

XXXII. OTDK Biológia Szekció

DOMINANCIA VIZSGÁLATA ZEBRAPINTYEK KÖZÖTT

Drexler Tamás

Biológia BSc III. évfolyam

Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Kar

Témavezető: Dr. Kabai Péter

Kaposvári Egyetem, egyetemi docens

Társtémavezető: Rigler Eszter

ELTE Etológia Program, PhD hallgató

Tartalomjegyzék

Bevezetés.....	2
Irodalmi áttekintés.....	3
A dominancia fogalma, mérésének módszerei.....	3
Dominancia vizsgálata zebrapintyeknél.....	7
Célkitűzések.....	10
Általános módszertan.....	11
Kísérleti állatok és tartási körülményeik.....	11
Kísérleti elrendezés.....	11
Rangsormérésre használt próbák.....	12
Kondícióbecslés.....	13
Neofóbia mérés.....	14
Statisztikai elemzések.....	15
Eredmények.....	18
A félrelökések alapján kapott hálózatok.....	18
Lecserélések száma.....	18
A kompetitív rangsorbecslő változók megbízhatósága.....	20
Összefüggések a kompetícióban mutatott teljesítmény és a lecserélések száma között.....	22
Dominancia vizsgálata az új módszerrel kapott adatok alapján.....	24
A kondíció hatásának vizsgálata.....	26
A neofóbiával való összefüggések vizsgálata.....	26
Diskusszió.....	27
Összefoglalás.....	31
Summary.....	32

Bevezetés

Az állatvilágban számos fajnál megfigyelhető a csoportos életforma. A szerveződésnek több különböző fokozata valósulhat meg, az időszakos aggregációtól egészen az individualizált, vagyis az egyedi felismerésen alapuló csapatokig. A csoportos élet számos előnyt biztosít annak tagjai számára: pl. nagyobb biztonságot jelenthet a ragadozókkal szemben a hígítási hatás és összehangolt védekezés révén (Hamilton, 1971), hatékonyabbá teszi a táplálékkeresést (Giraldeau and Beauchamp, 1999), valamint több lehetőségük van az egyedeknek párt találni.

Ugyanakkor a csoportos életnek vannak költségei: a nagyobb csapat felkelheti a ragadozók figyelmét, könnyebben tudnak terjedni a paraziták, valamint nő a táplálékért és a párosodásért való kompetíció (Alcock, 1993). A hátrányok csökkentésére is kialakulhatnak mechanizmusok, például a paraziták eltávolítására szolgál a közös tisztálkodás, vagyis emlősöknél a kurkászás, madaraknál pedig egymás tollázkodása, az erős kompetíció csökkentése pedig a szociális rangsor kialakulásán keresztül valósulhat meg. A jobb képességekkel rendelkező, ezért a ranglétrán magasabb pozíciót elfoglaló egyedek nagyobb részt sajátítanak ki maguknak a forrásokból a többi egyed rovására. (van Kreveld, 1970; Wood-Gush, 1971) Az alacsonyabb rangú állatok számára ez azért egy előnyös kompromisszum, mert így nem kell állandóan versengeniük erősebb vetélytársaikkal, kockáztatva, hogy megsérülnek, vagy akár el is pusztulhatnak, ugyanakkor élvezhetik a csoportos élet előnyeit. Ezen kívül, ha a párharcok végkimenetele gyorsan eldől, mindkét fél több időt és energiát fordíthat a saját fitnesze növelésére, például az utódgondozásra.

Előfordul, hogy a szubordináltak különböző alternatív stratégiákat fejlesztenek ki, melyek segítségével a fitneszük nem lesz lényegesen kevesebb a domináns egyedekéhez képest. Például a pajzsos cankóknál a domináns, területvédő, és a csavargó, úgynevezett szatellita hímek mellett megfigyelhető egy harmadik típus, a színezetével a tojókat utánzó, úgynevezett besurranó hímek csoportja is, melyek megtévesztik a riválisaikat, így anélkül tudják megtermékenyíteni a valódi tojókat, hogy támadásnak tennék ki magukat.

A szubordináltak, ha fizikai adottságaik - például erejük, relatív testméretük (Beacham, 1988; Jackson and Winnegrad, 1988) - ezt lehetővé teszik, újra és újra megpróbálják legyőzni vagy elüldözni a domináns egyedet, hogy feljebb kerülhessenek a ranglétrán. Emiatt a stabil hierarchiával rendelkező csapatokban is megfigyelhetünk agresszív viselkedést, azonban jóval kevesebbet, mint egy újonnan szerveződőben a rangsor kialakulásakor.

Irodalmi áttekintés

A dominancia fogalma, mérésének módszerei

A rangsorral kapcsolatosan a dominancia kifejezést először, Schjelderup-Ebbe használta 1922-ben, baromficsapatokon végzett kutatásaiban. Megfigyelte, hogy az agresszió bármely két állat esetében egyirányú. Azt az egyedet nevezte dominánsnak vagy despotának, amelyik felé kevesebb agresszió (pl. csípés) irányul, mint amennyit ő alkalmaz a társával, vagyis a szubordinált egyeddel szemben. A jelenség funkciójával kapcsolatban Wood-Gush az alábbi fogalmazta meg: „az a madár, amelyik a legtöbbször folytat fenyegető viselkedést a társaival szemben, és legtöbbször kerül ki győztesen a verekedésekből, elsőbbséget szerez az étel, a fészkek és az alvóhelyek megszerzésében, valamint nagyobb szabadságot élvez a ketrecben.” (Wood-Gush, 1971) Tehát az agresszió nem céltalan, hanem a domináns egyed elsőbbségének fenntartására szolgál. Későbbi, baromfi csapatokon végzett kutatásokból azonban kiderült, hogy a csípési sor nem feltétlenül korrelál a táplálékért való kompetícióban mutatott teljesítmény alapján felállított rangsorral. (Syme and Syme, 1974). Megkérdőjeleződött az elképzelés, miszerint egy csoportban csak egyfajta hierarchia létezik, amely az összes szociális viselkedést egyaránt szabályozza. Például galambok esetén kiderült, hogy repülés közben nem ugyanaz az egyed vezeti a csapatot, amelyik a táplálkozási interakciók alapján számított rangsor elején foglal helyet (Nagy et al., 2013). Az irodalomban a hagyományosan használt agresszív viselkedés mellett elterjedté vált a dominancia más kontextusban való vizsgálata. Például a kisajátított táplálék mennyisége, vagy az etető monopolizálásának sorrendje alapján is felállítható a hierarchia (Boogert et al., 2006; Syme et al., 1974). Ezeket fogalmilag is megkülönböztetik egymástól, előbbit agonisztikus, utóbbit kompetitív rangsornak szokás nevezni. Arra a kérdésre, hogy a kétféle rangsor ugyanannak a szociális rendszernek a különböző megnyilvánulásai lennének, vagy pedig az adott fajnál valóban több független hierarchia létezik, vizsgálatonként eltérő eredmények születtek. Sokszor magából a kompetitív rangsorból is többfélet sikerült kimutatni, attól függően, hogy a versengést milyen forrásnál vizsgálták (Baenninger, 1970; Syme et al., 1974), illetve milyen változókat használtak annak mérésére. Felmerülhet az is, hogy az egyed különböző mértékben lehet motivált a különböző források (pl. élelem, ivóvíz, fészkelőhely, partner) megszerzésére és ez is oka lehet annak, hogy az eltérő kompetitív tesztekben eltérő rangsort kapunk, de a motiváció szerepét eddig még nem vizsgálták.

A kompetitív rangsor hatékonyan úgy mérhető, ha limitáljuk a hozzáférhető forrás mennyiségét, illetve elkerüljük az állatok szimultán jutalmazását. Ezen alapul a két

legfontosabb mérési módszer, a minden vagy semmi típusú versengés, és a limitált hozzáférése sziituáció. Az előbbi sémának az a lényege, hogy egy falásra elfogyasztható táplálékot adagolunk egyesével az állatoknak, és egyszerűen azt tekintjük közülük dominánsnak, amelyik többet szerzett meg belőle. Ezt a módszert alkalmazták például macskáknál (Cole and Schafer, 1966), apró húsdarabokat használva az állatok jutalmazására. Rágcsálókkal kapcsolatos kísérletekben elterjedt az úgynevezett dominancia-cső, amely Schumsky és Jones (1966) nevéhez fűződik. Ebben a paradigmában az állatokat egymással szemben, egy szűk csőben indítják, és az jut élelemhez, amelyik hátra tudja tolni a másikat.

A másik gyakran alkalmazott módszer esetén a táplálékforrást úgy alakítják ki, hogy egyszerre csak egy állat férhessen hozzá. Például Syme csirkéken végzett kísérletében olyan etetőt használt, amelyből a madarak csak egy kis lyukon keresztül táplálkozhattak, amelyen egyszerre csak egy állat feje fért be. Ekkor a monopolizálás időtartama (Syme and Syme, 1974), vagy az elfogyasztott táplálék mennyisége (James, 1949) használható a kompetitív teljesítmény mérésére.

Syme 1974-es áttekintésében aggályát fejezi ki a módszerekkel kapcsolatosan. Legfőbb problémának az egységesség hiányát tartja: sem a kísérleteket általában megelőző ételmegvonás, sem pedig a kompetíciós periódus hossza tekintetében nincs egyetértés a szerzők között, ahogyan arról sem született konszenzus, hogy a minden vagy semmi kompetíció, vagy a limitált forrás sziituáció alkalmasabb a rangsor leírására, mivel természetes körülmények között egyik sem fordul elő. Utóbbinál még az sem teljesen tisztázott, melyik változót érdemes használni. Az sem szerencsés, hogy egyes cikkekben párosokat, másokban csapatokat vizsgálnak. Nincs meghatározva, hogy az egyedek között mekkora az a különbség, amit már nem lehet a véletlen számlájára írni. Ehhez szükséges lenne ismerni, mennyire fluktuál az állatok teljesítménye, ez az információ azonban többnyire hiányzik (Syme, 1974).

Ezekon kívül fontos probléma, hogy az említett módszerekkel sok olyan különbséget is mérhetünk az egyedek között, melyek nem feltétlenül függnak össze a kompetitív rangjukkal, illetve az annak háttérében álló szociális helyzetükkel. Például, amikor az állatok először találkoznak a kompetitív sziituációval, teljesítményüket nagyrészt a kognitív képességeik, explorációs hajlamuk és az újdonságoktól való félelmük befolyásolja. Sok múlik azon, milyen gyorsan fogják fel, hogy a korábbi körülményekhez képest eltérő viselkedésre van szükségük a forrás megszerzéséhez, különösen, ha egy új kísérleti berendezéssel, például egy szokatlan etetővel, vagy új környezettel találják szemben magukat. Ezért kulcsfontosságú a kísérletek előtt a megfelelő hosszúságú habituációs periódus beiktatása. Bizonyos feladatoknál az állatok gyorsasága, ügyessége is előnyt jelenthet, például a fentebb említett

mindent vagy semmit típusú kompetíciós szituáció esetén a jobb reflexekkel rendelkező állat fogja hamarabb elkapni a kísérletvezető által adott táplálékot. Ezeket a képességeket tehát érdemes független kísérletekben vizsgálni, és ha szükséges, kontrollálni velük, hogy helytállóak legyenek a rangsorra vonatkozó eredményeink.

Az agonisztikus rang meghatározása ezzel szemben tisztán az agresszív viselkedésen alapul, azonban gyakran előfordul, hogy egy fajnál ennek több formáját is el lehet különíteni, például madaraknál a csípést, üldözést, illetve lökdösődést, ebből adódóan nem csak egyféle rangsor számítható. Nagyon fontos különbség a kompetitív és az agonisztikus rangsor között, hogy a kompetitív rang becslés eredménye egy sorbarendezés - például az etető kisajátításnak időtartama alapján – ezért egy adott mérésben a sorrend lineáris, csupán annyit mondhatunk, hogy egyes egyedek között kisebb, míg mások között nagyobbak a különbségek a rangsorbecslő változó értékeiben. Ezzel szemben, az agonisztikus tesztben fontos a viselkedés iránya is, mivel az agresszió csak egyedek között értelmezhető. Például, ha az A egyedtől több agresszió irányul B egyed felé, mint fordítva, akkor azt mondhatjuk, hogy A domináns B felett. Ebben az esetben tehát sokkal inkább a köztük lévő kapcsolatokra fókuszálunk, melyek a csoport egészére nézve korántsem mindig mutatnak lineáris mintázatot. Akkor beszélhetünk lineáris hierarchiáról, ha a dominancia viszonyok minden, véletlenszerűen kiválasztott három egyed esetén tranzitívek, vagyis ha A egyed domináns B felett, B pedig C felett, akkor A domináns C felett is. Ebből adódóan a csoportnak pontosan egy olyan tagja van, amelyiknek mindegyik másik alárendeltje. Ha azonban A domináns B felett, B C felett, viszont C dominánsnak bizonyul A felett, ez a három egyed egy intranzitív hurkot alkot – minél több van ezekből, annál kevésbé beszélhetünk tényleges rangsorról, a csapat szociális rendszere inkább valamiféle hálózatra emlékeztet. A csoport létszáma – főleg, ha az 10 egyednél nagyobb - és a linearitás mértéke között általában negatív az összefüggés (Jameson et al., 1999).

A lineáris szerveződés mechanizmusára több elméleti modellt dolgoztak ki, azonban kevés az empirikus vizsgálat. A leginkább támogatott hipotézis szerint az állatok egyes tulajdonságaiban már a csoport kialakulása előtt is megfigyelhető egy létraszerű struktúra, ez pedig eleve meghatározza, hogy az adott egyedek milyen pozíciót foglalhatnak el a szociális rangsorban. Az elmélet azon alapul, hogy számos kutatás során erős pozitív korreláció volt kimutatható a rangszámok és bizonyos fizikai jellemzők - például méret, életkor, agresszió mértéke – között (Beacham, 1988; Holekamp and Smale, 1993). Ez alapján megpróbálhatunk választ adni arra a kérdésre, hogy milyen tulajdonságok alapján lesz egy adott egyed domináns vagy szubordinált, azonban ez önmagában még nem magyarázza, miért pont

lineáris szerkezetű a szociális struktúra. Logikusnak tűnik a gondolat, hogy ha elég nagyok az egyedek közötti különbségek, akkor a rangsorban sem várunk bizonytalan kapcsolatokat. Ebből az is következne, hogy ugyanazon egyedek minden esetben ugyanazokat a pozíciókat foglalják el a ranglétrán. Azonban Chase és munkatársai halakon (*Metriaclima zebra*) végzett kísérleteiből kiderült, hogyha egy stabil rangsor kialakulása után az egyedeket hosszabb időre szétválasztjuk, majd újra összeeresztjük őket, néhány egyed pozíciója megváltozik, leggyakrabban az utolsó két egyed cserél helyet (Chase et al., 2002).

A másik elterjedt, és az előzőnek ellentmondó elmélet esetében a fizikai, illetve egyes viselkedésbeli különbségek helyett a szociális dinamikát tartják meghatározónak a rangsor kialakulásában. Az előbb ismertetettekkel szemben itt nem tekinthetők állandónak a nyerési valószínűségek, hanem az első páros összetűzések során győztes egyedeké nő, a veszteseké pedig csökken. Az angol terminológiában előbbit winner, utóbbit pedig loser hatásnak nevezik. Ezen kívül fontos az úgynevezett bystander effect, vagyis a többi egyed megfigyelése is, az állat más egyedek interakciója alapján meg tudja ítélni lehetséges ellenfelei relatív erejét. Ha viszont nincs ilyen többletinformációja, előfordulhat, hogy megpróbál legyőzni egy magánál erősebb ellenfelet, ami egyes esetekben akár sikerülhet is, míg másokban nem, tehát sokkal nagyobb a véletlen szerepe, ami fokozza az instabilitást, és hurkok képződését okozza a szociális rendszerben. Ezt látszik igazolni az a megfigyelés (Chase et al., 2002), hogyha a kísérlet során meggátoljuk a csoporton belüli interakciókat, és csak párosokat engedünk egymással konfrontálódni, a rangsor nem követi a fajra egyébként jellemző lineáris szerkezetet.

Természetesen azt az elképzelést sem szabad elvetni, hogy a két mechanizmus egymás mellett is működhet, együtt szabályozzák a rangsor kialakulását. A korábban említett három hatás - az angol terminológiában winner, loser illetve bystander hatás - révén az idő folyamán változik az egyedek nyerési valószínűsége a párharcokban. Azonban, a kezdeti valószínűségek más vizsgálatok alapján is függnék az egyedek fizikai állapotától. Minél nagyobb köztük a különbség ezeknek változóknak az értékeiben, annál kevésbé lesz kérdéses a párharcok kimenetele, annál kisebb a fluktuáció, így stabil, hurkok nélküli rangsort kaphatunk.

Gyakran vizsgált kérdés a kétféle rangsor kapcsolata is. Az eredeti elképzelés szerint a kétféle rang ugyanannak a szociális rendszernek kétféle megnyilvánulása. Azonban több kutatás kimutatta, hogy a kettő nem feltétlenül korrelál egymással, sőt, még a különböző forrásokért való versengésben megfigyelhető mintázatok sem mindig mutatnak hasonlóságot, vagyis nem lehet minden szociális viselkedést egyetlen hálózatra visszavezetni. Fontos

azonban megjegyezni, hogyha egy kompetitív rangsor és egy agonisztikus rangsor nem korrelál egymással, nem jelenti azt, hogy a kompetitív teljesítmény alkalmatlan lenne a dominancia mérésére, csupán különböző háttértényezőket kell feltételeznünk a két jelenségnél. Ezen kívül nem hagyhatjuk figyelmen kívül a módszerek hibáját sem: lehet, hogy az agresszív viselkedés összefügg azzal, mennyi táplálékhoz juthat az egyed, azonban utóbbiban más tulajdonságok is szerepet játszhatnak (pl. táplálékigény), ezeket a hatásokat pedig a mérés során nehéz kiküszöbölni.

Ha a különböző forrásoknál eltérő mintázat figyelhető meg, fontos meggyőződni arról is, vajon a rangsor megváltozását nem a kompetitív szituáció megváltoztatása okozza-e. Még ugyanannál a forrásnál is választhatunk két olyan kísérleti elrendezést, hogy egyiknél az egyik, másiknál a másik állat mutakozzon ügyesebbnek. Akkor mondhatjuk, hogy ténylegesen kétféle rangsor szerveződik a két szituációban, ha a táplálékért való ismételt kompetíciós tesztek eredményei korrelálnak egymással, a vízért folyó versengésben mutatott teljesítmények is hasonlóságot mutatnak, azonban a két forrásnál tapasztalható mintázatok között nincs összefüggés (Syme, 1974). Ennek ellenkezőjét tapasztalta Baenniger 1970-es vizsgálataiban, melyekben vízért való kompetícióban különböző módszerekkel megfigyelt rangsorok között alacsony volt a korreláció, szintúgy a tápláléknál megfigyelhető rangsorok között, viszont a táplálékhoz és a vízhez kapcsolódó rangsorok korreláltak egymással, ha ugyanazzal a mérési módszerrel készültek (Baenninger, 1970). Ebben az esetben tehát nem a forrás típusa hatott eltérően az egyedekre, hanem a vizsgálati módszer. Éppen ezért az ilyen vizsgálatokban kulcsfontosságú, hogy ne a kísérleti elrendezés határozza meg, hogy az állat melyik forrás esetén milyen teljesítményt nyújt a kompetícióban, hanem olyan tulajdonságok, melyek természetes körülmények között is megfigyelhetők, és amelyek relevánsak a szociális szerveződés kialakulása szempontjából. Annak felderítése, hogy egy adott faj esetében pontosan melyek ezek, sok érdekes kutatási lehetőséget biztosít az etológusok számára.

Dominancia vizsgálata zebrapintyeknél

A zebrapinty (*Taeniopygia guttata*) Európa-szerte kedvelt díszmadár. Eredeti élőhelye Ausztrália és a Kis-Szunda szigetek, ahonnan a XIX. század elején hozták be Európába. Azóta számos színváltozatát sikerült kitenyészteni. Monogám madarak, a vadon élő példányok kolóniákban fészkelnek, melyek mérete 7-től akár 47 költőpárig is terjedhet, sőt, télen akár ennek többszörösére is nőhet a csoport létszáma. Jellemző rájuk az erős ivari

dimorfizmus, a hímek élénkpiros arcfoltjuk és csőrük miatt könnyen megkülönböztethetőek a többnyire szürkésbarna tojóktól. Mivel könnyen tarthatóak, elterjedten használják őket a feltűnő színezet evolúciójával kapcsolatos kutatásokban. Kimutatták, hogy a tojók az élénkebb színű hímekeket preferálják (Burley et al., 1982). Később kiderült, hogy a színezetnek nem csak a párválasztásban, hanem a dominanciában is szerepe van, ugyanis piros gyűrűkkel manipulálható az egyedek rangja (Cuthill et al., 1997). Ezután a kutatók elkezdtek vizsgálni, vajon becsületes-e a jelzés. Ezt alátámasztani látszik az, hogy a piros csőrszín és a dominancia kialakításában is szerepe van a tesztoszteron szintnek. A hormont beinjekciózva a madarakba mindkét tulajdonság manipulálható, de már annak normális szintjénél is pozitív korrelációt mutatnak egymással (Ardia et al., 2010). Mindebből pedig arra lehetett következtetni, hogy a szín valóban becsületes jelzés, a preferencia pedig adaptív, mivel a pirosabb csőrű hímek magasabb tesztoszteron szinttel rendelkeznek, ami utal a magasabb rangsorbeli helyzetükre, másrészt, a hormon immunszuppresszív hatása miatt költséget jelent, amit csak a legjobb minőségű egyedek engedhetnek meg maguknak.

Noha az említett kutatások nem elsősorban a dominanciára koncentrálnak, fontos őket megemlíteni, mivel annak mérésével kapcsolatban támpontot szolgáltathatnak. Mindkét esetben az etetőnél megfigyelt agonisztikus viselkedést használták fel, noha ennek mérése kevésbé kötődik a táplálkozáshoz, mint a kompetitív rangnak. Ezt a zebrapintyek békés természete indokolhatja, ugyanis a dominancia jellemzésére hagyományosan használt viselkedéselemek (csípés, kergetés, lökdösődés) stresszmentes helyzetben olyannyira kis gyakorisággal fordulnak elő közöttük, hogy nagyon hosszú megfigyelési időre lett volna szükség, hogy kellő számút rögzíthessenek ezekből. Viszont ha a kísérlet elé be van iktatva egy megfelelő hosszúságú deprivációs periódus, és az etető úgy van kialakítva, hogy egyszerre csak egy madár férhessen hozzá, az előbb említett viselkedések gyakrabban fordulnak elő, különösen a félrelökések, hiszen másképp az állatok nem juthatnának táplálékhoz. A módszer azért is kedvező, mert a kétféle rang egyszerre mérhető vele. A legtöbb ezekkel kapcsolatos változót David és munkatársai (2011) mérték, szintén zebrapintyeken: a táplálkozási időt, az etető kisajátításának számát és sorrendjét, valamint az agresszív viselkedéseket is felhasználták azzal a céllal, hogy összefüggést találjanak a dominancia és más személyiségjegyek (aktivitás, neofóbia, explorációs hajlam) között (David et al., 2011). A madarak között megkülönböztettek proaktív és reaktív taktikát alkalmazó egyedeket. A kísérlet során előbbieket bizonyultak dominánsabbnak, vagyis amelyek aktívabbak voltak, nagyobb volt az explorációs hajlamuk, és zavarás után gyorsan visszatértek az etetőhöz. Érdekes viszont, hogy a dominancia mérésére használt változók

között nem kerestek összefüggést. Az is tisztázatlan maradt, hogy van-e egyáltalán hierarchia a zebrapintyek között. A fent említett szerzők ugyanis nem magára a rangsorra, hanem annak háttértényezőire koncentráltak. A legutolsóként említett kísérlet esetén volt a legrészletesebb a dominancia mérése, több változó alapján is felállítottak rangsorokat, azonban az agresszív viselkedésnél nem vették figyelembe annak irányát. Nem tettek különbséget aközött, hogy a madár sok agresszív interakciót kezdeményez, de mindig ugyanazzal az egyeddel szemben, illetve hogy mindegyik vetélytársával szemben támadólag lép fel, ezáltal mindegyikük felett domináns. Továbbra is kérdés tehát, hogy a dominancia újfajta, hálózatszerű megközelítése alkalmazható-e zebrapintyekre is. Ennek az is lehet az oka, hogy korábban kis egyedszámú csoportokat vizsgáltak – a fent említett kutatásokban 3, 4, illetve 6 madarat tartottak együtt. A színek hatásával kapcsolatos kutatásban csak azt vizsgálták, melyik gyűrűt viselő egyed melyekkel szemben domináns, a másik kettőben pedig az egyedszámnak megfelelően három, illetve hat szintet tételeztek fel. A tesztoszteron hatásával kapcsolatos cikkben a három egyed között az egyes párosok vizsgálatának eredményeként kapták a rangsort: azt a madarat tekintették dominánssnak, amelyik az interakciók legalább 60%-ában támadólag lépett fel a társával szemben. Azonban továbbra is nyitott a kérdés, hogyan alakul a hierarchia nagyobb csapatokban. A madarak teljesítményének ingadozását szintén vizsgálták, két egymást követő napon az állatok félrelökéseinek száma korrelált egymással (David et al., 2011), azonban hosszabb távú kutatás nem készült a zebrapintyek közötti dominancia viszonyokról.

Korábban a Biológiai Intézetben a zebrapintyek közötti kooperációval kapcsolatos kísérletek zajlottak (Rigler, 2011). Zebrapinty tojókat párosával helyeztek el olyan kalitkákbán, amelyek egy libikókához hasonló szerkezettel voltak ellátva. A libikóka egyik szárára ugorva a madár fel tudta emelni társát egy etetőhöz, amiben jutalomfalatok voltak. Mivel a segítségnyújtásnak alig volt költsége, kiegyensúlyozott „adok-kapok” kooperáció volt várható. A valóságban kiderült, hogy a vizsgált párosokban a segítségnyújtások száma nem kiegyenlített. A kooperációban betöltött szerepük – vagyis hogy segítenek a párjuknak, vagy nem – alapján nyolc zebrapinty tojót egy csípési sorrendhez hasonló lineáris rangsorba lehetett rendezni. A legtetején az a madár állt, amelyik a legtöbb társától kapott úgy segítséget, hogy közben alig viszonzta azt. Felvetődött, hogy ennek hátterében a rangsorrend állhat, bár agresszív interakció csak nagyon ritkán volt megfigyelhető. Megpróbálták a kooperációban mutatott viselkedést összevetni azzal, hogy a párosokban melyik egyed a domináns. Az irodalomban elterjedt rangsorbecslő változók közül azonban a táplálkozási sorrend teljesen véletlenszerűnek bizonyult, az agresszió mérése pedig különböző metodikai problémákba ütközött.

Célkitűzések

Jelen kutatásunk elsőszámú céljával a zebrapintyek közötti rangsor struktúrájának vizsgálatát tűztük ki. Kíváncsiak voltunk, vajon megfigyelhető-e közöttük valamiféle rangsor, amely esetleg magyarázhatná a kooperációban megfigyelteket, vagy inkább valamilyen kevésbé lineáris, hálózatra emlékeztető szociális struktúra a jellemző.

A korábbiaktól eltérően nem párosokat, hanem a publikációkban említettekénél nagyobb csapatokat akartunk vizsgálni. Szerettük volna kipróbálni a lehető legtöbbet az irodalomban gyakran említett kompetitív rangsorbecslő változók (táplálkozási idő, táplálkozási sorrend, etető kisajátításainak száma) közül is. Kíváncsiak voltunk rá, mennyire adnak megbízható eredményt rövid és hosszú távon, vagyis mekkora az egyedek teljesítményében mutatkozó fluktuáció, illetve két eltérő mérési időszak eredményei alapján becsült rangsorok korrelálnak-e egymással.

Mivel az irodalomban nem találtunk megfelelő kísérleti elrendezést, amit mintaként felhasználhattunk volna, célul tűztük ki egy olyan teszt kidolgozását, amely egyszerű és egyértelmű adatokat szolgáltat úgy, hogy az egész folyamat egyedi azonosításra alkalmas módon videóra vehető és sikeres működés esetén könnyen automatizálható.

A korábban említett módszerek több dolgot is mérnek egyszerre - például neofóbia, táplálék-motiváltság - a különböző komponenseket pedig egyetlen tesztben nem lehet egymástól elkülöníteni. Éppen ezért, az állatok közti interakciókon kívül gyűjtöttünk adatokat a madarak testtömegéről és tarsushosszáról is, melyekből ezután a kondíciójuk is megbecsülhető. Emellett az etetőre való leszállás latenciáját és ebből adódóan a táplálkozási sorrendet befolyásolhatja, hogy a madarak mennyire félnek az etetőtől, ezért – amellett, hogy egy hónapon keresztül habituáltuk őket – neofóbia tesztek is végeztünk, hogy ha szükséges a kapott eredményeket kontrollként felhasználhassuk.

Általános módszertan

Kísérleti állatok és tartási körülményeik

Kutatásainkhoz a Biológiai Intézet aviáriumában, 2013 szeptemberében kikelt zebrapintyeket (N=16) használtunk, melyekből egy 8 fős hím és egy 8 fős tojó csoportot alakítottunk ki. Mindegyik csapat tartalmazott vad típusú, illetve világos színváltozatú madarakat is.

A madarakat két, 1,5×2 m alapterületű, 2 m magas röpdében helyeztük el, a Biológiai Intézet pincéjében. Világítás céljára UV komponensű fénycsöveket használtunk, a megvilágítási időt pedig úgy standardizáltuk, hogy a világos periódus hossza megfeleljen a nyári évszakban jellemző nappalok hosszának. A hőmérséklet a kísérletek időtartama alatt 22 és 25 °C között változott. Az állatokat a próbák idején kívül kereskedésekben kapható, zebrapintyek számára készült magkeverékkel, ad libitum etettük. Ezen kívül hetente egyszer uborkát vagy tojást, illetve zöldeléségment tyúkhúrt kaptak. A röpdékbe szépiacsontot, homokot, szintén állatkereskedésekben kapható műanyag itatókban vizet, valamint pihenés és alvás céljára faágakat is helyeztünk.

Az állatok egyedi azonosítása színes gyűrűk – rózsaszín, zöld, fekete, fehér, sárga, kék – segítségével történt. Egy madár 4 db gyűrűt viselt, mindkét lábán kettőt-kettőt. Olyan kombinációkat választottunk, hogy a zebrapintyek egyik lábán lévő színek leolvasása is elegendő legyen az egyed beazonosításához. Arra törekedtünk, hogy a csoport lehető legtöbb tagja megegyező színű gyűrűket viseljen, és csak azok sorrendjében legyen különbség, így elkerülve a színeknek a madarak rangjára kifejtett hatását (Burley, 1988; Burley et al., 1982; Cuthill et al., 1997).

Kísérleti elrendezés

A videokamerát egy falécekből és kartonpapírból épített kameradobozba helyeztük. A doboz alapvázát négy darab, 1 m hosszú lécszár adta. Ezt burkoltuk be kartonpapírral, majd a tetejére egy 50x50 cm-es, átlátszó plexilapot helyeztünk (1. ábra). A madarak a kísérlet ideje alatt kizárólag a plexilapra helyezett, 6×6 cm alapterületű, 6,5 cm magas műanyag etetőből táplálkozhattak, melyen csupán egy 2x2 cm-es nyílást vágtunk, hogy egyszerre csak egy állat férhessen hozzá a bele helyezett magkeverékhez és így monopolizálhassa azt. Annak elkerülésére, hogy madarak táplálkozás közben elmozdítsák a helyéről az etetőt, gyurmaaragaccsal rögzítettük azt a plexilapra. Hogy biztosítsuk az optimális megvilágítást a

videofelvételekhez, a plexilappal egy vonalban, a doboz szélére két oldalt egy-egy neonlámpát helyeztünk. Ezek csak a felvételek készítése alatt voltak bekapcsolt állapotban. A lámpákat felülről letakartuk - szintén kartonpapírral – hogy a fény csak a plexilap vonalába essen. Így a lámpa nem vakította a madarakat, csak a lábukat és az azon lévő egyedi gyűrűkombinációt világította meg. A kísérleteket mindkét csoport esetében egy hónapig tartó habituációs periódus előzte meg, mely során megbizonyosodhattunk róla, hogy a pintyek nem félnek sem a lámpáktól, sem pedig magától a kameradoboztól.

Rangsormérésre használt próbák

A kísérleti mindkét csoporttal 2 x 1 héten át tartott. Egy héten 4 napon két próbát végeztünk, egy délelőtti és egy délutáni. A 30-40 perces próbákat Sony HD Avchd HDR-CX160 videokamerával rögzítettük (2. ábra) és az első 5 percnél szakaszban eseményrekorder segítségével kódoltuk, hogy éppen melyik egyed feje van az etetőben. .

Az eseményrekorderben 0,2 másodperces felbontást használtunk, vagyis ennyi idő telt el két kódolt képkocka között. A rangsorrend szempontjából két jelenséget különböztettünk meg. Az esetek nagy részében A egyed úgy tudta bedugni a fejét az etetőbe, hogy előtte félrelökte az éppen evő B madarat. Ilyen esetben alig volt időkülönbség B egyed evésének vége és A egyed evésének kezdete között. Ezt az aktív félrelökést neveztük lecserélésnek. Előfordult azonban olyan eset is, amikor a táplálkozó egyed kihúzta a fejét az etetőből, és ezt követően foglalta el az etetőt a másik egyed. Ilyenkor általában nem volt fizikai kényszerítés. Mivel a viselkedés jellegét nem minden esetben lehetett pontosan meghatározni, lecserélésnek azt vettük, amikor legfeljebb 0,6 másodperc telt el a két madár táplálkozása között.

Az állatok motiváltságának növelése céljából, a délutáni videofelvételek készítése előtt legalább három órával, a reggeliek esetén pedig előző nap 16 és 17 óra között eltávolítottuk az etetőt a röpdéből. Hétvégén, illetve a próbák között a madarak ad libitum táplálkozhattak, így biztosítottuk, hogy a kompetícióban gyengébben teljesítő, szubordinált egyedek se maradjanak megfelelő mennyiségű táplálék nélkül.

Az elemzésből kihagytuk azokat a próbákat, amikor a madarak későn szálltak az etetőre megfelelő számban, mert ekkor nagy valószínűséggel nem voltak kellően motiváltak. Összesen három ilyen volt, mindegyik az első héten.



1. ábra A felvételek készítéséhez használt kameradoboz



2. ábra Zebrapinty tojók kompetíciója a táplálékért, alulnézetből

Kondícióbecslés

A tömeget elektromos mérlegen mértük század gramm pontossággal, míg lineáris testméret változónak a madarak esetében leggyakrabban használt tarsus hosszt mértük tolómérő segítségével, tized milliméter pontossággal. A pontos mérési módszer elsajátításához gyakorlás szükséges, ezért madaranként több mérést végeztünk, de az

elemzéshez csak a két utolsó mérés átlagát használtuk fel, mert eddigre váltak a méréseink ismételhetővé (saját ismételhetőség: $ICC = 0.914$, $p = 0.00245$, 95%-os konfidencia intervallum: $0.729 < ICC$; két mérő, D.T és R.E. összehasonlítása: $ICC = 0.943$, $p = 0.000565$, 95%-os konfidencia intervallum: $0.813 < ICC$). Tömegmérést a videófelvételeket megelőző napon végeztünk.

A tömeg nem a testhosszal, hanem annak – 2,5 és 3,2 közötti kitevőjű – hatványával arányos, ezért kondíció becslés során az összefüggést logaritmus transzformációval lineárisá kell tenni. A kapcsolat fajonként és populációnként is változik, mindig a vizsgált minta alapján becsülhetjük meg. A kondíciót a transzformált adatokra standard major axis módszerrel illesztett regressziós egyenes reziduumainak segítségével becsültük (Peig and Green, 2009).

Neofóbia mérés

A kísérlet megkezdése előtt egy hónapig szoktattuk a madarakat a megváltozott körülményekhez, azonban szerettünk volna két független mérés segítségével is meggyőződni arról, hogy a táplálkozási sorrendjüket valóban nem a kísérleti elrendezéstől való félelmük határozza meg. A madarak idegen tárgytól való félelmét azok megközelítésének sorrendjével fejeztük ki. A neofóbiát mindkét tesztben csoportosan mértük, mivel a korábban mért táplálkozási sorrendünk is csoportos megfigyelésből származott. Az egyik esetben egy piros szigetelőszalaggal betekert ülőrudat lógattunk be az aviáriumba, a másikban pedig az ott elhelyezett faágak egyikére kötöttünk három darab, sárga műanyag hengert. A mérést mindkét csapatnál ugyanezekkel a tárgyakkal végeztük. Egy megfigyelő (DT) feljegyezte, hogy az adott tárgyat melyik madár hány perc elteltével, mennyire közelítette meg. Ez alapján felállítottunk közöttük egy sorrendet, melynek elkészítéséhez azokat az eseteket használtuk, amikor a madár legalább fél méteres közelségbe került. A tárgyakat legkorábban megközelítő egyed kapta az 1. sorszámot. A hengereknél egyszerűbb volt a mérés, mivel pont olyan távol voltak egymástól, hogy ha valamelyik egyed átszállt az adott ágra, mindenképpen közel került az egyikhez.

Statisztikai elemzések

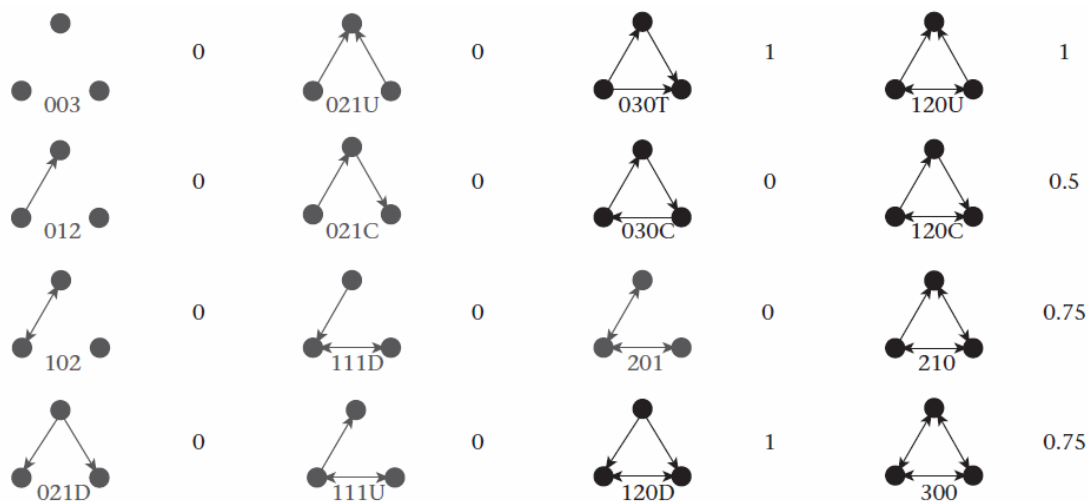
Elemzéseinket 3.0.3-as verziószámú R-programban (R Development Core Team, 2011), TraMineR programcsomag (Gabadinho et al., 2011) segítségével végeztük.

A szekvencia adatokból (1. függelék) mindegyik madárhoz kiszámítottuk, hogy mennyi ideig táplálkozott összesen, hányadik táplálkozási eseménynél monopolizálta először az etetőt, illetve később még hányszor sikerült ezt megtennie. Utóbbinál azt is vizsgáltuk, hogy az adott interakciónál melyik vetélytársát lökte félre, ennek eredményeképpen lecserélési mátrixokat kaptunk (2. függelék), melyek alapján grafikusán ábrázoltuk a madarak között becsült rangsort. A hím és a tojó csapathoz is egy-egy gráfot készítettünk, mindkettőt a 2. hét adatai alapján, mivel ekkor nem kellett videót kihagynunk az elemzésből, így több információ állt rendelkezésünkre a madarak közötti interakciókról. A lecserélési mátrixokban Khi-négyzet próbával vizsgáltuk, hogy a megfigyelt cserék száma eltér-e a várt gyakoriságoktól, vagyis, hogy az adott madár félrelökései arányosan oszlanak-e meg a lehetséges ellenfelek között. A linearitás kiszámításához egy új módszert használtunk (Shizuka and McDonald, 2012), mely nem párosok, hanem három egyed kapcsolatának vizsgálatán alapul. Kimutatták, hogy nagyobb létszámú csoport esetén sokkal megbízhatóbb eredményt ad, mint egy másik (de Vries, 1995), korábban elterjedten használt linearitásbecslő módszer. Képes kezelni azokat a kapcsolatokat is, amelyeknél nem eldöntött a párharc kimenetele, így három egyed között összesen 16 féle viszony állhat fenn (3. ábra). Ezekhez különböző súlyokat rendelve megkapható, hogy az adott hálózat hány körbeverést tartalmaz, majd szimulációval előállított véletlenszerű gráfokkal összevetve megbecsülhető a linearitás mértéke is. A súlyok annak a valószínűségét fejezik ki, hogy az adott hurok tranzitívve alakítható, ha a korábban kiegyenlített párharcok eldőlnék valamelyik irányba.

A lecserélési mátrixok alapján szeretnénk volna következtetni arra is, mennyire stabil hosszútávon a kapott rangsor. Ehhez átszámítottuk azokat távolságmátrixokká, majd Mantel próba segítségével teszteltük a köztük lévő hasonlóság mértékét. Ezt egy -1 és 1 közötti szám fejezi ki, előbbi esetben az egyik mátrix kisebb értékeihez a másik mátrix nagyobb értékei tartoznak, míg az utóbbi ennek ellenkezőjét jelenti. Ehhez szimulációval p-érték is rendelhető.

A két héten, ugyanazon változó alapján kapott kompetitív rangsorok kapcsolatát viszont a köztük lévő rangkorrelációk segítségével jellemeztük. A rövidebb időn belüli megbízhatóságot grafikusán ellenőriztük, az egyes változókról ivaronkénti és heti bontásban boxplotokat készítettünk. A 2. heti adatok alapján összehasonlítottuk a különböző, kompetícióbeli hatékonyságot mérő módszerek eredményeit is, ehhez Spearman-féle

rangkorrelációkat használtunk. Az elemzésekbe bekerült ezeken kívül a kondíció, a tömeg, a neofóbia, valamint származtatott változóként az egy monopolizációra jutó átlagos táplálkozási idő, ami a táplálkozási idő és az összes vetélytárshoz tartozó lecserélések hányadosaként kapható meg.



3. ábra: Lehetséges kapcsolatok három egyed között (Shizuka and McDonald, 2012).

A körök az egyedeket, nyilak pedig a köztük lévő dominancia viszonyokat jelölik. Az egyes gráf típusok alatt a kódjuk, tőlük jobbra pedig a hozzájuk tartozó súlyok láthatók. Halványan vannak feltüntetve azok a típusok, melyeknél nincs kapcsolat minden egyed között.

A rangsorrend hagyományos meghatározási módszere feltételezi, hogy minden egyed azonos stratégiával küzd az erőforrásért. Adataink alapján azonban úgy tűnt, legalább kétféle stratégia van jelen a csoportokban. Az egyedek zöme sokszor cseréli le társait és őket is sokszor cserélik le, az állandó kompetícióban lévő egyedek egy alkalommal kevés ideig esznek. Néhány egyed csak ritkán megy az etetőhöz, de akkor azt hosszabb ideig monopolizálja. Ennek következtében ezek az egyedek ritkán cserélnek le másokat és őket is ritkán cserélik le, ezért a hagyományos értékelési módszerrel perifériára szorult, nem domináns egyedeknek látszanak. Ugyanakkor az elfogyasztott táplálékmenyiség alapján dominánsnak kéne őket tekinteni. A lecserélési mátrixokat ennek megfelelően átszámítottuk.

Egyrészt, az adott madár egyes vetélytársaihoz tartozó félrelökéseinek számát elosztottuk annak táplálkozási időtartamával. Így megadtuk, hogy mennyi lecserélés történt két madár között a rendelkezésükre álló időhöz képest. Ebben az esetben, ha két egyed huzamosabb ideig váltogatja egymást, vagyis interakcióik száma közel azonos, azt tekintjük dominánsnak, amelyik hosszabb szakaszokban táplálkozott, hosszabb időn keresztül tudta távol tartani a másikat az etetőtől. A kevés, illetve sok interakcióban résztvevő madarakat

pedig úgy tettük összehasonlíthatóvá, hogy az egyes vetélytársakhoz tartozó félrelökések számát minden egyednél elosztottuk azzal a számmal, ahány lecserélést hajtott végre összesen. Ezzel azt fejezhetjük ki, hogy agresszív interakcióinak mekkora hányada jutott az egyes partnerekre.

Végül, a dominanciát az átszámított lecserélési mátrixokból az alábbiak szerint határoztuk meg: adott egy m sorú és n oszlopú mátrix ($\mathbf{X}$), melyben $\mathbf{X}_{mn}$ az m -edik sor n -edik eleme. Ha $\mathbf{X}_{mn} / \mathbf{X}_{nm} > 1$, akkor az adott sorhoz tartozó, m -edik madár domináns az oszlophoz tartozó, n -edik madárral szemben. Ha a hányados < 1 , akkor pont fordított irányú kapcsolat van közöttük.

Eredmények

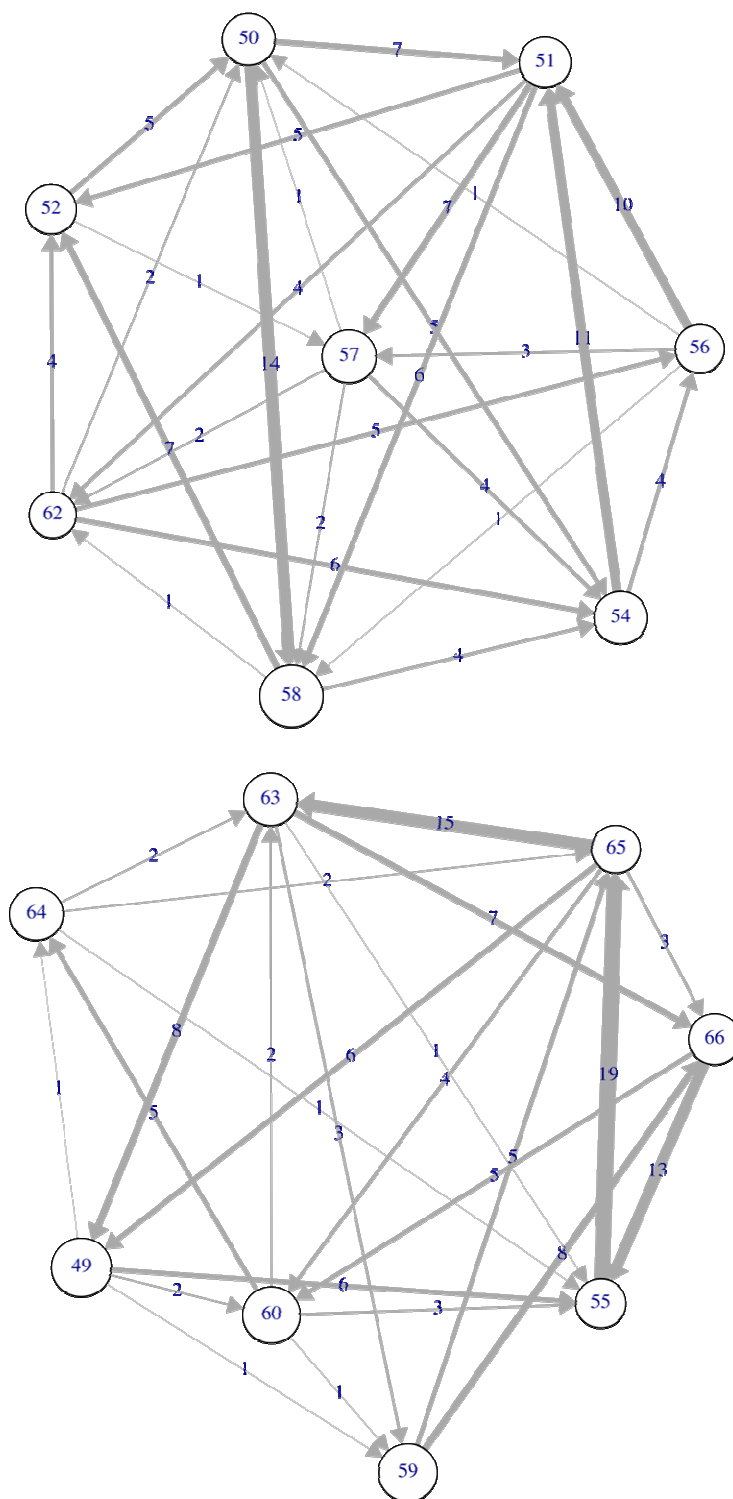
A félrelökések alapján kapott hálózatok

A lecserélési mátrixok alapján elmondható, hogy minden madár között volt interakció, bizonyos egyedek azonban jóval többször konfrontálódtak egymással. Az egyedek közötti interakciók aránya szignifikánsan eltért a véletlen alapján várt gyakoriságoktól (χ^2 próba hímek: $\chi^2 = 395,2397$, $p < 0,005$; tojók: $\chi^2 = 267,3717$, $p < 0,005$). A párosok többségénél kiegyenlítettek voltak a lecserélések, több esetben alig néhány csere különbség volt a páros tagjai között. A madarak közötti dominancia viszonyokat gráfok segítségével ábrázoltuk (4. ábra). Az ezek alapjául szolgáló lecserélési mátrixok az adott hét összesített adatai, tehát csoportonként felvétel alapján készültek.

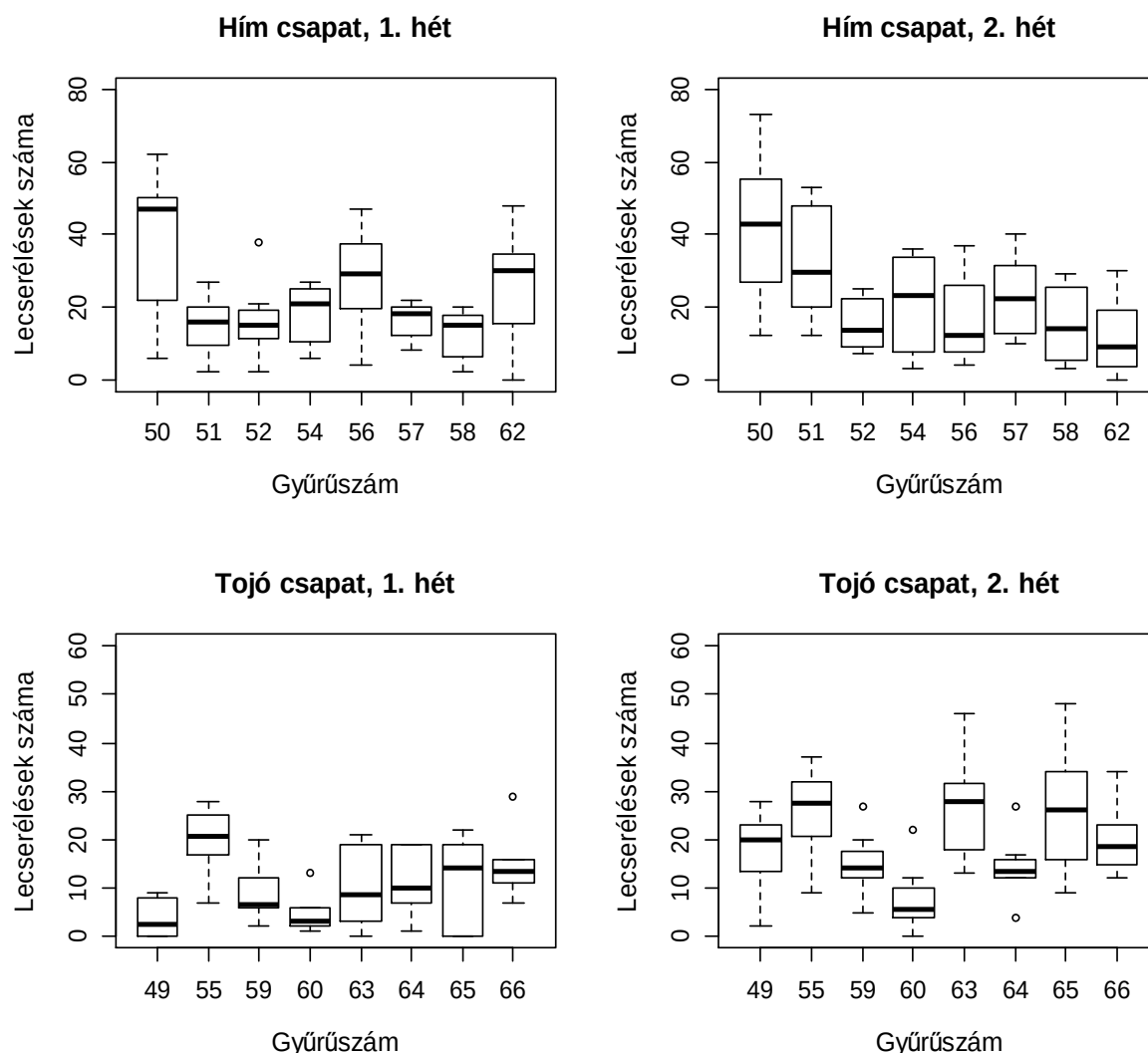
A két hálózat egyike sem lineáris, nagyon sok bennük a körbeverés (4. ábra). A hímeknél a hármasoknak csupán 66,5, míg a tojóknál 70,1 %-a tranzitív (hímek: $T_{tri} = -0,3393$; tojók: $T_{tri} = -0,1964$). A linearitás egyik esetben sem volt szignifikáns (ismétlések száma = 1000; hímek: $p = 0,927$; tojók: $p = 0,709$).

Lecserélések száma vetélytárstól függetlenül

A madarak egy felvétel alatti összes monopolizációinak száma a lecserélései mátrixok sorösszegeiként számítható ki. A gráfok elkészítésénél összegeztük az egyes felvételeket, hogy elegendő adatunk legyen az interakciókról, azonban ebben az esetben napi bontást alkalmaztunk, hogy megvizsgálhassuk, mennyire fluktuál az egyedek teljesítménye. A boxplotok (5. ábra) alapján szembetűnő, hogy több madár teljesítménye is erős ingadozást mutatott: a hímeknél az 50-es és a második héten az 51-es, a tojóknál pedig a 63-as és a 65-ös számú egyedeknél tapasztalhattunk nagy különbségeket. A hímeknél a legsikeresebb egyed 3,2-szer, illetve 4,8-szer, a tojóknál pedig 8,2-szer, illetve 5,1-szer annyi lecserélést hajtott végre, mint a legkevésbé sikeres. Az ábrákon szembetűnő az 51-es hím, valamint a 49-es és 63-as tojók növekvő, illetve az 56-os és 62 hímek csökkenő eredményessége a félrelökésekben az első héthez képest. A madarakhoz a lecserélésbeli hatékonyságuk – a nyolc felvétel értékeinek mediánjai - alapján rendelt rangok egyik ivarnál sem korreláltak egymással a két héten (Spearman-féle rangkorrelációk, hímek: $N=8$, $r = 0,0599$, $p = 0,888$; tojók: $N=8$, $r = 0,4286$, $p = 0,2992$). A két hét lecserélési mátrixai alapján számított távolságmátrixok közötti hasonlóságra a hímeknél 0,6518, míg a tojóknál 0,4091 értéket kaptunk, a Mantel teszt eredménye pedig előbbieknél marginálisan szignifikánsnak bizonyult (ismétlések száma: 1000, $p_{hímek} = 0,0649$, $p_{tojók} = 0,1169$).



4. ábra A hímek (felül) és a tojók (alul) közötti lecserélések alapján felrajzolt gráfok
A körök jelölik az egyedeket, átmérőjük arányos az adott madár kondíciójával. A nyilak a domináns madár felé mutatnak, a mellettük lévő számok pedig a két egyed közötti félrelökések különbségét jelölik, tehát ha két egyed között nincs nyíl, akkor pontosan ugyanannyiszor cserélték le egymást

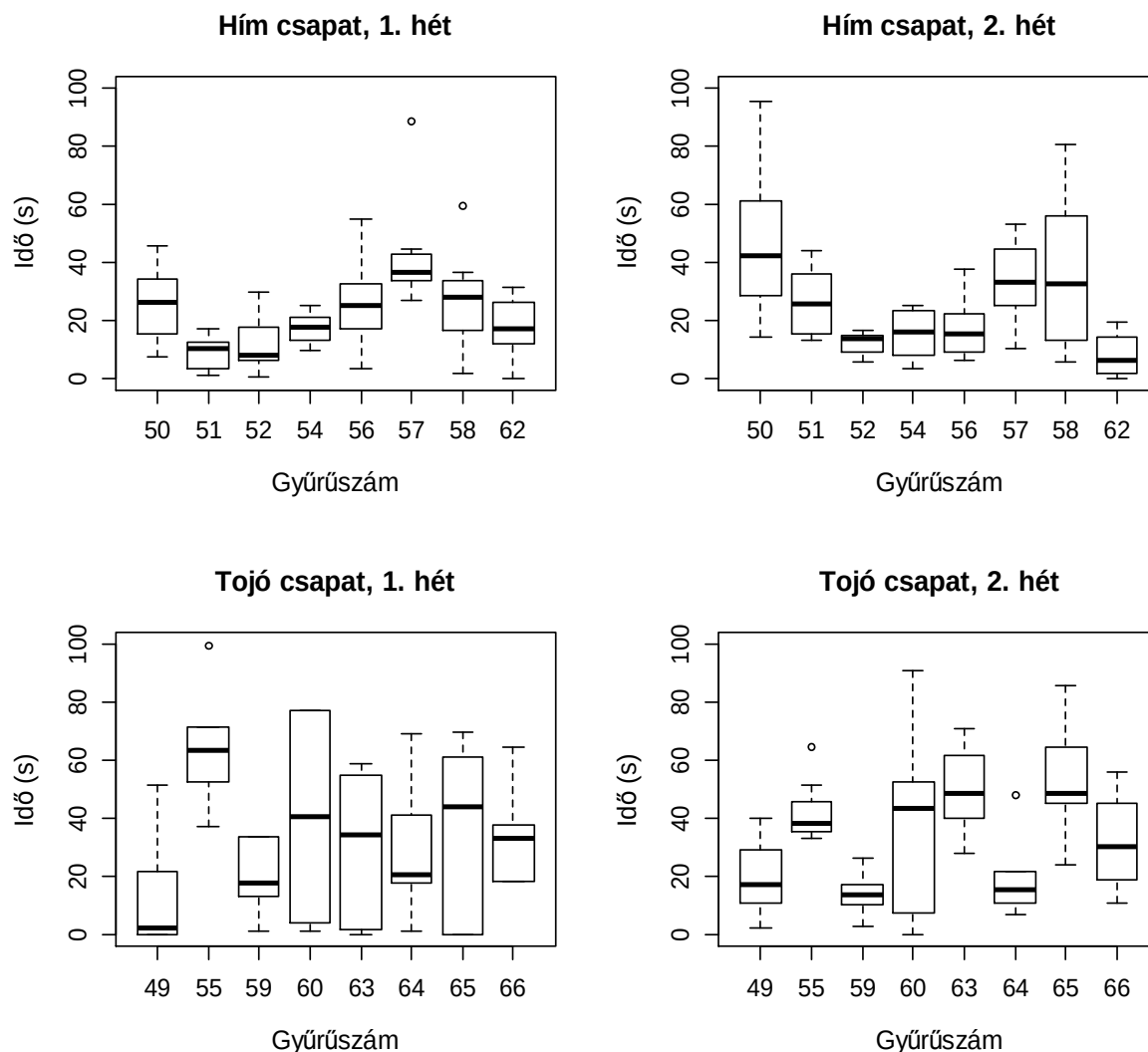


5. ábra Felvételenkénti lecserélések száma, vetélytárstól függetlenül, hét és ivar szerinti bontásban

A kompetitív rangsorbecslő változók megbízhatósága

A táplálkozási időben, vagyis a kisajátítások időtartamának felvételenkénti összegében megfigyelhető különbségeket is boxplotok segítségével vizsgáltuk (6. ábra). Több madár esetén is jelentős eltéréseket figyelhattunk meg az egyes mérések között. A hímeknél különösen a 2., a tojóknál pedig az 1. héten volt nagy az interkvartilis terjedelem. Az egyedek között is nagy különbségek mutatkoztak, a legtöbbet táplálkozó egyed a hímeknél az 1. héten 4,8-szer, a 2.-on 7,1-szer, a tojóknál pedig 25,4-szer és 3,5-szer annyi ideig monopolizálta az etetőt, mint a legkevésbé sikeres egyed. A hímeknél két madárnak jelentősen javult, kettőnek pedig romlott a teljesítménye az első hetihez képest. A tojóknál három madárnál tapasztaltunk hasonló változást. Az első és a második héten az egyes madarakhoz kiszámított mediánok

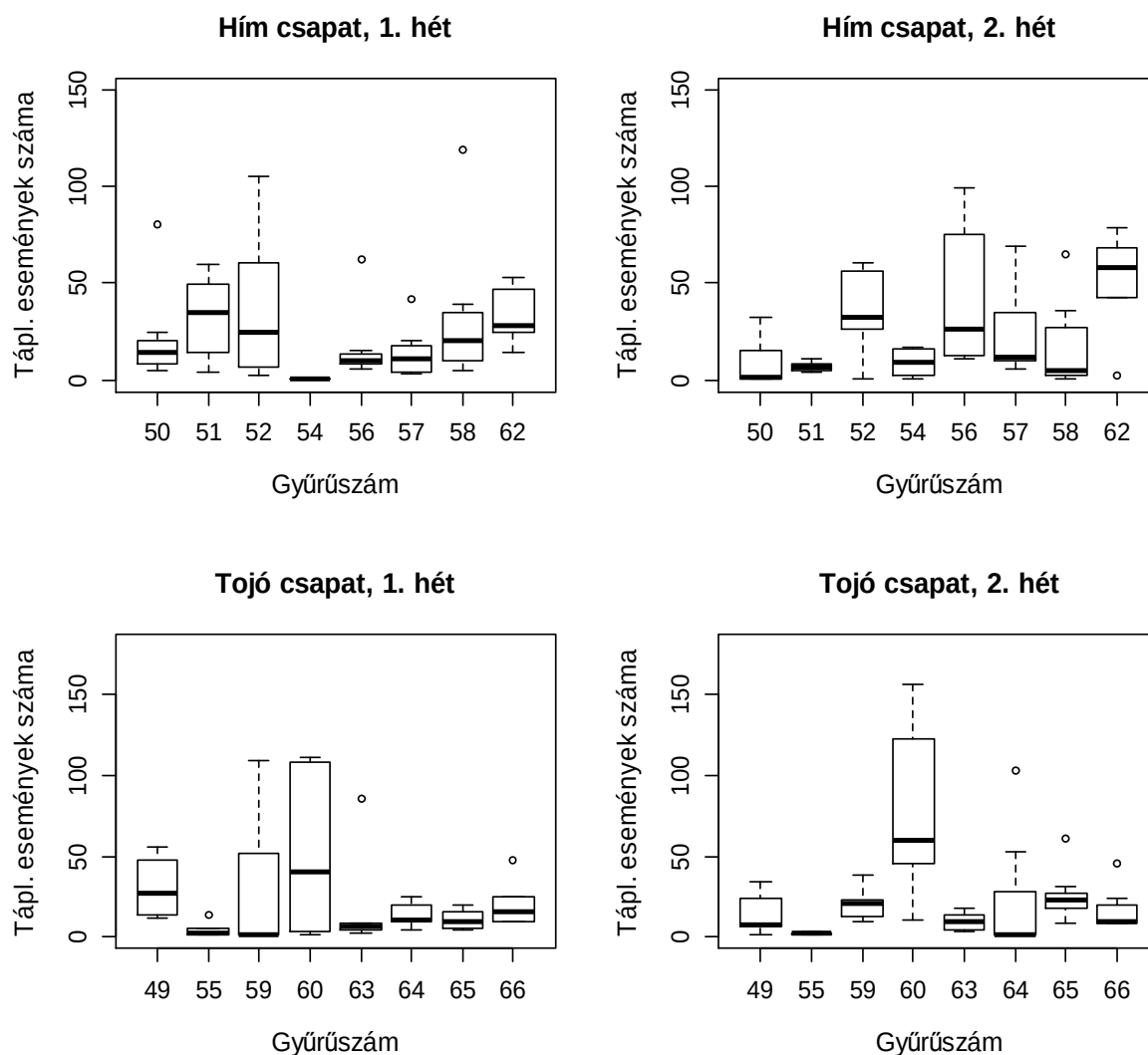
között mégis marginálisan szignifikáns korrelációt kaptunk mindkét ivarnál, a korrelációs együttható és a p érték is megegyezett. (Spearman-féle rangkorreláció, hímek: $N=8$, $r=0,7143$, $p=0,0576$; tojók: $N=8$, $r=0,7143$, $p=0,0576$).



6. ábra: Felvételenkénti táplálkozási idő, másodpercben, hét és ivar szerinti bontásban

A sorrendet az alapján becsültük, hogy hány táplálkozási eseménynek kellett lezajlania ahhoz, hogy az adott madár először kisajátíthassa az etetőt. A boxplotokon (7. ábra) is látszik, hogy ennél a változónál is nagy változatosságot tapasztaltunk. Különösen nagy volt az interkvartilis terjedelem az első héten az 52-es, a másodikon pedig az 56-os hím esetében. A 60-as tojónál mindkét héten egymástól nagyon különböző értékeket vett fel a változó. A két hét között is nagy különbségek fedezhetők fel, az 51-es hím és a 49-es tojó az első héten még az utolsók között volt, a másodikon azonban majdnem elsőként sajátították ki az etetőt. A két hét sorrendjei között mindkét ivarnál alacsony volt korrelációs együttható értéke (Spearman-

féle rangkorrelációk, hímek: $N=8$, $r=0,1190$, $p=0,793$; tojók: $N=8$, $r=0,1557$, $p=0,7128$). A madarak teljesítményét itt is a mediánok segítségével becsültük.

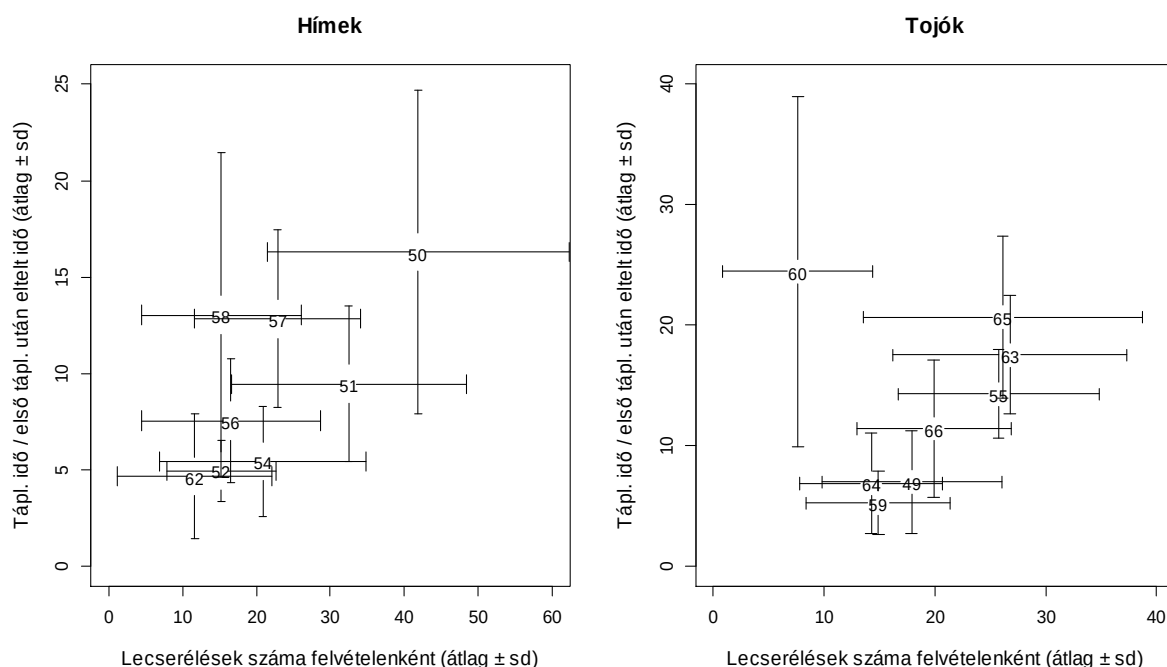


7. ábra Táplálkozási sorrend (az egyed első monopolizációjának megfelelő táplálkozási esemény sorszáma) felvételenként, hét és ivar szerinti bontásban

Összefüggések a kompetícióban mutatott teljesítmény és a lecserélések száma között

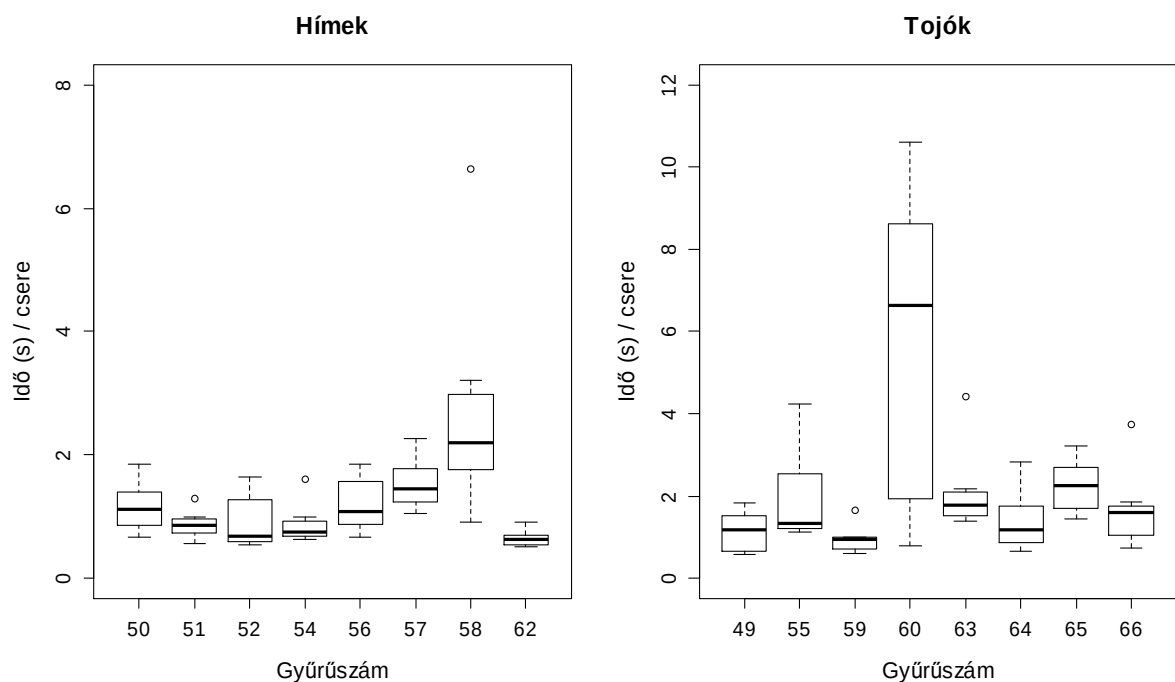
A kompetitív rangok agonisztikus rangsorral való kapcsolatát általában dominancia indexek segítségével vizsgálják (Boogert et al., 2006), esetünkben azonban erre nem volt lehetőség, a hálózatokban lévő körbeverések magas száma miatt. Helyette a félrelökések összegével való kapcsolatot vizsgáltuk. Úgy gondoltuk, hogy a táplálkozási időt nagyon erősen befolyásolhatja, hogy mikor szállt le a madár, hiszen a később érkező egyedeknek kevesebb idejük marad táplálkozni. Ilyen összefüggést azonban csak a hímeknél tudtunk

kimutatni, a tojóknál nem kaptunk szignifikánsan negatív korrelációt az első monopolizáció ideje és a későbbi kisajátítások időtartama között (Spearman-féle rangkorrelációk, hímek: $N=8$, $r = -0,8571$, $p = 0,0107$; tojók: $N=8$, $r = 0,3832$, $p = 0,3487$). Ennek ellenére, a könnyebb összehasonlíthatóság érdekében a tojóknál is minden egyednél kiszámítottuk, hogy az első táplálkozási eseménytől a kódolás végéig számított időtartam hányad részében evett (táplálkozási idő / első táplálkozás után eltelt idő), és ezt hasonlítottuk össze a lecserélések számával. Egyik esetben sem kaptunk szignifikáns korrelációt a mediánok között (Spearman-féle rangkorrelációk, hímek: $N=8$, $r = 0,6905$, $p = 0,06939$; tojók: $N=8$, $r = 0,3333$, $p = 0,4279$). Hogy részletesebben megvizsgálhassuk a jelenséget, ábrázoltuk a két változó közötti kapcsolatot, feltüntetve a szórásokat is (8. ábra).



8. ábra A lecserélések száma, és az első monopolizáció után hátralévő idővel arányos táplálkozási idő közötti összefüggés, ivarok szerinti bontásban. A számok megegyeznek az adott ponthoz tartozó egyed gyűrűszámával, a szórást mindkét változó esetében feltüntettük.

Noha a szórások a legtöbb egyed esetén átfednek, látszik, hogy egyes madarak előréen viselkedtek, mint a többiek. Az 58-as hím és a 60-as tojó kevészer lökték félre társaikat, mégis összességében sokat táplálkoztak. Erről több információt az egy monopolizációra jutó átlagos táplálkozási idők ábrázolásával kaphatunk (9. ábra).

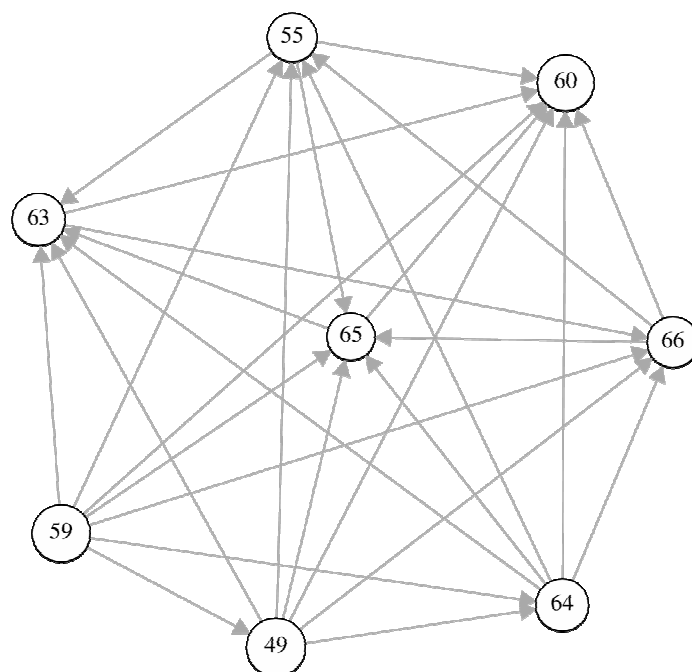
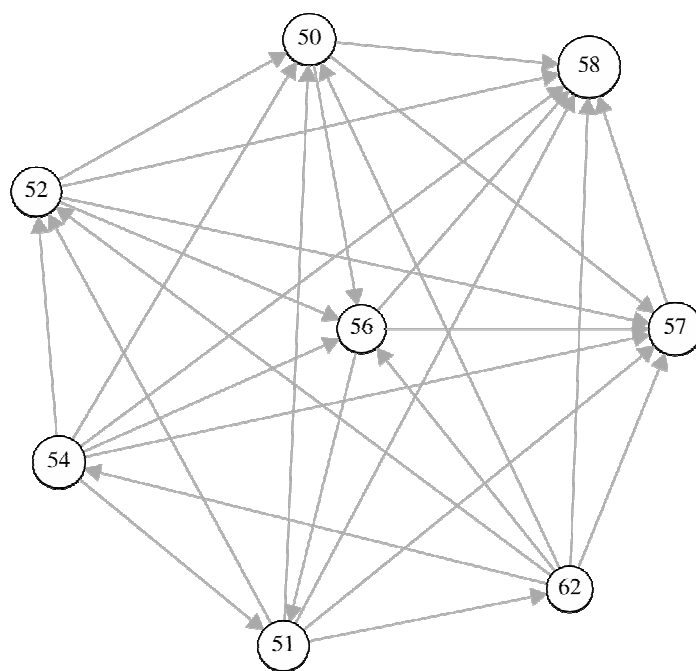


9. ábra Egy monopolizáció átlagos időtartama, másodpercben, ivaronkénti bontásban

Ezen az ábrán is látszik, hogy az 58-as hím és a 60-as tojó átlagosan hosszabb szakaszokban táplálkozott, mint a többi madár, ugyanakkor az is elmondható, hogy ennél a változónál is nagy szórásokat tapasztaltunk, itt is jelentős volt a fluktuáció.

Dominancia vizsgálata az új módszerrel kapott adatok alapján

Az új módszerrel kapott távolságmátrixok alapján szignifikánsan lineáris rangsort kaptunk mindkét zebrapinty-csapatban (hímek: $p = 0,006$; tojók: $p = 0,004$). A körbeverések aránya mindössze 7,2 % és 3,6 % volt. Ebben az esetben is készítettünk gráfokat a zebrapintyek közötti dominancia viszonyokról (10. ábra) Ezeken látszik, hogy egyes madarakhoz - például a 62-es hímhez és az 59-es tojóhoz – egyáltalán nem tartozik szubordinált egyed, vagy legfeljebb egy, viszont az összes többi egyednek éppen ők vannak alárendelve, tehát a lineáris szociális struktúra alján helyezkednek el. A korábbi, hagyományos módszerrel meghatározott dominancia viszonyokról készült hálózatban (4. ábra) ehhez képest sokkal több a körbeverés, a madarak alárendeltjeinek száma hasonló, így nem lehet köztük egyértelmű sorrendet kialakítani.



10. ábra Az új módszerrel becsült dominancia viszonyok alapján kapott hálózatok hímek (felül) és tojók (alul) esetében
A körök jelölik az egyedeket, átmérőjük arányos az adott madár kondíciójával. A nyilak a domináns madár felé mutatnak

A kondíció hatásának vizsgálata

A kondícióval (SMI) való összefüggéseket – köztük az új módszerrel készített lineáris rangsorban elfoglalt hellyel való kapcsolatot - szintén Spearman-féle rangkorrelációkkal vizsgáltuk. A mérési eredményeket a 3. függelék, eredményeinket pedig az 1. táblázat mutatja.

1. táblázat A kompetitív teljesítmény és a kondíció (SMI) összefüggése

	Hímek		Tojók	
SMI ~ lecserélések száma	r= 0,0238	p= 0,9768	r= -0,4286	p= 0,2992
SMI ~ kisajátítások átlagos hossza	r= 0,3333	p= 0,4279	r= -0,4762	p= 0,2431
SMI ~ pozíció a rangsorban	r= -0,2619	p= 0,5364	r= 0,5	p= 0,2162

Az SMI hímeknél és tojóknál is függetlennek tűnik a többi változótól. A korrelációs együtthatók a két ivarnál ellentétes előjelűek, de az összefüggés egyik esetben sem szignifikáns.

A neofóbiával való összefüggések vizsgálata

Több madárnál megfigyelhettük, hogy újra és újra megközelítette az idegen tárgyakat, míg mások egyáltalán nem. A tojóknál mindkét esetben ugyanazt a sorszámot kellett adnunk három egyednek, mivel két óra elteltével sem szálltak le a tárgyak közelébe, csak elrepültek mellettük. Egyik tárgynál kapott sorrend sem korrelált a táplálkozási sorrenddel – vagyis az adott madárhoz tartozó első táplálkozási esemény sorszámának mediánjával. Mindkét ivar esetében a 2. hét során gyűjtött adatokat használtuk. A két különböző idegen tárgynál kapott sorrendek között sem volt összefüggés. Az új módszerrel kapott lineáris rangsorban elfoglalt hellyel sem kaptunk szignifikáns korreláció. Eredményeinket a 2. táblázat tartalmazza.

2. táblázat A két új tárgynál, illetve az etetőnél kapott sorrendek közötti korrelációk

	Hímek		Tojók	
Henger ~ ülőrúd	r= -0,1905	p= 0,6646	r= 0,4104	p= 0,3125
Sorrend ~ henger	r= 0,2857	p= 0,5008	r= 0,2015	p= 0,6324
Sorrend ~ ülőrúd	r= -0,1190	p= 0,793	r= 0,0245	p= 0,954
Henger ~ rangsor	r= 0,1429	p= 0,752	r= 0,05	p= 0,9063
Ülőrúd ~ rangsor	r= -0,2381	p= 0,5821	r= 0,537	p= 0,1702

Diszkusszió

A videofelvételek alapján egyértelműen megállapítható, hogy a félrelökés ténylegesen agresszív viselkedést jelent. A madarak általában gyorsan váltják egymást az etetőnél, azok az esetek pedig egyszerűen kiszűrhetőek az elemzésből, amikor hosszabb szünet telik el két táplálkozási esemény között. A szekvencia adatokból többféle, a kompetitív rangok becslése szempontjából fontos változó értékei is kiszámíthatóak, ez a korábbi módszereknél egyszerűbb és hatékonyabb adatgyűjtést jelent. A viselkedés elemzését – különös tekintettel az egyedek azonosítására a kódolásnál – az újfajta kísérleti elrendezésként alkalmazott alulról történő videózás is könnyíti. A korábbi, hasonló témájú publikációkban (Ardia et al., 2010; Boogert et al., 2006; Cuthill et al., 1997; David et al., 2011) nem található részletes leírás a kísérleti apparátusról, a szerzők mindössze annyit említenek meg, hogy az agresszív interakciók megfigyelése egy monopolizálható etetőnél történt. Emiatt az eredményeket nehéz reprodukálni. Emiatt merülhettek fel metodikai problémák, amikor a Biológiai Intézetben történt korábbi dominancia vizsgálatok során, melyek azt a célt szolgálták volna, hogy összefüggést találjunk a kooperációban talált lineáris rangsor és a hierarchia között. Ezeket a nehézségeket az új kísérleti elrendezéssel sikerült kiküszöbölnünk. Mindezek alapján módszerünket alkalmasnak tartjuk kistestű madarakon végzett dominancia, illetve kereséspotyázás vizsgálatokhoz, nagyobb létszámú, aviáriumban tartott csapatok esetén is.

Zebrapintyeknél elsőként alkalmaztuk a dominancia hálózatszerű megközelítését nagyobb létszámú csapatokban. A korábban említett, zebrapinty alanyokkal végzett kutatások közül kettő esetében (Ardia et al., 2010; Cuthill et al., 1997) a csoportok alacsony létszáma miatt ez nem is volt indokolt, hiszen 3, illetve 4 egyed között nem várhatunk bonyolultabb szociális kapcsolatokat. Egy másik kísérletben, melynek alanyai szintén zebrapintyek voltak (David et al., 2011) ugyan több egyed között vizsgálták a szociális hierarchiát, azonban az agresszív interakcióknál nem vették figyelembe, hogy melyik vetélytárs ellen irányulnak, tehát valójában egy sorbarendezés történt, ami szükségszerűen lineáris. Esetünkben azonban, ahol a vizsgálat elsődleges célja az egyedek közötti kapcsolatok vizsgálata volt, nemlineáris, sok körbeverést tartalmazó struktúrát kaptunk. Eredményeink alapján nem mondhatjuk, hogy a zebrapintyek táplálkozás közbeni interakciói véletlenszerűek lennének, a lecserélési mátrixokon is látszik, hogy bizonyos egyedek között gyakoribb volt az interakció, az átlagosnál többször konfrontálódtak egymással az etetőnél. Ezt a Khi-négyzet próba szignifikáns eredménye is igazolja, az egyes madarak közötti lecserélések eloszlása eltért az egyenletestől. A félrelökések azonban a párosok többségében kiegyenlítettek voltak. A vadon

élő zebrapintyek táplálékforrásai elszórtak, nem pedig pontszerűek, ahogyan a mi kísérletünkben, és általában megfelelő mennyiségben állnak rendelkezésre, csakúgy, mint a fogságban tartott madarak esetén, ezért lehetséges, hogy nagyobb csapatokban nem alakítanak ki a táplálkozással összefüggő hierarchiát – legalábbis a hagyományos módszerekkel nem mutatható ki közöttük ilyen struktúra. Ugyanakkor az új módszerrel kapott rangsorok mindkét ivar esetében szignifikánsan lineárisak voltak, így valószínűbbnek tartjuk, hogy csupán az adatgyűjtési elrendezés sajátosságának tudható be az előbbi eredmény, és a zebrapinty csapatokban valóban megjelenik lineáris hierarchia. Érdekes lenne olyan összevetéseket végezni, hogy bizonyítottan lineáris hierarchiát kialakító fajoknál pontosabb eredményt ad-e az új módszer, mint a hagyományosan használt rangsorbecslő eljárások.

Az egyedek lecserélésekben mutatott teljesítménye egy héten belül erős ingadozást, a két hét vonatkozásában pedig jelentős eltéréseket mutatott, a madarakhoz az első, illetve második héten rendelt rangszámok nem korreláltak egymással. Ennek ellentmond, hogy a lecserélési mátrixok közötti hasonlóság mindkét ivarnál pozitív, a hímeknél pedig közel szignifikáns volt. Ez alapján lehetségesnek tartjuk, hogy egy-két madár teljesítményének változása kevésbé befolyásolja az egész csapaton belüli kapcsolatok jellegét, noha ezt statisztikai eszközökkel nem tudjuk alátámasztani.

Hasonló fluktuációt és különbségeket tapasztaltunk a táplálkozási sorrend, illetve a táplálkozási idő vonatkozásában is. Utóbbinál közel szignifikáns korrelációt kaptunk a két hét rangszámai között, itt volt a legmagasabb a korrelációs együttható értéke is, ugyanakkor az ingadozások miatt ebben az esetben sem lehetett egyértelmű sorrendet kimutatni az egyedek között ezért zebrapintyek esetében ez a rangsorbecslő változó sem tűnik megbízhatónak.

A kompetícióbeli teljesítmény és az agresszív interakciók kapcsolatát sem vizsgálták korábban zebrapintyeknél. Egy seregélycsapatok szociális rendszerét vizsgáló cikkben viszont olvasható ilyen összehasonlítás (Boogert et al., 2006), melynek eredményeként az derült ki, hogy a kettő között nincs szignifikáns összefüggés. A mi kísérletünkben a táplálkozási idő és a lecserélések között mindkét ivarnál pozitív korrelációs együtthatót kaptunk, viszont csak a hímeknél volt közel szignifikáns a kapcsolat. A fent említett cikkben a kompetícióbeli teljesítményt úgy fejezték ki, hogy minden madárnál összeadták az egyes mérésekkor kapott monopolizációs időket, mi viszont a pintyek táplálkozási idejének várható értékét szeretettük volna megadni, ezért mediánokat használtunk. A publikációban használt módszert azért tartjuk kevésbé megfelelőnek, mert az egyes felvételek eredményeinek összeadása során elvesz a madarak teljesítményének fluktuációjával kapcsolatos információ. Esetünkben a 8. ábrán is látszik, hogy mind a táplálkozási időben - pontosabban annak a rendelkezésre álló

időhöz képesti arányában - mind pedig a lecserélések számában nagy szórásokat tapasztaltunk az összes madárnál. Ennek ellenére több madárnál látszik, főleg a tojóknál a 60-as gyűrűszámú egyed esetében, hogy viselkedése eltért a többiekétől. Több zebrapinty esetében elképzelhetőnek tartjuk, hogy a többiekétől eltérő stratégiát folytatnak, nem a kisajátítások számának, hanem azok idejének növelésével igyekeznek maximalizálni az elfogyasztott táplálék mennyiségét. Megfontolandó, hogy mivel a madaraknak a csőrükkel meg is kell hámozniuk a magokat, a hosszú monopolizációs idő nem jelent automatikusan hatékonyabb táplálkozást, így a két stratégia haszna közel azonos is lehet. Ebből az is következik, hogy egy kompetitív rangsorbecslő változó alapján nem mondhatjuk az adott egyedről, hogy domináns vagy szubordinált, lehet, hogy csupán más stratégiát folytat, mint a csoport többi része.

A módszerünk előnye, hogy többféle táplálék esetében is használható. Érdeemes lenne kipróbálni, hogy hogyan befolyásolná a kompetíciót, ha a versengés olyan táplálékért zajlana, aminél elhanyagolható a kezelési idő, szemben az általunk használt magokkal, melyeket a madaraknak evés előtt először meg kell hámozniuk. A táplálék mellett érdekes lenne más forrásokat is kipróbálni, a kompetíció történhetne például egy odúért, vagy egy ellenkező nemű partner látványáért, modellezve a szaporodásért történő versengést.

Felmerült, hogy az állatok kompetitív teljesítménye a testméretükkel, kondíciójukkal lehet arányos: feltételeztük, hogy a nagyobb méretű egyedek könnyebben félrelökik társaikat az etetőtől, és hatékonyabban is tudják tartani a pozíciót. Azonban egyik esetben sem kaptunk szignifikáns korrelációt. A táplálkozási sorrend és a neofóbia között várakozásainknak megfelelően nem találtunk összefüggést, a kísérletek előtti habituációs periódus beiktatásával biztosítottuk, hogy a madarak ne féljenek se a kameradoboztól, sem pedig az etetőtől. Viszont érdekes, hogy két tárgy megközelítésénél kapott sorrendek egymással sem korreláltak, itt sem lehet figyelmen kívül hagyni a véletlen ingadozásokat. Az új módszerrel kapott lineáris rangsorbeli helyzettel egyik változó esetében sem találtunk összefüggést.

Összességében elmondható, hogy a kompetícióban mutatott teljesítményt kevésbé tartjuk alkalmasnak rangsorbecslésre, mert a dominancián kívül más tényezők is állhatnak a háttérben, mint például a madarak motiváltsága, mely még az egységes táplálék megvonási időszak ellenére sem biztos, hogy egyforma volt, valamint a táplálkozási stratégiák is eltérőek lehetnek az egyes madarak esetében. Az általunk mért változók használatának másik nagy hátránya a madarak teljesítményében mutatkozó nagy fluktuáció. Egy korábban említett kutatásban (David et al., 2011) két egymást követő napon hasonlították össze a táplálkozási sorrendet, a kisajátítások számát és időtartamát. Mindhárom esetben szignifikáns korrelációt kaptak, azonban a mi vizsgálatunkból kiderült, hogy több megfigyelés esetén egyik változó

sem tekinthető stabilnak. Ennek fényében érdemes megfontoltan kezelni a rövidtávú vizsgálatok segítségével kapott rangsorokkal kapcsolatos következtetéseket.

Annak vizsgálatához, hogy lehetséges-e valamiféle összefüggés a zebrapintyek közötti dominancia-hálózatok struktúrája és a kooperációban tapasztalt rangsor között, több újítást is bevezettünk a fajról publikált tudományos cikkekhez képest: újfajta kísérleti elrendezést alakítottunk ki, nagyobb csoportokat vizsgáltunk és alkalmaztuk a dominancia hálózatelméleti megközelítését is. Azonban a kooperációnál tapasztalt mintázathoz hasonlót csak az új, interakciós mátrixok átszámításán alapuló módszerrel kaptunk. Ezt mindenképpen biztató eredménynek, a további kutatások során pedig jó kiindulópontnak tartjuk. A jövőben érdemes lenne olyan vizsgálatokat is végezni, ahol ugyanazon egyedek között határozzuk meg a kooperáción és a táplálkozáson alapuló rangsorokat, hogy kapcsolatot kereshessünk azok között.

Ezen kívül úgy gondoljuk, hogy további módszertani előrelépések érhetőek el, például a linearitásbecslő módszerek fejlesztésével: a triádokhoz súlyként rendelt értékeket finomíthatnánk az egyes párosoknál a kompetícióban tapasztalt nyerési arányoknak megfelelően. Egy másik fejlesztési lehetőség az adatgyűjtés automatizálása lehetne. Ez egyszerűen megoldható lenne, hiszen elég csak az etetőn táplálkozó egyedeket azonosítani. Ehhez elegendő a madarakat RFID azonosítóval ellátni, a leolvasót pedig a plexilap alatt az etetőhöz kell helyezni. Ha technikailag megoldható, hogy a leolvasó csak az éppen aktuálisan táplálkozó madarat regisztrálja, akkor a videó kézi kódolása teljesen kiváltható lenne, ami nagymértékben meggyorsítaná az adatok kiértékelését. Egy ilyen automatizált rendszer segítségével egészen nagy létszámú csapatokról is könnyen lehetne adatot gyűjteni, anélkül, hogy színes jelöléssel esetleg befolyásolnánk a madarak viselkedését.

Összefoglalás

A csoportban élő állatok közötti viszony leírására leggyakrabban a rangsorrend kifejezést használják, azonban minél több egyedből álló csapatot vizsgálunk, annál valószínűbb, hogy az a lineáris mintázatnál bonyolultabb hálózathoz hasonlít. A dominancia viszonyok vizsgálata azért is érdekes, mert számos más szociális kapcsolat, és a különböző forrásokhoz való hozzáférés háttérében is ez állhat. Korábbi, a zebrapintyek (*Taeniopygia guttata*) közti kooperációval kapcsolatos kutatásokból (Rigler, 2011) kiderült, hogy a tojók között a segítségnyújtások nem kiegyenlítettek. Egy aszimmetrikus együttműködést igénylő tesztfeladatban betöltött szerepük (segítő, nem segítő) alapján az egyedeket lineáris rangsorba lehetett rendezni. Vizsgálatunkban arra kerestük a választ, hogy az ott tapasztalt lineáris mintázat megfigyelhető-e a zebrapintyek közötti, más módszerekkel mért rangsorokban is. Videofelvételek alapján elemeztük a madarak agresszív viselkedését és a kompetícióban mutatott teljesítményét egy monopolizálható táplálékforrásnál, két egyivarú, nyolc-nyolc egyedből álló csapatban. A köztük lévő dominancia viszonyokat az irodalomban gyakran használt rangsorbecslő változók (táplálkozási idő, táplálkozási sorrend, etető kisajátításainak száma) segítségével, illetve az alapján becsültük, hogy az etetőnél milyen gyakran cseréli le az egyik madár a másikat. A lecserélődések alapján létrehozott rangsorok azonban nem lineárisak, hanem több körbe verés is található bennük, ugyanakkor kontrollálva a félrelökött állat összes táplálkozási idejére valamint a félrelökő egyed összes interakciójának számára már lineárisra alakíthatók.

Eredményeink alapján a táplálkozási sorrend nem bizonyult megbízhatónak a rangsor becslésére, a megfigyelések közötti nagy variancia miatt. A lecserélések száma és az etetőnél összesen eltöltött idő között pozitív, noha nem szignifikáns korrelációt tapasztaltunk. Eredményeink szerint a különböző módszerekkel készített rangsorok zebrapintyek esetében sem feleltethetők meg egymásnak. Adataink arra utalnak, hogy a hagyományos rangsorrend mérési módszerekben egyszerre több tényező hatását mérik, az egyedek teljesítményében tapasztalható variancia miatt nem igazán megbízhatóak, ezért kevésbé használhatóak olyan bonyolultabb, hálózatszerű szociális kapcsolatok vizsgálatára, amelyeket a zebrapintyek között kimutattunk.

Summary: Investigation of dominance between zebra finches

Social hierarchy is one of the most often used terms, to describe the relationships among animals living in groups. However, the bigger the groups are, the bigger the chance is that the observed structure will not be linear, but network-like. The investigation of dominance hierarchies are interesting, because they are often related to other social behaviour, and regulate the access to different resources. Previous studies on cooperation between female zebra finches (*Taeniopygia guttata*) have shown, that birds help each other in an asymmetric manner (Rigler, 2011). Cooperating dyads developed stable roles (helper and non-helper), and based on these roles birds could be arranged in a linear social hierarchy. In this present study, we investigated, whether this linear structure can be observed in other aspects of social behaviour of this species. The bird's agonistic behaviour and performance in a competitive situation at a monopolizable food source were analysed from video recordings. We formed two groups consisting of eight-eight individuals of the same sex. Their social ranks were determined using the most prevalent dominance estimating variables in literature, for example the amount of time spent feeding, feeding order and the number of monopolization events. In our study, the dominance relationships were estimated from the ratios of displacements between individuals. The social hierarchy, that were estimated from the above mentioned variables was not linear, but included more intransitive loops. However, after division with the total feeding time of the displaced individual, and the sum of interactions of the displacer, they could be converted into significantly linear dominance hierarchies.

According to our results, the feeding order did not proved to be a reliable dominance-measuring variable, because it varied highly across observations. A positive, although not significant correlation was found between the number of displacements and feeding time. According to our results, the social hierarchy of zebra finches estimated with different methods do not match each other. Our data suggest that, the traditional dominance-assessing methods are not enough efficient enough in measuring such social structures, as we revealed between zebra finches. They may measure more factors simultaneously, and due to the high variance in performance of the birds they are not reliable in estimating hierarchies.

Lezárás dátuma: 2015.01.07.