



**SZENT ISTVÁN EGYETEM**

**A SZAPORODÁSI RENDSZER VIZSGÁLATA EGY  
KÉTSZÜLŐS UTÓDGONDOZÁSÚ BOGÁRFAJNÁL**

Doktori értekezés tézisei

**Rosa Márta Erzsébet**

**Gödöllő**

**2020**

## **A doktori iskola**

**megnevezése:** Biológia Tudományi Doktori Iskola

**tudományága:** Biológia tudomány

**vezetője:** Dr. Nagy Zoltán, DSc  
Intézetvezető, Egyetemi tanár  
SZIE Mezőgazdaság- és  
Környezettudományi Kar,  
Növénytani és Ökofiziológiai Tanszék

**Témavezető:** Dr. Kosztolányi András  
Tanszékvezető, Egyetemi docens  
Állatorvostudományi Egyetem  
Ökológiai Tanszék

.....  
Az iskolavezető jóváhagyása

.....  
A témavezető jóváhagyása

## 1. A munka előzményei, kitűzött célok

### 1.1. Témafelvetés

A nem-rokon egyedek közötti kooperáció kialakulása és fennmaradása máig az evolúcióbiológia egyik nagy kérdése. A kooperáció egyik gyakori módja a kétszülős utódgondozás, ami irodalmi adatok alapján jól megfigyelhető a nagyfejű csajkó (*Lethrus apterus*, Laxmann, 1770, Coleoptera: Geotrupidae) bogárfajnál. A faj áso életmódú, márciustól június elejéig aktív, a párok 6-8 megtermékenyített petéjüket földalatti járatok kamráiba helyezik, a lárvák számára pedig növényekből gyúrt labdacsokat készítenek táplálékkul. Friss kutatások alapján úgy tűnik, hogy a faj utódgondozó viselkedése igen plasztikus, ugyanis az elmúlt évszázadból származó megfigyelésekhez képest változás következhetett be a hazai populációk nemek közötti munkamegosztásában. Ennek fényében a faj különösen érdekes alanya lehet az ivari szelekcióval kapcsolatos vizsgálatoknak, így doktori munkám célja a faj szaporodási rendszerének jobb megismerése volt, amit elsősorban a populáción belüli szociális hatások és a hímek közti intraszexuális kompetíció különböző aspektusainak vizsgálatával, valamint a nemek közötti kémiai kommunikáció tanulmányozásával kívántam elérni.

### 1.2. Célkitűzések

#### 1. A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatásának vizsgálata

Az olyan kétszülős fajoknál, ahol magas a páron kívüli párzások kockázata és a peterakás folyamatos a szaporodási időszak alatt azt várhatjuk, hogy hímek felé eltolt ivararány (vagyis fokozott hímek közötti kompetíció) mellett a hímek kevesebbet fektetnek a gondozásba és többet a pár őrzésébe. Ezt a hatást tovább erősítheti a nagy egyedsűrűség a gyakoribb interakcióknak köszönhetően. Hipotéziseim teszteléséhez féltermészetes körülmények között

vizsgáltam a párok levélgyűjtési gyakoriságát (utódgondozó viselkedés), járatban töltött idejét (a járat egyéb tevékenységek mellett feltehetően egyedüli színtere a pár őrzésének és a kopulációknak) és reprodukciós sikerét háromféle ivararány és háromféle denzitás kezelés minden lehetséges kombinációjában. Predikcióm szerint a hímek arányának növekedésével a párok több időt töltenek járataikban és kevesebb levelet gyűjtenek, esetleg kevesebb vagy kisebb utódokat hozva létre.

2. A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedésének vizsgálata

A nagyfejű csajkó szaporodási rendszerében különösen fontos szerepe lehet az intraszexuális kompetíciónak. A szabadban is gyakran megfigyelhető, tulaj-betolakodó típusú összetűzések kapcsán a következő hipotéziseket teszteltem: (1) a tulajdonos szerepében lévő egyedeknek általában jelentős előnyük van, így a betolakodók várhatóan csak akkor képesek nyerni, ha átlag feletti fizikai képességekkel rendelkeznek, (2) a kisméretű betolakodók alacsony győzelmi esélyük következtében kisebb valószínűséggel kezdeményeznek összetűzést, mint a nagyok, (3) a betolakodók mérete feltehetően pozitív összefüggésben áll a küzdelmek hosszával és fokozódásának mértékével, valamint (4) a könnyen megszerezhető járatok számának csökkenése miatt a játszmák hossza változik a szaporodási időszak előrehaladtával. A fenti hipotézisek teszteléséhez szélsőségesen kicsi vagy nagy méretkategóriákba tartozó betolakodók véletlenszerűen kiválasztott járattulajdonosokkal szembeni sikerét vizsgáltam terepi körülmények között.

### 3. Alternatív szaporodási stratégiák jelenlétének vizsgálata

Hipotézisem szerint a kicsi méretkategóriába eső hímek hátrányban vannak a párválasztás és a pár megtartása során, így a nyílt küzdelem helyett előnyösebb lehet valamilyen alternatív (például besurranó) stratégiát választaniuk, ami mellett elképzelhető, hogy fokozott mértékű spermakompetícióval kell szembenézniük. Ebben az esetben arra számítok, hogy a kis méretkategóriába eső hímek testméretükhöz képest rövidebb agyarszerű rágónyúlványokkal (prekopulációs jelleg) és nagyobb ivarmirigyekkel vagy hosszabb spermiumokkal (posztkopulációs jelleg) rendelkeznek, mint a nagyméretű egyedek. Az is elképzelhető, hogy a spermatermelés a kisméretű hímeknél eltérő időben történik, így a szaporodási időszak bizonyos szakaszában szerezhetnek spermakompetíciós előnyt. Hipotézisem teszteléséhez először populációs szinten vizsgáltam a hímek közötti polimorfizmus jelenlétét, majd a szaporodási időszak elején és végén begyűjtöttem szélsőségesen kicsi és nagy méretkategóriába tartozó hímeket, lemértem az agyarhosszukat, majd boncolást követően megállapítottam a herék méretét, illetve a spermiumok hosszát.

### 4. A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációjának vizsgálata

Hipotézisem szerint a párválasztásnál és a pár felismerésénél fontos szerepet töltenek be a szexferomonok, így célom volt ezek jelenlétének és termelődési helyének a beazonosítása. A munka során először viselkedési tesztek végeztem Y-olfaktométerben, ahol a hímek orientációját vizsgáltam nőstény illatanyagok irányába. Ezt követően elektroantennográffal (EAG) vizsgáltam izolált rovarcsápok választását különböző testrészekből készített extraktumokra, valamint élő egyedek és ürülék feletti légtérből származó illatanyagokra.

## **2. Anyag és módszer**

### **2.1 A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatásának vizsgálata**

A terepi vizsgálatokat 2014-ben végeztük Dorogháza közelében. A kísérlet során a bogarak természetes élőhelyén 2×1 m nagyságú, elkerített, zárt vizsgálati egységeket hoztunk létre, melyeken belül mesterségesen manipuláltuk az ivararányt (hímek aránya szerint: 0,25, 0,50 vagy 0,75) és az egyedszámot (4, 8 vagy 12 egyed) teljes faktoriális elrendezésnek megfelelően, mind a 9 lehetséges kombinációban. Mindegyik csoportból 3 ismétlést végeztünk, így 27 elkerített vizsgálati egységet hoztunk létre összesen 216 egyeddel. A területen begyűjtött egyedeket véletlenszerűen osztottuk be a különböző vizsgálati csoportokba. A vizsgálati egységeken belül az egyedek felszín feletti aktivitását webkamerákkal rögzítettük 10:00 és 18:00 óra között. Az egységeket négy alkalommal figyeltük meg (négy egység kivételével, ahol csak három megfigyelés történt). A videófelvételek elemzése segítségével megállapítottuk az egyes vizsgálati egységeken belüli járatban töltött időt és a levélgyűjtési események gyakoriságát. Mindkét változót korrigáltuk az adott egységen belüli egyedek számával. Az aktivitási időszak lezárultát követően a vizsgálati egységeken belüli járatokat megjelöltük, majd szeptemberben felástuk, hogy meghatározzuk a nőstények számával korrigált utódszámot, valamint az utódok nemét, súlyát, előtoruk szélességét és a hím utódok agyarának hosszát.

### **2.2 A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedése**

A terepi vizsgálatot 2016-ban végeztem, Csobánkán. A populációból kiválasztottam összesen 76 egyedet, melyek nagy (előtor szélesség  $\geq 13,00$  mm,  $n=38$ ) vagy kicsi (előtor szélesség  $\leq 12,00$  mm,  $n=38$ ) méretkategóriába estek. A méretkategóriák határát a populációra jellemző előtorszélesség alsó, illetve felső kvartilis értékeinél húztam meg, amit 107, kora tavasszal gyűjtött

hím lemérésével állapítottam meg. A lemért és megjelölt egyedeket (leendő betolakodók) rövid időre elkülönítettem, majd a hímeket olyan idegen járatok elé helyeztem, amiről tudtam, hogy jelenleg bent tartózkodik a járat tulajdonosa. A betolakodó viselkedését a járat elé helyezését követően 15 percig rögzítettem akciókamera segítségével. A tulajdonos méretéről nem gyűjtöttem információt, mivel a járat vizsgálat előtti bolygatásával a hím dezertálását kockáztattam volna, utána pedig sokszor kérdéses volt a holléte.

Az elemzés során a következő változókat definiáltam: a betolakodó földre helyezésétől a bejárat megközelítéséig eltelt időt, a betolakodás (a betolakodó nem, vagy csak részben látszik ki a járatból) és az egyes felszín feletti agonisztikus szakaszok (pózolás, megragadás, átfordítás) előfordulását, időtartamát és a kezdetükig eltelt időt. Az agonisztikus szakaszok közül a kitörésekkel (apró, fenyegető, de valódi fizikai kontaktus nélküli mozdulatok az ellenfél irányába) kapcsolatban rögzítettem az események számát és elkövetőjük státuszát (betolakodó vagy tulajdonos). A játszma kimenetelét mindig a betolakodó szempontjából nézve állapítottam meg: elhagyás (a betolakodó felszín feletti küzdelem nélkül elhagyja a járatot), felszíni vereség (a betolakodó harcot követően elhagyja a járatot), maradás (a betolakodó felszín feletti küzdelem nélkül a járatban marad), felszíni győzelem (a betolakodó harcot követően a járatban marad, az eredeti tulajdonos pedig elmenekül). A játszma kimenetelét egy bináris változóval is vizsgáltam, ahol az elhagyás és a vereség együttesen kudarcként, a maradás és a győzelem pedig sikerként volt kódolva.

### **2.3 Alternatív szaporodási stratégiák jelenléte**

A vizsgálati egyedek gyűjtése 2017 tavaszán zajlott Debrecenben. A populációra jellemző testméret eloszlás meghatározásához március és május között lemértem 231 hím egyed előtor szélességét és agyarhosszát. A pre- és posztkopulációs jellegekbe való befektetés vizsgálatát 24 szélsőségesen kicsi

(előtor szélesség  $\leq 11,00$  mm) és 29 szélsőségesen nagy (előtor szélesség  $\geq 13,00$  mm) méretkategóriába eső hím egyeden végeztem a szaporodási időszak elején (n=15 kicsi és 15 nagy egyed), illetve végén (n=9 kicsi és 14 nagy egyed). A begyűjtött egyedeknek lemértem az agyarhosszát, majd boncolást követően az ImageJ képfeldolgozó program segítségével megállapítottam a herék méretét és a spermiumhosszt. Abszolút hereméretnek tekintettem az egy egyedhez tartozó 12 follikulusz területének összegét, abszolút spermiumhossznak pedig a hímenként lemért 60 spermium hosszának átlagát. Emellett az egyedek viszonylagos befektetésének vizsgálatához a relatív agyarhosszt és a relatív hereméretet is kiszámítottam az értékek előtorszélességgel való elosztásával.

## **2.4 A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációja**

Az első vizsgálat során Y-olfaktométer tesztet végeztem. Ez egy csalogató hatású feromonok viselkedés alapú vizsgálatára alkalmas berendezés. Mivel elsősorban a nőstényeknél várható a szexferomonok termelése, így az Y-olfaktométerben 32 hím orientálódását vizsgáltam három élő nőstény felől érkező illatanyag irányába. Minden esetben feljegyeztem a stimulus illatanyag érkezési irányát, valamint, hogy a hím az Y alakú cső elágazását követően melyik irányba (nőstény illat vagy tiszta levegő) haladt tovább.

A további vizsgálataimban elektroantennográf (EAG) segítségével állapítottam meg hím és nőstény egyedek különböző illatanyagokra adott csápválaszt. Az EAG működési elve, hogy megfelelő stimulus (például feromon) hatására az izolált, de még elektrofiziológiailag aktív rovarcsápban ingerület keletkezik, és az ezzel járó potenciálváltozást detektálva az elektroantennogramról leolvasható az illatanyagra adott válasz. Az első alkalommal hexánba kioldott extraktumokat készítettem összesen 20 hím és 20 nőstény egyed feromontermeléssel összefüggésbe hozható négy testrészéből, vagyis a potroh dorzális, ventrális és csúcsi részéből, valamint az



első pár láb szőrös képlettel rendelkező femurjából, majd az így kapott stimulusokra vizsgáltam összesen 11 egyed (öt hím és hat nőstény) csápválaszát. A második körben élő egyedek (egyedül tartott hímek, illetve nőstények, együtt tartott hím és nőstény egyedek, valamint együtt tartott hímek) légteréből kíséreltem meg a feromonok begyűjtését. Az egyedeket szennyeződésmentes üvegcsövekbe helyeztem, majd 24 órán keresztül végeztem a csövek légterének leszívását és az esetleges illatanyagok megkötését aktív szén adszorbensen. Hat alkalommal történt mintagyűjtés összesen 36 egyed bevonásával, az így kapott mintákra három-három frissen gyűjtött hím és nőstény egyed csápválaszát vizsgáltam. A harmadik körben ürülék feletti légtérből gyűjtött illatanyagokra adott csápválaszokat teszteltem. A minták gyűjtését két különböző időszakban végeztem: március+áprilisban 9 nősténytől és 40 hímtől, valamint májusban 55 nőstény és 26 hím egyedtől. A mintákra adott csápválaszokat 4 órás légtérből történő illatanyaggyűjtést követően vizsgáltam, amihez három hím és négy nőstény csápját használtam. Az EAG teszteknel kontrollként 10 µl tiszta hexánt használtam, mivel ez az anyag szolgált a minták oldószereként is. A vizsgálatok a MTA-ATK NÖVI kísérleti telephelyén zajlottak 2015 és 2017 között.

### **3. Eredmények**

#### **3.1 A felnőttkori ivararány és az egyedszám hatásának vizsgálata**

A hímek arányának, illetve az egyedszámnak a növekedésével szignifikánsan nőtt a vizsgálati egységeken belüli, egyedszámmal korrigált járatban töltött idő. A levélgyűjtési gyakoriság részben csökkenő tendenciát mutatott a hímek arányának növekedésével, ugyanakkor a denzitás hatása ebben az esetben nem volt szignifikáns.

A 27 vizsgálati egység felásása során összesen 72 utódot számláltam meg. Az egy nőstényre jutó utódszám esetében az ivararány és a denzitás közötti interakció szignifikánsnak bizonyult, ami abból adódott, hogy míg alacsony és magas denzitáson az utódszám alacsonyabb volt hímek felé eltolt ivararány mellett, addig közepes egyedsűrűség esetén nem volt számottevő hatása az ivararánynak. Az utódok nemének eloszlását sem a denzitás sem pedig az ivararány nem befolyásolta. Hasonló módon nem volt hatása a fenti változóknak sem az utódok testsúlyára, sem előtoruk szélességére, sem pedig a hímek agyarhosszára.

#### **3.2 A hímek betolakodókkal szembeni járatőrző viselkedése**

Minden egyed megközelítette az idegen járatot, ám a nagyméretű betolakodók ezt szignifikánsan rövidebb idő alatt tették meg, mint a kisméretűek. Betolakodás a 76 viselkedéstesztből összesen 60 alkalommal történt. A betolakodás gyakoriságában nem volt eltérés a méretkategóriák között, viszont a nagyméretű hímek több időt töltöttek az idegen járatban, mint a kicsi egyedek. Felszín feletti küzdelem 17 esetben volt megfigyelhető, melyek mindegyikét betolakodási esemény előzött meg. A betolakodó méretkategóriája alapján nem volt prediktálható sem a küzdelem, sem pedig az egyes szakaszok előfordulása, időtartama vagy a kezdetükig eltelt idő. A várttal ellentétben a betolakodók mutattak több kitörést a küzdelem során,

függetlenül attól, hogy melyik méretkategóriába estek. Az agonisztikus szakaszok hossza nem változott a szaporodási időszak során. A játszmák többségét a tulajdonosok nyerték, mivel harcot követően 13/17 alkalommal (76.5%) kergették el sikeresen a betolakodókat. A nagyméretű betolakodók sikeresebbek voltak a kicsiknél, ami elsősorban abból következik, hogy a kisméretű betolakodók gyakrabban hagyták el a járatot felszín feletti küzdelem nélkül. Nem volt különbség a méretkategóriák között a járatban maradás, a vereség és a győzelem tekintetében, habár az összes győzelmet aratott betolakodó (4 db) nagyméretű volt.

### **3.3 Alternatív szaporodási stratégiák jelenléte**

A hímek agyarhosszát az előtor szélességének függvényében ábrázolva egy nem-lineáris, S-alakú kapcsolatot kaptam. Az adatokra a nyolc vizsgált, folytonos kapcsolatot leíró modell közül a két töréspontos szegmentált modell illeszkedett a legjobban, ami alapján feltételezhető a hímek közötti polimorfizmus jelenléte. A populációs értékekkel összehangban a vizsgálati egyedeknél is azt tapasztaltam, hogy a nagy méretkategóriába eső hímek testméretükhöz képest is hosszabb agyarral rendelkeznek, mint a kicsi egyedek.

Az abszolút hereméret esetén szignifikáns interakciót találtam az egyedek méretkategóriája és a szaporodási időszak szakasza között. A nagyméretű hímek ugyan a teljes időszak alatt nagyobb herékkel rendelkeztek, mint a kicsi egyedek, viszont míg a hereméret a kis hímek esetén nem változott jelentősen a szaporodási időszak során, addig a nagy hímeknél szignifikáns csökkenést mutatott. A nagy méretkategóriába tartozó hímek testméretükhöz képest is nagyobb herékkel rendelkeztek, és a relatív hereméret mindkét méretkategóriában szignifikáns csökkenést mutatott a szaporodási időszak alatt. A spermiumhossz nem tért el jelentősen a méretkategóriák között és nem befolyásolta a szaporodási időszak szakasza sem.

### **3.4 A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációja**

Az Y-olfaktométer teszt során az egyedek közel azonos arányban választották az olfaktométer azon ágát, mely felől a nőstény illatanyag érkezett és azt, ahonnan csak tiszta levegő áramlott. A nőstények különböző testrészekből származó extraktumokra adott csápválasztát nem befolyásolta a minta típusa. A hímek egyedül a nőstény potroh ventrális felére adtak a kontrollhoz képest szignifikánsan nagyobb választ, habár a hím potroh ventrális felére is hasonlóan magas értéket kaptunk. Az élő egyedek légtéréből nyert minták közül a nőstények csápválasza a két együtt tartott hím mintáját leszámítva minden esetben szignifikánsan nagyobbak bizonyult a kontrollra adott válasznál, a hímek csápválasza nem mutatott eltérést az illatanyag típusok között. Az ürülékminták esetén a nőstények csápválaszára nem volt hatása a minta típusának, míg a hímek mindegyik mintára szignifikánsan nagyobb választ adtak, mint a kontrollra.

### **3.5 Az eredmények összefoglalás, új tudományos eredmények**

- Hipotézisemmel összhangban kimutattam, hogy a hímekre ható intraszexuális kompetíció növekedésével (amit okozhat akár a hímek felé eltolt felnőttkori ivararány, akár a megnövelt egyedszám) nő az egyedek párórással összefüggésbe hozható járatban töltött ideje, valamint, hogy a hímek arányának növekedésével csökkenő tendenciát mutat az egyedek utódgondozásba való befektetésének mértéke.
- A hímek arányának növekedésével az utódszám részleges csökkenését tapasztaltam, ami alapján elképzelhető, hogy magas intraszexuális kompetíció (és ehhez kapcsolódóan magas spermakompetíciós kockázat) mellett a hímek érdeke elsősorban az apaság biztosítása, ami akár az utódszám kárára is történhet.

- Az intraszexuális kompetícióval kapcsolatban kimutattam, hogy a nagyfejű csajkónál lejátszódó tulaj-betolakodó játszmák többségét a járatok eredeti tulajdonosai nyerik, és hogy csak néhány, kimagaslóan jó kompetíciós képességű betolakodó képes győzelmet aratni felettük.
- A játszmák során a kisméretű betolakodók lassabban közelítették meg az idegen járatot és gyakrabban hagyták el annak környékét felszín feletti küzdelem nélkül, ugyanakkor a legtöbb játékelméleti modell predikciójának ellentmondva a játszma hossza és fokozódásának mértéke nem függött a betolakodó méretétől.
- Kimutattam, hogy a nagyfejű csajkónál az agyarthossz nem lineárisan követi az előtorsiélesség változását, ami a hímek közötti polimorfizmus jelenlétére utal.
- A nagyméretű egyedek hosszabb agyarral és nagyobb herékkel rendelkeztek, mint a kicsik, a spermiumhossz tekintetében viszont nem találtam eltérést a méretkategóriák között. Az eredmények alapján nem sikerült sem bizonyítanom, sem cáfolnom az alternatív szaporodási stratégiák jelenlétét a nagyfejű csajkónál. Ehelyett úgy tűnik, hogy míg az agyarthossz és a hereméret elsősorban az egyedek méretétől függ, addig a spermiumokra egy optimális hossz jellemző, ami független a testmérettől.
- A nagyfejű csajkó kémiai kommunikációjának feltérképezését célzó eredményeim alapján úgy tűnik, hogy a hímek érzékenyebbek a potroh ventrális feléből és az ürülékből származó illatanyagokra, mint a nőstény egyedek. Ugyanakkor az élő egyedek légteréből származó illatanyagokra csak a nőstények adtak a kontrollhoz képest nagyobb csápválaszt, ami (az alacsony mintaszámok mellett) bizonytalanná teszi az eredményeket.

#### 4. Következtetések és javaslatok

A doktori munkám során elért eredményeimet összegezve elmondható, hogy a nagyfejű csajkó feltételezhetően kétszülős utódgondozású szaporodási rendszere különösen érzékeny lehet olyan tényezők hatásaira, melyek fokozzák a hímek közötti kompetíció mértékét. Ennek háttérében az állhat, hogy más, gyakori modellszervezetektől eltérően a nagyfejű csajkónál a megtermékenyített peték lerakás folyamatos a teljes szaporodási időszak alatt, így a gondozó hímek végig ki lehetnek téve a spermakompetíció kockázatának. Az intraszexuális kompetíció mértékének növekedésével a hímeknek egyre több időt és energiát kell párjuk őrzésébe, illetve a riválisokkal való küzdelembe fektetniük, ráadásul csökkenhet az apasági bizonyosságuk is, ami eredményeim alapján az utódgondozás, és végső soron akár az utódszám csökkenéséhez is vezethet. Úgy tűnik, hogy a felnőttkori ivararány hímek felé tolódása és az egyedsűrűség növekedése egyaránt hozzájárulhat a hímek közötti kompetíció fokozódásához, az ilyen összecsapások során pedig a tulajdonosi viszony és a nagy testméret jelentette előnyt sikerült kimutatnom. A kis- és nagyméretű hímek eltérő agonisztikus viselkedése, valamint a hímek között talált polimorfizmus felvetheti az alternatív szaporodási stratégiák jelenlétének a lehetőségét is. Ugyanakkor eredményeim alapján a nagyméretű hímek nem csak jobb kompetitorok az összecsapásokban, de testméretükhöz képest hosszabb agyarral, nagyobb herékkel és ugyanolyan hosszú spermiumokkal rendelkeznek, mint a kisméretű egyedek. Így vizsgálataim során nem sikerült bizonyítékot találnom arra, hogy léteznének ilyen alternatív stratégiák, ahogy eredményeim alapján nem derült ki az sem, hogy a fajnál lennének szexferomonok. Mindent összevetve elképzelhetőnek tartom, hogy a faj utódgondozási viselkedésében tapasztalt változás az elmúlt évszázadban az intraszexuális kompetíció mértékének fokozódásával hozható összefüggésbe, amit okozhatott például az

élőhelyek beszűkülése vagy a szaporodási időszak klímaváltozás hatására bekövetkezett lerövidülése.

## 5. Az értekezés témaköréhez kapcsolódó publikációk

### Az értekezés témájában megjelent, impakt faktoros publikációk:

**Rosa M.E.**, Barta Z., Fülöp A., Székely T., Kosztolányi A. (2017): The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). In: *Animal Behaviour*, 132, 181-188 p. (MTMT azonosító: 3272383).

**Rosa M.E.**, Barta Z., Kosztolányi A. (2018): Willingness to initiate a fight but not contest behaviour depends on intruder size in *Lethrus apterus* (Geotrupidae). In: *Behavioural Processes*, 149, 65-71 p. (MTMT azonosító: 3362517).

**Rosa M.E.**, Kiss J., Barta Z., Kosztolányi A. (2019): Size-dependent investment in tusk length, testis size and sperm length in a biparental geotrupid beetle. In: *Journal of Zoology*. (MTMT azonosító: 30801759).

### Az értekezés témájához részben kapcsolódó, impakt faktoros publikációk:

McNamara K.B., Robinson S.P., **Rosa M.E.**, Sloan N.S., Van Lieshout E., Simmons L.W. (2016): Male-biased sex ratio does not promote increased sperm competitiveness in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. In: *Scientific Reports*, 6. (MTMT azonosító: 3083158).

Kiss J., Rádai Z., **Rosa M.E.**, Kosztolányi A., Barta Z. (2020): Seasonal changes in immune response and reproductive investment in a biparental beetle. In: *Journal of Insect Physiology*. (MTMT azonosító: 31032520).

Hazai és nemzetközi konferencia előadások, poszterek

**Rosa M.E.**, Barta Z., Fülöp A., Székely T., Kosztolányi A. (2015): Az ivararány és az egyedsűrűség hatása a nagyfejű csajkó utódgondozó viselkedésére. Magyar Etológiai Társaság 17. Konferenciája, Dobogókő. (előadás)

**Rosa M.E.**, Barta Z., Kosztolányi A. (2016): A testméret hatása a betolakodó hímek kompetíciós sikerére a nagyfejű csajkónál (*Lethrus apterus* Magyar Etológiai Társaság 18. Konferenciája, Debrecen. (poszter)

**Rosa M.E.**, Barta Z., Fülöp A., Székely T., Kosztolányi A. (2017): The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). ASAB Winter Meeting, London, Nagy-Britannia. (poszter)