

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

A vedlés költségei: tollak minősége, jelzések és fiziológia

Costs of moult: feather quality, signals and physiology

Vágási I. Csongor

Témavezetők:

Prof. Barta Zoltán

Dr. Pap Péter László



DEBRECENI EGYETEM

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2013

A vedlés költségei: tollak minősége, jelzések és fiziológia

Bevezetés

A madarak legszembevetőbb tulajdonsága a tollazat, amely a testet borító kültakaró. A tollazat legfontosabb funkciói a hőszigetelés, védelem, kommunikáció és repülés lehetővé tétele (Jenni és Winkler 1994, Ginn és Melville 2007).

A tollak ellenálló képessége az egyik legkiemelkedőbb a biológiai anyagok között, ami a tollak többszörösen elágazó szerkezetének tulajdonítható. Az elágazások (ágak és ágacskák) száma, sűrűsége és mikroszerkezete határozza meg a tollak hosszát, felületét, tömegét, elhajlással szembeni ellenállását és ezeken keresztül a tollazat hőszigetelését és a repülési képességet.

A tollak javítása lehetetlen ugyanis elhalt függelékek, így fokozatos rongálódásnak vannak kitéve. A rongálódás legfontosabb okozói a tollak keratinját bontó és rongáló paraziták, számtalan repülés közbeni elhajlás, súrlódás koptató felületekhez és ultraibolya sugárzás (Bergman 1982, Jenni és Winkler 1994, Borgudd 2003, Weber *et al.* 2005, Ginn és Melville 2007). A rongálódás fontosabb típusai a tollkopás, valamint a lyukak és tollhibák megjelenése és ezekből fakadó töredezés. Ezek jelentősen befolyásolják a szárnyak alakját és felületét, így negatív hatással lehetnek a repülési képességre (Pennycuik 2008, Weber *et al.* 2010).

A tollak minősége nemcsak különféle rongálódási elváltozásokkal jellemezhető, hanem belső anyagi és szerkezeti jellemzőkkel is. Minél kevesebb keratinból épül a toll és minél inkább sérült a szerkezete, annál sérülékenyebb (Weber *et al.* 2010).

Annak ellenére, hogy a testtollak szerepe is jelentős a madarak életében, minőségük vizsgálata szinte teljesen háttérbe szorult. Feltételezték például, hogy a vedlési sebesség befolyásolja a testtollak minőségét (Nilsson és Svensson 1996, Dawson *et al.* 2000,

Broggi *et al.* 2011), ami a hőszigetelési képességen kívül a tollazati díszek milyenségét is meghatározhatja. Egyik hipotézis szerint, ami a tollazati díszek megbízhatóságát magyarázza, a rosszul időzített kései vedlés és ebből adódó gyors vedlési ráta hátrányosan hathat a tollazati díszek jelzési értékére (Serra *et al.* 2007, Griggio *et al.* 2009). Bár a vedlési kényszer hipotézisét tesztelték karotinoid-alapú díszekre, ennek érvényessége a melanin-alapú és pigmenthiányos fehér díszek esetében ismeretlen.

A vedlés adaptív értéke a rongálódó tollazat funkcionalitásának visszaállítása. Mivel a tollak anyagi és szerkezeti tulajdonságai vedléskor alakulnak ki, a vedlési időszak nagy hatással lehet a madarak rátermettségére. Véleményem szerint legalább három olyan evidencia csoport említhető, ami a fentebbi érvelést alátámasztja: (1) a vedlés időzítése és időtartama befolyásolja az egyedek vedlés utáni állapotát és viselkedését („carry-over” hatás), (2) a vedlésnek számos költsége ismert és (3) a vedlés szorosan összefügg több fiziológiai folyamattal (hormonális szabályozás, immuntevékenység, oxidatív stressz).

Értekezésemben a madarak vedlésének és a jó minőségű tollazat fejlesztésének költségeit keresem, különös tekintettel a tollminőséget jelző változók összefüggéseire, a vedlés forrásigényére, kondíciótól és fertőzöttségtől való függésére, illetve immuntevékenységgel való csereviszonyára, valamint a tollazati jelzések növesztésére. Ezeket a kérdéseket 5 vizsgálat keretében tanulmányoztam. E vizsgálatok alapján értekezésem főbb téziseit mutatom be lentebb: előbb a vizsgálatok céljait, majd rövid módszertanát, fontosabb eredményeket és ezek alapján levont következtetéseket.

A vizsgálatok céljai a következők voltak.

- (1) A repülőtollak minőségének romlása hátrányosan befolyásolhatja hordozóik repülési képességét, ami növeli a predációs kockázatot, és így végső soron csökkentheti a rátermettséget. A tollak kopása egy nyilvánvaló jele a tollak rongálódásának, mégis ennek okairól keveset tudunk. Nem ismerjük például a tollkopás éves ciklus alatti változását és összefüggését más tollminőséget jelző paraméterekkel. A tolllyukak képezik a tollazati hibák egy másik típusát; ezek helyén a tollágacsok

hiányoznak. Kiváltó okaként leggyakrabban a rágótetveket említik, bár ennek a vélt ok-okozati összefüggésnek egyelőre elmaradt a kísérleti bizonyítása. Bár használják a toll-lyukakat tollminőséget jelző elváltozásként, tollminőséggel való kapcsolata ismeretlen. **(I. cikk)**

- (2) Az életmenet elmélet egyik alappillére a jelenlegi és jövőbeni siker közötti fordított kapcsolat, azonban ennek mechanizmusa nem ismert maradéktalanul. A „vedlési kényszer” hipotézis egy lehetséges magyarázatot kínál. Eszerint a vedlést megelőző költési erőfeszítés negatív hatással lehet a vedlés időzítésére és időtartamára, ami a gyenge minőségű tollazaton keresztül fejt ki negatív hatását a fitnessre. A hipotézis a következő megfigyelésekre épül. Egyrészt, a költés és vedlés általában időben el van választva, lévén mindkettő költséges, így az időben kitolt költés kései vedléskezdéshez vezet. Másrészt, a késleltetett vedléskezdést a madarak magasabb vedlési rátával kompenzálják, ugyanis a vedlés fotoperiódus által szabályozott és a vonulás/telelés előtt be kell fejeződnie. A hipotézis kimondja, hogy gyors vedlési ütem csökkenti a tollak minőségét, aminek negatív hatása lehet a jövőbeni túlélési és szaporodási sikerre. Bár napvilágot látott a hipotézis néhány tesztje, a vizsgálatok főképp korrelatívak, vonuló fajok képezték a modell szervezeteket, nem terjesztették ki testtollakra és a kondíció hatása szintén ismeretlen. **(II. cikk)**

- (3) A paraziták széleskörű negatív hatással vannak gazdáik életfolyamataira, aminek következtében befolyásolják ezek túlélési és szaporodási sikerét. Habár a tollazatnak kimagasló szerepe van a rátermettség meghatározásában, a paraziták tollazatra kifejtett hatása meglepően kevésbé ismert. A tollazat minőségében megmutatkozó hatásuk joggal várható, ugyanis esszenciális forrásokat vonnak el a gazdától, növelik annak metabolikus rátáját, aktiválják az immuntevékenységet és oxidatív stressz állapotot válthatnak ki. Ezek mind kapcsolatban állhatnak a vedlés folyamatával és ily módon a növesztett tollak milyenségével. A kokcídiumok egysejtű bélparaziták, melyeknek fentebb említett gazdára kifejtett hatásai jól ismertek, így jó

modell rendszert képeznek a kérdéseink vizsgálatát tekintve.
(III. cikk)

- (4) A madarak tollazati díszének színét leggyakrabban a karotinoid- és melanin-pigmentek adják. A pigment-alapú tollazati szignálok mellett ismertek pigment-hiányos fehér szignálok is. A tollazati díszek révén történő kommunikáció egyik központi dogmája, hogy e szignálok által közvetített információk rendszerében könnyen elterjedhetnek a csaló jelzők (valós minőséghez képest aránytalanul fejlett szignál), amennyiben ezek létrehozása nem jár költségekkel, amelyek ráadásul nagyobbak a gyengébb kondíciójú egyedek számára (hátrányelv). A melanin-alapú és pigment-hiányos fehér jellegek létrehozási költségéért és ily módon minőségjelző értékéért felelős mechanizmusok kevésbé ismertek. (IV. cikk)
- (5) A madarak egyik forrás- és energiaigényes időszaka a vedlés. Ismerve a tollak magas proteintartalmát és szintézisük alacsony hatásfokát, a vedlés metabolikus költsége a szaporodással vetekedik, főképp a kistestű fajok esetében (testarányos költségek magasabbak). Ehhez hasonlóan a gazdaszervezetet idegen szervezetek támadásától védő immunrendszer is költséges. Emiatt joggal várható a két befektetés között egy negatív csereviszony, amit recens sejtes immunválaszt indukáló vizsgálatok is alátámasztanak (kezelt madarak lassabban vedlettek). Vizsgálatunkban a humorális immunág hasonló összefüggéseit kerestük és azt feltételeztük, hogy (i) alacsony minőségű táplálék a vedlést/tollminőséget és/vagy immunkapacitást rontja, illetve (ii) az antigénnel kezelt madarak lassabban vedlenek és/vagy gyengébb minőségű repülőtollakat növesztenek.

Módszerek

- (1) Vizsgálatunkban 3 teljes éves ciklus alatt követtük vadon élő széncinegék tollminőségének változását havi mintavételezéssel. Rögzítettük a befogott egyedek ($n = 964$) korát, nemét, biometria adatait, 8. elsőrendű evezőjük tollszárának vastag-

ságát és kondíció indexet számoltunk (tömeg és tarsus közötti I. típusú OLS regresszió reziduuma). Emellett feljegyeztük az elsőrendű evezők kopásának mértékét (0–3 skála) és megszámoltuk az összes evezőtollon lévő toll-lyukak és tollhibák számát. Kevert általánosított lineáris modellekkel elemeztük adatainkat. **(I. cikk)**

- (2) Öreg hím házi verebeket tartottunk fogságban vedlési idejük alatt ($n = 50$; 25 / beltéri röpdé). Elsőrendű evezőik vedlési állapotát és tömegüket rögzítettük tíznaponta, kondícióindexet számoltunk (log-tömeg és log-tarsus közötti II. típusú SMA regresszió meredeksége alapján). Dominanciasorban elfoglalt helyüket meghatároztuk és kontrolláltunk rá az elemzésekben. Két kísérleti csoporttal dolgoztunk: kezelt – kísérletesen gyorsított fotoperiódus és kontroll – természetessé megegyező fotoperiódus (napi 8, illetve 3 perc nappalhossz rövidülés). A tollminőség elemzése kiterjedt a repülő- (5-ös és 7-es elsőrendű evezők, legbelsőtől számolva) és testtollakra (háttollak) egyaránt. Repülőtollak paraméterei: szárny- és farokhossz, evezők hossza, tömege, tollszárának vastagsága és tollhibák száma. Testtollak paraméterei: ágacskák sűrűsége, ágak száma, pihés ágak aránya, hossz és felület. Kísérlet kezdése előtt és lejárta után, standard megvilágítás és kamera-beállítások mellett, lefényképeztük a verebek fekete torokfoltját és fehér szárnycsíkját, majd ezek méretét (mm^2) és akromatikus fényességét (feketesség illetve fehérség) mértük. Általános és általánosított lineáris modellekkel elemeztük adatainkat. **(II. és IV. cikkek)**

- (3) Öreg tojó és hím házi verebeket ($n = 60$, ivararány 1:1) tartottunk kültéri röpdékben 15 hónapon keresztül, ami két teljes vedlési időszakot ölelt át. A madarak felénél a vizsgálat teljes ideje alatt alacsony szinten tartottuk a fertőzést (gyógyított), míg másik felénél meghagytuk a természeteshez közeli fertőzöttséget (fertőzött). A madarakat 4 alkalommal mértük és mintáztuk, mindkét vedlési időszak előtt és után. Kondíciójukat, biometriaival változóikat és vedlésüket az előző vizsgálatokhoz hasonlóan mértük. További kondíció-jelző változóként

mértük a faroktömirigy térfogatát is. Az eltávolított 7-es elsőrendű evezőn mértünk hosszt, zászló felületet, tömeget, tollszár vastagságot, ág és ágacska sűrűséget, valamint teher alatti elhajlást, ami a tollak rigiditását jelzi. Általános lineáris modellekkel elemeztük adatainkat. **(III. cikk)**

- (4) Öreg hím házi verebeket ($n = 56$) tartottunk 4 kültéri röpdében teljes vedlési időszakuk alatt és két kétszintes kezelésnek vetettük alá faktoriális elrendezésben. Egyrészt manipuláltuk a fogyasztott táplálék minőségét (alacsony/magas fehérjetartalom, ezentúl AF/MF), másrészt mindkét csoportban a madarak felét immunkezeltük (birka vörösvérsejttel/fiziológiás sóoldattal oltottuk, ezentúl SRBC/PBS). Heti rendszerességgel mértük a kondíciójukat (tömeg) és elsőrendű evezőik vedlési állapotát. A vedlés végén eltávolítottuk a 2-es és 7-es elsőrendű evezőtollakat (legbelsőtől számozva) és minőségüket hossz, tömeg és tollszár-vastagság alapján jellemeztük. Az immunválaszt részben az SRBC antigénre adott antitest válasszal (hemagglutinációs teszt), részben az össz-immunoglobulinok (Ig) koncentrációjával mértük. **(V. cikk)**

Eredmények

- (1) A kopás mértéke nem-lineárisan emelkedett az éves ciklus során, leginkább megkopott tollakkal a költő madarak rendelkeztek. Ezen kívül a fiatal madarak kopottabbak voltak a teljes éves ciklus során, míg a tojók csak a költési időszakban. A toll-lyukak jelenléte pozitívan, a tömeg pedig fordítottan függött össze a kopással. A toll-lyukak száma nem növekedett a vedléstől eltelt hónapokkal. A fiatalok toll-lyuk terhelése magasabb volt, főképp a fiatal hímeké. A vastagabb tollszárú, hosszabb szárnyú és tollhibától mentes madarak kevesebb toll-lyukat hordoztak. **(I cikk)**
- (2) A kezelésnek önmagában nem volt hatása a szárny, farok és evezők hosszára, azonban interakcióban volt a kondícióval; a lassan vedlő (LV) madaragnál nem volt hatása a kondíciónak,

míg a gyorsan vedlő (GYV) csoportban csak a jó kondíciójú madarak voltak képesek az LV madarakhoz hasonló szárny-, farok- és tollhosszúságot elérni. A GYV verebek tollain több növekedési hibát találtunk. A testtollak minősége szinte kizárólag csak a kezeléstől függött; a GYV madarak tollain nagyobb volt az ágacskák sűrűsége, alacsonyabb volt a pihés ágak aránya, valamint tollaik rövidebbek és kisebbek voltak. **(II. cikk)**

A kezelés nem volt hatással sem a madarak tömegére, sem a verekedések számára, tehát a gyorsított fotóperiódus nem jelentett stresszesebb környezetet legalábbis kondíció és szociális viselkedés szempontjából. A repülőtollak és szignáltollak vedlésének kezdési ideje nem különbözött a csoportok között, ellenben a vedlés időtartama közel két héttel rövidebb volt a kezelt csoport madarainál úgy a repülőtollak, mint a szignáltollak esetében. A GYV madarak kisebb fekete torokfoltot és kevésbé fényes fehér szárnycsíkot növesztettek, mint kontroll fajtársaik. Bár a torokfolt feketesége és a szárnycsík méretében nem volt csoport-hatás, a kezelt madarak e változók esetében is gyengébben teljesítettek. **(IV. cikk)**

- (3) A gyógyított verebek faroktömirigye nagyobb volt, mint fertőzött társaiké, amikor a mirigyméret éves ciklusának csúcsán volt, de nem azon kívül. Tojók esetében a fertőzés hosszú távon (második vedlés után) negatívan befolyásolta a szárnyhosszat. A kezelés nem volt hatással a kondícióra és a vedléskezdesre, de hatással volt a tollak minőségére mindkét vedlési időszakban. A fertőzött madarak rövidebb, kisebb zászlófelületű, könnyebb, vékonyabb tollszárú, magasabb ág és ágacska sűrűségű, illetve elhajlással szemben kevésbé ellenálló repülőtollakat növesztettek. **(III. cikk)**

- (4) Az AF madarak kondíciója a teljes kísérlet alatt alacsonyabb volt. Habár a táplálékkezelés nem volt hatással az SRBC-re adott antitestválasz erősségére, az AF madarak Ig-koncentrációja 1 héttel az immunkezelés után alacsonyabb volt. Az immunkezelés nem volt hatással a tömegre. Az MF verebek vedlési rátája gyorsabb volt és összességében 2 héttel

korábban cserélték ki repülőtollaikat, ugyanis képesek voltak egyszerre több tollat növeszteni. Továbbá az MF csoportban átlagosan hosszabb és súlyosabb tollakat növesztettek a verebek. Az SRBC kezelés nem változtatta meg a vedlés folyamatát és a tollminőségre sem volt hatással. (**V. cikk**)

Diszkusszió

- (1) A költéskor aránytalanul felerősödő tollkopásért feltehetően a szülők magas erőfeszítése okolható, amit a tojók magasabb kopása is alátámaszt tudva, hogy a tojók nagyobb szerepet vállalnak a tojások és utódok gondozásában. A fiatalok egyöntetűen alacsonyabb tollminősége minden bizonnyal a gyors egyedfejlődés folyamánya, amikor egyidejűleg fejlődik ki számos vitális funkciójuk szemben a felnőtt madarak elnyúlt vedlésével, amikor látszólag mindössze keratinszintézis zajlik. Adataink megerősítik, hogy a tollazati hibák jó tollminőség jelzők és akár a madarak kondíciójáról is információt nyújthatnak. A különféle tollazati hibák negatív hatása a madarak teljesítményére erőteljesebb lehet, mint előzőleg gondoltuk, ugyanis egymással pozitívan összefüggnek. (**I. cikk**)
- (2) A gyors vedlési sebesség hátrányosan befolyásolta úgy a repülő-, mint a testtollak minőségét, ami a későbbiekben túlélési és szaporodási veszteséget eredményezhet. Ezek szerint az állandó fajok hosszabb vedlési időszaka nem jelent vedlési költségek alóli mentességet. A gyors vedléssel járó növekedési hibák arra utalnak, hogy a magas vedlési ráta stresszes, ugyanis a kortikoszteron stresszhormon fékezi a keratin szintézisét. Eredményeink támogatják a vedlési kényszer hipotézis egyik premisszáját, miszerint a testtollak minősége is közvetítheti a kurrens költési befektetés költségeit, és első ízben kínálnak kísérletes bizonyítékot erre. Mivel a GYV verebek testtollai alacsonyabb hőszigetelési kapacitással bírhatnak, egy állandó faj esetében ez komoly termoregulációs költségeket vonhat maga után a hideg téli periódusban. Ezen eredményekkel meg-

egyeznek kék- és színcinegén végzett vizsgálatok, amiben a kompromittált vedlésű madarak télen több tömeget veszítenek az éjszaka folyamán, és több energiát égetnek. Végezetül, eredményeink azt sugallják, hogy a kondíciónak nagyon fontos szerepe van a vedlési költségek megnyilvánulásában: míg kényelmes vedlési feltételek mellett a verebek jó minőségű tollakat fejlesztettek, addig csak a jó minőségű madarak voltak képesek elviselni a megemelkedett költségeket gyors tollnövesztés esetén. Ennek tág evolúciós következményei lehetnek.

(II. cikk)

- (3) Eredményeink alapján elmondható, hogy a kokcídiumok hatása jelentős a gazdák kondíciójára és tollnövesztésére. Ráadásul, ismerve a faroktömirigy tollkarbantartási szerepét, a paraziták hatása a tollazatra nagyobb lehet, mint elsőre gondolnánk. Némely hatás mindössze hosszú távon való jelentkezése mutat rá a több vedlési ciklust átfogó kísérletek fontosságára. Bár ismert volt a paraziták káros hatása a vedlésre és a tollazati díszek színezetére, tudomásunk szerint ez az első vizsgálat, amiben a repülőtollak minőségére is ezt kimutatták. Mivel a gyenge minőségű tollazat rontja a madarak repülési képességét, jelentős túlélési (predációs kockázat) költségeket vonhat maga után. **(III. cikk)**

- (4) Számos okunk van azt feltételezni, hogy a vedlési ráta hozzájárulhat a melanin-alapú szignálok egyedek közti variációjához. (i) Kéthetes különbség a vedlés időtartamában számos madárfaj esetében, köztük a házi verébnél is gyakran előfordul. (ii) Természetes körülmények között a szűkösebb források feltehetően felerősítik ezt a hatást. (iii) A melaninok biokémiai szintézisében a legtöbb reakció katalizálásáért felelős tirozináz enzim aktivitása és/vagy hatékonysága befolyásolhatja a melanizáltságot. A pigment-hiányos szignálokat jellemzően létrehozási költségektől menteseknek tekintik a szakirodalomban, éppen a pigmentek szintetizálásának költségei alóli felmentés miatt, és inkább fenntartási költségekkel magyarázzák megbízhatóságukat. Azonban ennek a feltételezésnek ellent mondanak az újabb és saját eredményeink is. A fe-

hér strukturális díszek reflektancia spektrumát a keratin mátrix alkotói (levegővel telt vakuólumok, szivacsos réteg) és ezek finom léptékű elrendezése is meghatározza. Elképzelhető, hogy a gyorsan vedlő madarak képtelenek (i) elegendő számú és méretű vakuólumot beépíteni a tollaik mikroszerkezetébe és/vagy (ii) precíz mikrostruktúrát létrehozni. Vizsgálatunk ki egészíti az előző munkákat és kiemeli a gyakran elhanyagolt vedlési időszak fontosságát, ugyanis a vedléskor jelentkező kényszerek okozta költségek összekapcsolhatják a vedlés előtti reprodukciós eseményt a jövőbeni szaporodással. Végezetül, eredményeink rámutatnak a korai költés szelekciós előnyeire. **(IV. cikk)**

- (5) Annak ellenére, hogy a vedléskori metabolikus ráta akár 100%-al megugorhat, nem találtunk csereviszonyt a vedlés és humorális immunválasz között. Ez feltehetően részben annak tudható be, hogy a humorális immunitás kevésbé költséges, amit a jelen vizsgálat is támogat, hiszen csak hosszas fehérje-hiány után csökkent az Ig szintje. Továbbá, egybecsengenek ezzel fiziológiai éves ciklusos vizsgálataink is, amiben azt találtuk, hogy szécinegék Ig szintje vedléskor a legmagasabb, valamint a házi verebek természetes antitestjei és komplement rendszere viszonylag magas szintet mutat vedlési időszakban. Ellenben sikerült bizonyítani a vedlés magas forrásigényét: az AF madarak kettős költséget szenvedtek el, ugyanis részben hosszabban vedlettek, másrészt rosszabb minőségű tollakat növesztettek; mindkettő fitness-költségekkel járhat. **(V. cikk)**

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom főképp témavezetőimnek, Barta Zoltánnak és Pap Péter Lászlónak, valamint Tökölyi Jácintnak, Czirják Gábornak, Vincze Orsolyának, Benkő Zoltánnak, Marton Attilának, Bãrbos Lõrincnek és Székely Edinának. Eredményeim nélkülük nem léteznének.

Costs of moult: feather quality, signals and physiology

Introduction

Birds (Aves) are feathered quadrupeds. The whole set of feathers constitutes the plumage, a corneous integumentary clothing, which is one of the most salient avian peculiarities. The most important functions that the plumage serves is insulation, physical barrier (e.g. protection against mechanical forces, solar radiation, parasites, and ensuring water repellence), camouflage, extravagant visual displays and flight (reviewed by Jenni & Winkler 1994, Ginn & Melville 2007).

Feather's strength-to-weight ratio is one of the highest among biological materials, which stems from the highly complex rasterized, multiply branching architecture. Spacing, number and microstructure of the primary and secondary branches define feather's length, area, mass, strength, flexural stiffness, and in turn determine heat retention efficiency and flight capacity.

Feathers are dead structures, which imply that they continuously deteriorate after becoming unsheathed. Deterioration results from exposure to fatiguing agents such as feather-degrading parasites, bending cycles, friction and UV-B radiation (Bergman 1982, Jenni & Winkler 1994, Borgudd 2003, Weber *et al.* 2005, Ginn & Melville 2007). Such malicious impacts could lead to different modes of feather damage: wear and tear, feather holes and fault bars, and associated feather fracture. These deformities can modify the strength, length, pointedness and area of the wing altering the aerodynamic conditions and morphology required for optimal flight (Pennycuick 2008, Weber *et al.* 2010).

The quality of feathers cannot be portrayed only by defects and feather losses. Feathers with lower amount of building mate-

rial and constrained structure are more susceptible to failure by wearing, microcracks or rupture (Weber *et al.* 2010).

Although body feathers serve several functions, their geometry is much more overlooked from both proximate and ultimate perspective. For instance, moult speed was also suspected to explain variation in body feather structure (Nilsson & Svensson 1996, Dawson *et al.* 2000, Broggi *et al.* 2011). Based on this, a possible honesty-reinforcing mechanism for colourful plumage ornaments was envisaged by Serra *et al.* (2007) and Griggio *et al.* (2009) who argued that signals might convey information about how the bearer timed its activities prior to and during the moult ('moult constraint' hypothesis). Whether this hypothesis applies for melanised and depigmented white ornaments is unknown.

The most efficient way damages can be left behind and feather quality resettled is feather replacement (i.e. moult). The structural, material and mechanical properties of feathers are determined once, at their development, hence moult has large footprint on future fitness landscapes. I argue that moult has crucial importance in life-history evolution and at least three lines of evidence can be mentioned to support this: (1) timing of moult and its duration affect subsequent state and behaviour ('carry-over' effect), (2) moult is costly and (3) moult is tightly coupled with other physiological processes.

My objectives were to fill some gaps in our understanding and get a deeper insight into the predictors of feather quality and the costs of moult.

- (1) Little is known about the accumulation of feather deformities during the annual cycle and how are they interrelated with each other and associated with indicators of feather quality. Beside this correlative approach, we also tested the associations between several flight feather quality measures in experimentally deparasitized birds. (**Papers I and III**)
- (2) We tested experimentally for the first time whether moult rate is traded off against feather quality in a non-migratory bird, and the proposition that moult rate might compromise body feather structure and pigmentation. (**Papers II and IV**)

- (3) Little is known about the costs of moult: dependence on condition and nutritional state, and potential interference with other demanding functions (e.g. immunity). Parasites are known to reduce condition, usurp nutrition and induce immune response in hosts. We studied these aspects both correlatively and experimentally. (**Papers I, II, III and V**)

Methods

- (1) Wild-living great tits *Parus major* sampled ($n = 964$, recaptures $n = 448$) monthly throughout three annual cycles. Birds were aged, sexed and were measured (wing and tarsus length, body mass). Feather quality: scoring wear of primaries, counting the number of feather holes and fault bars on the whole wing, measuring the diameter of 8th primary's rachis, and on a subsample ($n = 82$) the density of barbules on the 1st (inner-most) primary. Condition was expressed as the residuals of an OLS regression of mass and tarsus length. Generalized linear mixed effect models were fitted. (**Paper I**)
- (2) Adult male house sparrows *Passer domesticus* ($n = 50$) confined in indoor aviaries where they underwent their complete moult (4 months). Competitive ability determines access to food, so we calculated fighting success from dyadic interactions. Photoperiod treatment: control birds experienced natural-like light regime, while experimental birds undertook their moult under an accelerated light regime that simulated the faster approach of winter season. Measurements: wing, tail and tarsus length, primaries' moult status. The quality of flight feathers (5th and 7th primaries): mass, length, the width of the rachis and the number of fault bars. The quality of body feathers: barbule density, total number of barbs, proportion of plumaceous barbs, length and area. Plumage ornaments (melanised black badge and depigmented white wing-bar) were photographed, their area and achromatic brightness was measured. Either scaled mass index or residuals of OLS regression of

mass on tarsus length were calculated as indicator of condition. Moulting speed was determined using a logistic growth function. General and generalized linear models were fitted. (**Papers II and IV**)

- (3) Adult house sparrows ($n = 60$, sex ratio 1:1) confined in outdoor aviaries where they underwent 2 consecutive complete moults (15 months). Biometry: mass, wing-, tail- and tarsus length, uropygial gland size (L×W×H). Medication treatment: purging coccidian parasites. Infestation levels were followed by *Isospora* sp. oocyst counting. Response variables: moulting status of primaries and flight feather (7th primaries) quality (length, vane area, mass, rachis width, barb density, barbule density, vertical bending stiffness). Repeated-measures general linear models were fitted. (**Paper III**)
- (4) Adult male house sparrows ($n = 56$) confined in outdoor aviaries where they underwent their complete moult (4 months). Two treatments, each with two levels, factorial 2×2 design. Diet manipulation: low vs. high protein content; activation of the humoral immune system: injection with sheep red blood cells vs. phosphate-buffered saline (control). Immune responsiveness assayed by haemagglutination test and total immunoglobulin concentration. Biometry: wing and tarsus length, and mass. Response variables: primaries' moulting status and feather quality (2nd and 7th primaries; feather length, mass and rachis width). Moulting speed was determined using a logistic growth function. Repeated-measures general linear models were fitted. (**Paper V**)

Results

- (1) (i) Breeding may incur significant costs in terms of flight feather usage. Primaries of females are more abraded than that of males during the breeding season. (ii) The frequency of feather abnormalities may depend on the condition and feather quality of the birds. (iii) Juveniles grew feathers that deterio-

rate faster and hold higher feather hole loads. (iv) Feather abnormalities were positively interrelated: birds with feather holes had more abraded primaries, and those with fault bars had higher incidence of feather holes. **(Paper I)**

- (2) (i) The faster moult of experimental birds was detrimental for flight and body feather quality. (ii) The experimental birds harboured more fault bars, which might indicate that accelerated moulting was stressful. (iii) Rapid moulting resulted in shorter and smaller feathers with a higher barbule density and a lower proportion of plumulaceous barbs; these traits are supposed to reduce insulation capacity. (iv) Body condition was positively associated with feather traits either irrespective of the treatment (primaries' rachis width and mantle feather length) or only in the experimental group (wing, tail and primary lengths). (v) Experimental moult rate acceleration adversely affected the melanin-based badge size and the depigmented wing-bar brightness, which largely supports the 'moult constraint' hypothesis of plumage ornament production costs. **(Papers II and IV)**
- (3) (i) The long-term coccidian infestations had a significant negative effect on the condition and uropygial gland size, but only when gland is at its circannual peak. (ii) Medication had a positive effect on wing length, but only at long-term, highlighting the importance of multi-annual studies. (iii) Feather quality measures were significantly negatively affected by coccidians at both short- and long-term. **(Paper III)**
- (4) (i) House sparrows having access to low-quality food experienced a prolonged moult and produced low-quality feathers. (ii) Food-quality had no effect on the induced humoral immune response of the house sparrows during the energy- and nutrition-demanding period of moult. (iii) The activation of humoral immunity had no effect on moult. **(Paper V)**

Discussion

Flight feathers are exposed throughout millions of cycles to large aerodynamic forces and must therefore be stiff to maintain function. However, feather quality is rarely the highest possible because damages are inevitable. Damages can alter the shape and area of the wings (i.e. wing loading, which is body mass / wing area) or the stiffness of feathers. In general, such changes in the flight apparatus can deeply reduce flight ability and consequently increase flight costs and predation risk.

Wing wear reduces flight performance (Combes *et al.* 2010), increases wingbeat frequency (Hedenström *et al.* 2001), decreases take-off speed (Swaddle *et al.* 1996) and elevates mortality risk (Cartar 1992). Feathers are predisposed to fracture along fault bars (Sarasola & Jovani 2006). Because truncation reduces wing area and, in turn, upsets the optimal wing loading, thus increases flight energetics or costs of compensatory reduction of mass (Hedenström & Sunada 1999, Senar *et al.* 2002) and incur both reproductive and survival costs (Bortolotti *et al.* 2002, Pap *et al.* 2007, Møller *et al.* 2009). Feather holes might also be associated in a negative way with various measures of fitness from mating success, breeding phenology and performance, secondary sex characters until moult speed, flight ability and survival (Møller 1991, Møller *et al.* 1995, Barbosa *et al.* 2002, Møller *et al.* 2004, Gámszegi *et al.* 2005, Pap *et al.* 2005, Møller 2010, Moreno-Rueda & Hoi 2012; but see Pap *et al.* 2007).

Importantly, we showed that feather damages are positively interrelated and also influenced by feather quality (**Paper I**), which can exacerbate their negative fitness pay-offs. We found that one of the major predictors of feather damage is age: juvenile birds have lower quality feathers and this age pattern was consistently true for each feather deformity (i.e. wear, fault bars and feather holes; Pap *et al.* 2007, **Paper I**). This could arise because nestlings have accelerated growth rate. The considerably lower feather quality of juveniles combined with their possible adverse

effects on flight might explain the generally lower breeding success (Curio 1983; reviewed by Forslund & Pärt 1995) and reduced survival expectancies of juveniles, which are quite general phenomena among birds.

The gradual weakening of feathers (e.g. different structural failures [Bodde *et al.* 2011] or getting less stiff at bending) can also be detrimental for flight ability (Weber *et al.* 2010). This accelerates the negative effects of low feather quality because such feathers degrade faster and more by time (Dawson *et al.* 2000, **Paper I**) and also become less stiff. All these changes in feather aspects (both damages and structural / material malformations) might alter wing area and shape and reduce aerodynamic force, which are very important determinants of flight capacity (Penny-cuick 2008, Weber *et al.* 2010). Such impairments reduce the escape success from a predatory attack (Metcalf & Ure 1995) and increase flight expenses (Weber *et al.* 2010). Indeed, European starlings with apparently undamaged, but used pre-moult feathers performed worse in escape flight than after moult was completed (Williams & Swaddle 2003), while those with feather damage had reduced take-off speed and manoeuvrability (Swaddle *et al.* 1996).

The structural and material properties of feathers are determined during the moult, so we can expect that compromised accelerated moult has fitness detriments through feather quality. There is accumulating evidence showing that costs of constrained moult are carried further to the next life-stages (e.g. Siikamäki *et al.* 1994, Nilsson & Svensson 1996, Brommer *et al.* 2003). Taking the costs of incomplete plumage during moult (e.g. aerodynamic cost due to gaps in the wing or worse thermoregulation) it pays to undertake plumage renewal as rapidly as possible. Studies show that birds in prime condition usually have higher feather growth rate, earlier moult initiation or shorter moult (Møller *et al.* 1995, de la Hera *et al.* 2009, Marzal *et al.* 2013, **Paper II** and **V**). So, this prompts the question how can this dilemma, evoked by opposed direction of selection advantages of slow and fast moult, be solved? A stabilizing selection is expected to shape moulting

schedule that maximizes lifetime fitness. The balance between the costs and benefits of fast and slow moult, could vary among individuals (e.g. by condition; **Paper II**) and among species (by annual routine and life-history; de la Hera *et al.* 2009, Weber *et al.* 2010). This in part might explain the diversification of moult strategies.

In conclusion, major activities of the annual cycle cannot be treated in isolation because of their linkage through direct functional or carry-over effects (Barta *et al.* 2006, Barta *et al.* 2008). Although the survival costs of reproduction and their possible physiological underpinnings (e.g. suppressed immunity) are widely documented, non-physiological mechanism might also modulate such costs. Feather quality is one promising candidate for two reasons. Breeding activity has a disproportionately high effect on feather degradation (**Paper I**) on the one hand, and breeding investment can compromise moult and thus feather quality on the other hand. In **Papers II** and **IV** we simulated fast moult induced by delayed breeding. Based on our results, we conclude that the longer moult duration characterized to sedentary lifestyle does not equate to be released from the moult rate–feather quality trade-off (**Paper II**) or the production costs of plumage ornaments (**Paper IV**). In **Paper II**, we also report experimental results for body condition-dependent costs of somatic growth during adulthood. Therefore, feather traits could be honest indicators of the bearer’s condition (see also correlative results in **Paper I**).

Our results refute the hypothesis that moult and immunity are competing demands. However, moult might be differentially associated with different branches of the immune system. Martin (2005) and Moreno-Rueda (2010) showed that T-cell-mediated immunity is traded off against moult, while we studied moult’s interference with antibody-mediated humoral immune response against sheep red blood cells (**Paper V**). Scarce evidence suggests that humoral immunity is not very expensive metabolically (Eraud *et al.* 2005) and nutritionally (**Paper V**), which might explain that its induction did not compromised moult.

Parasites can affect moulting and thus the quality of feathers produced e.g. by usurping nutrients on which moult depends (**Paper V**) or triggering certain immune branches that are traded off with moult (Moreno-Rueda 2010). Coccidians reduce general absorption and drain of essential nutrients (e.g. amino acids) and stimulate the immune system (Allen & Fetterer 2002). Thus, coccidian infestation during moult can induce a range of costs, including prolonged moult and reduced feather quality. According to this hypothesis, we found that a large number of feather quality traits were sensitive to infestation, but moult pattern was not influenced. This suggests that coccidiosis does not affect the regulation or baseline pattern of moult, but influences the synthesis of keratin. It is interesting to note that the effect of coccidians on feather quality measures (**Paper III**) was similar with the effect of high speed of moult (**Paper II**), that is infested and fast moulting birds grow short and light flight and body feathers with thin rachis and high barb and barbule density. These results suggest that under various stress conditions the same mechanisms are responsible for the reduction in feather quality. In conclusion, parasites might shorten lifespan not only through physiological survival-related functions (i.e. immune and stress response, and oxidative status), but also by compromising feather quality of avian hosts.

Body feather integrity is also impacted by intrinsic and extrinsic factors and feathers with modified structure might not adequately insulate and consequently increase energetic expenses (Booth *et al.* 1993). Body feather development could be compromised by moult speed (Nilsson & Svensson 1996) as demonstrated by correlative and experimental studies (Broggi *et al.* 2011, **Paper II**). Cost of altered body feather structure might also be revealed via less colourful sexual ornaments (**Paper IV**).

Plumage signals, either sexual or social, evolved because of fitness benefits of signallers and, usually, receivers as well. The latter chiefly get information based on costly signals that impose quality-dependent differential costs on the signaller and hence preclude deception. However, internal mechanisms that ensure signal reliability (i.e. signal value represents true quality) are rela-

tively less known in case of melanin-based and depigmented (white) ornaments. We addressed this question by manipulating moult rate and seeking its ornament production costs (**Paper IV**).

Regarding melanin-based signalling, moult speed could explain variation in badge size and/or coloration because there is a rate-limiting factor in the biochemical pathway of endogenous melanin synthesis (Hearing & Tsukamoto 1991, Ito *et al.* 2000). If the process of eumelanin synthesis is of lower efficiency, a smaller and/or duller ornament is expected to develop (Stoehr 2006). We demonstrated (**Paper IV**) that the size of black ornaments was affected by treatment without any effect on colouration of melanised feathers (see also McGraw 2007).

Depigmented white signals were thought to be ‘cheap-to-produce’, though empirical evidence is accumulating that the expression of these signals is also costly (e.g. Török *et al.* 2003, Hanssen *et al.* 2006). However, the mechanism responsible for these apparent production costs is unclear. We showed that faster moult rate results in reduced brightness of a white signal (**Paper IV**). It is possible that the birds which had undergone a rapid moult were unable to either impute large vacuoles and/or precisely structure the spongy layer in the ways required to produce a bright white feather patch (Prum 2006). In conclusion, moult speed may mediate the hidden costs of late breeding and/or high parental activity (Badyaev & Vleck 2007) not only through compromised feather quality but also by diminishing plumage ornamentation. Our results highlight the selective advantage attained by birds which breed earlier in the season (Serra *et al.* 2007, Griggio *et al.* 2009).

Acknowledgements

I am most grateful to my supervisors Zoltán Barta and Péter L. Pap, and also Jácint Tökölyi, Gábor Á. Czirják, Orsolya Vincze, Zoltán Benkő, Attila Marton, Lőrinc Bărbos and Edina Székely. Without them these results would not have been possible.

Irodalomjegyzék / References

- Allen PC & Fetterer RH (2002). Recent advances in biology and immunobiology of *Eimeria* species and in diagnosis and control of infection with these coccidian parasites of poultry. *Clin Microbiol Rev* 15: 58–65.
- Badyaev AV & Vleck CM (2007). Context-dependent development of sexual ornamentation: implications for a trade-off between current and future breeding efforts. *J Evol Biol* 20: 1277–1287.
- Barbosa A, Merino S, de Lope F & Møller AP (2002). Effects of feather lice on flight behavior of male Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *Auk* 119: 213–216.
- Barta Z, Houston AI, McNamara JM, Welham RK, Hedenström A, Weber TP & Feró O (2006). Annual routines of non-migratory birds: optimal moult strategies. *Oikos* 112: 580–593.
- Barta Z, McNamara JM, Houston AI, Weber TP, Hedenström A & Feró O (2008). Optimal moult strategies in migratory birds. *Phil Trans R Soc Lond B* 363: 211–229.
- Bergman G (1982). Why are the wings of *Larus f. fuscus* so dark? *Ornis Fennica* 59: 77–83.
- Bodde SG, Meyers MA & McKittrick J (2011). Correlation of the mechanical and structural properties of cortical rachis keratin of rectrices of the Toco Toucan (*Ramphastos toco*). *J Mech Behav Biomed Mater* 4: 723–732.
- Booth DT, Clayton DH & Block BA (1993). Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proc R Soc Lond B* 253: 125–129.
- Borgudd J (2003). *Mechanical properties of bird feathers – influence of UV-radiation and mechanical fatigue*. MSc thesis, Lund University, Lund, Sweden.
- Bortolotti GR, Dawson RD & Murza GL (2002). Stress during feather development predicts fitness potential. *J Anim Ecol* 71: 333–342.
- Broggi J, Gamero A, Hohtola E, Orell M & Nilson J-Å (2011). Interpopulation variation in contour feather structure is environmentally determined in Great Tits. *PLoS ONE* 6: e24942.
- Brommer JE, Pihlajamäki O, Kolunen H & Pietiäinen H (2003). Life-history consequences of partial moult asymmetry. *J Anim Ecol* 72: 1057–1063.
- Cartar RV (1992). Morphological senescence and longevity: an experiment relating wing wear and life span in foraging wild bumble bees. *J Anim Ecol* 61: 225–231.
- Combes SA, Crall JD & Mukherjee S (2010). Dynamics of animal movement in an ecological context: dragonfly wing damage reduces flight performance and predation success. *Biol Lett* 6: 426–429.
- Curio E (1983). Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125: 400–404.
- Dawson A, Hinsley SA, Ferns PN, Boser RHC & Eccleston L (2000). Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proc R Soc Lond B* 267: 2093–2098.
- de la Hera I, Pérez-Tris J & Tellería JL (2009). Migratory behaviour affects the trade-off between feather growth rate and feather quality in a passerine bird. *Biol J Linn Soc* 97: 98–105.
- Eraud C, Duriez O, Chastel O & Faivre B (2005). The energetic cost of humoral immunity in the Collared Dove, *Streptopelia decaocto*: is the magnitude sufficient to force energy-based trade-offs? *Funct Ecol* 19: 110–118.
- Forslund P & Pärt T (1995). Age and reproduction in birds – hypotheses and tests. *Trends Ecol Evol* 10: 374–378.

- Garamszegi LZ, Heylen D, Møller AP, Eens M & de Lope F (2005). Age-dependent health status and song characteristics in the barn swallow. *Behav Ecol* 16: 580–591.
- Ginn HB & Melville DS (2007). *Moult in Birds*. BTO Guide 19. Page Bros, Norwich, UK.
- Griggio M, Serra L, Licheri D, Campomori C & Pilastro A (2009). Moult speed affects structural feather ornaments in the blue tit. *J Evol Biol* 22: 782–792.
- Hanssen SA, Folstad I & Erikstad KE (2006). White plumage reflects individual quality in female eiders. *Anim Behav* 71: 337–343.
- Hearing VJ & Tsukamoto K (1991). Enzymatic control of pigmentation in mammals. *FASEB J* 5: 2902–2909.
- Hedenström A & Sunada S (1999). On the aerodynamics of moult gaps in birds. *J Exp Biol* 202: 67–76.
- Hedenström A, Ellington CP & Wolf TJ (2001). Wing wear, aerodynamics and flight energetics in bumblebees (*Bombus terrestris*): an experimental study. *Funct Ecol* 15: 417–422.
- Ito S, Wakamatsu K & Ozeki H (2000). Chemical analysis of melanins and its application to the study of the regulation of melanogenesis. *Pigment Cell Res* 13 (Suppl 8): 103–109.
- Jenni L & Winkler R (1994). *Moult and Aging of European Passerines*. Academic Press, London, UK.
- Martin LB II. (2005). Trade-offs between molt and immune activity in two populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *Can J Zool* 83: 780–787.
- Marzal A, Reviriego M, Hermosell IG, Balbontín J, Bensch S, Relinque C, Rodríguez L, García-Longoria L & de Lope F (2013). Malaria infection and feather growth rate predict reproductive success in house martins. *Oecologia* in press.
- McGraw KJ (2007). Dietary mineral content influences the expression of melanin-based ornamental coloration. *Behav Ecol* 18: 137–142.
- Metcalfe NB & Ure SE (1995). Diurnal variation in flight performance and hence potential predation risk in small birds. *Proc R Soc Lond B* 261: 395–400.
- Møller AP (1991). Parasites, sexual ornaments, and mate choice in the barn swallow. In: Loye JE and Zuk M (eds) *Bird–parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour*. Oxford University Press, New York, USA, pp. 328–343.
- Møller AP (2010). Host–parasite interactions and vectors in the barn swallow in relation to climate change. *Global Change Biol* 16: 1158–1170.
- Møller AP, de Lope F & Saino N (2004). Parasitism, immunity, and arrival date in a migratory bird, the barn swallow. *Ecology* 85: 206–219.
- Møller AP, Erritzøe J & Nielsen JT (2009). Frequency of fault bars in feathers of birds and susceptibility to predation. *Biol J Linn Soc* 97: 334–345.
- Møller AP, Magnhagen C, Ulfstrand A & Ulfstrand S (1995). Phenotypic quality and molt in the barn swallow, *Hirundo rustica*. *Behav Ecol* 6: 242–249.
- Moreno-Rueda G & Hoi H (2012). Female house sparrows prefer big males with a large wing bar and fewer feather holes caused by chewing lice. *Behav Ecol* 23: 271–277.
- Moreno-Rueda G (2010). Experimental test of a trade-off between moult and immune response in house sparrows *Passer domesticus*. *J Evol Biol* 23: 2229–2237.

- Nilsson J-Å & Svensson E (1996). The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proc R Soc Lond B* 263: 711–714.
- Pap PL, Barta Z, Tökölyi J & Vágási CI (2007). Increase of feather quality during moult: a possible implication of feather deformities in the evolution of partial moult in the great tit *Parus major*. *J Avian Biol* 38: 471–478.
- Pap PL, Tökölyi J & Szép T (2005). Frequency and consequences of feather holes in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Ibis* 147: 169–175.
- Pennycuik CJ (2008). *Modelling the Flying Bird*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Prum RO (1999). Development and evolutionary origin of feathers. *J Exp Zool B* 285: 291–306.
- Sarasola JH & Jovani R (2006). Risk of feather damage explains fault bar occurrence in a migrant hawk, the Swainson's hawk *Buteo swainsoni*. *J Avian Biol* 37: 29–35.
- Senar JC, Domènech J & Uribe F (2002). Great tits (*Parus major*) reduce body mass in response to wing area reduction: a field experiment. *Behav Ecol* 13: 725–727.
- Serra L, Griggio M, Licheri D & Pilastro A (2007). Moult speed constrains the expression of a carotenoid-based sexual ornament. *J Evol Biol* 20: 2028–2034.
- Siikamäki P, Hovi M & Rätti O (1994). A trade-off between current reproduction and moult in the Pied Flycatcher—an experiment. *Funct Ecol* 8: 587–593.
- Stoehr AM (2006). Costly melanin ornaments: the importance of taxon? *Funct Ecol* 20: 276–281.
- Swaddle JP, Witter MS, Cuthill IC, Budden A & McCowen P (1996). Plumage condition affects flight performance in Common Starlings: implications for developmental homeostasis, abrasion and moult. *J Avian Biol* 27: 103–111.
- Török J, Hegyi G & Garamszegi LZ (2003). Depigmented wing patch size is a condition-dependent indicator of viability in male collared flycatchers. *Behav Ecol* 14: 382–388.
- Weber TP, Borguud J, Hedenström A, Persson K & Sandberg G (2005). Resistance of flight feathers to mechanical fatigue covaries with moult strategy in two warbler species. *Biol Lett* 1: 27–30.
- 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. *J Zool* 280: 163–170.
- Williams EV & Swaddle JP (2003). Moult, flight performance and wingbeat kinematics during take-off in European starlings *Sturnus vulgaris*. *J Avian Biol* 34: 371–378.

Értekezés publikációi / Publications of the thesis

- I. Vágási CI, Pap PL, Tökölyi J, Székely E & Barta Z (2011). Correlates of variation in flight feather quality in the Great Tit *Parus major*. *Ardea* 99: 53–60. [IF₂₀₁₁ 0.6]
- II. Vágási CI, Pap PL, Vincze O, Benkő Z, Marton A & Barta Z (2012). Haste Makes Waste but Condition Matters: Molt Rate–Feather Quality Trade-Off in a Sedentary Songbird. *PLoS ONE* 7: e40651. [IF₂₀₁₁ 4.09]
- III. Pap PL, Vágási CI, Bărbos L & Marton A (2013). Chronic coccidian infestation compromises flight feather quality in house sparrows, *Passer domesticus*. *Biol J Linn Soc* 108: 414–428. [IF₂₀₁₁ 2.19]
- IV. Vágási CI, Pap PL & Barta Z (2010). Haste Makes Waste: Accelerated Molt Adversely Affects the Expression of Melanin-based and Depigmented Plumage Ornaments in House Sparrows. *PLoS ONE* 5: e14215. [IF₂₀₁₀ 4.41]
- V. Pap PL, Vágási CI, Czirják GÁ & Barta Z (2008). Diet quality affects postnuptial molting and feather quality of the house sparrow (*Passer domesticus*): interaction with humoral immune function? *Can J Zool* 86: 834–842. [IF₂₀₀₈ 1.38]

Az egyes cikkekre félkövérrel kiemelt római számokkal hivatkozik (**I.–V. cikk**).

Papers are referred throughout the text by their boldface roman numerals (**I–V**).

