

Mezei verebek csapatos táplálkozásának vizsgálata

EGYETEMI DOKTORI (PHD) ÉRTEKEZÉS

Mónus Ferenc

Témavezetők: Dr. Barta Zoltán
Dr. Liker András



Debreceni Egyetem
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2010.



1949

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenekelőtt szeretném megköszönni támogatását, bátorítását, szakmai és tevéleges segítségét mindazoknak, akik hozzájárultak értekezésem és az értekezés alapjául szolgáló munkák elkészítéséhez. Hálás vagyok témavezetőimnek, *Dr. Barta Zoltánnak* és *Dr. Liker Andrásnak*, iránymutatásukért, szakmai alaposágukért és megszámlálhatatlan sok téren nyújtott segítségükért, tanácsaikért. Szakmai felkészültségük, a kísérlettervezéstől kezdve a kéziratok tüzetes átnézéséig minden részletre kiterjedő figyelmük nélkülözhetetlen volt e munkák létrejöttében. Nagyon sokat tanultam tőlük, szakmailag és emberileg épültem az együtt töltött évek alatt. Külön köszönettel tartozom *Dr. Barta Zoltánnak*, aki a diplomamunkámmal eltöltött időt is beleszámítva, több mint tíz éven át szakmai fejlődésem jelentős pillére volt, emellett türelemmel viselte el-, és visszakanyarodásaimat is. Nem utolsó sorban pedig a terepi, és a kísérletes munka során is sokat tanultam tőle. Mély tisztelettel köszönöm *Dr. Varga Zoltán* professzor úrnak tanácsait és támogatását munkám során. Hálás vagyok a doktori iskolában megszerzett tapasztalatokért, szakmai ismeretekért, illetve a biodiverzitás program doktoranduszaként, jelentős részben professzor úr személyének köszönhetően, elsajátított evolúciós- és konzervációbiológiai szemléletért. Köszönöm *Dr. Pecsenye Katalin* tanárnőnek a munkám során nyújtott tevéleges segítséget, a tanszéken biztosított körülményeket, és hallgató korom óta számos alkalommal megnyilvánult kedvességét, emberségét és segítőkészségét. Köszönöm a *DE Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék* minden munkatársának és a *Viselkedésokológiai Kutatócsoport* tagjainak segítségét és támogatását. Szeretettel gondolok a tanszéken, illetve a kutatócsoportban eltöltött időkre, inspiráló beszélgetésekre és az itt megkötött barátságokra.

Nagyon köszönöm *Szabó Krisztiánnak* a terepi munkák első éveiben nyújtott segítségét. Krisztián tapasztalatai, hozzáállása sokat jelentett számomra az együtt töltött kutatómunka során. Nagyon sokat segített a terepi munkában *Serfőző József* és *Dr. Szentpéteri József* barátom. A terepi munkák későbbi éveiben és az adatok egy részének feldolgozásában nélkülözhetetlen segítséget nyújtott *Baróthi Zoltán* és *Vízkeleti Eliza*. A DNS alapú ivarmeghatározást *Dr. Pénzes Zsolt* és *Lózsa Anita* végezték. Hálásan köszönöm mindannyiuk segítségét. Köszönöm *Szabó Máriának*, a Botanikus Kert terepi vizsgálatok alatti vezetőjének, hogy lehetővé tette számunkra a Kertben a vizsgálatok elvégzését. Ő és a Kert számos munkatársa sokszor segítségünkre voltak, néha egészen banális gyakorlati problémák megoldásában is. Köszönöm *Bán Miklósnak* a videófelvételek digitális archiválásában és számos számítástechnikai probléma megoldásában nyújtott segítségét. Köszönöm *Dr. Isabelle Coolen*-nek, *Dr. Luc-Alain Giraldeau*-nak, *Dr. Rózsa Lajosnak*, *Dr. Bókonyi Verocsnak* a kéziratokhoz fűzött építő kritikáit és észrevételeit. Köszönöm *Veréb Andrásnak* az angol nyelvű téziseim nyelvi lektorálását, *Horváth Valériának* a borító grafikai megtervezését és *Nehéz Lászlónak*, hogy rendelkezésemre bocsátotta a borítón szereplő kiváló fényképét.

Köszönöm *Dr. Kardos Gábor* barátomnak számos kritikai észrevételét, a kéziratok angol nyelvhelyességének javítására szánt idejét, energiáját, és a munkámat végig kísérő állandó figyelmét és baráti támogatását. Köszönöm *édesanyámnak* és *édesapámnak* a munkámat végig kísérő szülői támogatásukat. Külön köszönöm édesanyámnak munkám odaadó nyomon követését, továbbá számos etikai, szakmapolitikai kérdésben nyújtott értékes iránymutatásait. Végül, köszönöm a fentiekben meg nem említett *családtagoknak*, *barátoknak* és *ismerősöknek* soha el nem fáradó támogatását és biztatását.

2001-től 2004-ig a *Debreceni Egyetem* állami doktori ösztöndíjasaként végeztem kutatásaimat. 2006-tól a Debreceni Egyetem Sportigazgatóságának projektmenedzseri állása mellett kutattam, így mindenképpen köszönettel tartozom *Nagy Ágoston* sportigazgatónak, aki jóindulatával és kompromisszum-készségével sokszor megkönnyítette ezt, a számomra gyakran nehéz és fáradtságos időszakot. A kutatásokat az *Országos Tudományos Kutatási Alap* (T030434, NF61143, T46661, K75696, F026595), az értekezés elkészítését a TÁMOP4.2.1./B-09/1/KONV-2010-0007 számú projekt támogatta.

TARTALOMJEGYZÉK

1. Bevezetés.....	1
2. Célkitűzések.....	8
3. Általános módszerek	9
3.1. Vizsgált faj.....	9
3.2. Vizsgált terület és az ott élő mezei veréb állomány jellemzése	12
3.3. Alkalmazott módszerek	13
4. Eredmények	19
4.1. A predációs veszélyt csökkentő kollektív viselkedési válaszok táplálkozó csapatoknál	19
4.1.1. Bevezetés.....	19
4.1.2. Módszerek.....	22
4.1.3. Eredmények.....	26
4.1.4. Diskusszió	31
4.2. A predációs kitettség hatása a potyázás használatára	37
4.2.1. Bevezetés.....	37
4.2.2. Módszerek.....	39
4.2.3. Eredmények.....	43
4.2.4. Diskusszió	48
4.3. A csapaton belüli térbeli pozíció hatása a potyázás használatára	51
4.3.1. Bevezetés.....	51
4.3.2. Módszerek.....	52
4.3.3. Eredmények.....	55
4.3.4. Diskusszió	58
4.4. A dominanciarang hatása a potyázás használatára	63
4.4.1. Bevezetés.....	63
4.4.2. Módszerek.....	65
4.4.3. Eredmények.....	69
4.4.4. Diskusszió	72
4.5. A dominanciarang jelzése mezei verebeknél	77
4.5.1. Bevezetés.....	77
4.5.2. Módszerek.....	80
4.5.3. Eredmények.....	81
4.5.4. Diskusszió	86
5. Összefoglaló.....	89
6. Summary.....	91
7. Irodalomjegyzék	93

1. BEVEZETÉS

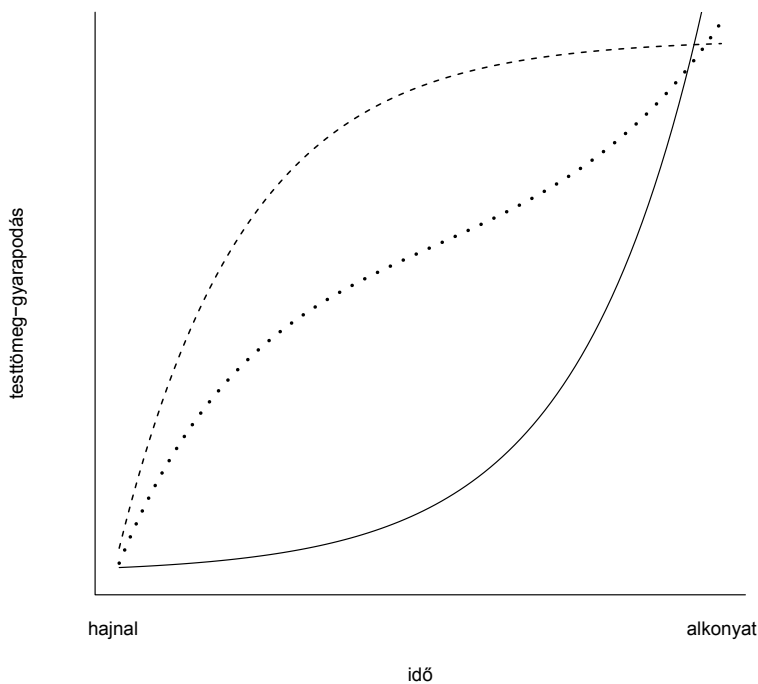
Az állatok viselkedési döntései két fontos kérdéskör köré csoportosíthatóak. Hogyan szaporodjanak, és hogyan éljenek túl? Egyrészt génjeik továbbélésének valószínűségét jelentősen befolyásolja, hogy mikor, hogyan, kivel szaporodnak. Másrészt, szintén döntő jelentőségű, hogy miként élnek túl a szaporodásig vagy az egyes szaporodási ciklusok között. A két kérdéskörhöz kapcsolódó viselkedési döntéseket az életmenet stratégiák kötik össze egységes egésszé, amelyek lehetővé teszik, hogy az egyedek teljes életük során maximalizálják szaporodási sikerüket.

E dolgozat témája, a szaporodási ciklusok közötti túlélés maximalizálásához kapcsolódóan a csapatosan táplálkozó madarak viselkedési döntéseinek vizsgálata. A túlélés esélyének növelése két kritikus pont köré szerveződik, a megfelelő táplálkozás (összetétel, mennyiség, időbeli eloszlás) és a ragadozók elkerülése, tehát az éhenhalás és a zsákmányul esés esélyének a minimalizálása. Általában a táplálkozás növeli a ragadozóknak való kitettséget, míg a ragadozók elől való rejtőzés erősen csökkenti, akár teljes mértékben kizárhatja a táplálkozási lehetőségeket. Így a madarak, és általában az állatok táplálkozás során felmerülő viselkedési döntéseit legtöbbször – szaporodási időszakon kívül pedig szinte kizárólag – e két tényező, azaz a ragadozók elkerülése és az éhenhalás esélyének csökkentése közötti megfelelő egyensúly fenntartása határozza meg. Angol kifejezéssel élve ez egy trade-off, azaz a két tényező között fennálló csereviszony.

A tél, elsősorban a vizsgálataim során is ható kontinentális tél, mindkét tényező hatását felerősíti, mivel a hideg és gyakran kiszámíthatatlan időjárási viszonyok mind a ragadozók, mind a zsákmányállatok energiaszükségleteit megnövelik, így mindkét fél részéről fokozott táplálkozási aktivitást követelnek meg. A fentiek miatt a téli időszak rendkívül alkalmas a táplálkozás és a ragadozók elkerülése közötti csereviszony tanulmányozására. Másrészt, a szaporodási időszakon kívül az egyedek pillanatnyi reprodukív döntéseitől függetlenül vizsgálhatjuk e csereviszonyt, így a legtöbb elméleti munka is a szaporodási időszakon kívüli időszakon alapszik.

Például McNamara és mtsai. (1994) modelljükben azt vizsgálták, hogy a kis énekesmadaraknak a nap folyamán mikor érdemes a legintenzívebben táplálkozni. Az optimális napi táplálkozási rutin kialakításában két tényező játszik döntő szerepet. Egyrészt, a raga-

dozók könnyebben elkapják a nagyobb zsírtartalommal rendelkező, nehezebb, így nehezebben repülő és menekülő madarakat (Witter & Cuthill 1993). Ezért a ragadozóknak való kitettség szempontjából érdemes a zsírtartalmak felhalmozását, azaz a legintenzívebb táplálkozási időszakot a nap végére, a késő délutáni órákra eltolni. Így a nap nagy része folyamán kisebb a madarak testsúlya, ami előnyt jelent a menekülésben (McNamara et al. 1994, Polo & Bautista 2006a). Másrészt azonban a táplálékeloszlás, az időjárási viszonyok vagy a ragadozók aktuális jelenléte bizonytalanná teheti a táplálékszerzést. Minél bizonytalanabb a nap végén optimális zsírtartalom elérése, annál korábban érdemes elkezdni a zsírtartalmak felhalmozását (McNamara et al. 1994, Polo & Bautista 2006a). Így a napi optimális táplálkozási rutin éppen az éhezés és a ragadozók elkerülése közötti csereviszony következtében jön létre (l. **1.1. ábra**). Más kutatók az éhezés és a ragadozók elkerülése közötti csereviszonnyal kapcsolatban például azt vizsgálták, hogy a táplálkozó egyed számára mikor kifizetődő a megtalált táplálékot azonnal elfogyasztani, vagy azzal előbb a ragadozóktól védett helyre elvonulni.



1.1. ábra A napi testtömeg gyarapodás hipotetikus változatai. Folytonos vonal: csak a testtömeg függő predáció hat; szaggatott vonal: csak az éhezés elkerülésének kényszere hat; pontozott vonal: mindkét tényező hat. Polo és Bautista (2006a) alapján.

Több esetben, pl. kanadai fekete-fejű cinegékénél (*Poecile atricapillus*, Lima 1985) és szürke mókusoknál (*Sciurus carolinensis*, Lima et al. 1985, Makowska & Kramer 2007) is kimutatták, hogy ez egy, az említett csereviszonnal összefüggő döntéshelyzet, amelyet az állatok a menedék távolságának és a talált táplálék értékének (pl. energiatartalmának) függvényében mérlegelnek.

Láthatjuk tehát, hogy a táplálkozás lehetősége és a zsákmányul esés lehetősége között egy alapvető, feloldhatatlan ellentét áll fenn. Ezen ellentét lazításának fontos módja lehet például a csapatos életmódra való áttérés, ugyanis a csapatban való táplálkozás előnyös lehet a ragadozókkal szemben (Pulliam 1973, Lima & Dill 1990), illetve a táplálkozás hatékonysága és kiszámíthatósága szempontjából is (Clark & Mangel 1986, Beauchamp 1998, 2002). A ragadozókkal szembeni védekezés terén a csapatos életmód előnyei több mechanizmusra vezethetőek vissza. Ezek közül a legfontosabbak a predációs veszély felhígulása (*dilution effect*; Hamilton 1971, Foster & Treherne 1981), a ragadozó érzékelésének aktív vagy passzív összezavarása (*confusion effect*; Humphries & Driver 1967, Neill & Cullen 1974, Treherne & Foster 1981), a kollektív védekezés (*collective defense*; Vulinec 1990, Creel & Winnie 2005) és a kollektív észlelés (*collective vigilance* vagy *collective detection*; Pulliam 1973). A táplálkozás hatékonyságának növekedése szempontjából fontos lehet, hogy a fenti előnyök miatt az egyedek csökkenthetik a ragadozók figyelésére fordított idejüket, aminek következtében több idejük maradhat táplálkozásra (pl. Lima 1995). Másrészt, csapatban az egyedek a csapattársak viselkedésén keresztül is hozzájuthatnak bizonyos, a táplálékra vonatkozó információhoz, így pontosabban becsülhetik meg a táplálékfoltok minőségét, hatékonyabban találhatnak táplálékfoltokat vagy egyes táplálékfoltokon belül is hatékonyabban táplálkozhatnak (Buckley 1997, Beauchamp 1998, Liker & Bókony 2009). Éppen a csapattársak birtokában lévő információnak köszönhetően csapatban a táplálékhoz jutás átlagos ideje lerövidül, így kiszámíthatóbb is a táplálékhoz jutás (Clark & Mangel 1984, Ekman & Hake 1988, Liker & Bókony 2009).

Ezen előnyök következtében számos állatfaj esetében megfigyelhetjük, hogy az egyedek csapatokba szerveződve vonulnak, táplálkoznak, éjszakáznak; nagyon gyakran a szaporodási időszakon kívül olyan fajok is csapatokba tömörülnek, amelyek a szaporodási időszakban

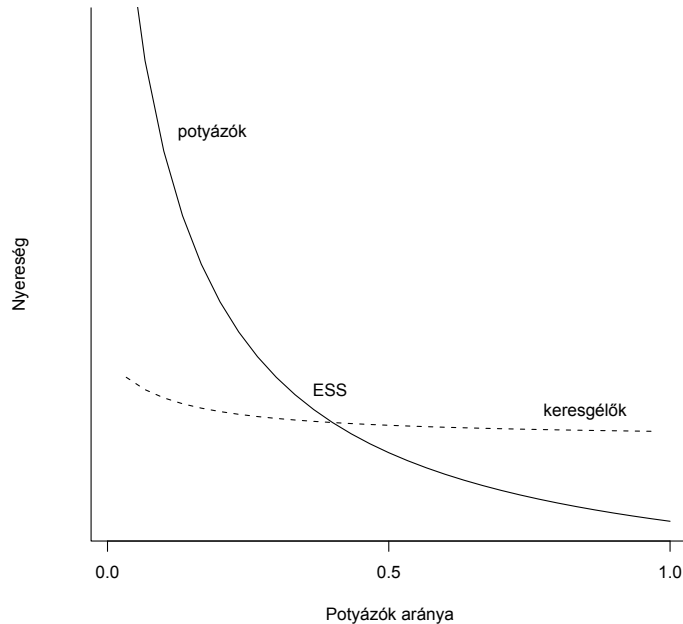
magányos életmódot folytatnak. A csapathoz való csatlakozás lényege, hogy a csapathoz tartozás nettó nyeresége nagyobb legyen, mint a magányos életmód nettó nyeresége. A nettó nyereség az előnyök és a hátrányok különbsége ezért a csapatos életmód előnyeit és hátrányait számos tanulmány vizsgálta (Pulliam 1973, Krause & Ruxton 2002).

A csapatos viselkedés megértésében a csapatos táplálkozás vizsgálata is fontos szerepet játszik. Addig nem kezdhetünk azonban a csapatos táplálkozás vizsgálatába, amíg nem ismerjük a táplálkozás során az egyedekre ható tényezőket. Csapatokban táplálkozó állatoknál gyakran előfordul, hogy bizonyos egyedek oly módon használják ki társaikat, hogy a mások által megtalált táplálékból táplálkoznak, vagy el is veszik azt a megtalálótól, míg ők maguk nem vesznek részt az adott táplálék megkeresésében. A táplálék után aktívan kutatókat nevezzük keresgélőknek, míg a csapattársak által talált táplálékfoltokhoz csatlakozókat potyázóknak (Barnard & Sibley 1981, Barta 2002).

A potyázó viselkedés több szempontból nagyon érdekes. Egyrészt kitűnő példája a csapaton belüli egyedek viselkedésének egymásra hatására. A potyázás használatának nyeresége ugyanis erősen függ a csapat többi egyedének viselkedésétől. Ahogy nő a csapatban a potyázók száma egyre nehezebb dolguk lesz a potyázóknak, hiszen a kevesebb keresgélő kevesebb táplálékot talál, amelyekre több potyázó jut. Fordított esetben azonban, tehát ha a keresgélők száma nő, egyre könnyebb dolguk lesz a potyázóknak, így egyre inkább megéri a potyázást választani (Vickery et al. 1991; **1.2. ábra**). A fentiek eredményeképpen a potyázásnak és a keresgélésnek mindenkor kialakul egy, az adott körülmények között stabil, egyensúlyi aránya. A két viselkedésnek ez a hosszú távon stabil aránya evolúciósan stabil stratégia (ESS; Maynard Smith 1982), melynek során a két viselkedés nyeresége a populációban megegyezik (**1.2. ábra**). Ezt az egyensúlyi arányt számos tényező befolyásolhatja a külső környezet-től kezdve, a csapat összetételén, a csapat egyedeinek tulajdonságain át a csapatot jellemző tulajdonságokig, amelyek vizsgálatával számos eddig fel nem tárt összefüggésre derülhet fény (I. Giraldeau & Beauchamp 1999, Giraldeau & Caraco 2000, Barta 2002).

Másrészt, a keresgélő–potyázó játszma (Vickery et al. 1991, Caraco & Giraldeau 1991, Giraldeau & Beauchamp 1999) felvet néhány, a csapatos élet során energetikai szempontból kritikus kérdést. A fajtársak által talált táplálék vagy a fajtársak birtokában

Keresgélő – potyázó játszma



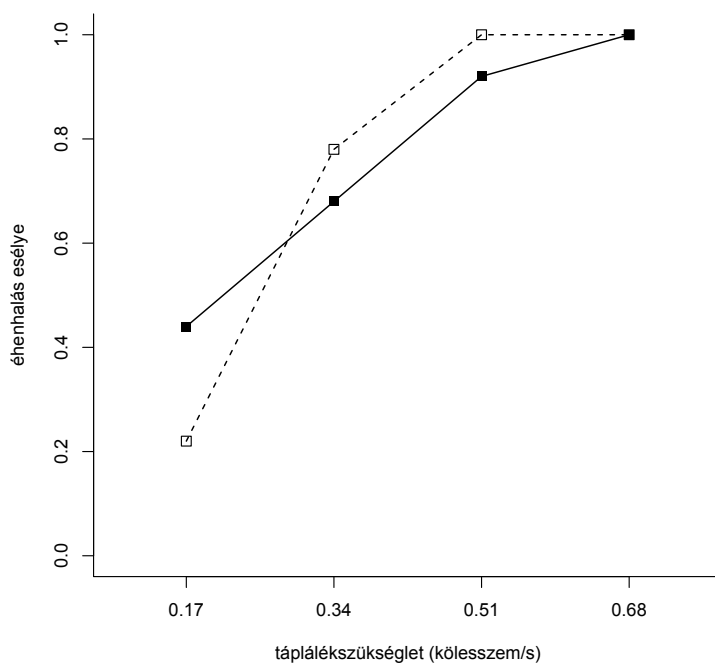
1.2. ábra A potyázók nyeresége erős negatív gyakoriságfüggést mutat. A keresgélők nyeresége jóval kisebb mértékben csökken a potyázók arányának növekedésével. Az a pont, ahol a két görbe metszi egymást az evolúciósan stabil stratégia (ESS), azaz a populációban a két viselkedésnek az a stabil aránya, amikor nyereségük megegyezik egymással. Vickery és mtsai. (1991) alapján.

lévő információ kiaknázása ugyanis, feltehetően számos fajnál jelentős szerepet játszott a csapatos életforma kialakulásában (Beauchamp 2002). A keresgélő–potyázó játszmában a potyázók (potyázások) számának növekedésével szükségszerűen csökken a csapat egyedeinek átlagos táplálékfelvételi rátája. Ezért a keresgélő–potyázó játszma kapcsán eleinte sokszor felmerült, hogy mi magyarázza ebben az esetben a csapatkohéziót. Azaz miért nem hagyják el a keresgélők a potyázókat, és szerveződnek egy csak keresgélőket tartalmazó csapatba. Számos állatfajnál vizsgálták azóta a potyázó viselkedést, és a legtöbb fajnál az derült ki, hogy általában nincsenek tiszta potyázó, vagy tiszta keresgélő egyedek. A legtöbb vizsgálat nem foglalkozik azzal, hogy az egyedeknél mennyire állandó a taktikahasználat (kivéve pl. Beauchamp 2001), az mindenesetre jól ismert, hogy az egyedek képesek megváltoztatni a két taktika használatának arányát az aktuális feltételekhez igazodva (Giraldeau & Lefebvre 1986, Beauchamp 2001, Wu & Giraldeau 2005). Így a potyázás lehetősége egy opció,

amely vezethet az egyedek túlélési esélyeinek növekedéséhez. Például azáltal, hogy a keresgélő–potyázó játszma az egyedek számára kockázat–érzékeny döntések meghozását teszi lehetővé (Caraco & Giraldeau 1991, Barta & Giraldeau 2000, Lendvai et al. 2004). Ezt Wu és Giraldeau (2005) jól szemléltetik egy vizsgálatukban, amelyben a táplálékkereső taktikák időráfordítását és az általuk elérhető táplálék mennyiségét és eloszlását is lemérték aviáriumban tartott muskátpintyek (*Lonchura punctulata*) esetében, majd ezeket figyelembe véve megbecsülték, hogy az energiatartalékok hiányának különböző mértéke esetén mely taktika használata csökkenti jobban az éhenhalás kockázatát. Vizsgálatuk tanúsága szerint, amikor az éhenhalás elkerüléséhez elegendő alacsonyabb táplálkozási rátát elérni, akkor a kockázat–kerülő potyázó taktika használata a kifizetődőbb, ellenben ha magasabb táplálkozási ráta elérése szükséges, akkor érdemesebb a kockázat–vállaló keresgélő taktikát alkalmazni (**1.3. ábra**). A potyázás előnyt jelenthet a csapat egyedeinek abban az esetben is, ha az éppen potyázó, társait figyelő egyed egyben a ragadozókra is jobban tud figyelni (Ranta et al. 1996, 1998, l. még **4.2. alfejezet**). Főleg kisebb csapatok esetén az is elképzelhető, hogy egy további csapattag csatlakozása olyan mértékű antipredációs és/vagy táplálkozási előnnyel jár, hogy annak ellenére is érdemes az újonnan csatlakozóval együtt táplálkozni, ha ez magával vonja a potyázás előfordulásának növekedését. Beauchamp (2007) egy kísérletben pl. azt találta, hogy 2 vagy 4 egyedből álló csapatokban az egyedekre eső átlagos táplálkozási ráta annak ellenére jelentősen nőtt a magányos egyedek táplálkozási rátájához képest, hogy a potyázás gyakorisága is emelkedett a csapatnagysággal. A potyázást elfogadó viselkedés szempontjából fontos lehet a táplálkozásra használt terület minősége is. Rohwer és Ewald (1981) „*shepherd*” (pásztor) hipotézise szerint a keresgélő taktikát inkább használó szubordináns egyedek azért fogadják el a domináns potyázókat, hogy olyan, jó minőségű táplálkozóterületeken táplálkozhassanak, amelyekről egyébként a domináns egyedek kiszorítanák őket. Ennek fejében a dominánsak mintegy a saját „nyájukként”, a táplálékfoltok felkutatására használják fel a szubordinánsokat, a többi domináns egyedet pedig távol tartják, elűzik.

A potyázó–keresgélő játszmával kapcsolatos eddigi ismereteink sok tekintetben jól megalapozott modelleken alapulnak, ezek kísérletes, leginkább pedig terepi igazolása azonban gyakran hiányzik. Munkám során elsősorban a keresgélő–potyázó viselkedést magya-

rázó modellek predikcióinak terepi vizsgálatára összpontosítottam. Kérdéseim vizsgálati alanyául a mezei verebeket (*Passer montanus*) választottam, melyek földön táplálkozó téli csapataiban a jelenséget gyakran megfigyelhetjük, és szabadon élő madarak esetében is könnyen vizsgálhatjuk. Vizsgálataim során azonban a potyázó viselkedéshez kapcsolódóan számos egyéb, a táplálkozáshoz vagy csoportos táplálkozáshoz közvetlenül kapcsolódó jelenség, illetve problémakör megismerése és tanulmányozása is szükségessé vált (pl. a dominancia rangsor és jelzése vagy a ragadozók elleni védekezés lehetőségei). A továbbiakban röviden ismertetem a mezei verebek téli csapatain végzett vizsgálataim specifikus célkitűzéseit (**2. fejezet**) és módszereit (**3. fejezet**), majd a **4. fejezet**ben vizsgálataim eredményeivel együtt, külön-külön bevezetőben ismertetem részletesen az egyes problémakörök hátterét.



1.3. ábra Az éhenhalás várható esélye az éhenhalás elkerüléséhez szükséges táplálkozási ráta függvényében a keresgélő (teli négyzetek) és a potyázó (üres négyzetek) táplálkozási taktikák esetében. Wu és Giraldeau (2005) alapján.

2. CÉLKITŰZÉSEK

- (1) Kísérletesen, a predációs veszély manipulálása révén, vizsgáltam a predációs veszély hatását a csapatban táplálkozó egyedek viselkedési döntéseire. Vizsgáltam a predációs veszély hatását a táplálkozási aktivitásra és a táplálkozó csapat egyedeinek szinkronizált táplálékkereső viselkedésére (**4.1. alfejezet**), illetve a keresgélő és potyázó szociális táplálkozási taktikák használatára (**4.2. és 4.3. alfejezet**).
- (2) Vizsgáltam, hogy a térbeli modellek predikcióinak megfelelően, van-e összefüggés az egyedek csapaton belül elfoglalt térbeli pozíciója és a keresgélő, illetve a potyázó taktikák használata között (**4.3. alfejezet**).
- (3) Egyedi felismerést lehetővé tévő színes gyűrűkkel ellátott madarak megfigyeléses adatai alapján vizsgáltam, hogy van-e összefüggés az egyedek verekedési sikere és a potyázó szociális táplálékkereső taktika agresszív, illetve nem agresszív formájának használata között (**4.4. alfejezet**).
- (4) Megfigyeléses viselkedési adatok, biometria mérések, valamint DNS alapú ivar-meghatározás segítségével vizsgáltam, hogy a mezei verebek fekete torokfoltja, sok más madárfajnál megfigyelt fekete tollazati bélyegekhez hasonlóan, jelezheti-e a dominanciarangot a csapattársak számára (**4.5. alfejezet**).

3. ÁLTALÁNOS MÓDSZEREK

E fejezetben azokat a módszertani részleteket ismertetem, amelyek általánosan vonatkoznak az értekezésben ismertetett vizsgálatokra. A **4. fejezet** minden alfejezeténél specifikusan kitérek az ismertetett vizsgálat során alkalmazott módszerekre, illetve amennyiben szükséges, azok további részleteire.

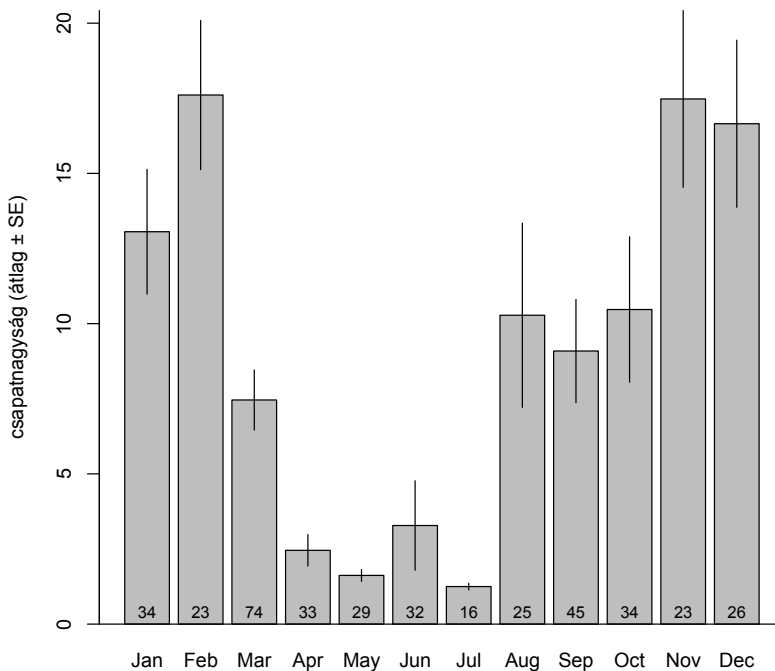
3.1. Vizsgált faj

A fajválasztás indokai – Vizsgálatokat mezei verebeken (*Passer montanus* Linnaeus, 1758) végeztük. A mezei veréb hazánkban gyakori költőfaj. A költési időn kívül kisebb-nagyobb csapatokba szerveződve a földön csapatosan keresi főként magokból álló táplálékát (Summers-Smith 1995), ezért ebben az időszakban ideális alanya lehet a csapatos táplálkozási viselkedéssel foglalkozó tanulmányoknak. 1998. március 1-től 2001. február 28-ig tartó 3 éves periódusban átlagosan hetente kétszer gyűjtöttünk adatokat a vizsgálati területen és közvetlen környékén a megfigyelt mezei veréb csapatok nagyságáról, beleértve az egyedből álló „csapatokat” is. A mezei veréb csapatok átlagos nagyságának havi megoszlását a **3.1. ábra** szemlélteti, amelyből egyértelműen kitűnik, hogy a novembertől februárig tartó időszakban valóban nagyobb csapatszámok jellemzőek a faj esetében, így ez az időszak maximálisan alkalmas a csapatos táplálkozás vizsgálatára.

Gyakorisága, illetve az emberi jelenlét iránti toleranciája miatt nem okoz különösebb nehézséget táplálkozó csapatainak megfigyelése, illetve a faj táplálkozó csapatai által gyakran látogatott területen a madarak által rendszeresen használt etető- és megfigyelőhely kialakítása. Életéről, viselkedéséről nagy mennyiségű adat áll a rendelkezésünkre (l. Rékási 1984; Summers-Smith 1995). Ezek az irodalmi adatok lehetővé teszik, illetve megkönnyítik a körültekintő viselkedésközpontú vizsgálatok folytatását és a mezei veréb modellfajként való használatát.

A dolgozat célkitűzéseiben megjelölt kérdéskörök közvetve, vagy közvetetten a potyázás jelensége köré csoportosulnak, ezért vizsgálataink megkezdése előtt meg kellett győződnünk róla, hogy ez a jelenség általánosan előfordul a mezei verebek táplálkozó csapataiban. Földön

táplálkozó énekesmadaraknál gyakran megfigyelték a potyázás használatát (pl. Rohwer & Ewald 1981, Theimer 1987, Giraldeau et al. 1990), köztük a mezei veréb közeli rokonánál, a házi verébnél is (*Passer domesticus*; pl. Barnard & Sibly 1981, Liker & Barta 2002). Ezért, illetve a fent említettek miatt a csapatos táplálkozás vizsgálatához ideális alanynak látszott a faj. Summers-Smith (1995) leírja, hogy a csapatokban gyakoriak a táplálékért folytatott verekedések, továbbá előzetes megfigyeléseink (Barta Z., Mónus F.) is megerősítették, hogy a mezei verebek táplálkozó csapataiban előfordul a potyázás jelensége.



3.1. ábra Rendszeres megfigyeléseink során (1998-tól 2001-ig) megfigyelt mezei veréb csapatok (beleértve az egy egyedből álló csapatokat is) egyedszámának havonkénti megoszlása (átlag ± SE). Az oszlopok aljába írt számok az egyes hónapokban megfigyelt csapatok számát jelölik.

A faj rövid leírása – A mezei veréb az énekesmadár alkatúak (*Passeriformes*) rendjébe, a verébfélék (*Passeridae*) családjába tartozik, palearktikus elterjedésű (Cramps & Perrins 1994). Észak-Amerikába, Ausztráliába és Új-Zélandra betelepítették. Politipikus faj, hazánkban a *P. m. montanus* névadó alfaj él (Summers-Smith 1995). Ivari dimorfizmus nincs. Bár a hímek általában valamelyest nagyobbak és alig észrevehetően élénkebb színezetűek a tojóknál

(l. Cramps & Perrins 1994, **4.5.1.** és **4.5.3. táblázat**), a terepen megfigyelt madaraknál a nemek csak viselkedésük alapján különíthetők el (Svensson 1992, Summers-Smith 1995). Testhossza 14 cm, súlya 20 - 25 g. Hátoldaluk és farkuk barna, testaljuk szürkésfehér, fejetejük csokoládébarna, torkuk fekete, a fej oldalán fekete pofafolt van. A házi verébnél kisebb és karcsúbb, viselkedésében óvatosabb (Peterson et al. 1986).

Hazánkban települések közelében, mezőgazdasági területeken mindenütt gyakori. Általában laza kolóniákban fészkel. Fasorok, erdőszélek, mezőgazdasági peremterületek képezik fészkelőhelyét, ahol faodúban, épületek, kutak vagy nagyobb ragadozómadarak és gólyák fészkeinek réseiben költ. Nyílt, jól átlátható tisztásokkal tagolt bokros-fás területeken B-típusú mesterséges fészekodúban könnyen megtelepíthető (Summers-Smith 1995). Állandó madár, bár gyűrűzéses adatok szerint a fiatalok késő nyáron, ősszel és télen, általában 500-600 km-nél nem messzebbre elkóborolhatnak (Bojidar & Summers-Smith 1997). A fiókák röpképesé válása után a nyár végén nagyobb csapatokba verődve kóborolnak, októberre azonban visszatérnek a fészkelő-területeikre. A telet a fészektelepek tágabb környékén, csapatosan vészelik át. Májustól augusztusig főként rovartáplálékot fogyaszt, a fiókákat kizárólag ezzel eteti, a téli hónapokban főként apró magvakkal táplálkozik (Summers-Smith 1995).

A faj természetvédelmi státusza – Vizsgálataink idején a mezei veréb hazánkban nem volt védett természetvédelmi besorolású. A vizsgálatok és a madarak befogása, gyűrűzése helyi jelentőségű védett területen történt, ezért tevékenységünket minden esetben a területileg illetékes természetvédelmi hatóság (akkor Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatósága) engedélyével végeztük. A madárgyűrűzést a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület (MME) engedélyével és gyűrűivel végeztük, az általunk meggyűrűzött és meggyűrűzve befogott madarakat az MME Gyűrűző Központjának lejelentettük.

Hazánkban 2001 óta, a 13/2001. (V. 9.) KÖM rendelet hatályba lépése óta védett, pénzben kifejezett eszmei értéke 10.000 Ft. A mezei veréb a Természetvédelmi Világszövetség vörös listáján a nem veszélyeztetett (least concern) fajok között szerepel.

3.2. Vizsgált terület és az ott élő mezei veréb állomány jellemzése

A vizsgálatokat a Debreceni Egyetem Botanikus Kertjében végeztük. A Kertet 1928-ban alapították, mai területe 14 ha. A Kertben jelentős fás szárú gyűjtemény található, amely gyakran váltakozik nyíltabb foltokkal. A területet a debreceni Nagyerdőből kerítették le, hasonlóan a Kert közvetlen környezetét jelentő épületekkel szabdalt, parkos egyetemi kampuszhoz. A Kert három részre tagolható, az első az eredetileg itt helyet foglaló természetközeli állapotú gyöngyvirágos tölgyes (*Convallario-Quercetum roboris*), a második telepített tűlevelű ültetvény (*Abies sp.*, *Picea sp.*, *Pinus sp.*, *Juniperus sp.*, *Chamaecyparis sp.*), a harmadik pedig szabályosan rendezett, nyílt jellegű park, ahol számos épület is helyet foglal. A parkos rész jellegét fákkal és bokorcsoportokkal tarkított tisztások, illetve a sétányokat övező bokorsorok határozzák meg (Bozsko 1968). A Kertet északról kb. 1200 hektáros erdő, a Debreceni Nagyerdő határolja (részletes botanikai leírását l. Török & Tóthmérész 2004).

A Kertben ragadozó madarak közül a karvaly (*Accipiter nisus*), a héja (*Accipiter gentilis*) és az egerész ölyv (*Buteo buteo*) volt rendszeres látogató a vizsgálatok ideje alatt. Rendszeresen figyeltünk meg mezei veréb csapatokra irányuló karvalytámadásokat, amelyek közül egy esetben a karvaly zsákmányul is ejtett egy mezei verebet. További jelentős ragadozóként említhetőek a Kertben elvadultan élő házi macskák (*Felis silvestris catus*). Így a Kertben táplálkozó mezei verebek bizonyítottan valós predációs veszélynek voltak kitéve.

A vizsgált területen változó számban ugyan, de évtizedek óta jelen van fészkelőként a mezei veréb. Bozsko (1968) és Bozsko & Papp (1980) szerint 1967-ben 35 pár, 1979-ben 7 pár, 1980-ban pedig 19 pár fészkel a Kertben. Fészkelése főként épületekhez kötött, de a Kert erdős részeiben odúban is költött (Bozsko 1968). 1998. március elején a Kertbe, 2001. február elején pedig a Kert közvetlen közelében 50-50 db B-típusú madárodút helyeztünk ki mezei verebek fészkelésére alkalmasnak látszó helyeken. Ezekben 1998 és 2002 között évente 4-17 odúban volt mezei veréb költés. A mezei verebeken kívül örvös légykapó (*Ficedula albicollis*), széncinege (*Parus major*), kékcinege (*Parus caeruleus*) és kerti rozsdafarkú (*Phoenicurus phoenicurus*) költött az évek során a mesterséges odúban. A Kertben legfeljebb 10-12 pár mezei veréb költött 1998 és 2002 között, azonban

becsléseink szerint a Kert közvetlen környékét képező körülbelül 80 hektáros egyetemi kampusz területén épületeken, természetes odúkban, illetve a kihelyezett mesterséges odúkban megközelítőleg további 40-60 pár mezei veréb költött.

A gyűrűzési adatok ennél sokkal több mezei veréb jelenlétére utalnak. Az 1998-as költési szezon végéig az odúban gyűrűzött fiókákat nem számolva 84 madarat gyűrűztünk meg a Kert területén, az 1999-es költési szezon végéig, szintén nem számolva az odúban gyűrűzött fiókákat, további 116 madarat. Ezek alapján arra következtettünk, hogy a vizsgálati területet a szomszédos területeken élő mezei verebek is nagy számban látogatják. Megfigyeléseink szerint különösen igaz ez a téli időszakra, amikor a verebek nagyobb csapatokba verődve szívesen táplálkoztak a vizsgált területen (l. **3.1. ábra**). A téli időszakokban a számuk kb. 200-300 egyedre volt tehető a vizsgálati területen (Barta Z., Mónus F. megfigyelései), a 20-30 egyedből álló csapatok (mintaterjedelem: 1-70 egyedig) gyakoriak voltak a Kertben.

3.3. Alkalmazott módszerek

Az egyedek befogása és jelölése – A mezei verebek egyedi azonosítása érdekében 1998 márciusától folyamatosan gyűrűztünk a területen. A befogott egyedeket színes műanyag gyűrűk egyedi színkombinációjával láttuk el. A befogott mezei verebek egyik lábára a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület gyűrűző központja által kiadott számozott alumíniumgyűrűt és egy színes gyűrűt, a másik lábra két darab színes gyűrűt helyeztünk. A színes gyűrűs kódok a fényviszonyoktól, a madár viselkedésétől és tartózkodási helyétől függően távcsővel akár 30-40 méterről is biztonságosan leolvashatóak voltak. Továbbá a **4.4. fejezetben** ismertetett módon készített közeli videofelvételek esetén később a felvételekről is leolvashatóak voltak. Így a színkombinációk alapján egyedileg is azonosítani tudtuk az egyszer már befogott madarakat.

A verebeket függőnyhálók segítségével fogtuk be. Egyszerre kettő-négy darab 6 illetve 12 m-es hálót állítottunk fel a Botanikus Kert különböző helyein. Ezek közül a helyek közül némelyekhez napraforgó maggal vagy kukoricadarával történő etetéssel szoktattuk a verebeket, míg más esetekben a madarak természetesen kialakult táplálkozó-, ivó- vagy búvóhelyeit használtuk. A kihúzott hálókat időjárástól függően 20-40 percenként ellenőriztük.

A videofelvételek készítésének körülményei – A Botanikus Kert egy zavartalan tisztásán, melyet a verebek rendszeresen használtak táplálkozásra 1998-1999, 1999-2000 és 2001-2002 telén novembertől februárig egy földre telepített etetőtáblán etettük a verebeket. Ahogy az időjárás hidegebbre fordult, a madarak rendszeresen táplálkoztak az etetőtáblán, és a legközelebbi bokrot használták fedezékkül. Innen érkeztek egymás után táplálkozni a táblára, és általában hirtelen, egyszerre távoztak. Az etetőtáblán táplálkozó mezei verebeket videóztuk és e felvételek alapján vizsgáltuk viselkedésüket. A felvételek készítésének az alábbi körülményeken túli részleteit az egyes vizsgálatoknál ismertetem.

Az etetőtábla számos, a felületébe fúrt lyukat tartalmazott (l. később), amelyek közül a felvételek készítése során 10, illetve 20 véletlenszerűen kiválasztott lyukban helyeztünk el kis mennyiségű táplálékot (egy-egy teáskanálnyi kukoricadarát vagy Eppendorf-csönyi kölesmagot). Az etetőtáblán a lyukakba elhelyezett táplálékot messziről nem láthatták a madarak, így ez az elrendezés a természeteshez hasonló táplálkozási helyzetet teremtett számukra, mivel az etetőtáblán keresgélniük kellett, hogy hozzájussanak a kihelyezett élelemhez (l. Coolen et al. 2001, Liker & Barta 2002, Lendvai et al. 2004, 2006). Az etetőtáblán a felvételek készítésén túli időben novembertől februárig folyamatosan biztosítottuk a táplálkozás lehetőségét, néhány naponta nagyobb mennyiségű kukoricadara kihelyezésével.

Azoknál a vizsgálatoknál, ahol a predációs veszély változtatása volt a cél (**4.1.**, **4.2.** és **4.3. fejezet**) a kísérletezők a felvételek készítése során egy távoli épületben, a madarak elől rejtve tartózkodtak, így jelenlétükkel nem zavarhatták a madarakat. Ezekben az esetekben a kamerát egy állványra erősítettük. Amikor a tábla helyzetén változtattunk, a kamerát is áthelyeztük, így a tábla és a kamera relatív helyzete változatlan maradt (az etetőtáblától 2 m-re 1,5 m magasságban a föld felett). Ez a kameraállás lehetővé tette az etetőtábla egész felületének, illetve nagyon közeli szomszédságának a megfigyelését, de elég közeli felvételt kaptunk ahhoz is, hogy az egyedek figyelési viselkedését is vizsgálni tudjuk (l. később).

Más kameraállással dolgoztunk azokban a vizsgálatokban ahol elengedhetetlen volt a színes gyűrűkkel jelölt egyedek azonosítása (**4.4.** és **4.5. fejezet**), mivel a fent leírt kameraállás ezt nem tette lehetővé. Ezeknél a vizsgálatoknál az etetőtáblától 6 méterre egy fa tövében lessátrat állítottunk fel. A kísérletező (Barta Z.) a lessátorból videózta az etetőtáblán

táplálkozó verebeket, úgy hogy a színes gyűrűvel jelölt verebekre a kamerával ráközelített, és próbálta minél tovább nyomon követni a kiválasztott jelölt egyedek viselkedését az etetőtáblán. Ezen videofelvételekről a visszajátszás során azonosítani lehetett a jelölt egyedeket. A lessátor közelsége miatt a verebek csak sok nap után szokták meg a kísérletező aktivitását. Azért, hogy a kísérletező jelenlétének a madarak viselkedésére gyakorolt zavaró hatását a lehetőségekhez képest leginkább kiküszöböljük, ezekből a felvételekből csak azokat használtuk fel a viselkedés elemzésére, amikor – elsősorban a hidegebb időjárás beállta után – a verebek már rendszeresen táplálkoztak az etetőtáblán..

A predációs veszély változtatása az etetőtáblán – A táplálkozó madarak által érzékelt predációs veszélyt az alábbiak szerint manipuláltuk. A verebek által használt etetőtábla távolságát változtattuk a védelmet nyújtó búvóhelyhez, bokorhoz képest. Alacsony predációs kockázatnál a bokor széle és a tábla bokorhoz közelebbi széle közötti 0,5 m távolság, magas predációs kockázat esetén 2,0 m távolság volt. A mezei verebek általában bokros menedék közelében táplálkoznak és kerülik a nyílt területeket (Summer-Smith 1995; Mónus F. megfigyelése). A távoli táblaállás helyzetét úgy határoztuk meg, hogy a madarak még merjenek táplálkozni a táblán, ugyanis a búvóhelytől nagyobb távolságban már vonakodtak táplálkozni (Barta Z. megfigyelése). Széles körben elismert, hogy az állatok által érzékelt predációs veszély változik a búvóhelytől számított távolsággal (Lazarus & Symonds 1992, Pöysä 1994, Lima et al. 1999). A manipuláció hatásosságát statisztikai tesztheink megerősítik, ezeket az eredmények ide vonatkozó részeinél ismertetem.

Azokon a napokon, amikor nem készítettünk felvételeket, illetve amikor nem kívántuk változtatni a predációs kockázatot (**4.4.** és **4.5. fejezet**) az etetőtáblát egy köztes helyzetben helyeztük el. Ekkor az etetőtábla széle és a legközelebbi bokor között 1,5 m távolság volt.

A videofelvételek készítése során használt etetőtábla leírása – Az etetőtábla egy 150×150 cm-es deszkaalapon nyugvó 120×120 cm-es nagyságú farostlemez volt, amely 12×12-es hálós elrendezésben 144 fúrt lyukat tartalmazott. A lyukak 1,9 cm mélyek, 2,6 cm átmérőjűek voltak és középpontjaik egymástól 10 cm távolságban helyezkedtek el. A farostlemez fel-

emelésével a deszkaalpról könnyedén, maradéktalanul eltávolíthattuk az összes kihelyezett táplálékot, majd a farostlemez helyre került után új elrendezésben biztosíthattunk táplálékot a madarak számára. Az itt leírt etetőáblához hasonló számos vizsgálatban használtak földön csapatosan táplálkozó madarak viselkedésének tanulmányozása során (pl. Coolen et al. 2001, Liker & Barta 2002, Lendvai et al. 2004, 2006).

Az adatgyűjtés során általánosan használt definíciók – Azokat a definíciókat sorolom fel az alábbiakban, amelyeket értekezésem során több vizsgálat ismertetésénél is ugyanúgy használok. Táplálkozási kísérlet: minden olyan alkalom, amely során veréb vagy verebek érkeztek az etetőáblára, és legalább egy veréb az etetőáblán tartózkodott. Más fajok (széncinegék *Parus major*, szajkók *Garulus glandarius*, vörösbegek *Erithacus rubecula* és fekete rigók *Turdus merula*) ritkán táplálkoztak az etetőáblán. Amennyiben külön nem említem (pl. **4.1. fejezet**), a vizsgálatok során csak azokat a táplálkozási kísérleteket vettük figyelembe, amelyek során a mezei verebek mellett más fajok nem táplálkoztak egyidejűleg az etetőáblán. Táplálkozási kísérlet ideje: az első veréb érkezése és az utolsó veréb távozása között eltelt idő. Érkezés/távozás: az a pillanat, amikor az etetőhöz érkező veréb lába az etetőáblához ér, illetve elhagyja azt. Egyed táplálkozási ideje: egy egyed érkezése és távozása között eltelt idő. Figyeléssel töltött idő: a képkockák száma (25-tel osztva másodpercre konvertálható), amelyeken a megfigyelt madár felfelé tartotta a fejét, függetlenül attól, hogy mozgásban volt eközben vagy egyhelyben állt. A vizsgált egyed feje feltartott (figyelő) állásban volt, ha csőrhegyet és a két csőrkáva eredésének helyét összekötő egyenes vízszintes vagy afeletti állásban volt. A felvétel szöge és távolsága nem minden esetben tette lehetővé a csőr helyzetének pontos megfigyelését, azonban a madarak fehér pofafoltjai és fehér nyakörve ezekben a helyzetekben segített a fejállás pontos kategorizálásában. Potyázással/kereséssel talált táplálékfolt: a verebek táplálkozási módjának leírásához két kategóriába, potyázás és keresés, soroltuk a táplálkozási eseményeket. Valójában azt jegyeztük fel, hogy az egyed potyázással vagy kereséssel találta meg az aktuális táplálékfoltot, nem pedig közvetlenül a taktikahasználatot, azaz hogy az egyed keresgélőként vagy potyázóként keresi táplálékát (Mottley & Giraldeau 2000, Coolen et al. 2001). Potyázással talált táplálékfoltként

definiáltuk azt a táplálkozási eseményt, amikor a veréb olyan lyukból táplálkozott, amelyből már másik madár táplálkozott az érkezés pillanatában, vagy közvetlenül előtte. A táplálékfoltot kereséssel találta az egyed, ha a táplálékot tartalmazó lyuk még nem volt foglalt, amikor a megfigyelt egyed megtalálta, azaz nem volt másik madár a lyuk 10 cm-es közelében, amikor a megfigyelt madár 10 cm távolságba érkezett (Liker & Barta 2002). A **4.4. fejezetben** a potyázáson belül további kategóriákat is felállítottunk. Potyázási arány: az egyed által a táplálkozási kísérlet során (a **4.4. fejezetben** az egyed összes megfigyelése során) potyázással talált táplálékfoltok száma osztva az összes általa táplálkozásra használt táplálékfolt számával. A potyázási arányt a taktika használatot becslő változóként határoztuk meg, ahol lehetett inkább az eredeti binomiális adatokat, azaz az egyed által potyázással és kereséssel talált foltok számát elemeztük. Csippentés: táplálék felcsippentése az etetőtábláról. A táplálkozási sikert becslő változóként a teljes táplálkozási idő alatti összes csippentést vagy az adott táplálékfoltból való csippentéseket számoltam, ezeket az egyes vizsgálatoknál ismertetem. Idő változók mérése: az időt mérő változókat vagy közvetlenül másodpercben mértem a videofelvételről, vagy képkockák számában mértem, amit 25-tel elosztva kaptam a másodperc értékeket. Távolság változók mérése: az etetőtáblán mért távolságokat az etetőtáblába fúrt lyukak hálózatához viszonyítva mértem.

Alkalmazott statisztikai módszerek – A legtöbb analízis során lineáris vagy általánosított lineáris modelleket használtunk (GLM; Crawley 1993). E modellekben a zavaró változók bevitelével statisztikailag kontrollálhatunk e változók zavaró hatására. Adatainkban a normál eloszlástól eltérő eloszlások kezelése érdekében általánosított lineáris modelleket használtunk (**R** programcsomag *glm* függvénye; Venables & Ripley 1999) a megfelelő hibaeloszlással és link függvénnyel: gamma hibaeloszlást és logaritmikus linket használtunk az exponenciális eloszlású változók esetében (pl. idő változók), binomiális hibaeloszlást és logit linket a binomiális eloszlású változók esetében (pl. táplálkozási események, verekedés sikeressége), poisson hibaeloszlást és logaritmikus linket a poisson eloszlású változók esetében (csippentések száma egy táplálékfoltból; Venables & Ripley 1999). Ezen modelleknél a megfelelő tesztstatisztika a chi-négyzet teszt (Venables & Ripley 1999). A többi esetben,

az adatok normál eloszlásánál lineáris modelleket használtunk (**R** programcsomag *lm* függvénye; Venables & Ripley 1999) az általános F-statisztikával. Egyes esetekben lineáris kevert modelleket használtunk (**R** programcsomag *lmer* függvénye; Bates & Sarkar 2005). Kevert modellek segítségével növelni tudjuk eredményeink érvényességi körét, vagy statisztikailag kezelni tudjuk az adatstruktúrából eredő esetleges pszeudoreplikációt (Zar 1984). A kevert modellekben megadott véletlen variancia komponens figyelembe vételével ugyanis, figyelembe vehetjük, hogy pl. az egyes napok vagy megfigyelési időszakok adatai nem teljesen függetlenek egymástól, mivel ezek alatt hasonló lehetett pl. az időjárás, vagy az egymás után érkező csapatoknak hasonló lehetett az összetétele, esetleg ugyanazt az egyedet választhattuk ki kétszer egymás után a viselkedés részletes elemzéséhez.

Mivel a **4.2.** és **4.3. fejezetben** ismertetett vizsgálatokban egyedi viselkedést vizsgálunk, de nem tudunk a videofelvételeken különbséget tenni az egyedek között (l. fent: *A videofelvételek készítésének körülményei*) a pszeudoreplikáció mértékének becslésére Monte Carlo szimuláció segítségével utánoztuk a vizsgálat mintavételi protokollját. A szimuláció eredményét, amely igazolja, hogy következtetéseink nagyszámú egyed viselkedésén alapulnak, a **4.2. fejezetben** ismertetem.

A fentiekén túl az általánosan alkalmazott, standard statisztikai próbákat használtam (két mintás t-próba, F-próba, Mann-Whitney U-teszt, Spearman rangkorreláció), illetve ahol az itt említettektől eltérő statisztikai tesztek használtak, ott azt az adott vizsgálatnál ismertetem (l. **4.5. fejezet:** diszkriminancia analízis, kovariancia analízis). A statisztikai elemzéseket elsősorban **R** programcsomaggal (R Development Core Team 2009), míg a **4.5. fejezetben** a morfológiai bélyegek nemek közötti diszkriminancia analízisét PASW Statistics 18.0. programmal végeztem. Az értekezés során mindvégig kétoldali szignifikanciaszintek, és amennyiben nincs másképp említve, az eredeti adatok átlag \pm SE értékei szerepelnek.

4. EREDMÉNYEK

4.1. A predációs veszélyt csökkentő kollektív viselkedési válaszok táplálkozó csapatoknál

Mónus F., Barta Z. Synchronized feeding initiation as an anti-predatory response in Tree Sparrow flocks. (benyújtott kézirat: Behaviour).

Mónus F., Barta Z. Foraging activity of European Tree Sparrows under predation risk (kézirat)

4.1.1. Bevezetés

Az állatoknak táplálkozás közben táplálékot kell szerezniük, ugyanakkor el kell kerülniük, hogy a ragadozók zsákmányául essenek. A viselkedésökológiai kutatásokban jelentős figyelmet kapott a kérdés, hogy az állatok hogyan csökkenthetik a rájuk nehezedő predációs veszélyt, miközben az éhezés esélyét is egy ésszerűen alacsony szinten tartják (Lima & Dill 1990, Lima 1998). E csereviszonyt (*trade-off*) vizsgálva a telelő kis énekesmadarakat széles körben használták, mint modellrendszert (pl. Lima 1986, McNamara et al. 1994, Rands & Cuthill 2001, Polo et al. 2007). Egyrészt a tél folyamán a kemény és kiszámíthatatlan időjárási feltételek között a megnövekedett energia igény elérése fokozott kihívás elé állítja a kis énekeseket, így a csereviszony kiéleződik (McNamara et al. 1994). Másodszor, a szaporodási időszakon kívül az állatoknak a következő szaporodási időszakig történő túlélésüket kell maximalizálni, így a reprodukív megfontolások nem bonyolítják az ilyenkor meghozandó döntéseket (McNamara et al. 1994).

A kis énekesmadaraknak számos tényező figyelembe vételével kell energiatartalékaikat felépíteni. A felhalmozott tartalékok nagy mennyisége több kockázati tényezővel jár együtt. Például a nagyobb mennyiségű tartalékokhoz kapcsolódó magasabb anyagcsereszint fenntartása érdekében növelni kell a táplálkozási időt, így a ragadozóknak való kitettség is megnő (Pienkowski et al. 1984, Lindström & Rosén 2002), valamint a tartalékok felhalmozásával együtt járó nagyobb testtömeg csökkenti a ragadozók előli menekülési képességet, így nő a zsákmányul esés valószínűsége (Witter & Cuthill 1993, Metcalfe és Ure 1995). Másrészt, minden nap meg kell újítani energiatartalékaikat, hogy túléljék a hosszú és hideg téli éjszakákat. Végül, a zord időjárási viszonyok és a ragadozók tényleges fizikai jelenléte meglehetősen sztochasztikus módon a rövid nappali órákban is időről időre

megakadályozhatják a táplálkozást (Rands & Cuthill 2001, MacLeod és Gosler 2006). Annak ellenére, hogy a fenti tényezők miatt a táplálkozást gyakorta félbe kell szakítani, egyre több munka azt támasztja alá, hogy a madarak energiatartalékaikat folyamatosan, nagyon pontosan szabályozzák annak érdekében, hogy mindig az adott környezeti feltételeknek megfelelő optimális érték közelében tartsák (MacLeod et al. 2005b, Carrascal & Polo 2006). Például, több munka talált a testtömeg-szabályozásban szezonális (Rintamaki et al. 2003, MacLeod et al. 2005a), napi (Carrascal & Polo 2006, Polo & Bautista 2006b, Polo et al. 2007), illetve egyedi mintázatokat (Cresswell 2003, Lange & Leimar 2004).

A fenti vizsgálatok és a bennük lévő hivatkozások jelzik, hogy jelentős számú kutatás foglalkozott a testtömeg-szabályozás ökológiai kapcsolatainak vizsgálatával. Ennek ellenére a megfigyelt finom szabályozást lehetővé tevő viselkedési mechanizmusokról csak kevés tudás áll rendelkezésünkre. Néhány, az alternatív táplálkozási lehetőségeket vizsgáló tanulmány alapján feltételezhetjük, hogy az ezek közötti választás lehetősége, azaz a viselkedési plaszticitás, segítheti a tartalékok optimális szinten való tartását (Lima 1985, Barta & Giraldeau 2000, Lillendahl 2002). Ezek a munkák felhívják a figyelmet azon tanulmányok szükségességére, amelyek a táplálkozási folyamat részletes vizsgálatára irányulnak (pl. Van der Veen 2000, Walther & Gosler 2001, Taylor & Paul 2006).

Korábban behatóan vizsgálták a táplálkozási aktivitást – ide értve a táplálkozás időzítését, intenzitását és időbeosztását is (McNamara et al. 1994, Cuthill & Houston 1997; és referenciáik). Ennek ellenére, néhány inspiráló elméleti munka megjelenése óta (Lima 1986, Houston & McNamara 1993, McNamara et al. 1994) a táplálkozási aktivitás kutatása csak mérsékelt figyelmet kapott a testtömeg-szabályozást vizsgáló tanulmányok árnyékában. Számos, a ragadozókra irányuló figyelést vizsgáló tanulmány számolt be róla, hogy a madarak több időt töltenek figyellel amikor veszélyesebb helyen táplálkoznak (Jennings & Evans 1980, Lendrem 1983), így a táplálékfelvételi ráta és a táplálkozás hatékonysága gyakran csökken nagyobb predációs kockázat esetén (Lawrence 1985, Lima et al. 1985, Makowska és Kramer 2007). Van der Veen (2000) tanulmányában a citromsármányok, *Emberiza citrinella*, csökkentik a táplálkozásra fordított időt a nap folyamán a predációs veszély növekedésével. E tanulmányok mellett, amelyek szerint nagyobb predációs kockázat

mellett a táplálkozó állatok csökkentik táplálkozási aktivitásukat, illetve hatékonyságukat, számos vizsgálat utal arra, hogy a kis énekesmadarak a rövid téli nappalokon időhiánnyal küszködnek a táplálkozás során (Rintamaki et al. 2003, MacLeod et al. 2005a, Polo et al. 2007). Ez utóbbi viszont arra enged következtetni, hogy a táplálkozási aktivitás csökkentése kockázatos lehet az éhezés esélyének növekedése szempontjából. Így továbbra is kérdéses, hogy időlimitált környezetben (pl. rövid nappalok) a kis énekesmadarak csökkenthetik-e táplálkozási aktivitásukat a predációs veszély növekedése esetén.

Ebben a tanulmányban egy kis énekesmadár, a mezei veréb, téli csapatainak táplálkozási aktivitását vizsgáltuk egy mesterséges etetőtáblán. Megfigyeléseinket a veréb csapatokon reggeltől estig, a verebek teljes aktív időszakában végeztük. A verebek által érzékelt predációs veszélyt úgy manipuláltuk, hogy az etetőtáblát egy menedéket jelentő bokorhoz közel vagy távol helyeztük el. Vizsgálatunknak kettős célja volt. Először is kíváncsiak voltunk, hogy vizsgálatunkban a kontinentális tél által támasztott zord körülmények közepette élő mezei verebek megengedhetik-e maguknak, hogy a predációs veszély kísérletes növelésére táplálkozási aktivitásuk csökkentésével válaszoljanak, illetve táplálkozási aktivitásuk csúcsát késleltessék a nap folyamán annak érdekében, hogy a ragadozók ellen egy biztonságosabb napi táplálkozási rutint alakíthassanak ki (l. McNamara et al. 1994, Polo et al. 2007). Másrészt célunk volt, hogy aprólékosan elemezzük a táplálkozási aktivitás összetevőit (a táplálkozások időzítése, időtartama, gyakorisága, a ragadozók figyelésére fordított idő, illetve az egységnyi idő alatti táplálkozási siker), amelyeken keresztül a madarak megváltoztathatják táplálkozási aktivitásukat, illetve táplálkozásuk hatékonyságát. Ez utóbbiak vizsgálata által megtudhatjuk, hogy a madarak milyen viselkedésbeli változásokkal alkalmazkodhatnak az eltérő predációs kockázat melletti táplálkozáshoz.

Továbbá vizsgáltuk, hogy a csapattagok érkezésének és távozásának időbeli összehangoltsága eltérő volt-e az alacsony és a magas predációs kockázat mellett. A zsákmányállatok szinkronizált viselkedését több esetben megfigyelték csapatos állatoknál (Humphries & Driver 1967), és feltételezhetően ez az összehangoltság a ragadozók elkerülése szempontjából előnyös (Neill & Cullen 1974, Treherne & Foster 1981, Cresswell 1994, Krakauer 1995, Schradin 2000). A táplálékfoltról való összehangolt felrebbenés széles körben ismert,

mint riasztás vagy menekülés (Elgar 1986, Ydenberg & Dill 1986, Quinn & Cresswell 2005), míg a táplálékfolthoz való összehangolt érkezést tudomásunk szerint eddig nem vizsgálták a ragadozók elleni védekezés összefüggésében. Bár elképzelhető, hogy földön táplálkozó madarak esetében előnyös alkalmazkodás lehet a ragadozók ellen. Az összehangolt érkezés fokozhatja a felhígulást (*dilution effect*; Hamilton 1971, Foster & Treherne 1981, Hebblewhite & Pletscher 2002, Whitfield 2003), vagy a támadni készülő ragadozó összezavarását (*confusion effect*; Humphries & Driver 1967, Jeschke & Tollrian 2007), esetleg hatékonyan csökkentheti a csapat táplálkozási időtartamát, miközben változatlan egyéni táplálkozási időtartamokat tesz lehetővé.

4.1.2. Módszerek

Kísérleti leírás – A vizsgálat során a **3. fejezetben** ismertetett helyszínt és etetőtáblát használtuk. Az etetőtáblán a verébcapatok teljes napi aktivitását videóra rögzítettük 10 kísérleti napon 2002. január 4. és február 16. között. A kísérleti napokat hajnaltól alkonyatig 7 egyenlő időintervallumra osztottuk, ezeket nevezzük a továbbiakban *napszakoknak*. Mindegyik napszak alatt két különálló, 30 perces felvételt készítettünk. A továbbiakban ezeket a 30 perces felvételeket nevezzük *megfigyelési időszakoknak*. A napszakokon belül a két megfigyelési időszakot véletlenszerűen rendeltük hozzá a két eltérő predációs kockázatú kezeléshez. A predációs kockázatot a **3.3. fejezetben** leírtak szerint manipuláltuk. A 14 megfigyelési időszak és a közöttük eltelt néhány perces szünetek (ezek alatt helyeztünk ki új táplálékot, illetve indítottuk újra a videofelvételt) lefedték a verebek teljes aktív időszakát, azaz az egész nappalt (07:00-16:00 a vizsgálatok elején és 06:45-16:30 a végén).

Minden egyes megfigyelési időszak előtt eltávolítottuk az etetőtáblán megmaradt összes táplálékot és kis mennyiségű (egy eppendorf csőnyi) kölest helyeztünk az etetőtáblába fűrt lyukak közül tíz véletlenszerűen kiválasztott lyukba. Minden megfigyelési időszak végén maradt valamennyi köles az etetőtáblán, így a kihelyezett táplálék mennyisége feltételezhetően nem korlátozta a verebek táplálkozását.

Az adatok elemzése – A felvételeken 1704 táplálkozási kísérletet rögzítettünk. A verebek abban a néhány esetben sem hagytak fel a táplálkozással (24 táplálkozási kísérlet, azaz 1,4 %), amikor velük egyidejűleg más fajok is feltűntek a táblán, ezért e vizsgálatban nem zártuk ki az elemzésekből ezeket a táplálkozási kísérleteket. A videofelvételekről feljegyeztük minden táplálkozási kísérlet idejét, a táplálkozási kísérlet alatt az etetőtáblán tartózkodó verebek maximális és átlagos számát, illetve megfigyelési időszakonként az első táplálkozási kísérletet kivéve az aktuális táplálkozási kísérlet kezdete és az azt megelőző táplálkozási kísérlet vége között eltelt időt. A megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási idő a megfigyelési időszak során megfigyelt összes táplálkozási kísérlet idejének összege. A táplálkozási kísérlet alatt a táblán tartózkodó verebek átlagos száma a táplálkozási kísérlet során 6 különböző időpontban megszámlolt csapatnagyság számtani átlaga. Ezeket az időpontokat úgy határoztuk meg, hogy a táplálkozási kísérlet idejét egyenlő részekre osszák. Egy előzetes elemzésben 20 táplálkozási kísérletnél a felvétel minden képkockájában megszámloltuk a táblán tartózkodó verebeket, és arra jutottunk, hogy 6 egyenlő időközönként leszámolt csapatméret átlaga jól becsli az átlagos csapatméretet. A 6 időpont alapján számolt átlag minden esetben kevesebb, mint 15 %-kal tért el az összes képkocka alapján számolt átlagtól. Továbbá ez az eltérés mindössze 12 %-ra csökkent, ha 6 helyett 10 időpont csapatméretei alapján számoltuk ki az átlagos csapatméretet, ami az 1704 táplálkozási kísérlet esetén jelentős többlet ráfordítást kívánt volna meg.

A verebek kumulatív táplálkozási aktivitásának kiszámolásához megfigyelési időszakonként összegeztük az egyes táplálkozási kísérletek átlagos csapatméretének és idejének szorzatát. Ez az érték jellemzi a verebek aktivitását az etetőtáblán egy adott megfigyelési időszak során, e tanulmányban végig kumulatív táplálkozási aktivitásként fogjuk említeni. Vizsgálatunkban az egyedek táplálkozási aktivitása helyett ezt a kumulatív aktivitást becsültük, mivel jelölt egyedek teljes napi aktivitásának nyomon követése irreális feladat lett volna az adott faj, és a legtöbb vadon élő más madárfaj esetében is. Tisztában vagyunk az- zal, hogy a táplálkozási aktivitás ilyenforma kumulatív mérése nem alkalmas a táplálkozási aktivitás finom, egyedi mintázatainak kimutatására, de megfelelő lehet az időbeli általános mintázatok tanulmányozására. Továbbá, a tanulmányban megfigyelt egyedek az általunk

vizsgált etetőn kívül bizonyára más helyeken is táplálkoznak, ahol viselkedésük is eltérő lehet. Azonban meg vagyunk győződve arról, hogy az általunk használt etetőtábla fontos szerepet játszott a vizsgált madarak táplálkozásában, mivel azon folyamatosan és bőségesen biztosítottunk táplálékot, míg máshol a táplálkozást állandó hótakaró nehezítette a vizsgálat tíz napjából hat kísérleti napon. Megjegyzendő, hogy a táplálkozási aktivitás ilyenforma összegzésével kezelni tudtuk az adataink térbeli és időbeli függését is annak hatásától, hogy az egyedek (mivel nem voltak azonosíthatóak) többször is előfordulhattak egy megfigyelési időszak során. Összességében azt gondoljuk, hogy vizsgálatunkban a táplálkozási aktivitás becslése alkalmas a vizsgált faj viselkedésének és napi rutinjában a fő tendenciák megbízható vizsgálatára.

Az etetőtáblára érkezés és az onnan való távozás szinkronizáltságának vizsgálatához részletesen elemeztük megfigyelési időszakonként két olyan véletlenszerűen kiválasztott táplálkozási kísérlet elejét és végét, amelyek során a táblára legalább 10 veréb érkezett. Összesen így 222 táplálkozási kísérletet elemeztünk részletesen. Az érkezéskori szinkronizáltság jellemzésére a táplálkozási kísérlet során érkező 5. és 10. veréb érkezése között eltelt időt használtuk. A tanulmány során ezt nevezzük érkezéskori szinkronizáltságnak. Azért választottuk ezt a mérőszámot, hogy kikerüljünk a következő zavaró hatást. Az elsőként érkező néhány veréb gyakran aránytalanul hosszú ideig táplálkozott egyedül az etetőtáblán. Például 1673 olyan táplálkozási kísérletből, amelyben több mint egy veréb táplálkozott a táblán 124-szer (7,4%) a táplálkozási kísérlet idejének legalább egy hatodában táplálkozott egyedül az első érkező. A csapattagok láthatóan folyamatosabban érkeztek a táblára a 2. vagy a 3. veréb érkezését követően. Ezen kívül feljegyeztük az 1. és az 5. veréb érkezése között eltelt időt, továbbá azt, hogy a táplálkozási kísérlet kezdetét követően 1 és 2 másodperccel a táplálkozási kísérlet maximális csapatméretéhez képest a madarak hány százaléka van jelen az etetőtáblán. A szinkronizáltság mérésére használt négy különböző mérőszámon alapuló analízisek egymáshoz teljesen hasonló eredményt adtak, így az utóbbi három mérőszámon alapuló eredményeket nem közöljük a tanulmányban. Szintén mértük a csapat felrebbenésének idejét (az első és az utolsó madár felrebbenése között eltelt időt), amit a távozáskori szink-

ronizáltság mértékeként lehet értelmezni. A vizsgált táplálkozási kísérletek esetében a csapat tagjai mindig egyszerre (nem részletekben) távoztak az etetőtábláról (a felrebbenesi idő 0,12-1,04 másodperc között változott).

Végül részletesen elemeztük 3 véletlenszerűen kiválasztott egyed viselkedését megfigyelési időszakonként 2 véletlenszerűen kiválasztott táplálkozási kísérlet esetén (összesen 684 egyedi táplálkozási kísérlet elemzése). Minden esetben feljegyeztük a megfigyelt egyed táplálkozási idejét, a figyeléssel töltött idejét és a megfigyelés során a csippentések számát (l. **3.3. fejezet**). Minden ily módon elemzett táplálkozási kísérlet esetén meghatároztuk a táplálkozási kísérletre jellemző csippentési rátát és a figyeléssel töltött idő arányát. Ehhez a 3 egyed csippentéseinek összegét, illetve a 3 egyed figyeléssel töltött (felfelé tartott fejjel eltöltött) idejének összegét elosztottuk a 3 egyed etetőtáblán töltött idejének összegével.

Statisztikai elemzések – Az adatokat lineáris kevert modellek segítségével elemeztük. Mivel a megfigyelések során nem tudtunk különbséget tenni az egyedek, illetve az egyes verébcapatok között, a véletlen hatású változók hierarchikus modelljét használtuk az esetleges pszeudoreplikáció statisztikai kezelésére. Minden elemzés során véletlen hatásként figyelembe véve vittük be a statisztikai modellbe a megfigyelés napját, azaz az azonos napon vizsgált megfigyelési időszakokat egymással korreláló mérésekként vettük figyelembe, mivel a nap folyamán az egymást követő megfigyelések valószínűleg nem függetlenek egymástól. Ily módon statisztikailag kontrolláltunk a napok közötti különbségekre, például az időjárásfüggő táplálkozási aktivitásból vagy időjárásfüggő agresszióból eredő esetleges különbségekre (Caraco 1979). Azon függő változók esetében, amelyek az egész megfigyelési időszakot jellemezték (kumulatív táplálkozási aktivitás, megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási idő, megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási kísérlet száma) csak a megfigyelés napját szerepeltettük a modellben random faktorként. Azoknál a változóknál, amelyek egy táplálkozási kísérletet jellemeztek (a táplálkozási kísérlet ideje, a táplálkozási kísérletet megelőző szünet ideje, a maximális és az átlagos csapatméret, az érkezéskori szinkronizáltság mértéke, a felrebbenes ideje, a figyelésre fordított idő aránya és a csippentési ráta) hierarchikus rendben két random faktort szerepeltettük a modellben, azaz a megfigye-

lés napját, és azon belül a megfigyelési időszakokat. Végül, az egyedek táplálkozási idejének elemzésénél három hierarchikus random faktort szerepeltettük, azaz a megfigyelés napját, azon belül a megfigyelési időszakokat, azokon belül pedig a táplálkozási kísérleteket.

Alogaritmikuseloszlású változóknál (egyedek táplálkozási ideje, táplálkozási kísérletek ideje, az érkezéskori szinkronizáltság mértéke, a felrebbenés ideje, a táplálkozási kísérletet megelőző szünet ideje) a log-transzformált adatokat elemeztük. A többi változó (kumulatív táplálkozási aktivitás, megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási idő, megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási kísérlet száma, a maximális és az átlagos csapatméret, a figyelésre fordított idő aránya és a csippentési ráta) elérte vagy megközelítette a normális eloszlást, ezért az eredeti, nem transzformált adatokat elemeztük. Az egyetlen táplálkozási kísérlet nélküli megfigyelési időszakok előfordulásának (binomiális változó) elemzésénél általánosított lineáris modellt használtunk. A normális eloszlású változók esetén a transzformálatlan adatok átlag \pm SE értékeiket, a log-normál eloszlású változóknál a log-transzformált változó átlag \pm SE értékeit az eredeti skálára visszatranszformálva tüntettük fel (Zar 1984).

4.1.3. Eredmények

Táplálkozási aktivitás – A verebek egyetlen táplálkozási kísérletet sem kezdeményeztek a 140-ből 22 megfigyelési időszakban. Ezen „üres” megfigyelési időszakok előfordulását szignifikánsan befolyásolta a napszak ($\chi^2_6 = 14,505$; $P = 0,025$), a 2., 6. és 7. napszakban fordultak elő leggyakrabban (l. **4.1.1. táblázat**). Ellenben a kezelések nem befolyásolták az eloszlásukat (a napszakra kontrollálás után: $\chi^2_1 = 2,151$, $P = 0,143$). A kumulatív táplálkozási aktivitás hasonló trendszerű függést mutatott a napszaktól (**4.1.1./a ábra**; $\chi^2_6 = 12,065$; $P = 0,061$), és szintén nem különbözött a közeli és távoli kezelések között ($\chi^2_1 = 0,021$; $P = 0,884$). A csippentési ráta nem függött sem a csapatmérettől ($\chi^2_1 = 0,821$; $P = 0,365$), sem a napszaktól ($\chi^2_6 = 5,148$; $P = 0,525$), sem az etetőtábla és a búvóhely távolságától ($\chi^2_1 = 0,224$; $P = 0,636$). A figyelésre fordított idő aránya jelentősen csökkent a csapatméret növekedésével ($\chi^2_1 = 21,230$; $P < 0,001$), és szintén jelentős mértékben változott a nap folyamán (legalacsonyabb volt a 2. és 4. napszak során, legmagasabb az 1. és a 6.

4.1.1. táblázat Napszakonként és kezelésenként (bokorhoz közeli és bokortól távoli etetési feltétel) azon megfigyelési időszakok száma, amelyek során a mezei verebek legalább egy táplálkozási táplálkozási kísérletét megfigyeltük.

		napszak*						
		I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
idő		0700-0800	0820-0920	0940-1040	1100-1200	1220-1320	1340-1440	1500-1600
kezelés ^{NS}								
közel		9	7	10	8	10	7	5
távol		9	8	10	9	9	8	9

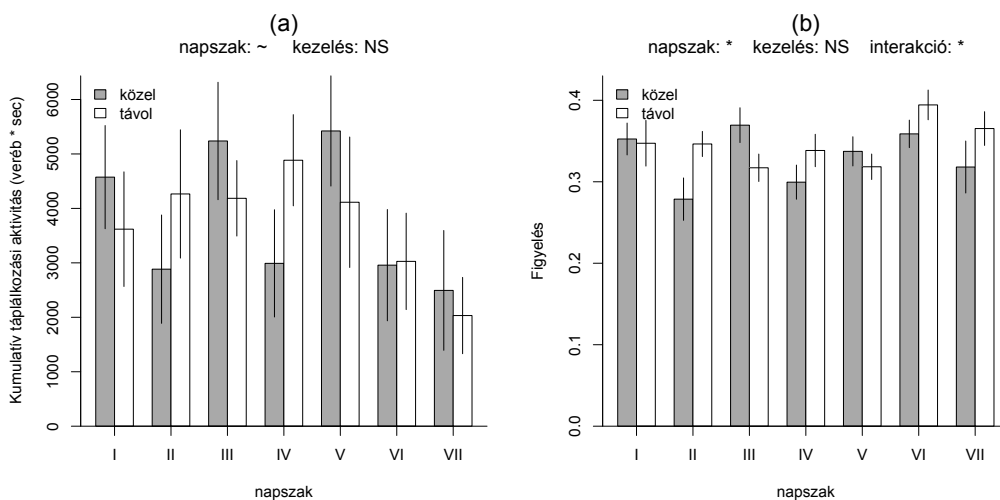
NS – $P > 0.10$; * – $P < 0.05$; l. Eredmények

napszakban; az átlagos csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_6 = 12,825$; $P = 0,046$; **4.1.1./b ábra**). A figyelésre fordított idő aránya nem változott szignifikánsan a predációs kockázat változtatásával (bokorhoz közel: $0,34 \pm 0,008$ s; bokortól távol: $0,35 \pm 0,008$ s; az átlagos csapatméretre és a napszakra kontrollálás után: $\chi^2_1 = 1,335$; $P = 0,248$). A csapatméret és a kezelés közötti szignifikáns interakció azt mutatja ($\chi^2_1 = 5,638$; $P = 0,018$), hogy a magányos verebek és a kis csapatok több időt töltöttek ugyan figyélssel a menedéktől távol, de ez a különbség a csapatméret növekedésével eltűnt. Továbbá jelentős interakció volt a napszak és a predációs kockázat között is (elsősorban a 3. napszakra köszönhetően; l. **4.1.1./b ábra**; $\chi^2_6 = 14,035$; $P = 0,029$).

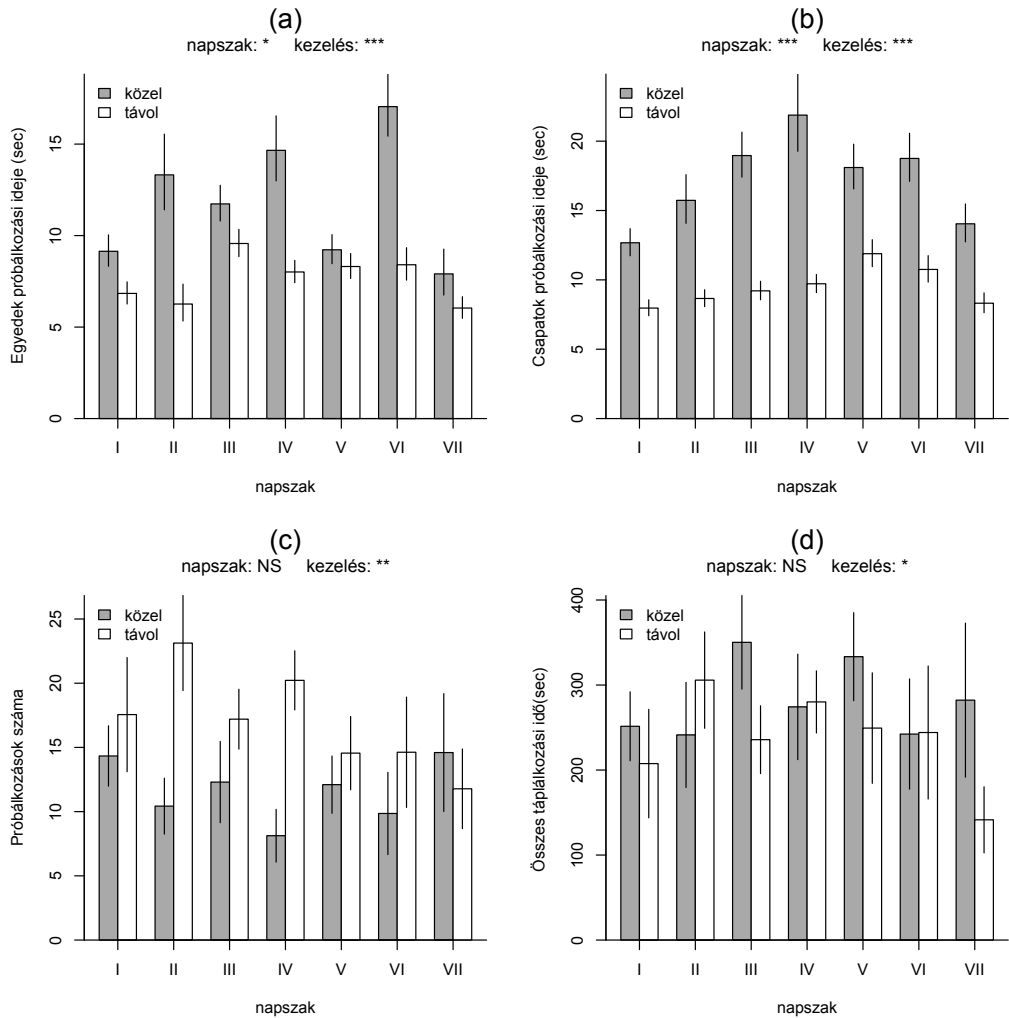
A táplálkozási kísérletek ideje és az egyedek táplálkozási ideje szignifikánsan korreláltak (az egyedek táplálkozási idejét a táplálkozási kísérletek idején belül átlagoltuk; $r_{sp} = 0,61$; $P < 0,001$; $N = 226$). A táplálkozási kísérlet átlagos egyedszámával a táplálkozási kísérlet ideje szignifikánsan nőtt ($\chi^2_1 = 6,315$; $P = 0,012$), míg az egyedek táplálkozási ideje nem változott ($\chi^2_1 = 0,011$; $P = 0,918$). Az egyedek és a csapatok táblán töltött ideje is szignifikánsan különbözött a kezeléseik között; a táblán töltött idő sokkal hosszabb volt a közeli kezelésnél, mint a menedéktől távol (egyedek közel: $11,3 (\pm SE: 10,80-11,76)$ s; egyedek távol: $7,6 (\pm SE: 7,30-7,88)$ s; $\chi^2_1 = 16,366$; $P < 0,001$; **4.1.2./a ábra**; csapatok közel: $16,7 (\pm SE: 16,06-17,28)$ s; csapatok távol: $9,4 (\pm SE: 9,09-9,63)$ s; az átlagos csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_1 = 68,215$; $P < 0,001$; **4.1.2./b ábra**). Az egyedek táplálkozási ideje

(a kezelésre kontrollálás után: $\chi^2_6 = 14,770$; $P = 0,022$; **4.1.2./a ábra**) és a táplálkozási kísérletek ideje (az átlagos csapatméretre és a kezelésre kontrollálás után : $\chi^2_6 = 22,135$; $P = 0,001$; **4.1.2./b ábra**) is szignifikánsan változott a napszakok során.

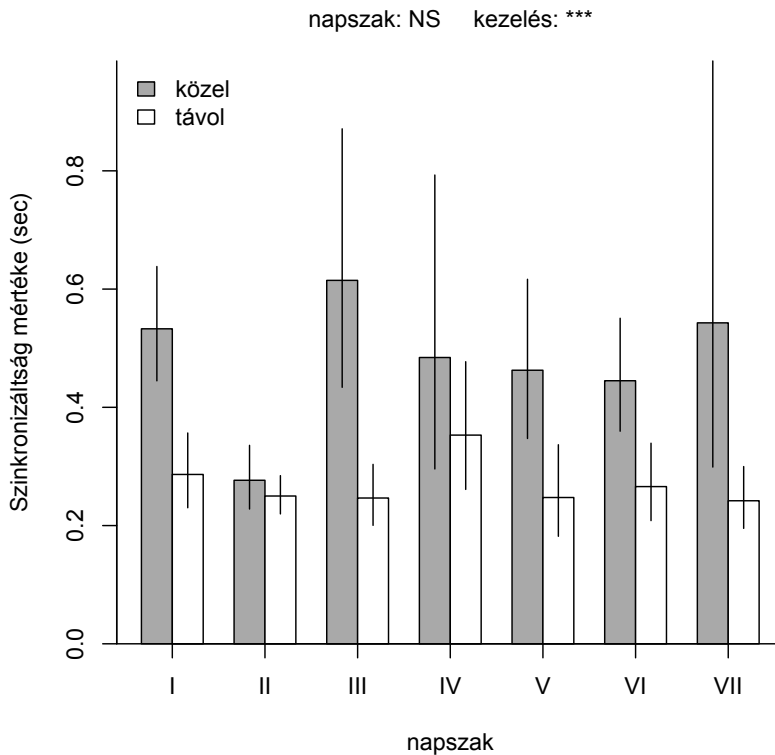
A verébcapatok által kezdeményezett táplálkozási kísérletek száma jelentősen nagyobb volt a bokortól távol, mint közel (közel: $11,7 \pm 1,03$; távol: $17,0 \pm 1,27$; $\chi^2_1 = 9,834$; $P = 0,002$; **4.1.2./c ábra**). A napszak nem befolyásolta a táplálkozási kísérletek számát (a kezelésre kontrollálás után: $\chi^2_6 = 5,656$; $P = 0,463$; **4.1.2./c ábra**). A megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási idő rövidebb volt a bokortól távol (közel: $287 \pm 21,7$ s; távol: $236 \pm 20,7$ s; $\chi^2_1 = 4,108$; $P = 0,043$; **4.1.2./d ábra**), azonban nem változott a napszakok során (a kezelésre kontrollálás után: $\chi^2_6 = 6,831$; $P = 0,337$; **4.1.2./d ábra**). A kezeléseik között nem különbözött sem a maximális csapatméret (közel $22,4 \pm 0,47$; távol: $22,0 \pm 0,32$; $\chi^2_1 = 0,023$; $P = 0,881$), sem az átlagos csapatméret (közel: $17,6 \pm 0,41$; távol: $18,7 \pm 0,30$; $\chi^2_1 = 2,019$; $P = 0,155$). A maximális csapatméret valamelyest nagyobb volt az 1. napszakban, de a napszak hatása a maximális csapatméret esetén sem ($\chi^2_6 = 10,653$; $P = 0,100$), és az átlagos csapatméret esetén sem volt statisztikailag szignifikáns ($\chi^2_6 = 7,000$; $P = 0,321$). Ahol külön nem említettük, a napszak és a predációs kockázat közötti interakció hatása nem volt szignifikáns ($\chi^2_6 \leq 7,961$; $P \geq 0,241$; mindegyik esetre).



4.1.1. ábra a) A kumulatív táplálkozási aktivitás; és b) a figyelésre fordított idő aránya a napszak függvényében téli verébcapatoknál menedékhez közel, illetve attól távol. Az oszlopok az eredeti adatok átlag \pm SE értékeit mutatják. NS: $P > 0.1$; ~ : $P < 0.1$; * : $P < 0.05$; l. *Eredmények*.



4.1.2. ábra a) Az egyedek táplálkozási ideje; b) a csapatok táplálkozási kísérleteinek ideje; c) a csapatok táplálkozási kísérleteinek megfigyelési időszakonkénti száma; és d) a megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási idő a napszak függvényében téli verébcapatoknál menedékhez közel, illetve attól távol. Az oszlopok az eredeti adatok átlag \pm SE értékeit mutatják a normál eloszlású változóknál (c, d), míg a logaritmikusan eloszlású változóknál (a, b) a log-transzformált változó átlag \pm SE értékeit az eredeti skálára visszatranszformálva mutatják. NS: $P > 0.1$; * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$; l. *Eredmények*.



4.1.3. ábra Az érkezőkori szinkronizáltság mértéke a napszak függvényében téli verébcapatoknál menedékhez közel, illetve attól távol. A magasabb értékek jelentik a táplálkozáshoz kevésbé szinkronizáltan érkező csapatokat (l. *Módszerek*). Az oszlopok a log-transzformált változó átlag \pm SE értékeit az eredeti skálára visszatranszformálva mutatják. NS: $P > 0.1$; ***: $P < 0.001$; l. *Eredmények*.

Az érkezők és távozások szinkronizáltságának mértéke – A verebek szinkronizáltabban érkeztek az etetőtáblára az átlagos csapatméret növekedésével ($\chi^2_1 = 37,853$; $P < 0,001$), valamint a nagyobb predációs kockázat, azaz a bokortól távoli kezelés esetén (az átlagos csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_1 = 14,352$; $P < 0,001$; **4.1.3. ábra**). Az érkezőkori szinkronizáltság mértéke nem változott a napszakok során (a csapatméretre és kezelésre kontrollálás után: $\chi^2_6 = 5,812$; $P = 0,445$; **4.1.3. ábra**). A verébcapat felrebbenésének ideje nőtt a maximális csapatméret növekedésével ($\chi^2_1 = 17,105$; $P < 0,001$), és nem különbözött szignifikánsan a napszakok között (a maximális csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_6 = 5,435$; $P = 0,489$), illetve a kezeléseik között (közel: $0,30 (\pm SE: 0,291-0,317)$ s; távol: $0,29 (\pm SE: 0,275-0,298)$ s; a maximális csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_1 = 0,640$; $P = 0,424$). A csapat felreb-

benési idejének elemzése során a maximális csapatméretet használtuk, mivel a csapatméret általában éppen a táplálkozási kísérlet végén érte el a legnagyobb értékeket. Megjegyzendő azonban, hogy az átlagos csapatméret használatával is hasonló eredményt kaptunk (ezek az eredmények nem szerepelnek a tanulmányban). A táplálkozási kísérleteket megelőző szünet az átlagos csapatméret növekedésével csökkent ($\chi^2_1 = 173,08$; $P < 0,001$), nem volt rá azonban szignifikáns hatással a kezelés (közel: $16,1 (\pm \text{SE}: 16,09-16,18)$ s, távol: $16,9 (\pm \text{SE}: 16,83-16,88)$ s; az átlagos csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_1 = 1,865$; $P = 0,172$) és a napszak sem (az átlagos csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_6 = 7,458$; $P = 0,281$). A napszak és a predációs kockázat közötti interakció hatása egyik esetben sem volt szignifikáns ($\chi^2_6 \leq 3,342$; $P \geq 0,765$; mindegyik esetre).

4.1.4. *Diszkusszió*

E fejezetben szabadon élő mezei verebek téli csapatainak táplálkozási viselkedését vizsgáltuk különböző mértékű predációs veszélynél. A verébcapatok viselkedését a teljes napi táplálkozási periódus alatt figyelemmel követtük. A táplálkozás aktivitása és hatékonysága – a kumulatív táplálkozási aktivitás, illetve a csípési ráta alapján becslve – nem változott a predációs veszély kísérletes változtatásával. Nem különbözött továbbá a predációs veszély két különböző szintje esetén a figyelésre fordított idő aránya sem a csapatokban. Eredményeink alapján azt feltételezzük, hogy vizsgálatunkban a mezei verebek nagyobb predációs veszély esetén is kénytelenek voltak táplálkozni, energiaszükségleteik kielégítése nem tette számukra lehetővé, hogy a táplálkozást szüneteltessék addig, amíg alacsonyabb predációs veszély mellett is adódik táplálkozási lehetőség.

Több korábbi tanulmány során is arra a következtetésre jutottak a kutatók, hogy télen a táplálkozásra fordítható idő limitált. MacLeod és mtsai. (2005a) kimutatták, hogy télen a feketerigók napi súlygyarapodása egy kora reggeli csúcst mutat, míg ősszel a testtömeg függő predációs modell predikciójával összhangban (McNamara et al. 1994) a madarak képesek voltak egy kétcsúcsú mintázat fenntartására. Hasonló eredményeket kaptak Polo és mtsai. (2007) is két távoli fenyvescinege (*Parus ater*) populáció vizsgálatakor; télen a

napi súlygyarapodás csúcsa eltolódott a későbbi órák felé a rövidebb nappalú területen élő populáció esetében. Van der Veen (2000) citromsármányoknál azt találta, hogy a madarak decemberben csökkentik a figyelésre szánt időt annak érdekében, hogy a táplálkozásra fordított időt növelni tudják. Ezek a tanulmányok alapján körvonalazódik az időkorlátos téli táplálkozás hipotézise. Eszerint a magas energiaigény, a táplálkozáshoz rendelkezésre álló rövid nappalok és a kiszámíthatatlan táplálkozási viszonyok (a táplálkozás gyakori és kiszámíthatatlan kényszerű megszakítása a ragadozók vagy a kedvezőtlen időjárás miatt) a magas szélességi fokokon élő, apró énekesmadarak számára nem teszik lehetővé, hogy táplálkozási aktivitásukat az éhezés jelentős veszélye nélkül csökkentsék. Gyakran előfordulhat, hogy a madaraknak a magas predációs veszéllyel jellemezhető táplálkozóhelyeken is táplálkozniuk kell (pl. e tanulmány során a menedéktől távoli etetőtáblánál), illetve nem halaszthatják a tartalékok felhalmozását a délutáni órákra, ahogy a testtömeg függő predációs modell szerint előnyös volna (MacLeod et al. 2005a, Polo et al. 2007).

A fent említett „időkorlátos téli táplálkozás” hipotézissel összhangban, vizsgálatunk során a megfigyelt mezei veréb csapatok nem csökkentették kumulatív táplálkozási aktivitásukat a veszélyesebb táplálkozóhelyen, sőt a verebek a teljes nappali periódusban kénytelenek voltak intenzíven táplálkozni. Ily módon azonban az egyedek többsége elérhette a kívánatos energiaszintet a nap végére, ami megmagyarázza a kumulatív táplálkozási aktivitás enyhe csökkenését a nap végén.

Az éjszakai éhezést követő magasabb táplálkozási aktivitásra szükség lehet a nap korai szakaszában, míg a korai súlygyarapodás hátrányos lehet a ragadozóknak való kitétség szempontjából. MacLeod és mtsai. (2006) a korai súlygyarapodás hiányát a magas predációs kockázattal magyarázták. Tanulmányukban a házi verebek a teljes napi súlygyarapodás 17%-át érték el a nap első egyötödében. Vizsgálatunkban egy ezzel ekvivalens mérőszám – a teljes napi táplálkozási aktivitás százalékos aránya – nagyon hasonló értéket (kb. 20%; l. még a **4.1.1./a ábra**) mutat, ami arra utal, hogy a predációs nyomás a mezei verebek esetében is hasonlóan lényeges hatást gyakorol a madarak napi táplálkozási ritmusára.

Munkánkban mind a táplálkozási aktivitás, mind pedig a szinkronizált viselkedés bizonyos aspektusai különböztek a magas és az alacsony predációs kockázatú kezeléseket

között. Mind az egyedek táplálkozási ideje, mind a csapatok táplálkozási kísérleteinek ideje rövidebb volt a magas predációs kockázatú helyen, mint az alacsonyabb kockázatú helyen (*4.1.2./a* és *4.1.2./b ábra*). A magas kockázatú helyen megfigyelt rövidebb táplálkozási kísérletek minden bizonnyal a predációs kockázatot csökkentő hatásúak voltak. Bár természetesen az egyes egyedekre ható predációs kockázat nem csak a táplálkozási idő függvénye, hanem több együttesen ható viselkedési változás eredménye, amelyek a ragadozó-zsákmányállat interakciók során komplex viszonyok szerint hatnak (Lima 2002). Egy hosszabb táplálkozási kísérlet alatt a verebek nagyobb eséllyel vonják magukra a ragadozók figyelmét, illetve több lehetőséget biztosíthatnak a ragadozók számára arra, hogy a táplálkozó csapathoz kritikus közelségbe kerülhessenek (Kenward 1978, Cresswell 1996). Emellett elképzelhető, hogy a többi csapathoz képest a ragadozók is kevésbé sebezhetőnek érzékelnek egy rövidebb ideig táplálkozó verébcapatot. Ez előnyt jelenthet a verebek leggyakoribb ragadozója, a karvaly esetén is. Megfigyelték ugyanis, hogy a karvalyok bizonyos esetekben a támadások előtt felméri az elérhető zsákmányállatok, madárcsapatok sebezhetőségét (Cresswell & Quinn 2004). Egy alternatív, bár proximális magyarázat lehet a rövidebb táplálkozási kísérletekre az is, hogy a fedezéktől távolabb nagyobb a téves riasztások száma.

A fent említett mechanizmusok közül bármelyik is legyen felelős a rövidebb táplálkozási kísérletekért, a madarak az így elvesztett táplálkozási időt, legalább részben, kompenzálták a táplálkozási kísérletek számának növelésével. A magasabb predációs kockázatú helyen átlagosan 45%-kal több táplálkozási kísérletet figyeltünk meg (*4.1.2./c ábra*).

Nem találtunk tehát bizonyítékot arra, hogy a verebek táplálkozási aktivitása vagy a táplálkozás hatékonysága különbözött volna a kezelések között. Ellenben a magasabb kockázatú helyen kb. 20%-kal csökkentették a madarak a megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási időt, vagyis azt az időt, amíg a táblán táplálkozva fokozottabb predációs veszélynek voltak kitéve (*4.1.2./d ábra*). Ezt a különbséget nehéz megmagyarázni kizárólag véletlenszerű eseményekkel, mint például, a téves riasztások nagyobb számával. Eredményeink arra utalnak, hogy a magasabb predációs kockázat esetén megfigyelt változások inkább tulajdoníthatóak valamilyen kollektív anti-predációs válasznak, mintsem egyszerűen a rövidebb táplálkozási kísérletek miatt elvesztett táplálkozási idő kompenzálásának.

Hogyan csökkenhet a megfigyelési időszakonkénti összes táplálkozási idő, amikor a kumulatív táplálkozási aktivitás nem változik? A csapat szintjén megfigyelhető viselkedés bizonyos különbségei (pl. az érkezések és/vagy az elrepülések szinkronizációjának különbségei) magyarázhatják ezt a csökkenést. A csapat felrebbenése egy rendkívül gyors esemény volt (kb. 0,3 másodperc átlagosan), és időtartama nem változott a napszakok során vagy a kezelés között. Úgy tűnik, hogy a felrebbenések leginkább menekülési reakciók voltak, függetlenül attól, hogy vélt vagy valós veszély váltotta ki azokat. Ezzel szemben az érkezések szinkronizációjának mértéke erősen különbözött a két kezelésnél. Magasabb predációs kockázat esetén a madarak szinkronizáltabban érkeztek az etetőtáblára, míg az alacsonyabb kockázatú helyen fokozatosabban, inkább egymás után érkeztek (**4.1.3. ábra**). Ez a különbség magyarázhatja, hogy hogyan kompenzálták a madarak a nagyobb predációs kockázatnál lerövidült összes táplálkozási időt úgy, hogy emellett a kumulatív táplálkozási aktivitás ne változzon az alacsonyabb kockázatú helyhez képest. Azaz, egységnyi idő alatt a szinkronizáltabban érkező csapatok egyedei átlagosan több időt fordíthatnak táplálkozásra, mivel a csapat összes tagja táplálkozhat a táplálkozási kísérlet teljes időtartama alatt. Így az egységnyi időre jutó kumulatív táplálkozási idő megnő. Ezzel összhangban, vizsgálatunkban az egyedek táplálkozási kísérleteinek időtartama valóban kevésbé csökkent az alacsony kockázatú helyen mérthez képest, mint a verébcapatok táplálkozási kísérleteinek hossza (az előző 33%-kal, az utóbbi 44%-kal csökkent a menedéktől távol). Eredményeink magyarázataként az is elképzelhető, hogy a szinkronizáció mértéke azért nőtt a magasabb kockázatú helyen, mert az egyedek igyekeztek minél hamarabb visszatérni az etetőtáblára a téves riasztások után. Mivel azonban a csapatok táplálkozási kísérletei között eltelt idők nem voltak rövidebbek a magas kockázatú helyen, ez a magyarázat kevésbé valószínű.

Tudomásunk szerint a táplálékfolthoz való érkezés szinkronizációját korábban nem vizsgálták a predációs kockázattal összefüggésben, így egyelőre csak találgatni lehet, hogy magas predációs kockázat esetén mely előnyök hatnak ténylegesen. Elképzelhető, hogy a fent leírtak szerint a szinkronizált érkezés a táplálékfoltok hatékonyabb kihasználását teszi lehetővé a rendelkezésre álló limitált idő alatt. Ez megmagyarázhatja, hogy miként csökkenthették tanulmányunkban a mezei verebek a megfigyelési időszakonkénti összes

táplálkozási időt anélkül, hogy csökkent volna a kumulatív táplálkozási aktivitásuk. Másrészt, a szinkronizált érkezés előnye lehet a felhígulási hatás erősödése (Hamilton 1971, Foster & Treherne 1981). Így, a szinkronizáltabb érkezés esetén több egyed között oszlik meg a predációs kockázat, amikor a madarak elhagyják a búvóhelyet és a táplálékfolthoz igyekeznek. Ez a táplálkozási kísérletek elején nagyobb effektív csapatméretet eredményez. Harmadrészt, a szinkronizált érkezés fokozhatja a támadni készülő ragadozó összezavarását (Humphries & Driver 1967, Jeschke & Tollrian 2007). Az előző mechanizmushoz hasonlóan a nagyobb effektív csapatméret miatt a ragadozónak nehezebb kiválasztani és célba venni egy adott egyedet. A szinkronizált érkezés anti-predációs előnye a felsorolt hatások bármelyikén vagy ezek bármilyen kombinációján alapulhat.

A szinkronizált érkezés jelentőségével kapcsolatos eredményeink számos további kérdést vetnek fel. Hogyan jön létre a szinkronizált viselkedés az egyedileg cselekvő verebek között? Mely mechanizmusok miatt előnyös a szinkronizált érkezés? Miért áldozzák fel a biztonságosabb szinkronizált érkezést az egyedek az alacsonyabb predációs kitettségi helyen? Mik lehetnek az előnyei és a költségei a korai és a késői érkezésnek? Nyilvánvaló, hogy bizonyos egyedek profitálnak az aszinkron érkezésből, hiszen ellenkező esetben nem jönne létre a fokozatos érkezés alacsonyabb predációs kockázatnál sem. Elsőként vagy korán érkezni egy táplálkozási kísérlet során a gyengébb kondícióban lévő egyedeknek lehet előnyös (pl. Hegner 1985; l. még Lima 1988-as tanulmányát a táplálkozás hajnali órákban való megkezdéséről), vagy azon egyedek számára, amelyek a keresgélő táplálkozási taktikát választják (l. keresgélő-potyázó játszma; Barnard & Sibley 1981, Giraldeau & Caraco 2000). A magasabb predációs kockázatú helyeken a szinkronizált érkezés anti-predációs előnyei meghaladhatják ez utóbbi előnyöket, vagy a rövidebb idejű táplálkozási kísérletek esetén nem engedhetik meg az egyedek maguknak, hogy csak később csatlakozzanak a csapathoz. Ezen kérdések tisztázása további tanulmányok feladata.

Összefoglalva, a táplálkozási aktivitás különböző napszakokban és különböző predációs veszélynek kitett helyeken kapott mintázata azt mutatja, hogy tanulmányunk során a mezei verebek az „időkorlátos téli táplálkozás” hipotézisnek megfelelően viselkedtek. Munkánk során olyan viselkedésbeli változásokat találtunk, amelyek az egyedek számára lehetővé

teszik, hogy csökkentsék a zsákmányul esésük veszélyét. Ezen viselkedések egy részét eddig még nem vizsgálták a ragadozók elleni védekezés szempontjából. Eredményeink hangsúlyozzák a csapatos életmód és a szociális viselkedés jelentős szerepét a ragadozók elkerülésére irányuló adaptációk során. Emellett munkánk felhívja a figyelmet az egyedi viselkedés mellett a csapatos viselkedés tanulmányozásának fontosságára is.

4.2. A predációs kitétség hatása a potyázás használatára

Barta Z., Liker A., *Mónus F.* (2004) alapján

The effects of predation risk on the use of social foraging tactics. Animal Behaviour, 67:301-308.

4.2.1. Bevezetés

Az állatok táplálkozási viselkedését befolyásoló egyik legfontosabb tényező a ragadozóknak való kitétség (Lima & Dill 1990). Számos állapotfüggő dinamikus modellen alapuló tanulmány mutatott rá, hogy a ragadozók és az éhenhalás elkerülése közötti egyensúly megtalálása nagymértékben átformálhatja a magányosan táplálkozó madarak táplálkozási viselkedését (pl. McNamara et al. 1994, Houston & McNamara 1999). Például McNamara és mtsai. (1994) azt találták, hogy a predációs veszély növekedésére a madarak a késő délutáni órákat kivéve az egész nap folyamán energiatartalékaik és táplálkozási aktivitásuk csökkentésével válaszolnak. A modellek több predikcióját terepi vizsgálatok is alátámasztják (pl. Gentle & Gosler 2001). A predációs veszély szerepe azonban jóval kevésbé ismert csapatos állatok esetén. Különösen kevés ismeret áll rendelkezésünkre arról, hogy a predációs veszély milyen hatással lehet az alternatív táplálkozási taktikák használatára. Földön táplálkozó énekesmadarak esetében például gyakori, hogy a táplálkozó csapat néhány tagja aktívan kutat táplálék után, ezek a keresgélők, míg a többiek, a potyázók, a táplálékot kereső csapattársaikat figyelik (pl. Barnard & Sibly 1981, Giraldeau et al. 1990, 1994, Liker & Barta 2002). Ha a potyázók olyan egyedet fedeznek fel, amelyik táplálékot talált, akkor nyomban odasietnek, hogy ők is a foltból táplálkozzanak. Hogyan befolyásolja a predáció ezeknek a taktikáknak a használatát?

A potyázók, definíció szerint, többet figyelik a környezetüket, mint a keresgélők. Következésképpen a növekvő predációs veszély hatása eltérő lehet a két taktikára, amennyiben a keresgélő csapattársak figyelése a közeledő ragadozó felfedezésének esélyét is növeli, azaz ha e két viselkedés kompatibilis. A növekvő predációs veszély tehát, növelheti a potyázó taktika használatának gyakoriságát, mivel ez csökkentheti a madarak zsákmányul esésének esélyét (Ranta et al. 1998, Beauchamp 2001, Coolen & Giraldeau 2003). Egy állapotfüggő dinamikus keresgélő–potyázó modell szerint a predációs veszély csak akkor befolyásolja a

taktikahasználatot, ha a predációs kockázat növekedése különböző a két taktikára nézve, azaz ha a keresgélőkre nehezedő predációs nyomás gyorsabban nő, mint a potyázókra nehezedő (Barta & Giraldeau 2000). A dinamikus játszma szerint a potyázó taktika használatának gyakorisága akkor sem változik, ha a két taktikára nehezedő predációs nyomás megegyezik (ennek tipikus esete a csapattársak és a ragadozók figyelésének inkompatibilitása). A predációs veszély a taktikahasználatra akkor is hatás nélkül maradt, amikor a modell szerint a táplálkozó viselkedés bizonyos aspektusai, például a napi rutin vagy a testtömeg alakulása, megváltoztak.

A predációs veszély szociális táplálkozásra gyakorolt hatását vizsgáló néhány empirikus munka következtetései ellentmondásosak. Coolen és mtsai. (2001), illetve Coolen és Giraldeau (2003) tanulmányaiban a csapattársak és a ragadozók figyelésére a muskátpintyek (*Lonchura punctulata*) eltérő viselkedési elemeket használtak. Mindkét esetben a felemelt fejtartást használták, azonban a ragadozók figyelésére egyhelyben állás közben, míg a csapattársak figyelésére ugrálás közben. Következésképpen, amikor az aviáriumi kísérletben növelték a predációs veszélyt a táplálkozó hely és a biztonságot nyújtó fedezék közötti távolság növelésével, akkor csak az egyhelyben állás közbeni figyelés gyakorisága nőtt, azé a viselkedésé, amely nem függött össze a potyázás gyakoriságával (Coolen & Giraldeau 2003). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy a muskátpintyeknél inkompatibilis a figyelés két formája, továbbá támogatják Barta & Giraldeau (2000) modelljének predikcióját, miszerint a potyázó taktika használatának gyakorisága nem változik a predációs veszély változásával, ha ez a két viselkedés inkompatibilis. Robinette és Ha (2001) az ellenkezőjét találta egy amerikai varjakon (*Corvus caurinus*) végzett terepi vizsgálatban: minél többet figyelt egy varjú a táplálékkeresés során, annál gyakrabban csatlakozott táplálkozni a társai által talált foltokhoz. Ez éppen arra utal, hogy a potyázó taktika és a ragadozók figyelése egymással kompatibilis viselkedések. Bár Robinette és Ha (2001) nem tettek különbséget a figyelés különböző formái között, nem manipulálták a predációs veszélyt és nem említik, hogy a predációs veszély hogyan befolyásolta a potyázó taktika használatát.

Bugnyar és Kotrschal (2002) vadsparkban táplálkozó, szabadon élő hollókat (*Corvus corax*) vizsgálva azt találták, hogy a madarak gyakrabban használták a potyázó taktikát nagyobb predációs veszéllyel (farkasok ketrecéből táplálkozva), mind kisebb predációs veszéllyel

(vaddisznók ketrecéből táplálkozva). A vizsgálatban, Barta és Giraldeau (2000) predikcióinak megfelelően, a predációs veszély a két táplálékkereső taktikára nem arányosan változott, mivel a farkasoknál keresgélő hollókat néha meg is ölték a farkasok, és agresszíven védték táplálékukat a madaraktól, míg a vaddisznók nem. Így a ketrecben keresgélő madarakra nagyobb predációs veszély nehezedett, mint az őket a ketrecen kívül kizsákmányoló társaikra, a potyázókra.

A következőkben kísérletesen vizsgáljuk a predációs veszély változásának hatását a szociális táplálkozási taktikák használatára. Széles körben elismert, hogy az állatok által érzékelt predációs veszély változik a búvóhelytől számított távolsággal (Lazarus & Symonds 1992, Pöysä 1994, Lima et al. 1999). Ezért egy szabadon élő mezei verebek által használt etetőnek a védelmet nyújtó búvóhelyhez viszonyított távolságának változtatásával manipuláltuk a predációs veszélyt. A manipuláció hatásosságát statisztikai tesztheink megerősítik. Kísérletünk a következőkben nyújt új megközelítést az eddigi vizsgálatokhoz képest: (1) kísérletesen manipuláltuk a predációs veszélyt, (2) természetes körülmények között élő állatokkal dolgoztunk, melyeknél a ragadozók támadásai általánosak, és táplálék nemcsak a vizsgálatok alatt, de az egész nap során kiszámíthatatlan. Következésképpen, a predációs veszély manipulálásának erősebb hatását várhatjuk, mint laboratóriumi vizsgálatok esetében. Továbbá a potyázó taktika használatával korreláló néhány olyan viselkedést is vizsgálunk (pl. csapattársakhoz való távolság érkezéskor, folttalálási ráta, stb.), amelyeket terepen még egyetlen faj esetében sem tanulmányoztak.

4.2.2. Módszerek

Kísérleti leírás – A vizsgálat során a **3. fejezetben** ismertetett helyszínt és etetőtáblát használtuk, a vizsgálatot 1999. februárjában folytattuk. A vizsgálat megkezdése előtt a területen táplálkozó mezei verebek 107 egyedét (kb. 30-50%, l. **3.2. fejezet**) az egyedi azonosítást lehetővé tévő színes gyűrűk kombinációjával láttuk el. A kísérleti protokoll a következő volt. A nap első felét (08:00-12:00 óráig) három 45 perces felvételi szakaszra, *megfigyelési időszakra* osztottuk. A predációs veszély manipulálásához a kísérlet kivitelezői (Barta Z. és Mónus F.) minden megfigyelési időszak elején elhelyezték az etetőtáblát a véletlenszerűen kiválasztott kezelésnek

megfelelően (l. **3.3. fejezet**), 10 véletlenszerűen kiválasztott lyukba egy-egy teáskanál kukoricadarát tettek, majd az egész etetőtábla felületét felvevő videokamerát vételre állították. A három felvétel során a kezelések sorrendjét naponta véletlenszerűen választottuk meg, úgy hogy mindkét kezelés minden nap legalább egyszer előforduljon. Annak ellenőrzésére, hogy a madarak esetleg csak az egyik kezelésnél használják-e az etetőtáblát, a lehető legtöbb színes gyűrűs madarat azonosítottuk az etetőtáblán. Ehhez a felvételek során egy távoli helyről kézitávcsővel figyeltük az etetőtáblát. Az egyedileg azonosított madarak viselkedését nem elemeztük, mivel ezek a videofelvételen nem voltak felismerhetőek.

A kísérleteket 1999. február 2., 4., 9-13. és 15-17. napjain végeztük. Mivel az első három nap (azaz február 2., 4. és 9.) arra szolgált, hogy a verebek megszokják aktivitásunkat és a táplálék kiosztásának módját, ezért ezen napok videofelvételei nem kerültek elemzésre. Tíz közeli és tizenegy távoli táblaállás során készült 45 perces videofelvételt analizáltunk, összesen tehát 945 perc felvételt.

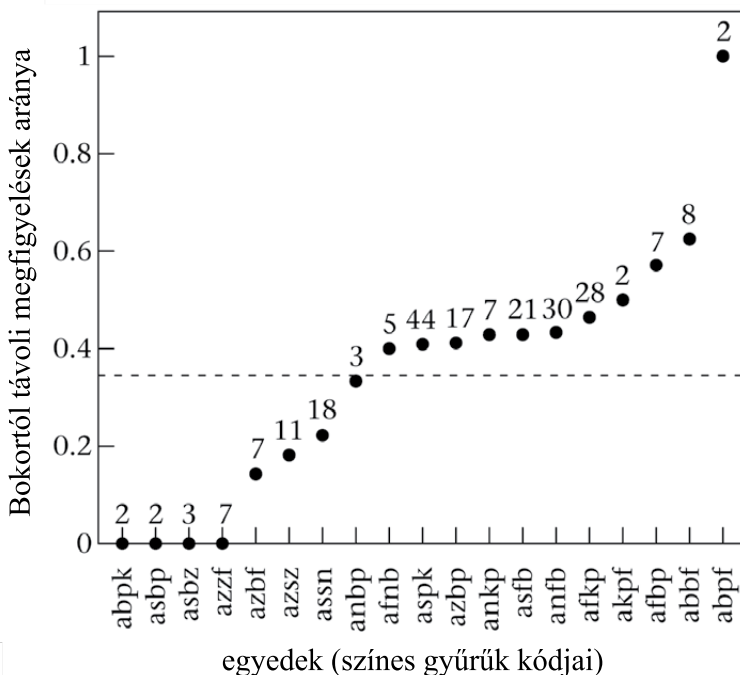
Az adatok elemzése – A verebek 480 táplálkozási kísérletet kezdeményeztek a felvételek során. Minden esetben feljegyeztük a táplálkozási kísérlet idejét, és a táblán tartózkodó maximális verébszám alapján a következő kategóriákba soroltuk őket: 1, 2, ..., 5, 5+. Részletesen elemeztünk véletlenszerűen kiválasztott táplálkozási kísérleteket abból a 202 táplálkozási kísérletből, amelyek során több mint öt veréb tartózkodott a táblán, viszont egyidejűleg nem tartózkodott ott más faj. Mivel a verebek viselkedésének részletes elemzése (l. később) időigényes volt, és a videoelemzés során használt felszereléshez csak korlátozott mértékben férhettünk hozzá, 114 táplálkozási kísérletet tudtunk ilyen módon elemezni. Ezeket a táplálkozási kísérleteket digitalizáltuk és képkockáról-képkockára elemeztük. A digitalizált táplálkozási kísérletek esetén feljegyeztük a táblán tartózkodó verebek maximális számát a csapatméret becsléseként, a táplálkozási kísérlet idejét (ezeknek a táplálkozási kísérleteknek a végét úgy definiáltuk amikor kevesebb, mint 5 veréb maradt a táblán), és a táplálkozási kísérlet vége előtt közvetlenül a csapatra illeszthető legkisebb konvex sokszög csúcsainak koordinátáit (az etetőtáblába fúrt lyukak hálózatához viszonyítva). Ezekből a koordinátákból számoltuk ki a csapat által elfoglalt területet, amit az egysűrűség kiszámolásához használtunk.

Mind a 114 táplálkozási kísérlet során véletlenszerűen kiválasztottunk 3 egyedet a csapatból, amelyek viselkedését részletesen elemeztük. A **3.3. fejezetben** ismertetett definíciók alapján feljegyeztük az egyed potyázással és kereséssel talált táplálékfoltjainak számát, a csippentések számát külön a potyázással és külön a kereséssel talált lyukakból, valamint az egyed táplálkozási idejét és a figyeléssel töltött idejét. Figyelési arányként definiáltuk a figyeléssel töltött idő és a táplálkozási idő hányadosát. A táblára érkező madaraknál feljegyeztük a táblán lévő legközelebbi csapattárs távolságát, továbbá a madarak érkezéskori és távozáskor koordinátáit (a lyukak hálózatához viszonyítva), az érkezéstől az első lyuk megtalálásáig eltelt időt, és hogy az első lyukat potyázással vagy kereséssel találta-e a figyelt egyed. A csapatok jellemzésére néhány analízisben átlagoltuk ezeket a változókat a csapaton belül (pl. potyázás átlagos használata, l. később).

Statisztikai elemzések – A legtöbb elemzés során lineáris vagy általánosított lineáris modelleket használtunk. Adatainkat két szinten elemeztük. Elsőként, a táplálkozási kísérletek szintjén vizsgáltuk kezeléseink hatását a madarak által érzékelt predációs veszélyre és táplálkozási viselkedésükre. Ehhez a táplálkozási kísérleteket kezeltük független adatpontonként, és a táplálkozási kísérleteken belül átlagoltuk a viselkedési változókat, azaz a három véletlenszerűen kiválasztott egyedre számolt átlagokkal dolgoztunk. Ezekben az esetekben a függő változó a táplálkozási kísérleteket jellemző változók (pl. csapatméret, a táplálkozási kísérlet ideje) vagy egy átlagos csapattag viselkedését jellemző változók voltak (pl. átlagos táblán töltött idő, átlagos figyelési arány, átlagos potyázási arány), és zavaró változóként a dátumra és a megfigyelési időszakok sorrendjére kontrolláltunk. Egyes analíziseknél más változókra is kontrolláltunk, erre minden ilyen esetben utalunk az eredmények részben (pl. amikor figyelembe vettük a csapatméret hatását).

Másrészt, vizsgáltuk a viselkedés változatosságát a csapaton (azaz táplálkozási kísérleten) belül, tehát az egyedek szintjén (l. *A potyázás csapaton belüli vizsgálata*). Ezekben az analízisekben azt vizsgáltuk, hogy a potyázás csapaton belüli változatossága magyarázható-e a madarak viselkedésének más aspektusainak (pl. figyelési arány, táplálkozási siker) csapaton belüli változatosságával. Ezekbe az analízisekbe zavaró változóként a táplálkozási kísérletet vittük be a statisztikai modellbe, így egyben statisztikailag kontrolláltunk a napok, a megfigyelési időszakok és a kezelések hatására is.

Tisztában vagyunk vele, hogy adataink között előfordulhat a pszeudoreplikáció, azaz a viselkedés részletes elemzésére a táplálkozási kísérletekből kiválasztott egyedek néhány esetben azonosak lehetnek. A pszeudoreplikáció mértékének becslésére Monte Carlo szimuláció segítségével utánoztuk a mintavételi protokollunkat. A szimulációban 200 egyedből (az alacsonyabb, konzervatívabb becsült téli állomány a Botanikus Kertben; l. **3.2. fejezet**) véletlenszerűen és egymástól függetlenül kiválasztottunk 114-szer 3 egyedet. A kiválasztás során a mintavétel eloszlása, azaz egy egyed kiválasztásának a valószínűsége, figyelembe veszi a színes gyűrűk alapján azonosított egyedek megfigyelési gyakoriságát (**4.2.1. ábra**). Ezek után összeszámoltuk a 114-szer 3 mintavételben a különböző egyedek számát, és a teljes folyamatot 1000-szer ismételtük meg. A szimuláció során átlagosan $104,7 \pm 4,36$ független madarat (egyedet) választottunk ki. A szimuláció szerint a vizsgálat konklúziói minden bizonnyal nagyszámú különböző egyed megfigyelésén alapulnak, így nem valószínű, hogy eredményeinket néhány rendellenesen viselkedő madár megfigyelése torzítaná.



4.2.1. ábra Egyedileg azonosított mezei verebek megfigyelésének aránya a távoli táblaállásnál (etetőtábla a búvóhelytől távoli helyzetben). Az ábra csak azokat az egyedeket tartalmazza, amelyeket legalább két megfigyelési időszakban azonosítani tudtunk. A szaggatott vonal az egyedek megfigyelési arányának átlagát mutatja. A pontok feletti számok az egyes egyedek különböző megfigyeléseinek számát mutatják.

4.2.3. Eredmények

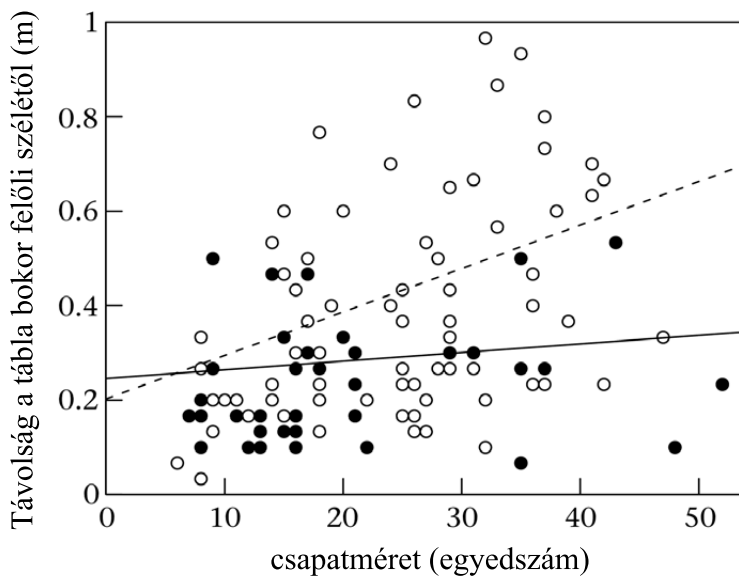
A madarak által érzékelt predációs veszély – A vizsgálat során 33 gyűrűs madarat figyeltünk meg az etetőtáblán, összesen 238 alkalommal. A 238 alkalomból, 151-szer (63,4 %) figyeltük meg a verebeket a bokorhoz közeli kondícióban. 19 verebet figyeltünk meg legalább kétszer, amelyek kezelésekre szerinti megfigyeléseinek megoszlását a **4.2.1. ábra** mutatja. A verebek átlagosan kevesebbszer táplálkoztak a bokorhoz távoli kondícióban (34,5 %; egymintás Wilcoxon teszt az átlagos egyedi arányokon: H_0 : az átlag = 0,5; $V = 28$, $N = 19$, $P = 0,013$).

A videofelvételek előzetes elemzései szintén azt mutatják, hogy a verebek viselkedése különbözött a két kezelés között. A felvételeken megfigyelt 480 táplálkozási kísérletből (csapatméret ≥ 1 ; a részletesen nem elemzettek is beleértve) megfigyelési időszakonként átlagosan 22,4 táplálkozási kísérlet történt a bokortól távoli és 23,4 bokorhoz közeli táblaállásnál. A táplálkozási kísérletek során 5 vagy több egyed volt jelen az esetek 79,1 %-ban a bokorhoz közeli és 69,1 %-ban a bokortól távoli táblaállásnál (gamma hibaeloszlás, logaritmus link: $\chi^2_1 = 5,66$; $P = 0,017$). A táplálkozási kísérletek szignifikánsan rövidebb ideig tartottak a bokorhoz távoli kondícióban ($15,62 \pm 14,69$ s), mint a bokorhoz közel ($23,98 \pm 21,54$ s; *glm*, $\chi^2_1 = 19,144$; $P < 0,001$).

A 114 részletesen elemzett táplálkozási kísérlet esetében a maximális csapatméret valamelyest nagyobb volt a bokorhoz közel ($24,4 \pm 10,14$), mint távol ($19,9 \pm 11,65$), de a különbség nem volt szignifikáns ($F_{1,104} = 0,313$; $P = 0,577$). Ebben az elemzésben azonban csak azok a táplálkozási kísérletek szerepeltek, amelyek során ötnél több veréb táplálkozott a táblán (l. *Módszerek*). A táblán töltött idő nőtt a csapatmérettel (gamma hibaeloszlás, logaritmus link: $\chi^2_1 = 3,982$; $P = 0,046$), és szignifikánsan különbözött a kezelése között (bokortól távol: $14,6 \pm 11,47$ s; bokorhoz közel: $21,3 \pm 15,74$ s; gamma hibaeloszlás, logaritmus link, a csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_1 = 7,977$; $P = 0,005$). Az egyedek átlagos táblán töltött ideje szintén nőtt a maximális csapatmérettel ($\chi^2_1 = 13,485$; $P < 0,001$), és rövidebb volt a bokortól távol ($9,6 \pm 8,96$ s; bokorhoz közel: $12,1 \pm 8,99$ s), de a különbség itt már nem volt szignifikáns (gamma hibaeloszlás, logaritmus link, a csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_1 = 2,607$; $P = 0,106$).

Mindkét kezelés során a verebek az etetőtábla bokor felőli szélének közelébe érkeztek. A csapatmérettől függetlenül a bokor felőli szél közelébe érkeztek, amikor a tábla a bokortól távol volt, ellenben a közeli táblaállásnál a táblára érkező egyed és a bokor felőli szél közötti távolság a csapatmérettel nőtt (kezelés versus csapatméret interakció: $F_{1,102} = 4,395$; $P = 0,039$; **4.2.2. ábra**). Azonban a tábla elhagyása előtt a verebek egyedsűrűsége a közeli táblaállásnál volt nagyobb (gamma hibaeloszlás, logaritmusos link: $\chi^2_1 = 3,955$; $P = 0,047$).

Az átlagos figyelési arány szignifikánsan csökkent a csapatmérettel ($F_{1,104} = 15,955$; $P < 0,001$). Ráadásul a verebek valamelyest több időt töltöttek figyeléssel a bokortól távol ($0,50 \pm 0,153$; közel: $0,44 \pm 0,153$; a csapatméretre kontrollálás után: $F_{1,103} = 3,512$; $P = 0,064$).

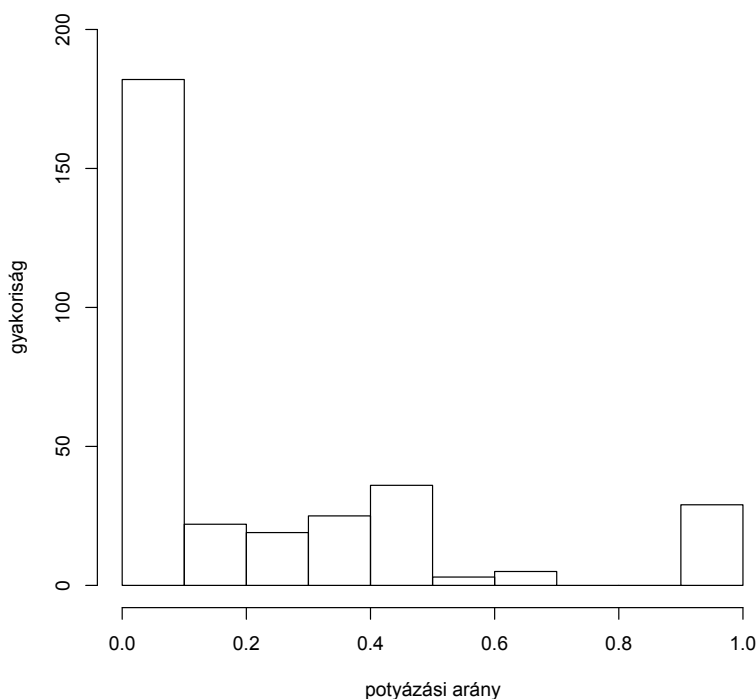


4.2.2. ábra A verebek etetőtáblára érkezésének helye és a tábla búvóhelyhez közeli szélé közötti távolság. Fehér körök: tábla a bokorhoz közel; fekete körök: tábla a bokortól távol. A vonalak a távolság és a csapatméret közötti regressziós egyenesek, a napok és megfigyelési időszakok hatásának eltávolítása után (szaggatott vonal: tábla a bokorhoz közel; folytonos vonal: tábla a bokortól távol).

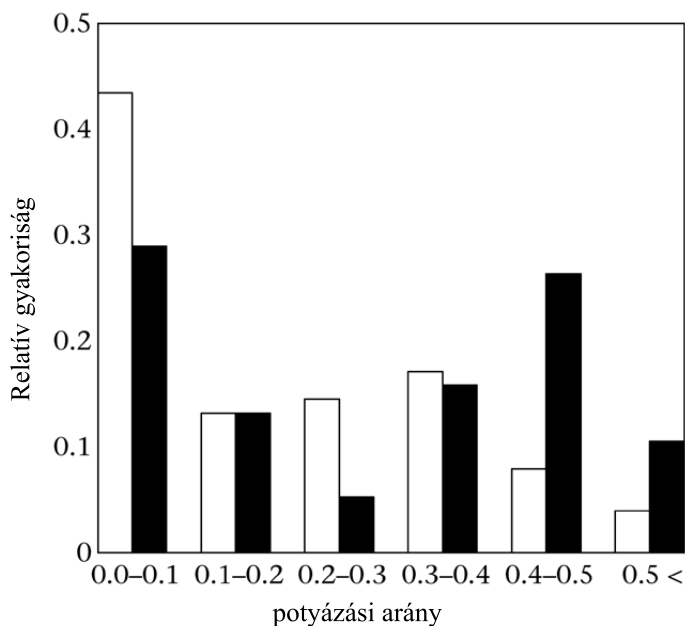
A kezelések hatása a táplálkozási viselkedésre – A 342 részletes elemzésre kiválasztott alkalomból 21-szer nem talált táplálékot a megfigyelt veréb. A 321 alkalomból, amikor a megfigyelt veréb legalább egy táplálékfoltot talált, 54,8 %-ban kizárólag kereséssel, 9%-ban kizárólag potyázással, a maradék 36,1 %-ban pedig mindkét taktika használatával jutottak a verebek táplálékhoz (**4.2.3. ábra**). Egy átlagos egyed a talált foltok $21,81 \pm 31,16$ %-át találta potyázással.

A potyázás csapaton belüli átlagos aránya nem korrelált az átlagos figyelési aránnyal ($\chi^2_1 = 0,865$; $P = 0,352$), és nőtt a csapatmérettel ($\chi^2_1 = 5,874$; $P = 0,015$). Továbbá, a verebek többet potyáztak a bokortól távol, mint közel (távol: $0,28 \pm 0,217$ %; közel: $0,18 \pm 0,186$ %; a csapatméretre kontrollálás után: $\chi^2_1 = 11,326$; $P < 0,001$; **4.2.4. ábra**). A csapatméret és a kezelés interakciója nem volt szignifikáns ($\chi^2_1 = 0,181$; $P = 0,671$).

Az átlagos folttalálási ráta (az egyedek által táplálkozási kísérletenként átlagosan talált foltok száma osztva a táblán töltött átlagos idővel) nem különbözött a kezelések között (távol: $0,39 \pm 0,221$ folt/s; közel: $0,35 \pm 0,135$ folt/s; $F_{1,104} = 0,49$; $P = 0,486$). A csippentések rátája szintén nem különbözött a kezelések között (távol: $1,37 \pm 0,388$ folt/s; közel: $1,44 \pm 0,373$ folt/s; $F_{1,104} = 0,558$, $P = 0,457$).

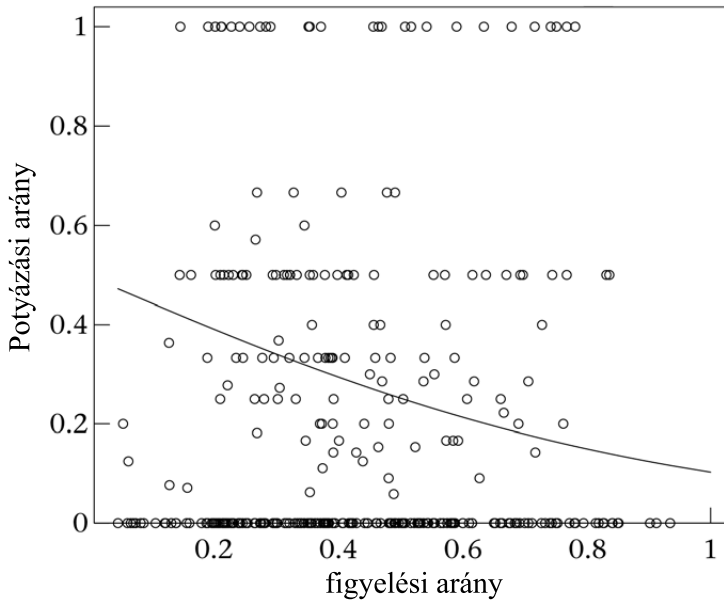


4.2.3. ábra A potyázás arányának eloszlása az etetőtáblán táplálkozó összes megfigyelt mezei veréb esetében (l. még **4.4.2. ábra**).

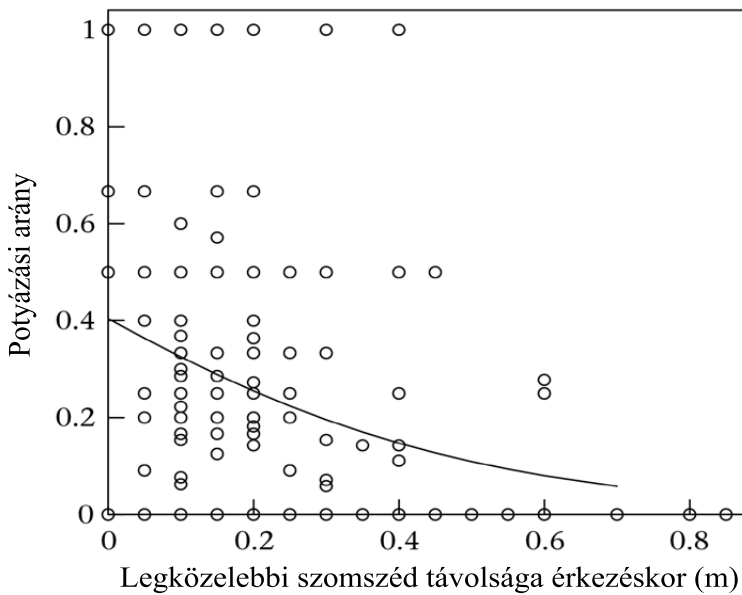


4.2.4. ábra A potyázás (táplálkozási kísérleten belül átlagolt) arányának eloszlása a bűvőhelyhez közel (fehér oszlopok) és távol (fekete oszlopok).

A potyázás csapaton belüli vizsgálata – Érdekes módon, a csapaton belül a potyázás aránya a figyelés arányának növekedésével csökkent ($\chi^2_1 = 8,947$; $P = 0,003$, **4.2.5. ábra**). A megérkező egyed és a hozzá megérkezéskor legközelebb eső csapattárs távolsága is befolyásolta a potyázás arányát, minél közelebb szállt le az etetőtáblára egy veréb valamely csapattársához annál többet potyázott ($\chi^2_1 = 10,812$; $P = 0,001$, **4.2.6. ábra**). Ez a hatás nem tulajdonítható a táplálkozási eseményeket kategorizáló definícióknak (miszerint kereséssel csak akkor találhat foltot a madár, ha 10 cm-en belül nem tartózkodik más egyed a közelében), mivel a verebek gyakran nagyobb távolságokat is megtettek az etetőtáblán (átlagosan 33,8 cm-t az érkezés és a távozás helye között), tehát egy másik madár közelébe érkező veréb távolodhatott is csapattársától, és kereséssel is találhatott foltot. Az első folt megtalálásának az ideje nem függött attól, hogy a foltot a madár kereséssel vagy potyázással találta ($F_{1,120} = 0,022$; $P = 0,881$; log-transzformált idő adatokon). A potyázás aránya negatívan korrelált az időegység alatt talált összes (potyázással és kereséssel talált) folt számával ($\chi^2_1 = 5,428$; $P = 0,02$), és pozitívan korrelált a csippentési rátával ($\chi^2_1 = 7,546$; $P = 0,006$). Tehát azok a madarak, amelyek gyakrabban potyáztak kevesebb foltból táplálkoztak, de az egyes foltokból nagyobb mennyiségű táplálékot fogyasztottak.



4.2.5. ábra Az érkező egyedhez legközelebb eső csapattárs távolságának hatása az érzékelést követő potyázási arányra. A görbét általánosított lineáris modell segítségével illesztettük az adatokhoz.



4.2.6. ábra A csapaton (táplálkozási kísérleten) belüli figyelési ráta hatása a potyázási arányra. A görbét általánosított lineáris modell segítségével illesztettük az adatokhoz (l. szöveg).

4.2.4. *Diszkusszió*

Tanulmányunk egyik célja volt a potyázó viselkedés használatának vizsgálata természetes körülmények között élő madarak esetében. Vizsgálati elrendezésünkben a csapatosan táplálkozó mezei verebek gyakran használták mind a keresést, mind a potyázást táplálékkeresésre. A potyázás átlagos gyakoriságára (22%) hasonló értéket kaptunk, mint egy házi verebeken végzett aviáriumi kísérlet során (17%; Liker & Barta 2002). Táplálkozó verébcapatok esetén a potyázás használatának ez az aránya lehet általános, amennyiben a táplálék eloszlása bőséges és foltosan elhelyezkedő. A megfigyelt madarak 36%-ban mindkét táplálékkereső taktikákat használták, ezek alapján a mezei verebek taktikahasználata rugalmasnak tűnik, ahogy ezt házi verebek esetében is megfigyelték (Barnard & Sibly 1981, Liker & Barta 2002).

Másik célunk volt azt megvizsgálni, hogy a predációs veszély változása befolyásolja-e a szociális táplálékkereső taktikák használatát, ahogyan ezt néhány keresgélő–potyázó modell alapján feltételezhetjük (pl. Ranta et al. 1998). Tudomásunk szerint természetes körülmények között élő állatokon ez a probléma első kísérletes vizsgálata. Eredményeink azt mutatják, hogy a predációs veszély változtatása hatással volt a potyázó viselkedés használatának gyakoriságára. A madarak kb. 30 %-kal többet potyáztak a búvóhelytől távol, mint ahhoz közel.

Első látásra eredményeink támogatják Ranta és mtsai. (1998) által kifejlesztett modell predikcióit. E modell feltételezi, hogy a ragadozók figyelése és potyázási lehetőségek után kutatva a társak figyelése egymással kompatibilis viselkedések. Így a predációs veszély növekedésével nőhet a potyázás használata, mivel ezáltal a madarak csökkenthetik annak valószínűségét, hogy zsákmányul esnek a ragadozóknak. Tehát Ranta és mtsai. (1998) alapján azt várjuk, hogy a ragadozók figyelése (beleértve a csapattársak figyelését is) pozitívan korreláljon a potyázás használatának gyakoriságával (Beauchamp 2001). Vizsgálatunkban, a madarak viselkedését finom skálán, az egyedek szintjén vizsgálva, ezzel éppen ellentétes eredményt kaptunk. Bár a bokortól távoli táblaállásnál a madarak egy kicsivel többet figyeltek, mint a bokorhoz közel, a figyelési arány és a potyázás használata között nem találtunk összefüggést a csapatok (táplálkozási kísérletek) szintjén. A madarak viselkedését az egyedek szintjén vizsgálva, azaz a táplálkozási kísérleteken belül összehasonlítva, pedig éppen erős negatív korrelációt találtunk a figyelési ráta és a potyázás gyakorisága között. Eredményeink tehát nem támogat-

ják a feltételezést, miszerint a potyázási alkalmak és a ragadozók figyelése egymással kompatibilis viselkedések lennének (Ranta et al. 1998). Ellenkezőleg, a figyelés és a potyázás között megfigyelt mintázat inkább Coolen és mtsai. (2001), és Coolen & Giraldeau (2003) által megfigyelt mintázatra hasonlít, azt sugallva, hogy szabadon élő mezei verebeknél különböző viselkedések lehetnek felelősök a ragadozók és a potyázási alkalmak figyeléséért.

Felmerül a kérdés, hogyha a gyakoribb potyázás nem a ragadozók megnövekedett figyelésének eredménye, akkor miért nőtt a potyázás használatának aránya kísérletünkben a predációs veszély növekedésével? Teoretikus munkák szerint számos tényező eredményezheti a potyázás gyakoriságának növekedését (Caraco & Giraldeau 1991, Barta & Giraldeau 1998, 2000). Caraco & Giraldeau (1991) és Barta & Giraldeau (2000) modelljéből is az derül ki, hogy a potyázás kockázat-kerülő táplálékkereső taktika a keresgéléshez képest, azaz a potyázóknak több esélyük van táplálékhoz jutni, mint a keresgélőknek (l. **2.3.4. fejezet**). Vizsgálatunkban a magasabb predációs veszély mellett kb. 30 %-kal rövidebb idő állt táplálkozásra az egyedek rendelkezésére, ami a táplálékellátás sztochasztikusabb voltát eredményezhette. Tehát, amennyiben a verebeknél a potyázás a kockázat-kerülő táplálékkeresési taktika, akkor a madarak előnyben részesíthették a használatát a bokortól távol, hogy ezáltal csökkentsék a táplálékellátás kiszámíthatatlanságát. Másrészt, Barta & Giraldeau (2000) modellje szerint, kiváltképp a reggeli órákban, a kevés energiatartalékkal rendelkező egyedek nagyobb arányban használhatják a potyázó taktikát, mint a magas energiatartalékkal rendelkezők. Következésképpen, a nagyobb predációs veszéllynél magasabb lehet a potyázás aránya, ha nagyobb az alacsony energiatartalékkal rendelkező egyedek aránya (pl. az alacsony energiatartalékkal rendelkező egyedek nem engedhetik meg maguknak, hogy megvárják amíg a feltételek biztonságosabbá válnak; Houston et al. 1993). Adataink alapján nem tudjuk kizárni e magyarázatot sem, mivel nincsenek adataink az etetőáblát különböző predációs veszély mellett használó verebek kondícióját illetően. Színes gyűrűs megfigyeléseink alapján azonban úgy tűnik, hogy a verebek általában mindkét feltétel mellett használták az etetőáblát. Harmadrészt, Barta & Giraldeau (1998) egy másik modellje szerint a potyázás aránya nőhet, ha az egyedek között csökkennek a kompetitív különbségek. Ez megtörténhet a predációs veszély növekedésével, amennyiben csökkennek a források

védelmeséből származó előnyök (pl. az egyedeknek nincs idejük a források védelmezésére), így a potyázás használatának növekedését eredményezheti a kompetitív különbségek csökkenése is. Mivel terepi vizsgálatunk során a madarakat érő hatások sokkal erőteljesebben érvényesülhettek, mint például egy laboratóriumi kísérlet során, ezért feltételezhetjük, hogy a fenti tényezők közül bármelyik jelentősen befolyásolhatta a madarak viselkedését. Ez a különbség esetleg magyarázhatja, hogy Coolen & Giraldeau (2003) laboratóriumi vizsgálatában a predációs veszély növelése miatt nem volt hatással a táplálékkereső taktikák használatára, míg a mi vizsgálatunkban jelentős volt a manipuláció hatása.

Mivel vizsgálatunkban a madarak kisebb egyedsűrűségben táplálkoztak a bokortól távol, eredményeink nem tulajdoníthatók annak, hogy nagyobb egyedsűrűségnél nagyobb valószínűséggel találta meg több madár ugyanazt a foltot. Vizsgálatunkban a potyázás használatának gyakorisága nőtt az egyedszám növekedésével is, ahogy ezt több modell predikciói között szerepel (pl. Caraco & Giraldeau 1991, Vickery et al. 1991). Ez az eredmény, és az, hogy a csapatméret és a figyelési arány között is erős negatív korrelációt találtunk, megerősíti, hogy a csapatméretet és a ragadozók figyelését jellemző változóink megfelelő becslései voltak a valódi csapatméretnek és anti-predátoros figyelésnek. A táblára érkezéskor a legközelebbi csapattárstól mért távolság és az érkezést követő taktikahasználat közötti összefüggés, arra enged következtetni, hogy a madarak már az etetőtáblára való megérkezés előtt eldönthetik, melyik táplálékkereső taktikát használják. Ez az összefüggés feltehetőleg nem annak a következménye, hogy a madarak csak akkor hagyják el a fedezéket és szállnak le a táblára potyázni, ha már kiszemelték, hogy valamelyik csapattársuk táplálékot talált, ugyanis a táblára érkezést követően nem volt különbség az első folt megtalálásának ideje és a folttalálás módja (keresés vagy potyázás) között.

Összegzésképpen elmondhatjuk, hogy vizsgálatunkban a csapatosan táplálkozó mezei verebek a predációs veszély növelésének hatására növelték a potyázó táplálékkereső taktika használatát. Viszont eredményeink azt is megmutatják, hogy a potyázás gyakoriságának növekedése nem magyarázható a ragadozók figyelésének növekedésével. Feltehetőleg a ragadozók figyelése inkompatibilis a potyázó taktika használatával, mivel a ragadozók figyelése megnehezíti a potyázási alkalmak észrevételét. További vizsgálatok szükségesek annak tisztázására, hogy az említett mechanizmusok közül, melyik felelős a taktikahasználatban bekövetkezett változásért.

4.3. A csapaton belüli térbeli pozíció hatása a potyázás használatára

Mónus F., Barta Z. (2008) alapján

The effect of within-flock spatial position on the use of social foraging tactics in free-living tree sparrows. Ethology, 114:215-222.

4.3.1. Bevezetés

A csapatos táplálkozás során gyakran megjelennek olyan egyedek (a potyázók), amelyek nem keresik aktívan a táplálékot, hanem más egyedek (a keresgélők) által megtalált táplálékfoltokhoz csatlakoznak (Brockmann & Barnard 1979, Barnard & Sibly 1981, Barnard 1984). Számos munka alapján feltételezhető, hogy táplálkozás közben az egyedek szabadon választhatnak, hogy melyik taktikát kövessék, illetve bármelyik pillanatban taktikát változtathatnak (Giraldeau & Caraco 2000, Coolen et al. 2001, Coolen & Giraldeau 2003, Fernández-Juricic et al. 2004). A taktika kiválasztása olyan belső tényezőkön alapulhat, mint a kondíció vagy az energiatartalékok (Koops & Giraldeau 1996, Barta & Giraldeau 2000, Lendvai et al. 2004), vagy pedig külső tényezők határozhatják meg, mint a táplálék eloszlása (Caraco & Giraldeau 1991), külső hőmérséklet (Caraco et al. 1990), a csapattársak kompetíciós képessége (Barta & Giraldeau 1998, Liker & Barta 2002, Lendvai et al. 2006), vagy a predációs nyomás (Barta et al. 2004).

A taktikahasználatot minden bizonnyal befolyásoló, ritkán vizsgált külső tényező a csapaton belüli térbeli pozíció. Egy korábban leírt modell (Barta et al. 1997) szerint a csapat közepéhez közeli egyedek több potyázási lehetőséget fedezhetnek fel, és gyorsan csatlakozhatnak a táplálékfoltot felfedező egyedekhez. Emiatt előnyösebb a potyázó taktika alkalmazása a csapat közepén levő egyedek számára, mint a csapat szélén elhelyezkedő egyedek számára. Másrészt a csapat szélén nagyobb eséllyel fedezhetnek fel az egyedek kihasználatlan táplálékfoltokat, tehát a kereső taktika alkalmazása előnyösebb lehet a csapat szélén. A térbeli pozíció és a taktikaválasztás összefüggését Flynn & Giraldeau (2001) vizsgálta muskátpintyeken (*Lonchura punctulata*). A kísérlet előtt a madarak egy részét betanították az elrejtett táplálékfoltok megkeresésére, ezek tehát szabadon választhattak a kereső és a potyázó taktika között, míg a betanítatlan madarak mindig potyázásra kényszerültek. A potyázó taktika alkalmazására kényszerülő madarak, a modell predikciójával összhang-

ban, közelebb helyezkedtek el a csapat közepéhez, mint a foltok megtalálására betanított madarak. Szabadon élő madarak esetén eddig nem vizsgálták a csapatban elfoglalt térbeli pozíció hatását a szociális táplálkozási taktikák használatára. Továbbá az sem ismert, hogy más, a táplálkozás során fontos tényezők, például a predációs veszély, befolyásolja-e a csapaton belüli térbeli pozíció hatását.

Ebben a munkában azt vizsgáljuk szabadon élő mezei verebek csapataiban, hogy különböző predációs veszélynek kitett táplálkozóhelyeken milyen hatással van a csapaton belüli térbeli pozíció a táplálkozási taktikák használatára. A mezei veréb ideális vizsgálati alanya a szociális táplálkozás vizsgálatának, mivel általában csapatosan nyílt terepen táplálkozik, ahol az egész csapat egyidejű megfigyelése könnyen kivitelezhető. Emellett korábbi vizsgálatok igazolják a keresgélő és a potyázó taktika előfordulását a faj esetében (Barta et al. 2004). A táplálkozó mezei veréb csapatokról különböző predációs veszélynek kitett helyeken videofelvételt készítettünk, és ezeket a felvételeket használtuk a csapatban elfoglalt térbeli pozíció és a táplálékkereső taktika alkalmazásának meghatározásához. Annak érdekében, hogy az egyedekről az egyes viselkedési elemeket közel egy időben határozzuk meg, a térbeli pozíciót közvetlenül az elrepülést megelőző pillanatban jegyeztük fel, és vizsgáltuk, hogy az így megállapított térbeli pozíciótól függ-e, hogy a madár az elrepülést megelőző utolsó táplálékfoltot kereséssel vagy potyázással találta.

4.3.2. Módszerek

Kísérleti leírás – A vizsgálat ugyanazokon a videofelvételeken alapszik, mint a **4.2. fejezet**-ben ismertetett vizsgálat, ezért a kísérlet menetének részletes leírását ott ismertetem. Itt csak a jelen kísérlet megértéséhez szükséges részletekre térek ki.

Az összesen 945 perc videofelvételt készítettünk 1999. február 10. és 17. között, hét napon (február 14.-én nem készült felvétel), a verebek etetőáblához szoktatása után. A kísérletek alatt egy-egy teáskanál kukoricadarát raktunk az etetőáblán 10 véletlenszerűen kiválasztott lyukba, így a verebeknek a tábla teljes felületén aktívan keresniük kellett a táplálékfoltokat. A felvétel során alkalmazott a kameranézet (l. **3.3. fejezet**) lehetővé tette

a teljes tábla egyidejű filmezését, de nem tette lehetővé a színes gyűrűs jelölések megbízható leolvasását. Ezt a kompromisszumot az egyedek csapaton belüli pozíciójának pontos meghatározása tette szükségessé. A videofelvétel készítésével egyidejűleg a táblán táplálkozó csapatot egy távolabbi helyről távcsővel megfigyeltük, és az ily módon azonosított egyedek megfigyelési gyakoriságát felhasználtuk egy Monte Carlo szimulációban. A szimuláció célja az volt, hogy megbecsüljük az egyes egyedek ismételt megfigyeléseinek gyakoriságát a részletes viselkedési vizsgálatokra kiválasztott adatok esetében. A szimuláció eredményeit a **4.2.2. fejezet Statisztikai elemzések** részénél ismertetem.

A videofelvételeket délelőtt (8:00 és 12:00 között) készítettük. Minden délelőttöt három megfigyelési időszakra osztottunk, amelyek alatt egy-egy 45 perces felvétel készült. Minden megfigyelési időszak előtt a táblát egy búvóhelyhez (bokorhoz) közeli vagy távoli helyre helyeztük el, ily módon változtatva a madarak által érzékelt predációs veszélyt. A verebek valóban veszélyesebbnek érzékelték az etetőtáblát a bokortól távoli helyzetben, az erre vonatkozó eredményeket a **4.2. fejezetben** ismertetem. A verebek mielőtt az etetőtáblára szálltak volna táplálkozni mindig eltöltöttek valamennyi időt a tábla melletti bokorban. A csapat tagjai innen érkeztek egymás után a táblára, általában gyorsan követve egymást. A verebek a táblát általában hirtelen, egy tömegben elrebbenve hagyták el, tehát rendszerint minden madár egyszerre távozott.

Az adatok elemzése – Összesen 408 táplálkozási kísérletet rögzítettünk. Ezek közül ugyanazt a 114 véletlenszerűen kiválasztott táplálkozási kísérletet elemeztük, amelyeket a **4.2. fejezetben**. Minden ilyen elemzett táplálkozási kísérlet során legalább hat veréb tartózkodott egyszerre a táblán, és más faj nem használta a táblát. A táplálkozási kísérlet végének azt tekintettük, ha a táblán hatnál kevesebb veréb maradt. Minden táplálkozási kísérletnél feljegyeztük a verébcsoport által elfoglalt terület nagyságát, és a csapatméretet, amit a táblán egyszerre megfigyelt legnagyobb verébszámmal becsültünk. Az elemzett táplálkozási kísérletek során a verebek száma 6 és 52 között (medián 21,5) változott. A táplálkozási kísérletben részt vevő madarak többsége néhány másodpercen belül megérkezett a táblára és a táplálkozási kísérlet teljes ideje alatt ott is maradt. Így a verebek száma a

táplálkozási kísérlet során megfigyelhető maximális egyedszámot gyorsan megközelítette (Barta Z. és Mónus F. megfigyelése). A csapat által elfoglalt területet a csapat elrebbenése előtt a csapat egyedeire illeszthető legkisebb konvex sokszög csúcspontjainak koordinátái alapján számoltuk, a koordinátákat a táblába fúrt lyukakhoz képest adtuk meg. A verebek sűrűségét a táplálkozási kísérlet alatt mért legnagyobb csapatméret és a csapat által elfoglalt terület hányadosaként adtuk meg.

Táplálkozási kísérletenként három véletlenszerűen kiválasztott egyed viselkedését jegyeztük fel és elemeztük. A csapaton belüli pozícióval kapcsolatos változókat a megfigyelt egyed elrepülése előtti pillanatban elfoglalt helyzet szerint határoztuk meg. A megfigyelések 98%-ában (335/342 esetben) a megfigyelt madár a csapat elrepülésekor távozott, ami átlagosan 0.38 ± 0.31 másodpercet ($n=114$) vett igénybe. Ezekben az esetekben a pozícióval kapcsolatos változókat nem a megfigyelt madár, hanem az első távozó csapattag elrepülésének idejében határoztuk meg. A csapaton belüli pozíciót két változóval jellemeztük: a megfigyelt egyed csapat középpontjától mért távolságával és egy bináris változóval, ami szerint az egyed lehetett centrális vagy perifériális helyzetű. A megfigyelt madarat „széli” vagy „központi” helyzetűnek definiáltuk aszerint, hogy a csapatra illesztett sokszög szélein vagy azokon belül helyezkedett el. A csapat közepétől mért távolságot az elrepülés előtti pillanatban a megfigyelt madár és a csapatra illeszthető legkisebb konvex sokszög középpontja közötti távolságként definiáltuk (mindkettőt a táblába fúrt lyukakhoz képest adtuk meg).

A taktikahasználat vizsgálatához a tápláléktalálási eseményeket két csoportba osztottuk, kereséssel és potyázással talált foltokra (l. **3.3. fejezet**). A csapaton belüli pozíció és a megfigyelt egyednek a táplálkozási kísérlet során utolsó folttalálási eseménye között vizsgáltuk az összefüggését, mivel ez a folttalálás állt időben legközelebb a pozíció meghatározásának idejéhez. Mivel a vizsgálat során a verebek átlagosan kb. 3 másodpercenként találtak táplálékfoltot (l. **4.2. fejezet**), a térbeli pozíció meghatározása és az utolsó táplálkozási esemény között mindössze néhány másodperc telhetett el. Megjegyzendő, hogy ez a mintavétel véletlenszerűnek tekinthető a táblán való táplálkozási folyamat szempontjából, hiszen a madarak egyszerre hagyták el a táblát és a távozás általában valamilyen külső eseményre (például valamely egyed riasztó hangjára) adott válasz volt.

Minden megfigyelt madár esetén feljegyeztük az érkezési koordinátákat (a tábla lyukhálójához viszonyítva), hogy kiszámíthassuk a távolságot az érkezés és a távozás helye között. Emellett a megfigyelt madarak táblán eltöltött idejét is meghatároztuk. A verebek 21 esetben nem találtak egyetlen táplálékfoltot sem, illetve néhány esetben nem tudtunk minden változót meghatározni, ezért az elemzésekben a mintaszám 342 alatt maradt.

Statisztikai elemzések – Adatainkat kevert általánosított lineáris modellek segítségével elemeztük. Az elemzésekben a binomiális eloszlású táplálkozási események esetében binomiális hibaeloszlást és logit linket használtunk, a táplálkozási kísérleteket pedig véletlen hatásként illesztettük a modellbe. A fő hatásokat egymás után beillesztve vizsgáltuk. E modellek a bevitt változók hatását úgy elemzik, hogy az összes előzőleg bevitt változó hatására statisztikailag kontrollálnak. A csapaton belüli pozíció hatását a függő változókra ezért úgy vizsgáltuk, hogy a pozíciót minden esetben utoljára vittük be a modellbe. A kevert modellek használatával jelen esetben a táplálkozási kísérletek közötti véletlen változatosságot vettük figyelembe, amely számos ismert (pl. csapatméret, napok, megfigyelési időszak) és ismeretlen (pl. csapatösszetétel, időjárás, ragadozók jelenléte) tényező közötti különbségekből adódhat.

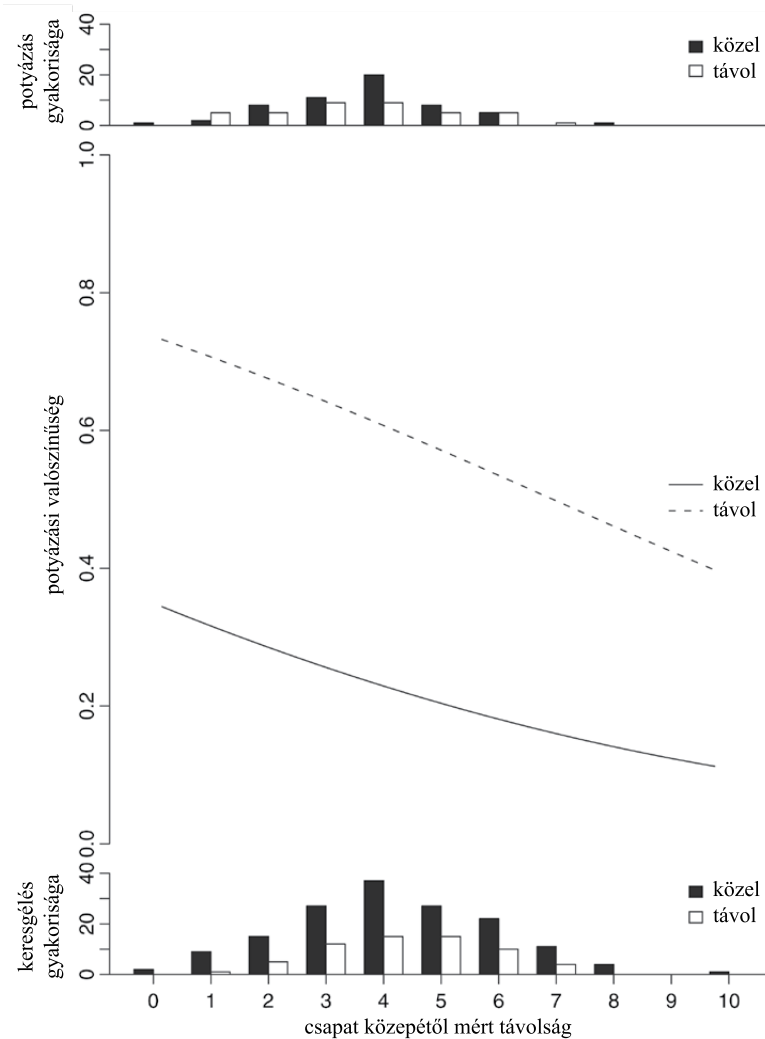
4.3.3. *Eredmények*

A pozíció és a taktikahasználat változásai – A madarak csapaton belüli pozíciója folyamatosan változott, részben aktívan, a táplálékkeresés során a megfigyelt egyed mozgásának eredményeként, részben pedig passzívan, a csapattársak mozgásának eredményeként (Mónus F., személyes megfigyelés). Az érkezés és távozás helye közötti távolság 0 és 1,1 m között változott (medián 0,3 m, n=284), de a táblán megtett távolságok feltehetően ettől hosszabbak voltak. A verebek az etetőtábla teljes területét használták a táplálkozás során, és 0,5-75 másodpercet (medián 8,5 s, n=342) töltöttek a táblán.

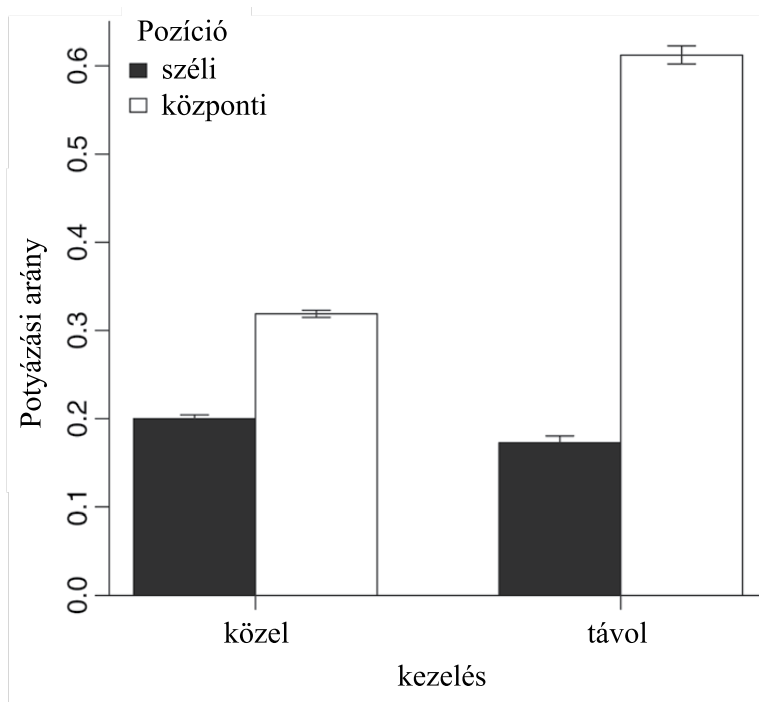
A táplálékkereső taktikahasználat is változott a táplálkozási kísérletek folyamán. A legalább két táplálékfoltot talált madarak 49 %-a kereséssel és potyázással is talált táplálékot.

Ráadásul, a talált táplálékfoltok számának növekedésével egyre nőtt a mindkét viselkedést használó madarak aránya (talált foltok száma és a mindkét viselkedést használó madarak megfelelő arányai: 2 (n=79) – 32%; 3 (n=49) – 43%; 4 (n=32) – 50%; 5 (n=22) – 64%; >5 (n=55) – 73%; $r_s=1$, $p<0.017$, $n=5$).

A pozíció hatása a potyázó viselkedés használatára – Elemeztük, hogy a predációs veszély (a tábla búvóhelyhez közeli vagy attól távoli helyzete), az egyedsűrűség vagy a csapaton belüli pozíció befolyásolja-e a táplálékfoltok megtalálásának mikéntjét – tehát, hogy kereséssel vagy potyázással találta-e a madár az adott foltot. Két kevert általánosított lineáris modellel vizsgáltuk az adatokat, először mindkét modellbe az egyedsűrűséget, majd ezt követően a predációs veszélyt vittük be. Ezt követően ez egyik modellben vizsgáltuk a csapat közepétől mért távolságot és annak interakcióját a predációs veszéllyel, a másikban pedig a megfigyelt madarak „széli”, illetve „központi” helyzetét és annak interakcióját a predációs veszéllyel. A következő eredményeket kaptuk. Az egyedsűrűség szignifikánsan befolyásolta a potyázás előfordulását, nagyobb egyedsűrűség esetén a verebek gyakrabban használták a potyázást (első modell: $F_{1,307} = 7,361$; $P = 0,006$; második modell: $F_{1,307} = 6,501$; $P = 0,011$). A predációs veszélynek szintén szignifikáns hatása volt, a madarak gyakrabban találtak táplálékfoltot potyázással a búvóhelytől távol, mint ahhoz közel (első modell: $F_{1,307} = 5,552$; $P = 0,022$; második modell: $F_{1,307} = 6,251$; $P = 0,013$). Mind a csapat közepétől mért távolságtól, mind a „központi” helyzettől függött a potyázás használata. Minél távolabb táplálkozott a megfigyelt egyed a csapat közepétől, annál kisebb volt a valószínűsége, hogy a megtalált táplálékfoltot potyázással találta (**4.3.1. ábra**, $F_{1,307} = 6,712$; $P = 0,010$). Ugyanígy, a csapat szélén táplálkozó egyedek ritkábban találták meg a táplálékfoltot potyázással, mint a csapat közepén táplálkozó egyedek (**4.3.2. ábra**, $F_{1,307} = 17,225$; $P < 0,001$). A csapaton belüli pozíció és a predációs veszély interakciója az első modellben nem volt szignifikáns ($F_{1,307} = 1,705$; $P = 0,193$), míg a második modellben szignifikánsnak bizonyult ($F_{1,307} = 5,763$; $P = 0,017$). Ez utóbbi azt jelenti, hogy a potyázás használatában a „széli” és a „központi” helyzetű egyedek között a búvóhelytől távol kifejezettebb a különbség, azaz nagyobb predációs veszély esetén a potyázás előfordulása nő a csapat közepén elhelyezkedő egyedek körében, ellenben nem változik a csapat szélén levő egyedek körében (**4.3.2. ábra**). A többi interakciós hatás nem volt szignifikáns, így ezeket kihagytuk a fent közölt modellekből.



4.3.1. ábra Az alsó és a felső panel a keresgéssel és a potyázással talált foltok gyakoriságát mutatja a csapat közepétől mért távolság függvényében különböző predációs veszély mellett (bokros menedékhez közel és attól távol). A középső panell a potyázás valószínűségének változását mutatja a csapat közepétől mért távolság függvényében (az adatokra illesztett kevert általánosított lineáris modell szerint).



4.3.2. ábra A potyázással talált táplálékfoltok átlagos aránya (\pm SE) a csapat közepén és a csapat szélén különböző predációs veszély mellett (bokros menedékhez közel és attól távol) táplálkozó mezei verebeknél.

4.3.4. *Diszkusszió*

Egy közelmúltban megjelent elméleti munka szerint csoportosan táplálkozó állatoknál a még felfedezetlen táplálékfoltokat kereső egyedeknek a csoport szélén kell táplálkozniuk, míg a más egyedek által megtalált táplálékfoltok kihasználásához az egyednek a csoport középpontja közelében kell elhelyezkedniük (Barta et al. 1997). Jelen munkában a csapatban elfoglalt térbeli pozíció és a táplálékkereső taktikaválasztás összefüggését vizsgáltuk egy kis énekesmadár, a mezei veréb szabadon táplálkozó csapataiban. A verebeket foltos eloszlásban kihelyezett táplálékforráson és különböző predációs veszély mellett figyeltük meg. A potyázással talált táplálékfoltok aránya alacsonyabb volt a csapat középpontjától távolabb és a csapat szélén táplálkozó verebeknél, mint a középponthez közelebb táplálkozóknál és a csapat belsejében táplálkozóknál. Eredményeink összhangban vannak a muskátpintyeken végzett egy laboratóriumi vizsgálat eredményeivel (Flynn & Giraldeau

2001), és megerősítik a Barta és mtsai. (1997) által leírt modell fő predikcióját, azaz hogy a csapat belsejében a potyázó, míg a csapat szélein, perifériáján a keresgélő táplálkozási taktika az előnyösebb. Tudomásunk szerint ez az első munka, amely ezt az összefüggést szabadon élő madarakon mutatta ki.

Korábbi munkánkban kimutattuk, hogy fokozottabb predációs veszély mellett táplálkozó madaraknál nagyobb a potyázás használatának aránya (**4.2. fejezet**). Ellentétben a korábbi munkánkkal, ahol minden táplálékfolt találási eseményt elemeztünk, a jelen vizsgálatban madaranként csak egy táplálékfolt-találási eseményt elemeztünk. Jelen eredményeink egy robusztus statisztikai teszt használatával (kevert modell; l. *Statisztikai elemzések*) is megerősítik a korábbi tanulmány eredményeit. Továbbá, összehasonlítva a csapatban elfoglalt pozíció taktikahasználatra gyakorolt hatásának erősségét alacsony és magas predációs kockázatnak kitett szituációban, vizsgálatunk további információt is hordoz. A madarak csapatban elfoglalt „széli”, illetve „központi” helyzetét tekintve a potyázó viselkedés előfordulása különbözött a két kezelés esetén. A **4.3.2. ábra** világosan mutatja, hogy a magas predációs kockázatú helyen a potyázás használatának növekedése elsősorban a csapat közepén táplálkozó egyedek taktikaválasztásának köszönhető, míg a csapat szélén levő madaraknál nem változott a potyázás használatának aránya. A csapat középpontjától való távolságot tekintetében ilyen különbség nem volt megfigyelhető a kezeléseik között. Az eltérés azzal magyarázható, hogy a két változó különböző mértékben lehet érzékeny a csapat alakjának és az egyedek csapaton belüli elhelyezkedésének vizsgálatunkban nem kontrollált változatosságára.

A táplálék fogyása különböző mértékű lehetett a két kezelés között, hiszen a bokorhoz közeli helyzetben a verebek több időt töltöttek a táblán (l. **4.2. fejezet**). Ez azonban valószínűleg nem befolyásolta az eredményeinket, mivel a madarak az egyes táplálkozási kísérletek vége után rendszerint néhány másodperc múlva visszatértek a táblára.

A térbeli pozíció meghatározására kiválasztott időpillanat (közvetlenül az elrepülést megelőző) a táplálkozás során véletlenszerűen kiválasztott időpontnak tekinthető, mivel feltehetően az első egyed felrebbenése előtt egyetlen madár sem készült a tábla következő pillanatban történő elhagyására. Így eredményeinkkel minden bizonnyal olyan általános törvényszerűséget tudunk megmutatni, amely a legtöbb táplálkozási helyzetre alkalmazható.

Flynn & Giraldeau (2001) munkájában a madarak a modell által prediktált térbeli mintázatot csak egy bizonyos késést követően mutatták. Kísérletükben nem találtak különbséget a csapat geometriájában a nagyszámú és a kisszámú potyázót tartalmazó csapatok között a táplálkozási kísérlet első két percében, míg a táplálkozási kísérletek további részei között már találtak különbséget. Ezt a mintázatot azzal magyarázták, hogy a madarak érkezését és későbbi táplálkozását más-más térbeli szabályok határozzák meg. Jelen munkánkban lényegesen rövidebb időtartamú (75 másodperces vagy rövidebb) táplálkozási kísérleteket vizsgáltunk, ennek ellenére a potyázás használata és a csapaton belül elfoglalt térbeli helyzet összefüggése nyilvánvalóan megmutatkozott. Azt feltételezzük, hogy természetes körülmények között a madarak a legkedvezőbb térbeli elrendeződést nagyon gyorsan, akár néhány másodperc alatt is felveszik.

Megfigyeltük, hogy a táplálkozó verebek mind a csapaton belüli pozíciójukat, mind az aktuálisan használt táplálékkereső taktikát nagyon gyorsan megváltoztathatják. Az egyedek csapaton belüli helyzete megváltozhat a madár saját, illetve a csapattársak helyváltoztató mozgásának köszönhetően is. Így a csapattársak folyamatos mozgásának következtében egy egyed csapaton belül elfoglalt helye bármelyik pillanatban megváltozhat. Másrészt, a táplálékkereső taktika is igen gyorsan változhat, a madarak akkor is alkalmazhatják mind a két táplálékkereső taktikát, ha csak néhány másodpercet töltenek a táblán. Azon madarak közül, amelyek legalább két táplálékfoltot találtak a megfigyelés alatt 49 % használta mindkét taktikát. Mivel a verebek átlagosan 3 másodpercenként találtak egy táplálékfoltot (l. **4.2. fejezet**), a madaraknak gyorsan kell váltaniuk a taktikák között. Ezek a megfigyelések megerősítik, hogy a csapatban táplálkozó állatok a táplálékkereső taktika, illetve a csapaton belüli pozíció aktív megválasztásával gyorsan elérhetik vagy megközelíthetik az adott körülmények között optimális viselkedést. Sőt, mind a táplálékkereső taktika, mind pedig a csapaton belüli pozíció megválasztása anélkül teszi lehetővé a viselkedés finomhangolását, hogy az egyednek el kellene hagynia a csapatot vagy az aktuális táplálkozóhelyét.

A táplálékkereső taktika és a csapaton belüli térbeli pozíció korrelációján alapuló eredményeink két kérdést vetnek fel. 1) Kérdéses, hogy a potyázási lehetőségeket kereső egyedek aktívan foglalják-e el a csapat közepén levő helyeket, és a keresgélők aktívan

a törekednek-e a csapat periferiája felé, vagy egyszerűen a csapat közepén lévő egyedeknek több lehetőségük adódik a sikeres csapattársakhoz való csatlakozásra. Adataink alapján sem megerősíteni sem kizárni nem tudjuk egyik lehetőséget sem, bár Flynn & Giraldeau (2001) munkája alapján feltételezhetjük, hogy a madarak aktívan választják a pozíciójukat az alkalmazni kívánt taktika függvényében. 2) Az sem egyértelmű, hogy a táplálékkereső taktikák megfigyelt térbeli mintázata Barta és mtsai. (1997) által leírt modell predikciójának megfelelően valóban a taktikák előnyeinek pozíciófüggésével, vagy esetleg más, a tanulmányban nem vizsgált tényezőkkel magyarázható. A megfigyelték egy másik lehetséges magyarázata lehet a dominancia-sorrend hatása. Lehetséges, hogy a domináns egyedek a csapat közepéhez közeli, predáció szempontjából biztonságosabb pozíció elfoglalására törekednek, míg az alárendelt egyedek a periferiára szorulnak (pl. Janson 1990). Mivel a domináns egyedek általában gyakrabban használják a potyázó taktikát, mint szubordináns társaik (Barta & Giraldeau 1998, Liker & Barta 2002, Lendvai et al. 2006), a domináns és alárendelt egyedek térbeli eloszlása közötti különbségek eredményezhetnek az általunk kapotthoz hasonló mintázatot a táplálékkereső taktikák eloszlásában. Mivel a mezei verebek gyakran vesznek részt agresszív interakciókban (Summers-Smith 1995, Barta Z., Mónus F. megfigyelései) az utóbbi magyarázat sem zárható ki. További tanulmányokra van szükség annak vizsgálatára, hogy dominancia struktúrában táplálkozó csapatok esetében a táplálékkereső taktikák térbeli eloszlását a taktikák előnyeinek térbeli pozíciótól való függése, a domináns és alárendelt egyedek térbeli eloszlása, vagy mindkettő befolyásolja.

Azt is megfigyeltük, hogy a táplálkozási kísérletek során mindkét taktikát használó madarak aránya hirtelen megnőtt (32%-ról 73%-ra), ahogy az egyes madarak esetében egyre több táplálékfolt találati eseményt tudtunk megfigyelni. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy kizárólag az egyik taktikát használó egyedek valószínűleg ritkán fordulnak elő, bár bizonyos körülmények esetén az egyedek nyilvánvalóan előnyben részesítik az egyik vagy a másik taktika használatát (pl. Liker & Barta 2002, Lendvai et al. 2006; megjegyzendő azonban, hogy ezek a munkák egy másik fajt, a közeli rokon házi verebet vizsgálták).

Végül, a potyázás aránya pozitívan korrelált a táplálkozó csapat egyedsűrűségével is. Ez egybevág korábbi eredményeinkkel, miszerint a potyázás aránya pozitívan korrelált a csapatmérettel (**4.2. fejezet**), és mindkét eredmény megerősíti több keresgélő-potyázó modell predikcióit (pl. Caraco & Giraldeau 1991, Vickery et al. 1991).

Összefoglalva, vizsgálatunkban kimutattuk, hogy az egyedek táplálkozó csapatban elfoglalt térbeli helyzetének alapvető szerepe van a táplálkozó viselkedés elemeinek meghatározásában. Eredményeink szerint különböző táplálkozási körülmények esetén, például a predációs veszély megváltozása esetén, a csapat közepén táplálkozó egyedeknek több lehetőségük lehet a szociális táplálkozási taktikák használatának módosítására. A csapaton belüli pozíció rendkívül gyorsan megváltoztatható, így segítséget nyújthat az állatoknak, hogy a csapat elhagyása nélkül is optimális vagy közel optimális viselkedéssel alkalmazkodjanak az adott körülményekhez.

4.4. A dominanciarang hatása a potyázás használatára

Mónus F., Barta Z., Liker A. (nem publikált eredmények)

4.4.1. Bevezetés

Télen csapatosan táplálkozó madárfajok esetében az egyedek gyakran különböznek kompetitív képességeikben, így eltérő eséllyel táplálkozhatnak a csapattársaik által megtalált táplálékfoltokból, illetve a saját maguk által talált táplálékfoltokat is eltérő eséllyel tudják megvédeni, monopolizálni (Barnard & Sibly 1981, Rohwer & Ewald 1981, Caraco et al. 1989). E különbségek miatt várható, hogy az egyedek a keresgélő és a potyázó táplálékkereső taktikák használatában is különbözni fognak (Barta & Giraldeau 1998). Az egyedek között nagy kompetíciós különbségek esetén várható, hogy a legdominánsabb egyedek csak potyáznak, a szubordináltak pedig csak keresnek. Az egyedek közötti kisebb különbségek esetén az egyedek mindkét táplálékkereső taktikát használhatják, de általában a domináns egyedek potyáznak többet, míg a kompetíciós különbségek hiánya esetén minden egyed hasonló mértékben keres és potyázik (Barta & Giraldeau 1998).

Az eddigiek során számos tanulmányban vizsgálták a dominanciarang és a potyázás használatának kapcsolatát. A legtöbb esetben valóban azt tapasztalták, hogy a domináns egyedek gyakrabban használják a potyázó taktikát, mint a szubordináltak (Rohwer & Ewald 1981, Caraco et al. 1989, Liker & Barta 2002, Lendvai et al. 2006, McCormack et al. 2007). Néhány fajnál azonban egyáltalán nem találtak kapcsolatot a dominanciarang és a potyázás használata között (pl. Giraldeau et al. 1990, Janiga & Novotna 2006), illetve, ahogy a modell szimulációi között, úgy a valóságban is előfordult az éppen ellenkező irányú kapcsolat (pl. házi verebekenél; Barnard & Sibly 1981). Meg kell azonban jegyezni, hogy ez utóbbi vizsgálatban a potyázás leggyakrabban előforduló formái a subordináltaknál nem agresszív formák voltak, hanem a potyázás inkább a csapattársak követését és a jó táplálkozó helyek másolását (*area copying*) jelentette. Barnard és Sibly (1981) a taktikák konzisztens használatát figyelték meg a különböző dominancia rangú egyedeknél. Ez Barta és Giraldeau (1998) modellje alapján arra enged következtetni, hogy a vizsgált verébcapatokban valószínűleg jelentős különbség lehetett egyedek kompetitív képességei között. Egy

másik vizsgálatban szintén házi verebeknél viszont a keresgélő és a potyázó taktikák változatos alkalmazását figyelték meg a dominánsok és a szubordinánsok esetében is (Lendvai et al. 2006). Érdekes azonban, hogy ez utóbbi vizsgálatnál a dominánsak nemcsak nagyobb arányban használták a potyázást, hanem a taktikák használatának változatossága is kisebb volt náluk. Ezt a szerzők annak tulajdonították, hogy valószínűleg a domináns egyedek jobban képesek az éppen számukra megfelelő taktika használatára, míg a szubordinánsoknál a véletlen folyamatok erősebben befolyásolhatják a taktikák használatát. Egy vizsgálatban mexikói szajkók (*Aphelocoma ultramarina*) esetében megfigyelték, hogy a potyázás gyakorisága a dominancia-rangsorban egymástól legtávolabb álló egyedek között volt a legnagyobb (McCormack et al. 2007). A táplálék eloszlásának is jelentős hatása lehet a dominanciarang és a potyázás használatának kapcsolatára, így ez is tovább komplikálhatja az összefüggéseket. Theimer (1987) vizsgálata szépen példázza, hogy erősen foltos táplálékeloszlás esetén a vizsgált téli sármánypintyek (*Junco hyemalis*) domináns egyedei jelentősen gyakrabban használták a potyázó viselkedést, mint a szubordináns egyedek, viszont egyenletesebb táplálékeloszlásnál ez a különbség eltűnt.

Az eddigi vizsgálatok alapján elmondható, hogy a dominanciarang és a potyázás használatának kapcsolata valószínűleg adott fajon belül is jelentősen változhat például a csapat összetételével (ez erősen befolyásolhatja az egyedek közötti kompetitív különbségek viszonyait), vagy a táplálék eloszlásával, foltosságával (ez erősen befolyásolhatja az egyes taktikákból adódó nyereséget, illetve a foltok megvédhetőségét). Mindezek mellett kevés vizsgálat foglalkozott részleteiben a potyázó táplálékkereső taktika különböző változataival (pl. agresszív és nem agresszív formák), illetve ezeknek a dominanciaranggal való kapcsolatával (pl. Barnard & Sibley 1981, Liker & Barta 2002). Elképzelhető, hogy ezen formák használatát különböző törvényszerűségek határozzák meg, de a potyázás agresszív és nem agresszív formáit különválasztva is részletesen tanulmányozó vizsgálatban a potyázás nem agresszív formái elhanyagolható gyakorisággal fordultak elő (Liker & Barta 2002), így további vizsgálatokra mindenképpen szükség van.

Az ebben a fejezetben ismertetett tanulmányban mezei verebek téli táplálkozó csapatainál vizsgáltuk a potyázás, a potyázás különböző formái és a dominanciarang kapcsolatát.

A mezei verebek téli csapataiban gyakoriak az egyedek között az agresszív összetűzések (Cramp & Perrins 1994, Summers-Smith 1995), és vélhetően az egyedek a csapatokban többé-kevésbé meghatározott dominancia hierarchiába rendeződnek. Továbbá a madarak gyakran használják a potyázó táplálékkereső taktikát (l. **4.2.** és **4.3. fejezet**), így alkalmasak lehetnek a potyázás használatának gyakorisága és a dominanciarang közötti kapcsolat vizsgálatára. Vizsgáltuk továbbá, hogy mezei verebeknél a nemek között van-e különbség a potyázás használatában. Mivel a mezei verebek esetében több vizsgálat is utal arra, hogy a hímek dominánsak a tojók felett (Cramp & Perrins 1994, l. még **4.5. fejezet**), így amennyiben a dominanciarang és a taktikahasználat összefügg, azt várhatjuk, hogy a nemek is különböznek a potyázás használatában. Végül kíváncsiak voltunk arra, hogy a domináns madaraknak a szubordinánsakkal szemben nagyobb-e táplálkozási sikere. Ez várható, ha az egyedek közötti kompetitív különbségek nagyok (Barta & Giraldeau 1998). Több vizsgálatban azonban csak trendszerű pozitív korrelációt (Rohwer & Ewald 1981, Liker & Barta 2002) vagy éppen negatív korrelációt találtak a dominanciarang és a táplálkozási siker között (Rohwer & Ewald 1981).

4.4.2. Módszerek

Kísérleti leírás – A vizsgálati területen 1999. október közepétől november közepéig (10.12.-11.19.), a költési időszak utáni vedlést követően 118 adult mezei verebet fogtunk be és láttunk el egyedi azonosítást lehetővé tévő színes gyűrűk kombinációjával, illetve ezzel egyidejűleg etetőtáblát telepítettünk a földre a **3.3. fejezet**ben leírtak szerint. A vizsgálatban 1999. december 17. és 2000. január 13. között (december 17,20-23,28,29, január 3,4,7,10,11,13) készült videofelvételeket elemeztük.

A kísérleti protokoll a következőképpen zajlott. A kora reggeli órákban a kísérletező a tábla letakarítása után 20 véletlenszerűen kiválasztott lyukba 1-1 teáskanálnyi kukoricadarát helyezett, majd a lessátorba beülve az erre a célra kialakított nyíláson keresztül videóra vette a táblán táplálkozó verebek viselkedését. A felvételek kb. 1 m-es magasságból, kézben tartott kamerával készültek, úgy hogy egy-egy kiszemelt színes gyűrűs veréb

és közvetlen környezete minél hosszabb időn keresztül (amíg a kísérletező szem elől nem téveszti) látszódjon a felvételen. A kísérletező akkor jött ki a sátorból, amikor a verebek a kihelyezett táplálékból már láthatóan sokat elfogyasztottak de még nem mindet. Ekkor újra letakarította a táblát és újabb 20 véletlenszerűen kiválasztott lyukba helyezett táplálékot, majd visszaült videózni a sátorba. Egy alkalommal 30-80 percig tartózkodott a sátorban, a videofelvételek pedig 07:00 és 11:00 óra között készültek.

Ivar-meghatározás – A madarak nemének megállapításához a gyűrűzött madaraktól 10-50 µl vérmintát vettünk tűszúrás követően a szárny vénájából. A vérmintákat Bruford & Saccheri (1998) alapján szállítottuk és tároltuk, Maniatis és mtsai. (1982) alapján a teljes DNS-t izoláltuk. A nemek meghatározását polimeráz láncreakció (PCR) segítségével felszaporított, a sexkromoszómák chromodomain helikáz DNS kötő fehérjéjét kódoló, homológ gének alapján végeztük (CHD1-W és CHD1-Z; Griffith & Tiwari 1995). CHD1 allélok felszaporításához a 2550F és a 2718R primereket használtunk (Fridolfsson & Ellegren 1999, Seress et al. 2007). A PCR terméket ethidium-bromidos festés után 1%-os agaróz gélen UV fényen vizualizáltuk. A nem meghatározását 32 egyed esetében másodízben is elvégeztük, 3 egyed nemét pedig még a vizsgálatot megelőző a költési szezonban morfológiai bélyegek (kötőfolt) alapján is meghatároztuk (Svensson 1992). Egyetlen egyed esetében sem kaptunk ellentmondásos eredményt az ismételt nem-meghatározások során.

Viselkedési adatok gyűjtése – Az említett 13 vizsgálati napon összesen 5 órányi videofelvétel készült a fenti módon. Mivel a viselkedési adatok gyűjtése rendkívül sok időt vett igénybe ezért egy nap felvételeiből legfeljebb 30 snittet választottunk ki véletlenszerűen részletes elemzésre. Snittnek definiáltuk azokat a rövid felvételeket, amelyeket a kísérletező folyamatosan, a kamera leállítása nélkül vett fel; egy nap alatt 14 – 90 db snitt lett felvéve. A 13 nap felvételeiből így összesen 378 snittet választottunk ki elemzésre.

Az elemzett felvételeken próbáltunk minél több színes gyűrűs verebet azonosítani, egy snitten átlagosan 4 különböző egyed gyűrű-kombinációját sikerült leolvasni. Az azonosított egyedeknél kétféle, potyázáskori és foltvédéskori, verekedést jegyeztünk fel attól függően,

hogyan a megfigyelt egyed új táplálékfolt megszerzésének, vagy a már megtalált táplálékfolt megvédésének kapcsán bonyolódott verekedésbe. Potyázáskori verekedésnek definiáltuk, ha egy egyed a csapattársa által már megtalált folthoz ment oda, a potyázott foltnál látható dulakodás alakult ki, de legalább testi kontaktusba került a két egyed. Foltvédéskori verekedésnek definiáltuk, ha egy foltnál táplálkozó egyedhez olyan csapattársa érkezett, akivel dulakodás tört ki, de legalább testi kontaktusba került a két egyed. Csak azokat a verekedéseket vettük figyelembe, ahol legalább az egyik egyed az agresszió valamilyen látható jelét mutatta (csípés, verekedés, dulakodás, hirtelen megindulás a másik egyed felé) és a verekedés kimenetele egyértelműen eldönthető volt, azaz valamelyik madár megfutamosodott, közvetlenül az agresszió megnyilvánulása után elhagyta a táplálékfoltot. Az egyedek potyázáskori, illetve foltvédéskori verekedési sikereiként az adott kategóriában megfigyelt győztes verekedéseinek és az adott kategóriában megfigyelt összes verekedéseinek a hányadosát definiáltam. E fejezet elemzése során csak a foltvédéskori verekedési eseményeket használtam fel, így a taktikahasználattal összefüggő táplálkozási viselkedést és a verekedési sikert egymástól független adatokból becsültem (l. Liker & Barta 2002). A potyázáskori verekedési eseményeket csak a **4.5. fejezet** elemzése során használtam fel, ahol a verekedési sikert nem a potyázással összefüggésben vizsgáltam. Ezekon kívül feljegyeztük az összes nem eldönthető kimenetelű verekedés és a nem agresszív interakciók (kettő vagy több veréb dulakodás nélkül táplálkozott egy táplálékfoltból) számát is.

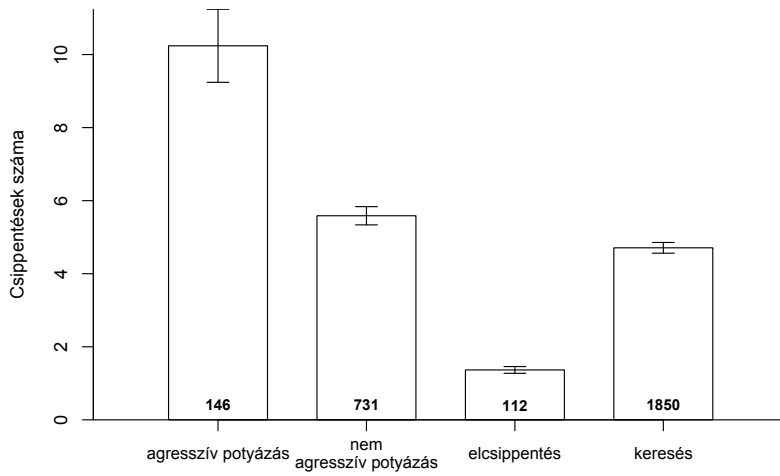
Minden azonosított egyed esetében táplálkozási eseményenként adatokat gyűjtöttünk a táplálkozási viselkedésről. Egy táplálkozási esemény a megfigyelés során az adott táplálékfoltból történő első csippenéssel kezdődött és a folt elhagyásával fejeződött be. Néha előfordult, hogy a megfigyelt madár a folt elhagyását követően rövidesen visszatért az előzőekben már használt folthoz, úgy hogy más foltból közben nem táplálkozott. Ezt akkor definiáltunk új folttalálási eseményként, ha közben a madár 10 cm-nél (az etetőtáblán lévő lyukak szerint 2 lyuk közötti távolság) messzebbre távolodott el. Táplálkozási időként definiáltuk a táplálékfoltnál eltöltött időt, továbbá feljegyeztük a megfigyelés teljes idejét, és a kettő különbségeként meghatároztuk a táplálékkereséssel töltött időt. Az így meghatározott táplálékkeresési idő esetenként alulbecsli a valós keresési időt (amikor a madarat

nem az előző folt elhagyásától vagy a táblára érkezéstől, hanem a kamera látóterébe érkezésétől videóztuk), azonban ez eredményeinket nem befolyásolja, mivel a keresési idő hosszát nem vizsgáltuk, csak az időegység alatt talált táplálékfoltok számát vagy az időegység alatt a táblán megtett távolságot vizsgáltuk az egyed összes megfigyelt táplálékkeresése során. Minden esetben feljegyeztük, hogy a talált táplálékfoltot az egyed potyázással vagy kereséssel találta. Ennek eldöntéséhez az eddigiek során használt, a **3.3. fejezetben** ismertetett definíciót használtuk, azonban a potyázáson belül további három kategóriába soroltunk minden folttalálást. Agresszív potyázásként definiáltuk, azokat a potyázásokat, amelyek során agresszív interakcióra került sor (csípés, verekedés, dulakodás, hirtelen megindulás a másik egyed felé), függetlenül attól, hogy a potyázó vagy a foltvédő egyed kezdeményezte az agresszív viselkedést. Elcsippentésként definiáltuk, ha a potyázó elhaladva egy másik táplálkozó egyed mellett, 1-2, legfeljebb 3 gyors egymást követő csippentéssel csent el élelmet a társa elől, majd továbbhaladt. Az elcsippentést a potyázó részéről sosem kísérte semmiféle agresszió. Nem agresszív potyázásként definiáltunk minden az elcsippentéstől különböző potyázást, amely során agresszív viselkedésre nem került sor (pl. a potyázó és a foltnál korábban tartózkodó madár békésen együtt csipegettek a foltból, vagy a potyázó érkezését követően agresszív interakció kibontakozása nélkül távozott valamelyik madár). Feljegyeztük a potyázási kísérleteket is, azaz minden olyan eseményt, amely során a megfigyelt egyed nem jutott táplálékhoz, de láthatólag megpróbált táplálkozni egy másik egyed által éppen használt foltból (a folt felé csippentett, vagy a folt mellett elhaladva belenézett a lyukba). A lyukak felett, vagy közvetlenül a lyukak mellett elhaladó madaraknál jól látszott, ha azok határozottan bepillantottak egy-egy lyukba, ezért ezeket az eseményeket is feljegyeztük. Az etetőtábla lyukrácsához viszonyítva feljegyeztük a táblán megtett távolságokat, továbbá minden táplálkozási esemény során megszámloltuk a csippentéseket (l. **3.3. fejezet**). A fentiekén kívül minden egyed esetében összesítettük az összes megfigyelést és meghatároztuk a teljes megfigyelés során az egyedre jellemző másodpercenkénti csippentési rátát a táplálkozási sikert becsülő változóként.

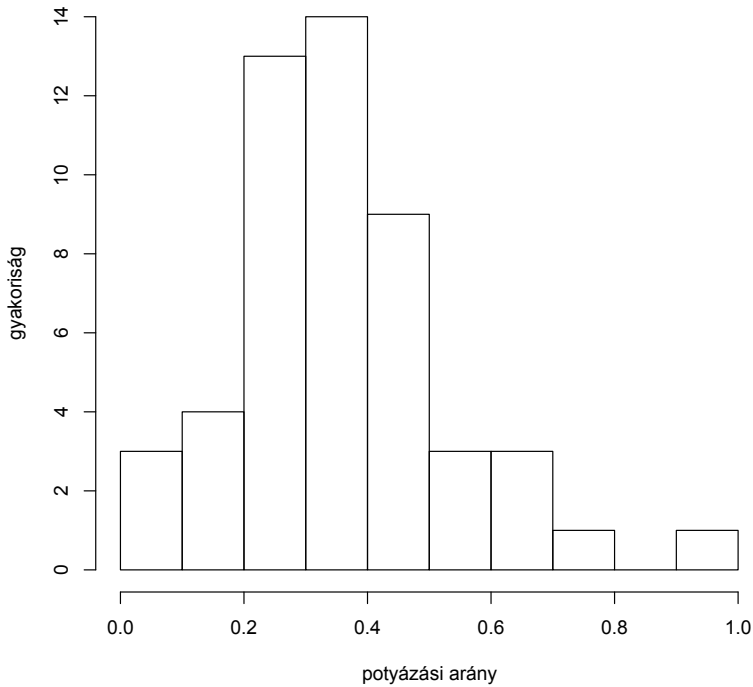
Statisztikai elemzések – Adatainkat a függő változók hibaeloszlásának megfelelően általánosított lineáris modellekkel elemeztük (l. **3.3. fejezet**). Az egyedek verekedéseinek kimenetele (győz vagy veszít), illetve a potyázási gyakoriságuk (potyázással vagy kereséssel talált táplálékfolt) elemzésének esetén binomiális hibaeloszlást és logit linket használtunk. A foltban töltött idő esetén gaussian hibaeloszlást és log linket, a csippentések számának elemzésénél pedig poisson hibaeloszlást és log linket használtunk kevert általánosított lineáris modellben, amelyben véletlen (random) hatásként az egyedek közötti esetleges különbségek zavaró hatását vettük figyelembe.

4.4.3. Eredmények

51 egyedileg azonosított madarat összesen 217 percig követtünk nyomon a felvételeken, ez idő alatt 2870 folttalálási eseményt és 509 egyértelmű kimenetelű foltvédéskori verekedést regisztráltunk. 42 egyed esetében volt adatunk a foltvédéskori verekedésekről és a táplálkozási eseményekről is. A táplálékfoltok megtalálása legnagyobb részben (64,7%) kereséssel történt, míg a foltok 25,7%-át nem agresszív potyázással, 5,6%-át agresszív potyázással és 3,9%-át elcsippentéssel találták a madarak. A potyázással talált foltokból a csippentések 26,1%-át szerezték a verebek agresszív módon (agresszív potyázással talált foltból). Az agresszív potyázással talált foltban több időt töltöttek ($6,0 \pm 0,54$ s) és többször csippentettek a madarak ($10,2 \pm 1,00$), mint a nem agresszív potyázással talált foltban (táplálkozási idő: $3,3 \pm 0,16$ s; *lmer*: $n=877$; $\chi^2_1 = 33803$; $P < 0,001$; csippentések száma: $5,6 \pm 0,25$; *lmer*: $n=877$; $\chi^2_1 = 12942$; $P < 0,001$). Legkevesebb időt töltötték ($2,4 \pm 0,08$ s) és legkevesebbet csippentettek ($4,7 \pm 0,15$) a kereséssel talált foltokból (*lmer* a nem agresszív potyázásokhoz hasonlítva mindkét esetben: $n=2581$; $\chi^2_1 > 4406$; $P < 0,001$; **4.4.1. ábra**). A csippentési ráták is különböztek a táplálékfolt megtalálásának függvényében. A csippentési ráta a nem agresszív potyázással talált foltokban nagyobb volt ($2,7 \pm 0,11$ 1/s), mint az agresszív potyázással talált foltoknál ($2,1 \pm 0,12$ 1/s; *lmer*: $n=877$; $\chi^2_1 = 22796$; $P < 0,001$), és a kereséssel talált foltok esetében volt a legnagyobb ($3,0 \pm 0,06$ 1/s); nagyobb, mint a nem agresszív potyázással talált foltokban (*lmer*: $n=2581$; $\chi^2_1 = 9269$; $P < 0,001$). Az elcsippentések definíció szerint rövid ideig tartottak ($0,5 \pm 0,04$ s; $n = 112$).



4.4.1. ábra A foltokénti csipentések száma (átlag ± SE) a potyázás különböző formáival, illetve a kereséssel talált táplálékfoltokból. Az oszlopokba írt számok az adott foltalálási forma esetén megfigyelt mintaszámokat jelölik.

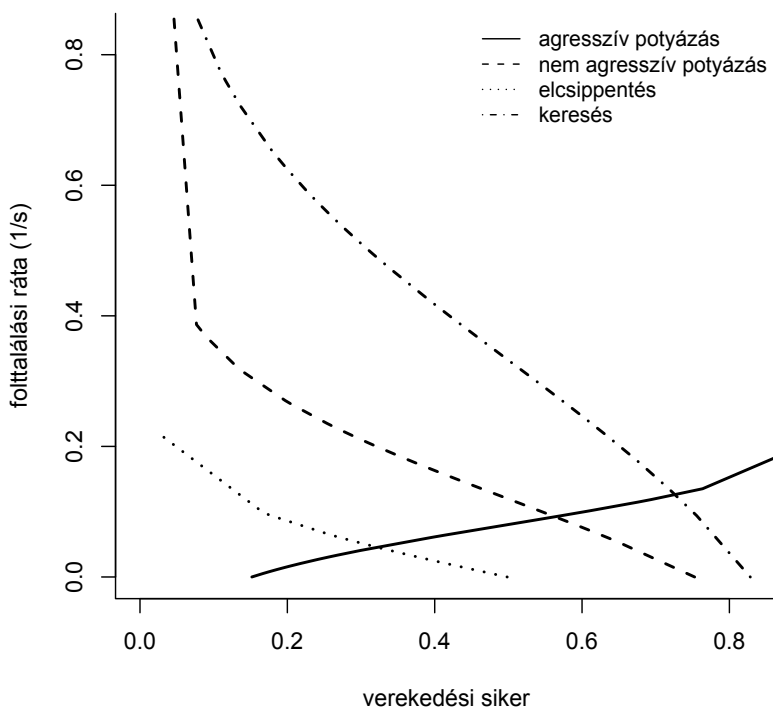


4.4.2. ábra A potyázás arányának eloszlása az etetőablán táplálkozó egyedileg azonosított mezei verek esetében.

Egy átlagos egyed a táplálékfoltok $36,1 \pm 2,57\%$ -át találta potyázással, a potyázás mindhárom formáját beleértve. Az egyes egyedeknél megfigyelt potyázási arányok eloszlását a **4.4.2. ábra** szemlélteti. Érdeemes megfigyelni, hogy kizárólagos taktikahasználatot mindössze 4 egyednél tapasztaltunk. Ezeknél az egyedeknél két esetben egy, egy-egy esetben pedig 3 és 5 folttalálási eseményt regisztráltunk. A potyázási arányokat egyedenként 1-181 (medián = 46) táplálkozási esemény alapján számoltuk. Egy átlagos egyed az etetőlábon $16 \pm 1,2$ másodpercenként keveredett agresszív összetűzésbe, az ideje $35 \pm 1,6\%$ -át töltötte kereséssel, keresés közben $1,6 \pm 0,09$ másodpercenként talált táplálékfoltot és másodpercenként $15 \pm 0,5$ cm-t tett meg, a táplálékfoltnál pedig másodpercenként $1,8 \pm 0,06$ alkalommal csipentett az etetőlábról.

A fentiekén túl 221 potyázási kísérletet és 1418 lyukbanézést is megfigyeltünk. A gyakrabban potyázó verebeknél a keresés folyamán nagyobb volt az időegység alatti potyázási kísérletek száma (*glm*: $n=51$; $\chi^2_1 = 54,061$; $P < 0,001$), kisebb volt az időegység alatti lyukbanézés számok száma (*glm*: $n=51$; $\chi^2_1 = 41,583$; $P < 0,001$), és kisebb volt az időegység alatt megtett távolság (*glm*: $n=51$; $\chi^2_1 = 9,401$; $P = 0,002$). A nemek nem különböztek a potyázás arányában (hímek: $33,6 \pm 3,46\%$; tojók: $36,4 \pm 4,31\%$; *glm*: $n=39$; $\chi^2_1 = 3,351$; $p = 0,067$).

A verekedésben sikerebb egyedek potyázási aránya nagyobb volt (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 29,117$; $p < 0,001$). Azonban a potyázás különböző formáit külön vizsgálva a táplálékkereséssel töltött idő során, a verekedési siker növekedésével csak az agresszív potyázással talált foltok időegységnyi száma nőtt (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 135,530$; $p < 0,001$), a nem agresszív potyázások rátája (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 44,250$; $p < 0,001$), és az elcsipentések rátája csökkent (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 17,381$; $p < 0,001$; **4.4.3. ábra**). A **4.4.3. ábrán** az is jól látszik, hogy a verekedésben sikerebb egyedek egyáltalán nem használták az elcsipentést. A verekedési sikerrel az összes potyázási forma időegységnyi rátája nem változott szignifikánsan (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 2,310$; $p = 0,129$), míg a kereséssel talált foltok rátája szignifikánsan csökkent (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 45,719$; $p < 0,001$; **4.4.3. ábra**). Így összességében a folttalálási ráta (a kereséssel és a potyázással találtaké összesen) csökkent a verekedési sikerrel (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 32,700$; $p < 0,001$). Szintén csökkent a verekedési sikerrel mind az összes táblán töltött időre vonatkoztatott csipentési ráta (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 25,811$; $p < 0,001$), mind pedig csak a táplálkozási időre vonatkoztatott csipentési ráta (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 79,722$; $p < 0,001$). Ellenben a verekedésben sikerebb egyedek hosszabb időt töltöttek átlagosan a foltokban (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 109,690$; $p < 0,001$), és többet csipentettek egy foltból (*glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 40,134$; $p < 0,001$).



4.4.3. ábra Az egyedek verekedési sikerének és a potyázás különböző formáival, illetve a kereséssel talált foltok folttalálási rátájának összefüggése.

4.4.4. *Diszkusszió*

Vizsgálatunkban elsősorban arra voltunk kíváncsiak, hogy mezei verebeknél a verekedési siker hogyan függ össze a potyázó táplálékkereső taktika használatával, illetve annak különböző formáival. Eredményeink szerint, sok más fajnál találtakhoz hasonlóan (pl. Rohwer & Ewald 1981, Caraco et al. 1989, Liker & Barta 2002), mezei verebeknél is a verekedésben sikeresebb madarak gyakrabban használják a potyázó taktikát. Tudomásunk szerint, első ízben vizsgáltuk célzottan a verekedési siker és a potyázás különböző formáinak összefüggését. Eredményeink azt mutatják, hogy a verekedésben sikeresebb verebek gyakrabban kezdeményeztek potyázást agresszív támadással, mint a verekedésben sikertelenebb társaik. Viszont éppen ellenkezőleg, a potyázás nem agresszív formáit – az elcsippentést és a nem agresszív potyázást – ritkábban használták, mint a sikertelenebb verekedők. Eredményeink alátámasztják az eddigi vizsgáltak során kialakult azon

nézetet, amely szerint a potyázás nem minden esetben csak a domináns, jó kompetitív képességű egyedek viselkedérepertoárjának része, hanem bizonyos formáinak (nem agresszív potyázás, elcsippentés) éppen a gyengébb kompetitív képességű (pl. Barnard & Sibley 1981; l. még *Fig. 2 in* Liker & Barta 2002) vagy éppen az aktuálisan rosszabb kondícióba került egyedek adaptív viselkedésében lehet fontos szerepe (Koops & Giraldeau 1996, Barta & Giraldeau 2000, Lendvai et al. 2004, Wu & Giraldeau 2005). A potyázás különböző, agresszív és nem agresszív, formáinak használata révén a domináns és a szubordináns egyedeknek egyaránt lehetősége nyílt arra, hogy táplálékfelvételi rátájukat és annak varianciáját a keresgélő-potyázó modellek gazdaságossági törvényszerűségei alapján e táplálékkereső taktikák segítségével optimalizálják (pl. Barta et al. 1997, Giraldeau & Beauchamp 1999, Barta & Giraldeau 2000).

A potyázás különböző formáinak gyakorisága valószínűleg az aktuális körülmények hatásával, illetve fajok között is jelentősen változhat. Lendvai és mtsai. (2006) például házi verebek éjszakai energiafelhasználását növelték kísérletesen, amelyet követően a domináns egyedek jobban tudták növelni potyázási gyakoriságukat, mind a szubordinánsak, amikor reggeli táplálkozás során a kockázatkerülő potyázó taktika alkalmazására törekedtek. Bár a szerzők nem tettek különbséget a potyázás agresszív és nem agresszív formái között, feltehetően a vizsgálatban a domináns egyedek potyázási arányukat agresszió, illetve kompetitív előnyük révén, azaz feltehetően agresszív potyázási formák révén tudták növelni. Ellenben szubordináns társaik csak elhanyagolható mértékben tudták növelni a potyázás gyakoriságát. Elképzelhető, hogy ez egyrészt annak köszönhető, hogy a nem agresszív potyázási formák használatának gyakoriságát adott körülmények között kevésbé lehet rugalmasan változtatni, például ezek gazdaságosságát erőteljesebben befolyásolhatják a táplálékeloszlással összefüggő tényezők. Másrészt, egy másik, házi verebeken végzett, vizsgálatból tudjuk, hogy e fajnál nagyon magas, szinte kizárólagos lehet az összes potyázásból az agresszív potyázások aránya (Liker & Barta 2002), így elképzelhető, hogy a nem agresszív potyázási formák jelentősége elhanyagolható. Ez utóbbi vizsgálatban agresszív potyázásokból származott az összes potyázás során megfigyelt csippentések 95,3%, míg a mi vizsgálatunkban mindössze 26,1%-a. Ez arra enged

következtetni, hogy legalábbis a két vizsgálat tanúsága szerint, a mezei verebek esetében sokkal jelentősebbek a potyázás nem agresszív formái. Bár más vizsgálatban házi verebeknél is gyakorinak találták a potyázás nem agresszív formáit (Barnard & Sibley 1981).

Az agresszív potyázással talált foltokban tovább tartózkodtak az egyedek, illetve többet csipentettek belőle. Ez feltételezhetően szintén annak a következménye lehet, hogy az agresszív potyázásokat a jobb verekedési képességű, domináns egyedek kezdeményezték, amelyek a táplálékfoltokat jobban meg tudták védelmezni. Erre utal, hogy a verekedésben sikeresebb egyedek többet csipentettek és több ideg táplálkoztak egy-egy foltból.

A legtöbb eddigi vizsgálathoz hasonlóan azt kaptuk, hogy a vizsgált madarak jóval gyakrabban találtak táplálékfoltot kereséssel, mint potyázással. Azonban a vizsgált körülmények között a mezei verebek átlagosan jóval gyakrabban jutottak táplálékhoz potyázás révén (36%), mint a **4.2. fejezetben** ismertetett tanulmányban (22%), vagy egy, a közeli rokon házi verebeken végzett vizsgálatban (17%; Liker & Barta 2002). A potyázás gyakoriságának nagyarányú változása a két mezei verebeken végzett vizsgálatnál a rugalmas taktikahasználatot bizonyítja ennél a fajnál, amely minden bizonnyal az adott körülményeknek megfelelő optimális taktikahasználatnak köszönhető. Az általunk kontrollált körülmények közül kettő különbözött a két vizsgálat között. E vizsgálatban a tábla helyzete a **4.2. fejezet** közeli (0,5m) és távoli (2,0m) táblaállásához képest köztes helyzetben, a fedezéket nyújtó bokortól 1,5m-re volt. A **4.2. fejezetben** ismertetett vizsgálat során a bokorhoz közel 18%-ban, a bokortól távol 28%-ban használta egy átlagos egyed a potyázó taktikát, így az etetőtábla bokorhoz képesti köztes távolsága alapján a két érték közötti potyázási arányt várnánk. A két vizsgálat közötti másik különbség, hogy ebben a vizsgálatban az etetőtáblán 20 lyukba helyeztünk el egy-egy teáskanálnyi kukoricadarát, míg a **4.2. fejezetben** ismertetett vizsgálatban 10 lyukba. Ezáltal nemcsak a táplálék mennyiségét növeltük az etetőtáblán, hanem növeltük a táplálékfoltok sűrűségét is, amely eredményezheti a potyázás gyakoribb használatát (Caraco & Giraldeau 1991, Koops & Giraldeau 1996), habár a nagymértékű különbség kialakulásában elképzelhető, hogy más hatások is (pl. környezeti tényezők) szerepet játszottak. A potyázás gyakoriságát vizsgáló laboratóriumi munkákban nem ritka az ettől jóval nagyobb potyázási arány

sem (pl. Coolen 2002, Lendvai et al. 2004, 2006), sőt ugyanezen az etetőábrán végzett másik vizsgálat során mi is tapasztaltunk szabadon élő mezei verebeknél 60% körüli potyázási arányt (Mónus F., Barta Z. *nem publikált adatok*).

4.3. fejezetben ismertetett vizsgálatban, egyedileg nem azonosítható mezei verebek viselkedése alapján feltételeztük, hogy mezei verebeknél a kizárólagos taktikahasználat ritka. Jelen vizsgálatunk eredményei, melyben egyedileg azonosított, szabadon élő mezei verebekben, egyedenként számos tápláléktalálási eseményt figyeltünk meg, minden kétséget kizáróan megerősítik előző feltételezésünket. Azoknál az egyedeknél, amelyek esetében ötnél több tápláléktalálási eseményt figyeltünk meg egyetlen esetben sem tapasztaltunk kizárólagos taktikahasználatot. Néhány előző vizsgálatához hasonlóan (Coolen et al. 2001, Liker & Barta 2002), eredményeink szerint e fajnál is meghatározhatóak a taktikahasználatához szorosan kapcsolódó viselkedések. A taktikahasználatot a potyázással vagy kereséssel talált foltok arányán kívül, a keresés során időegység alatti lyukbanézések és potyázási kísérletek számával, illetve a időegység alatt megtett távolsággal is jellemezhetjük.

Mind a folttalálási rátában, mind a csipentési rátában kifejezett táplálkozási siker csökkent a verekedési siker növekedésével, ami ellentmond a várakozásoknak. Más vizsgálatokban foltosan elhelyezkedő tápláléknál a dominanciaranggal a táplálkozási siker kis mértékben, bár statisztikailag gyakran nem szignifikánsan nőtt (pl. Rohwer & Ewald 1981, Theimer 1987, Liker & Barta 2002). Vizsgálatunkban az eredményezhette a verekedésben sikeresebb egyedek kisebb táplálkozási sikerét, hogy mind a keresési idő, mind a táplálékfoltban töltött idő alatt gyakrabban keveredtek verekedésekbe, mint a verekedésben sikertelenebb verebek (l. **4.5. fejezet** eredményeit), és a verekedések jelentős idővesztéséget jelenthettek a táplálkozás során. A táplálkozási siker és a dominanciarang kapcsolata több vizsgálat szerint a táplálék eloszlásától is függ (Rohwer & Ewald 1981, Theimer 1987). Feltételezhetően vizsgálatunkban a táplálék mennyisége és eloszlása eredményeképpen a dominánsak nem tehettek szert olyan mértékű előnyre a szubordinánsakkal szemben, ami ellensúlyozta volna náluk a gyakoribb verekedésekből adódó idővesztéséget a táplálkozás során.

Vizsgálatunkban nem találtunk különbséget a nemek között a potyázó táplálékkereső taktika használatában, annak ellenére, hogy korábbi megfigyelésekkel összhangban (Cramp & Perrins 1994) a **4.5. fejezetben** a hímeket dominánsnak találtuk a tojók felett, és a verekedési sikerrel vizsgálatunkban nőtt a potyázás használatának gyakorisága.

Összegzésként elmondható, hogy mezei verebeknél a verekedési siker sok tekintetben befolyásolja a keresgélő és potyázó táplálékkeresési taktikák használatát. A verekedésben sikeresebb egyedek gyakrabban használják összességében a potyázó taktikát, azonban a potyázás egyes formái a verekedésben eltérő sikerű egyedekhez köthetőek. Egy előző vizsgálatunkkal (**4.2. fejezet**) összevetve elmondható továbbá, hogy a mezei verebek a keresgélő és potyázó táplálékkeresési taktikák használatának arányát képesek az adott körülményekhez igazodva széles határok között, rugalmasan változtatni, azonban a kizárólagos taktikahasználat e faj esetében ritka.

4.5. A dominanciarang jelzése mezei verebeknél

*Mónus, F., Szabó, K., Lózsa, A., Péntes, Zs. & Barta, Z. Intersexual size and plumage differences in Tree Sparrows (*Passer montanus*) – a morphological study based on molecular sex determination. (benyújtott kézirat: **Acta Zool. Acad. Sci. H.**)*

Mónus F., Barta Z., Liker A. (nem publikált eredmények)

4.5.1. Bevezetés

Általános jelenség, hogy az állatok egyedei nem egyenlő eséllyel juthatnak a különböző forrásokhoz (Maynard Smith & Price 1973). Kompetitív képességeikben kisebb vagy jelentősebb különbségek is lehetnek (pl. Barta & Giraldeau 1998), amelyek kiemelkedő jelentőséggel bírnak a forrásokhoz való hozzájutás szempontjából (Hegner 1985, Janson 1990, Møller 1990a,b, Lundborg & Brodin 2003). A kompetitív képességekbeli különbségek leggyakrabban verekedésekben, dulakodásokban és az egyedek közötti dominanciarangsor kialakulásában nyilvánulnak meg. A költséges és gyakori összetűzések elekerülése érdekében a csapaton belüli rangsor megállapítását gyakran jelzések segítik (Liker 2002; l. még Liker & Barta 2001). Kompetitív különbségek kialakulása és a kompetitív képességet jelző jelzések megléte különösen gyakori és széles körben tanulmányozott csapatosan táplálkozó madarak esetében (Senar 1999). A dominancia rang jelzése énekesmadaraknál gyakran a tollruha melanin alapú színes (fekete, barna, vörösbarna) foltjaival történik (pl. Senar 1999, Badyaev & Hill 2000).

A mezei veréb a szaporodási időszakon kívül kisebb és nagyobb csapatokban egyaránt táplálkozó szociális madár, csapatokon belül, táplálkozás közben gyakoriak az egyedek közötti agresszív verekedések (Summers-Smith 1995). Torkán mindkét nemnél fekete tollak alkotta folt található, mely elhelyezkedésében, színében, méretében is hasonlít közeli rokona, a házi veréb hímjeinek tollruháját díszítő begyfolthoz. Ez utóbbi a madarak esetében az egyik legtöbbet kutatott színes tollazati jelzés (pl. Møller 1987a,b, 1988, 1990b, Gonzalez et al. 1999a,b, 2001, Liker & Barta 2001, Buchanan et al. 2003, McGraw et al. 2003, Ringsby et al. 2009). A mezei veréb ezen kívül élőhelyén általában gyakori és könnyen megfigyelhető, ennek ellenére mindössze elenyésző ismereteink vannak arra vonatkozóan, hogy fekete torokfoltja szolgálhat-e státuszjelzésként az egyedek interakciói során.

Egy aviáriumi vizsgálat során három mezei veréb csapatban figyelték az egyedek közötti verekedések kimenetelét, és állították fel dominancia-rangsort csapatonként a madarak párosai között megfigyelt verekedési sikerek figyelembe vételével (Torda et al. 2004). A három csapatból kettőnél az egyedek lineáris dominancia sorrendbe voltak rendezhetőek, azaz a párok közötti verekedési sikerek alapján egyértelmű sorrendet lehetett az egyedek között felállítani (De Vries 1995, 1998 alapján). A három csapatból egyénél, ahol a dominancia sorrend a leglineárisabb volt, a csapattagok fekete torokfolt méretének variációját több mint 60%-ban magyarázta a dominancia-sorrend. A dominancia-sorrend és más morfológiai jellemző között egyetlen csapatnál sem találtak összefüggést. Jóllehet a tanulmány nem támogatja minden kétséget kizárólag az elképzelést, hogy e fajnál a torokfolt státuszjelzésként működhet, legalábbis felveti ennek lehetőségét. A csapatok közötti különbségek magyarázataként a szerzők több lehetséges tényezőt megjelölnek (pl. a csapatok nem szerinti vagy kor szerinti összetétele, a csapattagok előzetes ismeretei egymásról). A jelzések használatában ehhez hasonló inkonzisztenciák más fajnál is gyakran előfordulnak (pl. Jackson et al. 1988, Solberg & Ringsby 1997). Másrészt a szerzők utalnak arra is, hogy a dominancia-sorrend pontos megállapításának is számos buktatója lehet, így a dominanciarang és valamilyen morfológiai jelleg valós összefüggésének kimutatására eleve a leglineárisabb sorrendet mutató csapatnál volt a legnagyobb esély. Tudomásunk szerint ezen kívül még két vizsgálatban közöltek eddig adatokat a mezei verebek torokfoltját illetően (Cordero 1992, Pinowska et al. 1998). Mindkét vizsgálatban azt állapították meg, hogy a hímek torokfoltja nagyobb a nőstényekénél, azonban a torokfolt lehetséges jelzés szerepéről egyik munka sem tesz említést. A torokfolt méretének nemek közötti különbsége talán magyarázható azzal, hogy a hím mezei verebek gyakran valamelyest nagyobbak a tojóktól (l. **4.5.1. táblázat**).

Vizsgálataink során, a terepen befogott mezei verebek esetében számos morfológiai jellemző mérése mellett a torokfolt méretét is mértük. Az egyedi azonosításra alkalmas színes gyűrűk kombinációjával ellátott verebekről táplálkozás közben az eddigi vizsgálatok során is alkalmazott etetőtáblán felvételeket készítettünk, majd a videofelvételeken azonosított egyedek verekedéseinek kimenetelét feljegyeztük. Így alkalmunk nyílt arra,

hogy néhány egyszerű korrelációs elemzéssel vizsgáljuk azt az előzetes feltételezést, miszerint a fekete torokfolt a mezei verebeknél a szociális interakciókban a dominanciarang jelzésére használt jelleg. Mivel az eddigi vizsgálatok különbséget találtak a nemek között morfológiai jellemzők tekintetében (l. **4.5.1. táblázat**), illetve néhány megfigyelés arra is utal, hogy a hím mezei verebek dominánsak lehetnek a tojó madarak felett (Cramp & Perrins 1994), ezért a befogott verebek nemét is meghatároztuk. Az eddigi vizsgálatokban használatos morfológiai alapon történő ivar-meghatározás helyett megbízhatóbb, DNS alapú módszert használtuk.

Továbbá vizsgáltuk, hogy a mezei verebek torokfoltja milyen morfológiai jellemzőkkel áll összefüggésben, a torokfolt mérete és a többi mért morfológiai jellemző különbözik-e a nemek között, illetve a torokfolt és más morfológiai jellemzők között találunk-e valamilyen különbséget, pl. a nemek közötti különbség mértékében vagy a jelleg változatosságában. Végül diszkriminancia analízis segítségével vizsgáltuk, hogy a morfológiai méréseink alapján elkülöníthetőek-e a nemek a vizsgált populációban.

4.5.1. táblázat Irodalmi példák mezei verebek nemek közötti különbségeire.

vizsgált populáció	nemek között különböző bélyeg	referencia^a
<i>P. m. montanus</i>		
Németország	szárnyhossz, farokhossz, csüd hossz, testsúly	(1.)
Németország	sternum hossz, mellcsonttaréj hossz, ulna hossz	(2.)
Észak-Amerika	sternum szélesség	(2.)
Spanyolország	torokfolt alak, torokfolt méret, pofafolt fehérsége	(3.)
Svájc	csüd hossz, testsúly	(4.)
<i>P. m. saturatus</i>		
Dél-Korea	szárnyhossz, torokfolt méret	(5.)

^a : (1.) Clausing & Clausing 1976, (2.) St.Louis & Barlow 1991, (3.) Cordero 1992, (4.) Heeb 2001, (5.) Pinowska et al. 1998.

4.5.2. Módszerek

Kísérleti leírás – Az 1999 őszén színes gyűrűk egyedi kombinációjával ellátott mezei verébekről készült videofelvételekről gyűjtött viselkedési adatokat, illetve az egyedek befogásakor lemerített morfológiai adatokat elemeztük. Az elemzésekhez használt videofelvételek és adatok megegyeznek az előző fejezetben használtakkal, így a **4.4.2. fejezet** tartalmaz részletes leírást a *Kísérleti leírás* bekezdésben a felvételek készítésének körülményeiről, az *Ivar-meghatározás* bekezdésben a megfigyelt madaraknemének meghatározásáról, a *Viselkedési adatok gyűjtése* bekezdésben pedig az adatgyűjtési módszerekről.

Morfológiai jellemzők mérése – Befogásakor a következő biometriai adatokat mértük le minden egyedről standardizált, az egyes méréseknek megfelelő tartási helyzetben: testsúly 0,5 g pontossáig Pesola rugós mérleg segítségével; csüd hossz, csőr hossza, magassága és szélessége 0,1 mm pontossáig tolómérő segítségével; farokhossz, szárnyhossz, torokfolt szélessége és magassága 1 mm pontossáig átlátszó műanyag vonalzó segítségével. Szintén standardizált tartási helyzetben egy méretstandardként szolgáló vonalzóval együtt madarak torokfoltját szemből le is fotóztuk. Az elengedés előtt a torokfolt méreteket másodízben is lemerítettük, és a torokfotózást is megismételtük. A torokfolt méretének jellemzésére négy változót használtunk: folt szélesség, folt magasság, folt szélesség × folt magasság (a mezei veréb torokfoltja megközelítőleg téglalap alakú) és a digitalizált fotókról *ImageJ 1.24 for Linux* képanalizáló program segítségével mért terület adatokat. A tanulmány során elemzéseinkben a fotókról mért torokfolt területét használjuk, mivel ennek a változónak volt legnagyobb az ismételhetsége ($r = 0,79$; $F_{72,73} = 8,33$; $p < 0,001$; Lessels & Boag 1984 alapján).

Statisztikai elemzések – A morfológiai változók eloszlása közel normális volt, ezért azokat transzformáció nélkül használtuk a parametrikus tesztekben. Az általánosan használt statisztikai teszteken (t-próba, F-próba, Mann-Whitney U-teszt, Spearman-féle rangkorreláció) és az előző fejezetekben is használt általánosított lineáris modelleken kívül a következő statisztikai eljárásokat használtuk.

A torokfolt területével összefüggő morfológiai bélyegek vizsgálatánál kovarinacia analízist használtunk, amely az egyes kovariánsok hatását a többi modellbe bevitt kovariáns hatására kontrollálva vizsgálja. A kovarinacia analízis során csak azokat a fontosabb morfológiai bélyegeket vettük be a modellbe, amelyekkel összefüggésben a torokfolt méret korrelációja könnyen értelmezhető: így a testméret jellemzésére az általánosan használt csüd hosszát és szárny hosszát, illetve ezeken túl a testsúlyt.

A verekedések sikerességével összefüggésben is ugyanezeknek a változóknak, továbbá a torokfolt területének a hatását vizsgáltuk meg. Itt azonban általánosított lineáris modelleket használtunk, mivel a verekedések kimenetele binomiális eloszlású változó volt (győz vagy vesz). A kovariancia analízishez hasonlóan egy-egy változó hatását a többi változó hatására kontrollálva adtuk meg. Így annyi modellt építettünk amennyi függő változót vizsgáltunk, és az aktuálisan vizsgált változót utolsóként tartalmazó modell alapján az adott változóra kapott eredményeket a közöltük.

Az egyedek nemének morfológiai mérések alapján történő besorolását lineáris diszkriminancia analízissel végeztük 1:1 a priori ivararánytal és „leave-one-out” osztályozási eljárással (Bosch 1996 nyomán). A diszkriminancia analízis során az első lépésben minden mért morfológiai jelleget bevittünk a modellbe, majd „backward stepwise” változószelektációs eljárással azonosítottuk a jelentős hatású változókat. A modellből való eltávolítás kritikus értékeként $p \geq 0,1$ szintet határoztunk meg.

4.5.3. *Eredmények*

A verekedési sikerrel összefüggő morfológiai jellegek – 51 egyedileg azonosított madarat összesen 217 percig követtünk nyomon a felvételeken. Ezalatt 1021 egyértelmű kimenetelű verekedést regisztráltunk, 512 potyázáskorit és 509 foltvédéskorit. Az egyedek potyázáskori és foltvédéskori verekedési sikere szignifikánsan, pozitívan korrelált annak a 40 egyednek az esetében, amelyeknél mindkét kategóriában volt legalább egy regisztrált verekedés ($r_s = 0.620$, $p < 0.001$, $n = 40$), ezért a továbbiakban a két verekedési kategóriát összevonva kezeltem. Négy egyed esetében nem figyeltünk meg egyetlen verekedést sem, így összesen

47 egyed esetében volt adatunk a verekedés sikerességére (egyedenként 1-63 db verekedés alapján; medián = 11). 35 egyed (15 hím és 20 tojó) esetén állt rendelkezésünkre minden adat, beleértve a morfológiai bélyegeket, a verekedések sikerességét és az ivar-meghatározást is.

A verekedés sikeressége a hímeknél negatívan korrelált a szárnyhosszal és a súllyal, pozitívan korrelált a csüdhosszal és a torokfolt területével. Ezek közül a torokfolt területe magyarázta a variancia legnagyobb részét (**4.5.2. táblázat**). A tojóknál a verekedési siker, a hímeknél tapasztaltakkal éppen ellentétesen, pozitívan korrelált a szárnyhosszal, és negatívan a csüdhosszal. Ezek közül a szárnyhossz hatása lényegesen erősebb volt. A tojóknál a verekedési siker nem korrelált a súllyal és a torokfolt területével (**4.5.2. táblázat**).

A verekedésben sikeresebb egyedek időegység alatt több verekedésben vettek részt (*glm*: $n=47$; $\chi^2_1 = 167,270$; $p < 0,001$). A verekedési siker és az időegység alatti verekedések erős pozitív összefüggése akkor is megmaradt, ha a verekedési sikert és a verekedések számát egymástól független adatok alapján számoltuk (potyázáskori verekedések sikeressége a foltvédéskori verekedések egységnyi táplálkozási időre vonatkoztatott számának függvényében; *glm*: $n=46$; $\chi^2_1 = 68,103$; $p < 0,001$; a foltvédéskori verekedések sikeressége a potyázáskori verekedések egységnyi keresési időre vonatkoztatott számának függvényében; *glm*: $n=42$; $\chi^2_1 = 79,494$; $p < 0,001$). Ellenben csökkent a verekedési sikerrel az összes egyéb (nem agresszív, illetve nem eldönthető kimenetelű) interakció rátája (*glm*: $n=47$; $\chi^2_1 = 76,890$; $p < 0,001$).

A percenkénti agresszív verekedések száma nem különbözött a hímeknél és a tojóknál (hímek: $4,7 \pm 0,53$ 1/min; tojók: $3,7 \pm 0,41$ 1/min; Mann-Whitney U-teszt: $U = 235,0$; $p = 0,149$; $n_1 = 16$; $n_2 = 23$). Szintén nem különbözött a hímek és a tojók között az összes verekedésből a megfigyelt egyedek által kezdeményezett verekedések aránya (hímek: $54,9 \pm 3,72$ %; tojók: $50,4 \pm 3,95$ %; Mann-Whitney U-teszt: $U = 181,5$; $p > 0,2$; $n_1 = 16$; $n_2 = 23$), a hímek viszont nagyobb arányban nyerték a verekedéseket, mint a tojók (hímek: $37,0 \pm 7,86$ %; tojók: $17,2 \pm 4,65$ %; Mann-Whitney-t: $U = 218,5$; $p = 0,049$; $n_1 = 15$; $n_2 = 21$).

4.5.2. táblázat Hím és tojó mezei verebek verekedési sikerével összefüggő fontosabb morfológiai bélyegek (általánosított lineáris modell, nemenként; l. Statisztikai analízisek).

	df	deviancia	χ^2 – próba p értéke	$\beta \pm SE$
hímek^a				
csüd hossz	1	19,041	< 0,001	1,025 \pm 0,241
szárny hossz	1	33,439	< 0,001	-0,881 \pm 0,167
súly	1	36,925	< 0,001	-0,925 \pm 0,162
torokfolt területe	1	86,402	< 0,001	9,078 \pm 1,160
tojók^a				
csüd hossz	1	5,421	0,020	-0,627 \pm 0,268
szárny hossz	1	34,499	< 0,001	0,616 \pm 0,130
súly	1	0,025	0,875	-0,025 \pm 0,157
torokfolt területe	1	0,939	0,333	-0,830 \pm 0,862

^a – hímek (n = 15), tojók (n = 20)

4.5.3. táblázat Mezei verebek (*Passer m. montanus*) kelet-magyarországi populációjában a morfológiai bélyegek átlagos értékei, variációs koefficiensei (CV%), és a mért bélyegek terjedelmének, átlagának és varianciájának nemek közötti összehasonlítása. Rövidítések a fejlécben: SZ. – szélesség, M. – magasság.

	testméret jellemzők						tollazati bélyegek	
	szárny hossz	farok hossz	csüd hossz	csőr hossz	csőr SZ.	csőr M.	test súly	torokfolt terület
átlag^a								
hímek	73,0	58,3	18,94	8,16	5,74	6,17	21,3	102,5
tojók	70,1	56,5	18,66	8,01	5,61	6,09	20,4	86,8
összes	71,5	57,4	18,79	8,08	5,67	6,13	20,8	94,4
CV %								
hímek	1,76	2,76	2,96	3,99	4,47	4,38	5,07	23,74
tojók	2,21	2,87	2,92	4,15	4,35	3,84	5,69	19,89
összes	2,82	3,20	3,02	4,16	4,55	4,14	5,83	23,65
nemek közötti összehasonlítás								
terjedelem								
átfedés (%)	21,4	62,5	78,6	86,7	85,7	73,3	66,7	55,7
átlagok								
t-statisztika	10,29	5,981	2,801	2,383	2,795	1,986	4,762	3,961
p-érték ^b	< 0,001	< 0,001	0,006	0,019	0,006	0,050	< 0,001	< 0,001
varianciák								
F-statisztika	0,683	0,981	1,059	1,041	1,105	1,255	0,870	1,987
p-érték ^b	0,923	0,528	0,415	0,442	0,354	0,198	0,700	0,005

Hímek (n = 54), tojók (n = 58), összes (n = 112).

^a – A feltüntetett adatok mértékegységei: testsúly (g), torokfolt terület (mm²), az összes többi esetben mm.

^b – A vastagon szedett p-értékek a 8 összehasonlításra történt Bonferroni igazítás után is szignifikánsak p = 0,05 szignifikancia szinten (kritikus α = 0,0063).

Morfológiai jellegek nemek közötti különbségei – 112 azonosított ivarú mezei verébről, 54 hímről és 58 tojóról, álltak rendelkezésünkre a torokfolt méretére és egyéb morfológiai bélyegekre vonatkozó adatok. Minden mért morfológiai jelleg szignifikánsan nagyobb volt a hímeknél, mint a tojóknál (**4.5.3. táblázat**). A csőrhosszak és a csőrmagasságok közti különbségek kivételével az eltérések 8 összehasonlításra végzett Bonferroni igazítás után is szignifikánsak (**4.5.3. táblázat**). A mért morfológiai paraméterek közül a legkisebb átfedés a hímek és tojók között a szárnyhossz esetében volt (mindössze 21%). A legnagyobb változatosságot, a variációs koefficiens legnagyobb értékeit, a torokfolt méreteiben találtuk (8-24%; **4.5.3. táblázat**). A torokfolt területének varianciája szignifikánsan nagyobb volt a hímeknél, mint a tojóknál. Ez a különbség a Bonferroni igazítás után is szignifikáns maradt ($p = 0,04$) míg az összes többi morfológiai bélyeg tekintetében a varianciák különbsége messze nem volt szignifikáns a hímek és a tojók között (**4.5.3. táblázat**). A torokfolt területe a fontosabb morfológiai bélyegek közül (csüd hossz, szárnyhossz, súly) eggyel sem korrelált a hímeknél, míg a tojóknál pozitívan korrelált a testsúllyal (**4.5.4. táblázat**). A „stepwise” diszkriminancia analízisben a szárnyhossz, a testsúly és torokfolt területe bizonyult a legjelentősebb hatásúnak a nemek elkülönítésében. E három változó segítségével az egyedek nemét a hímek 87,0%-ánál és a tojók 89,7%-ánál, összesen az egyedek 88,4%-ánál tudtuk helyesen besorolni (**4.5.5. táblázat**). A nemek elkülönítésében a szárnyhossznak volt a legnagyobb szerepe, egyedül a szárnyhossz alapján az egyedek 90,2%-ának a nemét lehetett helyesen besorolni, a többi változó nem járult hozzá a nemek pontosabb besorolásához (**4.5.5. táblázat**). Egyedül a torokfolt területe alapján az egyedek 64,3%-ának a nemét lehetett helyesen besorolni (**4.5.5. táblázat**).

4.5.4. táblázat Hím és tojó mezei verebek torokfoltjának területével összefüggő fontosabb morfológiai bélyegek (ANCOVA).

	df	MS	F-érték	p	B ± SE
hímek^a					
csüd hossz	1	0,0608	1,006	0,321	-0,065 ± 0,064
szárny hossz	1	0,0003	0,005	0,946	0,002 ± 0,028
súly	1	0,1185	1,962	0,168	0,047 ± 0,034
maradék	50	0,0604			
tojók^a					
csüd hossz	1	0,0058	0,209	0,650	-0,022 ± 0,050
szárny hossz	1	0,0031	0,110	0,741	0,005 ± 0,015
súly	1	0,1578	5,652	0,021	0,055 ± 0,023
maradék	54	0,0279			

^a – hímek (n = 54), tojók (n = 58)

4.5.5. táblázat Nemek elkülönítésének pontossága mezei verebeknél egy-egy mért jellegen vagy összetett függvényen alapuló diszkriminancia analízissel.

mért jelleg	Wilks' λ	p-érték ^a	helyesen osztályozott egyedek	
			hímek	tojók
szárny hossz (SZ)	0,494	<0,001***	90,7% (49/54)	89,7% (52/58)
farok hossz	0,755	<0,001***	74,1% (40/54)	74,1% (43/58)
testsúly (S)	0,838	<0,001***	74,1% (40/54)	60,3% (35/58)
torokfolt terület (T)	0,878	<0,001***	61,1% (33/54)	67,2% (39/58)
csüd hossz	0,933	0,006**	63,0% (34/54)	72,4% (42/58)
csőr szélesség	0,934	0,006**	68,5% (37/54)	58,6% (34/58)
csőrhossz	0,951	0,019*	64,8% (35/54)	65,5% (35/58)
csőr magasság	0,965	0,050*	55,6% (30/54)	60,3% (35/58)
összetett függvények				
$D_1=0,65 \times SZ + 0,32 \times S - 53,10$	0,461	0,006**	85,2% (46/54)	84,5% (49/58)
$D_2=0,63 \times SZ + 0,26 \times S + 1,11 \times T - 51,41$	0,448	0,078~	87,0% (47/54)	89,7% (52/58)

^a – F-próba szignifikancia szintje a modelltől egy változó eltávolítása esetén (az összetett függvényeknél az utolsó változó esetén). ~: p < 0,1; *: p < 0,05; **: p < 0,01; ***: p < 0,001

4.5.4. *Diszkusszió*

Vizsgálatunk elsődleges célja volt felderíteni, hogy a mezei verebek fekete torokfoltjának lehet-e szerepe a kompetitív képességek jelzésében, azaz szolgálhat-e ez a jelleg státusz jelzésként, ahogy azt a melanin alapú színes tollazati bélyegek esetében sok fajnál (Senar 1999), többek között a közeli rokon házi veréb esetében is kimutatták (pl. Møller 1987a, Liker & Barta 2001). A vizsgált mezei verebek hímjeinek esetében a verekedési siker változatosságát legnagyobb mértékben a torokfolt területe határozta meg. Minél nagyobb volt a madár torokfoltja, annál sikeresebb volt a verekedésekben. A tojók esetében egészen más volt a helyzet, itt a verekedési sikert legnagyobb mértékben a szárnyhossz határozta meg, minél hosszabb volt a madár szárnya annál sikeresebb volt a verekedésben. Továbbá, kisebb mértékben a hímek verekedési sikere pozitívan korrelált a csüdhszal, és negatívan a szárnyhosszal és a testsúllyal, míg a tojók verekedési sikere kis mértékben negatívan korrelált a csüdhszal. Mivel a verekedési siker és az egyedek dominanciarangja összefügg a laza csapatokban táplálkozó madaraknál (Liker & Barta 2001), eredményeink arra engednek következtetni, hogy a torokfolt nagysága státusz jelzésként működik a hím mezei verebeknél, ellenben valószínűleg nincs ilyen szerepe a tojók esetében. Ezen eredmények jól összecsengenek a mezei verebek torokfoltjának méretét és dominanciarangját eddig vizsgáló egyetlen munkával (Torda et al. 2004). E vizsgálatban három mezei veréb csapatból csak egyben találtak szignifikáns kapcsolatot a dominanciarang és a torokfoltméret között. A szerzők szerint a csapatok közötti különbségek egyik lehetséges magyarázata, hogy nem ismerték a csapatok ivarösszetételét, ami szerintük jelentősen befolyásolhatta eredményeiket. A torokfolt szerepének nemek közötti különbségét támogatja vizsgálatunk egy másik eredménye is. A vizsgált morfológiai bélyegek közül egyedül a torokfolt területének varianciája volt nagyobb a hímeknél, míg az összes többi jelleg varianciája hasonló volt a két nem esetén. A nagyobb variancia adaptív lehet, ha a jelleg jelzésként működik. Ehhez hasonlóan füsti fecskék esetében, ahol a szélső faroktollak hossza a hímek minőségét jelölő jelzésként szolgál a párválasztásban, azt találták, hogy a hímek szélső faroktollainak mérete és varianciája is nagyobb, mint a tojóké (Møller 1991).

Részben hasonló eredményt kapott Liker és Barta (2001), akik házi verebeknél vizsgálták a dominanciarangot meghatározó morfológiai jellegeket. A házi veréb hímeknél a dominanciarangot a begyfoltméret határozta meg, míg a tojóknál egy testméret jellemző, a testsúly. A házi veréb tojóinál azonban hiányzik a fekete begyfolt, így a tojók esetében Liker és Barta nem is vizsgálhatták a begyfoltméret és a dominanciarang kapcsolatát.

A házi és a mezei veréb egymás közeli rokonai, több esetet is dokumentáltak, hogy a két faj egyedei egymással párba álltak, és a különböző fajhoz tartozó szülők közösen fiókat is reptettek (Cordero & Summers-Smith 1993, Summers-Smith 1995, Solberg et al. 2000). Feltételezhetően a két faj egy szexuálisan dimorf közös őstől származik (Summers-Smith 1995, Cordero et al. 2002). Ennek tükrében evolúciós szempontból is érdekes, hogy a szexuálisan monomorffá vált mezei veréb esetében csak a hímeknél van státusz jelzés szerepe a torokfoltnak. Ezek alapján azt feltételezhetjük, hogy valószínűleg a dimorf közös ősből a hímek begyfoltságának mérete jelzés értékkel bírt, amely funkció megmaradt a monomorffá vált mezei veréb hímeinél is, a tojók esetében azonban nem vált jelzéssé a torokfolt. További vizsgálatok szükségesek annak tisztázására, hogy a mezei verebek torokfoltjának a hímek, illetve a tojók esetében van-e esetleg szerepe a párválasztásban, mint ahogy a házi veréb begyfoltsága esetében ezt több vizsgálat is alátámasztja (pl. Møller 1988, 1990b, Ringsby et al. 2009). Mezei verebek páron kívüli szexuális viselkedésének gyakoriságát (Cordero et al. 2002, Seress et al. 2007), illetve a párok kopulációs gyakoriságát (Heeb 2001) vizsgáló három recens tanulmány egyike sem tesz említést a madarak torokfoltjának méretéről.

A fentiekén túl, a hímek körülbelül kétszer nagyobb arányban nyerték meg a verekedéseket, mint a tojók. Ez megerősíti azokat a megfigyeléseket, amelyek szerint mezei verebeknél a hímek dominánsak a tojó madarak felett (Cramp & Perrins 1994). Hasonló jelenséget figyeltek meg több énekesmadárfaj esetében is, például széncinegékénél (*Parus major*; Gosler 1996), kormosfejű cinegékénél (*Parus montanus*; Ekman 1979) és egy észak-amerikai sármárfajnál (*Zonotrichia querula*; Rohwer & Ewald 1981). Másrészt azonban ez az eredmény nagyon érdekes összehasonlítva Liker és Barta (2001) házi verebeken végzett vizsgálataival, ahol a hímek és a tojók átlagos dominanciarangja között messze nem volt szignifikáns különbség. Egyelőre nem tudni, hogy két faj között minek köszönhető ez a különbség.

Vizsgálatunk másik fontos célja volt, hogy a mezei verebeknél modern, molekuláris biológiai módszerek segítségével történő ivar-meghatározás alapján feltárjuk a morfológiai különbségeket a nemek között. Minden mért morfológiai jelleget nagyobbak találtunk a hímek esetében. A jelegek átfedése a nemek között általában nagy volt, így a mért morfológiai bélyegek alapján a nemeket nem találtuk egyértelműen elkülöníthetőnek. A nemek elkülönítésében a szárnyhossznak volt a legnagyobb szerepe, diszkriminancia analízis segítségével egyedül a szárnyhossz alapján az egyedek 90,2%-ának a nemét helyesen be lehetett sorolni, a többi változó azonban nem járult hozzá a nemek pontosabb besorolásához. Eredményeink ellentmondanak két régebbi vizsgálatnak, amelyekben azt találták, hogy a torokfolt mérete alapján elkülöníthető a két nem (Cordero 1992, Pinowska et al. 1998), bár a két vizsgálat egyikében (Pinowska et al. 1998) nem a hazánkban is élő *P. m. montanus* alfajt, hanem a *P. m. saturatus* alfajt vizsgálták. Vizsgálatunkban a torokfolt-terület mintaterjedelmének átfedése 56%-os volt a két nem között, és a torokfolt területe alapján mindössze az egyedek 64%-át lehetett nem szerint helyesen besorolni. További érdekes morfológiai különbség a nemek között, hogy a fekete torokfolt területe a hímeknél nem korrelált a vizsgált testméret jellemzőkkel, míg a tojóknál szintén nem korrelált a csüd hosszal és a szárnyhosszal, azonban pozitívan korrelált a súllyal. Ezen ivari különbségek a torokfolt verekedési sikerrel és testtömeggel mutatott kapcsolatában felvetik annak lehetőségét, hogy a két ivarban eltérő mechanizmusok határozzák meg ugyanazon tollazati jelleg kialakulását (pl. tojóknál kondíció-függés, hímeknél hormonális tényezők).

Összességében elmondható, hogy mind viselkedésben, mind morfológiai bélyegekben a hím és tojó mezei verebek között jelentős különbségeket találtunk. A vizsgált populációban a hím verebek minden mért morfológiai bélyeg tekintetében nagyobbak a tojóknál, nagyobb verekedési sikerük alapján feltehetőleg általában dominánsak a tojók felett, és verekedési sikerük pozitívan korrelált fekete torokfoltjuk területével, így feltehetően a hímeknél a torokfolt mérete státusz jelzésként működik, míg a tojóknál nem találtunk ilyen kapcsolatot a verekedési siker és a torokfolt mérete között. Vizsgálatunk felhívja a figyelmet arra, hogy a szexuálisan monomorf fajok esetében is fontos különbségek lehetnek a nemek között a morfológiai bélyegek kapcsolatát tekintve, illetve a morfológiai bélyegekhez kötődő viselkedés tekintetében.

5. ÖSSZEFOGLALÓ

Értekezésemben a csapatos táplálkozás során ható, az egyedek viselkedési döntéseit befolyásoló tényezőket vizsgáltam. Az értekezés gerincét a szociális táplálékkereső taktikák, azaz a keresgélő és a potyázó taktika közötti választás vizsgálata alkotja. E választás érdekessége, hogy az egyedeknek csapattársaik viselkedését is számba véve kell e taktikák használata között dönteni. Könnyen belátható, hogy a potyázással, azaz a társak által talált táplálékfoltokhoz való csatlakozással elérhető nyereség kicsi lesz, ha a csapatban már sokan használják ezt a taktikát. Viszont amikor sok a csapatban a táplálékot magának felkutató – keresgélő – egyed, akkor a potyázás nyeresége magas, mivel a sok egyed által talált táplálékon kevés potyázó osztozik. A két taktika közötti döntést számos tényező befolyásolhatja, amelyek közül értekezésemben vizsgáltam külső környezeti tényezőket (pl. predációs veszély), a csapat szerkezetéből adódó tényezőket (pl. relatív térbeli pozíció), és az egyed belső tulajdonságaitól, illetve a csapatösszetételtől függő tényezőket (pl. dominanciarang).

Kimutattam, hogy a mezei verebek csapataiban a ragadozóknak jobban kitett, veszélyesebb helyeken nő a potyázás használatának aránya. Eredményeim arra is fényt derítenek, hogy ez a növekedés nem áll összefüggésben a ragadozók figyelésének növekedésével, tehát valószínűleg nem a ragadozók és a csapattársak figyelésének kompatibilitása miatt következett be, hanem inkább energetikai megfontolások következtében, mivel a ragadozóknak jobban kitett helyen bizonytalanabb lehet a táplálkozás. Valószínűleg a bizonytalanabb táplálkozási lehetőségek jobb hihasználását teszi lehetővé nagyobb predációs kitéttőség esetén a csapatok szinkronizáltabb érkezése a táplálékfolthoz. Továbbá, szintén a táplálkozás és a tartalékok kívánt szintjének elérésének bizonytalanságát sejteti, hogy a madárcsapatok a predációs kitéttőség növekedése esetén sem csökkentették táplálkozási aktivitásukat.

A keresgélő – potyázó taktikák használatát tekintve kimutattam továbbá, hogy a csapat közepén táplálkozó egyedek gyakrabban használják a potyázó táplálékkereső taktikát, mint a csapat szélén táplálkozó egyedek. Továbbá úgy tűnik, hogy nagyobb predációs veszély esetén a csapat közepén táplálkozó egyedek azok, amelyek nagyobb mértékben képesek növelni a potyázó taktika használatának arányát, így elsősorban ezek az egyedek járulnak hozzá ahhoz, hogy nagyobb predációs kitéttőség esetén megnő a csapatban a potyázás használatának aránya.

Egyedileg jelölt madarak megfigyelésével sikerült alátámasztani, hogy a mezei verebek verekedési sikere összefüggésben áll táplálékkereső viselkedésük számos jellemzőjével. A verekedésben sikeresebb egyedek gyakrabban használják összességében a potyázó taktikát, míg a potyázási viselkedést részletesebben vizsgálva kiderült, hogy gyakrabban találnak táplálékfoltot a potyázás agresszív formáival és ritkábban a potyázás nem agresszív formáival. Ezen felül sikerült megmutatni, hogy a verekedési siker változatosságát a hímek esetében a fekete torokfolt méretének változatossága magyarázza legnagyobb mértékben, a sikeresebb verekedőknek nagyobb torokfoltjuk van. A tojóknál nem találtunk ilyen összefüggést. E vizsgálatok megerősítik a korábbi terepi megfigyelésekből származó azon feltételezéseket, miszerint e csapatokban az egyedek között dominanciarangsor alakul ki, illetve valószínűsítik, hogy legalább a hímek esetében, a fekete torokfolt mérete a dominanciarangot jelölő jelzésként működik.

6. SUMMARY

In my PhD thesis, I investigated the factors affecting the behavioural decisions of individuals during group-foraging. The primary aim of my thesis was to investigate the use of the producer and the scrounger social foraging tactics. Producers are flock members actively searching for their own food discoveries, while scroungers join to the food patches discovered by producers. When deciding whether to produce or to join others, individuals have to consider the behaviour of their flockmates when making their own behavioural decision. It is obvious that the gain from scrounging must be low when this tactic is widely used in the flock. However, its gain must be high when there are many individuals in the flock finding new food patches.

Many factors may affect the choice between these two tactics. Out of these I investigated factors of the external environment (e.g. predation hazard), factors originating from the spatial structure of the group (e.g. within-flock spatial position), as well as factors originating from individual properties and group composition (e.g. dominance hierarchy).

I showed that in flocks of tree sparrows the use of the joining behaviour increases when the birds forage under higher predation hazard. However, this increase in the joining frequency was not attributable to the compatibility between scanning for flockmates and for predators, but supposedly it may be due to the risk-averse nature of the scrounging foraging tactic. Presumably, increased predation risk makes foraging opportunities more uncertain. Highly synchronized arrival of individuals at the feeder under higher predation risk may also be due to its better efficiency regarding food exploration under uncertain conditions. Moreover, sparrow flocks did not reduce their foraging activity under high risk of predation, also suggesting the uncertainty of foraging opportunities and of attaining an energy level high enough to survive the night.

In relation to the use of producer and scrounger tactics, I also showed that individuals in the middle of the group use the joining behaviour more frequently than individuals at the edges. My results suggest that with the increase of the predation risk flock members in the middle of the group are those that use the scrounger tactic with an increased frequency. Consequently, these individuals are primarily responsible for the increase of joining tactic use under high risk of predation.

Observations of individually identified birds revealed that the fighting success of tree sparrows correlated with several aspects of their food finding behaviour and plumage characteristics. Sparrows winning higher proportion of their fights use the joining behaviour more frequently. However, investigating different forms of joining behaviour reveals that dominant birds find food patches more frequently by means of aggressive joining and less frequently by means of non-aggressive joining. A major proportion of the variance of the fighting success of males could be explained by the size of the black bib; individuals with a greater bib had higher fighting success. In contrast, in females we did not find significant correlation between fighting success and bib size. These results confirm previous assumptions based on non-systematic field observations, which suggested that the flocks of tree sparrows are dominance-structured. Moreover, my results suggest that the size of the black bib – at least in males – has status signal function.

7. IRODALOMJEGYZÉK

- Badyaev, A. V. & Hill, G. E. 2000. Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid- versus melanin-based coloration. *Biol. J. Linn. Soc.* 69:153-172.
- Barnard, C. J. 1984. Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism. Croom Helm, London.
- Barnard, C. J. & Sibly, R. M. 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Anim. Behav.* 29:543-550.
- Barta, Z. 2002. Optimális táplálkozás és csoportos élet. In: Z. Barta, A. Liker & T. Székely (Eds.): A viselkedésökológia modern irányzatai. Budapest: Osiris. p.28-50.
- Barta, Z. & Giraldeau, L.-A. 1998. The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype limited producing-scrounging game. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42:217-223.
- Barta, Z. & Giraldeau, L.-A. 2000. Daily patterns of optimal producer and scrounger use under predation hazard: a state dependent dynamic game analysis. *Am. Nat.* 155:570-582.
- Barta, Z., Flynn, R. & Giraldeau, L.-A. 1997. Geometry for a selfish foraging group: a genetic algorithm approach. *Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 264:1233-1238.
- Barta, Z., Liker, A. & Mónus, F. 2004. The effects of predation risk on the use of social foraging tactics. *Anim. Behav.* 67:301-308.
- Bates, D. & Sarkar, D. 2005. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.95-8. URL: <http://www.R-project.org>
- Beauchamp G. 2002. Higher-level evolution of intraspecific flockfeeding in birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51:480-487.
- Beauchamp, G. 1998. The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 73:449-472.
- Beauchamp, G. 2001. Should vigilance always decrease with group size? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51:47-52.
- Beauchamp, G. 2007. Effect of group size on feeding rate when patches are exhaustible. *Ethology* 113:57-61.
- Bojidar, I., Summers-Smith, J. D. 1997. *Passer montanus* p.692-693 In Hagemeyer, W.J.M., Blair, M.J. (Eds): The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. T & A D Poyser, London 1997.
- Bosch, M. 1996. Sexual size dimorphism and determination of sex in yellow-legged gulls. *J. Field Ornithol.* 67:534-541.
- Bozsko, SZ. I. 1968. Ornithological observations in the Botanical Garden of Kossuth Lajos University of Debrecen in the summer of 1967. *Acta Biol. Debrecina* 6:5-22.
- Bozsko, SZ. I. & L. Papp. 1980. Changes in the ornithofauna of the Botanical Garden of Debrecen from 1967 to 1980. *Acta Biol. Debrecina* 17:205-214.
- Brockmann, H. J. & Barnard, C. J. 1979. Kleptoparasitism in birds. *Anim. Behav.* 27:487-514.

- Bruford, M. W. & Saccheri, I. J. 1998. DNA fingerprinting with VNTR sequences. In: Molecular tools for screening biodiversity (Eds. Karp, A., Isaac, P.G., Ingram, D.S.) Chapman & Hall, London
- Buchanan, K. L., Evans, M. R. & Goldsmith, A. R. 2003. Testosterone, dominance signalling and immunosuppression in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55:50-59.
- Buckley, N. J. 1997. Spatial-concentration effects and the importance of local enhancement in the evolution of colonial breeding in seabirds. *Am. Nat.* 149:1091-1112.
- Bugnyar, T. & Kotrschal, K. 2002. Scrounging tactics in free ranging ravens, *Corvus corax*. *Ethology* 108:993-1009.
- Caraco, T. 1979. Time budgeting and group size: a test of a theory. *Ecology* 60:618-627.
- Caraco, T., Barkan, C., Beacham, J. L., Brisbin, L., Lima, S., Mohan, A., Newman, J. A., Webb, W. & Withiam, M. L. 1989. Dominance and social foraging: a laboratory study. *Anim. Behav.* 38:41-58.
- Caraco, T., Blanckenhorn, W. U., Gregory, G. M., Newman, J. A., Recer, G. M. & Zwicker, S. M. 1990. Risk-sensitivity: ambient temperature affects foraging choice. *Anim. Behav.* 39:338-345.
- Caraco, T. & Giraldeau, L.-A. 1991. Social foraging: producing and scrounging in a stochastic environment. *J. Theor. Biol.* 153:559-583.
- Carrascal, L. M. & Polo, V. 2006. Effects of wing area reduction on winter body mass and foraging behaviour in coal tits: field and aviary experiments. *Anim. Behav.* 72:663-672.
- Clark, C. W. & Mangel, M. 1984. Foraging and flocking strategies: Information in an uncertain environment. *Am. Nat.* 123:626-641.
- Clark, C. W. & Mangel, M. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theor. Popul. Biol.* 3:45-75.
- Clausing, P. & Clausing, G. 1976. Morphometrical analysis of population of the European Tree Sparrow, *Passer montanus* (L.). *Intern. Stud. Sparrows* 9:35-49.
- Coolen, I. 2002. Increasing foraging group size increases scrounger use and reduces searching efficiency in nutmeg manikins (*Lonchura punctulata*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52:232-238.
- Coolen, I. & Giraldeau, L.-A. 2003. Incompatibility between antipredatory vigilance and scrounger tactic in nutmeg mannikins, *Lonchura punctulata*. *Anim. Behav.* 66:657-664.
- Coolen, I., Giraldeau, L.-A. & Lavoie, M. 2001. Head position as an indicator of producer and scrounger tactics in a ground feeding bird. *Anim. Behav.* 61:895-903.
- Cordero, P. J. 1992. Can the sex of Tree Sparrow (*Passer montanus*) be recognized from external features? *Intern. Stud. Sparrows* 19:27-29.
- Cordero, P. J. & Summers-Smith, J. D. 1993. Hybridization between House and Tree sparrow (*Passer domesticus*, *Passer montanus*). *J. Ornithol.* 134:69-77
- Cordero, P. J., Heeb, P., Wetton, J. H. & Parkin, D. T. 2002. Extra-pair fertilizations in Tree Sparrows *Passer montanus*. *Ibis* 144:E67-E72.
- Cramp, S. & Perrins, C. M. 1994. Handbooks of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. 8:336-351

- Crawley, M. J. 1993. GLIM for ecologists. Methods in *Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Creel, S. & Winnie, J. A. JR. 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Anim. Behav.* 69:1181-1189.
- Cresswell, W. 1994. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Anim. Behav.* 47:433-442.
- Cresswell, W. 1996. Surprise as a winter hunting strategy in Sparrowhawks *Accipiter nisus*, Peregrines *Falco peregrinus* and merlins *F. columbarius*. *Ibis* 138:684-692.
- Cresswell, W. 2003. Testing the mass-dependent predation hypothesis: in European blackbirds poor foragers have higher overwinter body reserves. *Anim. Behav.* 65:1035-1044.
- Cresswell, W. & Quinn, J. L. 2004. Faced with a choice, sparrowhawks more often attack the more vulnerable prey group. *Oikos* 104:71-76.
- Cuthill, I. C. & Houston, A. I. 1997. Managing time and energy. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 4th Edn (Eds. Krebs, J. R. & Davies, N. B.). pp. 97-120. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- De Vries, H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim. Behav.* 50:1375-1389.
- De Vries, H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Anim. Behav.* 55:827-843.
- Ekman, J. 1979. Coherence, composition and territories of winter social groups of the willow tit *Parus montanus* and the crested tit *Parus cristatus*. *Ornis Scand.* 10:56-68.
- Ekman, J. & Hake, M. 1988. Avian flocking reduces starvation risk: an experimental demonstration. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22:91-94.
- Elgar, M. A. 1986. House sparrows establish foraging flocks by giving chirrup calls if resources are divisible. *Anim. Behav.* 34:169-174.
- Fernández-Juricic, E., Erichsen, J. T. & Kacelnik, A. 2004. Visual perception and social foraging in birds. *Trends Ecol. Evol.* 19:25-31.
- Flynn, R. E. & Giraldeau, L.-A. 2001. Producer-scrounger games in a spatially explicit world: Tactic use influences flock geometry of spice finches. *Ethology* 107:249-257.
- Foster, W. A. & Treherne, J. E. 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* 293:466-467.
- Fridolfsson, A. K. & Ellegren, H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J. Avian Biol.* 30:116-121.
- Gentle, L. K. & Gosler, A. G. 2001. Fat reserves and perceived predation risk in the great tit, *Parus major*. *Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 268:487-491.
- Giraldeau, L.-A. & Beauchamp, G. 1999. Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends Ecol. Evol.* 14:102-106.
- Giraldeau, L.-A., Hogan, J. A. & Clinchy, M. J. 1990. The payoffs to producing and scrounging: what happens when patches are divisible. *Ethology* 85:132-146.
- Giraldeau, L.-A., Soos, C. & Beauchamp, G. 1994. A test of the producer-scrounger foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34:251-256.

- Giraldeau, L.-A. & Caraco, T. 2000. *Social Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Gonzalez, G., Sorci, G. & de Lope, F. 1999a. Seasonal variation in the relationship between cellular immune response and badge size in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46:117-122.
- Gonzalez, G., Sorci, G., Møller, A. P., Ninni, P., Haussay, C. & de Lope, F. 1999b. Immunocompetence and condition-dependent sexual advertisement in male house sparrows (*Passer domesticus*). *J. Anim. Ecol.* 68:1225-1234.
- Gonzalez, G., Sorci, G., Smith, L. C. & de Lope, F. 2001. Testosterone and sexual signalling in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50:557-562
- Gosler, A. G. 1996. Environmental and social determinants of winter fat storage in the great tit *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 65:1-17.
- Griffith, R. & Tiwari, B. 1995. Sex of the last wild Spix's macaw. *Nature* 375:454.
- Hamilton, W. D. 1971. Geometry of the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31:295-311.
- Hebblewhite, M. & Pletscher, D. H. 2002. Effects of elk group size on predation by wolves. *Can. J. Zool.* 80:800-809.
- Heeb, P. 2001. Pair copulation frequency correlates with female reproductive performance in Tree Sparrows *Passer montanus*. *J. Avian Biol.* 32:120-126
- Hegner, R. A. 1985. Dominance and anti-predator behaviour in blue tits. *Anim. Behav.* 33:762-768.
- Houston, A. I. & McNamara, J. M. 1993. A theoretical investigation of the fat reserves and mortality levels of small birds in winter. *Ornis Scand.* 24:205-219.
- Houston, A. I. & McNamara, J. M. 1999. *Models of Adaptive Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Houston, A. I., McNamara, J. M. & Hutchinson, J. M. C. 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. A* 341:375-397.
- Humphries, D. A. & Driver, P. M. 1967. Erratic display as a device against predators. *Science* 156:1767-1768.
- Jackson, W. M., Rohwer, S. & Winnegrad, R. L. 1988. Status signaling is absent within age-and-sex classes of Harris' Sparrows. *Auk* 105:424-427.
- Janiga, M. & Novotna, M. 2006. Feeding preferences and foraging behaviour in the alpine accentor *Prunella collaris*. *Ornis Fenn.* 83:170-180.
- Janson, C. H. 1990. Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. *Anim. Behav.* 40:910-921.
- Jennings, T. & Evans, S. M. 1980. Influence of position in the flock and flock size on vigilance in the starling, *Sturnus vulgaris*. *Anim. Behav.* 28:634-635.
- Jeschke, J. M. & Tollrian, R. 2007. Prey swarming: which predators become confused and why? *Anim. Behav.* 74:387-393.
- Kenward, R. E. 1978. Hawks and doves: factors affecting success and selection in Goshawk attacks on woodpigeons. *J. Anim. Ecol.* 47:449-460.

- Koops, M. A. & Giraldeau, L.-A. 1996. Producer-scrounger foraging games in starlings: a test of mean-maximizing and risk-minimizing foraging models. *Anim. Behav.* 51:773-783.
- Krakauer, D. C. 1995. Groups confuse predators by exploiting perceptual bottlenecks: a connectionist model of the confusion effect. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36:421-429.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. 2002. Living in groups. Oxford: Oxford University Press.
- Lange, H. & Leimar, O. 2004. Social stability and daily body mass gain in great tits. *Behav. Ecol.* 15:549-554.
- Lawrence, E. S. 1985. Vigilance during easy and difficult foraging tasks. *Anim. Behav.* 33:1373-1375.
- Lazarus, J. & Symonds, M. 1992. Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. *Anim. Behav.* 43:519-521.
- Lendrem, D. W. 1983. Predation risk and vigilance in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14:9-13.
- Lendvai, A. Z., Barta, Z., Liker, A. & Bókony, V. 2004. The effect of energy reserves on the social foraging: hungry sparrows scrounge more. *Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 271:2467-2472.
- Lendvai, A. Z., Liker, A. & Barta, Z. 2006. The effects of energy reserves and dominance on the use of social foraging strategies in the house sparrows. *Anim. Behav.* 72:747-752.
- Liker, A. 2002. Az állatok jelzésrendszerének evolúciója. In: Z. Barta, A. Liker & T. Székely (Eds.): A viselkedéskológia modern irányzatai. Budapest: Osiris. p.71-96.
- Liker, A. & Barta, Z. 2001. Male badge size predicts dominance against females in House Sparrows. *Condor* 103:151-157
- Liker, A. & Barta, Z. 2002. The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. *Behaviour* 139:1061-1076
- Liker, A. & Bókony, V. 2009. Larger groups are more successful in innovative problem solving in house sparrows. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:7893-7898.
- Lilliendahl, K. 2002. Daily patterns of body mass gain in four species of small wintering birds. *J. Avian Biol.* 33:212-218.
- Lima, S. L. 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia* 66:60-67.
- Lima, S. L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* 67:377-385.
- Lima, S. L. 1995. Back to the basics of antipredatory vigilance - the group-size effect. *Anim. Behav.* 49:11-20.
- Lima, S. L. 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends Ecol. Evol.* 17:70-75.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68:619-640.
- Lima, S. L., Valone, T. J. & Caraco, T. 1985. Foraging-efficiency predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Anim. Behav.* 33:155-165.

- Lima, S. L., Zollner, P. A. & Bednekoff, P. A. 1999. Predation, scramble competition, and the vigilance group size effect in the dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46:110-116.
- Lindström, A. & Rosén, M. 2002. The cost of avian winter stores: intra-individual variation in basal metabolic rate of a wintering passerine, the greenfinch *Carduelis chloris*. *Avian Sci.* 2:139-144.
- MacLeod, R. & Gosler, A. G. 2006. Capture and mass change: perceived predation risk or interrupted foraging? *Anim. Behav.* 71:1081-1087
- MacLeod, R., Barnett, P., Clark, J. A. & Cresswell, W. 2006. Mass-dependent predation risk as a mechanism for house sparrow declines? *Biol. Lett.* 2:43-46.
- Macleod, R., Barnett, P., Clark, J. A. & Cresswell, W. 2005a. Body mass change strategies in blackbirds *Turdus merula*: the starvation–predation risk trade-off. *J. Anim. Ecol.* 74:292-302.
- Macleod, R., Gosler, A. G. & Cresswell, W. 2005b. Diurnal mass gain strategies and perceived predation risk in the great tit *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 74:956-964.
- Makowska, I. J. & Kramer, D. L. 2007. Vigilance during food handling in grey squirrels, *Sciurus carolinensis*. *Anim. Behav.* 74:153-158.
- Manniatis, T., Fritch, E. F. & Sambrook, K. J. 1982. *Molecular Cloning. A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbour Laboratory Press, New York
- Maynard Smith J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. & Price, G. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15-18.
- McCormack, J. E., Jablonski, P. G. & Brown, J. L. 2007. Producer–scrounger roles and joining based on dominance in a free-living group of Mexican jays (*Aphelocoma ultramarina*). *Behaviour* 144:967-982.
- Mcgraw, K. J., Dale, J. & Mackillop, E. A. 2003. Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male House Sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 53:116-122.
- McNamara, J. M., Houston, A. I. & Lima, S. L. 1994. Foraging routines of small birds in winter: a theoretical investigation. *J. Avian Biol.* 25:287-302
- Metcalf, N. B. & Ure, S. E. 1995. Diurnal-variation in-flight performance and hence potential predation risk in small birds. *Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 261:395-400
- Møller, A. P. 1987a. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signaling. *Anim. Behav.* 35:1637-1644.
- Møller, A. P. 1987b. Social-control of deception among status signaling house sparrows *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:p.307.
- Møller, A. P. 1988. Badge size in male House Sparrow *Passer domesticus*. Effects of intra- and intersexual selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22:373-378.
- Møller, A. P. 1990a. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.* 40:1185-1187.

- Møller, A. P. 1990b. Sexual-behavior is related to badge size in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27:23-29.
- Møller, A. P. 1991. Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size. *Evol.* 45:1823-1836.
- Mónus, F. & Barta, Z. 2008. The effect of within-flock spatial position on the use of social foraging tactics in free-living tree sparrows. *Ethology* 114:215-222.
- Mottley, K. & Giraldeau, L.-A. 2000. Experimental evidence that group foragers can converge on predicted producer-scrounger equilibria. *Anim. Behav.* 60:341-350.
- Neill, S. R. S. J. & Cullen, J. M. 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool.* 172:549-569.
- Peterson, R. T., Mountfort, G., Hollom, P. A. D. 1986. Európa madarai (4. átdolgozott kiadás). Gondolat, Budapest.
- Pienkowski, M. W., Ferns, P. N., Davidson, N. C. & Worrall, D. H. 1984. Balancing the budget: measuring the energy intake and requirements of shorebirds in the field. Pages 29-56 in Coastal waders and wildfowls in winter (Eds. Evans, P. R., Goss-Custard, J. D. and Hales, W. G.). Cambridge University Press, New York, USA.
- Pinowska, B., Pinowski, J. & Hahm, K.-H. 1998. Tree sparrow (*Passer montanus saturatus* Stejneger 1886) can be sexed on the basis of plumage characteristics. *Intern. Stud. Sparrows* 25:51-55.
- Polo, V. & Bautista, L. M. 2006a. Daily routines of body mass gain in birds: 1. An exponential model. *Anim. Behav.* 72:503-516.
- Polo, V. & Bautista, L. M. 2006b. Daily routines of body mass gain in birds: 2. An experiment with reduced food availability. *Anim. Behav.* 72:517-522.
- Polo, V., Carrascal, L. M. & Metcalfe, N. B. 2007. The effects of latitude and day length on fattening strategies of wintering coal tits *Periparus ater* (L.): a field study and aviary experiment. *J. Anim. Ecol.* 76:866-872.
- Pöysä, H. 1994. Group foraging, distance to cover and vigilance in the teal (*Anas crecca*). *Anim. Behav.* 48:921-928.
- Pulliam, H. R. 1973. On the advantages of flocking. *J. Theor. Biol.* 38:419-422.
- Quinn, J. L. & Cresswell, W. 2005. Escape response delays in wintering redshank, *Tringa totanus*, flocks: perceptual limits and economical decisions. *Anim. Behav.* 69:1285-1292.
- RDevelopment Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>
- Rands, S. A. & Cuthill, I. C. 2001. Separating the effects of predation risk and interrupted foraging upon mass changes in the blue tit *Parus caeruleus*. *Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 268:1783-1790.
- Ranta, E., Peuhkuri, N., Hivonen, H. & Barnard C. J. 1998. Producers, scroungers and the price of the free meal. *Anim. Behav.* 55:737-744.
- Ranta, E., Peuhkuri, N., Laurila, A., Rita, H. & Metcalfe, N. B. 1996. Producers, scroungers and foraging group structure. *Anim. Behav.* 51:171-175.

- Rékási, J. 1984. Mezei veréb In: Haraszthy, L. (Ed.): Magyarország fészkelő madarai. Natura, Budapest, pp.214-215.
- Ringsby, T. H., Berge, T., Saether, B. E., & Jensen, H. 2009. Reproductive success and individual variation in feeding frequency of House Sparrows (*Passer domesticus*). *J. Ornithol.* 150:469-481.
- Rintamaki, P. T., Stone, J.R. & Lundberg, A. 2003. Seasonal and diurnal body-mass fluctuations for two nonhoarding species of *Parus* in Sweden modeled using path analysis. *Auk* 120:658-668.
- Robinette, R. L. & Ha, J. C. 2001. Social and ecological factors influencing vigilance by northwestern crows, *Corvus caurinus*. *Anim. Behav.* 62:447-452.
- Rohwer, S. & Ewald, P. W. 1981. The cost of dominance and advantage of subordination in a badge signalling system. *Evol.* 35:441-454.
- Schradin, C. 2000. Confusion effect in reptilian and a primate predator. *Ethology* 106:691-700.
- Senar, J.C. 1999. Plumage coloration as a signal of social status. In: Adams, N., Slotow, R. eds. Proc. Int. Ornithol. Congr. 22:1669-1686.
- Seress, G., Szabó, K., Nagy, D., Liker, A. & Péntzes, Z. 2007. Extra-pair paternity of Tree Sparrow (*Passer montanus*) in a semi-urban population. *Tiscia* 36:17-21.
- Solberg, E. J. & Ringsby, T. H. 1997. Does male badge size signal status in small island populations of House Sparrows, *Passer domesticus*? *Ethology* 103:177-186.
- Solberg, E. J., Ringsby, T. H., Altwegg, A. & Saether, B. E. 2000. Fertile House sparrow x Tree sparrow (*Passer domesticus* x *Passer montanus*) hybrids? *J. Ornithol.* 141:102-104
- St.Louis, V. L. & Barlow, J. C. 1991. Morphometric analyses of introduced and ancestral populations of the eurasian Tree Sparrow. *Wilson Bull.* 103:1-12
- Summers-Smith, J. D. 1995. The Tree Sparrow. Guisborough: Privately published
- Svensson, L. 1992. Identification Guide to European Passerines (4th ed). Stockholm
- Taylor, S. G. & Paul, W. L. 2006. Minimal diurnal change in foraging time in an Australian passerine, the white-browed babbler *Pomatostomus superciliosus*. *J. Avian Biol.* 37:527-531.
- Theimer T. C. 1987. The effect of seed dispersion on the foraging success of dominant and subordinate dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*. *Anim. Behav.* 35:1883-1890.
- Torda, G., Barta, Z. & Liker, A. 2004. Dominance hierarchy and status signaling in captive tree sparrow (*Passer montanus*) flocks. *Acta Zool. Acad. Sci. H.* 50:35-44.
- Tóth, Z., Bókony, V., Lendvai, Á. Z., Szabó, K., Péntzes, Zs. & Liker, A. 2009. Effects of relatedness on social-foraging tactic use in house sparrows. *Anim. Behav.* 77:337-342.
- Török, P. & Tóthmérész, B. 2004. A debreceni Nagyerdő növényzeti arculatának vizsgálata. *Termvéd. Közl.* 11:107-116.
- Treherne, J. E. & Foster, W. A. 1981. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the Trafalgar effect. *Anim. Behav.* 29:911-917.

- Van der Veen, I. T. 2000. Daily routines and predator encounters in Yellowhammers *Emberiza citrinella* in the field during winter. *Ibis* 142:413-420.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. 1999. Modern Applied Statistics with S-PLUS. 3rd edn. New York: Springer.
- Vickery, W. L., Giraldeau, L.-A., Templeton, J. J., Kramer, D. L. & Chapman, C. A. 1991. Producers, scroungers, and group foraging. *Am. Nat.* 137:847-863.
- Vulinec, K. 1990. Collective Security: aggregation by insects as a defense. *In* Evans, D. L. & Schmidt, J. O. *eds.* Insect defenses. State University of New York Press, Albany. *p.* 259.
- Walther, B. A. & Gosler, A. G. 2001. The effects of food availability and distance to protective cover on the winter foraging behaviour of tits (Aves: *Parus*). *Oecologia* 129:312-320.
- Whitfield, D. P. 2003. Redshank flocking behaviour, distance from cover and vulnerability to sparrowhawk predation. *J. Avian Biol.* 34:163-169.
- Witter, M. S. & Cuthill, I. C. 1993. The ecological costs of avian fat storage. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. A* 340:73-92.
- Wu, G.-M. & Giraldeau, L.-A. 2005. Risky decisions: a test of risk sensitivity in socially foraging flocks of *Lonchura punctulata*. *Behav. Ecol.* 16:8-14.
- Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Adv. Stud. Behav.* 16:229-249.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis (2nd edition). Prentice Hall, New Jersey.