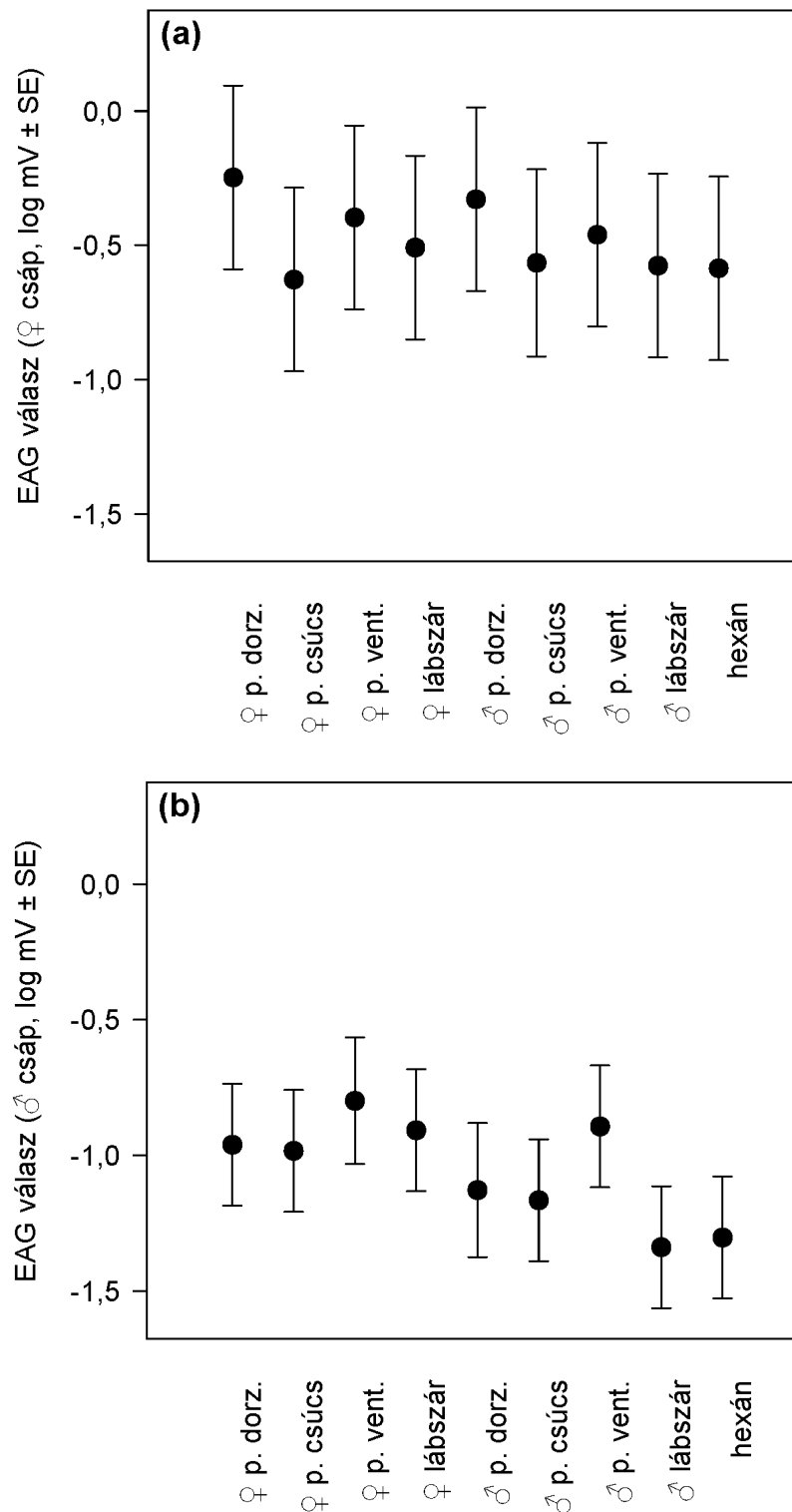
4.4 A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációja

4.4.1 Y-olfaktométer teszt

A 32 tesztből az egyedek 17 alkalommal választották az olfaktométer azon ágát, mely felől a nőstény illatanyag érkezett és 15 alkalommal azt, ahonnan csak tiszta levegő áramlott. A viselkedésteszt alapján tehát nem sikerült bizonyítani a szexferomonok jelenlétét (binomiális teszt, $p=0,860$).

4.4.2 Különböző testrészek extraktumainak elektroantennográfiás vizsgálata

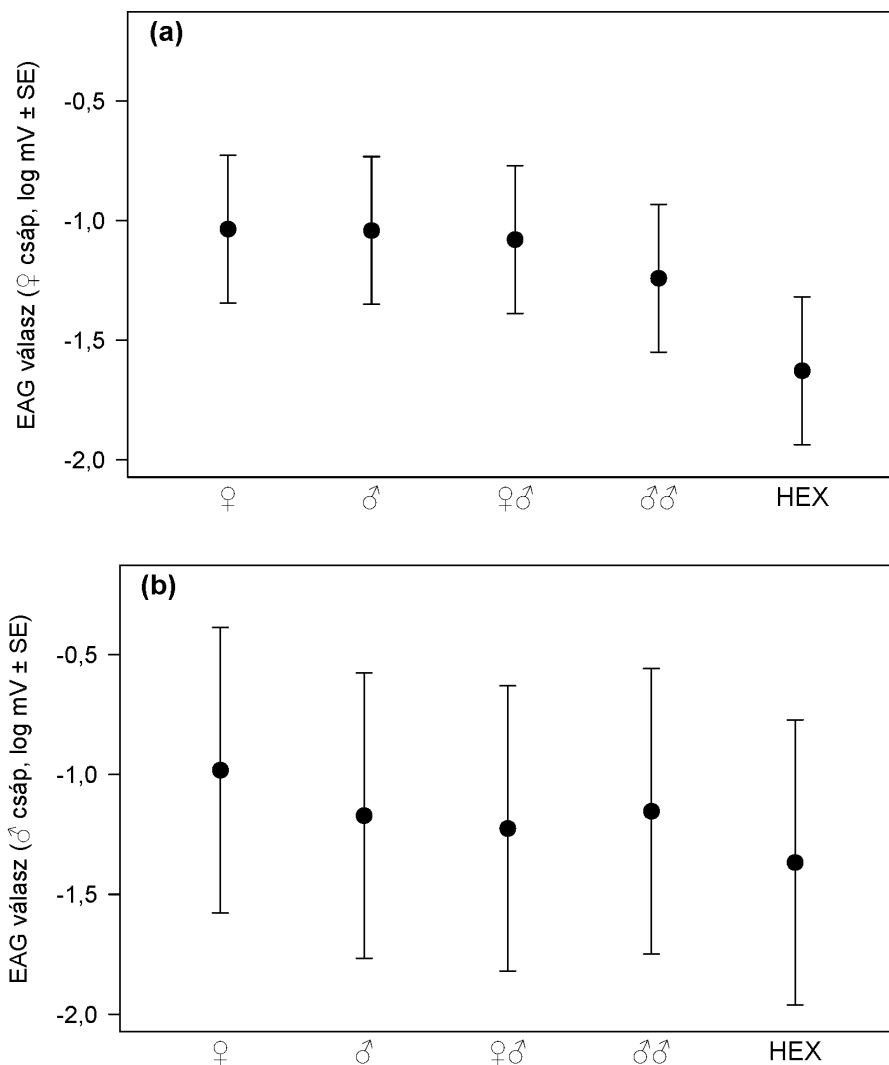
A nőstények csápválaszát nem befolyásolta a minta típusa (kevert lineáris modell, LRT, $\chi^2_8=7,369$, $p=0,497$, 26.a ábra), a hímek csápválaszát viszont igen ($\chi^2_8=18,319$, $p=0,019$), itt ugyanis a nőstény potroh ventrális felére kapott válasz szignifikánsan nagyobb volt a kontrollhoz (tiszta hexán) képest (Dunnett próba, $p=0,036$). A többi mintára kapott csápválasz a hímek esetén sem mutatott jelentős eltérést a kontrolltól (Dunnett próba, minden $p \geq 0,096$), habár megjegyzendő, hogy a hím potroh ventrális oldalára kapott csápválasz a 26.b ábra alapján csak kis mértékben tért el a nőstény potroh ventrális oldalára kapottól.



26. ábra Nőstény (a) és hím (b) csápválaszok nőstény, valamint hím egyedek különböző extraktumaira. A mintákat a potroh dorzális felének (p. dorz.), a potroh csúcsi részének (p. csúcs), a potroh ventrális felének (p. vent.) valamint az elülső lábszárak illatanyagainak hexánban történő kioldásával kaptuk. Kontroll illatként tiszta hexánt alkalmaztunk. Az ábrán a modell prediktált értékek \pm SE szerepelnek (a mintaszámokat lásd a 3.4.5 fejezetben). A nyers adatokat az M7 Melléklet tartalmazza.

4.4.3 Illatanyagok összegyűjtése és elemzése élő egyedek feletti légtérből

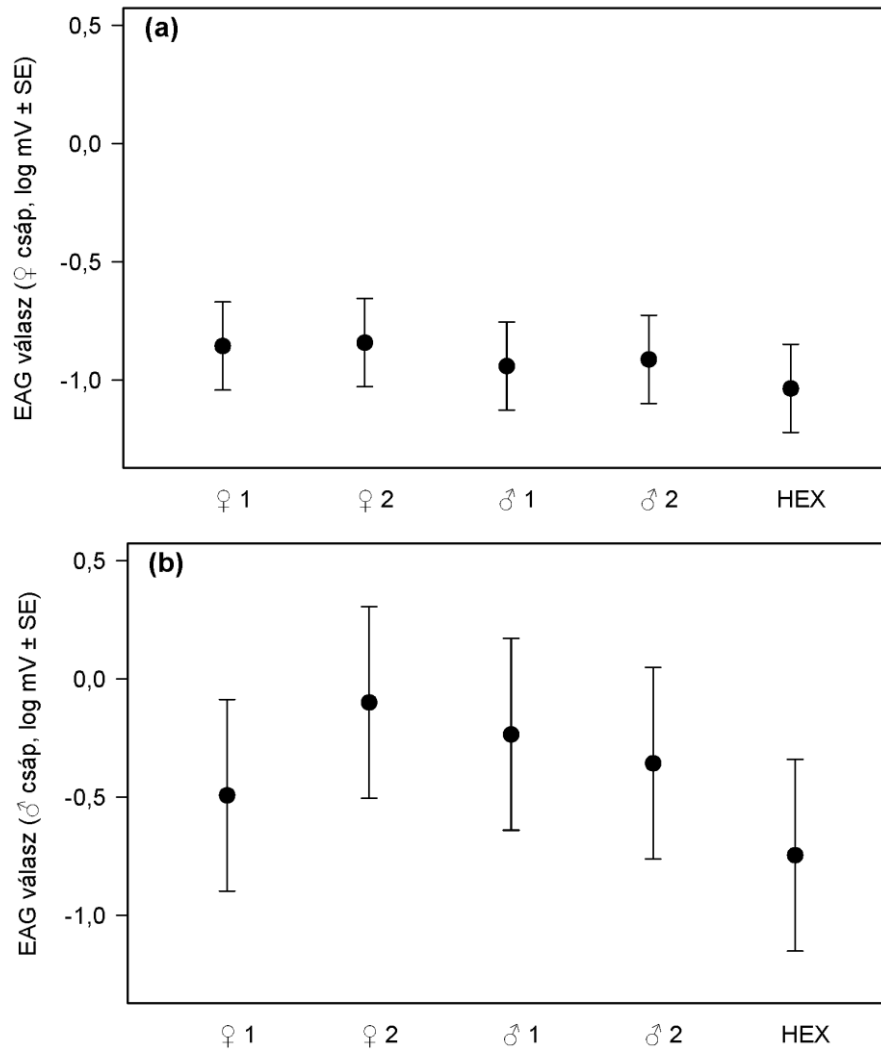
Az élő egyedek légtéréből nyert minták szignifikánsan befolyásolták a nőtények csápválaszát ($\chi^2_4=11,999$, $p=0,017$, 27.a ábra). Ebben az esetben egyedül a két együtt tartott hím mintájára adott válasz nem tért el szignifikánsan a kontroll illatra adott választól (Dunnett próba, $p=0,137$), az összes többi mintára szignifikánsan nagyobb választ kaptunk (Dunnett próba, minden $p\leq 0,015$). A hímek csápválasza ezzel szemben nem mutatott eltérést az illatanyag típusok között ($\chi^2_4=8,747$, $p=0,068$, 27.b ábra). Érdeemes megemlíteni, hogy a 24 órás légtérleszívás során a csövekben keletkezett ürülék illatanyagai esetleg befolyásolhatták az eredményeket, habár ennek mennyisége minimális volt.



27. ábra Nőtény (a) és hím (b) csápválasz a 24 órás légtérleszívással nyert nőstény, hím, együtt tartott nőstény és hím, két együtt tartott hím, valamint a kontrollként használt, tiszta hexán illatanyagokra. Az ábrán a modell prediktált értékek \pm SE szerepelnek, $n=3$ nőstény és $n=3$ hím csáp. A nyers adatokat az M8 Melléklet tartalmazza.

4.4.4 Illatanyagok összegyűjtése és elemzése ürülék feletti légtérből

Az ürülékminták esetén a nőstények csápválaszára nem volt hatása a minta típusának ($\chi^2_4=4,897$, $p=0,298$, 28.a ábra). A hímek ezzel szemben mindegyik mintára szignifikánsan nagyobb választ adtak, mint a kontrollra ($\chi^2_4=35,826$, $p<0,001$, Dunnett próba: minden $p<0,001$), habár az alacsony mintaszámok miatt ez az eredmény kevésbé megbízható (28.b ábra).



28. ábra Nőstény (a) és hím (b) csápválaszok március-áprilisi (♀1) illetve májusi (♀2) gyűjtésből származó nőstények, valamint március-áprilisi (♂1) illetve májusi (♂2) gyűjtésből származó hímek ürülékmintáinak 24 órás légtér leszívással összegyűjtött illatanyagára. Kontroll illatként tiszta hexánt (HEX) alkalmaztunk. Az ábrán a modell prediktált értékek ± SE szerepelnek, $n=3$ hím és $n=4$ nőstény csáp. A nyers adatokat az M9 Melléklet tartalmazza.

4.5 Az eredmények összefoglalás, új tudományos eredmények

- Hipotézisemmel összhangban kimutattam, hogy a hímekre ható intraszexuális kompetíció növekedésével (amit okozhat akár a hímek felé eltolt felnőttkori ivararány, akár a megnövelt egyedszám) nő az egyedek párörzéssel összefüggésbe hozható járatban töltött ideje, valamint, hogy a hímek arányának növekedésével csökkenő tendenciát mutat az egyedek utódgondozásba való befektetésének mértéke.
- A hímek arányának növekedésével az utódszám részleges csökkenését tapasztaltam, ami alapján elképzelhető, hogy magas intraszexuális kompetíció (és ehhez kapcsolódóan magas spermakompetíciós kockázat) mellett a hímek érdeke elsősorban az apaság biztosítása, ami akár az utódszám kárára is történhet.
- Az intraszexuális kompetícióval kapcsolatban kimutattam, hogy a nagyfejű csajkónál lejátszódó tulaj-betolakodó játszmák többségét a járatok eredeti tulajdonosai nyerik, és hogy csak néhány, kimagaslóan jó kompetíciós képességű betolakodó képes győzelmet aratni felettük.
- A játszmák során a kisméretű betolakodók lassabban közelítették meg az idegen járatot és gyakrabban hagyták el annak környékét felszín feletti küzdelem nélkül, ugyanakkor a legtöbb játékelméleti modellel ellentmondásban a játszma hossza és fokozódásának mértéke nem függött a betolakodó méretétől.
- Kimutattam, hogy a nagyfejű csajkónál az agyarthossz nem lineárisan követi az előtørszélesség változását, ami a hímek közötti polimorfizmus jelenlétére utal.
- A nagyméretű egyedek hosszabb agyarral és nagyobb herékkel rendelkeztek, mint a kicsik, a spermiumhossz tekintetében viszont nem találtam eltérést a méretkategóriák között. Ez alapján nem sikerült sem bizonyítanom sem cáfolnom az alternatív szaporodási stratégiák jelenlétét a nagyfejű csajkónál.
- A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációjának feltérképezését célzó eredményeim alapján úgy tűnik, hogy a hímek érzékenyebbek a potroh ventrális feléből és az ürülékből származó illatanyagokra, mint a nőtény egyedek. Ugyanakkor az élő egyedek légtéréből származó illatanyagokra csak a nőtények adtak a kontrollhoz képest nagyobb csápválaszt, ami (az alacsony mintaszámok mellett) bizonytalanná teszi az eredményeimet.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

5.1 A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatása az utódgondozó viselkedésre

Az apaság-biztosítás hipotézisével egyetértésben kimutattuk, hogy a nagyfejű csajkónál a hímek arányának növekedésével, valamint az egyedszám emelkedésével az egyedek több időt töltenek földalatti járataikban. Ezzel párhuzamosan hímek felé eltolt ivararány mellett csökkenő tendenciát mutatott az egyedek utódgondozásba való befektetésének mértéke, és kisebb volt az utódszám is, habár ez utóbbi csak alacsony és magas egyedszám esetén volt kimutatható.

Egy populációban minél nagyobb a hímek aránya és egyedsűrűsége, annál nagyobb mértékű intraszexuális kompetícióra számíthatunk az esetükben. Ilyenkor nagyobb számban jelenhetnek meg rivális hímek, ami fokozhatja a páron kívüli párzások gyakoriságát és ez által nőhet a spermakompetíció kockázata is. A már párba állt hímek egy lehetséges válasza az így kialakult helyzetre, hogy apaságuk biztosítása érdekében fokozott párőrzéssel, illetve gyakoribb párzásokkal igyekeznek megakadályozni az EPC-ből származó utódok létrejöttét (TAKESHITA és HENMI 2010, WADA et al. 1999). Több éves terepi megfigyeléseink során egyszer sem észleltünk felszín feletti kopulációt a nagyfejű csajkónál, és ez lehet az oka annak, hogy a hímek nem mutatnak őrző viselkedést a felszín felett, ellenben a járatba behatoló idegen hímet rövid időn belül kitolják a felszínre, ahol ezután harcolni kezdenek. A párőzés szempontjából tehát a hímeknek a járatban kell tartózkodniuk függetlenül attól, hogy milyen gyakran jár ki a nőstény levelet gyűjteni. Ebből következik, hogy minél nagyobb az EPC kockázata, a hímek várhatóan annál több időt fognak a járatban tölteni. A riválisok jelenléte a gyakoribb kopulációkon túl valószínűleg kevésbé befolyásolja a nőstények járatban töltött idejét, amit az is mutat, hogy viszonylag gond nélkül gyűjtik a levelet akkor is, ha a bejáratban éppen hímek harcolnak (ROSA et al. 2018). A vizsgálati egységeken belüli járatban töltött idő növekedése a hímek arányának növekedésével tehát valóban jól mutathatja a megnövelt párőzésbe és a gyakoribb kopulációkba fektetett időt. Eredményeink fényében az is elképzelhetőnek tűnik, hogy a kétszülős utódgondozású fajoknál erős intraszexuális kompetíció mellett az apaság biztosítása akár még úgy is előnyös lehet a hímeknek, ha ezzel az utódszám csökkenését kockáztatják. A pár őrzése, illetve a riválisokkal való küzdelem mellett ugyanis a hímek kevesebb időt és energiát tudnak az utódgondozásba (például levélgyűjtésbe és járatásásba) fektetni, sőt, amennyiben hosszabb és gyakoribb párzásokkal próbálják csökkenteni a spermakompetíció kockázatát, úgy akár a nőstényt is visszatarthatják a gondozástól, ami konfliktust generálhat a nemek között. Mivel a nagyfejű csajkó ismereteink szerint nem kezd újabb megtermékenyített pete lerakásába, amíg nem hordott elég táplálékot a legutóbbi utód számára, ezért könnyen elképzelhető, hogy annál kevesebb lesz a

lerakott peték száma, minél kevesebb időt tudnak a szülők levélhordással tölteni. Ezt támasztja alá az az eredményünk is, hogy a kezelésnek nem volt hatása az utódok méretére, hiszen így az egy utódra jutó gondoskodás mértéke minden csoportban változatlan maradhatott. Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy érvelésünk megfordítható, vagyis az is elképzelhető, hogy a hímek felé eltolt ivararány mellett kialakult alacsony utódszámnak következménye és nem okozója az alacsony levélhordási ráta, hiszen kevesebb utódnak értelem szerűen kevesebb gondozásra van szüksége. Az utódgondozás elmaradásán kívül azonban nehéz lenne megmagyarázni, hogy mi okozhatná az utódszám ilyen mértékű lecsökkenését (egy lehetséges ok a tulajdonosváltás, lásd lent). Az utódszámmal kapcsolatos eredményeinket illetően érdemes megemlíteni, hogy a próba megbízhatóságát csökkentheti az a tény, hogy a nulla utódszámok zöme csak néhány kezeléskombinációra korlátozódott, a modelldiagnosztikai ábrák alapján azonban a tesztet megfelelőnek találtuk.

A vizsgálat egyik fő gyengesége, hogy a videókon a felvétel minősége miatt az egyedi jelölések ellenére sem tudtuk biztosan megkülönböztetni a hímekeket és a nőstényeket, így nincs információnk a nemek aktivitásának megoszlásáról. Elképzelhető például, hogy a nőstények valamennyire képesek kompenzálni a hímek gondozásának hiányát, illetve a kopulációkból származó idővesztéséget, és többet fektetnek a levélgyűjtésbe hímek felé eltolt ivararány mellett, mint például kiegyenlített ASR esetén. Azonban még ha kompenzálnak is a nőstények, úgy tűnik, hogy ez csak csökkentheti, de nem szüntetheti meg az ASR hatását az utódgondozás mértékére, mivel így is a levélhordási ráta csökkenését tapasztaltuk hím túlsúly mellett. Eredményeink tehát leginkább konzervatív becslésnek tekinthetők, és legfeljebb alulbecsülni tudják az ASR valódi hatását.

A felvételeken a nemek mellett az egyes egyedeket is nehéz volt elkülöníteni, így azt sem tudjuk biztosan, hogy a járatok nem cseréltek-e gazdát a megfigyelési idő alatt. Az esetleges tulajdonosváltás nagyban befolyásolhatja a járatban adott pillanatban megfigyelt egyedek viselkedését, hiszen kevésbé valószínű, hogy egy újonnan érkezett hím részt fog venni az előző hímtől származó utódok gondozásában. Habár a legtöbb tulaj-betolakodó modell szerint kicsi az esélye a tulajdonosváltásnak (MAYNARD SMITH 1982), időnként mégis előfordulhatnak sikeres betolakodási kísérletek (ROSA et al. 2018). Ráadásul, mivel a párral nem rendelkező hímek szaporodási esélye az elkerítés következtében drasztikusan lecsökkenhet, ezért a GRAFEN (1987) által „desperado hatás”-nak nevezett jelenség is felerősödhet, vagyis mivel a pár nélkül maradt hímekeknek már nincs mit veszíteniük, így még akkor is megérheti harcra szállniuk és kitartóan küzdeniük, ha a győzelem esélye egyébként elenyésző lenne. Mivel a hímek felé eltolt ivararány mellett találjuk a legtöbb kedvezőtlen helyzetbe került hímeket, így nem lenne meglepő, ha éppen

ezekben a csoportokban nőtt volna meg a tulajdonosváltások száma, ami egy újabb alternatív magyarázatot adhat az utódgondozásban megfigyelt csökkenésre.

Egy harmadik probléma adódhat abból, hogy a járatban maradást az apaság biztosításával hoztuk összefüggésbe, hiszen az utódgondozás bizonyos szakaszai (például a bölcsőkamrák kialakítása és a labdacsgyúrás) szintén a járatban zajlanak. Mégsem tartjuk valószínűnek, hogy a hímek felé eltolt ivararány mellett megnövekedett járatban maradási idő azt jelentené, hogy az egyedek az addiginál többet fektettek volna a földalatti utódgondozásba, miközben a hímeknek még a betolakodókkal is harcolniuk kellett és apasági bizonyosságuk is feltehetően alacsonyabb volt, ráadásul ebben az esetben nem várnánk az utódszámban tapasztalt csökkenést sem. Az sem zárható ki azonban, hogy a párok legalábbis változatlanul igyekeztek ellátni utódgondozási feladataikat és, hogy a megnövelt járatban töltött időt a járatba behatoló betolakodók kényszerítették ki. Ugyanakkor megfigyeléseink alapján a betolakodók jellemzően csak igen rövid időt töltenek a járatokban, ha a tulajdonos bent tartózkodik, és a nyílt harc is inkább a felszínen zajlik, tehát nem feltétlenül várnánk, hogy önmagában ez okozta volna a járatban töltött idő emelkedését.

5.2 A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedése

A tulaj-betolakodó tesztek kapcsán négy hipotézist teszteltünk: (1) az összecsapások többségét a tulajdonosok nyerik, (2) a kisméretű betolakodók alacsony győzelmi esélyük miatt kevésbé kezdeményeznek összecsapást, mint a nagyméretűek, (3) A betolakodók mérete pozitív összefüggésben áll a küzdelem hosszával és fokozódásának mértékével, illetve (4) a szaporodási időszak során a játszmák hossza változik a könnyen megszerezhető járatok számának csökkenése miatt. Az alábbiakban az ezen a hipotézisekre kapott eredményeket veszem sorra.

5.2.1 Tulajdonosok és betolakodók közti különbségek

Eredményeink más vizsgálatokkal összhangban (TURNER 1994, JENNIONS és BACKWELL 1996, BRIDGE et al. 2000) jól alátámasztják azt a hipotézist, miszerint a tulaj-betolakodó játszmák többségét a tulajdonos nyeri és a betolakodók közül csak a kimagaslóan jó minőségű egyedek tudnak győzelmet aratni (ENGLUND és OLSSON 1990, HOEM et al. 2007, JUNIOR és PEIXOTO 2013, de lásd WICKMAN és WIKLUND 1983, JAROENSUTASINEE és TANTICHODOK 2002). A nagyfejű csajkón végzett vizsgálatunk ezen felül lehetőséget ad a „tulajdonos mindig győz” jelenség több, a 2.1.2.1-es fejezetben részletesen tárgyalt magyarázatának értékelésére is. A korreláció nélküli aszimmetria hipotézis (MAYNAR SMITH és PARKER 1976) szerint a felek kizárólag az aszimmetria jeleit (jelen esetben a tulajdonosi viszonyt) használják a játszma eldöntéséhez, így a verseny gyorsan és agresszió nélkül zárul, a

tulajdonos pedig erőnlététől függetlenül mindig megtartja pozícióját. Ezidáig nagyon kevés vizsgálatban sikerült alátámasztani ezt a magyarázatot (DAVIES 1978, de lásd KEMP és WIKLUND 2004), és mivel tapasztaltunk agresszív viselkedést a nagyfejű csajkónál, és vizsgálatunk során néhány játszma alkalmával tulajdonosváltás is történt, így kijelenthetjük, hogy ez a hipotézis esetünkben nem állja meg a helyét. A második lehetséges magyarázat a felsőbbrendű kompetitor hipotézise, ami értelmében a tulajdonosok eleve azért lehetnek a forrás birtokában, mert a forrás megszerzése előtt is átlag feletti képességekkel rendelkeztek, így várható, hogy nehéz őket elmozdítani tulajdonosi státuszukból. Személyes terepi megfigyeléseink azonban azt mutatják, hogy természetes körülmények között kis- és nagyméretű hímek közül is kerülhetnek ki tulajdonosok. A harmadik a forrás-függő aszimmetria hipotézise volt, ami szintén a tulajdonosok átlag feletti erőnlétével magyarázza azok magas győzelmi esélyét, ezt viszont arra vezeti vissza, hogy a tulajdonosoknak több forrás (elsősorban táplálék) áll a rendelkezésére és ezáltal több energiához jutva jobb forrásmegtartó képességre tehetnek szert. A nagyfejű csajkónál ez a feltevés nem tűnik túl valószínűnek, mivel bőven akad táplálékforrás (levél) a járatokon kívül is, habár elképzelhető, hogy a járat nyújtotta biztonság és megfelelő környezeti feltételek kis mértékben növelhetik az egyedek erőnlétét. A negyedik hipotézis szerint a versengő felek eltérő motivációjában keresendő a győzelmi esélyben tapasztalt különbség (CHAPIN és HILL-LINDAY 2016). Ez elképzelhető, hiszen a vereség a tulajdonos számára nem csak a járat elvesztését jelentheti, hanem reprodukciós sikere is csökkenhet, amennyiben a betolakodó jelenlétével csökkenti ott lévő utódainak túlélési esélyét (például az utódok elpusztítása vagy a szükséges utódgondozás elmaradása miatt), vagy ha a járatral együtt elnyert nősténnyel párosodva a spermakompetíció következtében csökkenti jövőbeli utódainak számát. Megfigyeléseink alapján a nőstények viselkedését látszólag nem befolyásolja, hogy milyen hím tartózkodik a járatban, sőt, gyakran zavartalanul hordják be a leveleket miközben a hímek a járat előtt harcolnak, így feltehetően párosodni is hajlandóak az új hímmel. Az ötödik hipotézis azzal magyarázza a jelenséget, hogy a tulajdonos jobban tisztában van a forrás valódi értékével, míg a betolakodó csak becsülni tudja azt (ENQUIST és LEIMAR 1987, ARNOTT és ELWOOD 2008), ami következtében egy elnyúlt összecsapás során a betolakodók várhatóan kevésbé lesznek kitartóak, a tulajdonosok pedig jobban védik birtokukat, ha az jó minőségű. A nagyfejű csajkónál a járatok minősége mélységükkel (több védelmet biztosít az utódoknak a ragadozókkal és az időjárás viszonyosságokkal szemben, ami különösen fontos lehet az áttelelés szempontjából), illetve a nőstény jelenlétével hozható összefüggésbe. Ennek tükrében a játszma betolakodási fázisa lehet a legjelentősebb, ami során a betolakodók fizikai vagy olfaktorikus úton jobban felmérhetik a járat minőségét és ezáltal biztosabb döntést hozhatnak a játszma folytatását illetően. A tulajdonosok ennek megfelelően minél inkább minimalizálni igyekezhetnek a betolakodók járatban töltött

idejét, ami magyarázatot adhat arra, hogy miért töltik a hímek idejük jelentős részét őrködéssel a lyuk bejáratában (ROSA et al. 2017). Jól illik ebbe a magyarázatba az az eredményünk is, hogy a nagyméretű betolakodók, melyek valószínűleg jobban ellen tudnak állni annak, hogy a tulajdonos aktívan kitolja őket a járatból, több időt tudtak tölteni az idegen járatban, mint a kisméretűek.

A győzelmi esélyek mellett a tulajdonosok és a betolakodók játszma alatti agresszivitását is megfigyeltük a kitörési események gyakoriságán keresztül. Ha feltételezzük, hogy a tulajdonosok nagyobb motivációval rendelkeznek a járatok és a nőstény megtartásáért folyó harcban, akkor arra számíthatunk, hogy több agresszív kitörést fognak mutatni a küzdelem során. A tulajdonos agresszivitásának mértéke különösen nagy lehet akkor, ha a fenyegetettség jelentős, vagyis ha a betolakodó például nagyméretű. Hasonló eredményeket kaptak örvös légykapóknál (GARAMSZEGI et al. 2006). Eredményeink azonban ennek a feltevésnek ellentmondva azt mutatják, hogy a nagyfejű csajkónál nem a tulajdonosok, hanem a betolakodók viselkednek agresszívebben a játszmák alatt. Elképzelhető, hogy a kitörések az ellenfél felmérésére szolgálnak, így segítve elsősorban a betolakodó, mint kezdeményező fél versenyben maradási döntéshozatalát. Az is lehetséges, hogy a betolakodók célja a kitörésekkel az, hogy arrébb ugrasszák a tulajdonost a járat szájától, így be tudjanak jutni és információt tudjanak gyűjteni a járat minőségéről. Ez a fajta beosonás azért is jelenthet előnyt, mert a tulajdonos talán nehezebben tudja kizavarni a szűk járatból a betolakodót, ha az előtte ment be. Ugyanakkor nem láttunk olyan esetet, hogy a betolakodó a tulajdonos mellett elhaladva ment volna be a járatba. Egy harmadik magyarázat lehet, hogy az alacsonyabb győzelmi esélyű betolakodók a kitöréseket alacsony költségük révén blöffölésre használják és általuk a valódinál elszántabbnak igyekeznek tűnni, míg a tulajdonosok nem szorulnak rá az erőfitogtatásra.

5.2.2 Kis- és nagyméretű betolakodók győzelmi esélyei és kezdeményezőkézsége

Több vizsgálatban kimutatták, hogy a tulaj-betolakodó típusú játszmák alkalmával olykor a betolakodók is győzelmet tudnak aratni, de ez jellemzően csak akkor fordul elő, ha a betolakodó kimagaslóan jó forrásmegtartó képességgel rendelkezik (TURNER 1994, JENNIONS és BACKWELL 1996, BRIDGE et al. 2000). Vizsgálatunkban a győzelmek kicsi aránya (4/76 összecsapás) miatt nem tudtunk szignifikáns különbséget kimutatni a felszíni győzelem és a felszíni vereség tekintetében a kis- és nagyméretű betolakodók között, habár mind a négy győztes betolakodó a nagy méretkategóriába tartozott. Amennyiben azonban a felszíni győzelem mellett a felszín feletti küzdelem nélküli járatban maradást is sikeres végkimenetelnek tekintjük, akkor már statisztikailag is kimutathatóvá válik a nagyméretű betolakodók kicsikkel szembeni fölénye.

A kisméretű betolakodók hosszabb idő elteltével közelítették meg az idegen járatot és nagyobb valószínűséggel hagyták el a helyszínt felszín feletti küzdelem nélkül, ami érthető, hiszen

esetükben kicsi a győzelem esélye. A tulaj-betolakodó játszmák egyik lényeges jellemzője, hogy a tulajdonossal szemben a betolakodóknak lehetősége van megválogatniuk az ellenfelüket (GRAFEN 1987), így amennyiben kellően sűrűn és nagy számban helyezkednek el a más hímek által birtokolt források, úgy a betolakodóknak csak az olyan összecsapásokba éri meg energiát fektetniük, melyekből kellően nagy valószínűséggel kerülnek ki győztesként. A vizsgált populációban sűrűn és nagy számban fordultak elő járatok, ennek megfelelően elképzelhető, hogy a kis hímek azért voltak kevésbé hajlandóak megközelíteni az idegen járatokat, mert válogatósabbak, mint a nagy egyedek. Ezt az elképzelést támasztaná alá, ha természetben előforduló összecsapásokat megfigyelve azt tapasztalnánk, hogy a betolakodók (főleg ha kicsik) túlnyomó részt velük azonos méretű, vagy náluk kisebb tulajdonosokkal állnak ki. Pontosan ezt találta SIGURJONSDOTTIR és PARKER (1981) nőstényekért harcoló közönséges trágyalegyeknél (*Scathophaga stercoraria*), habár a betolakodók nagyobb mérete ellenére is csak az esetek kis részében tapasztaltak tulajdonosváltást. Egy másik magyarázat lehet az, hogy sok más Scarabaeoidea fajhoz hasonlóan (HONGO 2003, OKADA és MIYATAKE 2007, KNELL és SIMMONS 2010) a kisméretű hímek valamilyen alternatív, például besurranó szaporodási stratégiát folytatnak és a járatok elfoglalása helyett opportunistá módon igyekeznek belopakodni a nőstényhez olyankor, amikor a tulajdonos hím éppen nem tartózkodik a közelben. Vizsgálatunkban a tulajdonos minden esetben a járatban volt, ami ebben a helyzetben hozzájárulhatott a kisméretű hímek viselkedéséhez.

5.2.3 Különbségek a küzdelem hosszában és fokozódásának mértékében

A nyílt küzdelem tekintetében egyes integető rákoknál (*Uca pennipes*, JENNIONS és BACKWELL 1996), pókoknál (*Metellina mendei*, BRIDGE et al. 2000) és az európai őznél (*Capreolus capreolus*, HOEM et al. 2007) is kimutatták, hogy minél jobb kompetíciós képességekkel rendelkezik a betolakodó, annál hosszabb ideig tart és annál költségesebb lépésekből áll az összecsapás. Ez feltehetően arra vezethető vissza, hogy a tulajdonos hátrányban is nehezebben adja meg magát, mint a betolakodó. Eredményeink nem támasztják alá ezt a hipotézist, a betolakodó mérete ugyanis nem mutatott összefüggést a felszín feletti küzdelem időtartamával és a harc fokozódásának mértékével (amit az agonisztikus interakciók egyes szakaszainak előfordulásával és latenciájával mértünk), illetve nem találtunk kapcsolatot a játszma hossza és kimenetele között sem. A nagyméretű betolakodók ugyan jelentősen több időt töltöttek a járatokban, mint a kicsik, de nem tudhatjuk biztosan, hogy a játszma földalatti szakasza tényleges küzdelemnek tekinthető-e. A szintén Geotrupidae családba tartozó *Typhaeus typhaeus* fajnál megfigyeltek ugyan valódi harcot a földalatti járatokban (PALMER 1978, FREMLIN és NAHABOO 2010), a nagyfejű csajkó esetében azonban nincs információnk a járatokban zajló

eseményekről, így csak a felszín feletti, nyílt küzdelem alapján tudjuk biztosabban becsülni a játszma időtartamát.

5.2.4 Változások a szaporodási időszak során

A szezonális hatással kapcsolatban eredményeink csak részben támasztják alá azt az elképzelést, miszerint az idő előrehaladtával a sok lejátszott játszma következtében a járatok egyre nagyobb részét fogják győztes, tehát kimagaslóan jó minőségű hímek birtokolni. Ebben az esetben a kisméretű betolakodóknál az RHP különbségek növekedése miatt a játszma hosszának csökkenésére, a nagyméretűeknél pedig az RHP különbségek csökkenése miatt a játszma időtartamának esetleges növekedésére számítottunk. A nagyméretű betolakodók marginálisan növekvő járatban maradási ideje látszólag alátámasztja ezt a predikciónkat, viszont a kisméretű egyedeknél kevésbé tapasztaltunk változást, aminek magyarázata az lehet, hogy a kisméretű egyedeknek kezdettől fogva minimális volt a tulajdonosokkal szembeni esélyük, így az esélyek további romlása esetükben nem volt kimutatható hatással az összecsapások hosszára.

5.3 Alternatív szaporodási stratégiák jelenléte

Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a nagyfejű csajkónál az agyarhossz nem lineárisan követi az előtárszélesség változását, ami a hímek közötti polimorfizmus jelenlétére utal. Predikcióinkkal egyetértésben a kisméretű hímek testméretükhöz képest kevesebb energiát investáltak az általunk mért prekopulációs jellegükbe, és míg a nagyméretű hímek hereméretében csökkenést tapasztaltunk a szaporodási időszak során, addig a kisméretűeknél ez nem volt megfigyelhető. Ugyanakkor a vártak ellentmondva a nagyméretű hímek még testméretükre kontrollálva is szignifikánsan nagyobb herékkel rendelkeztek a teljes szaporodási időszak alatt, a spermiumhossz pedig nem mutatott eltérést a méretkategóriák között.

A nagyfejű csajkónál tapasztalt hím polimorfizmushoz hasonló jelenség több, alternatív szaporodási stratégiákat mutató fajnál is megfigyelhető (MOCZEK és EMLÉN 2000, SIMMONS et al. 2007, BUZATTO et al. 2014). A két-töréspontos szegmentált modell által prediktált három csoport közül a nagy méretkategóriába tartozó egyedek alkották a minta legnagyobb részét (46,8%), míg a kisméretűek mindössze 9,6%-ot tettek ki. A középső, intermedier, csoport a lemért egyedek 43,7%-át tartalmazta. PARKER (1990) játékelméleti modellje szerint az eltérő szaporodási stratégiát játszó kis- és nagyméretű hímek közötti különbségek várhatóan annál kisebbek, minél nagyobb a kisméretű (minor, így például besurranó) egyedek aránya a populációban. Ezt támasztják alá SIMMONS et al. (1999) eredményei is, miszerint az *Ontophagus binobis* bogárfajnál, ahol a minor hímek aránya 30% körül mozog, a kisméretű egyedek nagyobb herékkel és hosszabb spermiumokkal rendelkeztek, mint a nagy hímek. Ezzel ellenben az

Ontophagus taurus fajnál, ahol ez az arány több, mint 60%, nem tapasztaltak különbséget a méretkategóriák gametikus jellegeiben. Ennek ellenére, habár eredményeink alapján a nagyfejű csajkó esetében a kisméretű hímek aránya még az *Ontophagus binobis* fajnál is jóval kisebb, mégsem tapasztaltunk nagyobb posztkopulációs befektetést a kisméretű hímek esetében.

A nagyméretű hímeknél megfigyelt, testmérethez képest is nagyobb here nem egy szokatlan eredmény, mivel több fajnál is kimutattak már pozitív kapcsolatot a szaporodási jellegek és a testméret között (EVANS és GARCIA-GONZALEZ 2016). A nagyméretű hímeknek ezen felül valószínűleg gyakrabban nyílik lehetőségük párzani (feltehetően szociális partnerükkel), így számukra előnyt jelenthet a nagyobb heremérettel társuló gyorsabb spermatermelési ráta (VAHED és PARKER 2012). Hasonló eredményeket kaptak a naphalnál (NEFF et al. 2003) és a közönséges trágyalégnél is (BLANCKENHORN et al. 2004). A szaporodási időszak alatt mindkét csoportban megfigyelt csökkenése a herék relatív méretének egyrészt a spermakiürüléssel magyarázható, másrészt pedig a közelgő inaktív időszakra való felkészüléssel. Ugyanakkor az sem kizárt, hogy a jellegben tapasztalt csökkenés az aktív hímek koreloszlásának változását mutatja a szaporodási időszak során, egyes lepkefajoknál ugyanis kimutatták a hereméret csökkenését a kor előrehaladtával (HIROYOSHI és REDDY, 2018). Az idősebb (több éves) csajkók rosszabb jövőbeli kilátásaik révén a telelésre való felkészülés helyett lehetséges, hogy hosszabb ideig maradnak reprodukciósan aktívak. Ennek köszönhetően elképzelhető, hogy a szaporodási időszak végén befogott bogarak között több idős, és így kisebb ivarmiriggyel rendelkező egyed lehetett, mint a szezon elején begyűjtöttek között, ami egy alternatív magyarázatot adhat az eredményeinkre. Érdeemes említést tenni arról is, hogy a kis méretkategóriába tartozó hímeknél valamivel kisebb csökkenés volt tapasztalható az abszolút hereméretben, habár még így is kisebb herékkel rendelkeztek a szaporodási időszak végén, mint a nagyméretű egyedek. Ennek lehetséges magyarázata, hogy míg a nagy hímek heréi a sok párzás miatt valamelyest kimerültek a szezon végére, a kisméretű hímek nem vagy alig jutottak párzáshoz. Fontos azonban megjegyeznünk, hogy több (hat az egyhez) kisméretű egyedet zártunk ki az elemzésből a szaporodási időszak végén a herék rendellenes szerkezete miatt, mint nagyméretűt, és ezeket az egyedeket bevonva már kisebb mértékű az eltérés a hereméret csökkenésében.

Míg az agyarthossz és a hereméret úgy tűnik, hogy pozitívan korrelál az egyedek előtor szélességével, addig a spermiumhossz nem mutatott eltérést a két méretkategória között. Ez alapján lehetséges, hogy a spermiumhossznak kevés szerepe van a kompetíció során, ugyanakkor a testmérettől függetlenül jelen lévő, egyedek között alacsony variabilitást mutató spermiumhossz akár erős posztkopulációs stabilizáló szelekciós hatás következtében kialakult kanalizációra is utalhat (FITZPATRICK és BAER, 2011). Ez alapján az is elképzelhető, hogy a nagyfejű csajkónál

valóban jelen van intenzív, mindkét méretkategóriára ható spermakompetíció, mely során a spermiumhossz fontosabb meghatározója lehet a kompetíciós képességeknek, mint a hereméret.

Habár a nagyméretű hímek nagyobb herékkel és hosszabb agyarral rendelkeztek a teljes szaporodási időszak alatt, mint a kisméretű egyedek, mégsem mondhatjuk biztosan, hogy nagyobb szaporodási sikerre számíthatnak, ezt ugyanis sok más, általunk nem mért változó is befolyásolhatja. Ilyen például a spermiumok vitalitása (HUNTER és BIRKHEAD 2002), a járulékos nemi mirigyek mérete és összetétele (CRUDGINGTON et al. 2009, SIMMONS és FITZPATRICK 2012) valamint az egyedek viselkedése (TABORSKY et al. 2008). Habár több vizsgálatban is elégségesnek bizonyult a szaporodási stratégiák elkülönítése pusztán spermiumhosszbeli különbségek alapján (például SIMMONS, 1999), mégis hiányosságnak érezzük, hogy a fényképeken nem tudtuk elkülöníteni a spermiumok egyes szakaszait (feji, nyaki és farki rész), mivel már több taxonnál is kimutatták, hogy ezek egymáshoz viszonyított aránya is befolyásolhatja a hímivarsejtek kompetíciós képességét (SIMPSON et al. 2013). A járulékos nemi mirigyek mérése is hasznos információkkal szolgálhatott volna, ezek azonban rendkívül sérülékenyek és morfológiájukból adódóan fényképek alapján nagyon nehéz méretük pontos meghatározása, így elemzésükre végül nem került sor. Az is sajnálatos, hogy mivel a kopulációk a föld alatt zajlanak, nincs információnk a párzások hosszáról és gyakoriságáról és jelenleg azt sem tudjuk, hogy a nőstények mennyi ideig képesek tárolni a hímivarsejteket. Ugyanakkor a vizsgálat ezen hiányosságai ellenére az sem kizárt, hogy a méretkategóriák valóban eltérnek a szaporodási siker tekintetében. Egy ilyen helyzet csak akkor tud hosszú távon fennmaradni, ha a kisméretű egyedek által játszott stratégia fejlődésbeli korlátoknak köszönhetően alakul ki (például kevés a rendelkezésre álló táplálék lárvakorban) és nem genetikai alapokon nyugszik. Ez igen valószínűnek tűnik tekintve, hogy a föld alatt fejlődő lárvák csak a szüleik által előkészített táplálék-labdacsokból tudnak táplálkozni, ráadásul azt is megmagyarázza, hogy miért figyelhető meg igen nagy méretkülönbség a nőstények között is, még ha ez az eltérés kisebb is, mint a hímek közötti.

5.4 A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációja

Az Y-olfaktométeres viselkedésteszt során nem sikerült bizonyítanunk csalógató hatású feromonok jelenlétét. A negatív eredmény mindazonáltal nem feltétlenül jelenti a feromonok hiányát, ugyanis okozója lehet például a feromontermelés szempontjából nem megfelelő napszak vagy a szükséges szociális kulcsingerek hiánya is. Az sem kizárt, hogy várakozásunkkal ellentétben nem a nőstények termelik a feromonokat, hanem a hímek.

A különböző testrészek extraktumai esetén a hímek szignifikánsan magasabb választ adtak a nőstények potrohának ventrális oldalából készített mintákra, ami alapján elképzelhetőnek tűnik,

hogyan a nőstények ezen testrésze feromonmirigyeket tartalmaz. Mivel a nőstényeknél nem volt kimutatható hasonló hatás, így az sem kizárt, hogy ez az eredmény nőstények által termelt szexferomonok jelenlétére utal. Fontos azonban megjegyezni, hogy habár a hímek potrohának ventrális oldalára nem kaptunk szignifikánsan magasabb csápválaszt, mint a kontrollra, a válasz ebben az esetben is közel olyan magas volt, mint a nőstény minták esetén. A nőstények által termelt szexferomonok jelenlétének ellentmondanak továbbá az élő egyedek illatanyagaira kapott csápválaszok is, itt ugyanis éppen a nőstények produkáltak a kontrollhoz képest nagyobb választ három mintára is (egyedül tartott nőstény, egyedül tartott hím, valamint együtt tartott nőstény és hím), míg a hímek esetén egyik esetben sem volt eltérés. A feromonok tényleges jelenlétét tehát csak nagyobb mintaszámokkal és pontosabb mérési módszerekkel lehetne kideríteni.

Az ürülékből gyűjtött illatanyagra csak a hímeknél találtunk jelentős választ. A bélsárral ürülő illatanyagoknak többféle funkciója is elképzelhető, így például tartalmazhatnak szexferomonokat, de szerepük lehet a járat felismerésében, a terület kijelölésében, illetve információt szolgáltathatnak a járatok tulajdonosairól vagy közvetett módon akár a terület minőségéről is. Mivel azonban a hímeknél tapasztalt válasz mind a nőstényektől mind pedig a hímektől származó minták esetén szignifikáns volt, így feltételezzük, hogy ezek az illatanyagok elsősorban a járatról adhatnak információt és nem szexferomonokkal hozhatók összefüggésbe. Ez lehet tehát a magyarázata annak, hogy miért találunk gyakran ürüléket a csajkó járataiban, illetve azok előterében.

A vizsgálatnak kétségtelenül több hiányossága is volt. Könnyen elképzelhető például, hogy egyes minták koncentrációja túl alacsony volt ahhoz, hogy elérjük a megfelelő csápválasz kiváltásához szükséges ingerküszöböt. A csápválaszokat is meglehetősen kevés egyedre állapítottuk meg, ami tovább növeli az eredmények bizonytalanságát. A mintaszámokat azonban sajnos nem állt módunkban tovább növelni, mivel védett fajról van szó, a vizsgálatok pedig az állatok pusztulásával jártak. Az alacsony mintaszámokból adódó problémák mellett nem zárható ki az EAG berendezés nem megfelelő beállítása, illetve a csáp tökéletlen elektróddal való érintkezése sem, tekintve, hogy a használt laboratóriumban ezt a módszert elsősorban kisebb testű rovarok mérésére szokták használni és kevés információ állt rendelkezésünkre a csajkóéhoz hasonló, bunkós csáp preparálásáról és izolációt követő élettartamáról. Probléma lehetett továbbá az ürülék mintákra adott válasz vizsgálatokor, hogy sajnos nem sikerült a csáp tulajdonosától is ürüléket gyűjteni, pedig elképzelhető, hogy erre kaptuk volna a legnagyobb választ, amennyiben ezeknek az illatanyagoknak a saját járat felismerésében van szerepe. A nőstényektől származó minták alacsony száma a márciusi és áprilisi gyűjtések során, valamint a gyűjtés és a fagyasztás között eltelt több órás időtartam is csökkentette ennek a vizsgálatnak a sikerét és az sem kizárt,

hogy a májusi minták már nagyon későn lettek begyűjtve, amikor a szaporodási időszak már csaknem lezárult, így a feromonok kibocsátása is alábbhagyhatott.

5.5 Javaslatok

- A nagyfejű csajkó szaporodási rendszerével kapcsolatos jövőbeli kutatások során javasoljuk:
 - az ivararány és a denzitás több generáción keresztül tartó hatásainak vizsgálatát
 - a páron kívüli párzások gyakoriságának apasági tesztekkel történő tisztázását,
 - a kis- és nagyméretű hímek párzási sikerének és gondozásba való befektetésének vizsgálatát,
 - a feromonvizsgálatok folytatását a mintaszám növelésével, valamint gázkromatográfhoz kapcsolt elektroantennografikus detektor (GC-EAD) használatával.
 - a szaporodási rendszer változásához esetlegesen hozzájáruló egyéb, akár abiotikus hatások (például időjárási körülmények) vizsgálatát.
- Eredményeink alapján a fokozott intraszexuális kompetíció akár az utódszám csökkenéséhez is hozzájárulhat, így konzervációbiológiai szempontból is fontos lehet nagyobb figyelmet szentelni az ivararány eltolódását okozó (akár antropogén) hatásoknak védett fajok esetén.
- Javasoljuk átértékelni a többi olyan kétszülős utódgondozást mutató faj szaporodási rendszerét is, ahol a hímek elsődleges szerepe a fészkek védelme (a legtöbb biparentális rovarfajra ez jellemző, SUZUKI 2013), hiszen ha az apaság biztosítása az egyedüli célja ennek a viselkedésnek, akkor nem beszélhetünk valódi kétszülős rendszerről. PARKER et al. (2015) hasonló elgondolásból már különválasztotta a kétszülős utódgondozást („biparental care”) a kétszülős szociális kapcsolattól („biparental social condition”), ahol az utóbbi csupán a szülők egyidejű fészkek körüli jelenlétére utal, ami azonban nem feltétlenül jár együtt a felek kooperatív gondozásával.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

Doktori munkám a nagyfejű csajkó (*Lethrus apterus*) szaporodási rendszerének több aspektusból történő vizsgálatára irányult, mely során a következő célkitűzéseket valósítottam meg: (1) terepi kísérletben teszteltem a felnőttkori ivararány és az egyedszám hatását a párok utódgondozó viselkedésére és szaporodási sikerére, (2) tulaj-betolakodó teszteken keresztül felmértem a kis- és nagyméretű betolakodók győzelmi esélyeit és játszma alatti viselkedését, (3) alternatív szaporodási stratégiák jelenlétének felderítése céljából összehasonlítottam kis- és nagyméretű hímek különböző pre- és poszt-kopulációs jellegeit, valamint (4) megkíséréltem a faj kémiai kommunikációjában szerepet játszó feromonok kimutatását.

Elméleti modellek szerint a felnőttkori ivararány és a denzitás fontos hatással lehet a szaporodási rendszerekre a gyakoribb ivar párzási lehetőségeinek lecsökkenése, valamint a spermakompetíción keresztül a hímek apasági bizonyosságának befolyásolása útján. Első vizsgálatomban ezt a hipotézist teszteltem terepi körülmények között úgy, hogy elkerített területeken belül az egyedeket csoportokra osztottam háromféle ivararány és háromféle denzitás kezelés mind a kilenc lehetséges kombinációjában. Ezt követően rögzítettem az egyedek felszín feletti utódgondozó viselkedését (levelek hordása a járatba), járatban töltött idejét, valamint az utódok számát, méretét és nemét. A vizsgálat során a hímek közötti kompetíció növekedésével az egyes csoportokon belül az egyedek több időt töltöttek a járatban, a leveletgyűjtési gyakoriságban pedig csökkenő tendenciát tapasztaltam. Az utódszám szignifikánsan alacsonyabb volt hímek felé eltolt ivararány mellett alacsony és magas denzitásnál. Az eredmények alapján feltételezhető, hogy magas intraszexuális kompetíció mellett a hímek idejük túlnyomó részét az utódgondozás helyett a pár őrzésével, esetleg gyakoribb kopulációkkal töltik. Ha ez így van, akkor az apaság biztosítása elképzelhető, hogy még az utódszám csökkenésének kockázatával mellett is előnyös lehet a hímek számára, ami egy lehetséges konfliktust generálhat a szülők között.

A fenti eredmények fényében fontosnak éreztem a hímek közötti (igen gyakori és látványos) összecsapások és az azt befolyásoló tényezők vizsgálatát is. Következő terepi vizsgálatomban éppen ezért a hímek járatőrző viselkedését és a különböző méretkategóriába tartozó betolakodók sikerességét vizsgáltam véletlenszerűen kiválasztott tulajdonossal szemben. A játékelméleti modellek alapján vártunk megfelelően a játszmák döntő többsége az eredeti tulajdonos győzelmével végződött, és valóban csak néhány, nagy méretkategóriába eső betolakodó tudta sikeresen elfoglalni a járatot. A kisméretű betolakodók nagyobb arányban hagyták el az idegen járatot felszín feletti küzdelem nélkül, ugyanakkor a küzdelem hossza és fokozódásának mértéke (amit az egyes agonisztikus szakaszok előfordulásával és latenciájával mértünk) már nem állt összefüggésben a betolakodók testméretével. Ezek az eredmények azt sugallják, hogy míg a

betolakodó hímek képesek a harcba bocsátkozással kapcsolatos döntéseiket fizikai képességeikhez igazítani, a már kialakult küzdelmek feltételezhetően egy előre meghatározott mintázatot követnek, ami független a betolakodó méretkategóriájától.

Ahogy arra az előző eredmények is rávilágítottak, a kis és nagy méretkategóriába tartozó hímek eltérő valószínűséggel érnek el sikert az intraszexuális kompetíció során és feltehetően eltérő mértékű pre- és posztkopulációs ivari szelekció alatt állnak. Mivel az ilyen helyzet kedvezhet az alternatív szaporodási stratégiák evolúciójának, így harmadik vizsgálatomban ezek jelenlétének felderítését tűztem ki célul. Ehhez összehasonlítottam kis- és nagyméretű hímek pre- és posztkopulációs jellegekbe történő befektetését, amit a különböző méretkategóriába tartozó hímek agyarszerű rágónyúlványának hosszában, hereméretében és spermiumhosszában megmutató különbségeken keresztül mértem. Eredményeim alapján úgy tűnik, hogy a hímek polimorfak az agyarhosszra nézve, mivel a nagyméretű hímeknek testméretükhöz képest is hosszabb az agyaruk, mint a kicsiknek, ráadásul viszonylagosan nagyobb herékkel is rendelkeznek. Nem találtam azonban különbséget a méretkategóriák között a spermiumhossz tekintetében. Az eredmények alapján nem sikerült sem bizonyítanom, sem cáfolnom az alternatív szaporodási stratégiák jelenlétét a nagyfejű csajkónál, ehelyett úgy tűnik, hogy míg az agyarhossz és a hereméret elsősorban az egyedek méretétől függ, addig a spermiumokra egy optimális hossz jellemző, ami független a testmérettől.

Végezetül feltételezve, hogy a kétszülős fajoknál különösen fontos lehet a partner felismerésének és az egyedek közötti megfelelő kooperációnak a biztosítása, célul tűztem ki a kémiai kommunikációt lehetővé tevő feromonok vizsgálatát is. Ehhez először viselkedéstanvizsgálatot végeztem Y-olfaktométer segítségével, mely során nem tapasztaltunk eltérést a hímek orientációjában a nőstény és kontroll illatanyag irányába. Ezt követően a feromonmirigyek beazonosítása céljából elektroantennogárfiás (EAG) módszerrel vizsgáltam az izolált rovarcsáp különböző testrészekből (potroh vég, alsó és felső rész, valamint mellső láb) származó extraktumokra adott választ. Hasonlóképpen EAG módszerrel vizsgáltam a csápválaszt élő egyedek, valamint hímek és nőstények ürüléke feletti légtérből összegyűjtött illatanyagokra is. Az EAG tesztek alapján elképzelhető, hogy a nőstények potrohának ventrális oldalán található szexferomon-mirigyek, habár az erre kapott csápválaszok csak kis mértékben voltak nagyobbak a hím potroh ventrális oldalára kapott választól. A nőstények által termelt szexferomonok jelenlétének részben ellentmond továbbá, hogy az élő egyedek légterének illatanyagaira csak a nőstények adtak a kontrollhoz (hexán) képest nagyobb csápválaszokat. Az ürülékminták esetén a hímek adtak nagyobb választ az összes illatanyagra, amiből arra következtetünk, hogy a járat körül elhelyezett ürüléknek szerepe lehet a terület felismerésében és kijelölésében. Az eredmények alapján nem sikerült egyértelmű bizonyítékot találni a feromonok jelenlétére a fajnál.

Összegezve a doktori munkám során elért eredményeimet elmondható, hogy a nagyfejű csajkó feltételezhetően kétszülős utódgondozású szaporodási rendszere különösen érzékeny lehet olyan tényezők hatásaira, melyek fokozzák a hímek közötti kompetíció mértékét. Ennek háttérében az állhat, hogy más, gyakori modellszervezetektől eltérően a nagyfejű csajkónál a megtermékenyített peték lerakás folyamatos a teljes szaporodási időszak alatt, így a gondozó hímek végig ki vannak téve a spermakompetíció kockázatának. Az intraszexuális kompetíció mértékének növekedésével a hímeknek egyre több időt és energiát kell párjuk őrzésébe, illetve a riválisokkal való küzdelemben fektetniük, ráadásul csökkenhet az apasági bizonyosságuk is, ami eredményeim alapján az utódgondozás, és végső soron akár az utódszám csökkenéséhez is vezethet. Úgy tűnik, hogy a felnőttkori ivararány hímek felé tolódása és az egyedsűrűség növekedése egyaránt hozzájárulhat a hímek közötti kompetíció fokozódásához, az ilyen összecsapások során pedig a tulajdonosi viszony és a nagy testméret jelentette előnyt sikerült kimutatnom. A kis- és nagyméretű hímek eltérő agonisztikus viselkedése, valamint a hímek között talált polimorfizmus felvetheti az alternatív szaporodási stratégiák jelenlétének a lehetőségét is. Ugyanakkor eredményeim alapján a nagyméretű hímek nem csak jobb kompetitorok, de testméretükhöz képest hosszabb agyarral, nagyobb herékkel és ugyanolyan hosszú spermiumokkal rendelkeznek, mint a kisméretű egyedek, így vizsgálataim során nem sikerült bizonyítékot találnom arra, hogy léteznének ilyen alternatív stratégiák. Mindent összevetve elképzelhetőnek tartom, hogy a faj utódgondozási viselkedésében tapasztalt változás az elmúlt évszázadban az intraszexuális kompetíció mértékének fokozódásával hozható összefüggésbe, amit okozhatott például az élőhelyek beszűkülése vagy a szaporodási időszak klímaváltozás hatására bekövetkezett lerövidülése.

7. SUMMARY

The emergence and maintenance of cooperative behaviour between unrelated individuals is one of the most intriguing questions of evolutionary biology. One example of this interaction is biparental care where both parents care for the offspring. Thus, the aim of my doctoral work was to investigate the reproductive behaviour of a supposedly biparental insect species, *Lethrus apterus*. This species serves as an especially interesting model system as, according to early studies, there may have been a change in the division of labour between the sexes in the last century. The goals of my doctoral work were (1) to test in a field experiment how adult sex ratio and density affects parental behaviour and reproductive success (2) to investigate the contest behaviour of small and large males in staged resident-intruder trials (3) to search for alternative male reproductive tactics and (4) to detect sex pheromone compounds.

Theoretical models suggest that adult sex ratio and population density can influence parental roles by reducing the mating opportunities of the commoner sex and by changing the intensity of sperm competition. In my first study, I tested this hypothesis in a field experiment by assigning individuals to nine treatment groups differing in adult sex ratio (three levels) and individual density (three levels) using a full factorial experimental design. Nest attendance and parental provisioning (i.e. transporting leaves to the nest) were recorded as well as the number, size and sex ratio of the offspring. I found that as the level of male-male competition increased, either as a result of the increased density of individuals or the male-biased sex ratio, pairs showed higher nest attendance and collected fewer leaves. Male-biased groups also produced fewer offspring under high and low densities. These results suggest that under high intrasexual competition, males spend most of their time guarding the nest and their mate instead of caring for the offspring. Since nest attendance is a possible form of avoiding sperm competition, these results indicate a conflict of interest between the sexes over paternity and brood provisioning or brood size.

The above findings showed the importance of understanding the nature of male-male competition in *L. apterus*. Thus, in my second study, I investigated resident-intruder interactions in a field experiment by placing either a small or a large male in front of a tunnel occupied by a resident male. In agreement with the predictions of many game theoretical models, I found that residents won most of the encounters and only a few intruders from the large size category could win the contest. Small intruders were less willing to approach the tunnels and initiated less fights, however, there was no difference between the size categories in the duration or in the escalation (measured by the occurrence and latency of the different contest stages) of the above-ground contests. These results suggest that status is indeed the most important factor determining the outcome of the contests, and while intruders from the different size categories differ in their

willingness to initiate a fight, they seem to behave similarly during the contest after deciding to engage in it.

The previous findings pointed out that in *L. apterus*, males of extreme small or large sizes have different chances of success in intrasexual contests and likely to experience different levels of pre- and postcopulatory sexual selection. As such tendencies can favour the evolution of alternative mating tactics, we decided to investigate whether small and large males invest differently in pre- and postcopulatory traits by comparing their tusk (mandibular process that is expected to be under precopulatory sexual selection) length, testis size and sperm length. We demonstrated evidence for male polymorphism as large males had longer tusks relative to their body size than small individuals and they also possessed relatively bigger testes throughout the breeding season. Sperm length did not differ between the two size categories. Although, these results do not prove (or deny) the presence of alternative mating tactics in *L. apterus*, they indicate that tusk length and testis size depend mostly on the size category of the individuals, while sperm may have an optimal length regardless of body size.

Lastly, as pairs in biparental species need to cooperate in order to fulfil their parental duties, we decided to investigate pheromones that are essential chemicals for the intersexual communication of most insect species, and hence may play an important role in pair recognition and communication in *L. apterus*. First, we conducted a behavioural test, for which we used an Y-olfactometer to test the orientation of males towards the direction of female odour. However, males in this test chose the direction of the stimulus and the control source with an equal chance. In the next study, we planned to locate the pheromone glands by extracting various body parts (tip, underside and top of the abdomen and forelegs) of male and female beetles in hexane. The extracts were analysed by an electroantennogram (EAG) that enabled us to examine the responses of an isolated antennae to the different odour mixtures. We also tested the EAG response to samples that were collected by 24-hour volatile collection from alive individuals and from frass. According to the EAG results, it is possible that the ventral side of the female abdomen may contain sex-pheromone glands, although the response to the ventral side of the male abdomen was also relatively high. Furthermore, as only females gave higher responses to most of the odour samples of the alive individuals, female sex pheromone production is not well-supported by our results. Finally, all frass samples elicited a high antennal response from males but not from females, suggesting that excrement around the tunnel has a role in territorial marking or recognition.

Taken together, the results of my doctoral work suggest that the extent of intrasexual competition may play an important role in shaping the parental system of *L. apterus*. As egg laying is continuous throughout the time of care, the risk of sperm competition is present over the entire

breeding season. When the level of intrasexual competition increases, males may spend more time and energy on mate guarding and on fighting off rivals, at the expense of care giving, ultimately resulting in fewer offspring. According to my results, a male-biased adult sex ratio and high individual density are able to increase the level of intrasexual competition, and the outcome of these contests are mostly determined by status of residency and male size. Such contests can be frequently seen under natural circumstances, and the findings, that small and large males differ in their contest behaviour, and that males are polymorphic with respect to tusk length raise the possibility of the presence of alternative mating tactics. Although, large males had not only larger tusks but bigger testes and equally long sperm as small individuals and so I could not prove that such alternative strategies exist in *L. apterus*. In light of these results, I suspect that it is possible that the changes that happened in the last century in the species' parental system could be due to an increase in the level of intrasexual competition in the Hungaian populations. An underlying cause may be habitat fragmentation or the shortening of the breeding season as a result of climate change.

8. PUBLIKÁCIÓS LISTA

Az értekezés témájában megjelent, impakt faktoros publikációk:

ROSA M.E., BARTA Z., FÜLÖP A., SZÉKELY T., KOSZTOLÁNYI A. (2017): The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). In: *Animal Behaviour*, 132, 181-188 p. (MTMT azonosító: 3272383).

ROSA M.E., BARTA Z., KOSZTOLÁNYI A. (2018): Willingness to initiate a fight but not contest behaviour depends on intruder size in *Lethrus apterus* (Geotrupidae). In: *Behavioural Processes*, 149, 65-71 p. (MTMT azonosító: 3362517).

ROSA M.E., KISS J., BARTA Z., KOSZTOLÁNYI A. (2019): Size-dependent investment in tusk length, testis size and sperm length in a biparental geotrupid beetle. In: *Journal of Zoology*. (MTMT azonosító: 30801759).

Az értekezés témájához részben kapcsolódó, impakt faktoros publikációk:

MCNAMARA K.B., ROBINSON S.P., ROSA M.E., SLOAN N.S., VAN LIESHOUT E., SIMMONS L.W. (2016): Male-biased sex ratio does not promote increased sperm competitiveness in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. In: *Scientific Reports*, 6. (MTMT azonosító: 3083158).

KISS J., RÁDAI Z., ROSA M.E., KOSZTOLÁNYI A., BARTA Z. (2020): Seasonal changes in immune response and reproductive investment in a biparental beetle. In: *Journal of Insect Physiology*. (MTMT azonosító: 31032520).

Hazai és nemzetközi konferencia előadások, poszterek

ROSA M.E., BARTA Z., FÜLÖP A., SZÉKELY T., KOSZTOLÁNYI A. (2015): Az ivararány és az egyedsűrűség hatása a nagyfejű csajkó utódgondozó viselkedésére. Magyar Etológiai Társaság 17. Konferenciája, Dobogókő. (előadás)

ROSA M.E., BARTA Z., KOSZTOLÁNYI A. (2016): A testméret hatása a betolakodó hímek kompetíciós sikerére a nagyfejű csajkónál (*Lethrus apterus*). XVIII. Magyar Etológus Konferencia, Debrecen. (poszter)

ROSA M.E., BARTA Z., FÜLÖP A., SZÉKELY T., KOSZTOLÁNYI A. (2017): The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). ASAB Winter Meeting, London, Nagy-Britannia. (poszter)

9. IRODALOMJEGYZÉK

- ALCOCK J. (1975): Territorial behaviour by males of *Philanthus multimaculatus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of territoriality in male sphecids. In: *Animal Behaviour*, 23 (4) 889-895 p.
- ALCOCK J. (1997): Small males emerge earlier than large males in Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Hymenoptera: Anthophorini). In: *Journal of Zoology*, 242 (3) 453-462 p.
- ALCOCK J., BAILEY W. (1997): Success in territorial defence by male tarantula hawk wasps *Hemipepsis ustulata*: the role of residency. In: *Ecological Entomology*, 22 (4) 377-383 p.
- ALONZO S.H. (2010): Social and coevolutionary feedbacks between mating and parental investment. In: *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (2) 99-108 p.
- ALONZO S.H., KLUG H. (2012): Paternity, maternity, and parental care. 189-205 p. In: ROYLE N.J., SMISETH P.T., KOLLIKER M. (Szerk.): *The evolution of parental care*. Oxford: Oxford University Press. 356 p.
- ARNOTT G., ELWOOD R.W. (2008): Information gathering and decision making about resource value in animal contests. In: *Animal Behaviour*, 76 (3) 529-542 p.
- ARNOTT G., ELWOOD R.W. (2009): Assessment of fighting ability in animal contests. In: *Animal Behaviour*, 77 (5) 991-1004 p.
- ARROW G. J. (1951): The habits of horned beetles. 24-67 p. In: HINCKES W. D. (Szerk.): *Horned Beetles: A Study of the Fantastic in Nature*. Dordrecht, Netherlands: Springer Netherlands. 196 p.
- BALSHINE-EARN S., EARN D.J. (1998): On the evolutionary pathway of parental care in mouth-brooding cichlid fishes. In: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265 (1411) 2217-2222 p.
- BÁN M., FÖLDVÁRI M., BABITS M., BARTA Z. (2017): Simple command-line open-source software to analyse behavioural observation video recordings. In: *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 63 (1) 137-142 p.
- BARTA Z., SZÉKELY T., LIKER A., HARRISON F. (2014): Social role specialization promotes cooperation between parents. In: *The American Naturalist*, 183 (6) 747-761 p.
- BATEMAN A.J. (1948): Intra-sexual selection in *Drosophila*. In: *Heredity*, 2 (3) 349-368 p.
- BATES D. et al. (2016): Package 'lme4'. Elérés: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>. Lekérdezés időpontja: 2019.06.22.
- BHOOPATHY S. (1998): Incidence of parental care in the cockroach *Thorax porcellana* (Saravas) (Blaberidae: Blattaria). In: *Current Science*, 74 (3) 248-251 p.

- BIASAZIN T D., CHERNET H.T., HERRERA S.L., BENGTTSSON M., KARLSSON M.F., LEMMEN-LECHELT J.K., DEKKER T. (2018). Detection of volatile constituents from food lures by tephritid fruit flies. In: *Insects*, 9 (3) 119 p.
- BLANCKENHORN W.U. et al. (2004): Does testis size track expected mating success in yellow dung flies? In: *Functional Ecology*, 18 (3) 414-418 p.
- BLOKLAND A., GERAERTS E., BEEN M. (2004): A detailed analysis of rats' spatial memory in a probe trial of a Morris task. In: *Behavioural Brain Research*, 154 (1) 71-75 p.
- BRIDGE A.P., ELWOOD R.W., DICK J.T., (2000): Imperfect assessment and limited information preclude optimal strategies in male–male fights in the orb-weaving spider *Metellina mendei*. In: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 267 (1440) 273-279 p.
- BROCKMANN H.J., GRAFEN A. (1989): Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera: Sphecidae). In: *Animal Behaviour*, 37 (2) 232-255 p.
- BROWN C.R., BROWN M.B. (2003): Testis size increases with colony size in cliff swallows. In: *Behavioural Ecology*, 14 (4) 569-575 p.
- BRUSSAARD L. (1983): Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). In: *Tijdschrift voor Entomologie*, 126 (10) 203-231 p.
- BURLEY N.T., CALKINS J.D. (1999): Sex ratios and sexual selection in socially monogamous zebra finches. In: *Behavioral Ecology*, 10 (6) 626-635 p.
- BURLEY N.T., JOHNSON K. (2002): The evolution of avian parental care. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357 (1419) 241-250 p.
- BUZATTO B.A., TOMKINS J.L., SIMMONS L.W. (2014): Alternative phenotypes within mating systems. 106-128 p. In: SHUKER D.M., SIMMONS L.W. (Szerk.): *The evolution of insect mating system*. Oxford: Oxford University Press. 352 p.
- BUZATTO B.A., FIRMAN R.C. (2016): Precopulatory Intrasexual Competition. 1-6 p. In: SHACKELFORD T.K., WEEKES-SHACKELFORD V.A. (Szerk.): *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. Switzerland: Springer. 7100 p.
- CALDWELL R.L. (1986): The deceptive use of reputation by stomatopods. 129-145 p. In: MITCHELL R.W., THOMPSON N.S. (Szerk.): *Deception: Perspectives on human and nonhuman deceit*. Albany: State University of New York Press. 418 p.
- CARDÉ R.T., MINKS A.K. (1997): Insect pheromone research: new directions. New York: Springer US. 684 p.
- CARMONA-ISUNZA M.C. et al. (2017): Adult sex ratio and operational sex ratio exhibit

- different temporal dynamics in the wild. In: *Behavioral Ecology*, 28 (2) 523-532.
- CHAPIN K.J., HILL-LINDSAY S. (2016): Territoriality evidenced by asymmetric intruder–holder motivation in an amblypygid. In: *Behavioural Processes*. 122 110-115 p.
- CHAPMAN R.F., SIMPSON S.J., DOUGLAS A.E. (2013): *The insects: Structure and function*. New York: Cambridge University Press. 959 p.
- CHEMNITZ J., JENTSCHKE P.C., AYASSE M., STEIGER S. (2015): Beyond species recognition: somatic state affects long-distance sex pheromone communication. In: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282 (1812) 1-9 p.
- CLUTTON-BROCK T.H. (1991): *The Evolution of Parental Care*. Princeton: Princeton University Press. 352 p.
- COSTA, J.T. (2006): *The Other Insect Societies*. Cambridge: Harvard University Press. 812 p.
- CRUDGINGTON H.S., FELLOWS S., BADCOCK N.S. SNOOK R.R. (2009): Experimental manipulation of sexual selection promotes greater male mating capacity but does not alter sperm investment. In: *Evolution* 63 (4) 926-938 p.
- DAVIES N.B. (1978): Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. In: *Animal Behavioural*, 26 (1) 138-147 p.
- DAVIES N.B., HATCHWELL B.J. (1992): The value of male parental care and its influence on reproductive allocation by male and female dunnocks. In: *Journal of Animal Ecology*, 61 (2) 259-272 p.
- DAWKINS R., CARLISLE T.R. (1976): Parental investment, mate desertion and a fallacy. In: *Nature*, 262 (5564) 131 p.
- DZIMINSKI M.A., ROBERTS J.D., BEVERIDGE M., SIMMONS L.W. (2010): Among-population covariation between sperm competition and ejaculate expenditure in frogs. In: *Behavioural Ecology*, 21 (2) 322-328 p.
- EBERHARD W.G. (1982): Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. In: *American Naturalist*, 119 (3) 420-426 p.
- EDWARDS P. B., ASCHENBORN H.H. (1988): Male reproductive behaviour of the African ball-rolling dung beetle, *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). In: *The Coleopterists' Bulletin*, 42 (1) 17-27 p.

- EGGERT A.K., SAKALUK S.K. (2000): Benefits of communal breeding in burying beetles: a field experiment. In: *Ecological Entomology*, 25 (3) 262-266 p.
- EMICH G. (1884): Die Metamorphose des *Lethrus apterus*. In: *Mathematische und Naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn*, 2 184-188 p.
- EMLÉN D.J. (1997): Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41 (5) 335-341 p.
- EMLÉN D.J. (2008): The roles of genes and the environment in the expression and evolution of alternative tactics. 85-108 p. In: OLIVEIRA, R.F., TABORSKY M., BROCKMANN, H.J. (Szerk.): *Alternative reproductive tactics: An integrative approach*. New York: Cambridge University Press. 507 p.
- EMLÉN D.J., MARANGELO J., BALL B., CUNNINGHAM C.W. (2005): Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). In: *Evolution*, 59 (5) 1060-1084 p.
- EMLÉN S.T., ORING L.W. (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. In: *Science*, 197 (4300) 215-223 p.
- ENGLUND G., OLSSON T.I., (1990): Fighting and assessment in the net-spinning caddis larva *Arctopsyche ladogensis*: a test of the sequential assessment game. In: *Animal Behaviour*, 39 (1) 55-62 p.
- ENQUIST M., LEIMAR O. (1983): Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. In: *Journal of Theoretical Biology*, 102 (3) 387-410 p.
- ENQUIST M., LEIMAR O. (1987): Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. In: *Journal of Theoretical Biology*, 127 (2) 187-205 p.
- EPHRUSSI B. BEADLE G.W. (1936): A technique of transplantation for *Drosophila*. In: *American Naturalist*, 70 (728) 218-225 p.
- EVANS J. P., GARCIA-GONZALEZ F. (2016): The total opportunity for sexual selection and the integration of pre-and post-mating episodes of sexual selection in a complex world. In: *Journal of Evolutionary Biology*, 29 (12) 2338-2361 p.
- FAUSTINI D.L., BURKHOLDER W.E., LAUB R.J. (1981): Sexually dimorphic setiferous sex patch in the male red flour beetle, *Tribolium castaneum* (Herbst)(Coleoptera:

- Tenebrionidae): Site of aggregation pheromone production. In: *Journal of Chemical Ecology*, 7 (2) 465-480p
- FITZPATRICK J.L., BAER B. (2011): Polyandry reduces sperm length variation in social insects. In: *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65 (10) 3006-3012 p.
- FORSGREN E., AMUNDSEN T., BORG Å.A., BJELVENMARK J. (2004): Unusually dynamic sex roles in a fish. In: *Nature*, 429 (6991) 551-554 p.
- FRANTSEVICH L. et al. (1977): Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). In: *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 121 (2) 253-271 p.
- FREMLIN M., NAHABOO C. (2010): Minotaur beetles fight for over 12 hours. In: *Entomologists' Bulletin*, 69 (4) 162-169 p.
- FROMHAGE L., MCNAMARA J. M., HOUSTON A. I. (2008): A model for the evolutionary maintenance of monogyny in spiders. In: *Journal of Theoretical Biology*, 250 (3) 524-531 p.
- FROMHAGE L., JENNIONS M.D. (2016): Coevolution of parental investment and sexually selected traits drives sex-role divergence. In: *Nature Communications*, 7 12517 p.
- GARAMSZEGI L.Z., et al. (2006): Determinants of male territorial behavior in a Hungarian collared flycatcher population: plumage traits of residents and challengers. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60 (5) 663-671 p.
- GRAFEN A. (1987): The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. In: *Animal Behaviour*, 35 (2) 462-467 p.
- GULLAN P.J., CRANSTON P.S. (2010): *The insects: an outline of entomology*. Oxford: Wiley. 584 p.
- HALFFTER G. (1997): Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles. 237-259 p. In: CHOE J.C., CRESPI B.J. (Szerk.): *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press. 552 p.
- HALFFTER G., MATTHIEWS E. (1966): The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. In: *Folla Entomológica Mexicana*, 12 (14) 1-312 p.
- HALFFTER G., HALFFTER V., HUERTA C. (1980): Mating and nesting behavior of *Eurysternus* (Coleoptera: Scarabaeinae). In: *Quaestiones Entomologicae*, 16 (3) 599-

620 p.

- HEG D., RASA O.A.E. (2004): Effects of parental body condition and size on reproductive success in a tenebrionid beetle with biparental care. In: *Ecological Entomology*, 29 (4) 410-419 p.
- HIROYOSHI S., REDDY G. (2018): Field and Laboratory Studies on the Ecology, Reproduction, and Adult Diapause of the Asian Comma Butterfly, *Polygonia c-aureum* L. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Insects*, 9 (4) 1-30 p.
- HOEM S.A., MELIS C., LINNELL J.D., ANDERSEN R. (2007): Fighting behaviour in territorial male roe deer *Capreolus capreolus*: the effects of antler size and residence. In: *European Journal of Wildlife Research*, 53 (1) 1-8 p.
- HOLLOWAY B.A. (1985): Comparative morphology of setiferous sex patches in male Anthribidae (Insecta: Coleoptera). In: *New Zealand Journal of Zoology*, 12 (2) 159-167 p.
- HONGO Y. (2003): Appraising behaviour during male-male interaction in the Japanese horned beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis* (Kono). In: *Behaviour* 140 (4) 501-517 p.
- HOSKEN D.J., GARNER T.W.J., WARD P.I. (2001): Sexual conflict selects for male and female reproductive characters. In: *Current Biology*, 11 (7) 489-493 p.
- HOTHORN T. et al. (2016): Package 'multcomp'. Elérhető: <https://cran.r-project.org/web/packages/multcomp/multcomp.pdf>. Lekérdezés időpontja: 2019.06.22.
- HOUSTON W.W.K. (1986): Exocrine glands in the forelegs of dung beetles in the genus *Onitis* F.(Coleoptera: Scarabaeidae). In: *Australian Journal of Entomology*, 25 (2) 161-169 p.
- HOUSTON A. I., MCNAMARA J.M. (2002): A self-consistent approach to paternity and parental effort. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357 (1419) 351-362 p.
- HOUSTON A.I., SZÉKELY T., MCNAMARA J.M. (2005): Conflict between parents over care. In: *Trends in Ecology & Evolution*, 20 (1) 33-38 p.
- HSU Y., WOLF L.L. (1999): The winner and loser effect: integrating multiple experiences. In: *Animal Behaviour*, 57 (4) 903-910 p.
- HUNT J.H., NOONAN K.C. (1979): Larval feeding by male *Polistes fuscatus* and *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). In: *Insectes Sociaux*, 26 (3) 247-251 p.

- HUNTER F.M., BIRKHEAD T.R. (2002): Sperm viability and sperm competition in insects. In: *Current Biology*, 12 (2) 121-123 p.
- IMMLER S., PITNICK S., PARKER G.A., DURRANT K.L., LÜPOLD S., CALHIM S., BIRKHEAD T.R. (2011): Resolving variation in the reproductive tradeoff between sperm size and number. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 108 (13) 5325-5330 p.
- JACOBSON M. (1972): *Insect Sex Pheromones*. New York: Academic Press. 394 p.
- JAROENSUTASINEE M., TANTICHODOK P. (2002): Effects of size and residency on fighting outcomes in the fiddler crab, *Uca vocans hesperiae* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). In: *Crustaceana*, 75 (9) 1107-1117 p.
- JENNIONS M.D., BACKWELL P.R. (1996): Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. In: *Biological Journal of the Linnean Society*, 57 (4) 293-306 p.
- JIROTKUL M. (1999): Population density influences male–male competition in guppies. In: *Animal Behaviour*, 58 (6) 1169-1175 p.
- JUNIOR R.S.L., PEIXOTO P.E.C. (2013): Males of the dragonfly *Diastatops obscura* fight according to predictions from game theory models. In: *Animal Behaviour*, 85 (3) 663-669 p.
- KAWANO K. (1995): Horn and wing allometry and male dimorphism in giant rhinoceros beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of tropical Asia and America. In: *Annals of the Entomological Society of America*, 88 (1) 92-99 p.
- KEHL T., KARL I., FISCHER K. (2013): Old-male paternity advantage is a function of accumulating sperm and last-male precedence in a butterfly. In: *Molecular Ecology*, 22 (16) 4289-4297 p.
- KELLER L., REEVE H.K. (1999): Dynamics of conflicts within insect societies. 153-175 p. In: KELLER L. (Szerk.): *Levels of selection in evolution*. 272 p.
- KELLY N. B., ALONZO S.H. (2009): Will male advertisement be a reliable indicator of paternal care, if offspring survival depends on male care?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276 (1670) 3175-3183 p.
- KEMP D.J., WIKLUND C. (2001): Fighting without weaponry: a review of male-male contest

- competition in butterflies. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49 (6) 429-442 p.
- KEMP D.J., WIKLUND C. (2004): Residency effects in animal contests. In: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271 (1549) 1707 p.
- KERKHOFF A.J. ENQUIST B. (2009): Multiplicative by nature: why logarithmic transformation is necessary in allometry. In: *Journal of Theoretical Biology*, 257 (3) 519-521 p.
- KING J.A. (1973): The ecology of aggressive behavior. In: *Annual review of ecology and systematics*, 4 (1) 117-138 p.
- KING A., FASHING N. (2007): Infanticidal behavior in the subsocial beetle *Odontotaenius disjunctus* (Illiger) (Coleoptera: Passalidae). In: *Journal of Insect Behavior*, 20 (6) 527-536 p.
- KNELL R.J. (2009): On the analysis of non-linear allometries. In: *Ecological Entomology*, 34 (1) 1-11 p.
- KNELL R.J., SIMMONS L.W. (2010): Mating tactics determine patterns of condition dependence in a dimorphic horned beetle. In: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277 (1692) 2347–2353 p.
- KOIVULA K., LAHTI K., ORELL M., RYTKÖNEN S. (1993): Prior residency as a key determinant of social dominance in the willow tit (*Parus montanus*). In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33 (4) 283-287 p.
- KOKKO H., JENNIONS M.D. (2008): Parental investment, sexual selection and sex ratios. In: *Journal of Evolutionary Biology*, 21 (4) 919-948 p.
- KOKKO H., JENNIONS M.D. (2012): Sex differences in parental care. 101-116 p. In: ROYLE N., SMISETH P.T., KÖLLIKER M. (Szerk.): *The Evolution of Parental Care*. Oxford, U.K.: Oxford University Press. 376 p.
- KORNER-NIEVERGELT F., ROTH T., VON FELTEN S., GUÉLAT J., ALMASI B., KORNER-NIEVERGELT P. (2015): Generalized Linear Models. 115-140 p. In: KORNER-NIEVERGELT F. et al. (Szerk.): *Bayesian data analysis in ecology using linear models with R, BUGS, and Stan*. Amsterdam: Academic Press. 328 p.
- KOSZTOLÁNYI A., NAGY N., KOVÁCS T., BARTA Z. (2015): Predominant female care in the beetle *Lethrus apterus* with supposedly biparental care. In: *Entomological Science*, 18 (2) 292-294 p.

- KRÁL D., HILLERT O., DROŽOVÁ D., ŠÍPEK P. (2013): *Lethrus* (*Lethrus*) *schneideri* sp. n. (Coleoptera, Geotrupidae) from Greece. In: *ZooKeys* 339 93-106 p.
- KUDÔ S. I., SATÔ M., ÔHARA M. (1989): Prolonged maternal care in *Elasmucha dorsalis* (Heteroptera: Acanthosomatidae). In: *Journal of Ethology*, 7 (2) 75-81 p.
- KVARNEMO C., AHNESJÖ I. (1996): The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. In: *Trends in Ecology & Evolution*, 11 (10) 404-408 p.
- LE GALLIARD J.F., FITZE P.S., COTE J., MASSOT M., CLOBERT J. (2005): Female common lizards (*Lacerta vivipara*) do not adjust their sex-biased investment in relation to the adult sex ratio. In: *Journal of Evolutionary Biology*, 18 (6) 1455-1463 p.
- LEAL W.S. (1995): Sex pheromones of plant-feeding scarab beetles. In: *Korean Journal of Applied Entomology*, 34 (1) 9-14 p.
- LENGERKEN H. von (1939): Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer. Lipcse: Akademische Verlagsgesellschaft MBH. 383 p.
- LENTH R.V., (2016): Least-Squares Means: The R Package lsmeans. In: *Journal of Statistical Software*, 69 (1) 1-33 p.
- LIKER A., FRECKLETON R.P., SZÉKELY T. (2013): The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. In: *Nature Communications*, 4, 1587.
- LIKER A., FRECKLETON R.P., SZÉKELY T. (2014): Divorce and infidelity are associated with skewed adult sex ratios in birds. In: *Current Biology*, 24 (8) 880-884 p.
- MAKINO S.I. (1993): Sexual differences in larval feeding behavior in a paper wasp, *Polistes jadwigae* (Hymenoptera, Vespidae). In: *Journal of Ethology*, 11 (1) 73-75 p.
- MANICA A., JOHNSTONE R.A. (2004): The evolution of paternal care with overlapping broods. In: *The American Naturalist*, 164 (4) 517-530 p.
- MARTÍNEZ M.I., TROTTA-MOREU N. (2010): Comparative study of Mexican Geotrupini (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae) reproductive systems, with taxonomic commentaries. In: *Coleopterists Bulletin*, 64 (2) 129-140 p.
- MAYNARD SMITH J. (1982): *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press. 234 p.
- MAYNARD SMITH J., PARKER G.A. (1976): The logic of asymmetric contests. In: *Animal Behaviour*, 24 (1) 159-175 p.

- MCNAMARA K.B. et al. (2016): Male-biased sex ratio does not promote increased sperm competitiveness in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. In: *Scientific Reports*, 6, 28153.
- MOCZEK A.P., EMLÉN D.J. (2000): Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? In: *Animal Behaviour*, 59 (2) 459-466 p.
- MØLLER A.P. (1988): Testes size, ejaculate quality and sperm competition in birds. In: *Biological Journal of the Linnean Society*, 33 (3) 273-283 p.
- MOLNÁR B.P., TÓTH Z., KÁRPÁTI Z. (2017): Synthetic blend of larval frass volatiles repel oviposition in the invasive box tree moth, *Cydalima perspectalis*. In: *Journal of Pest Science*, 90 (3) 873-885 p.
- MURAMATSU D., KOGA T. (2016): Fighting with an unreliable weapon: opponent choice and risk avoidance in fiddler crab contests. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70 (5) 713-724 p.
- NALEPA C.A., BELL W.J. (1997): Postovulation parental investment and parental care in cockroaches. 26-51 p. In: CHOE J.C., CRESPI B.J. (Szerk.): *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press. 552 p.
- NEFF B.D. (2003). Decisions about parental care in response to perceived paternity. In: *Nature*, 422 (6933) 716-719 p.
- NEFF B.D., FU P., GROSS M.R. (2003): Sperm investment and alternative mating tactics in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). In: *Behavioural Ecology*, 14 (5) 634-641 p.
- OKADA K., MIYATAKE T., (2007): Ownership-dependent mating tactics of minor males of the beetle *Librodor japonicus* (Nitidulidae) with intra-sexual dimorphism of mandibles. In: *Journal of Ethology*, 25 (3) 255-261 p.
- OKADA K., SUZAKI Y., OKADA Y., MIYATAKE T. (2011): Male aggressive behavior and exaggerated hindlegs of the bean bug *Riptortus pedestris*. In: *Zoological science*, 28 (9) 659-663 p.
- OLSSON S. B., HANSSON B.S. (2013): Electroantennogram and single sensillum recording in insect antennae. 157-177 p. In: TOUHARA K. (Szerk.): *Pheromone Signaling*. New York: Humana Press. 399 p.
- OTRONEN M. (1988): The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles

- (Nicrophorus). In: *Annales Zoologici Fennici*, 25 (2) 191-201 p.
- PACKARD G.C. (2009): On the use of logarithmic transformations in allometric analyses. In: *Journal of Theoretical Biology*, 3 (257) 515-518 p.
- PAINTING C.J., HOLWELL G.I. (2013): Exaggerated trait allometry, compensation and trade-offs in the New Zealand giraffe weevil (*Lasiornychus barbicornis*). *PLoS ONE*, 8 (11) e82467.
- PALMER T.J. (1978): A horned beetle which fights. In: *Nature*, 274 583-584 p.
- PARKER D.J., et al. (2015): Transcriptomes of parents identify parenting strategies and sexual conflict in a subsocial beetle. In: *Nature Communications*, 6 8449.
- PARKER G.A. (1974): Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. In: *Journal of Theoretical Biology*, 47 (1) 223-243 p.
- PARKER G.A. (1990): Sperm competition games: sneaks and extra-pair copulations. In: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 242 (1304) 127-133 p.
- PARKER G.A. (2016): The evolution of expenditure on testes. In: *Journal of Zoology*. 298 (1) 3-19 p.
- PAYNE R.J. (1998): Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. In: *Animal Behaviour*, 56 (3) 651-662 p.
- PEIXOTO P.E.C., BENSON W.W. (2011): Fat and body mass predict residency status in two tropical satyrine butterflies. In: *Ethology*, 117 (8) 722-730 p.
- PÉTER A. (2011): Solomon Coder: a simple solution for behavior coding. Elérés: <https://solomoncoder.com/>. Lekérdezés időpontja: 2019.06.22.
- POMFRET J.C., KNELL R.J. (2008): Crowding, sex ratio and horn evolution in a South African beetle community. In: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275 (1632) 315-321 p.
- QUELLER D.C. (1997): Why do females care more than males? In: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264 (1388) 1555-1557 p.
- QUINN J.S. (1990): Sexual size dimorphism and parental care patterns in a monomorphic and a dimorphic larid. In: *The Auk*, 107 (2) 260-274 p.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2016, 2018): A language and environment for statistical

- computing. Bécs: R Foundation for Statistical Computing. Elérés: <https://www.r-project.org/> Lekérdezés időpontja: 2019.06.22.
- RAMASWAMY K., COCROFT R.B. (2009): Collective signals in treehopper broods provide predator localization cues to the defending mother. In: *Animal Behaviour*, 78 (3) 697-704 p.
- RAND W.M., RAND A.S. (1976): Agonistic behavior in nesting iguanas: a stochastic analysis of dispute settlement dominated by the minimization of energy cost. In: *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 40 (3) 279-299 p.
- RASA O.A.E. (1998): Biparental investment and reproductive success in a subsocial desert beetle: the role of maternal effort. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43 (2) 105-113 p.
- REID M. L., ROITBERG B.D. (1994): Benefits of prolonged male residence with mates and brood in pine engravers (Coleoptera: Scolytidae). In: *Oikos*, 70 (1) 140-148 p.
- REMEŠ V. et al. (2015): The evolution of parental cooperation in birds. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112 (44) 13603-13608 p.
- REYNOLDS J.D. (1996): Animal breeding systems. In: *Trends in Ecology & Evolution*, 11 (2) 68-72 p.
- ROBBINS P.S. et al. (2009): Sex pheromone of the scarab beetle *Phyllophaga (Phytalus) georgiana* (Horn). In: *Journal of Chemical Ecology*, 35 (3) 336-341 p.
- ROFF D.A. (1996): The evolution of threshold traits in animals. In: *The Quarterly Review of Biology*, 71 (1) 3-35 p.
- ROSA M.E., BARTA Z., FÜLÖP A., SZÉKELY T., KOSZTOLÁNYI A. (2017): The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). In: *Animal Behaviour*, 132 181-188 p.
- ROSA M.E., BARTA Z., KOSZTOLÁNYI A. (2018): Willingness to initiate a fight but not contest behaviour depends on intruder size in *Lethrus apterus* (Geotrupidae). In: *Behavioural Processes*, 149 65-71 p.
- RYAN M.J., PEASE C.M., MORRIS M.R. (1992): A genetic polymorphism in the swordtail *Xiphophorus nigrensis*: testing the prediction of equal fitnesses. In: *The American Naturalist*, 139 (1) 21-31 p.

- SCHNEIDER D. (1957): Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. In: *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 40 (1) 8-41 p.
- SCHREINER J. (1906): Die Lebensweise und Metamorphose des Rebenschneider oder großköpfigen Zwiebelhornkäfers (*Lethrus apterus* Laxm.). In: *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, 37 197-208 p.
- SCHUSTER J.C., SCHUSTER L.B. (1997): The evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera). 260-269 p. In: CHOE J.C., CRESPI B.J. (Szerk.): *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press. 552 p.
- SCHÜTZ C., DÜRR V. (2011): Active tactile exploration for adaptive locomotion in the stick insect. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366 (1581) 2996-3005 p.
- SCOTT M.P. (1990): Brood guarding and the evolution of male parental care in burying beetles. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26 (1) 31-39 p.
- SHUSTER S.M., WADE M.J. (1991): Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. In: *Nature*, 350 (6319) 608 p.
- SIGURJONSDOTTIR H., PARKER G. A. (1981): Dung fly struggles: evidence for assessment strategy. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8 (3) 219-230 p.
- SIMMONS L.W. (2014): Sperm competition. In: SHUKER D.M., SIMMONS L.W. (Szerk.): *The Evolution of Insect Mating Systems*. 181-203 p. New York: Oxford University Press. 560 p.
- SIMMONS L.W., TOMKINS J.L., HUNT J. (1999): Sperm competition games played by dimorphic male beetles. In: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266 (1415) 145-150 p.
- SIMMONS L.W., EMLEN D.J. (2006): Evolutionary trade-off between weapons and testes. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 103 (44) 16346-16351 p.
- SIMMONS L.W., EMLEN D.J., TOMKINS J.L. (2007): Sperm competition games between sneaks and guards: a comparative analysis using dimorphic male beetles. In: *Evolution*, 61 (11) 2684-2692 p.

- SIMMONS L.W., GARCÍA-GONZÁLEZ F. (2008): Evolutionary reduction in testes size and competitive fertilization success in response to the experimental removal of sexual selection in dung beetles. In: *Evolution*, 62 (10) 2580-2591 p.
- SIMMONS L.W., RIDSDILL-SMITH T.J. (2011): Ecology and Evolution of Dung Beetles. Chichester: Wiley. 368 p.
- SIMMONS L.W., FITZPATRICK J.L. (2012): Sperm wars and the evolution of male fertility. In: *Reproduction*, 144 (5) 519-534 p.
- SIMMONS L.W., FITZPATRICK J.L. (2016): Sperm competition and the coevolution of pre-and postcopulatory traits: Weapons evolve faster than testes among onthophagine dung beetles. In: *Evolution*, 70 (5) 998-1008 p.
- SIMMONS L.W., LÜPOLD S., FITZPATRICK J.L. (2017): Evolutionary trade-off between secondary sexual traits and ejaculates. In: *Trends in Ecology & Evolution*, 32 (12) 964-976 p.
- SIMPSON J.L., HUMPHRIES S., EVANS J.P., SIMMONS L.W., FITZPATRICK J.L. (2013): Relationships between sperm length and speed differ among three internally and three externally fertilizing species. In: *Evolution*, 68 (1) 92-104 p.
- SITES R.W., MCPHERSON J.E. (1982): Life history and laboratory rearing of *Sehirus cinctus cinctus* (Hemiptera: Cydnidae), with descriptions of immature stages. In: *Annals of the Entomological Society of America*, 75 (2) 210-215 p.
- SMISETH P.T., KÖLLIKER M., ROYLE, N. (2012): What is parental care? 1-14 p. In: ROYLE N., SMISETH P.T., KÖLLIKER M. (Szerk.): *The Evolution of Parental Care*. Oxford, U.K.: Oxford University Press. 376 p.
- SMITH R.L. (1997): Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). 116-149 p. In: CHOE J.C., CRESPI B.J. (Szerk.): *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge: Cambridge University Press. 552 p.
- SNOOK R.R. (2014): The evolution of polyandry. 159-180 p. In: SHUKER D.M., SIMMONS L.W. (Szerk.): *The Evolution of Insect Mating Systems*. New York: Oxford University Press. 560 p.
- SPENCE R., SMITH C. (2005): Male territoriality mediates density and sex ratio effects on oviposition in the zebrafish, *Danio rerio*. In: *Animal Behaviour*, 69 (6) 1317-1323 p.

- STOCKLEY P., GAGE M.J.G., PARKER G.A. MØLLER A.P. (1997): Sperm competition in fishes: the evolution of testis size and ejaculate characteristics. In: *American Naturalist*, 149 (5) 933-954 p.
- STOFFEL M. A., NAKAGAWA S., SCHIELZETH H. (2017): rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. In: *Methods in Ecology and Evolution*, 8 (11) 1639-1644 p.
- STUTT A.D., WILLMER P.A.T. (1998): Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? In: *Animal Behaviour*, 55 (5) 1341-1347 p.
- SUZUKI, S. (2013): Biparental care in insects: Paternal care, life history, and the function of the nest. In: *Journal of Insect Science*, 13 (1) 131 p.
- SZÉKELY T., WEISSING F., KOMDEUR J. (2014): Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. In: *Journal of Evolutionary Biology*, 27 (8) 1500-1512 p.
- TABORSKY M., OLIVEIRA R.F., BROCKMANN H.J. (2008): The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. 1-21 p. In: OLIVEIRA R.F., TABORSKY M., BROCKMANN H.J. (Szerk.): *Alternative reproductive tactics: An integrative approach*. New York: Cambridge University Press. 518 p.
- TADA S., LEAL W. S. (1997): Localization and morphology of sex pheromone glands in scarab beetles. In: *Journal of Chemical Ecology*, 23 (4) 903-915 p.
- TAKESHITA F., HENMI Y. (2010): The effects of body size, ownership and sex-ratio on the precopulatory mate guarding of *Caprella penantis* (Crustacea: Amphipoda). In: *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90 (2) 275-279 p.
- TAKEUCHI T. (2006): Matter of size or matter of residency experience? Territorial contest in a green hairstreak, *Chrysozephyrus smaragdinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). In: *Ethology*, 112 (3) 293-299 p.
- TALLAMY D.W. (1994): Nourishment and the evolution of parental investment in subsocial arthropods. In: *Nourishment and evolution in insect societies*, 21-55 p.
- TALLAMY D.W. (2001): Evolution of exclusive paternal care in arthropods. In: *Annual review of entomology*, 46 (1) 139-165 p.
- TALLAMY D.W., WOOD T.K. (1986): Convergence patterns in subsocial insects. In: *Annual Review of Entomology*, 31 (1) 369-390 p.

- TAYLOR P.W., ELWOOD R.W. (2003): The mismeasure of animal contests. In: *Animal Behaviour*, 65 (6) 1195-1202. p.
- TEICHERT M. (1956): Nahrungsspeicherung von *Geotrupes vernalis* L. und *Geotrupes stercorosus* Scriba (Coleopt. Scarab.). In: *Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg (Math.-Nat.)*, 5 669-672 p.
- THERNEAU T. (2015): A Package for Survival Analysis in S. version 2.38. <https://CRAN.R-project.org/package=survival>. Lekérdezés időpontja: 2019.06.22.
- THORNHILL R. (1981): Panorpa (Mecoptera: Panorpidae) scorpionflies: systems for understanding resource-defense polygyny and alternative male reproductive efforts. In: *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12 (1) 355-386 p.
- TINA F.W., JAROENSUTASINEE M., JAROENSUTASINEE K. (2016): Body size, resident status, handedness and claw originality in *Uca rosea* (Tweedie, 1937) male fights. In: *Crustaceana*, 89 (14) 1687-1700 p.
- TRIVERS R.L. (1972): Parental investment and sexual selection. 136-179 p. In: CAMPBELL B. (Szerk.): *Sexual Selection and the Descent of Man*. Chicago: Aldine. 388 p.
- TRUMBO S.T. (1992): Monogamy to communal breeding: exploitation of a broad resource base by burying beetles (Nicrophorus). In: *Ecological entomology*, 17 (3) 289-298 p.
- TRUMBO S.T. (1996): Parental care in invertebrates. In: *Advances in the Study of Behavior*, 25 3-51 p.
- TRUMBO S.T. (2012): Patterns of parental care in invertebrates. 81-100 p. In: ROYLE N., SMISETH P.T., KÖLLIKER M. (Szerk.): *The Evolution of Parental Care*. Oxford, U.K.: Oxford University Press. 376 p.
- TRUMBO S.T., EGGERT A.K. (1994): Beyond monogamy: territory quality influences sexual advertisement in male burying beetles. In: *Animal Behaviour*, 48 (5) 1043-1047 p.
- TURNER G.F. (1994): The fighting tactics of male mouthbrooding cichlids: the effects of size and residency. In: *Animal Behaviour*, 47 (3) 655-662 p.
- VAHED K., PARKER D.J. (2012): The evolution of large testes: sperm competition or male mating rate? In: *Ethology*, 118 (2) 107-117 p.
- VAHL W.K., BOITEAU G., DE HEIJ M.E., MACKINLEY P.D., KOKKO H. (2013): Female fertilization: effects of sex-specific density and sex ratio determined experimentally for

- Colorado potato beetles and *Drosophila* fruit flies. *PLoS ONE*, 8 (4) e60381.
- VENABLES W.N., RIPLEY B.D. (2002): Modern Applied Statistics with S-PLUS. New York: Springer. 498 p.
- VIEIRA M.C., PEIXOTO P.E.C. (2013): Winners and losers: a meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. In: *Functional Ecology*, 27 (2) 305-313 p.
- WADA S., TANAKA K., GOSHIMA S. (1999): Precopulatory mate guarding in the hermit crab *Pagurus middendorffii* (Brandt) (Decapoda: Paguridae): effects of population parameters on male guarding duration. In: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 239 (2) 289-298 p.
- WARNER R.R., HOFFMAN S.G. (1980): Population density and the economics of territorial defense in a coral reef fish. In: *Ecology*, 61 (4) 772-780 p.
- WARTON D.I., HUI F.K. (2011): The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. In: *Ecology*, 92 (10) 3-10 p.
- WESTNEAT D.F., SHERMAN P.W. (1993): Parentage and the evolution of parental behavior. In: *Behavioral Ecology*, 4 (1) 66-77 p.
- WHITEHOUSE M.E. (1997): Experience influences male–male contests in the spider *Argyrodus antipodiana* (Theridiidae: Araneae). In: *Animal Behaviour*, 53 (5) 913-923 p.
- WICKMAN P.O., WIKLUND C. (1983): Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). In: *Animal Behaviour*, 31 (4) 1206 p.
- WILSON E.O. (1971): The Insect Societies. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press. 562 p.
- YAMAMURA N. (1986): An evolutionarily stable strategy (ESS) model of postcopulatory guarding in insects. In: *Theoretical Population Biology*, 29 (3) 438-455 p.
- ZEH D.W., SMITH R.L. (1985): Paternal investment by terrestrial arthropods. In: *American Zoologist*, 25 (3) 785-805 p.

10. MELLÉKLETEK

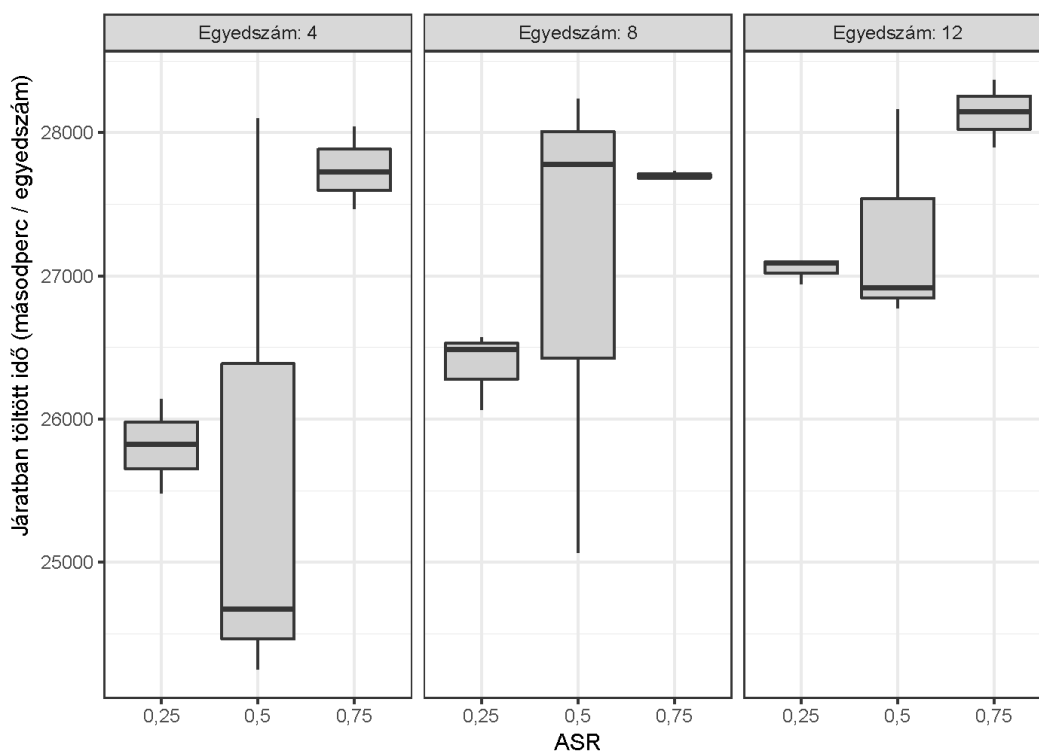
M1. A nagyfejű csajkó tipikus élőhelye és tápláléka (Csobánka)



M2. A nagyfejű csajkó járata

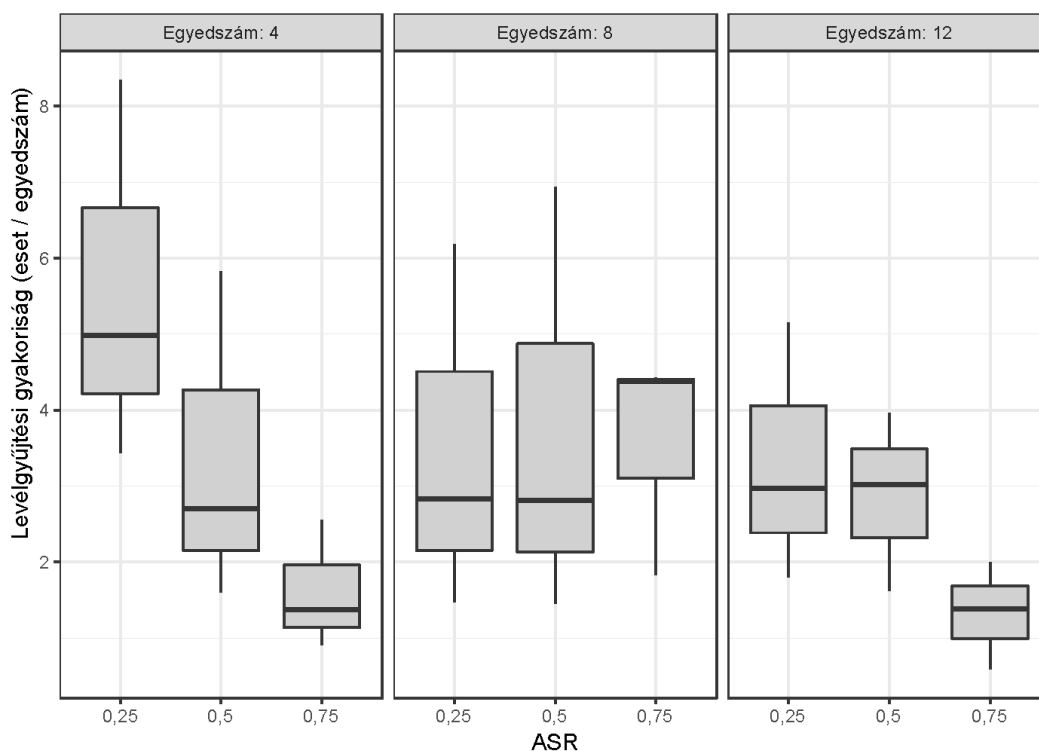


M3. Az adatok eloszlásának bemutatása: járatban töltött idő



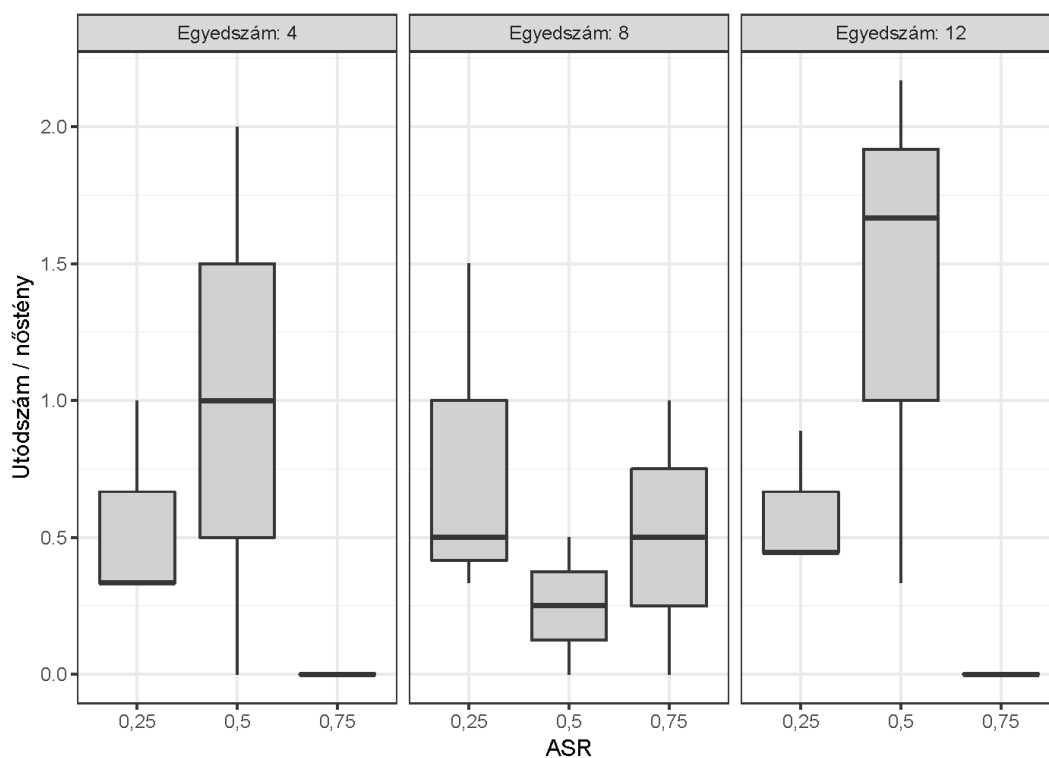
Az egyedek számával korrigált járatban töltött idő eloszlása az egyes felnőttkori ivararány (ASR) és egyedszám kezelési csoportokon belül (az ábrán a nyers adatok láthatók).

M4. Az adatok eloszlásának bemutatása: levélgyűjtési gyakoriság



Az egyedszámmal korrigált levélgyűjtési gyakoriság eloszlása az egyes felnőttkori ivararány (ASR) és egyedszám kezelési csoportokon belül (az ábrán a nyers adatok láthatók).

M5. Az adatok eloszlásának bemutatása: az utódszám eloszlása



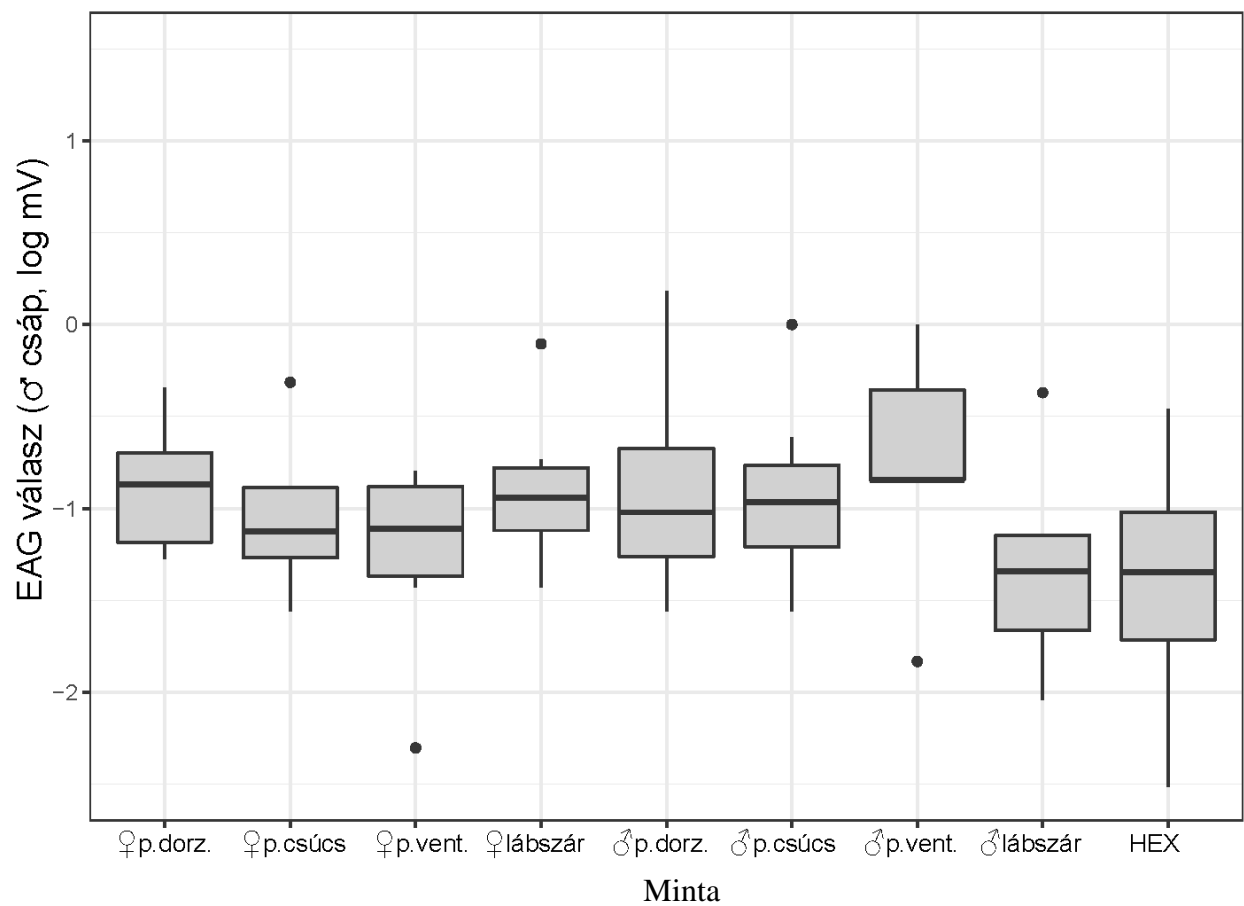
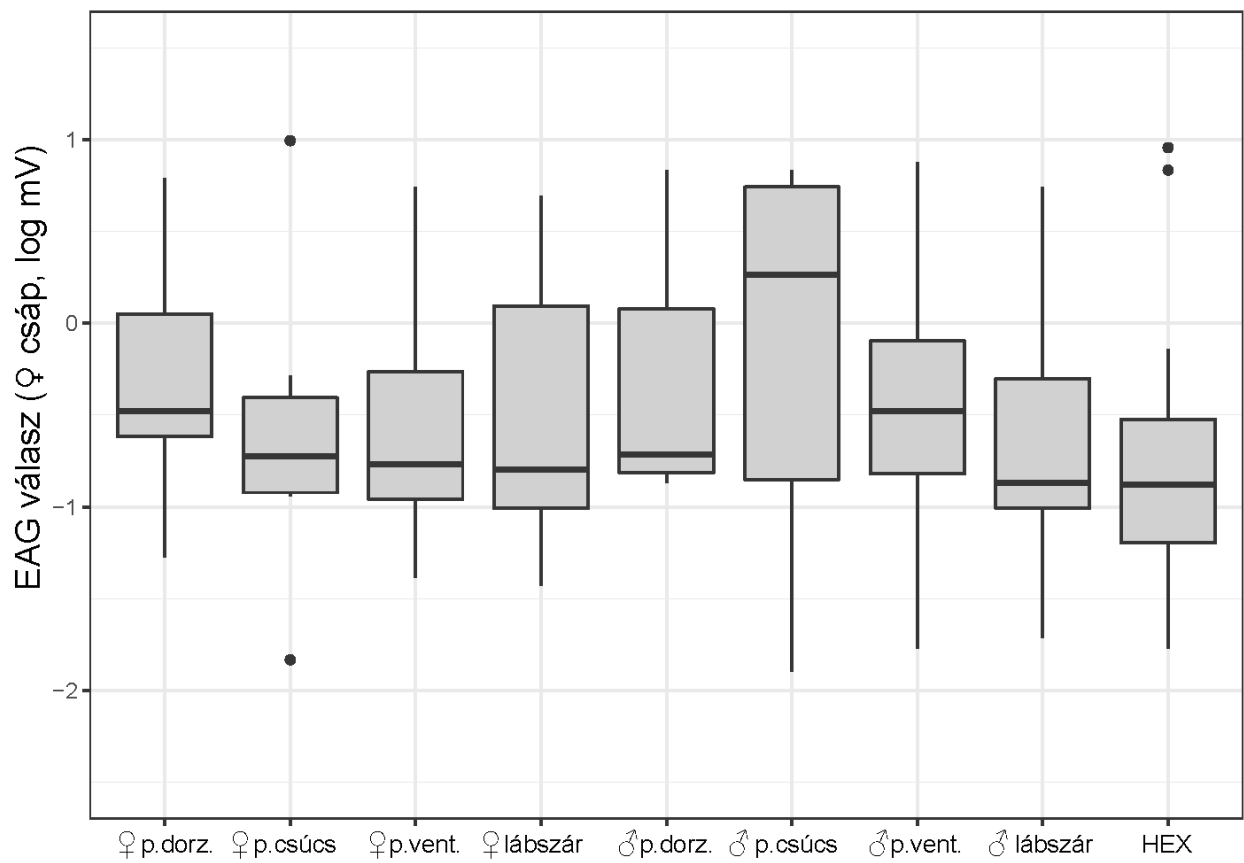
A nőstények számával korrigált utódszám eloszlása az egyes felnőttkori ivararány (ASR) és egyedszám kezelési csoportokon belül (az ábrán a nyers adatok láthatók).

M6. Az előtörzélesség és az agyarhossz kapcsolata log-transzformált adatokon

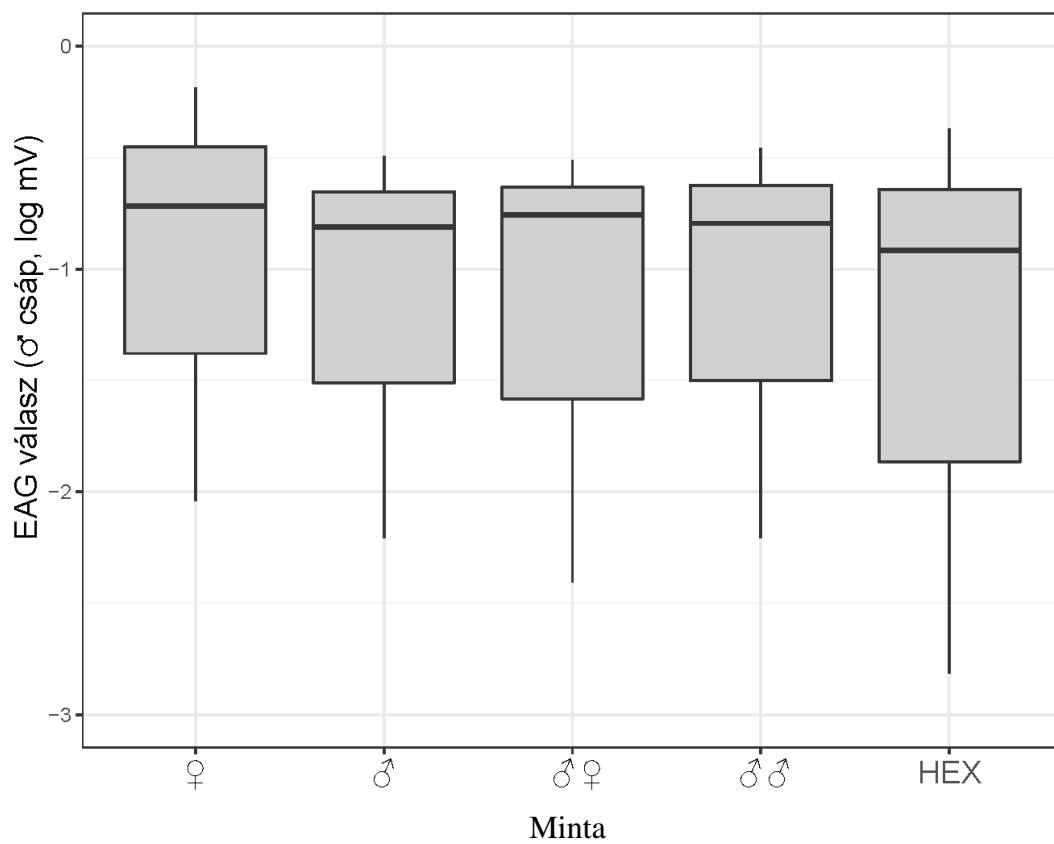
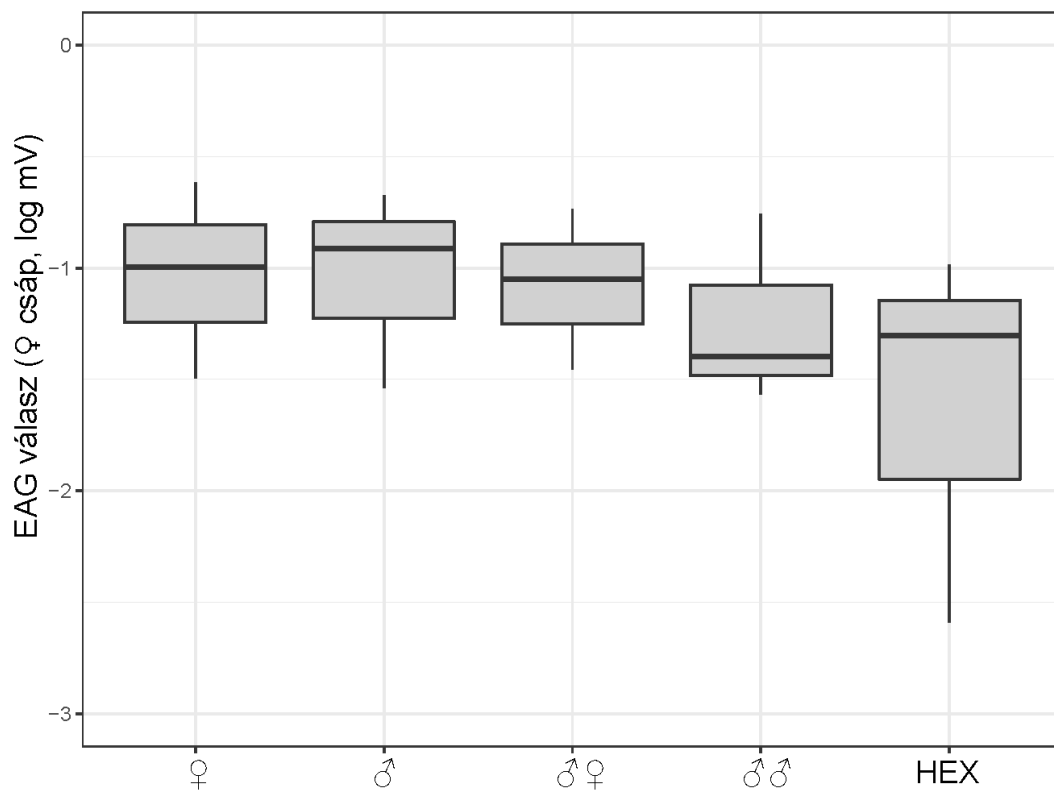
A ΔAIC értékek a legjobban illeszkedő modellhez hasonlítanak (n=231).

Modell	AIC	ΔAIC	Modell paraméterek
Szegmentált modell két törésponttal	-237,284	0,000	tengelymetszet = -150,90 meredekség 1 = 68,51 meredekség 2 = 6,63 meredekség 3 = 1,46 töréspont 1 = 2,19 töréspont 2 = 2,52
Szegmentált modell egy törésponttal	-184,637	52,647	tengelymetszet = -16,52 meredekség 1 = 7,08 meredekség 2 = 1,46 töréspont = 2,51
Weibull növekedési görbe modell	-166,269	71,015	aszimptota = 1,45 drop = 2,95 ln rate konstans = -15,26 hatvány érték = 17,57
Négy-paraméteres logisztikus modell	-157,414	79,870	alsó aszimptota = -1,38 felső aszimptota = 1,68 scale = 0,09 inflexiós pont = 2,35
Másodfokú ortogonális polinom modell	-154,001	83,283	tengelymetszet = 1,02 meredekség 1 = 7,22 meredekség 2 = -1,27
Három-paraméteres hatvány modell	-147,699	89,585	tengelymetszet = 3,49 a = -260,84 b (hatvány érték) = -5,12
Lineáris regresszió	-106,487	130,797	tengelymetszet = -13,76 meredekség = 5,93
Két-paraméteres hatvány modell	76,807	314,091	a = $3,18 \times 10^{-6}$ b (hatvány érték) = 0,89

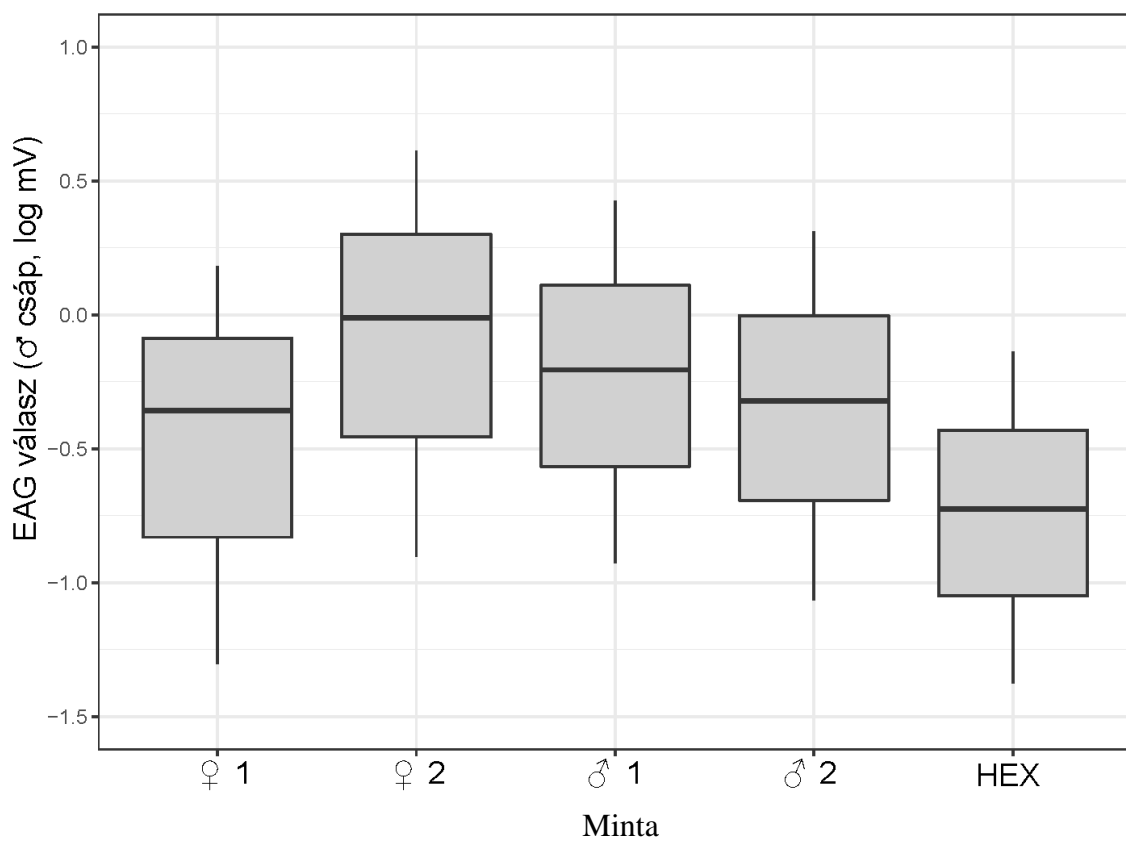
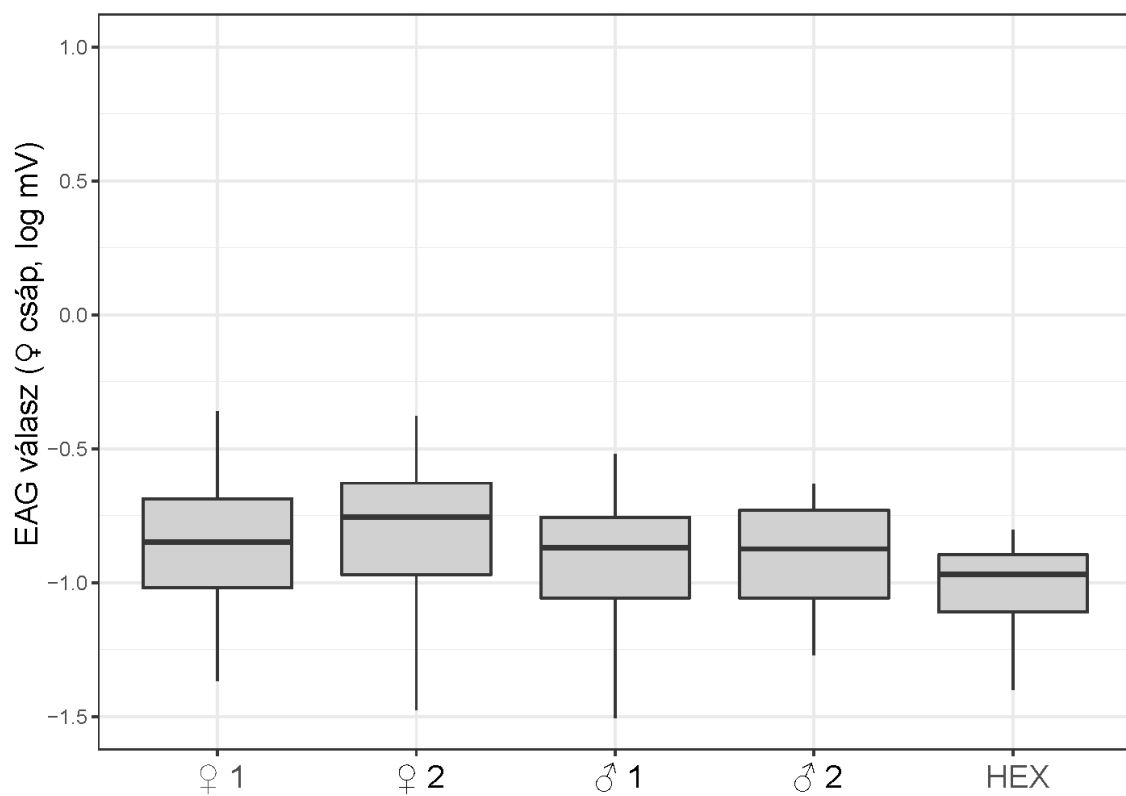
M7. Az adatok eloszlásának bemutatása: testrészek extraktumaira adott csápválaszok



M8. Az adatok eloszlásának bemutatása: élő egyedek illatanyagaira adott csápválaszok



M9. Az adatok eloszlásának bemutatása: az ürülék illatanyagaira adott csápválaszok



11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenekelőtt köszönettel tartozom témavezetőmnek, **Dr. Kosztolányi Andrásnak**, aki doktori munkámat lehetővé tette, szakmailag támogatta és anyagi háttérét megteremtette.

Hálás vagyok **Dr. Barta Zoltánnak**, aki sok segítséget nyújtott vizsgálataim megtervezésében és publikációim megírásában.

Hálával tartozom **Dr. Székely Tamásnak**, amiért felvetette kutatási témám alapötletét, és amiért sok hasznos észrevétellel segítette a témában első publikációm megírását.

Sok köszönet illeti **Dr. Kárpáti Zsoltot** és **Dr. Molnár Bélát** áldozatos munkájukért, és hogy időt és energiát nem sajnálva bevezettek a feromonkutatás rejtelmeibe.

Köszönet jár **Kiss Johannának**, amiért lelkesen végigvitt velem egy terepszezont, és amiért mindig számíthattam rá, ha segítségre szorultam.

Köszönettel tartozom **Fülöp Attilának**, **Dr. Németh Zoltánnak** és **Dr. Tóth János Pálnak**, amiért részt vettek a terepi kísérletek egyes szakaszaiban, valamint **Sebestyén Flórának** és **Rohrer Violetának**, a videófelvetelek elemzésében nyújtott segítségükért.

Hálás vagyok az Állatorvostudományi Egyetem Ökológiai tanszékén és a Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszékén dolgozóknak, különösen **Dr. Herczeg Dávidnak**, **Báthori Ferencnek**, **Rádai Zoltánnak**, **Rácz Ritának**, **Babits Melinda Dorottyanak**, **Dr. Gyuris Enikőnek** és **Dr. Vincze Orsolyának**, akik segédkeztek a járatok kiásásában, valamint **Dr. Tökölyi Jácintnak**, **Váradi Alexnek** és **Nagy Nikolettának**, akik helyet és eszközt biztosítottak az ivarmirigy vizsgálataimhoz.

Szeretném megköszönni **Varga Tamásnak**, valamint a **Manz Hungary kft.-nek**, hogy engedélyezték, hogy dorogházi, illetve debreceni birtokukon elvégezzük terepi vizsgálatainkat.

A kutatási projektet a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatal (NKFIH) támogatta (K112670).