

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

**Seasonality, environmental predictability and the
avian annual cycle**

**Szezonális, környezeti prediktabilitás és a madarak
éves ciklusa**

Tökölyi Jácint

Témavezető: Dr. Barta Zoltán



**DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola**

Debrecen, 2011

Szezonális, környezeti prediktabilitás és a madarak éves ciklusa

Bevezető

A Föld természetes élőhelyeinek többségében a környezeti paraméterek időben változnak. Ezek a környezeti változások sokféle formát ölthetnek, a periodikus napszaki ciklusoktól kezdve a hideg és meleg vagy az esős és száraz évszakok váltakozásán át a sokkal kevésbé kiszámítható környezeti változásokig, mint amilyen megfigyelhető például félsivatagos környezetben a ritka esőzések következtében vagy a sokéves ciklusokon átívelő El Niño hatások által érintett területek esetében.

A periodikusan változó környezetekben élő állatok eltérő szelekciós hatásnak vannak kitéve a ciklus különböző fázisaiban; így például a feltűnő viselkedés előnyös lehet a szaporodási időszakban a párválasztás szempontjából, viszont hátrányos azon kívül, mivel növeli a predációs veszélyt anélkül, hogy bármilyen előnyt nyújtana (Piersma and Drent 2003). Az ehhez hasonló változó szelekciós hatásokhoz az állatok úgy alkalmazkodhatnak, hogy élettevékenységeiket a ciklus különböző szakaszaira időzítik (McNamara and Houston, 2008). Ennek eredményeképp például az éves ciklus során az energetikailag költséges utódnevelési időszak rendszerint a legmagasabb táplálék-elérhetőségű periódusra esik, míg az év többi részében az állatok a túlélésük szempontjából fontos tevékenységeket végzik, mint például vedlés, kedvezőbb területekre való vándorlás vagy hibernáció (McNamara and Houston, 2008)

Ahhoz, hogy ezek a ciklikus változások megvalósulhassanak, az élőlények belső felépítésének, fiziológiai szabályozásának és viselkedésmintáza-

tainak is változásokon kell átesniük, melyek gyakran drámai formát öltenek. Ilyen például számos madárfajnál a téli rejtőszínűzet átváltozása díszes nyári tollruhába, a szaporítószervek erőteljes zsugorodása a költési időszakon kívül madaraknál és denevéreknél (Murton and Westwood 1978), vagy a hippokampusz hipertrófiája táplálékrajtító madárfajoknál az ősz környékén, amikor a téli tartalékokat halmozzák fel (Smulders et al. 1995), nem beszélve arról a számos fiziológiai változásról ami a hibernációval vagy éppen a vonulással jár együtt (Gwinner 1990; Piersma and Drent 2003).

Amikor a környezet változása többé-kevésbé szabályos, az élőlények belső ritmusukra hagyatkozva előre felkészülhetnek a környezeti változásokra; ezáltal érhető el, hogy a megfelelő időben a megfelelő fiziológiai állapotba kerüljenek. Ugyanakkor, hogyha a környezeti tényezők kevésbé kiszámíthatóak, akkor sokkal nehezebb előre felkészülni a környezeti változásokra. Ilyen esetekben a flexibilis viselkedés teszi lehetővé, hogy az állatok az éppen aktuális körülményekre gyorsan reagáljanak. Ilyen flexibilitásra számos példa ismert, pl. sivatagi békáknál, melyek az év nagy részét a föld alatt, hibernálva töltik és csak nagyobb esőzéseket követően bújnak elő (Wells 2007). Sok esetben azonban a gyors reakciónak korlátai vannak, mivel a fiziológiai állapotváltozások rendszerint időigényes folyamatok. A madarak szaporítószerveinek esetében pl. 4-6 hétre van szükség amíg azok elérik a funkcionális méretet, mely sokszor több százszorosa lehet a télen, regresszált állapotban levő szervek méretének (Murton and Westwood 1978).

Ilyenkor az élőlények a következő cserekapcsolattal találják magukat szemben: csak akkor tudnak biztosan szaporodni, hogyha hosszú távon fenntartják a fiziológiai készségüket, ezáltal a kedvező környezeti változásokra azonnal tudnak reagálni. A készség fenntartása ugyanakkor költséges: madaraknál és denevéreknél például a megnövekedett szaporítószervek a metabolikus költségek mellett a repülést akadályozhatják, ami jelentősen csökkenti a ragadozók elől való menekülési képességüket (Lind et al. 1999).

Ezen cserekapcsolatok kimenetelét feltételezhetőleg két dolog határozza meg: egyrészt a környezet sajátosságai: pl. mennyire kiszámítható vagy milyen hatása van a különböző környezeti változásoknak a táplálékkelérhetőségre; másrészt a fiziológiai rendszer tulajdonságai: mennyi időt vesznek igénybe a fiziológiai állapotváltozások, vagy mennyire költséges a készség fenntartása, stb.

A környezeti variabilitás döntési folyamatokra gyakorolt hatását részletesen vizsgálták elméleti szempontból néhány, viszonylag egyszerű időzítési probléma esetében, mint például a csírázás és a virágzás időzítése (Philippi and Seger 1989). Hasonlóképp, a változó környezetben élő állatok ökofiziológiáját több modellszervezet esetében tanulmányozták (pl. Hau 2001). Min-

dezek ellenére kevés átfogó ismerettel rendelkezünk a környezeti variabilitás viselkedésre gyakorolt hatásáról. Ennek okai többfélék: (1) az elméleti modellek többsége viszonylag egyszerű környezeti változásokat feltételez; ugyanakkor a valós környezetekben a variabilitás több forrásból adódhat (pl. csapadék, hőmérséklet, stb.), aminek következtében a variabilitás mértéke és formája igen sokféle lehet, a részben kiszámítható környezettől a teljesen véletlenszerűig; ezeket a finom különbségeket figyelembe kell venni ahhoz, hogy a valós környezethez alkalmazkodott élőlények viselkedését megérthessük. (2) A környezeti tényezők variabilitásának kvantifikálásához hosszútávú adatsorokra van szükség a különféle környezeti paraméterekről, ezek azonban csak napjainkban kezdenek elérhetővé válni. (3) Az ökofiziológiai vizsgálatok jelentős részét mérsékelt égövi fajokon végezték, ahol a környezeti tényezők variabilitása (a szabályszerű szezonális változásokhoz képest) viszonylag csekély (Hau 2001). Sokkal kevesebb ismerettel rendelkezünk a trópusi/szubtrópusi élőlények fiziológiájáról, jóllehet ezek sok esetben lényegesen eltérhetnek a mérsékelt égövi fajokétól. Ugyanakkor mérsékelt égövi fajok esetében is hiányosak a variabilitás hatásairól és következményeiről szerzett ismereteink.

A fentiek alapján jelen disszertációban céljaim a következők: egyrészt kidolgozni egy olyan elméleti megközelítést, amely lehetővé teszi a környezeti variabilitás hatásainak vizsgálatát komplex környezetekben, másrészt vizsgálni az éves ciklus során fellépő, különféle fiziológiai/viselkedésbeli szezonális változásoknak a mechanizmusát és evolúciós következményeit. Specifikusan, az alábbi kérdésköröket vizsgálom:

- Opportunistikus szaporodási rendszerek. A táplálékkelérhetőség nagyfokú kiszámíthatatlansága esetén (mint amilyen előfordulhat sivatagokban, magashegységekben, de bizonyos növények terméshozásának kiszámíthatatlansága miatt bárhol máshol is) az élőlények opportunistikusan viselkednek, azaz mivel nem tudják előre megjósolni a környezeti változásokat, csak azok bekövetkezte után kezdenek szaporodni. Korábbi, empirikus megfigyelések alapján feltételezték, hogy ezek az állatok félkész állapotban tartják szaporodási rendszerüket, ezáltal viszonylag gyorsan tudnak válaszolni a környezeti változásokra, ugyanakkor nem kell elviseljenek a teljes késztség költségeit (Morton 2009). Ennek a kérdésnek a vizsgálatára kidolgoztunk egy optimális éves rutin modellt a madarak szaporítószerveire alkalmazva, melynek segítségével az optimális késztségű szintet vizsgálni lehet különféle környezeti szcenáriók alapján.
- Viselkedésbeli plaszticitás szezonális környezetben. Az opportunisti-

kus szaporodási rendszerű állatokhoz hasonló problémával állnak szemben az élőlények szezonális környezetben, hogyha a tavasz kezdete nem kiszámítható, hanem évről-évre változik. A fenti modellt felhasználva vizsgálom, hogy milyen mértékű szaporodási készség, illetve viselkedési plasticitás várható ezeknél az állatoknál szezonális környezetben, hogyha a tavasz kezdete különböző mértékű prediktabilitást mutat. Ismerve a plasticitás mértékét, lehetővé válik megvizsgálni azt, hogy a különböző környezetekben hogyan tudnak az élőlények a gyors környezetváltozásra reagálni. Ez fontos lehet pl. a gyors klímaváltozás hatásainak megértésében.

- Költésfenológia és vonulás közötti kapcsolat. A fiziológiai felkészültséghez hasonló evolúciós hatása lehet a vonulásnak is: a költőhelytől távol levő madarak nem tudnak azonnal reagálni az ott bekövetkezett környezeti változásokra. Minél közelebb van egy madár a költőterületéhez, annál gyorsabban reagálhat, ugyanakkor jobban ki van téve a hideg északi tél viszontagságainak. Ez alapján elképzelhető, hogy a magas készségre szelektáló tényezők (pl. a költés időzítésének variabilitása) befolyásolhatják a vonulási stratégiák evolúcióját. A költés időzítése feltételezhetőleg nagyobb variabilitást mutat a korán fészkelő, hosszú költési szezonnal rendelkező fajoknál, tehát a fenti hipotézis alapján ezeknél a fajoknál várható rövidebb vonulási távolság. Ezt a problémát bonyolítja a tény, hogy a vonulás visszahat a költési paraméterekre (pl. a túlélés és szaporodás közötti cserekapcsolat, vagy időbeli korlátok miatt). Ezeket a kérdéseket vizsgáltuk a Nearktiszban és Nyugat-Palearktiszban előforduló pintyfélék és rokonaik vonulási rendszereinek és költésfenológiájának filogenetikai vizsgálatával.
- A szezonális színváltozás mechanizmusait befolyásoló tényezők. Számos mérsékelt égövi madárfajnál a téli, rejtőszínezetű tollruha sokkal kevésbé feltűnő, mint a nászruha. Ez a színváltozás több úton valósulhat meg, elsősorban a testtollak vedlése vagy a nászruhát takaró rejtőszínezetű tollcsúcsok lekopása révén. Mindegyik mechanizmus sajátossága, hogy a madarak nem tudják direkt módon teljesen meghatározni a színváltozás mértékét: a tollak kicserélése vedlés útján idő- és energiaigényes (Pap et al. 2007), ezért annak mértéke, hogy egy madár a költési időszak előtt mennyire tudja megújítani tollazatát az aktuális táplálékkelérhetőségtől függ. Ugyanakkor a kopással való színváltozás (jóllehet tolláskodással szabályozható egyes testrészeken, Møller and Erritzøe 1992), szintén függ a környezeti tényezőktől (pl. az UV sugárzás mértékétől), vagyis a környezeti variabilitás nagyban befolyá-

solhatja az elért színváltozás mértékét. Ennek következtében a szezonális színváltozás, illetve a színváltozás mechanizmusainak evolúciója függhet egyrészt a környezeti paramétereiktől, másrészt a színváltozás előnyeitől, ami fajok között eltér. Ennek a kérdésnek a vizsgálatára egy filogenetikai vizsgálatot végeztünk a pinyeket és rokonait felhasználva, amelyben megvizsgáltuk a vedléses illetve kopásos színváltozással összefüggő ökológiai és szociális tényezők szerepét ezen stratégiák evolúciójában.

Módszerek

- Az általunk kidolgozott éves rutin modellben heti felbontásban vizsgáljuk az állatok optimális viselkedését. Az optimális viselkedést a döntésekkel járó fitness nyereség illetve a belőlük származó költségek határozzák meg. Minden héten az állatnak az alábbi döntési lehetőségei vannak: (1) a szaporítószervek méretének szabályozása (fenntart, megnövel, csökkent) illetve (2) döntés a szaporodásról (költség elkezde, fiókák etetése, fiókaetetés abbahagyása). A modellezett élőlény csak akkor kezdhet el szaporodni, hogyha szaporítószervei maximálisan kifejlődtek, és fiókái csak akkor válnak életképesse, hogyha meghatározott ideig táplálja őket. Mind a szaporítószervek fenntartásának, mind pedig a fiókanevelésnek energetikai és predációs költségei vannak. Ezen költségek, a várható reprodukzív nyereséghez viszonyítva meghatározzák, hogy egy adott állat számára egy adott környezetben mi az optimális döntés (vagyis melyik döntés maximalizálná az állat fitnessét). Az optimális viselkedést különböző környezeti táplálékeloszlás mellett vizsgáljuk; ennek célja az, hogy különféle variabilitású környezeteket próbáljunk létrehozni (pl. elképzelhető olyan variabilitás, melyben jó és rossz időszak hétről hétre teljesen véletlenszerűen változik, más esetben az egyik vagy másik mutathat bizonyos mértékű prediktabilitást).
- Az előbbi modellt felhasználva, a táplálékeloszlás módosításával lehetővé válik az optimális viselkedés modellezése olyan környezetben, ahol a táplálékeloszlás szezonálisan változik, viszont a tavasz kezdetének időpontja évről-évre eltérő lehet. Ennek segítségével vizsgálható, hogy ilyen szezonális környezetben milyen hatással bír a környezet (specifikusan a tavaszkezdet) variabilitásának mértéke az optimális viselkedésre. Különböző variabilitású és szezonális környezetekben vizsgáljuk az optimális fenotipikus plaszticitást, majd ismerve az egyes környezetekben optimális stratégiákat megvizsgáljuk, hogy milyen vi-

selkedés várható hirtelen környezetváltozás (a tavasz átlagnál korábbi kezdete) esetén.

- A vonulás evolúcióját befolyásoló tényezők vizsgálatához 134 Észak-Amerikában és a Nyugat-Palearktisban fészkelő énekesmadár (pintyek és rokonaik) esetében elemeztük a vonulási viselkedés és a költési szezon paramétereire közötti összefüggést. Ehhez először összegyűjtöttük az említett fajokról irodalomban elérhető költésfenológiai vizsgálatokat, mely alapján meghatározható a költési szezon kezdete és hossza, valamint elterjedési térképekről megbecsültük az egyes fajok vonulási távolságát. A költésfenológiai paraméterek összefüggését a vonulási távolsággal többváltozós statisztikai modellekkel vizsgáltuk, kontrollálva a testtömegre, téli tápláléktípusra és a fajok közötti filogenetikai kapcsolatra. Az összefüggések pontosabb megértéséhez direkcionális tesztek alkalmaztunk, amely lehetővé teszi annak meghatározását, hogy melyik jelleg evolúciós változása határozza meg a másik jelleg változását.
- A szezonális színváltozás vizsgálatokor 150 énekesmadárfaj (pintyek és rokonaik) esetében irodalmi források alapján meghatároztuk, hogy van-e színváltozás vedléssel vagy kopással, majd különféle ökológiai, életmenet és szociális jellegekről, mint például a táplálék típusa, költési szezon időzítése, téli csapatonosság, szexuális szelekció intenzitása gyűjtöttünk adatokat. Filogenetikai kapcsolatokra kontrollált statisztikai modellekkel vizsgáltuk, hogy mely tényezők vannak összefüggésben a vedléses vagy kopásos színváltozás, illetve ezek kombinációjának jelenlétével.

Eredmények

- A feltételezéseknek megfelelően modellünkben kimutatható, hogy az átmeneti készülségi szint optimális stratégia lehet nagy variabilitású környezetekben. Ez a mintázat azonban távolról sem általános, az optimális készenléti szintet több tényező befolyásolja, mint például: (1) a kedvező periódus hossza - hogyha a jó időszak prediktálható módon elég sokáig tart ahhoz, hogy a fiókákat ki lehessen röptetni, akkor érdemes magasabb készülségi állapotban várni a jó időszak kezdetét, még ha ez költséges is; (2) a környezeti fluktuációk mértéke - hogyha ez nem annyira magas, akkor a kedvezőtlen időszak alatt is viszonylag sok táplálék van, és a készülség fenntartása nem annyira

költséges; (3) a mortalitási ráta - rövid életű madarak többet fektetnek a szaporodásba, ezért rendszerint magasabb készülségi állapotot tartanak fenn, mint a hosszúéletűek; (4) a maximális készülségi szint eléréséhez szükséges idő - minél kevesebb idő szükséges a teljes készülség eléréséhez, annál alacsonyabb a készülségi szint, mivel az állatok gyorsabban tudnak reagálni. Emellett eredményeink azt mutatják, hogy már nagyon kismértékű szezonális táplálékkelérhetőségben (a véletlenszerű változások mellett) elegendő ahhoz, hogy a szaporodási időszak a szezonális táplálékcsúcsra korlátozódjon.

- Szezonális környezetekben a tavasz kezdetének megnövekedett variabilitása az esetek többségében magasabb készülségi szinttel jár, vagyis hogyha az állatok nem tudják prediktálni a tavasz kezdetének várható idejét akkor magasabb készülségi szintet tartanak fenn a tél vége felé. Ez azonban több tényezőtől is függ: (1) denzitásfüggő táplálékkelérhetőség mellett a környezet szezonális befolyásolja az állatok téli túlélését: minél alacsonyabb a szezonális, annál magasabb a túlélés; ez a cserekapcsolat a túlélés és szaporodás között alacsonyabb szaporodási befektetéshez vezet. Ennek következménye a kisebb fiziológiai felkészütség és gyengébb válasz a környezeti variabilitásra. (2) a táplálékkelérhetőség időbeli eloszlása befolyásolja, hogy mikor optimális elkezdni a szaporodást; hogyha a táplálékkelérhetőség egyenletes, akkor a korai költés optimális, ellenben ha kora tavasszal kevesebb táplálék van mint nyáron, akkor érdemes később kezdeni. Emiatt ilyen környezetben a madarak nem kezdenek el költeni akkor sem, ha a tavasz korán kezdődik, tehát a hirtelen környezetváltozásra adott válaszuk csekély.
- A vonulási rendszerek filogenetikai analízise kimutatta, hogy a pinyeknél és rokonaiknál a vonulási távolság összefüggésben van a költési szezon kezdetével és annak hosszával: a hosszútávú vonulók későn kezdenek költeni, és költési szezonjuk rövid. Ez az összefüggés független volt olyan tényezőktől hatásától, mint pl. a testtömeg vagy téli táplálék, amelyekről ismeretes, hogy a vonulási stratégiát erősen befolyásolhatják. A direkcionális teszt eredményeiből kitűnik, hogy a vonulási stratégiákban megfigyelhető evolúciós átmenetek a költési fenológia állapotától függenek; a hosszútávú vonulás nagyobb valószínűséggel alakul ki későn költőknél, és fordítva, a korán költő és hosszú költési szezonú fajoknál gyakoribb a rövidtávú vonulás kialakulása.
- A szezonális színváltozás két mechanizmusának filogenetikai vizsgálata

kimutatta, hogy a vedléssel és kopással történő színváltozás jelenlétét más-más tényezők határozzák meg. A vedléssel történő színváltozás elsősorban későn költő fajoknál és rovarvőknél fordul elő, míg a kopás a télen csapatosan élő fajoknál gyakoribb. A két stratégia együttesen is előfordul, leginkább olyan fajoknál, ahol magas a poliginia gyakorisága.

Következtetések

A környezeti tényezők jelentős hatással vannak az élőlények viselkedésére. Ezek a hatások nagyon összetettek lehetnek, ami miatt tanulmányozásuk sok esetben nehéz, és számos megválaszolatlan kérdés van még hátra. A különböző környezeti tényezőkről gyűjtött nagy felbontású, hosszútávú adatsorok korábban nem tapasztalt mértékben forradalmasíthatják az ökológia és evolúció határtudományait.

Jelen disszertáció két ponton járul hozzá ennek a folyamatnak az elősegítéséhez. Az itt bemutatott optimális éves rutin modell egy olyan, eddig még nem alkalmazott elméleti hátteret nyújt a környezeti variabilitás hatásainak vizsgálatához, mely lehetővé teszi az összetetten változó környezetben élő állatok szekvenciális döntéseinek jobb megértését. Ez a megközelítés újszerű predikciókat ad a környezeti variabilitás és a viselkedés közötti összefüggésre, amelyek az egyre inkább elérhetővé váló környezeti adatsorok felhasználásával tesztelhetővé válnak. Bár a modellünk a költésidőzítés kérdésére lett kifejlesztve, a környezeti variabilitás más viselkedésformákra is kihat, ami ezzel a megközelítéssel vizsgálhatóvá válik. Így például egy recens vizsgálatban Jetz and Rubenstein (2010) összevetette a madarak kooperatív szaporodási rendszerének előfordulását az elterjedési területük klimatikus variabilitásával és azt találták, hogy variábilisabb környezetben gyakoribb a kooperatív költés. Ez a kapcsolat a szociális viselkedés és a klímavariabilitás között egy olyan érdekes, új fordulat, amelynek megértése további elméleti és empirikus vizsgálatokat igényel.

A környezeti variabilitás hatásairól szerzett ismereteink abból a szempontból is fontosak lehetnek, hogy a globális klímaváltozás egyik lehetséges következménye a megnövekedett klimatikus variabilitás (Morris et al. 2008). Az itt bemutatott modell alapján a környezet jelentős mértékben befolyásolhatja a viselkedésbeli flexibilitást, ami végső soron meghatározza, hogy az állatok milyen mértékben képesek reagálni a gyors környezetváltozásra. Bár a hosszútávú fenológiai vizsgálatok alapján az élőlények reakciója a növekvő hőmérsékletre általánosnak tűnik (Walther et al. 2002), keveset tudunk az

adaptáció és a fenotipikus plaszticitás szerepéről ennek a folyamatnak a meghatározásában. A plasztikus viselkedés alaposabb vizsgálata feltételezhetőleg jelentős szerepet fog játszani a két mechanizmus szétválasztásában, tekintve, hogy az esetek többségében valószínűleg egyszerűbb mérni, mint a mikroevolúciós folyamatokat.

Másrészt, a különféle fiziológiai és viselkedési rendszerek elemzésével sikerült kimutatni, hogy a szezonális változások általánosabbak, mint azt korábban feltételezték, valamint hogy az éves ciklus komponensei jelentős mértékben kihatnak egymásra. Tehát, bár a fiziológiai készültség problémája elméleti szempontból általánosítva vizsgálható, a fiziológiai és viselkedési rendszerek szezonális változásai valójában több mechanizmust foglalnak magukba, amelyek mindegyike más-más módon befolyásolhatja a változó környezetekhez való alkalmazkodást. Éppen ezért lényeges, hogy ezeket a rendszereket külön-külön is megvizsgáljuk.

A vonulási stratégiák és költésfenológia közötti összefüggés elemzésével megtettük az első lépéseket a madarak két fontos élettevékenysége közötti összefüggés feltárása felé. Korábbi vizsgálatokból már ismert volt a vonulás szerepe a vedlési stratégiák evolúciójában (Svensson and Hedenström 1999; Barta et al. 2008), az általunk végzett vizsgálat kiterjeszti ezt a kapcsolatot a költésre is (vagyis gyakorlatilag a teljes éves ciklusra). Eszerint tehát a költésfenológiának lényeges szerepe lehet a madarak életmenetstratégiáinak evolúciójában, hiszen a vonulást, és ezen keresztül a vedlést is befolyásolhatja. Ezen összefüggések megerősítéséhez további vizsgálatokra lesz szükség, lehetőleg más taxonómiai csoportokon is.

A szezonális színváltozáson végzett összehasonlító vizsgálat alapján kiderült, hogy az összetett színváltozási stratégia (vedlés + kopás) nagyobb valószínűséggel fordul elő azon fajoknál, ahol a színezetnek feltételezhetőleg jelentős szerepe van a párválasztásban (poligín fajok). Ez a stratégia biztosíthatja, hogy a színváltozás gyorsan bekövetkezzen a tavasz kezdetén, bármilyenek is a környezeti viszonyok. A madarak díszes tollzatát sokáig statikus jelzéseknek gondolták, a részletesebb vizsgálatok azonban egyre gyakrabban mutatnak ki időbeli változást a tollzatban (pl. Delhey et al. 2010). Azonban bármennyire is változik a tollak színe kopással, fakulással vagy vedléssel, egy nagyon gyorsan változó, variábilis környezetben az ilyen úton történő színváltozás nem tudja követni a környezeti változásokat, és feltételezhető hogy ezekben a környezetekben a dinamikusabban szabályozható jelzések használata optimális (pl. ének). Ennek kiderítéséhez a szezonálisan változó jelzések vizsgálatát érdemes lenne kiterjeszteni trópusi és sivatagi fajokra is.

Összefoglalásképp, a környezeti szezonalitásnak és variabilitásnak kom-

plex, számos tényezőtől függő hatása lehet az élőlények viselkedésére. Az általunk kifejlesztett modell egy elméleti háttérrel biztosít ezen kérdések vizsgálatához, a modelltől származó predikciók pedig segíthetnek abban, hogy a feltételezéseinket filogenetikai vagy empirikus kontextusban vizsgálhassuk. Az így nyert ismeretek nem csak a különféle környezetekben előforduló állatok viselkedésének megértésében segítenek, hanem lehetővé teszik az élőlények környezetváltozásra adott válaszána előjelzését is, ami a napjainkban zajló globális változások idején különösen fontos lehet.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom elsősorban témavezetőmnek, Dr. Barta Zoltánnak, valamint Bókony Veronikának, Alasdair I. Houston-nak és John M. McNamara-nak akik nélkül az itt bemutatott vizsgálatok nem jöhettek volna létre. Jelen kutatást az OTKA támogatta (K75696-os pályázat). Külön köszönettel tartozom Leen Diterwich-nek, aki egyetemi tanulmányaimat támogatta.

Seasonality, environmental predictability and the avian annual cycle

Introduction

In the vast majority of habitats on Earth environmental conditions show temporal variability. These environmental changes can be simple or very complex, ranging from predictable diurnal cycles through the regular alternation of warm and cold or wet and dry seasons to the much less predictable patterns observed in deserts or in areas influenced El Niño effects.

Organisms living in periodically changing environments may be exposed to contrasting selective forces at different parts of the cycle. For example, conspicuous coloration or behavior may be advantageous during the mating season when it increases the probability of finding a mate, but conspicuousness is clearly disadvantageous during the non-breeding season, when it leads to a greater probability of being detected by predators or parasites without providing any benefits (Piersma and Drent 2003). Animals can adapt to such variable selective forces by partitioning their life history events to different parts of the cycle (McNamara and Houston 2008). As a result, the most costliest activities such as reproduction are generally performed during the period with highest food availability, whereas other periods are spent on maintenance, such as molt, migration to benign wintering sites or hibernation (McNamara and Houston 2008).

To cope with the changing conditions animals need to adjust their morphology, physiology and behavior to the environment; this phenotypic flexibility (Piersma and Drent 2003) may lead to dramatic changes in the appearance or morphology of animals. For example males of many bird species

switch from a dull winter plumage to a colorful nuptial one in spring. Similarly, organs such as gonads, intestines or even parts of the brain can be regressed for extended periods (Piersma and Drent 2003): gonads in birds and bats shrink several hundredfold outside the breeding season (Murton and Westwood 1978), the hippocampus of food-hoarding birds increases in size during autumn and decreases in spring (Smulders et al. 1995) and a wide range of physiological changes occur in birds during migration (Piersma and Drent 2003; Gwinner 1990).

When environmental changes are at least partly predictable, animals can rely on their endogenous rhythms to be in the right physiological state at the right time. However, if the environment is unpredictable then animals need to respond flexibly to the changing conditions. Examples of such flexibility occur both in highly variable environments and in more seasonal areas. Desert frogs, for instance, spend many months buried in ground and emerge only after heavy rainfall (Wells 2007). Similarly, birds regrowing gonads at temperate latitudes can accelerate or delay the process depending on the actual conditions (Murton and Westwood 1978).

Despite this flexibility, responding instantaneously to the changing conditions is often difficult, because physiological responses may require considerable time. Birds, for instance, although able to modulate the regrowth of their reproductive organs, need at least 4-6 weeks to reach reproductive condition from a state of completely regressed gonads (Murton and Westwood 1978). In such cases the animals face the following problem: they can only respond quickly to the changing conditions if they are prepared, maintaining physiological preparation, on the other hand, is costly; for example large gonads in birds and bats, in addition to the potential metabolic costs add extra weight to the animal which can compromise flight and lead to elevated predation risk (cf. Lind et al. 1999).

The outcome of this trade-off will ultimately depend on at least two factors: (1) the characteristics of the environment, such as the degree of predictability, the consistency of environmental changes and (2) the properties of the physiological system, such as the response time or the costliness of maintaining preparedness.

The effects of variability on the timing of life history events have been studied previously both in plants and animals (e.g. Philippi and Seger 1989). However, relatively little attention has been paid to animals making sequential decisions in complex, variable environments. Most previous theoretical approaches considered relatively simple stochastic environments. This is unfortunate, because environmental variability can be much more complex (e.g. variability due temperature or rainfall can manifest itself in isolation or in

combination with the other), and these need to be taken into account to obtain a better understanding of behavior in realistic environments.

My aims in this thesis are twofold. First, to describe a theoretical framework developed to model the effect of complex environmental variation on animals making sequential decisions during the course of the annual cycle. Second, as physiological systems may be affected differently by temporal variation in environmental conditions, two case studies are described that investigate adaptation to seasonal environments with implications to environmental variability.

Specifically, I investigate the following problems:

- Opportunistic breeding: in environments where food availability is highly unpredictable (such as in deserts, alpine habitats, etc.) animals behave opportunistically; that is, because it is not possible to predict the changes in food availability, animals start reproducing only after the onset of a favorable period. Based on observations of birds in unpredictable environments it was supposed that these animals maintain the reproductive system partially activated throughout the year (summarized in Morton 2009), so that they can start breeding shortly after rainfall. In this way, these birds don't have to pay the cost of high reproductive readiness for extended periods, while still being able to respond relatively quickly. To investigate this problem in a theoretical framework, we developed an optimal annual routine model of avian gonad regulation that can be used to investigate optimal reproductive readiness in environments differing in predictability and seasonality.
- Reproductive plasticity in seasonal environments. In seasonal environments animals face a similar problem if the onset of spring varies from year to year (i.e. maintaining reproductive readiness is costly, but if the animals are not prepared they risk missing the peak in food availability). Using the above model I investigate the optimal level of reproductive readiness and plasticity in seasonal environments with different levels of year-to-year variability in the onset of spring. Second, I use the optimal strategies calculated for the different environments to predict the response of birds to rapid environmental change.
- Breeding phenology and migratory behavior. The trade-off between maintaining preparedness and missing breeding opportunities can be applied to migratory birds that leave their breeding grounds during winter: the farther a bird migrates the less likely it is that it can respond quickly to conditions on the breeding ground. On the other hand, staying at northern latitudes during the winter results in higher mortality

probably in most species. Based on this trade-off it can be predicted that conditions selecting for higher reproductive readiness could lead to the evolution of shorter migration distances. Assuming that year-to-year variability in environmental conditions is probably higher early in spring than later, birds breeding early may be exposed to stronger selection to stay close to the breeding grounds. This relationship is further complicated by the fact that migration can also affect breeding phenology (e.g. because of life history trade-offs or time constraints). We investigated these hypotheses in a phylogenetic comparative study of the migratory behavior and breeding phenology of finches and allies from the Western Palearctic and North America.

- Seasonal color change. Many temperate zone birds have differently colored plumage in summer and in winter. The change from the drab winter plumage to the bright nuptial coloration can occur by different mechanisms, of which the two most common are color change by prenuptial molt or the abrasion of cryptic feather tips. In each case, the birds cannot directly determine the degree of color change: molt is costly in terms of time and energy (e.g. Pap et al. 2007); therefore, the degree to which a bird can renew its plumage in spring can depend on the actual environmental conditions. Similarly, although color change by abrasion can be regulated to some degree by preening (Møller and Erritzøe 1992), it also depends on the environment (e.g. from UV radiation). Therefore, variation in the environmental conditions may affect the degree of color change. As a result, the evolution of color change mechanisms might be affected by variation in the environmental conditions, as well as the species-specific benefits of color change. We investigated this hypothesis in a phylogenetic comparative study of the finches and allies.

Methods

- The annual routine model developed to study reproductive readiness investigates weekly decisions of a female bird during many years. Each week, the animal decides on the (1) modulation of reproductive organs (maintain, increase, decrease) and (2) reproduction (i.e. whether to start, keep or desert a brood). The modelled organism can only reproduce if it has fully developed gonads and reproduction is considered successful only if the young are provided with food until fledging. Maintaining gonads in a highly developed state and providing food

for the young has metabolic and predation costs. These costs, relative to the reproductive success of the bird will determine the optimal sequence of decisions in a given environment. We investigate the optimal levels of reproductive readiness under different patterns of food availability; in this way it is possible to simulate different patterns of variability (e.g. the length of only the bad or only the good period, or both may be variable).

- Using this model it is possible to investigate optimal behavior in environments where food availability varies seasonally but there is year-to-year variability in the onset of spring. By applying this approach, the optimal levels of reproductive readiness can be determined in environments with different levels of seasonality and variability. Knowing the optimal strategy in turn enables us to predict the response of birds to rapid environmental change.
- To investigate factors affecting the evolution of migration, we analysed the relationship between migratory behavior and breeding phenology in 134 species of songbirds (the finches and their allies) from North America and the Western Palearctic. First, we collected data on breeding phenology (the start and length of the breeding season). Second, we quantified migration distance based on distribution maps. We analysed the relationship between these factors in statistical models controlling for the non-independence of data points due to the phylogenetic relationships of species, while simultaneously controlling for potentially confounding factors, such as adult body mass or winter diet. To clarify the relationship between the traits we used directional tests (Pagel and Meade 2006) which can be used to find out whether evolutionary changes in one trait are contingent upon the other or vice versa.
- To analyse factors affecting seasonal color change, we first determined the occurrence of color change by molt or abrasion in 150 species of songbirds (the finches and their allies). Second, we collected data on different ecological, life history and social traits, such as winter diet, timing of breeding, winter flocking behavior and intensity of sexual selection. We used phylogenetic comparative methods to determine which traits affect the occurrence of molt, abrasion or the combined use of both strategies.

Results

- Consistent with our predictions, we found that maintaining intermediate levels of reproductive readiness is an optimal strategy in highly variable environments in some cases, but not in others. The optimal level of readiness depends on several other factors, such as: (1) the length of the favorable period - if the good period is long enough to finish a brood with high probability, birds will maintain their gonads more developed, even if this is costly; (2) the amplitude of environmental fluctuations - when fluctuations are small, there is relatively more food during bad periods and maintaining high readiness is not so costly; (3) longevity - short-lived birds invest more into current reproductive attempts and generally show higher levels of reproductive readiness than long-lived birds; (4) the time required to reach fully developed gonads - the less time is required to reach full preparation, the lower the reproductive readiness is, because birds can respond more quickly. In addition, our results show that even a very small degree of predictable seasonal variation in food availability (in addition to the unpredictable variations) can lead to the entrainment of breeding and the segregation of the breeding and non-breeding seasons.
- In seasonal environments the increased variability in the onset of spring leads to higher levels of reproductive readiness at the end of the winter; that is, if the animals cannot predict the expected start of the favorable period, they maintain higher levels of reproductive readiness for an extended period. However, this pattern is also affected by several other factors: (1) under density-dependence the seasonality of the environment affects winter survival rate: low seasonality leads to high survival rate which selects for lower reproductive investment; as a result physiological preparedness and response to environmental change is lower in environments with low seasonality. (2) The temporal distribution of food availability is important: if food availability is uniform during the summer then it is optimal to start a brood as soon as possible. On the other hand, if there is less food early in spring than later, then the optimal strategy is to start breeding around the peak in food availability. Therefore, in such environments the birds will not start reproduction even if the spring starts earlier.
- Analysis of the migratory behavior of finches and allies in phylogenetic context reveals that migration is strongly related to the onset and length of the breeding season. Furthermore, this relationship is not con-

founded by body mass or winter diet, factors that are known to affect migratory behavior. Directional tests indicate that evolutionary transitions in phenology determine transitions in migratory behavior and not vice versa: long distance migration is more likely to evolve in taxa with a short, late breeding season, whereas short distance migration is more likely to evolve in taxa with a long, early breeding season.

- Analysis of the seasonal color change mechanisms revealed that color change by molt and by abrasion is determined by different factors: the former is more likely to occur in insectivorous species with a late breeding season, whereas the latter is more common in species with winter flocking behavior. The two strategies also occur together, especially in species with high levels of polygyny.

Conclusions

Variability in environmental conditions can have strong effects on the behavior of animals. Environmental fluctuations can be complex but they are ubiquitous and therefore need to be taken into account to have a fuller understanding of the behavior of animals inhabiting such environments.

This thesis makes two main contributions in this respect. First, the optimal annual routine model presented here provides a theoretical background to investigate the effects of environmental variability for animals that make sequential decisions in complex environments. This approach can provide novel predictions for the effect of environmental variability on animal behavior which are becoming increasingly testable with the advent of long-term ecological and climatic data. Although this model was developed with timing of reproduction in mind, environmental variability may affect other behaviors as well, and these can be investigated using the approach present here. For example, in a recent study Jetz and Rubenstein (2010) found that communal breeding is more common in species living in variable environments; this interesting link between climate and social behavior provides a new twist that requires further theoretical and empirical analysis.

Understanding the effects of environmental variability is clearly important as one of the predicted effects of recent climate change is an increase in the variability of environmental conditions (e.g. Morris et al. 2008). The model presented here suggests that several components of the environment may affect the optimal levels of plasticity. These factors will ultimately determine how animals respond to rapid environmental changes. Although long-term ecological studies indicate a widespread phenological response to the

increase in temperature (Walther et al. 2002), relatively little is known about the role of microevolutionary processes and phenotypic plasticity in determining these responses. Quantifying plasticity might be a fruitful approach in discerning these to mechanisms, given that it is probably much easier to measure plasticity than microevolution.

Second, analysing different physiological or behavioral systems (i.e. migration and seasonal color change) revealed that seasonal changes are probably more widespread and more significant than previously thought. Furthermore, the components of the annual cycle have a stronger affect on each other, and their evolution appears to be tightly linked. Thus, although the problem of physiological preparedness can be generalized and studied using theoretical approaches, seasonal changes in physiology and behavior are determined by multiple components, and each of these may have a different effect on the response of organisms to variable conditions. Therefore, it is important to investigate each of them.

By describing the relationship between breeding phenology and migration we have made the first step to determine the relationship between these two important component of the birds' annual cycle. Previous studies already established the effect of migration on the evolution of molt strategies (Svensson and Hedenström 1999; Barta et al. 2008); our study expands this relationship to the breeding season (and thereby to the whole annual cycle). Thus, breeding phenology appears to be an important factor in the evolution of life history strategies in birds as it can affect migratory behavior, and indirectly the molt strategy of a species. More studies are required in different taxonomic groups to unequivocally ascertain these relationships.

Comparative analysis of the seasonal color change strategies revealed that the combined strategy (i.e. both molt and abrasion) occurs with a higher probability in species where coloration presumably has a strong impact on the mating success of birds (i.e. polygynous species). This strategy may ascertain that the birds reach full coloration in spring even if conditions are unfavorable. Plumage color in birds was considered a static signal that can only change during molt; however recent studies increasingly indicate that there are considerable seasonal variations in color (e.g. Delhey et al., 2010). Nonetheless, even if plumage coloration varies with time, it probably cannot change rapidly enough to track quick changes in the environment. It is possible therefore that in highly variable environments more dynamic signalling traits may be optimal (e.g. song). This hypothesis could be tested in future studies by expanding the investigation of signal variability to multiple signals of tropical and desert-dwelling species.

In conclusion, seasonality and predictability have a complex effect on

the behavior of animals. The models presented here provide a theoretical background to analyze these problems and predictions from these theoretical approaches help us analyze the problems in a phylogenetic or empirical context. The insight gained from these studies will ultimately help us understand the behavior of animals living in unpredictable environments and to make predictions on the expected response of animals to environmental change.

Acknowledgements

I am grateful to my supervisor, Zoltán Barta and co-authors: Veronika Bókony, Alasdair I. Houston and John M. McNamara without whom the research presented here could not have been realized. My research was supported by OTKA grant K75696. I am most grateful to Leen Diterwich who supported me during my university studies.

Irodalomjegyzék / References

- Barta Z, McNamara JM, Houston AI, Weber TP, Hedenström A, Feró O (2008) Optimal moult strategies in migratory birds. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 363:211–229
- Delhey K, Burger C, Fiedler W, Peters A, Reby D (2010) Seasonal changes in colour: a comparison of structural, melanin-and carotenoid-based plumage colours. *PLoS ONE* 5:112–121
- Gwinner E (1990) *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Springer Berlin
- Hau M (2001) Timing of breeding in variable environments: tropical birds as model systems. *Horm Behav* 40:281–290
- Jetz W, Rubenstein D (2010) Environmental uncertainty and the global biogeography of cooperative breeding in birds. *Current Biology* 21:72–78
- Lind J, Fransson T, Jakobsson S, Kullberg C (1999) Reduced take-off ability in robins (*Erithacus rubecula*) due to migratory fuel load. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:65–70
- McNamara JM, Houston AI (2008) Introduction. *Adaptation to the annual cycle*. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 363:209
- Møller A, Erritzøe J (1992) Acquisition of breeding coloration depends on badge size in male house sparrows *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:271–277
- Morris W, Pfister C, Tuljapurkar S, Haridas C, Boggs C, Boyce M, Bruna E, Church D, Coulson T, Doak D, et al. (2008) Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology* 89:19–25
- Morton S (2009) Rain and grass: lessons in how to be a zebra finch. In: Robin L, Heinsohn R, Joseph L (eds.) *Boom and bust: bird stories for a dry country*, pp. 45–75. CSIRO Publishing, Collingwood
- Murton R, Westwood N (1978) *Avian breeding cycles*. Oxford University Press, Oxford
- Pagel M, Meade A (2006) Bayesian analysis of correlated evolution of discrete characters by reversible-jump Markov chain Monte Carlo. *American Naturalist* 167:808–825
- Pap P, Barta Z, Tökölyi J, Vágási I (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*. *Journal of Avian Biology* 38:471–478
- Philippi T, Seger J (1989) Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 4:41–44

- Piersma T, Drent J (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution* 18:228–233
- Smulders TV, Sasson AD, DeVoogd TJ (1995) Seasonal variation in hippocampal volume in a food-storing bird, the black-capped chickadee. *Journal of Neurobiology* 27:15–25
- Svensson E, Hedenström A (1999) A phylogenetic analysis of the evolution of moult strategies in Western Palearctic warblers (Aves: Sylviidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 67:263–276
- Walther G, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee T, Fromentin J, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395
- Wells KD (2007) *The ecology & behavior of amphibians*. University of Chicago Press

Az értekezés alapjául szolgáló referált közlemények

Publications in peer-reviewed journals related to the thesis

Tökölyi, J., McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z.: *Timing of avian reproduction in unpredictable environments. **Evolutionary Ecology**, in press. IF: 2.398*

Tökölyi, J., Barta, Z.: *Breeding phenology determines evolutionary transitions in migratory behavior in finches and allies. **Oikos**, 2011, 120(2): 184-193. IF: 3.393*

Tökölyi, J., Bókony, V., Barta Z.: *Seasonal colour change by moult or by the abrasion of feather tips: a comparative study. **Biological Journal of the Linnean Society**, 2008, 94(4): 711-721. IF: 2.019*