

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

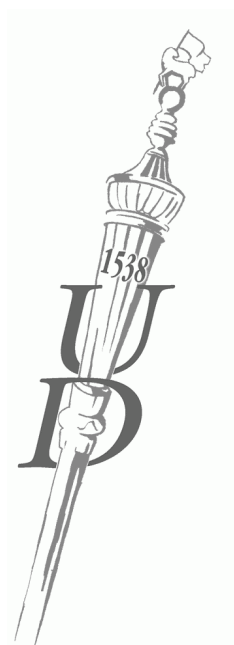
MEZEI VEREBEK CSAPATOS TÁPLÁLKOZÁSÁNAK VIZSGÁLATA

Mónus Ferenc

Témavezetők:

Dr. Barta Zoltán

Dr. Liker András



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2010

I. 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 egészé, amelyek lehetővé teszik, hogy az egyedek teljes életük során maximalizálják szaporodási sikerüket.

Doktori értekezésem témája, a szaporodási ciklusok közötti túlélés maximalizálásához kapcsolódóan a csapatosan táplálkozó madarak viselkedési döntéseinek vizsgálata. A túlélés esélyének növelése általában két kritikus pont köré szerveződik, a megfelelő táplálkozás (összetétel, mennyiség, időbeli eloszlás) és a ragadozók elkerülése, azaz az éhenhalás és a zsákmányul esés esélyének a minimalizálása. Feltehetően elsősorban ennek a két tényezőnek volt jelentős szerepe a csapatos életmód, illetve a csapatos táplálkozás kialakulása során (Krause & Ruxton 2002). A csapatban való táplálkozás előnyös lehet a ragadozókkal szemben (Lima & Dill 1990), illetve a táplálkozás hatékonysága és kiszámíthatósága szempontjából is (Beauchamp 1998). Így a táplálkozás lehetősége és a zsákmányul esés lehetősége közötti alapvető ellentét lazításának lehet fontos módja a csapatos életmódra való áttérés.

A csapatos viselkedés megértésében kiemelkedően fontos szerepet játszik a csapatos táplálkozás vizsgálata. Ehhez ismernünk kell azonban a táplálkozás során az egyedekre ható tényezőket, amelyek csapatban – a magányos egyedekre ható tényezőkön kívül – kiegészülnek a csapattársak egymásra hatásával is. Például csapatokban táplálkozó állatoknál gyakran előfordul, hogy bizonyos egyedek oly módon használják ki társaikat, hogy a mások által megtalált táplálékból táplálkoznak,

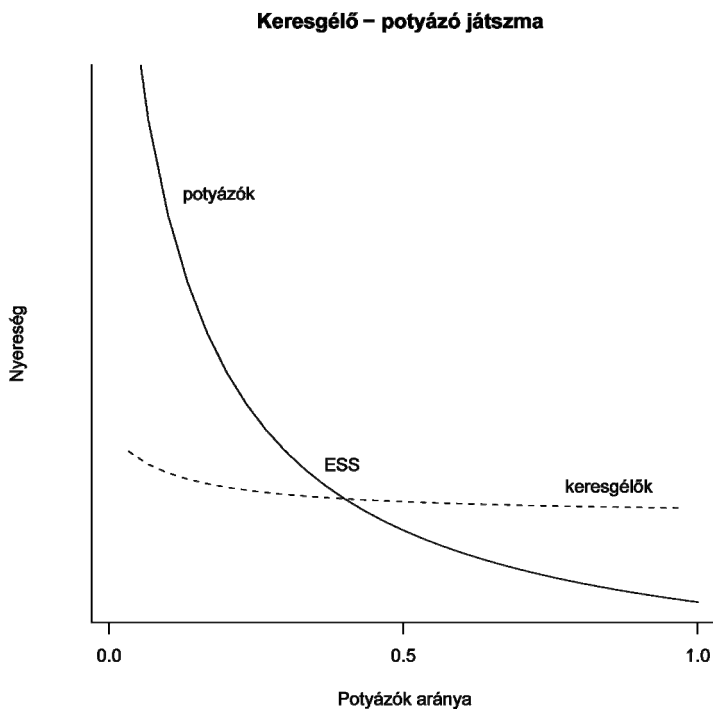
vagy el is veszik azt a megtalálótól, míg ők maguk nem vesznek részt az adott táplálék megkeresésében. A táplálék után aktívan kutatókat keresgélőknek, míg a csapattársak által talált táplálékfoltokhoz csatlakozókat potyázóknak nevezzük (Barnard & Sibley 1981, Barta 2002).

A potyázó viselkedés több szempontból is nagyon érdekes. Egyrészt kitűnő példája a csapaton belüli egyedek viselkedésének egymásra hatására. A potyázás használatának nyeresége ugyanis erősen függ a csapat többi tagjának viselkedésétől. Ahogy csökken a csapatban a keresgélők aránya, egyre nehezebb dolguk lesz a potyázóknak, hiszen a kevesebb keresgélő kevesebb táplálékot talál, amelyekre több potyázó jut. Fordított esetben, amikor a keresgélők aránya nő, egyre könnyebb dolguk lesz a potyázóknak, így egyre inkább megéri a potyázást választani (**1. ábra**). A fentiek eredményeképpen a potyázásnak és a keresgélésnek mindenkor kialakul egy, az adott körülmények között stabil, egyensúlyi aránya.

Másrészt, a keresgélő–potyázó játszma (Vickery et al. 1991, Barta 2002) felvet néhány, a csapatos élet során energetikai szempontból kritikus kérdést is. Például, hogy miért nem hagyják el a keresgélők a potyázókat, és szerveződnek külön csapatba? Milyen előnyökkel járhat a csapat egyedei számára a potyázó egyedek jelenléte? Több munka tanúsága szerint a keresgélő–potyázó játszma az egyedek számára kockázat-érzékeny döntések meghozását teszi lehetővé (Barta & Giraldeau 2000, Lendvai et al. 2004), így már a potyázó taktika választásának lehetősége is előnyt jelenthet a csapat egyedei számára.

A potyázó–keresgélő játszmával kapcsolatos eddigi ismereteink sok tekintetben jól megalapozott modelleken alapulnak, ezek kísérletes, leginkább pedig terepi igazolása azonban gyakran hiányzik. Ezért munkám során elsősorban e 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 a potyázó viselkedéshez kapcsolódóan számos egyéb, a táplálkozáshoz vagy csapatos táplálkozáshoz közvetlenül kapcsolódó jelenség, illetve problémakör megismerése és tanulmányozása is szükségessé vált (pl. dominancia rangsor és annak jelzése).



1. 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), a csapatban ilyenkor a két viselkedés nyeresége megegyezik. Vickery és mtsai. (1991) alapján.

II. 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 (*4.1. alfejezet*). E tekintetben az eddigi vizsgálatok ellentmondásosak. Egyes vizsgálatok szerint nagyobb predációs veszély esetén a madarak csökkentik táplálkozási aktivitásukat vagy hatékonyságukat, hogy ezáltal elkerülhessék a ragadozók támadásait (pl. Van der Veen 2000). Más vizsgálatok szerint ezt nem minden esetben engedhetik meg maguknak a madarak. Téli rövid nappalokon például, ezáltal veszélyeztethetik az éjszaka túléléséhez szükséges energiatartalékok összegyűjtését (Polo et al. 2007).

Vizsgáltam a predációs veszély hatását a táplálkozó csapat egyedeinek szinkronizált mozgására (táplálékfolthoz való érkezésére és távozására; *4.1. alfejezet*). Az egyedek összehangolt mozgása előnyös lehet a ragadozók elleni védekezésben mivel felerősítheti a csapatos élet antipredációs előnyeit vagy megzavarhatja a ragadozót a zsákmányállat kiválasztásában és elejtésében (Humphries & Driver 1967), ennek ellenére eddig nem vizsgálták ezt a viselkedést.

Vizsgáltam a predációs veszély hatását a keresgélő és potyázó szociális táplálkozási taktikák használatára (*4.2. és 4.3. alfejezet*). Nagyobb predációs veszély esetén előnyösebb lehet a potyázó taktika használata, ha a potyázási lehetőségek észrevételéhez elengedhetetlen társak figyelése együtt jár a ragadozók hatékonyabb észlelésével (Ranta et al. 1998).

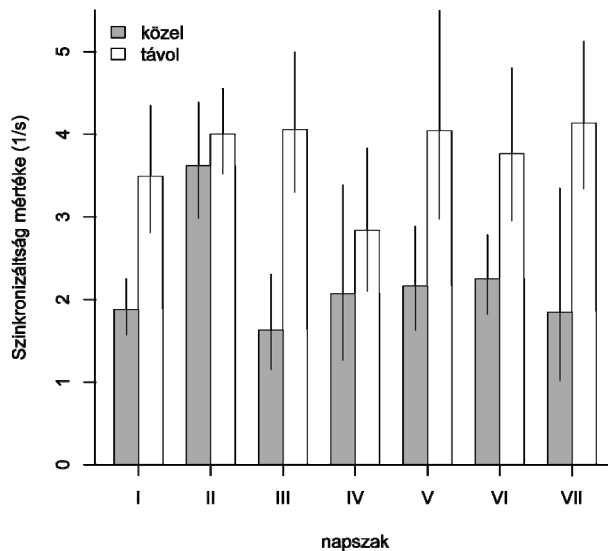
- (2) Vizsgáltam, hogy a potyázás egy térbeli modellje (Barta et al. 1997) predikcióinak megfelelően, van-e összefüggés az egyedek csapaton belül elfoglalt térbeli pozíciója és a keresgélő, illetve a potyázó taktikák használata között (*4.3. alfejezet*). A modell szerint a csapat közepén nyereségesebb potyázni mivel itt az egyedek több potyázási lehetőséget fedezhetnek fel, és gyorsan csatlakozhatnak a táplálékfoltot felfedező egyedekhez. Míg a csapat szélén a keresgélés lehet előnyösebb, mert itt nagyobb eséllyel fedezhetnek fel az egyedek kihasználatlan táplálékfoltokat
- (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*). Bár számos munka vizsgálja a szociális táplálkozási taktikák és a dominancia-sorrend vagy a verekedési siker kapcsolatát, ezek kevés kivételtől eltekintve (pl. Liker & Barta 2002) nem térnek ki a potyázás különböző formáira.
- (4) Megfigyeléses viselkedési adatok, biometriai 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*). A témában eddig született egyetlen vizsgálat eredményei ellentmondásosak (Torda et al. 2004).

III. EREDMÉNYEK

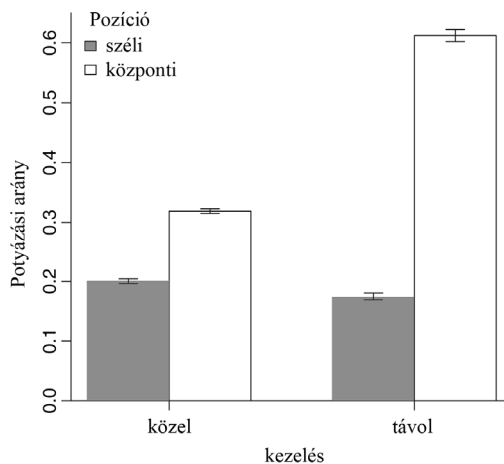
- (1) Vizsgálatomban a predációs veszély kísérletes változtatásával a madarak táplálkozási aktivitása és hatékonysága nem változott. Ez arra enged következtetni, hogy a madarak nagyobb predációs veszély esetén is kénytelenek voltak táplálkozni energiaszükségletük kielégítése érdekében. Ezt a következtetést támogatja az is, hogy a madarak a világos órákban folyamatosan táplálkoztak, táplálkozási aktivitásukban nem volt szignifikáns változás a nap folyamán. Ezen eredmények azt az elképzelést támogatják, hogy a kis énekesmadarak számára télen, a rövid nappalok jelentősen megnehezítik az éjszakák túléléséhez szükséges táplálékmennyiség összegyűjtését.

Kimutattam, hogy nagyobb predációs veszélynél a mezei verebek a táplálékfolthoz való érkezésüket jobban összehangolják a csapat többi tagjával (**2. ábra**). Tudomásom szerint elsőként vizsgáltam ezt a viselkedést, amely feltehetően szerepet játszik a ragadozók elleni védekezésben.

Kimutattam, hogy nagyobb predációs veszélynél a mezei verebek gyakrabban használják a potyázó táplálékkeresési taktikát (**3. ábra**). A vizsgálatban az is kiderült, hogy a gyakrabban potyázó egyedek nem figyeltek többet, így a potyázás gyakoriságának növekedése nem a ragadozók és a csapattársak figyelése közötti kompatibilitásból adódott, hanem feltehetően a potyázás tápláléktalálási nyereségességének kockázat-kerülő mivoltából.

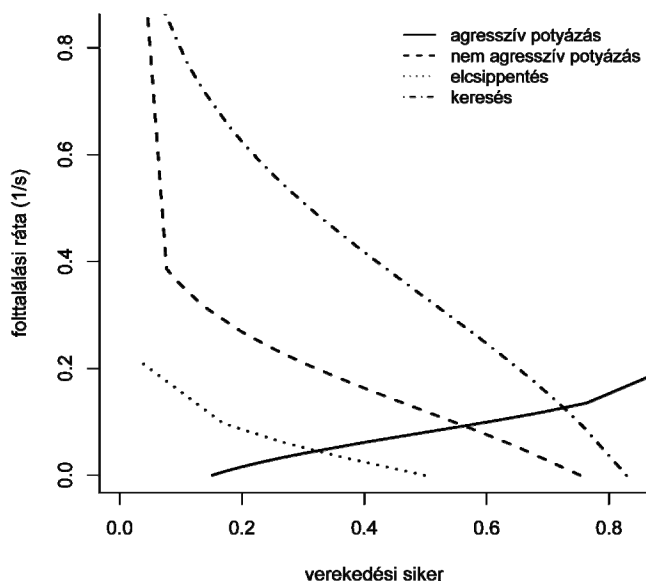


2. ábra Mezei verebek téli táplálkozó csapataiban a predációs veszély kísérletes változtatásának hatása (bokros menedékhez közel és attól távol) a táplálékfolthoz érkezés szinkronizáltságára (az 5. és 10. veréb érkezése között eltelt idő reciproka) a nap folyamán. Az oszlopok a log-transzformált átlag \pm SE értékek visszatranszformált értékeit mutatják. (Kezelés: $\chi^2_1 = 14,352$; $p < 0,001$; napszak: $\chi^2_6 = 5,812$; $p = 0,445$; $n = 222$; lineáris kevert modell)



3. ábra A potyázással talált táplálékfoltok átlagos aránya (\pm SE) a csapat közepén és a csapat szélén bokros menedékhez közel és attól távol. (Kezelés: $F_{1,307} = 6,251$; $p = 0,013$; pozíció: $F_{1,307} = 17,225$; $p < 0,001$; interakció: $F_{1,307} = 5,763$; $p = 0,017$; lineáris kevert modell)

- (2) Szabadon élő állatok esetében először mutattam ki, hogy a csapat közepén táplálkozó egyedek gyakrabban használják a potyázó táplálékkereső taktikát, mint a csapat szélén táplálkozó társaik. Azt is megmutattam, hogy a predációs veszély növekedésével a csapat közepén táplálkozó madarak azok, amelyek jelentősen növelni tudják potyázási gyakoriságukat (**3. ábra**).
- (3) Kimutattam, hogy más vizsgálatok eredményeihez hasonlóan mezei verebeknél is a verekedésben sikeresebb egyedek használták gyakrabban a potyázó taktikát. Elsőként sikerült megmutatni, hogy a táplálékkereséssel töltött idő során, a verekedési siker növekedésével csak a potyázás agresszív formájával talált foltok időegységnyi száma nőtt, míg a nem agresszív potyázások és a gyors elcsippentések rátája csökkent (**4. ábra**).



4. ábra Az egyedek verekedési sikerének és a potyázás különböző formáival, illetve a kereséssel talált foltok folttalalási rátájának összefüggése. (A görbék lineáris kevert modellek prediktált értékeit szemléltetik; mindegyik esetben: $\chi^2_1 > 17,381$; $p < 0,001$).

- (4) DNS alapú ivar-meghatározást követően azt találtam, hogy az egyébként szexuálisan monomorf mezei verebeknél, minden mért morfológiai jelleg nagyobb volt a hímeknél, mint tojóknál. A nemeket külön vizsgálva kimutattam, hogy a hímeknél a verekedési siker varianciájának legnagyobb részét a torokfolt területe magyarázta. Ez szignifikánsan pozitívan korrelált a verekedési sikerrel. A tojóknál a verekedési siker pozitívan korrelált a szárnyhosszal, és negatívan a csüd hosszal, a torokfolt területével azonban nem korrelált. Eredményeink alapján elképzelhető, hogy e fajban a fekete torokfolt mérete csak a hímeknél jelzi viselőjének dominanciarangját a csapattársak számára, míg a tojóknál nem. A hipotézist támogatja még, hogy a torokfolt területének varianciája is szignifikánsan nagyobb volt a hímeknél, mint a tojóknál.

IV. KÖVETKEZTETÉSEK

Doktori disszertációm eredményei megerősítik a csapatos táplálkozás és a csapatos viselkedés ragadozók elleni védekezésben betöltött szerepét, illetve felhívják a figyelmet az egyedi viselkedés mellett a csapatos viselkedés tanulmányozásának fontosságára. A predációs veszély és a potyázás gyakoriságának összefüggése tekintetében kapott eredményeim új területeken világítanak rá arra, hogy feltehetően a predációs veszély növekedése a táplálékhoz jutás valószínűségét változtatva is hatással lehet az egyedek viselkedésére. Eredményeim megmutatják, hogy az egyedek csapaton belüli térbeli pozíciója jelentősen hozzájárulhat ahhoz, hogy az egyes egyedek számára mely viselkedések lehetnek nyereségesebbek, sőt a csapaton belüli térbeli pozíciótól függően az egyedek eltérően reagálhatnak a predációs veszély változására is. A csapaton belüli pozíció hatásainak fontos következménye lehet az egyedek viselkedési döntéseire nézve. Mivel a pozíció gyorsan és többnyire „olcsón” változtatható, így könnyen segítséget nyújthat az állatoknak, hogy a csapat elhagyása nélkül is optimális vagy közel optimális viselkedéssel alkalmazkodjanak az adott körülményekhez. Eredményeim világossá teszik, hogy a mezei verebek télen dominancia strukturált csapatokban táplálkoznak, az egyedek kompetíciós képességei pedig jelentősek a szociális táplálékkereső taktikák használata szempontjából. Vizsgálataimból kiderül, hogy a mezei verebek a keresgélő és potyázó táplálékkeresési taktikák használatának arányát képesek az adott körülményekhez igazodva széles határok között, rugalmasan változtatni, az egyes egyedek esetében pedig ritka a kizárólagos taktikahasználat.

Eredményeim támogatják azt az elképzelést, hogy a mezei verebeknél a fekete torokfolt nagysága szerepet játszhat a dominancia-rang jelzésében, azonban felhívják a figyelmet arra, hogy a szexuálisan monomorf fajok esetében is fontos különbségek lehetnek nemek között a morfológiai bélyegekhez kötődő funkciók tekintetében.

V. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönöm témavezetőimnek, Dr. Barta Zoltánnak és Dr. Liker Andrásnak, az értekezés elkészüléséhez és kutatásaimhoz nyújtott hozzájárulásukat, iránymutatásukat. Köszönöm Dr. Varga Zoltánnak és Dr. Pecsénye Katalinnak a munkám során nyújtott támogatásukat, bátorításukat, továbbá, hogy biztosították számomra, hogy a DE Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszékén dolgozhassak. Köszönöm a Tanszék munkatársainak és a Viselkedésökológiai Kutatócsoport tagjainak segítségét és támogatását. Köszönöm Bán Miklós, Baróthi Zoltán, Dr. Bókony V. (Verocs), Dr. Kardos Gábor, Lózsa Anita, Dr. Péntes Zsolt, Serfőző József, Szabó Krisztián, Dr. Szentpéteri József László, Vízkeleti Eliza kutatómunkám során nyújtott segítségét. A vizsgálatok elvégzését a DE Botanikus Kertjében Szabó Mária biztosította. Munkámat a DE doktori ösztöndíja, a kutatási projekteket az OTKA (T030434, NF61143, T46661, K75696, F026595) támogatta.

VI. IRODALOMJEGYZÉK

- 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., 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. & 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.
- Beauchamp, G. 1998. The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 73:449-472.
- Humphries, D. A. & Driver, P. M. 1967. Erratic display as a device against predators. *Science* 156:1767-1768.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. 2002. *Living in groups.* Oxford: Oxford University Press.
- 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.
- Liker, A. & Barta, Z. 2002. The effects of dominance on social foraging tactic use in house sparrows. *Behaviour* 139:1061-1076
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. of Zool.* 68:619-640.
- 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.
- Ranta, E., Peuhkuri, N., Hivonen, H. & Barnard C. J. 1998. Producers, scroungers and the price of the free meal. *Anim. Behav.* 55:737-744.
- 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.
- Van der Veen, I. T. 2000. Daily routines and predator encounters in Yellowhammers *Emberiza citrinella* in the field during winter. *Ibis* 142(3):413-420.
- 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.

VII. AZ ÉRTEKEZÉS ALAPJÁT KÉPZŐ PUBLIKÁCIÓK

Referált tudományos folyóiratokban megjelent közlemények:

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. IF: 1,99

Barta, Z., Liker, A. & Mónus, F. 2004. The effects of predation risk on the use of social foraging tactics. **Animal Behaviour**, 67:301-308. IF: 2,09

Egyéb tudományos folyóiratokban megjelent közlemények:

Mónus, F. & Barta, Z. 2010. Seasonality and sociality in tree sparrows *Passer montanus*. **International Studies on Sparrows**, *in press*.

Referált tudományos folyóiratokhoz benyújtandó közlemények:

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

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. (benyújtva: **Acta Zool. Acad. Sci. H.**)

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

Nemzetközi tudományos konferenciákon megjelent poszterek:

Mónus, F., Barta, Z. & Liker, A. Spatial position and social foraging tactic use in European tree sparrows (*Passer montanus*). 9th International Behavioral Ecology Congress, Montréal 7-12th July 2002.

Mónus, F., Liker, A. & Barta, Z. The effect of changing predation hazard on the use of scrounger foraging tactic. XXVII International Ethological Conf., Tuebingen 22-29th Aug. 2001.

Mónus, F. & Barta, Z.: Individual movements in Tree Sparrow. 15th International Conference of the European Bird Census Council. Nyíregyháza 26-31st March 2001.