

Doktori (PhD) értekezés tézisei

Egyediség és társas viselkedés

Fülöp Attila

Témavezető: Prof. Dr. Barta Zoltán



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2022

I. Bevezetés és célok

A szociális életforma, legyen az időszakos vagy állandó, az egyedek csoportokba való szerveződését feltételezi, mely egyazon fajhoz tartozó egyedek fizikai tömörülését jelenti, azzal a feltétellel, hogy az (i) az egyedek aktív döntése következtében alakuljon ki, illetve (ii) az egyedek a fajtársaikkal szociális interakciókat alakítanak ki (Wilson 2000). Csapatos viselkedés során az egyedek különféle interakciókat alakíthatnak ki egymással, ilyenek például az agresszív összetűzések, amelyek a csapaton belüli dominancia viszonyok tisztázásához szükségesek, a szociális táplálkozás során a kereső-potyázó taktikák használata, vagy épp a vezető-követő kapcsolatok. A felsorolt interakciók, de nem csak kizárólag ezek, olyan egyedi viselkedésbeli megnyilvánulások, amelyeket mind az egyedek fenotípusos jellegei (pl. ivar, kor, testméret), mind a külső körülmények (pl. klimatikus viszonyok, predációs kockázat, fajtársak viselkedése) befolyásolnak. Ezen egyedi szintű interakciókon alapul a csoport szinten kialakuló szociális viselkedés valamennyi aspektusa (pl. dominancia viszonyok, szociális táplálkozás, intraspecifikus kommunikáció) amelyek meghatározzák a csoport együttes működését, majd végső soron sikerességét. Az egyedek tulajdonságai tehát hatással vannak a szociális folyamatok alakítása révén a csoport működésére, de ugyanakkor, a csoport működése (a sikeressége által) visszahathat az egyedekre (Farine és mtsai. 2015).

Az egyedek nem egyformák, számos fenotípusos jellegben, így viselkedésükben is különböznek. Fenotípus alatt az egyedek megfigyelhető tulajdonságainak az összességét értjük, beleértve a (i) morfológiai jellegeket, mint például az ivart, testméretet vagy színezetet, a (ii) fejlődési és fiziológiai folyamatokat, például az immunitást vagy a stresszre adott akut választ, és a (iii) viselkedésbeli jellegeket, mint például a személyiséget. Az időn és/vagy különböző kontextusokon keresztül konzisztens egyedi viselkedésbeli különbségeket egyezményesen állati személyiségnek nevezzük (Réale és mtsai. 2007). Fontos megjegyezni, hogy az egyedek közötti személyiségbeli különbségek nem abszolút különbségekre utalnak, hanem az egyed fajtársaihoz viszonyított relatív

helyzetét mutatják. Ennek megfelelően, ha egy egyed egy adott időpontban bizonyos módon viselkedik (pl. bátor), a későbbiekben és/vagy eltérő körülmények között is hasonlóan kellene viselkednie, de a fajtársaihoz képest. Statisztikai értelemben a viselkedés konzisztenciáját a viselkedés ismételhetőségének mértéke, azaz repetabilitása, által fejezzük ki (Nakagawa és Schielzeth 2010).

Az egyedek közötti interakciók a kontextustól függően többfélék lehetnek. Például, a különböző erőforrásokért (pl. táplálék, pár) való versengés során az egyedek gyakran agresszív összetűzésekbe kerülnek egymással (Hardy és Briffa 2013). Egyes csoportokban ezen összetűzések során alakulnak ki a csoporttagok közötti domináns-alárendelt viszonyok, amelyek a dominancia hierarchiák alapját képezik. Táplálékszerzés során az egyes csapattagok kooperálhatnak (pl. kollektív vadászat), de ki is használhatják a csoport többi tagját és kizsákmányoló interakciókat létesíthetnek (pl. ételmet lophatnak egymástól, potyázhatnak). A kizsákmányolás egyik formája a potyázás, amely egy gyakran alkalmazott táplálékszerzési taktika szociális táplálkozás során (Giraldeau és Caraco 2000). A különféle szociális interakciók fontosak, mivel meghatározzák a csoportok működését, így a társas életmód költségét és hasznát is. Hogy hogyan függ össze az egyedi fenotípus a szociális interakciók különböző formáival, és milyen következményekkel jár ez a csoportműködés szempontjából, csak részben ismert.

Az egyedek csapatokba való preferenciális szerveződése és a közöttük lévő szociális interakciók különböző formái csak úgy valósíthatók meg, ha az egyedek kommunikálnak egymással. Az egyedek különféle intraspecifikus jelzéseken keresztül kommunikálhatnak, amelyek lehetnek akusztikusok (pl. riasztó hang, madárének), vizuálisak (pl. testtartás, színezet) vagy olfaktorikusak (pl. feromonok, szag jelek). A vizuális szignálok egyik leggyakoribb formája a színezet. A színezet információtartalma sokrétű lehet: árulkodhat viselője állapotáról, fenotípusáról és/vagy státuszáról. Ebből adódóan a színezet befolyásolhatja a szociális interakciókat, és meghatározhatja a csoport működését azáltal, hogy információt szolgáltat az egyedekről fajtársaik számára. Dominancia hierarchiában élő fajoknál, az egyedek gyakran jelzik státuszukat a fajtársai

felé fekete, eumelanin alapú színfoltok révén (Santos és mtsai. 2011). A melanin alapú színezet mellett, hogy státuszjelző szignálként is működhet, az egyedek egyéb tulajdonságait, azaz fenotípusát, is jelezheti (pl. kondíció, immunitás, oxidatív stresszállapot, parazita terheltség, személyiség; San-Jose és Roulin 2018). A szociális folyamatok jobb megértése érdekében, az egyedek közötti interakciókon kívül, fontos a potenciális mediáló tényezőket (pl. szignálokat) is tanulmányozni. Ehhez fel kell tárnunk, hogy a különböző színezetbeli tulajdonságok milyen információtartalommal rendelkeznek, azaz az egyedek milyen tulajdonságait jelzik pontosan. Továbbá, olyan fajok esetében, ahol ugyanazt a színezetbeli jeleget úgy a hímek, mind a tojók egyaránt viselik, szükséges megvizsgálni, hogy a színezetbeli jelzések ivar-specifikusak-e.

A csoportok általában különböző fenotípusú egyedekből állnak („csoport fenotípusos összetétele”; Farine és mtsai. 2015). A csoport fenotípusos összetétele meghatározhatja a csoport működését és teljesítményét azáltal, hogy hatással van a csoporttagok közötti szociális interakciókra (Jolles és mtsai. 2017, 2020). Ennek következtében, a csoport teljesítménye várhatóan az egyedekre nézve is következményekkel jár majd, ugyanis az egyedek fitneszére is hatással lehet (Farine és mtsai. 2015). Az egyedek fenotípusos jellemzői és a csoport teljesítménye tehát kölcsönhatásban vannak egymással: az egyedek meghatározzák a csoport teljesítményét és a csoportos teljesítménye visszahat az egyedekre. Az hogy a csoport fenotípusos összetétele hogyan befolyásolja a csoportszintű folyamatokat (pl. domináns-alárendelt viszonyokat, szociális táplálkozást, intraspecifikus kommunikációt), illetve az, hogy hogyan hat a csoport teljesítménye a csoport egyedeinek fiziológiai állapotára, még mindig nem tisztázott (Loftus és mtsai. 2021). Egy friss áttekintő vizsgálat szerint a változatosabb összetételű csoportok jobban teljesítenek (Loftus és mtsai. 2021). Érdekes módon a csoport fenotípusos összetételének egyedekre gyakorolt hatását eddig még nem vizsgálták (Farine és mtsai. 2015, Loftus és mtsai. 2021).

Értekezésem központi témája az egyedi fenotípus, különös tekintettel az egyedi személyiség, és a szociális viselkedés közötti kapcsolat vizsgálata. Pontosabban, arra keresem a választ, hogy hogyan befolyásolja

az egyedek személyiségbeli különbözősége a szociális viselkedés különféle formáit, illetve hogy hogyan hat vissza a szociális környezet (a személyiség összetétel szempontjából) az egyedekre. Eme kérdéseket korrelatív és kísérletes megközelítésben vizsgáltuk két fokozottan szociális verébfaíjnál, mezei verebeknél (*Passer montanus*) és házi verebekben (*Passer domesticus*), természetes körülmények között és fogságban egyaránt. Disszertációm alapját négy vizsgálat képezi, melyek céljai a következők voltak:

1. Az erőforrások jellemzően korlátozottan fordulnak elő a természetben, ezért elérhetőségük fitness következményekkel jár az egyedek számára. A csapatokban élő egyedek erőforrásokhoz való hozzáférése gyakran agresszív összetűzések során dől el, amelyek kimenetelét a résztvevők kompetitív képessége határozza meg. Az egyedek kompetitív képessége összefüggésbe hozható számos egyedi fenotípusos jelleggel, ilyenek például az ivar, kor, vagy testméret. Egy másik jelleg, amit szintén gyakran összefüggésbe hoztak a kompetitív képességgel, az egyedek személyisége. Eddigi ismereteink alapján azonban a személyiség és a kompetitív képesség közötti kapcsolat korántsem tisztázott. Az egyedek kompetitív képességüket fajtársaik felé gyakran különféle színézetbeli jellegekkel közvetítik. Ezen jellegek szerepe sok faj esetében tisztázott, másoknál viszont kevésbé. **Az 1. vizsgálatban, az ivarra és a testméretre kontrollálva, az egyedek felfedező viselkedése és kompetitív képessége közötti kapcsolatot kutattuk szabadon élő mezei verebeknél két téli időszak alatt, szociális táplálkozás alatt. Vizsgáltuk továbbá az egyedek fekete torokfoltjának – amely egy eumelanin alapú tollazati jelleg – státusz jelző szerepét, hímekben és tojókban egyaránt.**

2. Szociális táplálkozás alatt az egyedek gyakran alternatív viselkedési taktikákat alkalmaznak a táplálék megszerzésére: a keresők aktívan keresik a táplálékot, míg a potyázók a keresők által talált táplálékot fogyasztják. Bár a szociális táplálkozási taktikák használata részben rugalmas, egyes egyedek hajlamosak többet

keresni, míg mások nagyrészt inkább potyáznak. Ez az egyedi szintű mintázat a taktikahasználatban nagyban hasonlít az állati személyiség jelenségére, azonban a személyiség és a szociális táplálkozási taktikák használata közötti viszony nem teljesen tisztázott. **A 2. vizsgálatban az egyedek felfedező viselkedése és a szociális táplálkozási taktikák használata közötti kapcsolatot teszteltük szabadon élő mezei verebeknél két téli időszak alatt.**

3. Szociális környezetben úgy a hím, mint a tojó egyedek tollazati jelzéseket alkalmazhatnak az intraspecifikus kommunikáció során. A különféle tollazati jelzések szerepét első sorban a párválasztás kontextusában vizsgálták mélyrehatóan, többnyire szexuálisan dimorf fajoknál. Kevesebb figyelmet fordítottak azonban a színezeti jellegek tanulmányozására olyan fajokban, amelyeknél gyenge vagy teljes mértékben hiányzik a szexuális dimorfizmus. Az ilyen fajoknál mindkét ivar rendelkezhet ugyanazzal a tollazati jelleggel, de annak jelzőértéke a hímeknél és tojóknál akár eltérő is lehet. **A 3. vizsgálatban szabadon élő mezei verebek begyfoltmérete és három fenotípus jelleg közötti kapcsolatot teszteltük, különös tekintettel az ivari különbségekre.** A fenotípusos jellegek a következők voltak: kondíció (testméretre korrigált testtömeg), fiziológiai állapot (veleszületett immunitás, amelyet az összfehérvérsejt szám által fejeztünk ki, valamint a krónikus fiziológiai stressz mértéke, amelyet a heterofil limfociták és a leukociták arányával jellemeztünk) és az egyedi személyiség (aktivitás új, idegen környezetben).

4. A csoport fenotípusos (pl. személyiség) összetétele befolyásolhatja annak működését. A csoportösszetétel ugyanakkor a csoportot alkotó egyedek állapotára és rátermettségére is hatással lehet. Ez utóbbi hatásról azonban empirikus tanulmányok eddig nem születtek, holott a csoportos életnek ez egy releváns aspektusa lehet a szociális szelekció megértése és az egyedi viselkedésbeli sokféleség evolúciós fennmaradása szempontjából. **A 4. vizsgálatban házi veréb**

csoportok személyiség összetételét manipuláltuk, majd teszteltük ennek hatását az egyedek fiziológiai állapotára (kondíció, fiziológiai stressz, oxidatív stressz és immunitás).

II. Módszerek

1. Három telelési időszak alatt, 2013 és 2016 között, összesen 194 mezei verebet fogtunk be. Befogáskor minden madarat megjelöltünk egy egyedi számozású alumínium gyűrűvel, valamint három, egyedi kombinációban összeállított műanyag színes gyűrűvel, a későbbi-, távolról történő azonosítás érdekében. Emellett, minden befogott egyednek lemértük a testtömegét, szárnyhosszát, valamint csüd hosszát. Ezt követően, minden egyed torokfoltjáról fényképet készítünk, hogy a torokfolt méretét utólag számszerűsíteni tudjuk. A befogott egyedektől egy kis mennyiségű vért is vettünk genetikai ivarmeghatározáshoz. A mérést és mintázást követően végül minden egyedet egy személyiség tesztnek vetettünk alá, amely során az egyedek felfedező (explorációs) viselkedését mértük egy nagy méretű tesztszobában, az „open-field” teszt segítségével (Dingemanse és mtai. 2002). Ezt követően minden egyedet a befogás helyén szabadon engedünk. A színes gyűrűvel jelölt egyedek összetűzéseit madáretetőkön rögzítettük csoportos táplálkozás közben, több táplálkozási esemény során. Az egyedek kompetitív képességét a nyerési valószínűség által jellemeztük. **(1. vizsgálat)**

2. Három telelési időszak alatt, 2013 és 2016 között, összesen 194 mezei verebet fogtunk be. Befogáskor minden madarat megjelöltünk egy egyedi számozású alumínium gyűrűvel, valamint három, egyedi kombinációban összeállított műanyag színes gyűrűvel, a későbbi-, távolról történő azonosítás érdekében. Emellett, minden befogott egyednek lemértük a testtömegét, szárnyhosszát, valamint csüd hosszát. Ezt követően, minden egyed torokfoltjáról fényképet készítünk, hogy a torokfolt méretét utólag számszerűsíteni tudjuk. A

befogott egyedektől egy kis mennyiségű vért is vettünk genetikai ivarmeghatározáshoz. A mérést és mintázást követően végül minden egyedet egy személyiség tesztnek vetettünk alá, amely során az egyedek felfedező (explorációs) viselkedését mértük egy nagy méretű tesztszobában, az „open-field” teszt segítségével (Dingemanse és mtsai. 2002). Ezt követően minden egyedet a befogás helyén szabadon engedtünk. A színes gyűrűvel jelölt egyedek kereső-potyázó táplálkozási taktikáinak használatát madáretetőkön rögzítettük csoportos táplálkozás közben, több táplálkozási esemény során. **(2. vizsgálat)**

3. A torokfolt mérete (területe) és a kondíció (testméretre vonatkoztatott testtömeg), fiziológiai állapot (sejtes veleszületett immunitás/gyulladásos állapot, amelyet az össz-leukocita számmal jellemeztünk, és krónikus fiziológiai stressz, amelyet a heterofil granulociták és limfociták arányával jellemeztünk), valamint az egyéni személyiség (aktivitás) közötti kapcsolatokat négy telelési időszak alatt vizsgáltuk, 2016 és 2020 között. Összesen 199 szabadon élő mezei verebet fogtunk be madáretetőkön. Befogáskor vérmintát gyűjtöttünk genetikai ivar megállapítása, illetve a leukocita profilok meghatározása céljából, valamint lemértük az egyedek testtömegét, szárnyhosszát, és csüd hosszát. Minden egyed torokfoltjáról fényképet készítettünk, végül pedig az egyedeket egy személyiség tesztnek vetettük alá, mely keretében az egyedek aktivitását mértük. Az egyedek aktivitását az „open-field” teszt terepre adaptált változatával számszerűsítettük egy kis méretű mobil tesztarénában (Stuber és mtsai. 2013). A mérés és mintázást követően a madarakat a befogásuk helyén szabadon engedték. **(3. vizsgálat)**

4. Vizsgálatunkban házi veréb csoportok személyiség (felfedező készség) összetételét manipuláltuk kísérletesen, majd teszteltük annak hatását az egyedek fiziológiai állapotára. Az egyedek felfedező viselkedését egy nagy méretű tesztszobában, az „open-

field” teszt segítségével számszerűsítettük (Dingemanse és mtsai. 2002). Az egyedek fiziológiai állapotát öt mutató segítségével jellemeztük: kondíció (testméretre vonatkoztatott testtömeg), fiziológiai stressz (a krónikus stresszet jelző heterofil granulociták és limfociták aránya), oxidatív stressz (oxidatív sejtmembrán károsodást jelző malondialdehid koncentráció) és veleszületett immunitás (humorális immunitás erősségét jelző ellenanyagra adott agglutinációs válasz és komplement-függő lízis). A kísérleti protokollt hatszoros ismétlésben hajtottuk végre, összesen 240 egyed bevonásával, hogy eredményeink kellő robusztussággal rendelkezzenek. **(4. vizsgálat)**

III. Eredmények

1. Az egyedek kompetitív képessége, amelyet a nyerési valószínűséggel jellemeztünk, nem különbözött a hímek és tojók között, illetve nem függött össze az egyedek felfedező készségével és testméretével. Az egyedek torokfoltja ivar-függő módon jelezte azok kompetitív képességét: a torokfolt mérete pozitív összefüggésben állt a nyerési valószínűséggel a tojóknál, de nem a hímeknél. **(1. vizsgálat)**

2. A szociális táplálkozási taktikák (kereső-potyázó) használatának valószínűsége nem különbözött a hímek és tojók között. Az egyedek személyisége ivar-specifikus módon prediktálta a különböző szociális táplálkozási taktikák használatát: míg a felfedezőbb tojók többet potyáztak, a hímeknél ez a kapcsolat nem volt szignifikáns. Ivartól függetlenül, a potyázás valószínűsége nőtt az egységnyi területre vetített táplálkozó egyedek denzitásával, és a potyázás valószínűsége magasabb volt, ha a táplálékszerzés a táplálkozási esemény végén történt. **(2. vizsgálat)**

3. A hímek begyfoltja szignifikánsan nagyobb volt a tojókénál és nem függött össze a testmérettel egyik ivar esetében sem. Az

egyedek begyfoltmérete a hímeknél negatívan, míg a tojóknál pozitívan korrelált az aktivitással. Továbbá, a begyolt mérete mindkét ivar esetében pozitív összefüggést mutatott a krónikus stressz mértékével, de nem függött össze a veleszületett immunitás mértékével és a kondícióval sem. **(3. vizsgálat)**

4. A változatos személyiség-összetételű csoportokban az egyedek kondíciója jobb volt, illetve a krónikus fiziológiai stressz és az oxidatív károsodás mértéke szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a kevésbé változatos összetételű csoportokban. A veleszületett immunitást jelző mutatók nem különböztek a kísérleti csoportok között. **(4. vizsgálat)**

IV. Diszkusszió és következtetések

Az egyedek fenotípus jellegei és a szociális viselkedés két formája – a szociális dominancia és a szociális táplálkozás – közötti kapcsolatot szabadon élő mezei verebeken vizsgáltuk, korrelatív megközelítésben. Eredményeink alapján az egyedek kompetitív képessége, amely a szociális dominancia meghatározója, nem függött össze az egyedek felfedező viselkedésével (1. vizsgálat). Szociális táplálkozás során a potyázás valószínűsége pozitív összefüggésben állt a felfedező viselkedéssel a tojóknál, de nem a hímeknél (2. vizsgálat). Ezenkívül, a potyázási valószínűség nem függött össze az egyedek begyoltjának méretével egyik ivar esetében sem (a begyoltot a dominancia státusz mutatójaként használtuk; Torda és mtsai 2004, Mónus és mtsai 2017; 1. vizsgálat). Az életmenet szindróma hipotézis („pace-of-life” syndrome, POLS; Réale és mtsai. 2010) alapján az egyedi személyiség és mindkét típusú szociális interakció között feltételezhető kapcsolat, ugyanis a POLS szerint a gyors életmenettel rendelkező proaktív egyedek jobb kompetitív képességgel kellene rendelkezzenek és többet kellene potyázzanak, mivel ők az erőforrások megszerzésébe fektetnek inkább, nem pedig azok megtartásába (Laskowski és mtsai. 2021). Így a kompetitív képesség és a felfedező viselkedés közötti kapcsolat hiánya (1. vizsgálat) nem támasztja alá a POLS

hipotézis predikcióit. Ezzel ellentétben, a szociális táplálkozási taktikák használatára vonatkozó eredményeink részben alátámasztják a POLS hipotézist, ugyanis a potyázás valószínűsége és a felfedező viselkedés között sikerült egy pozitív kapcsolatot igazolni, de csupán az egyik ivar esetében (2. vizsgálat). Az eredményeink és a POLS hipotézis predikciói közötti eltérés egyik lehetséges magyarázata az, hogy a POLS által prediktált összefüggéseket különféle környezeti tényezők befolyásolják, így elképzelhető, hogy azok „rejtve” maradtak (Laskowski és mtsai. 2021). Hogy pontosan mely környezeti tényezők befolyásolják a vizsgált összefüggéseket, egy nyitott kérdés marad. Tágabb perspektívából vizsgálva a fentebbi összefüggéseket, az állapítható meg, hogy az általunk kutattott összefüggéseket vizsgáló egyéb tanulmányok között sincs összhang. Ez arra utal, hogy ezek a kapcsolatok valamilyen okból kifolyólag igen képlékenyek, aminek több oka is lehet, mint például a viselkedést nagymértékű plaszticitása (pl. a személyiség átlagos repetabilitása 0,35 körül van; Bell és mtsai. 2009), az egyes vizsgálatokban alkalmazott módszertani különbségek, valamint a személyiség és a különböző szociális viselkedésformák közötti kapcsolat esetleges fajspecifikus jellege. Összegezve, a személyiség és a kompetitív képesség-, valamint a személyiség és a szociális táplálkozási taktikák közötti kapcsolatok felderítésére további kísérletes vizsgálatok szükségesek.

Vizsgáltuk továbbá a fajon belüli színezetbeli szignálok szerepét mezei verebekben és azt találtuk, hogy az egyedek begyftolt mérete ivarfüggő kapcsolatban állt az egyedek kompetitív képességével: a tojóknál pozitív volt a kapcsolat, míg a hímeknél nem volt szignifikáns (1. vizsgálat). Az eumelanin alapú színezeti jellegek gyakran státuszjelző szignálökként funkcionálnak (Santos és mtsai. 2011; lásd azonban Sánchez-Tojár és mtsai. 2018). A mezei verebeknél a begyftolt státuszjelző funkciója nem egyértelmű, mivel az ezzel a kérdéssel foglalkozó vizsgálatok látszólag ellentmondásos eredményeket közöltek (Torda és mtsai. 2004, Mónus és mtsai. 2017, 1. vizsgálat). Összességében úgy tűnik, hogy a legtöbb vizsgálat alátámasztja a begyftolt státuszjelző szerepét, azonban a begyftolt státuszjelző szerepe a két nemben eltérő lehet (Mónus és mtsai. 2017, 1. tanulmány). A különböző vizsgálatok eredményeinek

heterogenitása arra is utalhat, hogy a begyfolt mérete és a dominancia státusz közötti összefüggés gyenge és csak bizonyos körülmények között áll fent. Ezt a kérdést szükséges lenne további vizsgálatok keretében tovább boncolni, ellenőrzött környezetben és különös tekintettel az ivar lehetséges hatására.

A hímek begyfolt mérete nagyobb volt, mint a tojóké (3. vizsgálat; lásd még Mónus és mtsai. 2011), és a begyfolt mérete ivar-függő kapcsolatban állt az egyedek aktivitásával: a hímeknél a kapcsolat negatív volt, míg a tojóknál pozitív (3. vizsgálat). A begyfolt mérete mindkét ivar esetében pozitív összefüggésben állt a krónikus fiziológiai stressz-szinttel (a heterofil granulociták és a limfociták arányával) (3. vizsgálat). Itt fontos megemlíteni, hogy az egyedek aktivitása feltételezhetően az egyed akut stresszválaszát is tükrözi, mivel a tesztet közvetlenül a befogás után végeztük el (pl. Martins és mtsai. 2007; Baugh és mtsai. 2013; de lásd Baugh és mtsai 2012). Az eumelanin alapú színezet, fiziológia és viselkedés közötti kapcsolatra a melanokortin rendszer ad egy lehetséges magyarázatot (Ducrest és mtsai. 2008). A melanin szintézist szabályozó génnek ugyanis pleiotróp hatásúak, így az eumelanin alapú színezet kifejeződése összefügghet több tényezővel is („melanokortin hipotézis”). Ez alapján az erőteljesebben eumelanizált egyedek energia homeosztázisa optimálisabb, ellenállóbbnak az akut stresszel szemben, magasabb immunpotenciállal rendelkeznek, és agresszívbak, mint a kevésbé erőteljes eumelanin alapú színezettel rendelkező fajtársaik (Ducrest és mtsai. 2008, San-Jose és Roulin 2018). Eredményeink csak részben támasztják alá a melanokortin hipotézis által prediktált összefüggéseket. Ennek két lehetséges magyarázata lehet. Először is, vizsgálatunk korrelatív és az általunk leírt összefüggések egy pillanatképet mutatnak a statisztikai mintánkról. Mivel az általunk mért változók egy része a melanokortin hipotézis kontextusában a legjobban úgy értelmezhető, ha egy alapszinthez viszonyítjuk azokat (pl. testtömeg változása, immunitás változása, a glükokortikoid szint változása stressz hatására), az egyedek szisztematikus, ismételt mérése indokolt lenne, hogy szolidabb következtetéseket tudjunk levonni. Másodszor, nem biztos, hogy a melanokortin rendszer az egyetlen mechanizmus, amely magyarázatot adhat az eumelanin alapú színezet és az

egyedi fenotípusos jellegek közötti összefüggésekre vagy azok hiányára. A melanokortin rendszer jobb megértése érdekében további kísérletes vizsgálatok szükségesek.

Kísérletes megközelítésben vizsgáltuk a csoport személyiség-összetételének az egyedek fiziológiai állapotára gyakorolt hatását, időszakosan fogságban tartott házi verebeknél. Azt találtuk, hogy a változatosabb személyiség-összetételű csoportokban lévő egyedek fiziológiai állapota jobb volt, mint a homogén összetételű csoportokban lévőké (4. vizsgálat). A csoportok személyiség-összetételének hatása az egyedek állapotára minden egyedre nézve hasonló volt, függetlenül az egyedek fenotípusától (ivarától és személyiségétől), ami arra utal, hogy minden egyed egyformán részesült a csoport viselkedésbeli sokszínűségéből származó előnyökből. Ezek az eredmények azt sugallják, hogy az eltérő személyiség-összetételű csoportok eltérően működnek, azaz teljesítményükben különböznek, és ez végső soron befolyásolhatja az egyes csoportokban lévő egyedek fiziológiai állapotát. Nem teljesen egyértelmű, hogy ebben a kontextusban pontosan milyen „teljesítmény” tekintetében különböznek a csoportok, ugyanis a teljesítményt direkt módon nem mértük a vizsgálatunkban. Irodalmi források több-, nem kizárólagos magyarázatot szolgálnak arra vonatkozóan, hogy a változatosabb összetételű csoportok miért teljesíthetnek jobban (Farine és mtsai. 2015, Loftus és mtsai. 2021). Először is, a változatosabb csoportok nagyobb valószínűséggel tartalmaznak eltérő képességekkel rendelkező egyedeket, vagy olyan egyedeket, amelyek bizonyos feladatokra specializálódtak. Másodszor, úgynevezett „sarokkő egyedek” (Modlmeier és mtsai. 2014), amelyek aránytalanul nagyobb hatást gyakorolnak a csoport működésére, mint más egyedek, és amelyek nagyobb mértékben befolyásolhatják a csoport kollektív viselkedését, nagyobb valószínűséggel fordulhatnak elő változatosabb csoportokban. Végül, a különböző fenotípusú (pl. személyiség) egyedek közötti komplementaritási hatás a változatosabb csoportokban erőteljesebb lehet. Mindezek ellenére, óvatosak kell lennünk ezen magyarázatok általánosításánál, mert előfordulhat, hogy ezek a hatások nem azonosak például szabadon élő-, illetve fogságban élő csoportokban, ugyanakkor ezek a hatások fajspecifikusak is lehetnek.

Összességében, a pontos mechanizmusok felderítésére, amelyek által a csoport személyiség-összetétele a csoport működését, valamint teljesítményét befolyásolja, további vizsgálatok szükségesek.

Összegezve, e disszertációban bemutatott vizsgálatok eredményeit egy átfogó, általános képbe illeszteni nem egyszerű feladat. Eredményeink alapján azonban megállapítható, hogy az egyedi fenotípusos jellegek, különösképpen az ivar és a személyiség, befolyásolhatják a szociális viselkedés egyes aspektusait, mint például a szociális táplálkozást és az intraspecifikus kommunikációt színezeti szignálok által. Az egyedi fenotípusos jellegek tehát fontos szerepet játszhatnak a szociális csoportok működésének és teljesítményének a meghatározásában. Továbbá, a különböző fenotípusú egyedekből álló csoportok egyedeinek fiziológiai állapota különbözhet, mely hatás valószínűleg a csoportok közötti teljesítménybeli eltérésekből adódik. A mechanizmusok, amelyek által az egyedi fenotípusos jellegek meghatározzák a csoportszintű teljesítményt, illetve amelyek által a csoportszintű teljesítmény visszahat a csoporttagokra további vizsgálatok tárgyát kellene képezzék.

V. Köszönetnyilvánítás

Mindenekelőtt köszönettel tartozom témavezetőmnek, Barta Zoltánnak, minden nemű segítségéért és támogatásáért. Hálás vagyok továbbá társszerzőimnek (ábécé sorrendben feltüntetve), Benkő Zoltánnak, Bereczki Judithnak, Bozsoky Tímeának, Csöppü Gabriellának, Deák-Molnár Bettinának, Fábián Péter Imrének, Kocsis Biankának, Lendvai Ádám Zoltánnak, Lukács Dórának, Németh Zoltánnak, Osváth Gergelynek, Pap Péter Lászlónak, Pénzes Jankának, valamint Vágási István Csongornak, akik nélkül a disszertációmban bemutatott eredmények nem jöhettek volna létre.

Doktori tanulmányaim alatt a Debreceni Egyetem PhD ösztöndíjában részesültem. További ösztöndíjakkal támogatták munkámat a Magyar Vidékért Alapítvány, valamint az Emberi Erőforrások Minisztériuma az Új Nemzeti Kiválóság Program (ÚNKP-16-3-IV) keretén belül. A vizsgálatok a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatal OTKA pályázata (K112527), az EFOP-3.6.1-16-2016-00022 projekt, amely az Európai Unió és az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg, az Innovációs és Technológiai Minisztérium Felsőoktatási Intézményi Kiválósági Programja (NKFIH-1150-6/2019), amely Debreceni Egyetem DE-FIKP Viselkedésökológiai Kutatócsoport tematikus programja keretében valósult meg, valamint az Innovációs és Technológiai Minisztérium Tematikus Kiválósági Programja (TKP2020-IKA-04) által voltak támogatva.

VI. A disszertáció alapját képező publikációk listája

1. **Fülöp, A.**, Németh, Z., Kocsis, B., Deák-Molnár, B., Bozsoky, T., Csöppü, G., Barta, Z. (2022) Fighting ability, personality and melanin signalling in free-living Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*). (benyújtott kézirat)
2. **Fülöp, A.**, Németh, Z., Kocsis, B., Deák-Molnár, B., Bozsoky, T., Barta, Z. (2019) Personality and social foraging tactic use in free-living Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*). *Behavioral Ecology* 30(4): 894–903. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arz026>
3. **Fülöp, A.**, Lukács, D., Fábíán, P.I., Kocsis, B., Csöppü, G., Bereczki, J., Barta, Z. (2021) Sex-specific signalling of individual personality by a mutual plumage ornament in a passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 75: 38. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02971-z>
4. Vágási, C.I.*, **Fülöp, A.***, Osváth, G., Pap, P.L., Péntes, J., Benkő, Z., Lendvai, Á.Z., Barta, Z. (2021) Social groups with diverse personalities mitigate physiological stress in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288(1943): 20203092. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3092> (*megosztott első szerzők)



Nyilvántartási szám: DEENK/96/2022.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Fülöp Attila

Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

MTMT azonosító: 10044717

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

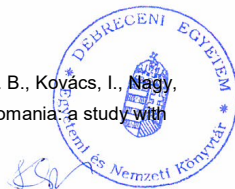
Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (3)

1. **Fülöp, A.**, Lukács, D., Fábíán, P. I., Kocsis, B., Csöppü, G., Bereczki, J., Barta, Z.: Sex-specific signalling of individual personality by a mutual plumage ornament in a passerine.
Behav. Ecol. Sociobiol. 75 (38), 1-13, 2021. ISSN: 0340-5443.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-021-02971-z>
IF: 2.98 (2020)
2. Vágási, C. I., **Fülöp, A.**, Osváth, G., Pap, P. L., Péntes, J., Benkő, Z., Lendvai, Á. Z., Barta, Z.: Social groups with diverse personalities mitigate physiological stress in a songbird.
Proc. R. Soc. B-Biol. Sci. 288 (1943), 1-37, 2021. ISSN: 0962-8452.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.3092>
IF: 5.349 (2020)
3. **Fülöp, A.**, Németh, Z., Kocsis, B., Deák-Molnár, B., Bozsoky, T., Barta, Z.: Personality and social foraging tactic use in free-living Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*).
Behav. Ecol. 30 (4), 894-903, 2019. ISSN: 1045-2249.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/arz026>
IF: 2.761

További közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

4. **Fülöp, A.**, Bárbos, L., Bóné, G. M., Daróczi, S. J., Dehelean, L. A., Kiss, R. B., Kovács, I., Nagy, A., Papp, T.: Autumn migration of soaring birds in North Dobrogea, Romania: a study with implications for wind farm development.
Ornis Hung. 20 (2), 73-85, 2012. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2013-0009>





Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (16)

5. Elek, Z., Bán, M., **Fülöp, A.**, Marton, A., Hauber, M. E., Moskát, C.: Call rate in Common Cuckoos does not predict body size and responses to conspecific playbacks.
J. Ornithol. 162 (4), 1183-1192, 2021. ISSN: 0021-8375.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-021-01909-6>
IF: 1.745 (2020)
6. Marton, A., **Fülöp, A.**, Bán, M., Hauber, M. E., Moskát, C.: Female common cuckoo calls dampen the mobbing intensity of great reed warbler hosts.
Ethology. 127 (3), 286-293, 2021. ISSN: 0179-1613.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/eth.13126>
IF: 1.897 (2020)
7. Moskát, C., Bán, M., **Fülöp, A.**, Bereczki, J., Hauber, M. E.: Bimodal habitat use in brood parasitic Common Cuckoos (*Cuculus canorus*) revealed by GPS telemetry.
AUK. 136 (2), 1-12, 2019. ISSN: 0004-8038.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/auk/uky019>
IF: 2.114
8. Marton, A., **Fülöp, A.**, Ozogány, K., Moskát, C., Bán, M.: Host alarm calls attract the unwanted attention of the brood parasitic common cuckoo.
Sci. Rep. 9 (1), 1-11, 2019. EISSN: 2045-2322.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-54909-1>
IF: 3.998
9. Cserkész, T., **Fülöp, A.**, Almerikova, S., Kondor, T., Laczkó, L., Sramkó, G.: Phylogenetic and Morphological Analysis of Birch Mice (Genus *Sicista*, Family *Sminthidae*, Rodentia) in the Kazak Cradle with Description of a New Species.
J. Mamm. Evol. 26 (1), 147-163, 2019. ISSN: 1064-7554.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10914-017-9409-6>
IF: 2.5
10. Pap, P. L., **Fülöp, A.**, Adamkova, M., Cepak, J., Micháľková, R., Safran, R. J., Stermin, A. N., Tomasek, O., Vágási, C. I., Vincze, O., Wilkins, M. R., Albrecht, T.: Selection on multiple sexual signals in two Central and Eastern European populations of the barn swallow.
Ecol. Evol. 9 (19), 11277-11287, 2019. ISSN: 2045-7758.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.5629>
IF: 2.392
11. Moskát, C., Hauber, M. E., Bán, M., **Fülöp, A.**, Geltsch, N., Marton, A., Elek, Z.: Are both notes of the common cuckoo's call necessary for familiarity recognition?
Behav. Processes. 157, 685-690, 2018. ISSN: 0376-6357.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.017>
IF: 2.008





12. **Fülöp, A.**, Daróczy, S. J., Dehelean, A. S., Dehelean, L. A., Domahidi, Z., Dosa, A., Gyékény, G., Hegyeli, Z., Kis, R. B., Komáromi, I. S., Kovács, I., Miholcsa, T., Nagy, A. A., Nagy, A., Olvedi, S. Z., Papp, T., Pârâu, L. G., Sándor, A. K., Sós, T., Zeitz, R.: Autumn Passage of Soaring Birds over Dobrogea (Romania): A Migration Corridor in Southeast Europe. *Ardea*. 106 (1), 61-77, 2018. ISSN: 0373-2266.
DOI: <http://dx.doi.org/10.5253/arde.v106i1.a3>
IF: 1.125
13. Vörös, J., Herczeg, D., **Fülöp, A.**, Gál, T. J., Dán, Á., Harnos, K., Bosch, J.: Batrachochytrium dendrobatidis in Hungary: an overview of recent and historical occurrence. *Acta Herpetologica*. 13 (2), 125-140, 2018. ISSN: 1827-9635.
IF: 0.722
14. Pap, P. L., Vincze, O., **Fülöp, A.**, Székely-Béres, O., Pătraș, L., Péntes, J., Vágási, C. I.: Oxidative physiology of reproduction in a passerine bird: a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72 (2), 1-14, 2018. ISSN: 0340-5443.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-017-2434-x>
IF: 2.103
15. Bán, M., Moskát, C., **Fülöp, A.**, Hauber, M. E.: Return migration of Common Cuckoos (*Cuculus canorus*) between breeding grounds in Hungary and wintering grounds in Africa as documented by non-PTT GPS technology. *J Ornithol.* 159 (2), 337-344, 2018. ISSN: 0021-8375.
DOI: <https://doi.org/10.48428/ADATTAR/9MKIGF>
IF: 1.472
16. **Fülöp, A.**, Vágási, C. I., Pap, P. L.: Cohabitation with farm animals rather than breeding effort increases the infection with feather-associated bacteria in the barn swallow. *J. Avian Biol.* 48 (7), 1005-1014, 2017. ISSN: 0908-8857.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jav.01262>
IF: 2.488
17. Rosa, M. E., Barta, Z., **Fülöp, A.**, Székely, T., Kosztolányi, A.: The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Anim. Behav.* 132, 181-188, 2017. ISSN: 0003-3472.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.07.023>
IF: 3.067
18. **Fülöp, A.**, Cziráj, G. Á., Pap, P. L., Vágási, C. I.: Feather-degrading bacteria, uropygial gland size and feather quality in House Sparrows *Passer domesticus*. *IBIS*. 158 (2), 362-370, 2016. ISSN: 0019-1019.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/ibi.12342>
IF: 2.279





19. **Fülöp, A.**, Kovács, I., Baltag, E., Daróczi, S. J., Dehelean, A. S., Dehelean, L. A., Kis, R. B., Komáromi, I. S., Latková, H., Miholcsa, T., Nagy, A., Ölvedi, S. Z., Papp, T., Sándor, A. K., Zeitz, R., Kelemen, M. A.: Autumn migration of soaring birds at Bosporus: validating a new survey station design.
Bird Stud. 61 (2), 264-269, 2014. ISSN: 0006-3657.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/00063657.2014.907236>
IF: 1.107
20. Pap, P. L., Vágási, C. I., Cziráj, G. Á., Titilincu, A., Pintea, A., Osváth, G., **Fülöp, A.**, Barta, Z.: The Effect of Coccidians on The Condition and Immune profile of Molting House Sparrows (*Passer domesticus*).
Auk. 128 (2), 330-339, 2011. ISSN: 0004-8038.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1525/auk.2011.10142>
IF: 2.156

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 44,263

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre): 11,09

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, 2022.02.23.



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

Individuality and social behaviour

by Attila Fülöp

Supervisor: Prof. Dr. Zoltán Barta



UNIVERSITY OF DEBRECEN
Juhász-Nagy Pál Doctoral School
Debrecen, 2022

I. Introduction and aims

Group-living is widespread in animals and can be defined as the physical aggregation of individuals belonging to the same species at a certain place and moment, with the conditions that (i) group formation is the result of preferential associations between individuals and (ii) individuals within the group interact socially with each other (Wilson 2000). Interactions among individuals in a group may encompass a variety of forms (e.g., aggressive encounters, producing-scrounging foraging tactics, or leader-follower relationships). Since all aspects of sociality that are observable at the group-level (e.g., dominance relationships, social foraging, collective movement) are based on individual-level interactions, individual interactions may determine the groups' functioning (i.e., group performance), and ultimately group success (Farine et al. 2015). How group members interact with each other can be influenced by their individual phenotypic traits (e.g., sex, age, body size, physiology, behaviour) and/or by external conditions (e.g., environmental variables, predation risk, behaviour of other group members). Therefore, individual phenotype can affect group functioning through shaping social processes, but at the same time, group functioning can also retroact on individuals (Farine et al. 2015).

Phenotype describes the set of observable traits of individuals, including (i) morphological and physical characteristics, such as sex, body size or colouration, (ii) developmental and physiological processes like immune capacity or stress responsiveness, and (iii) behavioural traits as personality. Animal personality (sometimes also termed “temperament”; Réale et al. 2007) is defined as the among-individual differences in behaviour, which are consistent over time and/or across different situations and contexts (Wolf and Weissing 2012). It is important to note that the personality of an individual indicates its position relative to its conspecifics and is not interpreted as the absolute value of a focal behaviour, as measured following a standardized personality test. For instance, according to the definition of personality, an individual that behaves bold at a given time is expected to behave bold also later and/or if different circumstances, but only in comparison with others. In statistical terms, consistency of

behaviour is expressed through the statistically significant repeatability of the measured behaviour (Nakagawa and Schielzeth 2010).

Interactions between individuals can be of many types, depending on context. For example, while competing for resources (e.g., food, mates), individuals can often engage in agonistic interactions and fight with each other (Hardy and Briffa 2013). In some group-living species agonistic interactions may be used to set up dominant-subordinate hierarchies among group members. Individual group members can divide labour and engage in cooperative interactions while foraging socially (e.g., collective hunting or food gathering), but can also take advantage of other group members and engage in exploitative interactions (e.g., steal food, scrounge). One form of exploitation is the use of scrounging foraging tactic during social foraging (Giraldeau and Caraco 2000). Social interactions are important, since they determine group functioning, and therefore the costs and benefits of sociality. But questions like how do individual phenotypic traits relate to the different forms of social interactions and what are their consequences in terms of group functioning are poorly understood.

Preferential association of individuals into groups and the various forms of social interactions between them can be accomplished and/or maintained if individuals communicate with each other. This can be done through various intraspecific signals, which can be acoustic (e.g. alarm calls, song), visual (e.g., facial expression, body display, colouration) or olfactory (e.g., scent marking). Colour traits are often used for visual signalling and can carry information about their bearers' state, phenotype and/or social status. Therefore, colour traits with a signalling function may mediate social interactions and can determine group functioning by providing information for individuals about their conspecifics. In group-living species the status of individuals in the dominance hierarchy is often signalled toward conspecifics through melanin-based conspicuous colour patches (e.g., so-called "badges of status"; Santos et al. 2011). Besides functioning as badges of status, melanin-based (i.e., black and brown pigments synthesised *de novo* by birds) colour traits can also signal other qualities/phenotypic traits of individuals (e.g., body condition, immune capacity, oxidative stress, parasite load, behaviour; reviewed by San-Jose

and Roulin 2018). To understand social processes entirely, it is important to study the interactions between individuals, alongside with their appropriate potential signalling mechanisms. For this, we have to explore what the information contents of the different colour traits are (i.e., what information do they convey) and to assess whether they differ between sexes in mutually ornamented species where both males and females possess the same colourful ornament.

Groups usually consist of individuals with different phenotypes (“group phenotypic composition”, GPC; Farine et al. 2015). GPC can have a strong influence on group functioning and group performance through influencing social interactions among group members (Jolles et al. 2017, 2020). Furthermore, group performance in turn is expected to carry consequences on individuals through influencing individual’s fitness (Farine et al. 2015). Hence, individual phenotype and group performance are linked to each other in a bidirectional way, creating a feedback loop: an “upstream” effect (i.e., the effect of individuals on group performance) and a “downstream” effect (i.e., the effect of group performance on individuals). It is still unclear how GPC affects group-level processes (e.g., dominant-subordinate relationships, social foraging, intraspecific communication) and how group performance affects individuals of the group in terms of their condition or physiology (Loftus et al. 2021). According to a recent review by Loftus et al. (2021), the general pattern of the upstream effect is that groups with a more heterogeneous, more variable composition perform better. Interestingly, the downstream effect of GPC on individuals was seldom investigated (Farine et al. 2015, Loftus et al. 2021).

In my thesis I investigated the relationship between individual differences in phenotype and group-level processes; and the feedback of the latter on individuals. Accordingly, my general aims were two-fold: (1) to determine how individual phenotype, especially individual personality, is associated with the different aspects of sociality and (2) to unravel how emerging group-level characteristics (i.e., groups’ phenotypic composition), originating from the personality differences between individuals, are affecting individual group members. To achieve these two

aims, we investigated social behaviour in two highly social sparrow species, the tree sparrow (*Passer montanus*) and the house sparrow (*Passer domesticus*), both under natural conditions and captivity, using correlative and experimental approaches as well. My specific aims in the four studies included in my thesis were the following:

1. Individual fighting ability, a primary determinant of dominance status, is expected to be influenced by certain aspects of individuals' phenotype, including sex, morphological characteristics (e.g., body size) and behaviour (e.g., personality). Apparently the relationships between fighting ability and these phenotypic traits of individuals are not always straightforward, potentially being species-specific or shaped by external factors (e.g., context, group composition). Also, individual fighting ability is often communicated towards conspecifics through ornamental traits. This status signalling function of ornamental traits is already known in many species, but in other species as the Eurasian tree sparrow, the function of such traits is less known. **In Study 1 we aimed to investigate the relationship between fighting ability and individual personality (i.e., exploratory behaviour), and the status signalling function of the black throat patch (i.e., bib) in free-living tree sparrows, with respect to sex and body size.**

2. Social foraging tactic use (i.e. producing or scrounging) is often phenotype-related. As previous studies show, the use of producing-scrounging tactics can also be sex-dependent and determined by the individuals' dominance status or personality. Moreover, the connection between individual phenotype and social foraging tactic use might also be influenced by various external factors (e.g., group size and/or density, predation risk) and these potentially confounding factors could be the cause of the inconsistencies between the previous results. **In Study 2 we aimed to investigate the relationship between the use of producing-scrounging tactics and individual personality (i.e., exploratory behaviour) in free-living**

Eurasian tree sparrows, while accounting for sex and dominance status of individuals.

3. The function of conspicuous colour traits was mostly investigated in sexually dimorphic species in which only one sex possesses the coloured signal. In many species, however, conspicuous colourful traits are possessed and used as signals by both sexes (i.e., mutually ornamented species). In such species the signalling function of conspicuous colour traits can have similar or different functions in males and females. Yet, this question has been seldom studied. **In Study 3 we aimed to investigate the signalling function of a mutual melanin-based plumage ornament, the black throat patch (i.e., bib) of Eurasian tree sparrows, while controlling for the effects of sex and body size.**

4. Phenotypic composition of groups is known to affect group-level social processes and performance. The other way around, emergent group-level properties are also expected to influence the state and/or fitness of group members. This latter aspect of sociality is, however, largely unexplored. **In Study 4 we aimed to investigate the effect of groups' personality composition on the physiological state of group members.**

II. Methods

1. We have captured 194 tree sparrows during three wintering seasons, between 2013 and 2016. At capture, we marked all birds with an individual combination of colour rings, collected a small blood sample for genetic sex determination, and data about the individuals' body mass, tarsus length, wing length, bib size (i.e., area) and exploratory behaviour. Exploratory behaviour of individuals was quantified using the open-field test in a large test room serving as a novel environment (Dingemanse et al. 2002).

Birds were then released at the site of their capture. We recorded the agonistic behaviour of 32 marked individuals on bird feeders while foraging in groups during multiple foraging bouts after their release. We characterised fighting ability using fighting success (i.e., probability of winning a fight). **(Study 1)**

2. We have captured 194 tree sparrows during three wintering seasons, between 2013 and 2016. At capture, we marked all birds with an individual combination of colour rings, collected a blood sample for genetic sex determination, and data about the individuals' body mass, tarsus length, wing length, bib size (i.e., area) and exploratory behaviour. Exploratory behaviour of individuals was quantified using the open-field test in a large test room serving as a novel environment (Dingemanse et al. 2002). Birds were then released at the site of their capture. We recorded the use of the producing-scrounging foraging tactics of 37 marked individuals after their release on special bird feeders, which simulated the patchy distribution of food, and during multiple foraging bouts. **(Study 2)**

3. We studied the relationships between bib size (i.e., area) and body condition (i.e., size-corrected body mass), physiology (i.e., cellular innate immunity/inflammation status, expressed through total leucocyte counts, and chronic physiological stress, expressed through the ratio of heterophils to lymphocytes) and individual personality (i.e., activity in a novel environment) during four wintering seasons, between 2016 and 2020. We have captured 199 free-living tree sparrow individuals at bird feeders and collected a blood sample for genetic sex determination and leucocyte profiling, and data about the individuals' body mass, tarsus length, wing length, bib size and activity. Activity of individuals was quantified using a field-adapted version of the open field test in a small size mobile test arena (Stuber et al. 2013). After processing, we released the birds at the site of their capture. **(Study 3)**

4. We established experimental groups of wild-caught house sparrows with different personality composition (described through the mean, variance, and Shannon diversity of exploration) and tested the effect of group composition (i.e., social environment) on the physiological state of group members. We quantified exploratory behaviour of individuals using the open-field test in a large test room serving as a novel environment (Dingemanse et al. 2002), and we characterised physiological state by the body condition (i.e., size-corrected body mass), chronic physiological stress levels (expressed through the ratio of heterophils to lymphocytes), oxidative stress levels (expressed through the malondialdehyde concentration) and two measures of innate immunity characterising natural antibody activity (expressed through the agglutination score) and complement system activity (expressed through the lysis score). **(Study 4)**

III. Results

1. We found no difference between sexes in the probability of winning, and probability of winning was not predicted by exploratory behaviour or body size in none of the two sexes. However, probability of winning was sex-dependently related to bib size: in females bib size was positively correlated with probability of winning a fight, while in males this association was not significant. **(Study 1)**

2. We found no difference between sexes in social foraging tactic use (i.e., probability of scrounging) and bib size (i.e., a proxy of dominance status) was not related to tactic use in either sex. Yet, we found that social foraging tactic use was sex-dependently correlated with exploratory behaviour: while more exploratory females scrounged more, exploratory behaviour was not associated with foraging tactic use in males. Furthermore, the density of foraging individuals and time of the feeding event within the foraging bout

were both significantly positively related to probability of scrounging, independently of sex. **(Study 2)**

3. We found that bib size was significantly larger in males than females; and was not related to body size in any of the two sexes. Bib size was sex-dependently associated with activity: bib size was negatively associated with activity in males and positively in females. Furthermore, bib size was positively related to physiological stress levels (i.e., ratio of heterophils to lymphocytes), independently of sex, but was not associated with body condition and cellular innate immunity/inflammation status (i.e., total leucocyte counts) of individuals. **(Study 3)**

4. We found that individuals from groups with a higher group-level exploration diversity had better body condition and lower levels of chronic and oxidative stress than individuals from groups with lower group-level exploration diversity, independently from the individuals' sex and personality. The two measures of innate immunity were not affected by the experimental social treatment either alone or in interaction with individual's sex or personality. **(Study 4)**

IV. Discussion and conclusions

We studied by correlative means the upstream links between individual phenotype and two aspects of group-level social behaviour in free-living tree sparrows, social dominance, and social foraging. We found that fighting ability, a determinant of social dominance, was not predicted by sex or exploratory behaviour of individuals (Study 1). However, the probability of scrounging during social foraging was positively related to exploratory behaviour in females, but not in males (Study 2). Additionally, probability of scrounging was not related to bib size (a trait being used in this study as a proxy of dominance status; Torda et al. 2004, Mónus et al. 2017; see also Study 1) independent of sex. Both forms of social

interactions are expected to be associated with individual personality based on the “pace-of-life” syndrome hypothesis (POLS; Réale et al. 2010), which predicts that proactive individuals with a fast pace-of-life should have superior fighting ability and should scrounge more because they invest more into resource acquisition and not allocation (Laskowski et al. 2021). Thus, the lack of relationship between fighting ability and exploratory behaviour (Study 1) does not support the POLS hypothesis. Our findings for social foraging tactic use do confirm an association between probability of scrounging and exploratory behaviour, but in only one of the sexes (Study 2). One potential explanation for the mismatch between our findings and predictions of the POLS hypothesis is that the associations predicted by POLS could remain masked if they were influenced by environmental factors, as suggested by Laskowski et al. (2021). Which environmental factors exactly can determine the investigated relationships remains an open question. There is no overall agreement among studies that investigated these associations either, indicating that these relationships for some reason are apparently labile. This might occur because (i) behaviour is characterized by a large amount of plasticity (e.g., the average repeatability for personality traits is around 0.35; Bell et al. 2009), (ii) there are various methodological differences between studies investigating these relationships, and/or (iii) the relationships might be species-specific. Overall, the relationship between personality and fighting ability, and personality and social foraging tactic use should be further studied experimentally.

We investigated intraspecific colour signalling in tree sparrows and found that bib size of individuals was sex-dependently related to fighting ability: positively in females, but non-significantly in males (Study 1). Eumelanin-based colour signals often function as “badges of status” (Santos et al. 2011; but see Sánchez-Tojar et al. 2018). In tree sparrows, the status signalling function of the bib is still not clear as studies investigating this question found contrasting results (Torda et al. 2004, Mónus et al. 2017, Study 1). Overall, all of the studies seem to support a status signalling role of the bib. However, the status signalling role of the bib in the two sexes seems to vary (Mónus et al. 2017, Study 1). This

heterogeneity in the results can also indicate that the correlation between bib size and status is weak and is only occurring by chance in some cases and/or under certain circumstances. Overall, this question should be investigated in the future in a controlled environment and by considering the effect of sex.

Bib size of males was larger than those of females (Study 3; see also Mónus et al. 2011), and bib size was sex-dependently related to activity: negatively in males, while positively in females (Study 3); and was positively related to physiological stress levels (i.e., ratio of heterophils to lymphocytes) in both sexes (Study 3). It has to be mentioned here that activity of individuals is presumed to reflect (also) the behavioural response of individuals to a risky life event (i.e., trapping and handling), as the test was performed right after capture. Hence, activity of individuals is expected to mirror acute stress (e.g., Martins et al. 2007; Baugh et al. 2013; but see Baugh et al. 2012). A potential link between eumelanin-based colouration, physiology and behaviour is provided by the melanocortin system (Ducrest et al. 2008). Due to the pleiotropic effects of the genes regulating melanin synthesis, eumelanin-based colouration should covary with a series of individual traits (“melanocortin hypothesis”). In general, more eumelanised individuals should have a more optimal balance between energy intake and expenditure, be more resistant to acute stress, have higher immune potential, and should be more aggressive (Ducrest et al. 2008, San-Jose and Roulin 2018). Our correlative results bring only a weak support for the melanocortin hypothesis. There might be two potential explanations for this. Firstly, our study is correlative with a cross-sectional sampling approach, meaning that the associations we described represent a snapshot about the sample. As some of the variables we measured can be best interpreted in the context of the melanocortin hypothesis when compared to a baseline level (i.e., quantifying the change in body mass, cellular immunity, glucocorticoid levels), systematic, repeated measurements of individuals would definitely strengthen the conclusions we could draw from our results. Secondly, the melanocortin hypothesis may not be the only framework explaining associations between eumelanin-based colouration and phenotype (see e.g., Riyahi et al. 2015,

Corti et al. 2018), other mechanisms can be also responsible for the covariation between eumelanin-based colouration and phenotype. Experimental studies are necessary for a deeper insight into the associations we investigated.

We have studied experimentally the downstream effect of group personality composition on individual physiological state in captive house sparrows. We found that a more diverse group personality had more beneficial effects on the physiological state of individuals than a more uniform one (Study 4). The measured effect of groups' personality composition on individual state was the same for all individuals, independently of their phenotype (i.e., sex, personality), meaning that all individuals benefited equally from the behavioural diversity of the group. These results suggest that groups with different personality composition function differently (i.e., may differ in their performance) and this ultimately affects the physiological state of individuals in these different groups. It is yet unclear what is "performance" exactly in this context, as we didn't quantify performance explicitly in our experiment. In the literature there are several non-exclusive explanations proposed regarding why diverse groups can perform better (reviewed by Farine et al. 2015, Loftus et al. 2021). Firstly, diverse groups more likely contain individuals with different skills, or which are specialized to some tasks. Secondly, keystone individuals, which have a disproportionally higher effect on group functioning than other individuals and which can direct group behaviour, can occur with a higher probability in diverse groups (see also Modlmeier et al. 2014). Finally, the complementarity effect between individuals with different phenotypes (e.g., personality) can be more pronounced in diverse groups. Nevertheless, we should be careful in generalizing these findings because these effects might not be the same in free-living groups and in captive groups, and these effects may be species-specific. Overall, the exact social mechanisms of how group personality composition is affecting group functioning and performance definitely need some more clarification.

To sum up, it is not easy to fit all the results presented in this thesis into an overall, general picture. I can conclude, though, that individual phenotypic differences, especially sex and personality, can influence

aspects of sociality, such as social foraging and intraspecific communication (i.e., signalling), in group-living animals. Therefore, individual phenotypic traits are important contributors to the functioning and performance of social groups (i.e., upstream effect). In turn, performance of groups with different phenotypic composition seems to influence the physiological state of individual group members (i.e., downstream effect). The mechanisms of how individual phenotypic traits determine group-level performance, and how group-level performance feeds back on group members still have to be elucidated.

V. Acknowledgements

First and foremost, I am deeply grateful to my supervisor, Zoltán Barta. Also, I was very fortunate to work with some excellent colleagues and collaborators (some of them being my students), my co-authors (listed in alphabetical order): Zoltán Benkő, Judith Bereczki, Tímea Bozsoky, Gabriella Csöppü, Bettina Deák-Molnár, Péter Imre Fábián, Bianka Kocsis, Ádám Zoltán Lendvai, Dóra Lukács, Zoltán Németh, Gergely Osváth, Péter László Pap, Janka Péntes, and Csongor István Vágási. Without them the results presented in this thesis could never become reality.

I got financial support through a PhD scholarship from the University of Debrecen, through a scholarship from the Magyar Vidékért (Pro Regione) Foundation, and through the New National Excellence Program of the Ministry of Human Capacities of Hungary (grant no. ÚNKP-16-3-IV). The studies were financially supported by an OTKA grant (grant no. K112527) of the National Research, Development and Innovation Office of Hungary, by the EFOP-3.6.1-16-2016-00022 project, which is co-financed by the European Union and the European Social Fund, by the Higher Education Institutional Excellence Programme (grant no. NKFIH-1150-6/2019) of the Ministry of Innovation and Technology in Hungary, within the framework of the DE-FIKP Behavioural Ecology Research Group thematic programme of the University of Debrecen, and by the Thematic Excellence Programme (grant no. TKP2020-IKA-04) of the Ministry for Innovation and Technology in Hungary.

VI. List of publications which constitute the foundations of this thesis

1. **Fülöp, A.**, Németh, Z., Kocsis, B., Deák-Molnár, B., Bozsoky, T., Csöppü, G., Barta, Z. (2022) Fighting ability, personality and melanin signalling in free-living Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*). (submitted manuscript)
2. **Fülöp, A.**, Németh, Z., Kocsis, B., Deák-Molnár, B., Bozsoky, T., Barta, Z. (2019) Personality and social foraging tactic use in free-living Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*). *Behavioral Ecology* 30(4): 894–903. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arz026>
3. **Fülöp, A.**, Lukács, D., Fábíán, P.I., Kocsis, B., Csöppü, G., Bereczki, J., Barta, Z. (2021) Sex-specific signalling of individual personality by a mutual plumage ornament in a passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 75: 38. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02971-z>
4. Vágási, C.I.*, **Fülöp, A.***, Osváth, G., Pap, P.L., Péntes, J., Benkő, Z., Lendvai, Á.Z., Barta, Z. (2021) Social groups with diverse personalities mitigate physiological stress in a songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288(1943): 20203092. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3092> (*shared first authorship)

VII. Irodalomjegyzék / References

- Baugh, A. T., Schaper, S. V., Hau, M., Cockrem, J. F., de Goede, P., van Oers, K. (2012) Corticosterone responses differ between lines of great tits (*Parus major*) selected for divergent personalities. *General and Comparative Endocrinology*, 175(3): 488–494.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.12.012>
- Baugh, A. T., van Oers, K., Naguib, M., Hau, M. (2013) Initial reactivity and magnitude of the acute stress response associated with personality in wild great tits (*Parus major*). *General and Comparative Endocrinology*, 189: 96–104. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.04.030>
- Bell, A. M., Hankison, S. J., Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4): 771–783.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>
- Corti, M., Podofillini, S., Griggio, M., Gianfranceschi, L., Ducrest, A. L., Roulin, A., Cecere, J. G., Saino, N., Rubolini, D. (2018) Sequence variation in melanocortin-1-receptor and tyrosinase-related protein 1 genes and their relationship with melanin-based plumage trait expression in Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) males. *Journal of Ornithology*, 159(2): 587–591. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1537-0>
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., van Oers, K., van Noordwijk, A. J. (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 64(6): 929–938.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2006>
- Ducrest, A. L., Keller, L., Roulin, A. (2008) Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(9): 502–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.001>
- Farine, D. R., Montiglio, P. O., Spiegel, O. (2015) From individuals to groups and back: the evolutionary implications of group phenotypic composition. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(10): 609–621.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.07.005>
- Giraldeau, L. A., Caraco, T. (2000) Social foraging theory. Princeton University Press.
- Hardy, I. C., Briffa, M. (2013) Animal contests. Cambridge University Press.
- Jolles, J. W., Boogert, N. J., Sridhar, V. H., Couzin, I. D., Manica, A. (2017) Consistent individual differences drive collective behavior and group

- functioning of schooling fish. *Current Biology*, 27(18): 2862–2868.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.08.004>
- Jolles, J. W., King, A. J., Killen, S. S. (2020) The role of individual heterogeneity in collective animal behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 35(3): 278–291. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.11.001>
- Laskowski, K. L., Moiron, M., Niemelä, P. (2021) Integrating behavior in life-history theory: allocation versus acquisition?. *Trends in Ecology and Evolution*, 36(2): 132–138. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.10.017>
- Loftus, J. C., Perez, A. A., Sih, A. (2021) Task syndromes: linking personality and task allocation in social animal groups. *Behavioral Ecology*, 32(1): 1–17. <https://doi.org/10.1093/beheco/araa083>
- Martins, T. L., Roberts, M. L., Giblin, I., Huxham, R., Evans, M. R. (2007) Speed of exploration and risk-taking behavior are linked to corticosterone titres in zebra finches. *Hormones and Behavior*, 52(4): 445–453. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.06.007>
- Modlmeier, A. P., Keiser, C. N., Watters, J. V., Sih, A., Pruitt, J. N. (2014) The keystone individual concept: an ecological and evolutionary overview. *Animal Behaviour*, 89: 53–62. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.020>
- Mónus, F., Szabó, K., Lózsa, A., Péntzes, Z., Barta, Z. (2011) Intersexual size and plumage differences in tree sparrows (*Passer montanus*) - a morphological study based on molecular sex determination. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 57: 269–276.
- Mónus, F., Liker, A., Péntzes, Z., Barta, Z. (2017) Status signalling in male but not in female Eurasian Tree Sparrows *Passer montanus*. *Ibis*, 159(1): 180–192. <https://doi.org/10.1111/ibi.12425>
- Nakagawa, S., Schielzeth, H. (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85(4): 935–956. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x>
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., Dingemanse, N. J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2): 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., Montiglio, P. O. (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal*

- Society B: Biological Sciences*, 365(1560): 4051–4063.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- Riyahi, S., Björklund, M., Ödeen, A., Senar, J. C. (2015) No association between the melanocortin-1 receptor (MC1R) and black belly stripe size variation in the Great Tit *Parus major*. *Bird Study*, 62(1): 150–152. <https://doi.org/10.1080/00063657.2014.988601>
- San-Jose, L. M., Roulin, A. (2018) Toward understanding the repeated occurrence of associations between melanin-based coloration and multiple phenotypes. *The American Naturalist*, 192(2): 111–130.
<https://doi.org/10.1086/698010>
- Santos, E. S., Scheck, D., Nakagawa, S. (2011) Dominance and plumage traits: meta-analysis and metaregression analysis. *Animal Behaviour*, 82(1): 3–19. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.03.022>
- Sánchez-Tójar, A., Nakagawa, S., Sánchez-Fortún, M., Martin, D.A., Ramani, S., Girndt, A., Bókony, V., Kempnaers, B., Liker, A., Westneat, D. F., Burke, T. (2018) Meta-analysis challenges a textbook example of status signalling and demonstrates publication bias. *eLife*, 7: e37385.
<https://doi.org/10.7554/eLife.37385.001>
- Stuber, E. F., Araya-Ajoy, Y. G., Mathot, K. J., Mutzel, A., Nicolaus, M., Wijmenga, J. J., Mueller, J. C., Dingemanse, N. J. (2013) Slow explorers take less risk: a problem of sampling bias in ecological studies. *Behavioral Ecology*, 24(5): 1092–1098.
<https://doi.org/10.1093/beheco/art035>
- Torda, G., Liker, A., Barta, Z. (2004) Dominance hierarchy and status signalling in captive tree sparrow (*Passer montanus*) flocks. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 50: 35–44.
- Wilson, E. O. (2000) *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press.
- Wolf, M., Weissing, F. J. (2012) Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(8): 452–461.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001>



Registry number:
Subject:

DEENK/96/2022.PL
PhD Publication List

Candidate: Attila Fülöp

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

MTMT ID: 10044717

List of publications related to the dissertation

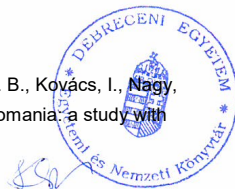
Foreign language scientific articles in international journals (3)

1. **Fülöp, A.**, Lukács, D., Fábrián, P. I., Kocsis, B., Csöppü, G., Bereczki, J., Barta, Z.: Sex-specific signalling of individual personality by a mutual plumage ornament in a passerine.
Behav. Ecol. Sociobiol. 75 (38), 1-13, 2021. ISSN: 0340-5443.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-021-02971-z>
IF: 2.98 (2020)
2. Vágási, C. I., **Fülöp, A.**, Osváth, G., Pap, P. L., Péntes, J., Benkő, Z., Lendvai, Á. Z., Barta, Z.: Social groups with diverse personalities mitigate physiological stress in a songbird.
Proc. R. Soc. B-Biol. Sci. 288 (1943), 1-37, 2021. ISSN: 0962-8452.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.3092>
IF: 5.349 (2020)
3. **Fülöp, A.**, Németh, Z., Kocsis, B., Deák-Molnár, B., Bozsoky, T., Barta, Z.: Personality and social foraging tactic use in free-living Eurasian tree sparrows (*Passer montanus*).
Behav. Ecol. 30 (4), 894-903, 2019. ISSN: 1045-2249.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/arz026>
IF: 2.761

List of other publications

Foreign language scientific articles in Hungarian journals (1)

4. **Fülöp, A.**, Bárbos, L., Bóné, G. M., Daróczi, S. J., Dehelean, L. A., Kiss, R. B., Kovács, I., Nagy, A., Papp, T.: Autumn migration of soaring birds in North Dobrogea, Romania: a study with implications for wind farm development.
Ornis Hung. 20 (2), 73-85, 2012. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2013-0009>





Foreign language scientific articles in international journals (16)

5. Elek, Z., Bán, M., **Fülöp, A.**, Marton, A., Hauber, M. E., Moskát, C.: Call rate in Common Cuckoos does not predict body size and responses to conspecific playback.
J. Ornithol. 162 (4), 1183-1192, 2021. ISSN: 0021-8375.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-021-01909-6>
IF: 1.745 (2020)
6. Marton, A., **Fülöp, A.**, Bán, M., Hauber, M. E., Moskát, C.: Female common cuckoo calls dampen the mobbing intensity of great reed warbler hosts.
Ethology. 127 (3), 286-293, 2021. ISSN: 0179-1613.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/eth.13126>
IF: 1.897 (2020)
7. Moskát, C., Bán, M., **Fülöp, A.**, Bereczki, J., Hauber, M. E.: Bimodal habitat use in brood parasitic Common Cuckoos (*Cuculus canorus*) revealed by GPS telemetry.
AUK. 136 (2), 1-12, 2019. ISSN: 0004-8038.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/auk/uky019>
IF: 2.114
8. Marton, A., **Fülöp, A.**, Ozogány, K., Moskát, C., Bán, M.: Host alarm calls attract the unwanted attention of the brood parasitic common cuckoo.
Sci. Rep. 9 (1), 1-11, 2019. EISSN: 2045-2322.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-54909-1>
IF: 3.998
9. Cserkész, T., **Fülöp, A.**, Almerikova, S., Kondor, T., Laczkó, L., Sramkó, G.: Phylogenetic and Morphological Analysis of Birch Mice (Genus *Sicista*, Family *Sminthidae*, Rodentia) in the Kazak Cradle with Description of a New Species.
J. Mamm. Evol. 26 (1), 147-163, 2019. ISSN: 1064-7554.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10914-017-9409-6>
IF: 2.5
10. Pap, P. L., **Fülöp, A.**, Adamkova, M., Cepak, J., Micháliková, R., Safran, R. J., Stermin, A. N., Tomasek, O., Vágási, C. I., Vincze, O., Wilkins, M. R., Albrecht, T.: Selection on multiple sexual signals in two Central and Eastern European populations of the barn swallow.
Ecol. Evol. 9 (19), 11277-11287, 2019. ISSN: 2045-7758.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.5629>
IF: 2.392
11. Moskát, C., Hauber, M. E., Bán, M., **Fülöp, A.**, Geltsch, N., Marton, A., Elek, Z.: Are both notes of the common cuckoo's call necessary for familiarity recognition?
Behav. Processes. 157, 685-690, 2018. ISSN: 0376-6357.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.017>
IF: 2.008





12. **Fülöp, A.**, Daróczi, S. J., Dehelean, A. S., Dehelean, L. A., Domahidi, Z., Dosa, A., Gyékény, G., Hegyeli, Z., Kis, R. B., Komáromi, I. S., Kovács, I., Miholcsa, T., Nagy, A. A., Nagy, A., Olvedi, S. Z., Papp, T., Pârâu, L. G., Sándor, A. K., Sós, T., Zeitz, R.: Autumn Passage of Soaring Birds over Dobrogea (Romania): A Migration Corridor in Southeast Europe. *Ardea*. 106 (1), 61-77, 2018. ISSN: 0373-2266.
DOI: <http://dx.doi.org/10.5253/arde.v106i1.a3>
IF: 1.125
13. Vörös, J., Herczeg, D., **Fülöp, A.**, Gál, T. J., Dán, Á., Harnos, K., Bosch, J.: Batrachochytrium dendrobatidis in Hungary: an overview of recent and historical occurrence. *Acta Herpetologica*. 13 (2), 125-140, 2018. ISSN: 1827-9635.
IF: 0.722
14. Pap, P. L., Vincze, O., **Fülöp, A.**, Székely-Béres, O., Pătraș, L., Péntes, J., Vágási, C. I.: Oxidative physiology of reproduction in a passerine bird: a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72 (2), 1-14, 2018. ISSN: 0340-5443.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-017-2434-x>
IF: 2.103
15. Bán, M., Moskát, C., **Fülöp, A.**, Hauber, M. E.: Return migration of Common Cuckoos (*Cuculus canorus*) between breeding grounds in Hungary and wintering grounds in Africa as documented by non-PTT GPS technology. *J Ornithol.* 159 (2), 337-344, 2018. ISSN: 0021-8375.
DOI: <https://doi.org/10.48428/ADATTAR/9MKIGF>
IF: 1.472
16. **Fülöp, A.**, Vágási, C. I., Pap, P. L.: Cohabitation with farm animals rather than breeding effort increases the infection with feather-associated bacteria in the barn swallow. *J. Avian Biol.* 48 (7), 1005-1014, 2017. ISSN: 0908-8857.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jav.01262>
IF: 2.488
17. Rosa, M. E., Barta, Z., **Fülöp, A.**, Székely, T., Kosztolányi, A.: The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Anim. Behav.* 132, 181-188, 2017. ISSN: 0003-3472.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.07.023>
IF: 3.067
18. **Fülöp, A.**, Czirják, G. Á., Pap, P. L., Vágási, C. I.: Feather-degrading bacteria, uropygial gland size and feather quality in House Sparrows *Passer domesticus*. *IBIS*. 158 (2), 362-370, 2016. ISSN: 0019-1019.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/ibi.12342>
IF: 2.279





19. **Fülöp, A.**, Kovács, I., Baltag, E., Daróczi, S. J., Dehelean, A. S., Dehelean, L. A., Kis, R. B., Komáromi, I. S., Latková, H., Miholcsa, T., Nagy, A., Ölvedi, S. Z., Papp, T., Sándor, A. K., Zeitz, R., Kelemen, M. A.: Autumn migration of soaring birds at Bosporus: validating a new survey station design.
Bird Stud. 61 (2), 264-269, 2014. ISSN: 0006-3657.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/00063657.2014.907236>
IF: 1.107
20. Pap, P. L., Vágási, C. I., Czirájk, G. Á., Titilincu, A., Pintea, A., Osváth, G., **Fülöp, A.**, Barta, Z.: The Effect of Coccidians on The Condition and Immune profile of Molting House Sparrows (*Passer domesticus*).
Auk. 128 (2), 330-339, 2011. ISSN: 0004-8038.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1525/auk.2011.10142>
IF: 2.156

Total IF of journals (all publications): 44,263

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 11,09

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

23 February, 2022

