

A madárének

Etológia beadandó

A madarak vokalizációja két nagyobb csoportra osztható, melyek különböző felépítésűek, szerkezetűek, valamint más-más funkcióval bírnak. A „kiáltás” (bird call) általában rövid, egyszerű; többnyire hasonló, ismétlődő elemekből áll, melyek amplitúdója és frekvenciája többé-kevésbé állandó, és főleg veszély jelzésére használatos, vagy az esetleges csoportok tagjai közti kapcsolattartást teszi lehetővé. Az „ének” (bird song) hosszabb, komplexebb; különböző, nem feltétlenül ismétlődő elemek építik fel. Ezek az elemek vagy strófák szabálytalanul követik egymást, és gyakran változó amplitúdójúak és frekvenciájúak. Fő szerepe az udvarlásban és a párvalasztásban van, de a territóriumok védelmében is kiemelkedő fontosságú.

A legfejlettebb madárénekkel kommunikáló csoport a verébalkatúak rendje (Passeriformes). A madárének szolgálhat egy faj egyedei, illetve fajok közti kommunikációra is. Egyes fajok egyedei képesek egymást egyedileg felismerni az énekük, kiáltásuk alapján. (pl.: kolóniában fészkelő madarak kiáltásai alapján lokalizálják fiókáik helyét.). A fajtársak egyedi megkülönböztetése nagyon fontos az egyedek közti szociális interakciókban, hiszen lehetővé teszi a megfelelő választást. Ez az adaptív képesség az alapja sok szociális és reprodukív viselkedésnek. Az akusztikus szignálok alapuló felismerés főként akkor fontos, ha másféle jelzések használata korlátozott, pl. nagy távolságú kommunikáció esetén a vizuális jelzések nem megbízhatóak vagy nem is láthatóak. Különösen akkor előnyös még, ha a kommunikáció egyedek kiterjedt hálózatában történik.

Az ének alapján történő felismerés több kontextusban is fontos szerepet játszik. A hímek számára a territórium védelmében elsődleges fontosságú és adaptív képesség a szomszédok és az idegenek megkülönböztetése ének alapján, különösen, ha a vizuális jelzések hiányoznak. Leginkább a territóriális énekesmadaraknál játszik szerepet az agresszív intraspecifikus kompetícióban; a hímek a fizikai küzdelmet elkerülendő, erőteljes énekléssel adják a behatoló tudtára, hogy távoznia kellene a territóriumukról.

A sikeres reprodukcióhoz elengedhetetlen, hogy a pár tagjai felismerjék egymást. A széncinege (*Parus major*) tojó a költési időszak nagy részét a fészekodúban tölti, azonban a hím az inkubáció ideje alatt is gyakran hívja ki halk, a territóriális énektípusokhoz hasonló énekkel, ilyenkor mindkét nem kiáltást hallat, majd együtt táplálkoznak, és követik egymást, míg a tojó vissza nem tér az odúba. Ez a viselkedés erősíti a párkapcsolatot, így biztosítva a hím jelenlétét a költéskor, és az utódok táplálékkal való ellátását; ezenkívül csökkenti a tojóra nézve a predáció kockázatát. A tojók képesek az énekük alapján megkülönböztetni a párjukat egy idegen hímétől, sőt még a nagymértékben hasonló énekkel rendelkező szomszédos territóriumokban élő hímeiktől is. A széncinege szociálisan monogám, odúlakó faj, ahol mindkét szülő gondoskodik az utódokról, ezért ennek a viselkedésnek szintén van adaptív értéke.

Ennek a képességnek a vizsgálatára végeztek egy kísérletet: tojásokon ülő tojóknak felvételről lejátszották a szociális párjuk, valamint egy idegen hím énekét (hasonló énektípus, de különböznek finom spektrális és időbeli összetevőkben); a kísérletet két sorozatban végezték el. Az összes tojó, kivétel nélkül csak a párjának válaszolt a fészekodú elhagyásával mindkét sorozatban, amely jelzi ezt a megkülönböztető képességet. Ezután az idegen hím énekét egy a szomszédos territóriumok egyikét elfoglaló hím énekével helyettesítették. Annak ellenére, hogy a szomszédos hímek énektípusai közösek, és a frekvencia- és időbeli mintázatuk is nagyon hasonló, 13 tojóból 11 mindkét sorozatban csak a párjának válaszolt és csak akkor hagyta el a fészket, ha legalább kétszer vagy háromszor hallotta a párja hangját; 2 tojó viszont az egyik sorozatban a párja, a másikban a szomszédos hím énekére jött elő az odúból. Mindezek azt sejtetik, hogy a tojók képesek érzékelni a nagyon hasonló struktúrájú énekek közti finom egyedi különbségeket és ez alapján felismerni a párjukat, bár a szomszédokkal szemben nehezebben, mint az idegenekkel szemben, így előfordulnak felismerési hibák. Ezeket a kísérleteket abban az időszakban végezték, mikor a tojó már nem fertilis, mert így kiszűrhető a tojók extrapair kopulációra való törekvési kísérletei (Blumenrath és mtsai, 2007).

A felismerést nagyban megnehezíti a tény, hogy a tojó az odúban tartózkodik, valamint a tojót körülvevő komplex természetes „zajok”, mert ezek megváltoztathatják az ének struktúráját és intenzitását, a hangok degradációját, a finom spektrális és időbeli tulajdonságok elfedését okozhatják. Ezt a problémát valószínűleg úgy hidalják át, hogy a felismerés alapja egy olyan egyedi akusztikus vagy vokális bélyeg, mely a szociális pár repertoárjának mindegyik énektípusára jellemző. Ilyen egyedi akusztikus jellemzők a frekvencia és a hangjegyek hosszúsága, időtartama. Előbbi elsődleges fontosságú, mert a frekvencia különbségek érzékelésére nagyobb a



tojók érzékenysége. Nagyon finom különbségeket is képesek érzékelni, de persze létezik egy hasonlósági küszöb, amely fölött a megkülönböztetés nem lehetséges.

A tojó a fészekodúban „hallgatózza” arról is információkat szerezhet a hímek közti éneklési interakciók révén, hogy a párja milyen egyedi minőségű a szomszédos hímekhez képest. Ez nagymértékben befolyásolja mind a rövidtávú, mind a hosszútávú párválasztási döntést, valamint az esetleges extrapair kopulációs partner kiválasztását is.

A madárénekek evolúciójában kiemelkedő szerepe van a szexuális szelekciónak, így másodlagos szexuális jelzésnek is felfogható, mely jó indikátora lehet az egyedi minőségnek. Kísérletek igazolták, hogy az ének minősége megbízható információkat adhat az egészségi állapotról, mivel a parazitás fertőzöttség, illetve a betegségek közvetlenül befolyásolhatják az ének bizonyos jellemzőit. Az ének milyenségéből következtetni lehet a hímek territórium-szerző, -megtartó és „-reklámozó” képességére is, tehát a fitnessére. A tojók a hímek másodlagos szexuális jelzései alapján választanak párt, így a madárénekek a párválasztás egyik alapját képezik.

Egyes énekjellemzők a koraival változnak, ilyen pl. a repertoárméret. A relatív nagy repertoárméretű fajok (pl.: kanári (*Serinus canaria*), énekes sármány (*Melospiza melodia*), sárga poszáta (*Dendroica petechia*), feketeterítő (*Sturnus vulgaris*)) az egész év folyamán képesek új ének tanulására, így ezeknél a repertoárméret megbízható indikátora az egyedi minőségnek és a kornak is. A relatív kis repertoármérettel rendelkező fajok (pl.: kanadai cinege (*Poecile atricapillus*), széncinege (*Parus major*)) esetében az éneklési teljesítmény jelez egyedi minőséget. A tojók választásukat ezen jellemzők kombinációjára, valamint ha lehetséges, a vizuális szignálokra alapozzák.

A kék cinegék (*Parus/Cyanites caeruleus*) tojói az extrapair partner kiválasztásakor az idősebb hímeket preferálják. A választás alapjául a hímek kondíciófüggő bélyegei, pl.: a hajnali ének jellemzői szolgálnak, melyek korrelálnak a hímek korával. A preferencia egyik magyarázata lehet, hogy az idősebb hímek sok mindent túléltek már, ami magasabb genetikai minőséget jelezhet. A tojónak előnyös tehát idősebb hímekkel párosodni, mert így az utódok öröklik a „jó géneket”.



Egy vizsgálat során összehasonlították a kétéves, illetve annál idősebb hímek hajnali énekének jellemzőit (pl.: hajnali ének kezdete), és azt találták, hogy az idősebb hímek a napkeltéhez viszonyítva korábban kezdenek énekelni (korfüggő egyedi különbségek) (Poesel és mtsai, 2006). Ezek a korábban éneklő hímek sikeresebbek az extrapair partnerek szerzésében, mivel a tojók az ének kezdetéből becsülik a hímek relatív egyedi minőségét, illetve korát, és ez alapján választanak extrapair kopulációs partnert. A tojók aktívan keresik az extrapair partnert úgy, hogy hajnalban, mikor a hímek dalolnak (dawn chorus), elhagyják a saját territóriumukat és behatolnak a szomszédos territóriumokba. Ilyenkor a fényviszonyok még nem elegendők a vizuális

jelzések megbízható becsüléséhez, ezért használatosak a hajnali ének jellemzői: kezdet, repertoárméret, strófhossz, énekteljesítmény. Ezek jól tükrözik a hím korát. A korai éneklés és magas éneklési aktivitás főleg a tojásrakás előtti, illetve alatti időszakra jellemző, amikor a tojó termékenysége a legnagyobb. Ekkor éri meg legjobban a hímeknek a lehető legkorábban énekelni. Ugyanakkor a hajnali éneklés jelezheti a tojónak a szociális partner jelenlétét is, ami viszont megnehezíti az átszökést a szomszédos territóriumokra.

Ha a korai éneklés előnyös, miért nem kezd énekelni minden hím a lehető legkorábban? Ennek két lehetséges magyarázata van: 1, a koránéklés és a táplálékkereséshez elegendő fényviszonyok nélkül aktívnak lenni meglehetősen költséges. A korán éneklőknek több időt kell táplálék nélkül eltöltenie ébren, amikor pedig sokkal magasabb a metabolikus ráta, mint alvás közben. Ezt tehát csak azok a hímek engedhetik meg maguknak, akik elegendő vagy felesleges energiatartalékkal rendelkeznek. Ezért is megbízható jelzése az egyedi minőségnek az éneklés korai kezdete. 2, a hímek kapacitásait lefoglalja a szomszédos hímekkel való kompetíció is, hiszen a territórium védelmében is énekelnek. Plusz költség az, ha ez esetleg fizikai küzdelemig fajul.

A tojónak több okból is előnyös az a stratégia, hogy a hajnali ének alapján választ extrapair partnert: 1, A szomszédos territóriumra való behatolás a tojó számára költséges, mivel a rezidens tojó agresszíven elüldözi a betolakodót. Így viszont a territórium elhagyása nélkül monitorozhatja az összes szomszédos hímét, megbecsülheti a különbségeket, és kiválaszthatja a lehető legjobb minőségűt. 2, ha választott, hajnal előtt még elhagyhatja a territóriumot, így elkerüli, hogy a szociális párja észrevegye a „megcsalást”, így megelőzi az extrapair kopulációval járó költségeket (agresszió, csökkent szülői befektetés a szociális pártól). 3, genetikai előnyöket is jelenthet, ha korán éneklő, azaz idősebb hímeket választ, mert így az utódok öröklik a „túlélő géneket”.

A madarak 50 Hz és 20 kHz közti hullámhossz tartományban hallanak, hallásuk az 1-5 kHz hullámhosszú hangokra a legérzékenyebb. Az a frekvenciatartomány, melyben a madarak egy adott környezetben énekelnek a habitat minőségével és az őket körülvevő zajokkal összefüggésben változhat. A szűk sávzsélességű, alacsony frekvenciájú, alacsony hangmagasságú, hosszú elemekből és hosszú elemek közti szakaszokból felépülő énekek a komplex, sűrű vegetáció struktúrájú, zárt habitatokra jellemzőek. A sűrű növényzet elnyeli, vagy tompítja a hangokat, így rongálhatja a vitális információk cseréjét. A magas frekvenciájú, nagy sávzsélességű, éles hangnemváltású (trillák), rövid elemekből és rövid elemek közti szakaszokból álló énekek a főleg lágyszárúakkal borított, kevésbé komplex, nyitottabb élőhelyeken előnyösebbek. Ezt írja le az akusztikus adaptációs hipotézis: különböző szerkezetű habitatokban a hangok degradációs mintázatának megfelelően változnak meg a madárénekek jellemzői. Ezért a madárénekek evolúciójának egyik fő alakítója a habitat struktúra.

A fajok egymás között is igyekeznek felosztani a rendelkezésre álló frekvenciatartományt, hogy énekekük minél kevésbé legyen átfedő frekvenciában és időtényezőben is („akusztikus niche”).

A környező zajok magas szintje problémát jelent a hangokkal kommunikáló állatok számára, a madaraknál ez a territórium védelme és a tojók csábítása miatt fokozottan így van. Ha a „célszemély” nem hallja az éneket, fizikai küzdelemre is sor kerülhet, ami nagyon költséges; nehezíti az udvarlást. Ilyen zajforrásként szolgálhatnak természetes és antropogén tényezők is. Természetes zajforrások pl. a vízesések, zuhatagok, nagy esőzések, erős szél, hullámverés, vagy a különböző állatok által keltett változatos hangok. Mesterséges, ember által előidézett zajforrások a városi habitatokban, vagy nagyobb útvonalak mentén a közlekedési zajok. A madárénekre gyakorolt elfedő hatása szempontjából nincs különbség a természetes és antropogén zajok között. Bizonyos mértékig a városi élőhelyek akusztikusan hasonlítanak a sziklás habitatokhoz. Nagy valószínűséggel, a városi fajok olyan mechanizmussal képesek adaptálódni az urbanizált környezet hangjaihoz, amely az evolúció során korábban kialakult, hogy segítse a természetesen „zajos” élőhelyekhez való adaptációt.

A városi habitatok evolúciósan újak, és világszerte gyorsan szétterjedtek, így sok fajnak nyújtanak életteret, viszont erős szelekciós nyomást jelentenek a vokális kommunikációjukra. A városokban az antropogén zajok (általában alacsony frekvenciatartományban koncentrálnak: 1-2 Hz) elfedhetik a madarak énekének bizonyos tartományát, de néhány faj képes a zajszint emelkedésére az énekének frekvenciastruktúrájának megváltoztatásával válaszolni. Hogy ezt az elfedő hatást minimalizálják, megemelik az énekek minimum frekvenciáját.

Az énekes sármány (*Melospiza melodia*) városi és falusi környezetben élő populációit vizsgálták, és azt találták, hogy a nagyobb zajszintű városi élőhelyen feltűnően magasabb frekvenciával, az alacsony frekvenciájú tartományban (1-4 Hz) pedig kisebb amplitúdóval (kisebb energiával) énekeltek (Wood és mtsai, 2006).



A fülemülék (*Luscinia megarhynchos*) stratégiája, hogy a hangerőt igazítják a háttérzaj szintjéhez (Lombard-effektus: hangosabb háttérzajban hangosabban énekelnek) (Brumm, 2004).

A zebrapintynél (*Fringilla coelebs*) is azt figyelték meg, hogy zajforrások közelében magasabb frekvenciával énekel (Brumm és mtsai, 2006).

A négy legsikeresebb városi madárfaj egyike a széncinege (*Parus major*), melynek összehasonlították a városi és erdei populációinak énekét, és azt találták, hogy a városi madarak magasabb minimum frekvenciával énekelnek, mint az erdeiek, ezzel mérsékelve a növekvő alacsony frekvenciájú zajok elfedő hatását. Emellett gyorsabban (rövidebb frázisok, és köztük lévő szakaszok) és nagyobb hangmagasságon dalolnak; néha pedig atipikus énektípusokat használnak (Slabbekoorn és mtsai, 2006).

A széncinegék egyedileg igazítják az éneket az alacsony frekvenciájú közlekedési zajok lokális szintjéhez; zajosabb helyen (városokban) magasabb minimum frekvencián énekelnek, és kevesebb alacsonyfrekvenciájú hangot használnak. Ha az egyes habitatok között állandóan fennállnak a zajkülönbségek, megindulhat egy divergens szelekciós folyamat.

Annak tanulmányozása érdekében, hogy hogyan változik meg a városi cinegék éneke, összehasonlítottak 10 élőhely-páron (10 európai nagyváros és 10 ezekhez közeli erdős terület) élő széncinege populációt. Vizsgálták a cinegék énekének spektrális és időbeli jellemzőinek változását (Slabbekoorn és mtsai, 2006).

Spektrális jellemzők: A széncinegék éneke ismétlődő frázisokból, strófaból épül fel. Egy-egy strófa általában 2-3-4, néha 1, 5 vagy több hangjegyet tartalmaz. Az énektípus a bizonyos számú hangjegyből álló frázisok specifikusan felépített alakú sorozata. Az összehasonlításkor kiderült, hogy a városi populációk szignifikánsan kevesebb általánosan jellemző, 2-4 hangjegyből álló énektípust használnak, helyette előfordulnak ritka és szokatlan 1, 5 vagy több hangjegyes típusok. Ezenkívül mind a 10 város-erdő élőhely-pár esetében szignifikánsan különbözött a minimumfrekvencia. (A maximum frekvenciában és a csúcshangfrekvenciában nem



találtak eltérést.). A minimum frekvencia a hangjegyek számával is változhat, a sok-hangjegyes énektípusok minimumfrekvenciája alacsonyabb, azonban a habitatfüggő minimum frekvencia változás független a hangjegyek számától (a városi 2 illetve 3-hangjegyes ének minimum frekvenciája nagyobb, mint az erdeié). A minimum frekvencia a geográfiai elhelyezkedéssel is szorosan összefügg, az élőhely-párok között erős a korreláció: a városokban, ahol magas a minimum frekvencia, olyan erdőkkel vannak párban, ahol szintén magas). A közeli helyek közti konvergencia oka lehet a génáramlás, vagy csak egyszerűen az énektípusok szociális terjedése.

Az élőhely-párok között időbeli jellemzőkre is divergencia figyelhető meg. A városi populációk esetében rövidebb a strófafák időtartama, és a strófafák közötti szünetek is, de szignifikáns különbséget csak a strófafák első hangjegye esetében találtak, még akkor is, ha figyelembe vesszük az énektípusok hangjegyszámát (A hangjegyek számának változásával változik az első hangjegy időtartama, de a habitatfüggő időbeli divergencia határozottan megmarad). Az első hangjegy hosszát illetően nincs korreláció az élőhely-párok között. Ez az eredmény összhangban van azzal a ténnyel, hogy a nyílt erdős területek és zárt erdők között is létezik hasonló divergencia; az erdőkben tipikusan alacsonyabb frekvencián és lassabban énekelnek (Slabbekoorn és mtsai, 2006). A város zajosabb, mint az erdő, viszont nyitottabb is, így előnyösebbé teszi a magasabb frekvencia, ugyanakkor a rövidebb elemek (gyorsabb ének) használatát.

A környezeti szelekció hatására bekövetkező, a minimum frekvencia divergenciájához vezető akusztikus változásokra három lehetséges magyarázat létezik:

1, Spektrális változás: Az énektípus úgy módosul, hogy vagy az összes, vagy a legalacsonyabb hangjegy spektrális tulajdonságai változnak meg. Ez a megközelítés a divergencia miatt azt sejteti, hogy léteznek a különböző élőhely-típusokban közös énektípusok. 31 ilyen közös típust találtak, de semmilyen spektrális vagy időbeli sajátágban nem adódott szignifikáns habitatfüggő különbség (azonos típust azonos hangmagasságon és sebességgel éneklük a különböző habitatokban élő madarak).

2, Hangjegy deléció: Az énektípus úgy változik meg, hogy eltűnnek az alacsony frekvenciájú hangjegyek (csökken a 3 hangjegyből álló, és nő a 2 hangjegyből álló típusok száma). Ezen magyarázat predikciója, hogy a hangjegyszám csökkenés a növekvő antropogén zajszintnek tulajdonítható, tehát előnyösebb zajos környezetben a 2-, mint a 3-hangjegyes énektípus. Viszont itt sem találtak a szignifikáns különbséget az erdei és városi habitatok között, ezért ez sem kielégítő magyarázat a minimum frekvencia változására.

3, Szelekció az énektípusra: Az énektípusok nem módosulnak semmilyen módon; a szelekció az egész énektípusra hat. Ez azt prediktálja, hogy ugyanazon típusok különböző változatai helyett az erdőkben és a városokban teljesen különböző énektípusok terjednek el, illetve szelektálódnak ki. Az eddigi vizsgálatok eredményei szerint ez tűnik a legvalószínűbb magyarázatnak, mivel az élőhely-párokból a legtöbb énektípus nem közös, hanem teljesen különbözik. Tehát a habitatfüggő divergencia-mintázat egy teljes énektípus-szelekciós folyamaton keresztül jött létre. Az énektípusok módosulása inkább az új típusok háttérében álló mechanizmus lehet, mely ellensúlyozza más énektípusok eltűnését.

A fenti információk alapján megállapíthatjuk, hogy a széncinegét a viselkedéssel kapcsolatos flexibilitása és az a képesség, hogy az ének spektrális jellemzőit megváltoztatja a lokális zajszintnek megfelelően, teszi „nagy városi túlélővé”. Ez a fenotípusos variancia csökkenti a valószínűségét a városi fenotípusból városi fajjá alakulásnak, viszont annak a valószínűségét növeli, hogy az akusztikus sajátosságokra ható szelekció következtében bekövetkezzen a hangképző rendszerek morfológiai, fiziológiai és neurológiai megváltozása. Ez a fenotípusos plaszticitás meggyorsíthatja a genotípusos divergenciát, ezzel evolúciós ösvényt nyithat a városi speciációra.

Az adatok azt mutatják, hogy a széncinege lokális, zajos környezethez való alkalmazkodása nem lokális jelenség, mivel Európa-szerte megfigyelhető, és talán más hasonló élőhelyeken is. A jelenség általánosan elterjedt mivoltát az is alátámasztja, hogy más fajokkal végzett hasonló vizsgálatok is jutottak ilyen eredményre (Wood és mtsai, 2006; Fernández-Juricic és mtsai, 2005).



Készítette: Kötél Dóra

IV. évf. zoológus

2008. 11. 04.

Irodalomjegyzék:

- **Blumenrath, S. H., Dabelsteen, T. & Pedersen, S. B.** (2007). Vocal neighbour-mate discrimination in female great tits despite high song similarity. *Animal Behaviour*, **73**, 789-796.
- **Johanessen, L. E., Slagsvold, T. & Hansen B. T.** (2006). Effects of social rearing conditions on song structure and repertoire size: experimental evidence from field. *Animal Behavior*, **72**, 83-95.
- **Poesel, A., Kunc, H. P., Foerster, K., Johnsen, A. & Kempenaers, B.** (2006). Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanites* (formely *Parus*) *caeruleus*. *Animal Behaviour*, **72**, 531-538.
- **Slabbekoorn, H. & den Boer-Visser, A.** (2006). Cities change the songs of birds. *Current Biology*, **16**, 2326-2331.
- **Brumm, H.** (2006). Animal communication: City birds have changed their tune. *Current Biology*, **16**.
- **Wood, W. E. & Yezerinac, S. M.** (2006). Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *The Auk*, **123**, 650-659.
- **Slabbekoorn, H., Yeh, P. & Hunt, K.** ()
- **Boncoraglio, G. and Nicola Saino** (2007). Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology*, **21**, 134-142.
- **Morton, E.S.** (1975). Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist*, **109**, 17-34.
- **Henrik Brumm** (2004). The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, **73**(3), 434-440.
- **Slabbekoorn, H. and Peet, M.** (2003). Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, **424**, 267.
- **Reid, J. M., Peter Arcese, Alice L. E. V. Cassidy, Sara M. Hiebert, James N. M. Smith, Philip K. Stoddard, Amy B. Marr, and Lukas F. Keller** (2005). Fitness Correlates of Song Repertoire Size in Free-Living Song Sparrows (*Melospiza melodia*). *The American Naturalist*, **165**, 299-310.