

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**A tollazat szerkezetének fajok közötti változatossága a
környezeti viszonyok és a repülési stílus függvényében**

**Variations in plumage structure as a function of the
environmental conditions and flight style of birds**

Osváth Gergely

Témavezető: Dr. Lendvai Ádám Zoltán

Konzulens: Dr. Pap Péter László



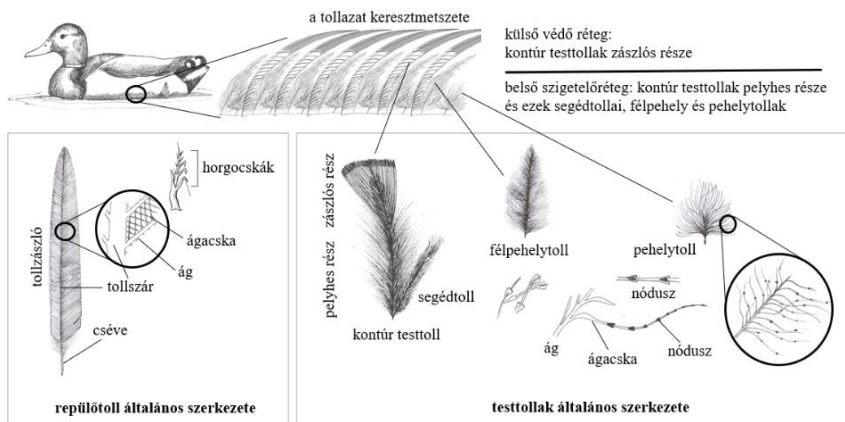
DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2021

1. Bevezetés és célkitűzések

1.1. A madarak tollazata

A tollazat a madarak egyedülálló jellege, melynek a kommunikációban, a hőszigetelésben, a vízlepergetésben, valamint a repülésben egyaránt fontos szerep jut. Alkotásában változatos méretű, alakú és szerkezetű tollak vesznek részt (1. ábra), melyek a különböző funkciók betöltésére specializálódtak (Lovette & Fitzpatrick, 2016; Gill, Prum, & Robinson, 2019). A testtollak a madarak szinte egész testfelületét beborítják és képesek egészen változatos környezeti feltételek között is hatékony hőszigetelést biztosítani számukra (Walsberg, 1988; Wolf & Walsberg, 2000; Williams, Hagelin & Kooyman, 2015). A szárnytollak a repüléshez elengedhetetlenül szükséges szárnyfelszín alkotásában vesznek részt, így ezek egyszerre könnyűek és rugalmasak, de megfelelően erősek is kell legyenek, hogy ellenállhassanak a rájuk nehezedő aerodinamikai terhelésnek (Videler, 2005; Pennycuick, 2008).



1. ábra. A tollazat és az egyes tolltípusok általános szerkezete
(rajz: Kelemen Kinga)

1.2. Vízlepergetés és hőszigetelés

A tollazat, egyedülálló strukturális jellemzői révén, szabályozza a hőátadást és megakadályozza a víz behatolását, így kiváló barriert képez a madarak teste és környezete között (Handrich *et al.*, 1997; Ponganis *et al.*, 2003). Extrém élőhelyen élő fajoknál a távozó hő akár 90%-át is képes visszatartani (McCafferty *et al.*, 2013). Termoregulációs funkcióját leginkább azáltal éri el, hogy nagy mennyiségű levegőt képes megkötni, ami kiválóan szigetel, ugyanakkor a tollak elrendeződése és struktúrája megakadályozza a víz tollazaton való átjutását (Cooper, 2002; Williams *et al.*, 2015).

A tollazat szigetelőképességét több tényező is befolyásolhatja. Fontos, hogy milyen tolltípusok vesznek részt a felépítésében, de ezek aránya és sűrűsége (tollszám/cm²) is meghatározó. Alapvetően három tolltípusnak tulajdonítunk kiemelt fontosságot a hővel és vízzel szembeni szigetelésben: a kontúr testtollaknak, a félpehelytollaknak és a pehelytollaknak (Stettenheim, 2000). Ezek közös szerkezeti jellemzője, hogy a bőrbe a cséve segítségével rögzülnek, melynek folytatása a tollszár. A tollszár mentén ágak sorakoznak, melyekből ágacskák indulnak ki. A kontúr testtollak disztális részén az ágacskák horgocskákkal összekapcsolódva alakítják ki a tollzászlót, azonban a proximális részükön az ágacskák hosszabbak, nem kapcsolódnak össze és a pelyhes rész felépítésében vesznek részt (1. ábra). Sok fajnál a kontúrtollak alapi részéhez egy ugyancsak pelyhes szerkezetű segédtoll is kapcsolódik. A tollazat belső rétegének alkotásában félpehely- és pehelytollak is részt vesznek, melyek teljes mértékben pelyhes ágacskákból épülnek fel (Stettenheim, 2000; Prum & Brush, 2002).

Eltérő szerkezetüknek köszönhetően az említett tolltípusok különböző szereppel bírnak. A kontúrtollak disztális zászlós részei tetőcserép-szerűen fedik egymást, kialakítva a tollazat külső védő és vízlepergető rétegét, míg a pelyhes tollak laza szerkezetük révén nagy mennyiségű levegőt képesek megkötni, így a tollazat belső hőszigetelőrétegét alkotják (Rijke, 1970; Srinivasan *et al.*, 2014; Williams *et al.*, 2015).

A madarak élőhelyi viszonyai meghatározóak a hővesztés szempontjából, így eltérő igényeket támasztanak egy optimális tollazattal szemben (Wolf & Walsberg, 2000). Például a nagy mennyiségű levegőt tároló tollazat előnyös lehet vízi környezetben, ahol a hővesztés esélye sokkal nagyobb, azonban a

vízimadaraknak, főleg a bukó fajoknak, alámerüléskor a víz magas fajsúlyát is le kell győzni, melyet megnehezít a tollazatban tárolt nagy mennyiségű levegő (Croll & McLaren, 1993; de Vries & van Eerden, 1995; Grémillet *et al.*, 2001).

A madarak tollazatát felépítő tollak számában hatalmas különbségek lehetnek az egyes fajok között (Wetmore, 1936; Hutt, 1938), a hőtranszfer szempontjából meghatározó tollsűrűséggel (tollszám/cm²) pedig kevés vizsgálat foglalkozott eddig (Cooper, 2002; Davenport *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2015). E kutatások a tollsűrűségben megfigyelhető változatosságot a vízi életmóddal és a környezet hőmérsékletével magyarázzák, azonban ezen vizsgálatok csak néhány fajt és/vagy csupán extrém körülmények között élő madarakat vizsgáltak, mely alapján nehéz átfogó képet alkotni a tollazati adaptációkról. Eddigi ismereteink alapján még nem született olyan, több fajt átfogó összehasonlító vizsgálat, amely a fajok között megfigyelhető tollsűrűségbeli változatosságot tanulmányozza, továbbá amely arra is kitér, hogy ez az eltérés hogyan igazodik a fajok élőhelye és életmódja által támasztott igényekhez. **Ezen ismeretek fényében, a 152 fajt érintő komparatív vizsgálatunkban (I. vizsgálat) arra kerestük a választ, hogy az élőhely típusa, a fajok életmódja és a környezetük hőmérséklete hogyan magyarázza a madarak testének különböző részein a tollazat sűrűségében megfigyelhető változatosságot.** Predikcióink alapján a tollsűrűség nagyobb a vízimadarak esetében, azon belül is a bukó fajoknál, szemben az úszó és a szárazföldi madarakkal. Utóbbiaknál a has- és hátoldalon hasonló tollsűrűséget vártunk, ugyanis ezek majdnem azonos mértékben vannak kitéve a környezeti hatásoknak (víz, hőmérséklet), míg a vízi fajok esetében a hasoldalon nagyobb tollsűrűséget feltételeztünk a hidrosztatikai nyomásnak való állandó kitettség miatt. Alacsony hőmérsékletű élőhelyen előforduló fajoknál sűrűbb tollazatot prediktáltunk, míg meleg körülmények között élőknel azt vártuk, hogy a tollak sűrűsége alacsonyabb, ami lazább szerkezetet biztosít a tollazatnak, így elősegítheti a levegő áramlását, ezzel facilitálva a hőleadást.

A sűrűségen kívül a tollazat szigetelőképességét ugyancsak döntő mértékben meghatározhatja az ezt felépítő egyes tolltípusok struktúrája (Rijke, 1968; Wolf & Walsberg, 2000; Ward *et al.*, 2007; Rijke & Jesser, 2011; Broggi *et al.*, 2011; Pap *et al.*, 2015; Williams *et al.*, 2015; Koskenpato *et al.*, 2016). A

madarak majdnem teljes testfelületét beborító kontúr testtollak szerkezete kiemelkedően fontos, mivel ezek alkotják a tollazat nagy részét (Wetmore, 1936), kettős szerkezetük révén pedig a vízzel és a hővel szembeni szigetelésben is szerepet játszanak (Davenport *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2015). Keveset tudunk azonban arról, hogy e tollak morfológiai jellemzői hogyan igazodnak ezekhez a szerepekhez. Néhány vízimadár esetében azt találták, hogy a kontúrtollak disztális zászlós része, mely a tollazat védőrétegét alkotja, ellenálló a víz behatolásával szemben, valamint szerkezetének köszönhetően a külső zászlós rész kiváló vízzáró réteget biztosít, és megakadályozza a víz bejutását a hőszigetelésben szerepet játszó proximális pelyhes rétegbe (Stephenson & Andrews, 1997). Más esetben azt találták, hogy a disztális rész többé-kevésbé vízáteresztő, illetve szerkezete változik az élőhely hőmérséklete és a madarak termoregulációs igényeinek megfelelően (Middleton, 1986; Grémillet *et al.*, 2005).

A disztális zászlós rész áteresztőképességét döntő mértékben meghatározza a szerkezetükre jellemző ág- és ágacskasűrűség. Eddigi vizsgálatok alapján a víz bejutásával szemben ellenálló tollzászlóra nagy ág- és ágacskasűrűség jellemző (Grémillet *et al.*, 2005; Rijke & Jesser, 2011), bár a tollzászló szerkezete és a madarak élőhelye közötti összefüggést csak kevés fajnál, és főként vízimadarak esetében vizsgálták (Rijke, 1968; Rijke & Jesser, 2011). Továbbá, a védelemben a zászlós rész hossza is mérvadó, hiszen a nagyobb méretű, egymást jobban fedő tollzászló növeli a külső védőréteg vastagságát és a vízzel szembeni ellenállás hatékonyságát (Grémillet, Tuschy, & Kierspel, 1998).

A kontúrtollak termoregulációs jellemzőit több paraméter is meghatározhatja. A proximális pelyhes rész hossza, valamint ág- és ágacskasűrűsége meghatározza a tollazat pelyhes szigetelőrétegének a vastagságát és textúráját, mely befolyásolja, hogy a tollazat mennyi levegő tárolására képes. A hosszabb, nagy ág- és ágacskasűrűségű pelyhes rész nagyobb mennyiségű levegő tárolását teheti lehetővé, a lazább szerkezetű zászlós rész pedig elősegítheti a napsugarak bejutását az alsóbb rétegekbe. Ezek alapján a melegebb éghajlathoz alkalmazkodó fajoknak zártabb védőréteggel, vagyis nagy ág- és ágacskasűrűségű zászlós résszel, valamint vékonyabb szigetelőréteggel kell rendelkezniük (Butler, Rohwer, & Speidel, 2008). E vizsgálatok azonban a kontúrtollak fajok közötti változatosságára nem igazán térnek ki.

Ezen ismeretek alapján, a **194 fajon végzett komparatív vizsgálatunkban (II. vizsgálat)** azt tanulmányoztuk, **hogyan változik a kontúr testtollak szerkezete az élőhely (szárazföldi, vízközei és vízi), a hőmérsékleti viszonyok (költő- és telelőterület hőmérséklete) és az életmód (úszó, bukó) függvényében.** Vizsgálatunk predikciói a következők voltak: a kontúrtollak disztális zászlós részének ág- és ágacskasűrűsége, mely a tollazat külső védőrétegét alkotja, vízimadarak esetében nagyobb, mint a többi csoportnál. A proximális pelyhes rész és disztális zászlós rész hosszát nehezebb prediktálni az élőhely függvényében. Ha a pelyhes rész hossza összefügg a tollazatban tárolt levegő mennyiségével, akkor vízimadaraknál előnyös lehet a hosszabb pelyhes rész, ugyanakkor a merülés képességére is hatással van. Korábbi vizsgálatok alapján az élőhely hőmérsékletével kapcsolatban azt vártuk, hogy az alacsony hőmérsékleti körülmények között élő fajok kontúrtollainak pelyhes része hosszabb és sűrűbb (nagyobb az ágsűrűség), zászlós része pedig lazább szerkezetű (alacsonyabb az ágacskasűrűség) (Middleton, 1986; Butler *et al.*, 2008; Broggi *et al.*, 2011). Ezzel ellentétben, magasabb hőmérsékleti értékek között élő fajoknál azt vártuk, hogy a zászlós rész sűrűbb, így jobban zár, és meggátolhatja a hő felvételét, míg a pelyhes rész rövidebb és lazább szerkezetű, így kevésbé tartja bent a tollazatban a meleg levegőt.

Hőszigetelés tekintetében a tollazatot alkotó másik tolltípus, a pehelytoll esetében is prediktálható morfológiai adaptáció. A természetes anyagok közül, a hőtartás/súly arányát tekintve, a pehelytollak bírnak a legjobb szigetelőértékkel, köszönhetően annak, hogy nagy mennyiségű levegőt képesek megkötni, vagyis magas töltőértékkel rendelkeznek (Fuller, 2015). Egy másik fontos tulajdonságuk az összenyomhatóság, mely lehetővé teszi a tollazat eredeti térfogatának visszanyerését, például víz alá merülést követően, amikor a tollazat a hidrosztatikus nyomás következtében kompressziónak van kitéve (Fuller, 2015). A pehelytollak ezen kiemelkedő fizikai jellemzői az egyedi struktúrájukkal hozhatók összefüggésbe, ugyanis a kontúr testtollaktól eltérően a pehelytollak tollszára rövid, az ágak és ágacskák hosszúak, nem kapcsolódnak össze (1. ábra), így pelyhes, laza szerkezetűek (Stettenheim, 2000; Prum & Brush, 2002). Továbbá, a pehelytollak ágacskáinak egyik jellegzetessége, hogy hosszanti tengelyük mentén csomók (nóduszok) figyelhetők meg (1. ábra). Korábbi

vizsgálatok azt mutatják, hogy a pehelytollak szerkezetére nagy változatosság jellemző (Dove, 2000; Robertson, 2002; Dove & Agreda, 2007; Lee *et al.*, 2016; Cheek, Alza, & McCracken, 2018). Ágacskáik hossza, valamint az ezeken lévő nóduszok sűrűsége meghatározza a tollak közötti kohéziós erőt és a pehelytollak töltőértékét, továbbá magas nóduszsűrűségük növeli a kompreszióval szembeni ellenállóságukat (Fuller, 2015; D'alba *et al.*, 2017).

Az eddigi vizsgálatok tehát azt mutatják, hogy a pehelytollak szerkezeti változatossága összefüggésbe hozható a fajok eltérő termoregulációs igényeivel. A lazább szerkezetű tollazat, hosszabb tollakkal, valamint rövidebb és kevésbé sűrű ágacskákkal, jobb hőszigetelést tesz lehetővé azáltal, hogy több levegőt képes a tollazatban benttartani, vagyis magasabb töltőértékkel rendelkezik. Másrészt, a pehelytollak közötti kisebb kohéziós erő elősegítheti az alámerülést, mivel a tollazat jobban összepréselhető, így a levegő könnyebben távozik (Fuller, 2015; D'alba *et al.*, 2017). Mindezek ellenére még mindig nem tudjuk, hogy a pehelytollak szerkezete hogyan igazodik a madarak változatos környezeti feltételeihez, ugyanis az eddigi vizsgálatok csupán néhány fajjal foglalkoztak. **Az összefüggések tisztázása végett vizsgálatunk során (III. vizsgálat) 154 fajtól gyűjtöttünk tollmintát és arra kerestük a választ, hogy az élőhely típusa és hőmérséklete hogyan magyarázza a pehelytollak szerkezetében megfigyelhető változatosságot.**

1.3. A tollak struktúrája és a repülés

Repüléskor a levegőbe való felemelkedéshez és az előrehaladáshoz felhajtó- és tolóerő generálása is szükséges (Pennycuick, 2015), így a madarak szárnyát alkotó evezőtollak jelentős terhelésnek vannak kitéve (Lindhe Norberg, 2002). Az evezőtollak fő szerkezeti eleme a tollszár vagy tollgerinc, melynek morfológiai jellemzői meghatározzák a tollak elhajlását, terheléssel szembeni rezisztenciáját (Purslow & Vincent, 1978).

Az aerodinamikai erők eloszlása a szárny mentén nem egyenletes, és több tényező is befolyásolhatja, melyek közül meghatározó az egyes tollak szárnyon elfoglalt helyzete, valamint a madarak repülési stílusa. A disztális

kézevezőket nagyobb terhelés éri a proximális evezőkhöz képest (Ennos, Hickson, & Roberts, 1995; Bachmann *et al.*, 2007), különösen fel- és leszálláskor, vagy aktív, nagy szárnycsapás-frekvenciával jellemezhető repülési stílus esetében (Pap *et al.*, 2015), mely következtében a disztális kézevezőknek nagyobb, főleg a tollzászló síkjára merőlegesen ható (hát-hasi irányú) terhelésnek kell ellenállni (Corning & Biewener, 1998). Míg a felhajtóerő képzésében szerepet játszó belső kéz- és karevezők főként a hát-hasi irányú erőkkel kell szembenézzenek, addig a tolóerő képzésében is szerepet játszó külső tollakra jelentős oldalirányú és torziós erők is hatnak, különösen a tollcsúcs közelében (Ennos *et al.*, 1995; Corning & Biewener, 1998; Pennycuik, 2008). A terhelésben megfigyelhető különbségek eltérésekhez vezethetnek az evezőtollak tollszár-morfológiájában. Korábbi vizsgálatokból kiderült, hogy a tollak tömegének alacsonyan tartása mellett a tollszár keresztmetszeti alakjának változása is fontos optimalizáció a megfelelő rezisztencia elérése érdekében. Ennek megfelelően azt találták, hogy a tollszár keresztmetszeti alakja változik a csévétől a tollcsúcs irányába, valamint a szárny külső és belső tollai között, melynek eredményeképpen a szárnytollak eltérő elhajlással szembeni ellenállást mutatnak a hát-hasi és oldalirányú erőkkel szemben (Purslow & Vincent, 1978; Wang & Meyers, 2017). Az erre vonatkozó eddigi vizsgálatok során azonban vagy egy fajt, vagy egyetlen szárnytollat vizsgáltak, főként a kézevezőkre fókuszálva. **Ezek alapján a disszertáció negyedik (IV. vizsgálat) vizsgálatában arra kerestük a választ, hogy hogyan változik a tollszár keresztmetszeti alakja az (1) egyes evezőtollak tengelye mentén és a (2) teljes szárny mentén, (3) valamint a változás mintázata eltérő-e a különböző repülési stílussal jellemezhető fajok között.** A tollszár keresztmetszeti alakjának kifejezéséhez, ennek hát-hasi és oldalirányú vastagsági arányát használtuk, feltételezve, hogy a szárny különböző tollai adaptálódtak az eltérő irányú terheléshez, így olyan irányba szélesedtek (hát-hasi irány, oldalirány), mely irányból nagyobb terhelés hat rájuk.

A repülés során azonban nem csupán az evezőtollak szárának a morfológiája lehet meghatározó, hanem a tollzászló szerkezete is (1. ábra), mivel ez alkotja az aerodinamikai erők képzéséhez nélkülözhetetlen szárnyfelszín nagy részét. A tollak külső és belső zászlói a tollszár két oldalából kiinduló ágak és

ágacskák összekapcsolódásából jönnek létre. Az eddigi vizsgálatok azt mutatják, hogy ezek a szerkezeti elemek kiemelten fontosak, ugyanis az ágak és ágacskák sűrűsége határozza meg a tollzászló légáteresztő-képességét (Müller & Patone, 1998; Heers & Dial, 2011; Dial, Heers & Tobalske, 2012), míg az ágak tollszárhoz való kapcsolódási szöge megszabja a tollzászló rezisztenciáját a szárnycsapásokkor létrejövő, különböző irányból ható erőkkel szemben (Ennos *et al.*, 1995). Mindezek ismeretében feltételezhető, hogy ezen szerkezeti elemek adaptációt mutatnak az eltérő aerodinamikai erőkhöz, és az ágak sűrűsége és kapcsolódási szöge változik (1) a tollzászlók hosszanti tengelye mentén, (2) a külső és belső zászlók között, (3) valamint a szárny disztális és proximális tollai között, (4) továbbá a strukturális elemekben megfigyelhető változatosság összefügg a madarak repülési stílusával. Ezt részben alátámasztják az eddigi vizsgálatok is, például a házi galamb esetében, ahol az evezőtollak külső és belső zászlói között eltérést mutattak ki az ágsűrűségben és a légáteresztő-képességben is, ami az egységesebb szárnyfelszín kialakításában játszik fontos szerepet (Müller & Patone, 1998). Továbbá, az ágak kapcsolódási szöge is változott, csökkenést mutatva a tollzászló alapi részétől a csúcs irányába, ami nagyobb rezisztenciát eredményezett a síkjára merőlegesen (dorso-ventrális irányból) ható erőkkel szemben (Ennos *et al.*, 1995; Bachmann *et al.*, 2007).

Elenyésző számú vizsgálat született eddig többfajos szinten, valamint több tollat és mérési pontot is figyelembe véve a tollzászló szerkezetében megfigyelhető változatosságról, holott a madarak eltérő életmódja döntő jelentőségű lehet a tollszerkezet alakításában. **Ennek a hiányosságnak a pótlására disszertációm ötödik vizsgálatában egy átfogó, 178 fajt magába foglaló komparatív elemzést végeztünk (V. vizsgálat), és azt néztük, hogy hogyan változik az ágak sűrűsége és kapcsolódási szöge a disztális (P8) és proximális (P1) evezőtollak külső és belső zászlóinak különböző szakaszai között, és ezt milyen mértékben magyarázza a madarak eltérő repülési stílusa.**

Összegezve tehát, a tollak növekedését és eredetét tanulmányozó számos vizsgálat ellenére a tollakat alkotó strukturális elemek fajok közötti változatosságáról, ennek aerodinamikai, ökológiai és evolúciós háttéréről kevés in-

formáció áll rendelkezésünkre. A disszertációmban bemutatott vizsgálatok célja az volt, hogy feltárja a madarak tollazatában megfigyelhető strukturális változatosságot, és ezek kapcsolatát a madarak eltérő ökológiai- és életmenet-jellegeivel, lehetséges adaptációk után kutatva.

2. Anyagok és módszerek

2.1. I. vizsgálat

A vizsgálatához 152 madárfaj 337 elpusztult egyedét használtuk fel, melyeknek két testtájékán (has- és hátoldal) kvantifikáltuk a tollazat sűrűségét (tollszám/egységnyi felület). Az egyedek meghatározott anatómiai struktúrái mentén eltávolítottunk minden tollat, majd a csupasz felület fotózását követően, az ImageJ program segítségével, megmértük ennek területét (cm²). Az egyes felületekről begyűjtött tollakat megszámláltuk, a különböző tolltípusokat pedig szétválogattuk. Ezt követően meghatároztuk a has- és hátoldal teljes tollsűrűségét, valamint az egyes tolltípusok sűrűségét is (kontúr testtollak, pehelytollak). A vizsgálatban szereplő fajokat életmódjuk és élőhelyük alapján öt kategóriába soroltuk: szárazföldi, vízközeli, vízparti, vízi-úszó, vízi-bukó. Az elemzéseket többváltozós általánosított legkisebb négyzetek módszerével (PGLS) végeztük, amelyben kontrolláltunk a fajok rokonsági kapcsolataira. A has- és hátoldal össz tollsűrűsége, valamint az egyes tolltípusok sűrűsége függő változóként külön-külön modellekben szerepeltek, melyekben a testtömeg, az élőhely típusa, és a költő- és telelőterület maximum és minimum átlaghőmérséklete magyarázó változóként voltak jelen.

2.2. II. vizsgálat

A vizsgálatához 194 madárfaj 1043 egyedétől gyűjtöttünk tollakat a madarak hasi oldaláról. Minden toll esetében a következő szerkezeti paramétereket mértük: teljes hossz, pelyhes és zászlós rész hossza és ágsűrűsége, valamint a zászlós rész ágacskasűrűsége. A vizsgálatban szereplő

fajokat életmódjuk alapján négy kategóriába soroltuk: szárazföldi, vízközei, vízi-úszó, vízi-bukó. A környezet hőmérsékletének esetében a fajok költő és telelőterületeinek hőmérsékleti értékeit használtuk. Az elemzést többváltozós általánosított legkisebb négyzetek módszerével végeztük (PGLS), amelyben kontrolláltunk a fajok rokonsági kapcsolataira. Az egyes tollszerkezeti paraméterek függő változóként külön-külön modellekben szerepeltek, melyekben a testtömeg, az élőhely típusa és a környezet hőmérsékleti jellemzői magyarázó változóként voltak jelen.

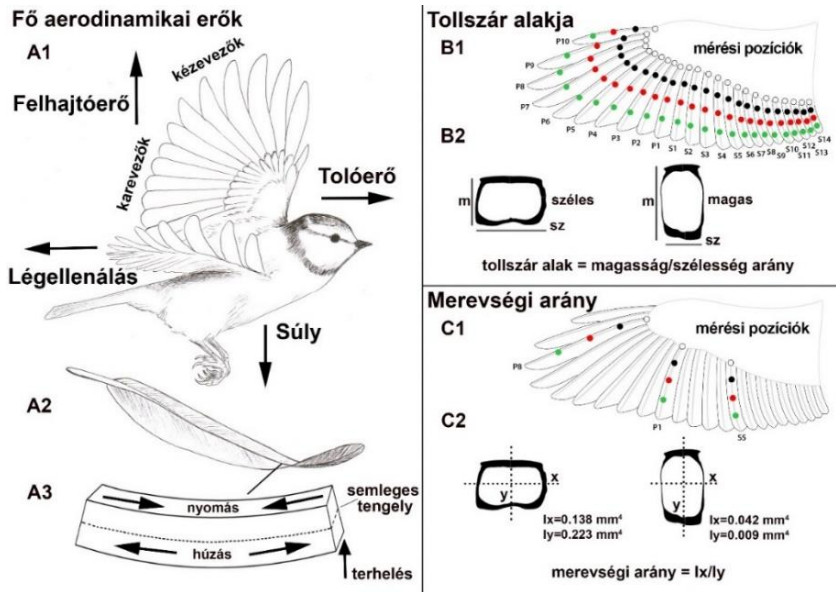
2.3. III. vizsgálat

Vizsgálatunk során 156 madárfaj 370 egyedétől gyűjtöttünk pehelytolakat. Ezeket lefotóztuk, az ImageJ programot használva pedig a következő szerkezeti elemeket mértük le: a tollak teljes hossza és felszíni területe, az ágak és ágacsokak hossza, ágacsokak sűrűsége és nádusok sűrűsége az ágacsokak mentén. Az adatbázisban szereplő fajokat öt élőhelykategóriába soroltuk: szárazföldi, vízközei, vízparti, úszó és bukó madarak. A test hővesztését több környezeti paraméter is befolyásolja, így a környezet hőmérsékleti viszonyainak jellemzéséhez hőérzet-indexet (wind chill) számoltunk a telelőterület minimum hőmérsékleti és átlag maximum szélereősségi értékeit használva. Az elemzést többváltozós általánosított legkisebb négyzetek módszerével végeztük (PGLS), amelyben kontrolláltunk a fajok rokonsági kapcsolataira és testtömegükre. Az egyes tollszerkezeti paramétereket függő változóként külön modellekben vizsgáltuk, melyekben az élőhely típusa és a telelőterület hőérzet-indexe magyarázó változóként szerepeltek.

2.4. IV. vizsgálat

Kutatásunk során négy, eltérő repülési kategóriához tartozó madárfaj 10-10 elpusztult egyedétől begyűjtöttünk minden egyes evezőtollat [fehér gólya (vitorlázó), egerészölyv (sikló), házi veréb (énekesmadár-típusú), kis kárkatona (folyamatosan csapkodó)]. A tollszár alakjának jellemzéséhez a

magasság/szélesség arányának értékét használtuk, melyet minden egyes evezőtoll négy pontján mértünk [0% (cséve), 25% (alap), 50% (közép) és 75% (csúcs)] (2. ábra, B1-B2).



2. ábra. A1-3: A tollszár elhajlása és az ezt meghatározó fő aerodinamikai erők; B1-2, C1-2: A szárny mentén vizsgált morfológiai paraméterek (IV. vizsgálat)

Ugyanezekben a mérési pontokban, az oldalirányú (I_x) és a hát-hasi (I_y) tengelyek mentén, meghatároztuk a tollszár-keresztmetszetek másodrendű nyomatékát is (I , mm^4), mely jó mutatója az elhajlással szembeni rezisztenciának az adott mérési pontban. Ezekből az értékekből ugyancsak arányt számoltunk (2. ábra, C1-C2). A négy faj tollszár-alakjának szárnymenti változását általános additív modellekkel elemeztük (GAM).

2.5. V. vizsgálat

Vizsgálatunk során 178 madárfajtól gyűjtöttünk külső (P1) és belső (P8) evezőtollakat. A két tolltípus külső és belső zászlóját három pontban jelöltük meg: a tollzászló hosszának 25%-án (alap), 50%-án (közép) és 75%-án (csúcs). A tollakat lefotóztuk, majd az ImageJ program segítségével mindhárom pontban megmértük az ágak tollszárhoz való kapcsolódási szögét és sűrűségét.

A vizsgálatban szereplő fajokat repülési stílusuk alapján (Pennycuick, 2008; Bruderer *et al.*, 2010; Pap *et al.*, 2015) négy kategóriába soroltuk: vitorlázó, sikló, folyamatosan csapkodó és énekesmadár-típusú repülők. A repülési stílus hatását az egyes mérési pozíciók tollszerkezeti paramétereire általánosított legkisebb négyzetek módszerével teszteltük (PGLS), mely során kontrolláltunk a fajok rokonsági kapcsolataira és a testtömegükre.

3. Eredmények és diszkusszió

3.1. A tollazat sűrűsége eltérő környezeti feltételek függvényében

Eredményeink alapján (**I. vizsgálat**) az élőhely jellege és a telelőterület hőmérséklete egyaránt összefügg a testtollak egységnyi felületre eső számával, míg a költőterület hőmérséklete nem, vagy csak kis mértékben hat rá. Az úszó és bukó vízimadaraknál mindkét vizsgált tolltípusnak (kontúr testtoll, pehelytoll) nagyobb volt a hasoldalon és a hátoldalon található sűrűsége (külön-külön nézve és egyben is), mint a szárazföldi, vízközeli vagy vízparti madarak esetében. Továbbá, a vízimadarak hátoldali tollazatának a pehelytoll/kontúrtoll-sűrűség aránya is szignifikánsan nagyobb a nem vízimadarakéhoz képest. Vízimadarakon belül azonban (úszó és bukó) nem találtunk különbséget egyik vizsgált tollsűrűségi paraméter esetében sem.

A vízimadarak, a többi csoporthoz viszonyítva, általánosan nagyobb tollsűrűségi értékkel rendelkeznek, ami nem meglepő, ha figyelembe vesszük a kontúrtollak vízzáró szerepét (Grémillet *et al.*, 2005; Rijke & Jesser, 2011), és vélhetően a nagyobb számú fedőtoll magasabb védelmet nyújthat a víz

bejutásával szemben, a pehelytollak emelkedett száma pedig jobb hőszigetelést biztosíthat a vizes közegben. Az eltérő hővesztésnek és felhajtóerőnek való kitettség (de Vries & van Eerden, 1995; Grémillet *et al.*, 2001) ellenére a bukó és úszó madarak hasonló tollsűrűséggel rendelkeznek, ami arra utalhat, hogy a bukó életmódhoz való adaptáció inkább az egyes tolltípusok mikrostruktúrájában keresendő, és nem a tollazat denzitásában (Dove & Agreda, 2007). A pehelytollak hőszigetelésben nyújtott fontosságát mutatja azon eredményünk, hogy a hidegebb élőhelyen telelő madaraknál nagyobb ezeknek a tollaknak a sűrűsége, így több szigetelő szerepű levegő tárolása lehetséges a zord körülmények között (Williams *et al.*, 2015).

A hasoldal kontúr testtollainak a sűrűsége, a teljes tollsűrűség és a téli hőmérséklet között kvadratikusan kapcsolatot találtunk, nagyobb tollsűrűséget jelezve az átmeneti hőmérsékleti tartományban élő, alacsonyabbat a hideg és meleg élőhelyeken található fajoknál. Ez az eredmény arra utalhat, hogy a hőtartás és hőleadás alacsony tollsűrűségnél is megvalósulhat és/vagy az adaptáció a tollak mikrostruktúrájában jöhet létre. Ennek tisztázásához azonban további vizsgálatok szükségesek. Kutatásunk az első olyan jellegű vizsgálat, amely nagyszámú madárfaj esetében mutatja be és tárgyalja a tollazat sűrűségében megfigyelhető változatosságot, figyelembe véve a fajok eltérő környezeti feltételeit is.

3.2. A kontúr testtollak szerkezete eltérő környezeti feltételek függvényében

Eredményeink alapján (**II. vizsgálat**) a kontúr testtollak szerkezete változik a madarak élőhelytípusa és a telelőterület hőmérséklete függvényében, míg a költőterület hőmérséklete nincs hatással rá. A vízi- és szárazföldi madarak tollzászlójának hosszúsága között nem találtunk különbséget, azonban előbbi esetében a testtollak pelyhes része rövidebb, mint a szárazföldi madarak esetében, így összességében kontúr testtollaik hossza is rövidebb. Ez vélhetően azzal magyarázható, hogy a vízimadaraknál előnyösebb a rövidebb, így kevesebb levegőt tároló pihés rész, mely limitáló tényező lehet alámerüléskor (Grémillet *et al.*, 2005). Továbbá, a két vízimadár típus (úszó és bukó) között nem találtunk különbséget egyik paraméter esetében sem. A zászlós rész

ágacskasűrűsége nagyobb a vízi fajoknál, mint a szárazföldieknél, mely vélhetően a vízi életmódhoz való adaptáció eredménye, ugyanis a nagy ágacskasűrűségű kontúrtollak jobban ellenállnak a víz bejutásával szemben (Rijke & Jesser, 2011; Pap *et al.*, 2015).

Eredményeink alapján a hidegebb területeken telelő madarak kontúrtollainak pelyhes része hosszabb, ezek ágsűrűsége pedig alacsonyabb, mint a melegebb körülmények között telelő társaik esetében. Továbbá, a zászlós rész ágacskasűrűsége is pozitívan korrelált a telelőterület minimum átlaghőmérsékletével, alacsonyabb ágacskasűrűsége utalva a zord körülmények között telelő fajok kontúrtollainak zászlós részén. Összeségében ezek a szerkezeti jellemzők hideg környezetben jobban szigetelő tollazatra utalnak, ugyanis a hosszú pelyhes rész azt mutatja, hogy ezeknél a fajoknál a szigetelőréteg vastagabb, mely növelheti a tollazat levegőtároló képességét (Wilson *et al.*, 1992).

A pelyhes rész ágsűrűsége és a telelőterület hőmérséklete között kimutatott pozitív összefüggés látszólag ellentmond az eddigi vizsgálatoknak (Butler *et al.*, 2008; Broggi *et al.*, 2011). Eredményeink arra utalnak, hogy a hőszigetelés szempontjából inkább az alacsony ágsűrűséggel járó lazább tollszerkezet az előnyösebb, mely több levegő tárolását teheti lehetővé. Vélhetően ezzel magyarázható az is, hogy ezeknél a fajoknál a zászlós rész ágacskasűrűsége is alacsonyabb, azonban a tollazaton keresztüli hőátadás mértéke és a tollszerkezeti paraméterek közötti összefüggés pontos feltárására további vizsgálatok szükségesek.

3.3. A pehelytollak szerkezete eltérő környezeti feltételek függvényében

Eredményeink azt mutatják (**III. vizsgálat**), hogy a vízimadarak kisebb és rövidebb ágacskákból felépülő pehelytollakkal rendelkeznek, melyek noduszsűrűsége is alacsonyabb, mint a nem vízi fajok esetében (szárazföldi, vízközei, vízparti). Ez a mintázat hasonlóan alakult úgy a hasoldal mint a hátoldal tekintetében. Mindezek alapján tehát a vízi élőhely a kis méretű, és a kompresszióknak kevésbé ellenálló pehelytoll-szerkezetet részesíti előnyben. A pehelytollak kisebb mérete azt mutatja, hogy vízimadaraknál az ezek által alkotott szigetelőréteg vékonyabb, ami látszólag ellentmond a vízi környezettel

járó magas hővesztéshez való alkalmazkodás elméletének. Azonban a vízmadaraknak, főképp a víz alatt táplálkozó bukó fajoknak, ha nagy mennyiségű szigetelő levegőt tárolnak a tollazatban, akkor a nagyobb felhajtóerővel is szembe kell nézniük. Véltetően az ehhez való alkalmazkodással magyarázható a vékonyabb pehelyréteg, a rövidebb ágacsok és az alacsony nóduszsűrűség, mely csökkentheti a tollazatban tárolt levegő mennyiségét (Grémillet *et al.*, 2005; D'alba *et al.*, 2017). Ezen struktúra által a tollazat kevésbé áll ellen merüléskor a rá nehezedő hidrosztatikai nyomásnak, összepréselődése pedig elősegíti a levegő távozását, így megkönnyíti a merülést. Emellett, a távozó levegőbuborékok csökkentik a sűrűsödést a test és a víz között, ami tovább könnyítheti a madarak alámerülését (Davenport *et al.*, 2011).

A vizsgált paraméterek közül a telelőterületen mért hőérzet-index (hőmérsékletből és szél erősségből kifejezett érték) csak a hátoldal nóduszsűrűségére volt hatással. A zordabb körülmények között telelő fajok esetében a hátoldal pehelytollainak nóduszsűrűsége nagyobb volt, mint a kevésbé rideg körülmények között telelő fajoknál, ami azzal magyarázható, hogy a nagyobb nóduszsűrűség erősíti a pehelytollak közötti kohéziót (D'alba *et al.*, 2017), egy egységesebb szigetelőréteg pedig jobb védelmet biztosíthat szeles és hideg élőhelyen.

3.4. A tollszár morfológiájának változása a szárny mentén

Eredményeink azt jelzik (**IV. vizsgálat**), hogy a tollszár keresztmetszeti alakja, valamint a különböző irányú erővel szembeni ellenállása az egyes tollak hosszanti tengelye és a teljes szárny mentén is változik. A szárnymenti változás mintázata a négy vizsgált fajnál eltérően alakult. A tollszár alapi része, a cséve, hát-hasi irányban vastagabb és egységesen ovális alakú a négy madár esetében. Ez az alak képes optimálisan ellenállni a szárny ezen részére jellemző, hát-hasi irányból ható terhelésnek (Raikow, 1985; Bachmann *et al.*, 2012; Lees *et al.*, 2017).

A fehér gólya, az egerészölyv és a házi veréb esetében a szárny csúcsát alkotó külső kézevezők disztális részén a tollszár vastagabb oldalirányban, mint hát-hasi irányban, és ellenállóbb az oldalirányú erővel szemben, míg a szárny

többi részén a tollszár vastagabb hát-hasi, mint oldalirányban, és rezisztensebb is az ebben a síkban ható erőkkkel szemben.

A fehér gólya és az egerészölyv külső szűkített és bemetszett evezőtollai esetében a belső kézevezők felé haladva fokozatos növekedés volt megfigyelhető a hát-hasi/oldalirányú vastagság arányában. Úgy véljük, hogy ezeknél a vitorlázó és sikló fajoknál e morfológiai mintázat teszi lehetővé a külső kézevezőkénél az ‘ujjas’ szárnycsúcs passzív kialakulását vitorlázó és sikló repülés közben (Pennycuick, 2008).

Predikcióinkkal ellentétben, a nagy szárnycsapás-frekvenciával repülő kis kárókatonánál, az alapi rész kivételével az összes toll tollszárának minden mérési pontjában nagyobb volt az oldalirányú, mint a hát-hasi irányú vastagság. Ez a mintázat összefüggésben állhat a vízi-bukó életmóddal, azonban további sokfajos vizsgálat szükséges a tollszár morfológiájában megfigyelhető adaptációk pontosabb feltárásához.

3.5. Az evezőtollak zászlójának szerkezete a repülési mód függvényében

Eredményeink azt mutatják (**V. vizsgálat**), hogy az ágsűrűség és az ágszög a tollzászló és a szárny mentén [külső disztális kézevező (P8) és belső proximális kézevező (P1) között] egyaránt változik. A P8 külső zászlójának minden mérési pontjában alacsonyabb az ágsűrűség, mint a P1 esetében. A belső zászlók esetében csak a tollzászló középső része különbözött, nagyobb ágsűrűséget mutatva a P8 tollaknál a P1 tollakhoz képest. A tollszármenti változást illetően azt találtuk, hogy az ágsűrűség és az ágszög is csökken a zászló alapjától a tollcsúcs irányába, mindkét toll külső és belső zászlóján egyaránt. A külső és belső zászlók közötti különbségeket illetően pedig elmondható, hogy az ágak kapcsolódási szöge kisebb volt a P8 tollak külső zászlójának minden mérési pontjában, mint a P1 tollak esetében.

Általánosságban elmondható, hogy a szerkezeti elemekben megfigyelt változatosság tükrözi a tollak és tollrészek eltérő légáteresztő-képességgel és rezisztenciával szembeni igényeit. A tollak alapi része által alkotott szárnyrésznél képződik a felhajtóerő nagy része (Müller & Patone, 1998). A belső zászlók alapi részénél egységesen kimutatott nagyobb ágsűrűség tükrözi

az alacsony légáteresztőképességre irányuló igényt a szárny ezen részénél. A disztális tollak nagyobb terhelésnek vannak kitéve, különösen csúcsi részük, melyet eltérő irányú aerodinamikai erők is érnek (Norberg, 1990). Ezek csúcsi része akár 180 fokban is elcsavarodhat a szárnycsapások bizonyos szakaszaiban (Crandell & Tobalske, 2011). Ezzel összhangban az ágak kapcsolódási szöge csökkent a P8 tollak csúcsának irányába, mely nagyobb rezisztenciát biztosít a tollzászlónak, csökkentve a tollzászló szétkapcsolódásának esélyét (Ennos *et al.*, 1995).

Predikcióinknak megfelelően az eltérő aerodinamikai költségekkel járó repülési stílus szignifikánsan befolyásolja a tollzászló ágsűrűségét és ágszögét. Egy korábbi vizsgálatunk eredményeihez hasonlóan (Pap *et al.*, 2015), a nagy szárnycsapás-frekvenciával repülő fajoknál (folyamatosan csapkodó, énekes-madár-típusú) a tollzászló ágsűrűsége nagyobb, mint a passzívan (sikló, vitorlázó) repülő fajoknál. Előbbi stílus esetében nagyobb az evezőtollak terhelése, mint az utóbbi két típus esetében (Corning & Biewener, 1998; Usherwood, 2003; Pap *et al.*, 2015), így várható adaptáció a tollzászlók nagy ágsűrűsége, mely csökkenti a tollzászló légáteresztő-képességét és növeli ennek rezisztenciáját (Ennos *et al.*, 1995; Müller & Patone, 1998). A vártakkal ellentétben az ágszög esetében nem találtunk konzekvens mintázatot a repülési stílusok között, ami arra utal, hogy más tényezők, mint például az energetikailag és aerodinamikailag költséges fel- és leszállás, ugyancsak alakíthatja a tollzászló szerkezetét, elfedve a repülési stílus hatását.

4. Következtetések

A tollak összességéből álló tollazat különféle szerepeket tölt be a madarak életében, lehetővé téve többek között a repülést, valamint a hővel és vízzel szembeni megfelelő szigetelést. Előbbi esetében a szárnytollak, utóbbi esetében pedig a testet borító tollazat szerkezeti jellemzői a meghatározóak.

Eredményeink azt mutatják, hogy a vízi életmód kihívásai, különösen az alámerülés során ható erőkkel való szembenézés, számos adaptációhoz vezettek a tollazat szerkezetét illetően. A vízimadarak tollazatának külső rétegét

alkotó kontúrtollak zászlós részére nagy ágacskasűrűség jellemző, mely a víz bejutásával szemben jobban ellenáll. Szigetelőrétegük sűrűn elhelyezkedő pehelytollakból áll, azonban ez a réteg viszonylag vékony és könnyen összenyomható, amit a rövidebb, kevesebb nóduszú ágacskák biztosítanak. Ezzel szemben a szárazföldi fajok pehelytollrétege lazább szerkezetű, mely nagyobb mennyiségű levegő tárolására képes. Vélhetően a vízimadarak jellegzetes szerkezetű, sűrű, így nagy keratintartalmú pehelytollrétegének az az előnye, hogy víz fölött jól szigetel, merüléskor azonban könnyen összepréselhető, csökkentve a tollazatban tárolt levegő mennyiségét, ezáltal pedig a merülést akadályozó felhajtóerőt.

Vizsgálatainkból arra következtetünk, hogy az élőhely hőmérséklete meghatározó a különböző tolltípusok szerkezetére, valamint ezek tollazaton belüli számára. A hidegebb élőhelyen élő madarak sűrűbb tollazattal rendelkeznek, ugyanakkor kontúrtollaik pelyhes része hosszabb és lazább szerkezetű, mint a melegebb környezetben élő fajoké. Predikcióinkkal ellentétben a leghatékonyabb szigetelést biztosító pehelytollak szerkezetét csupán kis mértékben befolyásolta a környezet hőmérséklete, azonban a tollazaton belüli számuk magasabb volt a zordabb körülmények között élő fajoknál, mint a melegebb vidékeken előforduló madaraknál. A tollazat hőszigetelését vélhetően nagyobb mértékben befolyásolja a pehelytollak denzitásának változása, mintsem az ezek mikrostruktúrájában megfigyelhető különbségek, valamint a környezet hőmérséklete általi szelekciós nyomás inkább a tollazat összetételére hat, nem pedig a pehelytollak szerkezetére.

Következtetésképp elmondható, hogy a madarak szárnytollaira ható aerodinamikai nyomás meghatározó a tollak morfológiájának alakításában. Komparatív vizsgálatunkból kiderült, hogy a tollzászló struktúrája az egyes tollak tengelye mentén és a szárny különböző részei között egyaránt változik. Összességében a tollzászló ágsűrűségében és az ágak kapcsolódási szögében talált mintázat azt tükrözi, hogy a repülésben eltérő szereppel bíró tollak zászlóinak különböző a légáteresztő-képességre és rezisztenciára vonatkozó igénye. Továbbá, a szerkezeti különbségek eltérő módon mutatkoznak meg a különböző repülési típust követő fajoknál. Kutatásunk alapján a fajok repülési szokásai és életmódbeli jellemzői fontos szerepet játszanak a fajok között megfigyelhető tollstruktúra változatosságának a kialakulásában. A nagy szárny-

csapás-frekvenciával repülő fajok tollászlói nagyobb ágsűrűséggel jellemezhetők, mint a vitorlázó fajok, ugyanakkor mind a disztális, mind a proximális evezőtollak ágszögeire szignifikáns hatással van a repülési stílus.

A tollászlókhöz hasonlóan a tollszár morfológiája, és ezzel együtt az elhajlással szembeni rezisztenciája az egyes tollak tengelye és a szárny mentén is változik, továbbá a változás mintázata eltérő a különböző típusú repülést folytató fajok között. Eredményeink tehát rámutatnak arra, hogy a tollszár morfológiájában megfigyelhető változatosság tulajdonképpen az egyes tollrészekre eltérő módon és irányból ható erőkhöz való adaptáció, mely biztosítja a rezisztenciájukhoz szükséges merevséget. Következtetésképp elmondható, hogy a madarak tollzatának morfológiájában nagyfokú változatosság figyelhető meg, mely tulajdonképpen az eltérő környezeti feltételek által nyújtott kihívásokhoz, és a különböző repülési technikákhoz való alkalmazkodás eredménye.

Short thesis for the degree of doctor of philosophy (PhD)

**Variations in plumage structure as a function of the
environmental conditions and flight style of birds**

by Gergely Osváth

Supervisor: Dr. Ádám Zoltán Lendvai

Consultant: Dr. Péter László Pap



UNIVERSITY OF DEBRECEN
Juhász-Nagy Pál Doctoral School

Debrecen, 2021

1. Introduction and objectives

1.1. The plumage of birds

Feathers are the most numerous, elaborate and diverse derivatives of the avian integument, making birds unique and spectacular in the animal kingdom. Feathers, collectively referred to as plumage (Stettenheim, 2000), cover almost the entire surface of the body, serving a wide variety of functions. The main roles of plumage include the following: (1) it provides insulation from water and cold temperatures, allowing birds to live in many different types of environments; (2) it enables flight under a wide range of conditions; (3) it provides camouflage in different habitats; and (4) it plays a crucial role in avian communication (Lombardo *et al.*, 1995; Lovette & Fitzpatrick, 2016).

To fulfil their complex roles, body feathers have evolved a great variety of shapes, sizes and structures. However, they can still be divided into two basic groups: contour feathers (vaned or pennaceous) and down feathers (plumulaceous) (Gill *et al.*, 2019). The contour body feathers constitute the outline or contour of the body, setting up the outer protective/waterproofing cover, over the inner insulative downy layer of the plumage (Figure 1) (Walsberg, 1988; Wolf & Walsberg, 2000; Williams *et al.*, 2015). Flight feathers are all pennaceous and serve to create the wing surface that is essential for flying. They have to be light and flexible, as well as adequately strong to be able to withstand the aerodynamic force they are exposed to (Videler, 2005; Pennycuik, 2008).

1.2. Adaptations of body feathers to insulation and waterproofing

Thanks to its unique structural features, body plumage regulates heat transfer and prevents water penetration, forming an excellent barrier between the bird's body and the environment (Handrich *et al.*, 1997; Ponganis *et al.*, 2003). In the case of species living in extreme environments, it can retain as much as 90% of the heat leaving the body (McCafferty *et al.*, 2013). Body feathers insulate birds from cold temperatures and water by being able to trap

air in an insulating layer next to the skin, while the arrangement and structure of the feathers prevent water penetration (Cooper, 2002; Williams *et al.*, 2015).

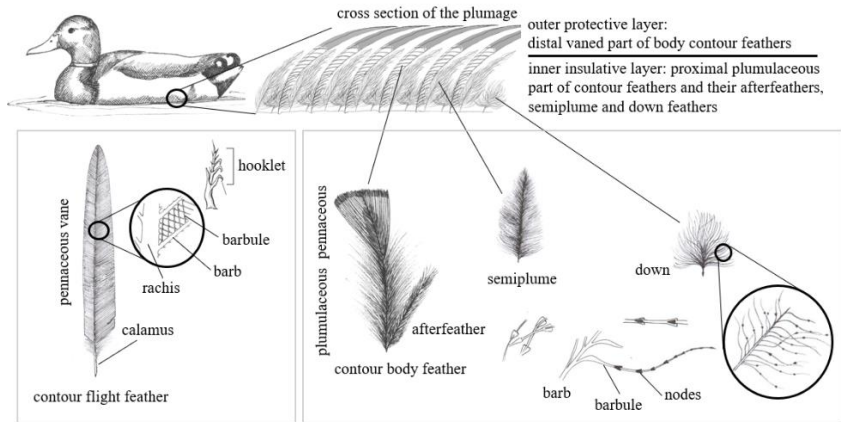


Figure 1. The basic structure of the plumage and main feather types (drawings courtesy of Kinga Kelemen)

Bird plumage comprises different feather types that all have subtly altered structures and roles (Figure 1) (Prum & Brush, 2002). Thus, quantifying the densities (e.g. feathers/cm²) of different feather types is crucial if we are to comprehend how plumage performs its unique thermo-insulatory and water-repellent functions. The most numerous components of avian plumage are contour body feathers, which have multiple functions due to their dual structure (Butler *et al.*, 2008). The pennaceous distal vaned part of contour body feathers is created by the zippering interaction between hooklets and barbules aligned along the barbs. These sections are arranged in an overlapping pattern across the entire plumage, like shingles on a roof, and form an external water-repellent coat over the inner insulative cover of the plumage, built up by the proximal plumulaceous feather section of contour feathers, semiplumes and down feathers (Rijke, 1970; Srinivasan *et al.*, 2014) (Figure 1). The structure of these

feathers or feather parts is optimized to trap a layer of air next to the skin, thus providing insulation. Semiplumes have a central shaft with lateral barbs, bearing barbules but with the difference that they are entirely plumulaceous i.e. all the barbs are downy and lack hamuli so that they are free of attachment to each other, and there is consequently no vane. Down feathers are constructed entirely of down, with little or no rachis. (Stettenheim, 2000). In addition, the contour feathers of many birds have an auxiliary shaft attached to their calamus, called afterfeather. The afterfeather typically resembles a smaller, downier feather with plumulaceous barb and barbule structure and its primary role is assumed to be enhancing insulation (Williams *et al.*, 2015).

Environmental conditions are key determinants of heat loss, so they may facilitate the evolution of various features in the optimal plumage structure and density (Wolf & Walsberg, 2000). For instance, plumage that has been optimized to trap a large amount of air can be advantageous in aquatic environments due to the 23 times greater thermal conductivity of this medium; however, aquatic birds, especially diving species, have to overcome the buoyancy of the water when they dive, which could be made more difficult by the large amount of insulative air stored in the plumage (Croll & McLaren, 1993; de Vries & van Eerden, 1995; Grémillet *et al.*, 2001). Nevertheless, to date, no comparative study has investigated the diversity in feather density among bird species or looked at how these differences correspond to the different lifestyles and environmental requirements of birds. There can be a huge difference among species in the total number of feathers found in their plumage (Wetmore, 1936; Hutt, 1938; Cooper, 2002; Davenport *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2015), and this variation has previously been attributed to the different environmental conditions and lifestyle of birds (Dawson *et al.*, 1999; Williams *et al.*, 2015). However, these conclusions have generally been based on single species that mostly live in extreme conditions and are therefore inadequate for formulating a general idea of plumage adaptations.

In light of the above, our comparative study involving 152 bird species (study I) investigates how the habitat, the lifestyle of the species and the thermal environmental conditions may explain the differences in feather density in different plumage areas. We predicted a greater feather density in aquatic and especially in diving species than in their non-diving and

terrestrial counterparts, respectively. In the case of terrestrial species, we expected to find similar feather densities on the ventral and dorsal sides, as they are exposed to almost the same degree of environmental factors (water, temperature), while we assumed that there would be a greater feather density on the ventral side of aquatic species (particularly in floaters) due to their constant exposure to the water and hydrostatic pressure. We predicted denser plumage in species living in colder habitats, and in the case of birds living in warmer climates, we expected to find lower feather densities, ensuring a looser structure for the plumage, which can help ventilation, facilitating heat dissipation.

Besides density, the insulating capacity of the plumage can also be significantly determined by the microstructure of the feather types it consists of (Rijke, 1968; Wolf & Walsberg, 2000; Ward *et al.*, 2007; Rijke & Jesser, 2011; Broggi *et al.*, 2011; Pap *et al.*, 2015; Williams *et al.*, 2015; Koskenpato *et al.*, 2016). The structure of contour feathers is especially important, as these feathers make up the largest part of the plumage (Wetmore, 1936), and due to their dual structure, they play multiple roles of high importance in insulating against the unfavourable temperatures and waterproofing (Davenport *et al.*, 2009; Williams *et al.*, 2015). However, we do not have much information on how the morphological features of these feathers have adapted to these functions. In some aquatic birds, it has been found that the distal pennaceous parts of contour feathers, which form the outer protective layer of the plumage, act as an excellent watertight barrier, preventing water from getting into the proximal, downy layer responsible for thermal insulation (Stephenson & Andrews, 1997). In other cases, it was found that the distal part is partially permeable, or that its structure changes according to the given habitat's temperature and the thermoregulatory needs of the bird (Middleton, 1986; Grémillet *et al.*, 2005). The waterproofing properties of the distal pennaceous section is decisively determined by their barb and barbule density and it is a widely held view that a waterproof outer body covering is ensured by a high density of barbs and barbules (Grémillet *et al.*, 2005; Rijke & Jesser, 2011), although the relation between vane structure and the bird's habitat has only been investigated in a few species, and these were mostly aquatic birds (Rijke, 1968;

Rijke & Jesser, 2011). Furthermore, the length of the vane is also important in terms of protection, as larger vanes with better coverage mean that the outer protective layer is thicker and may confer better protection from water penetration (Grémillet *et al.*, 1998).

The thermoregulatory characteristics of contour feathers may depend on several factors. The length of the proximal, downy part, as well as its barb and barbule density, determine the thickness and texture of the downy insulating layer of the plumage and the number and size of spaces with trapped air near the skin. It is likely that a longer plumulaceous downy part with higher barb and barbule density, and a loose plumage surface (i.e., low pennaceous vane density) can help sunlight penetrate the inner layers. On the other hand, species living in warm conditions can reduce heat absorption on the surface of the feathers by preventing heat from reaching the skin (Walsberg & King, 1978), so birds adapting to hotter environments need a more sealed protective layer (i.e. the vanes need to have higher barb and barbule density) and thinner insulation (Butler *et al.*, 2008). However, there are no cross-species studies that would make it possible to produce a generalization on the functional aspects of feather morphology.

Therefore, our comparative study involving 194 bird species (study II) investigates how the structure of contour feathers changes depending on the habitat (terrestrial, riparian or aquatic), the temperature of breeding ranges and wintering grounds, and the lifestyle of the birds (floating or diving). We predicted that the barb and barbule density of the vanes of contour feathers (the outer protective layer of the plumage) is higher in aquatic birds than in their terrestrial and riparian counterparts, respectively. The lengths of the proximal, downy part and the distal part, the vane, are more difficult to predict based on the habitat type. If the length of the downy part is related to the amount of air deposited in the plumage, then a longer downy part may be more advantageous for aquatic species, although it can affect diving ability by increasing buoyancy. We also tested the hypothesis that the contour feathers of species living in low temperature environments would have longer and denser (higher barb density) downy parts and more loosely structured vanes (lower barbule density) (Middleton, 1986; Butler *et al.*, 2008; Broggi *et al.*, 2011). As opposed to this, in species living in areas with higher temperatures,

we expected the vane part to be denser and thus to close better and prevent heat absorption, and the downy part to be shorter and to have a looser structure and thus retain less warm air in the plumage.

In terms of thermal insulation, morphological adaptations can also be predicted by down feathers, the other type of feather in the plumage. These feathers provide the best insulation out of all natural materials in terms of their warmth-to-weight ratio, as they can trap large amounts of air, i.e. they have high fill power (Fuller, 2015). Another important quality of this part of the plumage is compressibility – it can recover its original volume, for example, after being submerged in water and compressed by hydrostatic pressure (Fuller, 2015). These outstanding physical qualities of down feathers are related to their unique structure. As opposed to contour feathers, the rachis of down feathers is short, and the barbs and barbules are long and not connected (Figure 1), so they have a downy, loose structure (Stettenheim, 2000; Prum & Brush, 2002). Another characteristic feature of the barbules of down feathers is that there are nodes along their longitudinal axis (Figure 1). The length of the barbules and the density of the nodes determine the cohesion between the down feathers and also their fill power, and high node density increases their compression resistance (Fuller, 2015; D'alba *et al.*, 2017). Previous studies have described a great variation in the structure of down feathers among species, which can be linked to the different thermoregulatory needs of the species. (Dove, 2000; Robertson, 2002; Dove & Agreda, 2007; Lee *et al.*, 2016; Cheek *et al.*, 2018). However, we still do not know how the structure of down feathers adapts to the diverse environmental conditions experienced by birds, as studies so far have only focused on a few species.

To explore these correlations, we conducted a study (study III) in which we collected feathers from 154 species and investigated how the type and temperature of the habitat might explain the structural characteristics of down feathers. Previous studies have indicated that down with a looser structure may result in better insulation as it can trap more air in the plumage, i.e. it has a higher fill power (Fuller, 2015; D'alba *et al.*, 2017). According to this, we predicted longer down feathers with shorter and less dense barbules in species living in harsh environments. The higher number of nodes on barbules

may increase the cohesion between downy elements, but decrease the fill power of the plumage (D'alba *et al.*, 2017), thus it is difficult to make predictions on node density in function of environmental conditions (wind speed, temperature). Previous research has indicated that aquatic life is associated with smaller down feathers with longer and denser barbules, as well as a reduced number of nodes on barbules (Dove and Agreda 2007; Fuller 2015; D'alba *et al.* 2017). Nevertheless, shorter and less dense down feathers (i.e. lower barbule density), with a lower number of nodes are also plausible and were also predicted for aquatic birds because such a structure may help submersion, since the plumage is more compressible and air can escape more easily (Fuller, 2015; D'alba *et al.*, 2017).

1.3. Feather structure and flight

In order to fly, birds need to generate lift and propulsive thrust, putting considerable load on remiges, i.e. the flight feathers which make up the wing (Lindhe Norberg, 2002; Pennycuik, 2015).

The aerodynamic forces are transmitted to the body via the rachis (the central shaft of the feathers). Therefore, the rachis has to be stiff enough to resist bending (Bonser, 1996). The bending stiffness of the rachis is primarily determined by the quantity and distribution of the material (keratin) in the cross-section (i.e. second moment of area), and changing the cross-sectional shape is an effective solution for adapting the bending stiffness of the different rachis segments to resist differential aerodynamic forces (Purslow & Vincent, 1978; Weber *et al.*, 2010). Accordingly, it has been found that the cross-sectional shape of the rachis changes along the longitudinal axis of feathers (Bachmann *et al.*, 2012; Sullivan *et al.*, 2017), with the largest diameters and stiffnesses in the planes with the largest bending forces, thereby keeping the weight low while still possessing rigidity in the important directions (Norberg, 1972; Purslow & Vincent, 1978).

The magnitude and the direction of the aerodynamic forces varies across the wing span, with outer primaries need to resist higher out-of-plane forces than inner primaries or secondary feathers, particularly during

downstrokes in flapping flight (Ennos *et al.*, 1995; Pennycuick, 2008). Feather position along the wing might ultimately result in differentiation in the morphological properties of the rachis (Pap *et al.*, 2015). Furthermore, the distribution of aerodynamic forces along the wing is influenced by the flight type of birds, namely whether a bird flies with continuous and high frequency wing flapping or has intermittent flight (flapping phases are interrupted by flexed-wing bounds) and whether it flaps less with lower frequency and soars or glides more. Hence, we might expect the cross-sectional morphology of the rachis to change with the main flight type among species. However, to date, morphological studies have mostly focused on primary feathers, or on a single feather of the wing. It is still unknown how shape varies along the rachis within individual feathers and among the remiges of the entire wing, and how the pattern of variation differs among species. **Therefore, in our fourth study (study IV), we investigated how the cross-sectional shape of the rachis changes (1) along the longitudinal axis of individual flight feathers, (2) across the wing and (3) among species characterized by different flight types.**

For flight, not only the morphology of the rachis of flight feathers is crucial, but also the structure of the vane (Figure 1), as it makes up most of the lifting surface of the wing, which is essential for the generation of aerodynamical forces (Lindhe Norberg, 2002). Both the leading (outer) and the trailing (inner) vanes of the feathers are created by the interconnection of barbs and barbules. The barbs are parallel branches, which are aligned on two sides of the rachis. Each barb has small barbules and even smaller hooks (barbicels). The zippering interaction between hooklets and barbules creates the smooth planar surface, the pennaceous feather vane. (Stettenheim, 2000) (Figure 1). Previous studies have shown that these structural elements are highly important. The barb and barbule density defines the air transmissivity of the vane (Müller & Patone, 1998; Dial *et al.*, 2012), while the branching angle of the barbs determines the resistance of the vane against the forces from different directions that are generated during the wingbeat cycle (Ennos *et al.*, 1995). However, the magnitude and direction of the aerodynamic load acting upon the different segments of flight feathers may vary along the wing and in function of flight

style (Pennycuick, 2008; Pap *et al.*, 2015). In view of this information, it can be assumed that these structural elements adapt to the different aerodynamical forces, and the density and branching angle of the barbs change (1) along the longitudinal axis of the vanes, (2) from the outer to the inner vanes, and (3) from the distal to the proximal feathers on the wings. Furthermore (4), this variation in structural elements is presumably connected to the flight style of the birds. These assumptions are also partly substantiated by previous studies. For example, in the domestic pigeon, a difference has been shown between the outer and inner vanes of the flight feathers in terms of barb density and air transmissivity, which is important for creating of a smooth uniform wing surface (Müller & Patone, 1998). In addition, the barb angle also changes decreasing from the base of the vane towards the tip, resulting in higher resistance against forces perpendicular to its plane (dorso-ventral forces) (Ennos *et al.*, 1995; Bachmann *et al.*, 2007).

However, very few studies have focused on more than one species and on the variation of vane structures by examining several feathers and measurement points, yet the different flight styles of bird species may be crucial in the development of feather structure (Pap *et al.*, 2015). **In our fifth study (study V), we conducted a comprehensive comparative analysis with 178 species, and examined differences in the density and branching angle of the barbs along the longitudinal axis of the outer and inner vanes of the distal (P8) and proximal (P1) primary flight feathers, and to what extent this could be explained by the different flight style of the birds.**

In summary, even though there have been many studies on the growth and origin of feathers, we have little information on the variation of the structural properties of the feathers among species and the aerodynamical, ecological and evolutionary background of this variation. Understanding how the structure of the plumage and different feather types varies among birds is essential information for answering the question of how feathers have evolved to fulfil the requirements imposed by the different environmental conditions and flight style of species. Therefore, the aim of the studies presented in my dissertation was to explore the structural variation of the plumage of birds and

the connection between this variation and the different ecological and lifestyle features to find potential adaptations.

2. Materials and methods

2.1. Study I

We used 337 cadavers of 152 bird species for the study, quantifying plumage density (number of feathers/unit of area) in two parts of the body (ventral and dorsal). We removed all feathers along specific anatomical structures of the specimens, took photos of the bare parts and used the ImageJ software to measure their area (cm²). We counted the feathers collected from the specific areas and sorted them according to feather type. Then we calculated the total feather density of the ventral and dorsal sides, and the density of the specific feather types (contour feathers, semiplume + down feathers). The species involved in the study were classified into five categories according to their lifestyle and habitat: terrestrial, riparian, waders, floating and diving aquatic birds. We used multivariate phylogenetic generalised least squares (PGLS) models, incorporating phylogenetic relatedness across species. The feather density of the ventral and dorsal side, and the density of certain feather types were used as dependent variables in separate models, in which body weight, the type of habitat and the minimum and maximum mean temperature of the wintering and breeding grounds were also included as explanatory variables.

2.2. Study II

We collected feathers from the ventral side of 1043 birds of 194 different species. We measured the following structural parameters from all feathers: length of the feathers, length of the pennaceous (distal) part, length of the plumulaceous (proximal) region, barb density of the plumulaceous and pennaceous sections, barbule density of the pennaceous section (Figure 1).

Species involved in the study were classified into four categories: terrestrial, riparian, floating and diving aquatic birds (wading species were included in the group of riparian species). Thermal conditions were characterized by the maximum mean temperature of the breeding range and minimum mean temperature of the wintering grounds of the species. In order to test the effect of ecological variables on feather traits, we performed PGLS models again, incorporating phylogenetic relatedness across species. Feather trait values were used as dependent variables in the model that also included body mass, habitat type and ambient temperature as covariates. Interactions among covariates were also tested.

2.3. Study III

We collected down feathers from 370 individuals of 156 species (Figure 1). We imported photographs of the feather samples into the ImageJ software to measure the following structural parameters: length and area of feathers, length of the barbs and barbules, density of barbules, and node density on barbules.

Species were classified into five habitat categories: terrestrial, riparian, waders, floating and diving aquatic species. Temperature loss of the body is affected by several environmental parameters; therefore, we calculated the thermal sensation index (wind chill index) using the minimum temperatures and winter maximum wind speeds of the wintering ground.

We built PGLS models where feather traits were used as a dependent variable, while body mass, habitat type and wind chill index were included as covariates.

2.4. Study IV

We collected wing feathers from eleven individuals of white stork (*Ciconia ciconia*) and ten carcasses of common buzzard (*Buteo buteo*), pygmy house sparrow (*Passer domesticus*), and pygmy cormorant (*Microcarbo*

pygmaeus), representing the four main flight styles: flapping and soaring (white stork), flapping and gliding (common buzzard), continuous flapping (pygmy cormorant), and passerine-type flight (house sparrow). We plucked all remiges from one of the two wings from each individual.

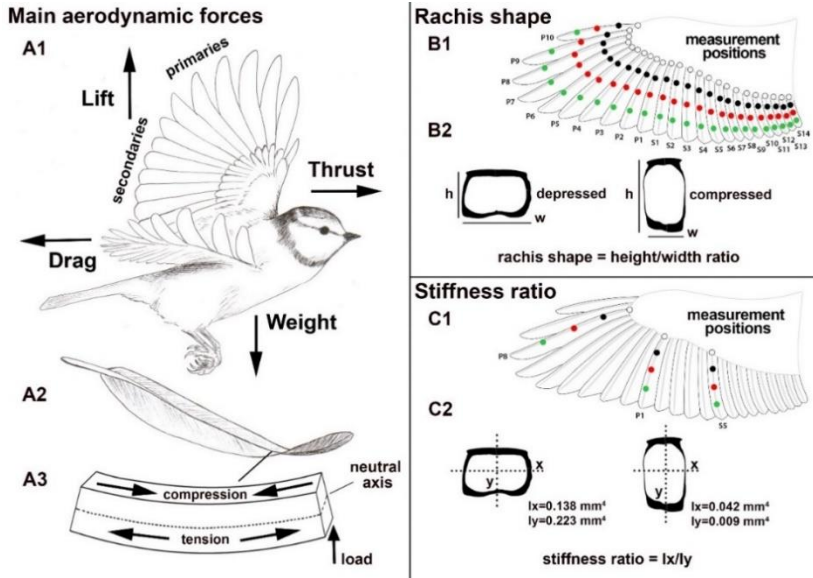


Figure 2. A1-3: The fundamental loads acting on the wing and the bending of the rachis; B1-2, C1-2: The examined morphological parameters across the wing (**study IV**).

For each feather collected we measured the dorso-ventral and lateral width at four positions along the rachis (Figure 2.). In order to describe the variation in the shape of the rachis, we calculated the dorso-ventral/lateral width ratio (i.e. height/width ratio) for each measurement position. A width ratio value higher than one indicates a higher rather than wider rachis section ('compressed' shape), and a value lower than one indicates a wider rather than higher rachis section ('depressed' shape) (Figure 2, B1-B2). We also measured

the second moment of area of the rachis cross-sections (I , mm^4) along two different axes (x , y). These indices reflect the capacity of a cross-section to resist bending in dorso-ventral (I_x) and lateral directions (I_y). We also calculated the stiffness ratio using these values (Figure 2, C1-C2).

In order to examine the variation in rachis width ratio (rachis shape) among the four measurement points of wing feathers and among the four bird species, we built GAMs (General Additive Models).

2.5. Study V

We collected distal (P8) and proximal (P1) primary flight feathers from 178 species. The leading (outer) and the trailing (inner) vanes of the two feather types were marked at three positions: 25% (base), 50% (middle) and 75% (tip) along the length of the vane. We took photographs of the feathers at each measurement position, and measured the density and branching angle of barbs with the ImageJ software.

Species were classified into four categories based on their flight style (Pennycuick, 2008; Bruderer *et al.*, 2010; Pap *et al.*, 2015): flapping-soaring, flapping-gliding, continuous flapping and passerine-type fliers. To investigate the differences in structural parameters (barb angle and barb density) between distal (P8) and proximal (P1) primary feathers, we used phylogenetic paired t-test separately at each segment along the vane (base, middle, tip) for both the outer and inner vanes. We performed similar tests to examine whether the density and branching angle of barbs changed between the outer and inner vanes and between different segments along the shaft of both P8 and P1. To investigate the effect of flight style on the variation of the structural parameters of P8 and P1, we built generalized least squares (PGLS) models.

3. Results and discussion

3.1. Adaptations in feather density to different environmental conditions

We found (**study I**) that habitat type and temperature of the wintering ground are related to the feather density, while the temperature of the breeding range does not affect the number of feathers per unit of surface area, or only to a lesser extent. On both sides of the body, the density of the examined types of feathers (contour feathers and down feathers) is greater in floating and diving birds than in terrestrial, riparian and wading birds. Furthermore, the down feather to contour feather ratio is also significantly higher in aquatic species than in their non-aquatic counterparts. We did not find any differences in feather density parameters between the two groups of aquatic species (floating and diving).

Aquatic species, compared to other groups, generally had higher feather density values, which is not surprising if we consider the water protective role of contour feathers (Grémillet *et al.*, 2005; Rijke & Jesser, 2011); the higher number of contour feathers can presumably provide a high protection level against the penetration of water, while the higher number of down feathers can provide better thermal insulation in aquatic environments. Despite the exposure to different thermal loss and buoyancy (de Vries & van Eerden, 1995; Grémillet *et al.*, 2001), diving and swimming birds had similar feather density, suggesting that the adaptation to the diving way of life manifests at the a microscopic level of feathers rather than in their density (Dove & Agreda, 2007). Our results highlighted the importance of down feathers in thermal insulation because we found that birds wintering in colder habitats have a higher density of these feathers, thus more insulating air can be stored in their plumage in harsh conditions (Williams *et al.*, 2015).

Temperature had a quadratic effect on the density of the contour feathers on the ventral side, the total density of feathers and the minimum winter temperature, thus indicating a higher density of feathers among the species that winter in the intermediate temperature range, and a lower density among those in cold or warm habitats. For species living in warmer habitats, low feather density can be beneficial as it can facilitate air flow, thereby facilitating heat

dissipation. In contrast, we cannot provide a clear explanation for the low feather density of species living in colder areas. Our results suggest that an adequate heat retention can be achieved even at lower feather densities, presumably due to the structural adaptation of the feathers. However, further studies are needed to confirm this. Our research is the first study that introduces and discusses diversity in the density of the plumage and considers the different environmental conditions of the species at the same time across species.

3.2. Structural adaptations of contour body feathers to different environmental conditions

Our findings showed (**study II**) that the structure of a bird's contour feathers is affected by the type of habitat and the temperature of its wintering ground, while it is not affected by the temperature of its breeding range. We found no differences between the pennaceous vane length of aquatic and terrestrial birds, although the downy part of the contour feathers is shorter in aquatic birds than in terrestrial birds, and the length of the contour feathers is thus also shorter in the former than in the latter. The shorter plumulaceous section in the feather length of aquatic birds suggests the need to reduce the quantity of the air trapped in the plumage to optimize the buoyancy of aquatic birds (Grémillet *et al.*, 2005). We did not find any differences in any parameter between the two types of aquatic lifestyles (floating and diving). The barbule density of the vane part was higher in aquatic than in terrestrial species; this is presumably the result of their adaptation to the aquatic lifestyle, since the contour feathers with higher barbule density may be more water resistant (Rijke & Jesser, 2011; Pap *et al.*, 2015).

The plumulaceous (downy) part of the contour feathers was longer and the barbule density was lower in the birds that winter in colder conditions than in those that winter in warmer conditions. Moreover, the barbule density of the vane part positively correlated with the minimum mean temperature of the wintering ground, indicating lower barbule density in the vanned pennaceous part of the contour feathers of the species that winter in harsh conditions. Overall, these structural characteristics refer to plumage that insulates better in

cold environments, since the longer downy part shows that the insulating layer is thicker in these species, thus enhancing the air storage capacity of the plumage (Wilson *et al.*, 1992).

The positive correlation between the barbule density of the plumulaceous part and the temperature of the wintering ground seemingly contradicts former findings (Butler *et al.*, 2008; Broggi *et al.*, 2011). Our results suggest that from the point of view of thermal insulation, a looser feather type with lower barbule density is more beneficial, since it allows more air storage. Presumably, this explains why the barbule density of the vane was lower. However, further studies are needed to confirm this link in order to reveal the correlation between the extent of heat transfer through the plumage and the feather structural parameters.

3.3. Structural adaptations of down feathers to different environmental conditions

Results showed (**study III**) that aquatic birds had down feathers with smaller and shorter barbules, and a lower node density than non-aquatic species (terrestrial, riparian and wading birds). This pattern evolved similarly on both the ventral and the dorsal side. Accordingly, aquatic habitats seem to select for a smaller down feather-structure, which resists compression to a lesser degree. The smaller down feathers show that the insulating layer they form in aquatic birds is thinner, which apparently contradicts the predicted adaptation to the higher heat loss associated with aquatic environments (Croll & McLaren, 1993; de Vries & van Eerden, 1995; Grémillet *et al.*, 2001). However, aquatic species, particularly diving birds that feed underwater, also have to face higher buoyancy if a large amount of insulating air is stored in their plumage. Presumably, adaptation to this environment may explain the thinner down layer, shorter barbules, and low node density, which may reduce the amount of air stored in the plumage (Grémillet *et al.*, 2005; D'alba *et al.*, 2017). With this structure, the plumage is less resistant to the hydrostatic pressure exerted on it during diving, and its compression facilitates the escape of air, and subsequently submerging. In addition, released air bubbles reduce friction between the body

and the water, which can further facilitate the submerging of birds (Davenport *et al.*, 2011).

Wind chill index only had an effect on the node density of the dorsal part and was higher in species that live in harsher weather conditions. Higher node density in cold and windy habitats can be explained by the need for stronger cohesion of the down feathers (Fuller, 2015; D'alba *et al.*, 2017). This is one of the main structural features for providing better air trapping capability (Fuller, 2015; D'alba *et al.*, 2017) and, hence, insulation in strong winds. Furthermore, it is plausible that the effect of habitat type and thermal condition on feather traits are not independent from each other. However, except for study II on body feather structure, we were not able to test the interaction between habitat type and ambient temperature on feather density (study I) and down feather morphology (study III). We therefore propose further studies with larger sample sizes.

3.4. Variation in rachis morphology across the wingspan of different species

We found (**study IV**) that the cross-sectional shape of the rachis, as well as its bending resistance (indicated by the second moment of area of cross-sections) to forces acting from different directions, vary along the longitudinal axis of each flight feather and across the wing. Furthermore, the pattern of change of rachis shape varied among the four species studied. In general, the calamus of flight feathers was oval in shape (slightly higher than wide) and more resistant in dorso-ventral direction for all four birds. A dorso-ventrally oriented rachis is expected, because the large forces acting on the feathers during flight are redirected towards the bones through the calamus (Bachmann *et al.*, 2012; Sullivan *et al.*, 2017). In addition, the relatively uniform shape of the calamus across the wing suggests that the forces are distributed more evenly at the base of the wing, compared to the more distal feather segments.

In contrast to the calamus, other parts of the feathers showed larger variation in the shape of the rachis across the wing. In the outer primaries of the white stork, common buzzard and house sparrow, both the width and stiffness ratio decreased along the feather shaft (i.e. the rachis became wider and stiffer

laterally than dorso-ventrally towards the feather tip), while in inner primaries and secondaries, the dorso-ventral dimeter and stiffness exceeds the lateral rachis thickness. This indicates that the rachis of outer primaries is relatively more resistant to in-plane forces, while the inner primaries and secondaries are stiffer in dorso-ventral than in lateral flexion. A generally greater dorso-ventral bending resistance is expected because the wing feathers are exposed to greater out-of-plane forces (Heers, Tobalske, & Dial, 2011; Dial *et al.*, 2012), particularly during downstrokes in flapping flight (Corning & Biewener, 1998), therefore the rachises should be stiffer in the dorso-ventral direction. However, the rachis of the outer primaries is oriented perpendicularly to the direction of the wind, hence the rachis of these feathers has to be stiff enough to withstand lateral aerodynamic forces. This interpretation of our findings corroborates the result of the study by Purslow and Vincent (1978), showing that the outermost primary of the pigeon is equally stiff laterally and dorso-ventrally, whereas the inner to outermost primaries have a higher dorso-ventral than lateral stiffness.

In the white stork and common buzzard, both the rachis of the outermost and the rachis of all emarginated distal primaries were wider laterally than dorso-ventrally. In these soaring and gliding species, the emarginated outermost primaries bend upwards and separate vertically to form the slotted wing tip on the extended wing, which confer multiple aerodynamic advantages during flight (Tucker, 1993, 1995; Palmer, 2014). In this wing type, both the outermost primary, which constitutes the leading edge, and each emarginated primary are loaded heavily in the lateral direction because these feathers are separated and each one acts like an individual airfoil, while cutting the air and overcoming air resistance (Tucker, 1995). Hence, the distal part of these feathers has to be stiff enough laterally to resist the aerodynamic forces that act in a lateral direction. Furthermore, among the outer emarginated primaries of the white stork and common buzzard, the width ratio gradually increased from the outermost towards the inner primaries, and from the tip to the base of individual feathers. This change in orientation reveals that the width in the lateral direction is most pronounced at the distal segment of the outermost primary and starts to transform wider dorso-ventrally than laterally, progressively from the outermost towards the inner primary feathers. This result supports the idea of Pennycuik (2008), and shows that the flexibility of the

rachis in outer primaries is graduated, which allows them to form the slotted wingtip passively by variations in the bending stiffness of the rachises.

In the pygmy cormorant, the lateral rachis thickness exceeds the dorsoventral width at each measurement position except at the calamus, representing an unexpected result in the case of a species characterized by high wing-beat frequencies, and therefore high aerodynamic load on the wing's feathers from the dorso-ventral direction (Usherwood 2003, Pap et al. 2015). We speculate that the rachis morphology of pygmy cormorants might be determined primarily by their aquatic lifestyle, rather than their flight style. We propose further investigations in order to analyse the effect of an aquatic lifestyle on the morphology and flexural stiffness of the rachis on a larger sample size including diving and non-diving aquatic species.

3.5. Vane density, barb angle and flight in birds

We found (**study V**) that barb density and barb angle vary along both sides of the (leading and trailing) vane and across distal (P8) and proximal (P1) flight feathers. Barb density at all measurement positions (base, middle, tip) of the leading vane of P8 was lower than that on P1. In the case of the trailing vanes, only the middle part of the vane differed, showing a higher barb density on P8 feathers. Regarding the change along the rachis, we found that both the barb density and the barb angle decreased from the base towards tip on the leading and trailing vane of both feathers. As for the differences between the leading and trailing vanes, we found that the density of barbs was higher at each position of the outer vane for both P8 and P1 feathers. Branching angle of the barbs was smaller at all measurement points of the outer vane of the P8 and P1 feathers, except the base of P1.

In general, the variation seen in the structural elements reflects the need for feathers and feather parts of different air transmissivity and resistance. In flight, the lift generation is highest at the base of flight feathers (Müller & Patone, 1998). The uniformly higher density of barbs shown at the base of the inner vanes reflects the need for low air transmissivity in this part of the wing. Distal wing feathers are exposed to a higher load, especially their tip, which is

also exposed to aerodynamic forces acting from different directions (Norberg, 1990). The tip of these can twist up to 180 degrees at certain stages of wing-beat cycles (Crandell & Tobalske, 2011). Accordingly, the barb angle decreased toward the tip of the P8 feathers, providing greater resistance to the vane and helping to avoid the detachment of barbs when the vane of the feathers is loaded heavily by aerodynamic forces (Ennos *et al.*, 1995).

In line with our predictions, the flight styles associated with different aerodynamic costs significantly influence the density and branching angle of the barbs of the flight feather vanes. Similarly to the results of our previous study (Pap *et al.*, 2015), the barb density of the vane is higher in the species that fly at a high wing-beat frequency (continuous flapping and passerine type flight) than in species characterized by more passive flight styles (soaring and gliding). In the case of the flight types, there is a higher load on flight feathers compared to the latter two types (Corning & Biewener, 1998; Usherwood, 2003; Pap *et al.*, 2015), so an adaptation is expected in terms of the high barb density in vanes, which reduces air transmissivity and increases the resistance of the vane (Ennos *et al.*, 1995). Contrary to our expectations, we did not find a consistent barb angle variation pattern among flight styles, which suggests that other factors, such as energetically and aerodynamically costly take-off and landing may also shape the vane structure, masking any possible effect of flight style.

4. Conclusions

The plumage plays various roles in the life of birds, providing insulation and enabling flight. The particularities of feather types covering the body are decisive for insulation, while the structural characteristics of the flight feathers are determinative for flight.

Based on our results, the challenges of the aquatic lifestyle, especially managing the upthrust forces that act during submersion in water, have led to a number of adaptations to the structure of the plumage. The pennaceous vane of

the contour body feathers, forming the outer layer of aquatic birds' plumages, is characterized by a high barbule density, which is more resistant to water penetration. Their insulating layer consists of densely spaced down feathers; however, this layer is relatively thin and easy to compress, which is promoted by shorter barbules with rarer nodes. On the contrary, the down feather layer of terrestrial species has a looser structure, capable of storing larger amounts of air. Presumably, the characteristic structure of aquatic birds – a dense layer of down feathers with a high keratin content – has the advantage of providing good insulation above water, but being easily compressed when submerging, decreasing the quantity of air deposited in the plumage and thus buoyancy that acts against submerging. Our studies show that habitat temperature has a significant effect on the structure and number of different feather types. Cold living birds have denser plumage that consists of longer contour feathers with a longer and more loosely structured plumulaceous downy section compared to species living in warmer environments. However, contrary to our predictions, the structure of down feathers, which provide the most effective insulation among feather types, was only negligibly affected by ambient temperature. This suggests that the selection pressure exerted by ambient temperature affects the composition of the entire plumage as well as the feather density, but not the structure of this feather type. The thermal insulation of the plumage is presumably affected by the change in the density of down feathers rather than by the differences visible in their microstructure. Furthermore, it is plausible that the effects of habitat type and temperature are not independent from each other, but due to limitation of sample size the effect of interaction between habitat type and ambient temperature could only be tested on the structure of contour body feathers. Therefore, the common effect of environmental factors on feather density and down feather structure remains to be tested on a larger sample size.

The aerodynamic pressure on the flight feathers of birds is decisive in shaping the morphology of the feathers. Our comparative study revealed that the structure of the vane varied both along the axis of each feather and among different parts of the wing. Overall, the patterns of variation found in the density and branching angle of the barbs of the vane reflect the different demands on the air transmissivity and resistance of vanes which have different roles in

flight. Furthermore, structural differences are reflected differently in species with different flight types. Based on our research, the flight habits and lifestyle characteristics of species play an important role in the evolution of the diversity of feather structure seen in various species. The vanes of species flying at high wing-beat frequencies can be characterized by higher barb densities than those of soaring species; however, the barb angles of both distal and proximal flight feathers are significantly affected by flight style. Similarly to vanes, the morphology of the rachis and its resistance to bending varies along the axis of each flight feather and across remiges of the four bird species studied. Our results thus indicate that the cross-sectional morphology of the rachis appears to be driven by the direction of in situ aerodynamic loads and the necessity to ensure appropriate stiffness to resist them. Nevertheless, because of the reduced sample size of the study, further comparative investigations are needed in order to explore the adaptation of the rachis morphology to the different flight style of birds. In addition, the results of our study provide a good basis for further comparative studies. It points out that the cross-section of the rachis varies along the wing in function of the measurement position. Thus, if the goal is to explore adaptation to flight style, it is important to select the appropriate feather and measurement position. In closing, our series of studies suggests that there is a high degree of variation in the morphology of bird plumage, which is actually the result of adaptation to the challenges imposed by different environmental conditions and flight styles.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom témavezetőimnek, dr. Lendvai Ádám Zoltánnak és dr. Pap Péter Lászlónak a doktori képzés alatt nyújtott támogatásukért. Nélkülük ez a dolgozat nem valósulhatott volna meg. Köszönöm dr. Vágási I. Csongornak az évek során nyújtott számtalan hasznos tanácsot és útmutatást, valamint dr. Vincze Orsolyának a segítséget és a kollaborációt. Hálás vagyok az Evolúciós Ökológia Csoport (Babeş-Bolyai Tudományegyetem), a Viselkedésokológiai Kutatócsoport (Debreceni Egyetem) és a Kolozsvári Állattani Múzeum (Babeş-Bolyai Tudományegyetem) munkaközösségének a kutatások kivitelezésében nyújtott segítségükért, valamint a társszerzőknek a vizsgálatokban való együttműködésükért. Végül, de nem utolsó sorban köszönöm Osváth-Ferencz Mártának, akinek a támogatása mindvégig meghatározó volt. PhD képzésemet a Tempus Közalapítvány (ÁK-141-2/2015 – 71548) és a Collegium Talentum Program támogatta.

Acknowledgements

I am very grateful to my supervisors Dr. Ádám Zoltán Lendvai and Dr. Péter László Pap for their valuable scientific support. Without their help this thesis could not have come together. I greatly appreciate Dr. Csongor István Vágási's help and advice during my PhD years and in general. I am grateful to Dr. Orsolya Vincze, who was an excellent collaborator. Special thanks to the members of Evolutionary Ecology Group of Babeş-Bolyai University, Behavioural Ecology Research Group of Debrecen University and Zoological Museum of Babeş-Bolyai University for their help and collaboration. I would especially like to thank Márta Osváth-Ferencz, whose support was decisive. Many other collaborators provided help to carry out these studies. Their contribution is acknowledged in the papers included in the thesis. During my PhD I was supported by the Tempus Public Foundation (ÁK-141-2/2015 – 71548) and by the Collegium Talentum Programme of Hungary.

Irodalomjegyzék/References

- Bachmann T, Klän S, Baumgartner W, Klaas M, Schröder W & Wagner H. 2007.** Morphometric characterisation of wing feathers of the barn owl *Tyto alba pratincola* and the pigeon *Columba livia*. *Frontiers in Zoology* **4**: 23.
- Bachmann T, Emmerlich J, Baumgartner W, Schneider JM & Wagner H. 2012.** Flexural stiffness of feather shafts: geometry rules over material properties. *The Journal of Experimental Biology* **215**: 405–15.
- Bonser HC. 1996.** The mechanical properties of feather keratin. *Journal of Zoology*, **239**: 477–484.
- Broggi J, Gamero A, Hohtola E, Orell M & Nilsson JÅ. 2011.** Interpopulation variation in contour feather structure is environmentally determined in great tits. *PLoS ONE* **6**: e24942.
- Bruderer B, Peter D, Boldt A & Liechti F. 2010.** Wing-beat characteristics of birds recorded with tracking radar and cine camera. *Ibis* **152**: 272–291.
- Butler LK, Rohwer S & Speidel MG. 2008.** Quantifying structural variation in contour feathers to address functional variation and life history trade-offs. *Journal of Avian Biology* **39**: 629–639.
- Cheek RG, Alza L & McCracken KG. 2018.** Down feather structure varies between low- and high-altitude torrent ducks (*Merganetta armata*) in the Andes. *Ornitologia Neotropical* **29**: 27–35.
- Cooper SJ. 2002.** Seasonal metabolic acclimatization in mountain chickadees and juniper titmice. *Physiological and Biochemical Zoology* **75**: 386–395.
- Corning WR & Biewener AA. 1998.** In vivo strains in pigeon flight feather shafts: implications for structural design. *The Journal of Experimental Biology* **201**: 3057–3065.
- Crandell KE & Tobalske BW. 2011.** Aerodynamics of tip-reversal upstroke in a revolving pigeon wing. *The Journal of Experimental Biology* **214**: 1867–1873.
- Croll DA & McLaren E. 1993.** Diving metabolism and thermoregulation in common and thick-billed murre. *Journal of Comparative Physiology B* **163**: 160–166.

- D'alba L, Carlsen TH, Ásgeirsson Á, Shawkey MD & Jónsson JE. 2017.** Contributions of feather microstructure to eider down insulation properties. *Journal of Avian Biology* **48**: 1150–1157.
- Davenport J, O'Halloran J, Hannah F, McLaughlin ÓB & Smiddy P. 2009.** Comparison of plumages of White-throated dipper *Cinclus cinclus* and blackbird *Turdus merula*. *Waterbirds* **32**: 169–178.
- Davenport J, Hughes R, Shorten M & Larsen P. 2011.** Drag reduction by air release promotes fast ascent in jumping emperor penguins—a novel hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* **430**: 171–182.
- Dawson C, Vincent JFV, Jeronimidis G, Rice G & Forshaw P. 1999.** Heat transfer through penguin feathers. *Journal of Theoretical Biology* **199**: 291–295.
- Dial TR, Heers AM & Tobalske BW. 2012.** Ontogeny of aerodynamics in mallards: comparative performance and developmental implications. *The Journal of Experimental Biology* **215**: 3693–3702.
- Dove CJ. 2000.** A descriptive and phylogenetic analysis of plumulaceous feather characters in Charadriiformes. *Ornithological Monographs*: 1–163.
- Dove CJ & Agreda A. 2007.** Differences in plumulaceous feather characters of dabbling and diving ducks. *Condor* **109**: 192–199.
- Ennos A, Hickson J & Roberts A. 1995.** Functional morphology of the vanes of the flight feathers of the pigeon *Columba livia*. *The Journal of Experimental Biology* **198**: 1219–1228.
- Fuller ME. 2015.** The structure and properties of down feathers and their use in the outdoor industry. *PhD thesis, Univ. of Leeds*.
- Gill FB, Prum RO & Robinson SK. 2019.** *Ornithology*. New York: W. H. Freeman and Company.
- Grémillet D, Wanless S, Carss DN, Linton D, Harris MP, Speakman JR & Maho Y Le. 2001.** Foraging energetics of arctic cormorants and the evolution of diving birds. *Ecology Letters* **4**: 180–184.
- Grémillet D, Chauvin C, Wilson RP, Le Maho Y & Wanless S. 2005.** Unusual feather structure allows partial plumage wettability in diving great cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Journal of Avian Biology* **36**: 57–63.
- Grémillet D, Tuschy I & Kierspel M. 1998.** Body temperature and insulation in diving great cormorants and european shags. *Functional Ecology* **12**: 386–

394.

Handrich Y, Bevan RM, Charrassin JB, Butler PJ, Putz K, Woakes AJ, Lage J & Maho Y Le. 1997. Hypothermia in foraging king penguins. *Nature* **388**: 64–67.

Heers AM & Dial KP. 2011. From extant to extinct: locomotor ontogeny and the evolution of avian flight. *Trends in Ecology & Evolution* **27**: 296–305.

Heers AM, Tobalske BW & Dial KP. 2011. Ontogeny of lift and drag production in ground birds. *The Journal of Experimental Biology* **214**: 717–725.

Hutt FB. 1938. Number of feathers and body size in passerine birds. *The Auk* **55**: 651–657.

Koskenpato K, Ahola K, Karstinen T & Karell P. 2016. Is the denser contour feather structure in pale grey than in pheomelanic brown tawny owls *Strix aluco* an adaptation to cold environments? *Journal of Avian Biology* **47**: 1–6.

Lee J, Sarre SD, Joseph L & Robertson J. 2016. Microscopic characteristics of the plumulaceous feathers of Australian birds: a preliminary analysis of taxonomic discrimination for forensic purposes. *Australian Journal of Forensic Sciences* **48**: 421–444.

Lees J, Garner T, Cooper G & Nudds R. 2017. Rachis morphology cannot accurately predict the mechanical performance of primary feathers in extant (and therefore fossil) feathered flyers. *Royal Society Open Science* **4**: 160927.

Lindhe Norberg UM. 2002. Structure, form, and function of flight in engineering and the living world. *Journal of Morphology* **252**: 52–81.

Lombardo MP, Bosman RM, Faro CA, Houtteman SG & Kluisza TS. 1995. Effect of feathers as nest insulation on incubation behavior and reproductive performance of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* **112**: 973–981.

Lovette IJ & Fitzpatrick JW. 2016. *Cornell Lab of Ornithology's handbook of bird biology*. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, Ltd.

McCafferty DJ, Gilbert C, Thierry a M, Currie J, Le Maho Y & Ancel a. 2013. Emperor penguin body surfaces cool below air temperature. *Biology Letters* **9**: 20121192.

Middleton ALA. 1986. Seasonal changes in plumage structure and body composition of the American goldfinch, *Carduelis tristis*. *Canadian Field-*

- Naturalist* **100**: 545–549.
- Müller W & Patone G. 1998.** Air transmissivity of feathers. *The Journal of Experimental Biology* **201**: 2591–2599.
- Norberg UM. 1972.** Functional osteology and myology of the wing of the dog-faced bat *Rousettus aegyptiacus* (Mammalia, Chiroptera). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* **73**: 1–44.
- Norberg UM. 1990.** *Vertebrate Flight: Mechanics, Physiology, Morphology, Ecology and Evolution*. Berlin: Springer.
- Palmer C. 2014.** The aerodynamics of gliding flight and its application to the arboreal flight of the Chinese feathered dinosaur *Microraptor*. *Biological Journal of the Linnean Society* **113**: 828–835.
- Pap PL, Osváth G, Sándor K, Vincze O, Bărbos L, Marton A, Nudds RL & Vágási CI. 2015.** Interspecific variation in the structural properties of flight feathers in birds indicates adaptation to flight requirements and habitat. *Functional Ecology* **29**: 746–757.
- Pap PL, Vincze O, Wekerle B, Daubner T, Vágási CI, Nudds RL, Dyke GJ & Osváth G. 2017.** A phylogenetic comparative analysis reveals correlations between body feather structure and habitat. *Functional Ecology* **31**: 1241–1251.
- Pap PL, Vincze O, Vágási CI, Salamon Z, Pándi A, Bálint B, Nord A, Nudds RL & Osváth G. 2019.** Vane macrostructure of primary feathers and its adaptations to flight in birds. *Biological Journal of the Linnean Society* **126**: 256–267.
- Pennycuick CJ. 2008.** *Modelling the flying bird*. London: Academic Press.
- Pennycuick CJ. 2015.** The flight of birds and other animals. *Aerospace* **2**: 505–523.
- Ponganis PJ, Van Dam RP, Levenson DH, Knowler T, Ponganis K V. & Marshall G. 2003.** Regional heterothermy and conservation of core temperature in emperor penguins diving under sea ice. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology* **135**: 477–487.
- Prum RO & Brush AH. 2002.** The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly Review of Biology* **77**: 261–295.
- Purslow PP & Vincent JF V. 1978.** Mechanical properties of primary feathers

- from the pigeon. *The Journal of Experimental Biology* **72**: 251–260.
- Raikow RJ. 1985.** Locomotor system. In: King A, McLelland J, eds. *Form and function in birds*. London: Academic Press, 57–147.
- Rijke AM. 1968.** The water repellency and feather structure of cormorants, *Phalacrocoracidae*. *Journal of Experimental Biology* **48**: 185–189.
- Rijke AM. 1970.** Wettability and phylogenetic development of feather structure in water birds. *The Journal of Experimental Biology* **52**: 469–479.
- Rijke AM & Jesser WA. 2011.** The water penetration and repellency of feathers revisited. *The Condor* **113**: 245–254.
- Robertson G. 2002.** Birds of a feather stick: Microscopic feather residues on stone artifacts from Deep Creek Shelter, New South Wales. **7**: 175–187.
- Srinivasan S, Chhatre SS, Guardado JO, Park KC, Parker AR, Rubner MF, McKinley GH & Cohen RE. 2014.** Quantification of feather structure, wettability and resistance to liquid penetration. *Journal of The Royal Society Interface* **11**: 20140287.
- Stephenson R & Andrews CA. 1997.** The effect of water surface tension on feather wettability in aquatic birds. *Canadian Journal of Zoology* **75**: 288–294.
- Stettenheim PR. 2000.** The integumentary morphology of modern birds - An overview. *American Zoologist* **40**: 461–477.
- Sullivan TN, Wang B, Espinosa HD & Meyers MA. 2017.** Extreme lightweight structures: avian feathers and bones. *Materials Today* **20**: 377–391.
- Tucker V. 1993.** Gliding birds: reduction of induced drag by wing tip slots between the primary feathers. *Journal of Experimental Biology* **180**: 285–310.
- Tucker V. 1995.** Drag reduction by wing tip slots in a gliding Harris' hawk, *Parabuteo unicinctus*. *The Journal of Experimental Biology* **198**: 775–81.
- Usherwood JR. 2003.** The aerodynamics of avian take-off from direct pressure measurements in Canada geese (*Branta canadensis*). *The Journal of Experimental Biology* **206**: 4051–4056.
- Videler JJ. 2005.** *Avian Flight*. New York: Oxford University Press.
- de Vries J & van Eerden MR. 1995.** Thermal conductance in aquatic birds in relation to the degree of water contact, body mass, and body fat: energetic

- implications of living in a strong cooling environment. *Physiological Zoology* **68**: 1143–1163.
- Walsberg GE. 1988.** Heat flow through avian plumages: The relative importance of conduction, convection, and radiation. *Journal of Thermal Biology* **13**: 89–92.
- Walsberg GE & King JR. 1978.** The relationship of the external surface area of birds to skin surface area and body mass. *The Journal of Experimental Biology* **76**: 185–189.
- Wang B & Meyers MA. 2017.** Seagull feather shaft: Correlation between structure and mechanical response. *Acta Biomaterialia* **48**: 270–288.
- Ward JM, McCafferty DJ, Ruxton GD & Houston DC. 2007.** Thermal consequences of turning white in winter: A comparative study of red grouse *Lagopus lagopus scoticus* and Scandinavian willow grouse *L. l. lagopus*. *Wildlife Biology* **13**: 120–129.
- Weber TP, Kranenbarg S, Hedenström A, Waarsing JH & Weinans H. 2010.** Flight feather shaft structure of two warbler species with different moult schedules: A study using high-resolution X-ray imaging. *Journal of Zoology* **280**: 163–170.
- Wetmore A. 1936.** The number of contour feathers in passeriform and related birds. *The Auk* **53**: 159–169.
- Williams CL, Hagelin JC & Kooyman GL. 2015.** Hidden keys to survival: the type, density, pattern and functional role of emperor penguin body feathers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**: 20152033.
- Wilson RP, Hustler K, Ryan PG, Burger AE & Noldeke EC. 1992.** Diving birds in cold water: Do Archimedes and Boyle determine energetic costs? *The American Naturalist* **140**: 179.
- Wolf BO & Walsberg GE. 2000.** The role of the plumage in heat transfer processes of birds. *American Zoologist* **40**: 575–584.

Az értekezés alapjául szolgáló publikációk / Publications of the thesis

- I. Osváth G**, Daubner T, Dyke GJ, Fuisz TI, Nord A, Péntes J, Vargancsik D, Vágási CI, Vincze O and Pap PL (2018). How feathered are birds? Environment predicts both the mass and density of body feathers. *Functional Ecology* 32: 701-712
- II.** Pap PL, Vincze O, Wekerle B, Daubner T, Vágási CI, Nudds RL, Dyke GJ and **Osváth G** (2017). A phylogenetic comparative analysis reveals correlations between body feather structure and habitat. *Functional Ecology* 31: 1241-1251.
- III.** Pap PL, **Osváth G**, Daubner T, Nord A and Vincze O. (2020). Down feather morphology reflects adaptation to habitat and thermal conditions across the avian phylogeny. *Evolution* 74: 2365-376.
- IV.** **Osváth G**, Vincze O, David DC, Nagy LJ, Lendvai ÁZ, Nudds RL, and Pap PL (2020). Morphological characterization of flight feather shafts in four bird species with different flight styles. *Biological Journal of the Linnean Society* 131: 192-02.
- V.** Pap PL, Vincze O, Vágási CI, Salamon Z, Pándi A, Bálint B, Nord A, Nudds RL and **Osváth G** (2019). Vane macrostructure of primary feathers and its adaptations to flight in birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 126: 256-67.



Nyilvántartási szám: DEENK/216/2021.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Osváth Gergely
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10062057

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (5)

1. Pap, P. L., **Osváth, G.**, Daubner, T., Nord, A., Vincze, O.: Down feather morphology reflects adaptation to habitat and thermal conditions across the avian phylogeny.
Evolution. 74 (10), 2365-2376, 2020. ISSN: 0014-3820.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/evo.14075>
IF: 3.698 (2019)
2. **Osváth, G.**, Vincze, O., David, D. C., Nagy, L. J., Lendvai, Á. Z., Nudds, R. L., Pap, P. L.: Morphological characterization of flight feather shafts in four bird species with different flight styles.
Biol. J. Linnean Soc. 131 (1), 192-202, 2020. ISSN: 0024-4066.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/biolinnean/blaa108>
IF: 1.961 (2019)
3. Pap, P. L., Vincze, O., Vágási, C. I., Salamon, Z., Pándi, A., Bálint, B., Nord, A., Nudds, R. L., **Osváth, G.**: Vane macrostructure of primary feathers and its adaptations to flight in birds.
Biol. J. Linnean Soc. 126 (2), 256-267, 2019. ISSN: 0024-4066.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/biolinnean/bly189>
IF: 1.961
4. **Osváth, G.**, Daubner, T., Dyke, G. J., Fuisz, T. I., Nord, A., Péntes, J., Vargancsik, D., Vágási, C. I., Vincze, O., Pap, P. L.: How feathered are birds?: Environment predicts both the mass and density of body feathers.
Funct. Ecol. 32 (3), 701-712, 2018. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.13019>
IF: 5.037
5. Pap, P. L., Vincze, O., Wekerle, B., Daubner, T., Vágási, C. I., Nudds, R. L., Dyke, G. J., **Osváth, G.**: A phylogenetic comparative analysis reveals correlations between body feather structure and habitat.
Funct. Ecol. 31 (6), 1241-1251, 2017. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12820>
IF: 5.491





További közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (11)

6. Vágási, C. I., Fülöp, A., **Osváth, G.**, Pap, P. L., Péntes, J., Benkő, Z., Lendvai, Á. Z., Barta, Z.:
Social groups with diverse personalities mitigate physiological stress in a songbird.
Proc. R. Soc. B-Biol. Sci. 288 (1943), 1-37, 2021. ISSN: 0962-8452.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.3092>
IF: 4.637 (2019)
7. Vágási, C. I., Vincze, O., Pătraș, L., **Osváth, G.**, Péntes, J., Haussmann, M. F., Barta, Z., Pap, P. L.:
Longevity and life history coevolve with oxidative stress in birds.
Funct. Ecol. 33 (1), 152-161, 2018. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.13228>
IF: 5.037
8. Vágási, C. I., Vincze, O., Pătraș, L., **Osváth, G.**, Marton, A., Bărbos, L., Sol, D., Pap, P. L.: Large-brained birds suffer less oxidative damage.
J. Evol. Biol. 29, 1968-1976, 2016. ISSN: 1010-061X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jeb.12920>
IF: 2.792
9. Vágási, C. I., Pap, P. L., Vincze, O., **Osváth, G.**, Erritzøe, J., Møller, A. P.: Morphological adaptations to migration in birds.
Evol. Biol. 43 (1), 48-59, 2016. ISSN: 0071-3260.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11692-015-9349-0>
IF: 2.084
10. Vincze, O., Vágási, C. I., Pap, P. L., **Osváth, G.**, Møller, A. P.: Brain regions associated with visual cues are important for bird migration.
Biol. Lett. 11, 1-4, 2015. ISSN: 1744-9561.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0678>
IF: 2.823
11. Pap, P. L., **Osváth, G.**, Sándor, K., Vincze, O., Bărbos, L., Marton, A., Nudds, R. L., Vágási, C. I.:
Interspecific variation in the structural properties of flight feathers in birds indicates adaptation to flight requirements and habitat.
Funct. Ecol. 29 (6), 746-757, 2015. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12419>
IF: 5.21





12. Pap, P. L., Vágási, C. I., Vincze, O., **Osváth, G.**, Veres-Szászka, J., Cziráj, G. Á.: Physiological pace of life: the link between constitutive immunity, developmental period, and metabolic rate in European birds.
Oecologia. 177 (1), 147-158, 2015. ISSN: 0029-8549.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-014-3108-2>
IF: 2.902
13. Pap, P. L., Pátraş, L., **Osváth, G.**, Buehler, D. M., Versteegh, M. A., Sesarman, A., Banciu, M., Vágási, C. I.: Seasonal Patterns and Relationships among Coccidian Infestations, Measures of Oxidative Physiology, and Immune Function in Free-Living House Sparrows over an Annual Cycle.
Physiol. Biochem. Zool. 88 (4), 395-405, 2015. ISSN: 1522-2152.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/681243>
IF: 2.007
14. Pap, P. L., **Osváth, G.**, Aparicio, J. M., Bárbos, L., Matyjasik, P., Rubolini, D., Saino, N., Vágási, C. I., Vincze, O., Möller, A. P.: Sexual dimorphism and population differences in structural properties of barn swallow (*Hirundo rustica*) wing and tail feathers.
PLoS One. 10 (6), 1-17, 2015. EISSN: 1932-6203.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0130844>
IF: 3.057
15. Pap, P. L., Vágási, C. I., Cziráj, G. Á., Titilincu, A., Pintea, A., **Osváth, G.**, Fülöp, A., Barta, Z.: The Effect of Coccidians on The Condition and Immune profile of Molting House Sparrows (*Passer domesticus*).
Auk. 128 (2), 330-339, 2011. ISSN: 0004-8038.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1525/auk.2011.10142>
IF: 2.156
16. Pap, P. L., Vágási, C. I., **Osváth, G.**, Mureşan, C., Barta, Z.: Seasonality in the uropygial gland size and feather mite abundance in house sparrows *Passer domesticus*: natural covariation and an experiment.
J. Avian Biol. 41 (6), 653-661, 2010. ISSN: 0908-8857.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05146.x>
IF: 2.31

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 53,163

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre): 18,148

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományos metrika ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2021.04.22.





Registry number: DEENK/216/2021.PL
Subject: PhD Publication List

Candidate: Gergely Osváth

Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences

MTMT ID: 10062057

List of publications related to the dissertation

Foreign language scientific articles in international journals (5)

1. Pap, P. L., **Osváth, G.**, Daubner, T., Nord, A., Vincze, O.: Down feather morphology reflects adaptation to habitat and thermal conditions across the avian phylogeny.
Evolution. 74 (10), 2365-2376, 2020. ISSN: 0014-3820.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/evo.14075>
IF: 3.698 (2019)
2. **Osváth, G.**, Vincze, O., David, D. C., Nagy, L. J., Lendvai, Á. Z., Nudds, R. L., Pap, P. L.:
Morphological characterization of flight feather shafts in four bird species with different flight styles.
Biol. J. Linnean Soc. 131 (1), 192-202, 2020. ISSN: 0024-4066.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/biolinnean/blaa108>
IF: 1.961 (2019)
3. Pap, P. L., Vincze, O., Vágási, C. I., Salamon, Z., Pándi, A., Bálint, B., Nord, A., Nudds, R. L.,
Osváth, G.: Vane macrostructure of primary feathers and its adaptations to flight in birds.
Biol. J. Linnean Soc. 126 (2), 256-267, 2019. ISSN: 0024-4066.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/biolinnean/bly189>
IF: 1.961
4. **Osváth, G.**, Daubner, T., Dyke, G. J., Fuisz, T. I., Nord, A., Péntzes, J., Vargancsik, D., Vágási, C.
I., Vincze, O., Pap, P. L.: How feathered are birds?: Environment predicts both the mass and
density of body feathers.
Funct. Ecol. 32 (3), 701-712, 2018. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.13019>
IF: 5.037
5. Pap, P. L., Vincze, O., Wekerle, B., Daubner, T., Vágási, C. I., Nudds, R. L., Dyke, G. J., **Osváth, G.**:
A phylogenetic comparative analysis reveals correlations between body feather structure
and habitat.
Funct. Ecol. 31 (6), 1241-1251, 2017. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12820>
IF: 5.491





List of other publications

Foreign language scientific articles in international journals (11)

6. Vágási, C. I., Fülöp, A., **Osváth, G.**, Pap, P. L., Péntzes, J., Benkő, Z., Lendvai, Á. Z., Barta, Z.:
Social groups with diverse personalities mitigate physiological stress in a songbird.
Proc. R. Soc. B-Biol. Sci. 288 (1943), 1-37, 2021. ISSN: 0962-8452.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.3092>
IF: 4.637 (2019)
7. Vágási, C. I., Vincze, O., Pătraș, L., **Osváth, G.**, Péntzes, J., Haussmann, M. F., Barta, Z., Pap, P.
L.: Longevity and life history coevolve with oxidative stress in birds.
Funct. Ecol. 33 (1), 152-161, 2018. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.13228>
IF: 5.037
8. Vágási, C. I., Vincze, O., Pătraș, L., **Osváth, G.**, Marton, A., Bárbos, L., Sol, D., Pap, P. L.: Large-brained birds suffer less oxidative damage.
J. Evol. Biol. 29, 1968-1976, 2016. ISSN: 1010-061X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jeb.12920>
IF: 2.792
9. Vágási, C. I., Pap, P. L., Vincze, O., **Osváth, G.**, Erritzøe, J., Møller, A. P.: Morphological adaptations to migration in birds.
Evol Biol. 43 (1), 48-59, 2016. ISSN: 0071-3260.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s11692-015-9349-0>
IF: 2.084
10. Vincze, O., Vágási, C. I., Pap, P. L., **Osváth, G.**, Møller, A. P.: Brain regions associated with visual cues are important for bird migration.
Biol. Lett. 11, 1-4, 2015. ISSN: 1744-9561.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0678>
IF: 2.823
11. Pap, P. L., **Osváth, G.**, Sándor, K., Vincze, O., Bárbos, L., Marton, A., Nudds, R. L., Vágási, C. I.:
Interspecific variation in the structural properties of flight feathers in birds indicates adaptation to flight requirements and habitat.
Funct. Ecol. 29 (6), 746-757, 2015. ISSN: 0269-8463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12419>
IF: 5.21





12. Pap, P. L., Vágási, C. I., Vincze, O., **Osváth, G.**, Veres-Szászka, J., Cziráj, G. Á.: Physiological pace of life: the link between constitutive immunity, developmental period, and metabolic rate in European birds.
Oecologia. 177 (1), 147-158, 2015. ISSN: 0029-8549.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-014-3108-2>
IF: 2.902
13. Pap, P. L., Pătraș, L., **Osváth, G.**, Buehler, D. M., Versteegh, M. A., Sesarman, A., Banciu, M., Vágási, C. I.: Seasonal Patterns and Relationships among Coccidian Infestations, Measures of Oxidative Physiology, and Immune Function in Free-Living House Sparrows over an Annual Cycle.
Physiol. Biochem. Zool. 88 (4), 395-405, 2015. ISSN: 1522-2152.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1086/681243>
IF: 2.007
14. Pap, P. L., **Osváth, G.**, Aparicio, J. M., Bărbos, L., Matyjasik, P., Rubolini, D., Saino, N., Vágási, C. I., Vincze, O., Møller, A. P.: Sexual dimorphism and population differences in structural properties of barn swallow (*Hirundo rustica*) wing and tail feathers.
PLoS One. 10 (6), 1-17, 2015. EISSN: 1932-6203.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0130844>
IF: 3.057
15. Pap, P. L., Vágási, C. I., Cziráj, G. Á., Titilincu, A., Pinte, A., **Osváth, G.**, Fülöp, A., Barta, Z.: The Effect of Coccidians on The Condition and Immune profile of Molting House Sparrows (*Passer domesticus*).
Auk. 128 (2), 330-339, 2011. ISSN: 0004-8038.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1525/auk.2011.10142>
IF: 2.156
16. Pap, P. L., Vágási, C. I., **Osváth, G.**, Mureșan, C., Barta, Z.: Seasonality in the uropygial gland size and feather mite abundance in house sparrows *Passer domesticus*: natural covariation and an experiment.
J. Avian Biol. 41 (6), 653-661, 2010. ISSN: 0908-8857.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05146.x>
IF: 2.31

Total IF of journals (all publications): 53,163

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 18,148

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

22 April, 2021

