

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

**Parazitizmus és szülői gondoskodás: a korai fejlődést befolyásoló
tényezők háziveréb-fiókákban (*Passer domesticus*)**

**Parasitism and parental assistance: Factors affecting early
development in nestling house sparrows (*Passer domesticus*)**

Szabó Krisztián

Témavezető: Dr. Barta Zoltán



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2017

Bevezetés

A fészeklakó madarak fejlődésének korai szakaszát magas energiaigényű, extrém gyors növekedés jellemzi. (Case 1978). Ebben az érzékeny periódusban számos biotikus és abiotikus környezeti tényező befolyásolhatja a fiókák fejlődésére (Norris & Evans 2000, Tschirren & Richner 2006, Taborsky 2006, Monaghan 2008), és okozhat ezáltal komoly következményeket mind rövid-, mind hosszútávon. (Lindström 1999, Metcalfe & Monaghan 2001, Qvarnström & Price 2001, Gustafsson et al. 1995, Desai & Hales 1997, de Kogel 1997, Birkhead et al. 1999).

A korai fejlődést befolyásoló egyik legfontosabb tényező a szülői gondoskodás. A fészeklakó madarak legtöbbször a fejletlen fiókáknak mindkét szülő segítségével szüksége van a táplálkozáshoz (Clutton-Brock 1991). Ezért a szülők etetési viselkedésének minősége nagyban befolyásolja a fiókák túlélését és kondícióját. Biparentálisan nevelő fajoknál a szülői ráfordítások mértékét (így az etetését is) számos tényező befolyásolja. A szülők egyedi minősége mellett az aktuális egészségi állapotuk, vagy két szülő közti „tárgyalások” (mikor partnerük minőségéhez vagy aktuális befektetéséhez igazítják a sajátukét) kimenetele nagyban befolyásolhatja az aktuális etetési viselkedés mértékét. (Houston & Davies 1985, Burley 1986, Saino & Moller 1995, Dearborn 2001, Houston et al. 2005, Harrison et al. 2009).

A rövid életű fajokban a párba állt egyedeknek általában nincs információja párjuk szülői minőségéről, így ezeknél a fajoknál a hím ivari jellegek működhetnek olyan szignálként, amely őszintén jelzi viselőjük szülői képességeit. Emellett a hím másodlagos nemi jellegek egyéb, a nőstény számára fontos információt is jelezhetnek (pl. genetikai minőséget), így a jobb/rosszabb minőségű (és ezt őszintén mutató) hímek párpai igazíthatják aktuális párjuk reprodukív értékéhez a saját befektetéseik mértékét. (Burley 1986). Ezért a fiókák korai fejlődését ezeknek a szülői döntéseknek a kimenetele is nagyban befolyásolhatja. Számtalan vizsgálat született már arról, hogy a másodlagos hím nemi jellegek mennyire jelzik őszintén a nőstények számára viselőik szülői kompetenciáit, de az eredmények sokszor ellentmondóak (e.g. Mountjoy & Lemon 1997, Linville et al. 1998, Buchanan & Catchpole 2000, Candolin 2000).

A paraziták jelenléte azonban a megfelelő szülői gondoskodás és a kedvező környezeti feltételek ellenére is „belerondíthat” a fiókák korai fejlődésébe. A fészeklakó ektoparazita ízeltlábúak tipikusan a fiókák korai életszakaszában való élősködéshez adaptálódtak, amikor azok még kevésbé képesek az ellenük való védekezésre. Mivel ebben a periódusban a fiókák a gyors fejlődés és növekedés miatt sok energiát és tápanyagot igényelnek, a paraziták hatása a fiókák fitnesszére mind rövid, mind hosszútávon komoly következményekkel járhat (Moller et al. 1990, Loye & Zuk 1991 and Clayton & Moore 1997, Proctor & Owens 2000).

A fészeklakó ektoparaziták káros hatásának mértéke azonban számos tényezőtől függhet, így a környezeti feltételektől, a szülők kompenzációs mechanizmusaitól, a fiókák egyedi minőségétől vagy éppenséggel a parazitáltságuk mértékétől. Az egyes fiókák parazitáltsága a fészeken belül (vagyis a paraziták fészeken belüli eloszlása) ugyanis nagy változatosságot mutathat. Ezt általában azzal magyarázzák, hogy a paraziták bizonyos tulajdonságokkal rendelkező fiókat jobban preferálnak, valamint a fiókák között variancia van a parazitákra való fogékonyságban (Moller 1990, Lochmiller 1996, Christe et al. 1998, Roulin et al. 2003, Simon et al. 2003).

Doktori dolgozatomban háziveréb-fiókák korai fejlődésére ható két biotikus tényező, a parazitizmus és a szülői gondoskodás, szerepét vizsgáltam három terepi vizsgálat során. A

dolgozat első részében a verébfiókákat parazitáló vérszívó atkák rövid távú hatására fókuszáltam. A dolgozat második részében azokat a tényezőket vizsgáltam, amelyek a fészeklakó vérszívó atkák fészekaljon belüli eloszlását alakíthatják közvetlenül a kirepülés előtti időszakban. Végül a szülői befektetések és másodlagos nemi jellegek kapcsolatára fókuszálva azt vizsgáltam, hogy a háziveréb-hímek begyoltjának mérete összefüggésben áll-e egyes szülői befektetéseik (etetési viselkedés és kockázatvállalás) mértékével.

Specifikus célkitűzések

Vérszívó atkák hatása a verébfiókákra

A fészeklakó parazita ízeltlábúak általában a fiókák fejlődésének korai szakaszában történő élősködésre specializálódtak. Számos káros hatásukat leírták már, jelenlétük a tápanyagok elvonásával, a szövetek károsításával, irritációval, gyulladásokkal és mikropatogénnal való megfertőződéssel is járhat (Allander 1998, Clayton & Tompkins 1995, Fitze et al. 2004, Brown, Brown & Rannala 1995, Gebhardt-Henrich & Richner 1998, Simon et al. 2004, Moller et al. 1990, Loye & Zuk 1991 and Clayton & Moore 1997, Proctor & Owens 2000). Dolgozatom első részében (Szabó et al. 2002) háziveréb-fiókákon élősködő *Pellonyssus* és *Ornythonyssus* vérszívó atkák rövid távú hatását vizsgáltam, vagyis hogy hogyan hat a paraziták jelenléte a fiókák növekedésére, kondíciójára, valamint vérparaméterekkel jellemzett egészségi állapotára.

Vérszívó atkák fészekaljon belüli eloszlása

A fészeklakó parazitákkal fertőzött fészkeken belül az egyes fiókák parazitáltsága nagyban különbözhet. Ezeket a speciális eloszlásokat gyakran azzal magyarázzák, hogy az élősködők bizonyos típusú fiókákat preferálnak. A legjobb minőségű, fejlett fiókák jobb táplálékforrást vagy jobb fedezéket jelenthetnek (Kethley & Johnston 1975, Clayton 1991, Darolová et al. 1997, Dawson & Bortolotti 1997), a rossz kondícióban lévő, gyenge immunkompetenciájú egyedek pedig fogékonyabbak lehetnek rájuk (Lochmiller 1996, Saino et al. 1997, Brinkhof et al. 1999, Hoi-Leitner et al. 2001, Christie et al. 1998, Roulin et al. 2003, Simon et al. 2003). Az egyes fiókák preferálásán kívül azonban másféle mechanizmusok is szerepet játszhatnak paraziták fészekaljon belüli eloszlásában. A paraziták számra ugyanis előnyös lehet felismerni és elkerülni azokat a fiókákat, amelyek közvetlenül kirepülés előtt állnak. Ezzel ugyanis megakadályozhatják, hogy a fészket elhagyó fiókával együtt kikerüljenek a fészek számos előnyt nyújtó környezetéből. A dolgozatnak ebben a részében (Szabó et al. 2008) azokat a tényezőket és mechanizmusokat vizsgáltam, amelyek a fészeklakó vérszívó atkák fészekaljon belüli eloszlásának hátterében állhatnak.

A háziveréb-hímek begyoltjának és szülői befektetéseinek összefüggése

A párválasztás során a tojók preferálhatnak bizonyos hímekeket, mert azok vonzóbbak, és esetleg közvetett (pl. genetikai) előnyt jelentenek, vagy azért, mert jobb territóriummal vagy jobb szülői tulajdonságokkal rendelkezve közvetlen hasznot jelentenek a tojóknak (e.g. Møller et al. 1996, Møller 1988, Reyer et al. 1998, Veiga 1993, Voltura et al. 2002). A hím házi verebek legfeltűnőbb másodlagos nemi jellegének, a begyolttnak már mind az intra-, mind az interszexuális szelekcióban való szerepét kimutatták. Az ellentmondó eredmények miatt azonban még számos nyitott kérdés maradt. Nem tisztázott, hogy a nőstények a nagy (vagy éppen kicsi) begyoltttal bíró hímek választásával milyen hasznokra tehetnek szert. Dolgozatom harmadik részében azt vizsgáltam, hogy a háziveréb-hímek begyoltjának

mérete összefüggésben áll-e egyes szülői tevékenységeik (etetési viselkedés és kockázatvállalás) mértékével, valamint, hogy a tojók profitálhatnak-e az ilyen hímek választásával jó minőségű utódok vagy csökkentett szülői erőfeszítések formájában?

Módszerek

A vizsgált háziveréb-populáció

Dolgozatomban egy Debrecen melletti tehenészet területén (21°38' E, 47°32' N), vadon élő háziveréb-populációban elvégzett terepi munkák eredményét mutatom be. A terepi munkák három egymás utáni évben (2000-2002) zajlottak, minden évben két-vagy három költési periódus fészkaljain. A telep területén minden évben kb. 90-100 aktív háziveréb-fészek volt, legalább három költéssel egy szaporodási szezonban.

A telep területén található verébfészkek nagy részében a Mesostigmata rendbe tartozó vérszívó atkák parazitálták a fejlődő fiókákat. Ez a gazda-parazita rendszer a könnyen kivitelezhető terepi munkák (könnyen hozzáférhető és megfigyelhető fészek, könnyen gyűjthető paraziták) miatt megfelelően bizonyult a fiókák korai fejlődésének számos aspektusból történő tanulmányozására.

Az ektoparaziták gyűjtése

A fészeklakó ektoparazitákat minden verébfiókáról egyedileg gyűjtöttem kloroformgőz segítségével, a fészekalj legidősebb fiókájának 12 napos korában. A fészekanyagból nem történt gyűjtés. A begyűjtött atkákat sztereomikroszkóppal számoltuk, határoztuk és mértük meg. A 2001-es évben a tápláltsági állapotukat is rögzítettük az utótestük színe alapján

A madarak mérése

A fiókák adatainak mérésére (testtömeg, csüd és csőr mérete, szárny- és faroktollak hossza) a kelés utáni 12-ik napon került sor. Egyes éveken ekkor került sor a mesterségesen indukált immunválasz rögzítésére is. Ennek során a bőr alá beinjektált fitohemagglutinin oldat által 24 óra elteltével kiváltott duzzadást mértem. A fiókák kondícióját a tömeg-csüdhossz regresszió reziduálisaival jellemeztük, II típusú (SMA) regresszióval számolva.

A fiókák vérparamétereikhez a madarak szárnyvénájából vért vettem és kenetet készítettem, valamint centrifugálás után a hematokrit-értékeiket rögzítettem. A vérkenet festése után fénymikroszkóp alatt meghatároztam a különböző fehérvérsejt-típusok és a trombociták relatív (a vörösvérsejtekhez viszonyított) számát.

A felnőtt madarakat függönyháló vagy fészekcsapda segítségével fogtam be, és adataik rögzítése után egyedi azonosításra alkalmas színesgyűrűkkel láttam el.

A szülői viselkedések: etetési aktivitás és kockázatvállalás

A szülők viselkedését álcázott videokamerákkal rögzítettem. Az etetési viselkedést mindkét szülőnél a kikeléstől számított 5-ik és 9-ik napon végeztem, és az adatokból etetési rátákat számoltam. Az időjárási változók, a napszak és a fészekaljméret etetési viselkedést befolyásoló hatására kontrolláltam.

A szülők kockázatvállalási viselkedését egy, a fészek bejáratához a kikelés utáni 8-ik napon kihelyezett kitömött menyét modell segítségével vizsgáltam. A fészekpredátor-modell eltávolítása után a fészekbe történő első beugrásig eltelt időt vettem a szülői kockázatvállalás mértékének, és feljegyeztem, hogy a szülőpár tagjai közül melyik látogatja meg elsőnek a fészket (vagyis melyek a „kockázttatók”, és melyek a „követők”).

Eredmények

Vérszívó atkák a verébfészkekben

A vizsgált fészkek túlnyomó részében két vérszívó atkafaj egyedei élőködtek a verébfiókákon: leginkább a *Pellonyssus reedi* (Zumpt & Patterson 1952), kisebb mértékben az *Ornythonyssus sylviarum* (Canestrini & Fanzago 1877). A *Pellonyssus reedi*-t korábban még nem találták meg Európában.

A vizsgálatok első két évében (2000, 2001) az atkák prevalenciája 1 volt, vagyis minden vizsgált fészkekben megtaláltuk őket. Viszont a fészkek parazitáttsága igen nagy varianciát mutatott és eloszlásuk nagyon aggregált volt. Az egyes fiókákon talált paraziták száma is nagyon nagy változatosságot és aggregáltságot mutatott. A harmadik terepi évben az atkákkal fertőzött fészkek száma viszont igen lecsökkent.

A vérszívó atkák hatása a verébfiókákra

Nem találtam olyan közvetlen fitness-hatást, amit az atkáknak lehetne tulajdonítani: a fészkek aljában kikelt fiókák számát és kirepülési sikert nem befolyásolta az atkák száma. Az élőködés a fiókák testi fejlődésére sem hatott negatívan: kondíciójuk, tömegük, csüdük és, farktollaik hossza nem volt kisebb az erősebben parazitált fészkekben. Egyedül a szárnyhosszal mutatott (nemszignifikáns) negatív korrelációt a parazitaszám.

Mindazonáltal a fiókák egészségi állapotára hatással voltak az atkák: a nagyobb atkaintezítással bíró fészkekben a fiókák hematokrit-értéke kisebb volt, és vérükben a vérlemezkék és heterofil granulociták relatív száma megemelkedett. Egyéb mért vérparaméterek (limfociták, monociták és egyéb granulociták relatív száma, valamint az élettani stresszre is utaló heterofil granulocita/limfocita arány és fehérvérsejt/vörösvérsejt arány) azonban nem korreláltak a parazitáttsággal mértékével.

A vérszívó atkák fészkek alján belüli eloszlása

A vizsgált fészkekben a fiókák egyedileg mért parazitáttságra nem függött össze a kondíciójukkal, testtömegükkel, csüdméretükkel és immun-kompetenciájukkal (a PHA-kezelésre adott válaszukkal). Viszont a hosszabb szárny-és farktollal bíró fiókákon szignifikánsan kevesebb atka volt, mint a kevésbé fejlett tollazatú testvéreiken. A fiókák relatív kora is hatással volt a fészkekben az atkák eloszlására: az idősebb fiókákon kevesebb parazita volt.

A fiókák kondíciója, tömege, csüdmérete és immunkompetenciája nem állt arányban a rajtuk lévő vörös utótestű atkák számával sem (ezek azok az atkák, amelyek nemrégiben táplálkoztak, és az elfogyasztott vér látszik az utótestükben).

A hím háziverek szülői befektetése függetlenek begyoltjuk méretétől

A hímek etetési aktivitása valamivel (nem-szignifikánsan) kisebb volt, mint a tojóké, és mindkét megfigyelési napon (5ik és 9ik) hasonló szintet mutatott. A hímek etetési aktivitására a nappali átlagos hőmérséklet és a napos órák száma negatívan hatott, és a nagyobb fészkek aljánál jobban etettek.

Az etetés intenzitása kimutathatóan befolyásolta a fiókák növekedését: a két szülő együttes etetési rátája pozitívan korrelált a fiókák kirepülés előtti tömegével, kondíciójával és csüd hosszával (habár egyedül a hímek aktivitását nézve ez a hatás nem jelentkezett). A hímek etetési viselkedése nem korrelált a begyoltjuk méretével. Az átlagos méretű begyoltttal rendelkező hímek etetési rátái nem különböztek a nagy, vagy kis begyoltttal rendelkező hímek etetési rátáitól.

táraikétól, a fészekalj méret kontrollja után sem. A nőtények etetési aktivitása sem függött párjuk begyfoltméretétől.

A kockázatvállalásban a nőtények bátrabbak voltak, mint a hímek: hamarabb visszatértek a fiókáikhoz a fészekpredátor-modell eltávolítása után, és gyakrabban voltak ők azok, akik a pár két tagja közül elsőnek ugrottak be a fészekbe. Mindkét ivarnál befolyásolta a kockázatvállalási viselkedést a fészkalj mérete: a nagyobb fészekaljához hamarabb visszatértek a szülők.

A hímek kockázatvállaló viselkedése is független volt a begyfolttjuk méretétől, a fészekalj hatásának kontrollja után is. Nem volt különbség a nőtények előtt, elsőnek beugró (kockáztató) és a nőtény után, másodikként beugró (követő) hímek begyfoltmérete között sem. A nőtények kockázatvállalása sem korrelált párjuk begyfoltméretével.

A hímek és párjaik erőfeszítése között nem volt semmilyen korreláció, sem az etetési, sem a kockázatvállalási viselkedésben. A hímek begyfoltmérete nem állt összefüggésben szaporodási sikerükkel és fiókáik fejlődésével sem: sem a fészekalj méret (azaz a fiókaszám a 12 napon), sem a mért fiókaváltozók (testtömeg, kondíció, csüd- és tollhossz) nem mutatott begyfoltt-függő különbségeket.

Konklúziók

A fészeklakó madarak fejlődésének korai szakasza fontos és kritikus periódus, mely során a negatív és pozitív hatások különösen erősen befolyásolhatják a fejlődő fiókák rövid- és hosszútávú fitnessét.

A háziveretek fészkeiben talált fészeklakó *Pellonyssus* és *Ornithonyssus* atkák nem befolyásolták közvetlenül a fiókák növekedését és túlélését. Viszont az egészségi állapotukra így is hatással voltak, számos vérparaméter mutatott változást a parazitáltság miatt. Az paraziták intenzitása pozitívan korrelált vérlemezkék és a heterofil granulociták számával, és negatívan hatott a vérben lévő alakos elemek arányára (vagyis a hematokritértékre). A heterofil granulociták a patogének és a halott szövetek nemspecifikus fagocitotikus folyamataiban vesznek részt. A heterofília sokféle folyamat (így a stressz, gyulladások, fertőzések) közös tünete (Maxwell 1993, Parslow 1994). Ebben az esetben atkák gyakori csípése következtében a nyálukkal a madarakba jutó immológiai aktív komponensek is kiválthattak ilyen aspecifikus gyulladást. A vérlemezkéknek főleg a véralvadásban és a hemosztázis fenntartásában van szerepük (Campbell 1998). A megnövekedett vérlemezkeszám tehát a hemosztatikus folyamatok aktiválódására utalhat, feltehetően a gyakori atkacsípések miatti mikrosérülések miatt. Az alacsony hematokrit-értékek pedig azt mutatják, hogy az atkák nagy intenzitásban anémiát okoznak a fiókákban a vér alakos elemeinek (főleg a vörösvérsejtek) csökkentésével (Merino & Potti 1995, Potti et al. 1999, Stoehr et al. 2000, Morrison & Johnson 2002). Ez a vérszegény állapot csökkentheti az oxigénfelvételt, és az oxigénszállítás hatékonyságát, ami később komoly fitness-következményekkel járhat (Phillips et al. 1985, Clark 1991). A vérben megmutatkozó élettani változások összességében arra utalnak, hogy a vérszívó atkák káros hatása elsősorban gyulladásos folyamatok, nem-specifikus immunreakciók és anémia kiváltásán keresztül jelentkezik.

A vizsgált verébfészkekben megfigyelt parazitaeloszlások nem voltak magyarázhatók a mások által leírt gazdapreferencia-mechanizmusokkal. Ezek szerint a paraziták vagy azért preferálnak bizonyos fiókákat, mert azok jobb táplálékforrást vagy biztonságosabb környezetet jelentenek nekik (Darolová et al. 1997, Dawson & Bortolotti 1997, Roulin et al.

2003, Simon et al. 2003), vagy mert kevésbé képesek hatékony védekezésre (Moller 1990, Lochmiller 1996, Christie et al. 1998, Roulin et al. 2003, Simon et al. 2003) például az atkák táplálkozásának blokkolásával (Nazario et al. 1998, Wang et al. 1998). Vagyis ezek szerint a nagy, jó kondíciójú vagy kis, gyenge immunitású gazdákon várnánk sok parazitát. Vizsgálatomban a fiókák egyedileg mért parazitáltságára viszont nem függött össze a kondíciójukkal, testtömegükkel, testméretükkel és immun-kompetenciájukkal (a PHA-kezelésre adott válaszukkal) sem. Ezek a fiókaparaméterek nem függték össze a nemrégiben táplálkozott atkák számával sem, ami azt sugallja, hogy a nagyobb fiókák nem jelentenek kedvezőbb táplálékforrást az atkáknak, és a táplálkozásukat sem tudják jobban blokkolni, mint a rosszabb kondícióban lévő testvéreik.

Az atkák prevalenciája viszont erős negatív korrelációt mutatott a verébfiókák relatív korával és tollazatuk fejlettségével. Ez azt jelezheti, hogy az atkák aktívan elkerülik a fejlett, már kirepülés előtt álló fiókákat, és ez a viselkedés fontos szerepet játszhat az atkák fészekaljon belüli eloszlásában. A gazdák elhagyása előnyös lehet az atkáknak, mivel ha kikerülnek a fészekből (a kirepülő fiókán), az erősen csökkentheti a későbbi szaporodási esélyeiket. A legtöbb fészeklakó atkánál a párzás és tojásrakás a fészekanyagban történik, a nemtáplálkozó fejlődési stádiumok is a fészekanyagban tartózkodnak (Clark & Yunker, 1956). A fészekben maradv a atkáknak jobbak a túlélési esélyei is, valamint a párzási és a táplálkozási esélyek is nagyobbak a még ki nem repült fiókákon vagy a későbbi fészekaljak fiókáin élőködve. A fejlett fiókák felismerése és elhagyása így segíthet elkerülni a fészekből való kiűzetést. Mivel a tollak fejlettségi állapota megbízhatóan jelezheti, ha egy fióka közel áll a kirepüléshez, ennek felismerése lehet egy olyan mechanizmus, amely az atkák számára lehetővé teszi a fiókák fejlettségét megállapítani.

Habár számos vizsgálat mutatta ki a háziveréb-hímek melanin begyfaltjáról, hogy kondíciófüggő jelleg, (Jawor and Breitwisch 2003, Griffth et al. 2006), az újabb kutatások fényében a szexuális szelekcióban való szerepe csekélynek bizonyult (Nakagawa et al. 2007). A vizsgálatomban én sem találtam arra utaló bizonyítékot, hogy a begyfalt mérete jelezne a szülői gondoskodás minőségét, legalábbis a vizsgált viselkedésekben. A nagyobb begyfaltú hímek nem mutattak nagyobb etetési aktivitást és nem voltak kockázatvállalóbbak, valamint szaporodási sikerük sem volt nagyobb, mint a kisebb begyfaltúaké. Így a szexuális szelekció „jó szülő hipotézis” (Hoelzer 1989) modellje nem érvényesül ebben a populációban. Mivel arra sem találtam bizonyítékot, hogy a tojók saját szülői erőfeszítéseiket párjuk begyfaltméretéhez igazították volna, az „eltérő befektetés” hipotézist (Burley 1986) is el kell vetni. A nagyobb begyfaltú hímek nem voltak „megbecsültebbek” (vagyis párjuk nem növelte meg saját erőfeszítéseit), ez pedig arra utalhat, hogy az ilyen hímek választása nem jár közvetett (pl. genetikai) haszonnal. Végül az eredmények alapján a „csereviszony hipotézis” (Magrath & Komdeur 2003) sem tartható, legalábbis a nagyobb begyfaltú hímek sem voltak rosszabb szülők, mint a kicsi (vagy átlagos) begyfaltú társaik. Mindezek azt jelzik, hogy a begyfalt a háziveréb-hímekben nem olyan jelleg, ami a tojók számára őszintén tükrözi viselője szülői képességeit.

Köszönetnyilvánítás

Először is szeretnék mondani témavezetőmnek, Dr. Barta Zoltánnak a munkám során nyújtott segítségért, a hasznos ötletekért és kritikákért. Liker András és Szalmás Anita társszerzőként nagyban segítette munkámat. Köszönöm a debreceni Agrárgazdaság Kft. részéről Kovács Istvánnak, hogy a terepi munkákat lehetővé tette a gazdaság területén. A paraziták meghatározásában Anne Baker (Natural History Museum, London) és Rózsa Lajos (MTA-MTM-ELTE Ökológiai Kutatócsoport, Budapest) volt segítségemre. Pénzes Zsolt és Pásztory-Kovács Szilvia az analízisek során, Serfőző Zoltán a terepi munkákban segített sokat. Munkájukat ezúton is köszönöm. A szüleimnek, a családomnak és a kollégáimnak pedig köszönöm a támogatást és a türelmet.

A publikációk és hivatkozások az angol nyelvű tézisek után találhatóak

Introduction

In altricial birds, early stages of development is an important and critical period, with extremely rapid growth and high energetic demands (Case 1978). Many features of the environment, both biotic and abiotic impinge on the developing offspring in various stages of early development (Norris & Evans 2000, Tschirren & Richner 2006, Taborsky 2006, Monaghan 2008), with significant consequences on condition, survival, physiology, behaviour and reproductive performance in adulthood (Lindström 1999; Metcalfe & Monaghan 2001; Qvarnström & Price 2001, Gustafsson et al. 1995, Desai & Hales 1997, de Kogel 1997, Birkhead et al. 1999).

Parental performance is one of the most important among these features. Altricial bird offspring rely on one or both parents for early nutrition (Clutton-Brock 1991). Therefore, parental nutrition effort is crucial in offspring survival and quality. In biparental caring birds, parental provisioning effort depends on many variables. Besides individual quality, actual health status or condition, the interplay between the caring parents (by adjusting the parental efforts to the mate's effort or quality; Houston & Davies 1985, Burley 1986, Saino & Moller 1995, Dearborn 2001, Houston et al. 2005, Harrison et al. 2009) can strongly influence the level of parental provisioning behaviour. In short-lived species, male sexual ornaments might serve as a cue for females that honestly indicates male parenting ability. However, male sexual displays might signal also other (e.g. genetic) benefits, females mated with more/less ornamented males might therefore adjust their own parental effort to the reproductive value of their actual partner (Burley 1986). So thus, early development of the nestlings is influenced also by the outcome of these parental decisions. Numerous male secondary sexual traits have been examined for their putative utility as reliable indicators of male parental competence (e.g. Mountjoy & Lemon 1997, Linville et al. 1998, Buchanan & Catchpole 2000, Candolin 2000), but whether or not bird ornaments are a signal for direct benefits to prospective partners in sexual selection is controversial.

Even in case of beneficial environment and superior parental investment, the presence of parasites during offspring development can ruin a good start in life. Nest-dwelling arthropod ectoparasites are adapted to feed on early life stages of developing birds, they might have radical consequences on both short and long-term fitness, given that nestlings are exposed to them in a sensitive period of energy demanding fast growth and development (Moller et al. 1990, Loefer & Zuk 1991 and Clayton & Moore 1997, Proctor & Owens 2000).

The impact of nest-dwelling ectoparasites on nestling quality, however, may vary considerably due to variation in environmental factors, offspring quality, and individual parasite load. Within-brood distribution (and with this, parasite infestation of a given chick in a brood) is usually explained either by the parasites' preference for certain kinds of host characteristics, or by individual differences in offspring's susceptibility to parasites, often with contradicting results (Moller 1990, Lochmiller 1996, Christie et al. 1998, Roulin et al. 2003, Simon et al. 2003).

The main objective of my thesis was to highlight important aspects of rearing conditions experienced during early development of house sparrows, focusing on two biotic factors: parasitism and parental assistance. First I investigate whether natural levels of nest mite parasitism have any short-term consequences on developing house sparrow nestlings, focusing mainly on body condition and haematological responses. Second, I attempt to reveal factors and mechanisms that shape intranest distribution of macronyssid fowl mites on sparrow nestlings, shortly before their fledging. Finally, I focus on parental performance,

and study whether aspects of parental quality of house sparrow males (in form of nestling provisioning and risk-taking) is related to their secondary sexual trait, allowing females to gain direct benefits when choosing mates on their basis.

Specific objectives

Effects of haematophagous nest mites on nestling house sparrows

Nest-dwelling arthropod ectoparasites that are adapted to feed on early life stages of developing birds might, have a number of detrimental effects on nestlings, including loss of nutrients and metabolites, tissue damage, immune reactions, irritation or transmission of other infections. (Allander 1998, Clayton & Tompkins 1995, Fitze et al. 2004, Brown, Brown & Rannala 1995, Gebhardt-Henrich & Richner 1998, Simon et al. 2004). Moller et al. 1990, Loe & Zuk 1991 and Clayton & Moore 1997, Proctor & Owens 2000).

In this first part of this thesis (Szabó et al. 2002) I investigated whether intense loads of nest-dwelling blood-sucking mites affect condition and health state of developing house sparrow nestlings.

Within-brood distribution of haematophagous nest mites in nestling house sparrow broods

In developing altricial birds, infestation by nest-dwelling ectoparasitic arthropods might largely differ in the same brood. This is often explained by the parasites' preferences for certain kinds of host characteristics. Best quality can offer better resources (Kethley & Johnston 1975, Clayton 1991, Darolová et al. 1997, Dawson & Bortolotti 1997) while individuals in poor condition and low immunological quality can raise a less successful defense against parasites (Lochmiller 1996, Saino et al. 1997, Brinkhof et al. 1999, Hoi-Leitner et al. 2001, Christie et al. 1998, Roulin et al. 2003, Simon et al. 2003). Avoidance rather than preference of certain nestling by the parasites can give an alternative approach to understand within-brood variance in ectoparasite infection.

In this part of the thesis (Szabó et al. 2008) I attempted to reveal factors and mechanisms that shape intranest distribution of macronyssid fowl mites on house sparrow nestlings.

Paternal investment and badge size in house sparrows

Females may decide to mate with certain males because they are more attractive (delivering indirect benefits), or provide better resources (territory, parental care or nest defence; (e.g. Møller et al. 1996, Møller 1988, Reyer et al. 1998, Veiga 1993, Voltura et al. 2002). The throat patch of male house sparrows has been the focus of several studies that have identified its role as a sexually selected ornament in both intra- and intersexual selection processes. It is still unclear, what benefits females get from preferring large- (or even small) badged males. In this study I investigated whether aspects of parental quality (measured as nestling provisioning and risk-taking) of house sparrows males are related to their secondary sexual trait, addressing two specific questions: (i) Does parental investment of male sparrows vary with the size of their badge? (ii) Is there any relationship between the mothers' parental effort and the size of their mate's ornament? If yes, do females benefit from these differences in form of high quality offspring or reduced parental effort?

Methods

Study site and population

This thesis is based on field studies that were conducted in a population of free-living rural house sparrows, inhabiting a milk farm near to Debrecen, Hungary (21°38' E, 47°32' N). Fieldwork was carried out in three consecutive years (2000-2002), involving broods of two or three breeding attempts. Sparrows are abundant in the study site, with ca. 90-100 active nest sites, and at least with three broods per season. In the majority of the nests of the study area, nestlings were parasitised by blood-feeding mesostigmatid mites.

This host-parasite system, together with the easy feasibility of various fieldwork actions (ectoparasite sampling, nestling measurements, observation of parental behaviour) proved a suitable population for investigating several aspects of early nestling development.

Ectoparasite sampling

Ectoparasites were collected from each nestling (but not from the nest material) by using chloroform vapour when the oldest nestling in the nest was 12 days old. Mites were counted, identified and measured using a stereo microscope. Sometimes feeding status of mites was also recorded by scoring the colour of their opisthosoma.

Bird measurements

Nestlings' body parameters (body mass, tarsus and bill size, wing and tail length) were measured on the 12th day after hatching. In some cases, immunocompetence (by subdermally inoculating phytohaemagglutinin and measuring the local swelling after 24h) was also recorded. Nestling body condition was calculated as the residuals of a regression of skeletal parameters against body mass using Type II SMA regression.

To record haematological variables, blood samples were taken, smeared and stained on a microscope slide. Relative number of different leukocyte types and thrombocytes, as well as haematocrit values were determined.

In each study year, parent birds were captured by mist net or nest traps, measured and ringed with colour rings to enable individual identification.

Behavioural samplings: provisioning and risk taking

Parental behaviours were recorded using camouflaged video cameras. Provisioning behaviour of both parents were recorded on 5th and 9th day after hatching, and transformed into feeding rates, calculated by counting the numbers of feeding visits per 60 minutes to the nest. Weather conditions, time of day and number of chicks in the focal nest were controlled for.

Parental risk taking behaviour was recorded on the 8th day after hatching, by exposing feeding parents to a stuffed nest predator model. Risk taking was determined as the time to the first entry into the nest after predator removal.

Results

Haematophagous nest mites in house sparrow broods

The majority of the house sparrow nest in the study site were parasitized by two nest-dwelling haematophagous mite species, *Pellonyssus reedi* (Zumpt & Patterson 1952) and *Ornithonyssus sylviarum* (Canestrini & Fanzago 1877). This is the first report of *Pellonyssus reedi* from the European geographic region.

In the first two study year, prevalence of mites in the nests was 1, that is, all investigated broods were infected with mites. Among broods, parasite burdens varied considerably, and individual nestlings showed also highly variable and aggregated parasite loads. In the third year, parasite prevalence was very low.

Effect of nest mites on nestling house sparrows

I found no direct fitness effect of mite parasitism on the nestling sparrows: clutch size and fledging success was unrelated to parasite loads. Body parameters (body mass, body condition, skeletal and feather traits) also showed no correlation with mite intensity (only in wing measures, there was an explicit trend for negative correlation).

Yet, health status of nestling sparrows was affected by mite parasitism: with increasing mite intensity, haematocrit values of nestling sparrows decreased, while the number of thrombocytes and heterophil granulocytes increased. On the other hand, mite intensity was not related to the relative number of some blood cell types (lymphocytes, monocytes and granulocytes) and common measures of physiological stress (heterophil granulocyte/lymphocyte ratio and leukocyte/red blood cell ratio) were also not related to the mite infection.

Within-brood distribution of haematophagous nest mites suggest their adaptive host-abandonment

Mite burdens of individual nestlings before fledging were unrelated to their body condition, body mass and skeletal size measures. Similarly, immunocompetence (PHA-response) was also unrelated to individual mite loads.

However, chicks with longer wing and tail feathers had fewer mites than nestlings with less developed feathers.

Relative nestling age also had a significant effect on individual mite load, older chicks having significantly less mites than their younger nest-mates.

Furthermore, proportion of the mites that had recently fed (detected by their red opisthosoma) was unrelated of condition, body size, wing size and PHA-response of nestlings.

Paternal investment is unrelated to badge size in house sparrows

Provisioning effort of house sparrow males was slightly (non-significantly) lower than that of the females, and similar on the two records days. In males, daily temperature and number of sunny hours affected the feeding rate, and they delivered more food to larger clutches.

Parental feeding effort was associated with growth of the chicks: cumulative feeding rate of fathers and mothers measured on D9 positively correlated with nestling body mass, tarsus size and condition. Yet, male contribution to this was nonsignificant, with both feeding effort of the fathers and male shares of total parental provisioning being uncorrelated with nestling development.

Badge size of males was unrelated to their provisioning activity. Feeding rates of average-badged males were similar to large- or little-badged ones even when controlled for clutch size. Similarly, female provisioning behaviour wasn't affected by male ornament size.

In risk taking, females proved better: they had shorter return time values (the time between predator dummy removal and the first entry into the nest) and were more often the risk takers (the bird that first entered the nest) than males. Return time was affected by clutch size in both sexes: parents of larger broods entered their nest in significantly shorter time after the predator dummy removal.

Return time of males was unrelated to their badge size even after correcting for clutch size. In addition, badge size was similar in risk taker and follower males. Return time of females was also unrelated to the sexual ornament of their male partners.

In both provisioning and risk taking, there was no correlation among the partners' efforts.

Badge size seemed to have no influence on direct reproductive success and nestling development, either. There was no badge size-related difference in clutch sizes prior to fledging, and any of the measured nestling parameters.

Conclusions

In altricial birds, early development constitute an important and critical period, with extremely rapid growth and high energetic demands. During this time, rearing conditions may have both short- and long-term consequences, influencing fledging condition, survival, physiology, behaviour and reproductive performance in adulthood.

Nest-dwelling haematophagous *Pellonyssus* and *Ornithonyssus* mites apparently had no direct effect on survival and development of nestling house sparrows. Yet, mite infection did affect the blood profile of young sparrows. Mite intensity showed a significant positive correlation with heterophils and thrombocyte number. Another conspicuous consequence of mite parasitism was a definite anaemia, manifesting in low haematocrit levels. Heterophils are involved in fighting the infection in the bloodstream via non-specific phagocytosis of pathogens and dead tissue parts. Peripheral heterophylia is a widely recorded symptom recurring in almost any kind of stress, inflammation and infection (Maxwell 1993, Parslow 1994). Immunologically reactive components of mite saliva may cause such an aspecific inflammatory reaction as a consequence of frequent bites. Thrombocytes are mostly involved in processes of haemostasis (Campbell 1998). High levels of thrombocytes therefore suggest an activated haemostatic function, which may be the result of the frequent injuries caused by the blood feeding of mites. Finally, haematocrit values associated with mite loads show that these ectoparasites cause anaemia in their host due to depletion of the erythrocyte pool, as was also found in other studies investigating the effects of mites on bird hosts (Merino & Potti 1995, Potti et al. 1999, Stoehr et al. 2000, Morrison & Johnson 2002). This form of physiological handicap may have detrimental fitness consequences in the fledging period, because difficulties in oxygen uptake and transport may result in lower foraging ability and increased predation risk (Phillips et al. 1985, Clark 1991). On the whole these haematological results suggest that haematophagous mites mainly activate non-specific immune responses in sparrow chicks. Their detrimental physiological effects consist primarily of inflammatory processes and anaemia.

Within-brood distribution of fowl mites on house sparrow nestlings around fledging time was not related to those host characteristics that are often suggested as being preferred by parasites. Several studies reported preferences for large (older) nestlings by some parasite

species, and suggested that such hosts may provide better feeding conditions or safer habitat than the smaller ones (Darolová et al. 1997, Dawson & Bortolotti 1997, Roulin et al. 2003, Simon et al. 2003). Other studies suggest that the distribution of parasites may be related to individual differences in host susceptibility (Moller 1990, Lochmiller 1996, Christe et al. 1998, Roulin et al. 2003, Simon et al. 2003). For example, ectoparasites often stimulate host immunoregulatory and effector pathways that may raise an effective defense via blocking blood meal acquisition (e.g. Nazario et al. 1998, Wang et al. 1998). In contrast with these studies, I did not find any relationship between mite number and body mass, condition, tarsus length or immune response of nestlings. Furthermore, these measurements of nestlings were also unrelated to the proportion of recently fed mites, which suggests that mites do not have higher feeding success on larger hosts than on smaller ones.

On the other hand, I found clear negative relationships between nestling sparrows' age and feather development and their parasite loads. This finding may indicate that mites abandon nestling close to fledging. Avoiding old nestling might be advantageous if the removal from the nest by the fledging young seriously decrease the future reproductive prospect of the mites. Mites need the nest material for successful breeding: in these mites, mating and egg laying takes place in the nest (Clark & Yunker, 1956). Mites staying in the nest can continue to feeding and reproducing on the unfledged nestling and reproduce during the development of subsequent sparrow broods in their original nest or a nest nearby. The mechanism by which mites could perceive the development stage of their host is an open question. As feather development may be a good predictor of fledging time in sparrows, it may serve as a cue to induce the mites' avoidance or abandonment behaviour.

Although several studies support the idea that a melanin-based bib in house sparrows is a condition-dependent trait (Jawor and Breitwisch 2003, Griffith et al. 2006), latest results suggest that the bib size of male house sparrows is currently under little or, at most, weak sexual selection (Nakagawa et al. 2007). This work also failed to find any association between badge size and various components of male parental care in house sparrows, suggesting that there is no direct benefit of choosing large-badged males as social partner. Large-badged fathers don't provide more and take no greater risk than other males. Moreover, their reproductive success is similar (in form of fledging success and nestling size at fledging) to smaller-badged ones. Therefore, 'good parent' model of sexual selection (Hoelzer 1989) cannot be supported on the basis of this data. The observed behavioural patterns suggest that predictions of the 'differential allocation theory' (Burley 1986) didn't come true, either. That is, that large-badged males weren't more appreciated by females, at least females did not adjust their effort to the attractiveness of their mates. Female feeding rates and risk taking weren't related to the badge size of their partners, suggesting that (similarly to direct fitness gains) there are no indirect genetic benefits when choosing males with more elaborated signals. Moreover, the third main hypothesis attempting to explain the relationship between parental care and male ornament size was also failed in my case. Since large-badged males provided no less effort than little-badged ones as predicted by theory, 'trade-off' (Magrath & Komdeur 2003) model (to invest more in fitness-maximizing activities other than care) also failed to explain these data.

To conclude, these results suggest that badge size is probably not a signal that females can rely on when assessing real parental ability, and sparrow females might use clues other than plumage ornaments when assessing male parental quality.

Acknowledgments

First of all I would like to thank the help and support of my supervisor, Zoltán Barta. I am also thankful to András Liker and Anita Szalmás who were co-authors of the studies presented here: I am especially grateful to István Kovács and the The Agrárgazdaság Ltd. in Debrecen for allowing the fieldwork on their milk farm in the three study years. I thank Anne Baker (Natural History Museum, London) and Lajos Rózsa (HAS-ELU-HNHM Ecology Research Group, Budapest) for identifying the collected ectoparasites. I got significant help from Zolt Pénzes, Szilvia Kovács (in the data analysis), Zoltán Serfőző (in the fieldwork), some anonymous referees (in the publishing procedure) and some well known referees (when writing this thesis). I thank my parents, my family and my colleagues for their patience.

Hivatkozások / References

- Allander K. (1998) The effects of an ectoparasite on reproductive success in the great tit: a 3-year experimental study. *Canadian Journal of Zoology* 76: 19-25.
- Birkhead T. R., Fletcher F. & Pellatt E. J. (1999) Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 385–390.
- Brinkhof M. W. G., Heeb P., Kölliker M. & Richner H. (1999) Immunocompetence of nestling great tits in relation to rearing environment and parentage. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 2315-2322.
- Brown C. R., Brown M.B. & Rannala B. (1995) Ectoparasites Reduce Long-Term Survival of their Avian Host. *Proceedings of the Royal Society of London B* 262: 313-319.
- Buchanan K.L. & Catchpole C.K. (2000) Song as an indicator of male parental effort in the sedge warbler. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 321-326.
- Burley N. (1986) Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist* 127: 415-445.
- Candolin U. (2000) Increased signalling effort when survival prospects decrease: male–male competition ensures honesty. *Animal Behaviour* 60:417-422.
- Case T. J. (1978) On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *Quarterly Reviews in Biology* 53: 243–282.
- Christe P., Møller A. P. & de Lope F. (1998) Immunocompetence and nestling survival in the house martin: the tasty chick hypothesis. *Oikos* 83: 175–179.
- Clayton D.H. & Moore H. (1997) *Host–Parasite Evolution, General Principles and Avian Models*. Oxford University Press, Oxford.
- Clayton D.H. & Tompkins D.M. (1995) Comparative effects of mites and lice on the reproductive success of rock doves (*Columba livia*). *Parasitology* 110: 195-206.
- Clayton D.L. (1991) Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. In: *Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behavior*, J. E. Loye, and M. Zuk (eds.): Oxford University Press, New York, New York, p. 258-289.
- Clutton-Brock T. H. (1991) *The Evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Darolová A. (1997) The effect of ectoparasite nest load on the breeding biology of the penduline tit (*Remiz pendulinus*). *Ibis* 139: 115-120.
- Dawson, R. D., & Bortolotti G.R. (1997) Ecology of parasitism of nestling American kestrels by *Carnus hemapterus* (Diptera, Carnidae). *Canadian Journal of Zoology* 75: 2021-2026.

- De Kogel C. H. (1997) Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality of offspring, *Journal of Animal Ecology* 66: 167–178
- Dearborn D. C. (2001) Body condition and retaliation in the parental effort decisions of incubating great frigatebirds (*Fregata minor*). *Behavioral Ecology* 12: 200–206.
- Desai M. & Hales C.N. (1997) Role of fetal and infant growth in programming metabolism later in life. *Biological Reviews* 72: 329–348.
- Fitze P. S., Tschirren B. & Richner H. (2004) Life history and fitness consequences of ectoparasites. *Journal of Animal Ecology* 73: 216–226.
- Gebhardt-Henrich, S. & Richner H. (1998) Causes of growth variation and its consequences for fitness. Pages 324–339 in: Starck J. M. & Ricklefs R. E. (eds.) *Avian growth and development*. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K.
- Gustafsson L., Qvarnström A. & Sheldon B. C. (1995) Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature* 375: 311–313.
- Harrison F., Barta Z., Cuthill I. & Székely T. (2009) How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1800–1812.
- Hoi-Leitner M., Romero-Pujante M. Hoi H. & Pavlova A. (2001) Food availability & immune capacity in serins (*Serinus serinus*) nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 333–339.
- Houston A. I. & Davies N. B. (1985) The evolution of cooperation and life history in the dunnoek *Prunella modularis*. Pages 471–487. In: Sibley R. M. & Smith R.H. (eds) *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Houston A. I., Székely T. & McNamara J. M. (2005) Conflict between parents over care. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 33–38.
- Kethley J. B. & Johnston D.E. (1975) Resource tracking in bird and mammal ectoparasites. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 9: 31–236.
- Lindström J. (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 343–348.
- Linville S. U., Breitwisch R., Schilling A.J. (1998) Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. *Animal Behaviour* 55: 119–127.
- Lochmiller R. L. (1996) Immunocompetence and animal population regulation. *Oikos* 76: 594–602.
- Loye J. E. & Zuk M. (1991) *Bird-parasite interactions: ecology, evolution and behaviour*. Oxford University Press.
- Metcalfe N. P. & Monaghan P. (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution* 16: 254–260.
- Møller A. P. (1990) Effects of a haematophagous mite on the barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of the Hamilton Zuk hypothesis. *Evolution* 44: 771–784.
- Møller A. P. (1990) Sexual behaviour is related to badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 23–29.
- Møller A. P., Kimball R. T. & Erritzøe J. (1996) Sexual ornamentation, condition, and immune defence in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 317–322.
- Møller A. P. (1988) Badge size in the house sparrow *Passer domesticus*: effects of intra- and intersexual selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 373–378.
- Monaghan P. (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental

change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363, 1635-1645.

- Mountjoy J. & Lemon R.E. (1997) Male Song Complexity and Parental Care in the European Starling. *Behaviour* 134: 661 – 675.
- Nakagawa S., Ockendon N., Gillespie D.O.S., Hatchwell B.J. & Burke T. (2007) Assessing the function of house sparrows' bib size using a flexible meta-analysis method. *Behavioral Ecology* 18: 831-840.
- Norris K. & Evans M. R. (2000) Ecological immunology: life-history trade-offs and immune defence in birds. *Behavioural Ecology* 11, 19–26.
- Proctor H., & Owens I. (2000) Mites & birds: diversity, parasitism & coevolution. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 358-364.
- Qvarnström, A. & Price, T.D. (2001) Maternal effects in the determination of attractiveness. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 95–100.
- Reyer H., Fischer W., Steck P., Nabulon T. & Kessler P. (1998) Sex-specific nest defense in house sparrows (*Passer domesticus*) varies with badge size of males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 93-99.
- Roulin A., Brinkhof M. W. G., Bize P., Richner H., Jungi T.W., Bavoux C., Boileau N. & Burneleau G. (2003) Which chick is tasty to ectoparasites? The importance of host immunology vs parasite life history. *Journal of Animal Ecology* 72: 75-81.
- Saino N. & Møller A. P. (1995) Testosterone-induced depression of male parental behavior in the barn swallow: female compensation and effects on seasonal fitness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36, 151-157
- Saino N., Calza S. & Møller A.P. (1997) Immunocompetence of nestling barn swallows in relation to brood size and parental effort. *Journal of Animal Ecology* 66: 827–836.
- Simon A., Thomas D.W., Blondel J., Lambrechts M.M. & Perret P. (2003) Within-brood distribution of ectoparasite attacks on nestling blue tits: a test of the tasty chick hypothesis using inulin as a tracer. *Oikos* 102: 551-558.
- Taborsky B. (2006) Mothers determine offspring size in response to own juvenile growth conditions. *Biology Letters* 2: 225-228.
- Tschirren B. & Richner H. (2006) Parasites shape the optimal investment in immunity. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273, 1773–1777.
- Veiga, J. P. (1993) Badge size, phenotypic quality, and reproductive success in the house sparrow: a study on honest advertisement. *Evolution* 47: 1161-1170.
- Voltura K. M., Schwagmeyer P.L. & Mock D.W. (2002) Parental Feeding Rates in the House Sparrow, *Passer domesticus*: Are Larger-Badged Males Better Fathers? *Ethology* 108:1011–1022.



Nyilvántartási szám: DEENK/338/2017.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Szabó Krisztián
Neptun kód: GPQDZS
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10025320

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (2)

1. **Szabó, K.**, Szalmás, A., Liker, A., Barta, Z.: Adaptive Host-Abandonment of Ectoparasites Before Fledging? Within-Brood Distribution of Nest Mites in House Sparrow Broods.
J. Parasitol. 94 (5), 1038-1043, 2008. ISSN: 0022-3395.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1645/GE-1150.1>
IF: 1.165
2. **Szabó, K.**, Szalmás, A., Liker, A., Barta, Z.: Effects of haematophagous mites on nestling house sparrows (*Passer domesticus*).
Acta Parasitolog. 47 (4), 318-322, 2002. ISSN: 1230-2821.
IF: 0.732

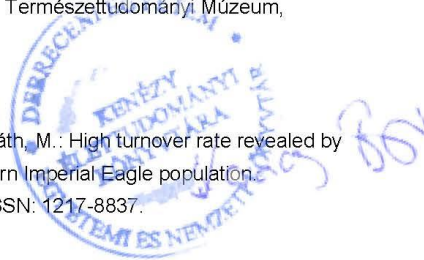
További közlemények

Magyar nyelvű könyvrészletek (1)

3. Papp, L., Földvári, M., **Szabó, K.**, Sipos, B., Péntes, Z.: A Thaumaleidae légycsalád Kárpát-medencei populációi.
In: A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása : A Kárpát medence állattani értékei és faunájának kialakulása. Szerk.: Forró László, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 261-266, 2007. ISBN: 9789637093999

Idegen nyelvű közlemények hazai folyóiratban (3)

4. Vili, N., **Szabó, K.**, Kovács, S., Kabai, P., Kalmár, L., Horváth, M.: High turnover rate revealed by non-invasive genetic analyses in an expanding Eastern Imperial Eagle population.
Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 59 (3), 279-295, 2013. ISSN: 1217-8837.
IF: 0.263





5. Mónus, F., **Szabó, K.**, Lózsá, A., Péntes, Z., Barta, Z.: Intersexual size and plumage differences in tree sparrows (*Passer montanus*): a morphological study based on molecular sex determination.
Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 57 (3), 269-276, 2011. ISSN: 1217-8837.
IF: 0.564

6. Fehér, Z., **Szabó, K.**, Bozsó, M., Péntes, Z.: Recent range expansion of *Pomatias rivulare* (Eichwald, 1829) (Mollusca: Pomatiidae) in Central-Eastern Europe.
Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 55 (1), 67-75, 2009. ISSN: 1217-8837.
IF: 0.514

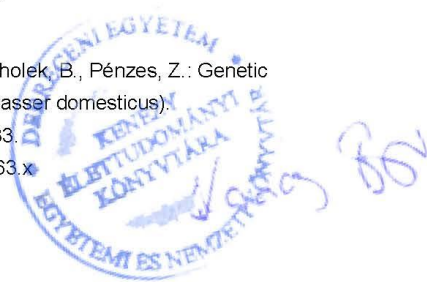
Idegen nyelvű közlemények külföldi folyóiratban (18)

7. Vörös, J., Ursenbacher, S., Kiss, I., Jelić, D., Schweiger, S., **Szabó, K.**: Increased genetic structuring of isolated populations (Caudata: Salamandridae) at the margins of the Carpathian Mountains.
J. Zool. Syst. Evol. Res. 55 (2), 138-149, 2017. ISSN: 0947-5745.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jzs.12157>
IF: 2.444 (2016)
8. Bókonyi, V., Pipoly, I., **Szabó, K.**, Preiszner, B., Vincze, E., Papp, S., Seress, G., Hammer, T., Liker, A.: Innovative females are more promiscuous in great tits (*Parus major*).
Behav. Ecol. 28 (2), 579-588, 2017. ISSN: 1045-2249.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/axx001>
IF: 3.311 (2016)
9. Harnos, A., Lang, Z., Petrás, D., Bush, S. E., **Szabó, K.**, Rózsa, L.: Size matters for lice on birds: Coevolutionary allometry of host and parasite body size.
Evolution. 71 (2), 421-431, 2017. ISSN: 0014-3820.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/evo.13147>
IF: 4.201 (2016)
10. Nemesházi, E., Kóvér, S., Zachos, F. E., Horváth, Z., Tihanyi, G., Mórocz, A., Mikuska, T., Hám, I., Literák, I., Ponnikas, S., Mizera, T., **Szabó, K.**: Natural and anthropogenic influences on the population structure of white-tailed eagles in the Carpathian Basin and central Europe.
J. Avian Biol. 47 (6), 795-805, 2016. ISSN: 0908-8857.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jav.00938>
IF: 2.228
11. **Szabó, K.**, Vörös, J.: Distribution and hybridization of *Anguis fragilis* and *A. colchica* in Hungary.
Amphib. Reptil. 35 (1), 135-140, 2014. ISSN: 0173-5373.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1163/15685381-00002927>
IF: 0.887





12. Pipoly, I., Bókony, V., Seress, G., **Szabó, K.**, Liker, A.: Effects of Extreme Weather on Reproductive Success in a Temperate-Breeding Songbird.
PLoS One. 8 (11), e80033-[11], 2013. EISSN: 1932-6203.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0080033>
IF: 3.534
13. Vili, N., Nemesházi, E., Kovács, S., Horváth, M., Kalmár, L., **Szabó, K.**: Factors affecting DNA quality in feathers used for non-invasive sampling.
J Ornithol. 154 (2), 587-595, 2013. ISSN: 2193-7192.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-013-0932-9>
14. Recuero, E., Canestrelli, D., Vörös, J., **Szabó, K.**, Poyarkov, N. A., Arntzen, J. W., Crnobrnja-Isailovic, J., Kidov, A. A., Cogălniceanu, D., Caputo, F. P., Nascetti, G., Martínez-Solano, I.: Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura, Bufonidae).
Mol. Phylogenet. Evol. 62 (1), 71-86, 2012. ISSN: 1055-7903.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2011.09.008>
IF: 4.066
15. Priskin, K., **Szabó, K.**, Tömöry, G., Bogács-Szabó, E., Csányi, B., Eördögh, R., Downes, C. S., Raskó, I.: Mitochondrial sequence variation in ancient horses from the Carpathian Basin and possible modern relatives.
Genetica. 138 (2), 211-218, 2010. ISSN: 0016-6707.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10709-009-9411-x>
IF: 2.358
16. Fehér, Z., Zettler, M., Bozsó, M., **Szabó, K.**: An attempt to reveal the systematic relationship between *Theodoxus prevostianus* (C. Pfeiffer, 1828) and *Theodoxus danubialis* (C. Pfeiffer, 1828) (Mollusca, Gastropoda, Neritidae).
Mollusca. 27 (2), 95-107, 2009. ISSN: 1864-5127.
17. Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á. Z., **Szabó, K.**, Péntzes, Z., Liker, A.: Effects of relatedness on social-foraging tactic use in house sparrows.
Anim. Behav. 77 (2), 337-342, 2009. ISSN: 0003-3472.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.10.005>
IF: 2.89
18. Liker, A., Bókony, V., Kulcsár, A., Tóth, Z., **Szabó, K.**, Kaholek, B., Péntzes, Z.: Genetic relatedness in wintering groups of house sparrows (*Passer domesticus*).
Mol. Ecol. 18 (22), 4696-4706, 2009. ISSN: 0962-1083.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04363.x>
IF: 5.96





19. Vili, N., Chavko, J., **Szabó, K.**, Kovács, S., Hornung, E., Kalmár, L., Horváth, M.: Genetic structure of the imperial eagle (*Aquila heliaca*) population in Slovakia.
Slovak Rapt. J. 3, 21-28, 2009. ISSN: 1337-3463.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/v10262-012-0029-z>
20. Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á. Z., **Szabó, K.**, Péntes, Z., Liker, A.: Kinship and aggression: do house sparrows spare their relatives?
Behav. Ecol. Sociobiol. 63 (8), 1189-1196, 2009. ISSN: 0340-5443.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-009-0768-8>
IF: 2.749
21. Fehér, Z., **Szabó, K.**, Bozsó, M., Péntes, Z.: Phylogeny and phylogeography of the species group (Gastropoda: Hygromiidae).
J. Zool. Syst. Evol. Res. 47 (4), 306-314, 2009. ISSN: 0947-5745.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0469.2009.00534.x>
IF: 1.85
22. Péntes, Z., Melika, G., Bozsó, Z., Bihari, P., Mikó, I., Tavakoli, M., Pujade-Villar, J., Fehér, B., Fülöp, D., **Szabó, K.**, Bozsó, M., Sipos, B., Somogyi, K., Stone, G. N.: Systematic re-appraisal of the gall-usurping wasp genus Hartig, 1843 (Hymenoptera: Cynipidae: Synergini).
Syst. Entomol. 34 (4), 688-711, 2009. ISSN: 0307-6970.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00482.x>
IF: 2.467
23. Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á. Z., **Szabó, K.**, Péntes, Z., Liker, A.: Whom do the sparrows follow? The effect of kinship on social preference in house sparrow flocks.
Behav. Processes. 82 (2), 173-177, 2009. ISSN: 0376-6357.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2009.06.003>
IF: 1.527
24. Herczeg, G., **Szabó, K.**, Korsós, Z.: Asymmetry and population characteristics in dice snakes (*Natrix tessellata*): an interpopulation comparison.
Amphib. Reptil. 26 (3), 422-426, 2005. ISSN: 0173-5373.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1163/156853805774408540>
IF: 0.547

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 44,257

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapján szolgáló közleményekre): 1,897

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

Debrecen, 2017.10.27.

