

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM

Természettudományi és Informatikai Kar
Ökológiai Tanszék

XXXVII. OTDK Biológia szekció

Mennyi az annyi? Mennyiségi diszkrimináció vizsgálata mesterséges környezetben élő újlilági majmoknál

TDK pályamunka

Bán Kata Anna

Biológus mesterszakos hallgató
II. évfolyam

Témavezető: **Dr. Maák István Elek**

Szeged
2024

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	3
1.1. A numerikus képességek mögött rejlő kognitív rendszerek.....	4
1.2. A numerikus képességek vizsgálati módszerei	6
2. Célkitűzések	10
3. Anyagok és módszerek.....	12
3.1. A vizsgált fajok és egyedeik.....	12
3.2. A vizsgálat menete.....	13
3.3. Adatok elemzése.....	15
4. Eredmények.....	17
5. Diskusszió.....	22
6. Köszönetnyilvánítás	27
7. Irodalomjegyzék	28

1. Bevezetés

A számok és a számolás témaköre már az „állati elme” feltérképezésére irányuló első kísérletes vizsgálatok óta központi kérdésnek számít, hasonlóan például az eszközhasználat és eszközkészítés képességéhez (Beran és mtsai. 2015). Felmerül a kérdés, hogy vajon az állatok képesek-e az őket érő ingerek számszerű tulajdonságait hasonlóképpen érzékelni és reprezentálni, mint ahogyan azt teszik az ingerek más jellegeivel, például a színnel, mérettel, alakkal, ízzel, mozgással vagy az állaggal. Ezeknél a fizikai tulajdonságoknál a számszerűség sokkal absztraktabb, így a feldolgozásának képességét sokáig emberi készségnek tartották. Ez azonban az állatok numerikus képességeinek mélyrehatóbb vizsgálata óta megváltozott (Barnard és mtsai. 2013, Beran és mtsai. 2015). Rengeteg kutatás támasztja alá, hogy az emberek mellett az állatok is képesek a mennyiségek nonverbális felismerésére, és az ezzel szerzett információkat figyelembe is veszik a viselkedésük alakítása során (VanMarle és mtsai. 2006, Beran és mtsai. 2015, Rugani és Regolin 2022).

A numerikus kompetencia az élőlények azon képessége, amely lehetővé teszi a különböző tárgyak, illetve események számának becslését, meghatározását, valamint feldolgozását (Nieder 2020). Ahhoz, hogy a numerikus képesség kialakulhasson és generációkon át fenn tudjon maradni, jelentős hatást kell gyakorolnia az egyedek túlélési, illetve szaporodási sikerére, vagyis adaptív értékkel kell bírnia (Nieder 2020). Ma már tudjuk, hogy a numerikus kompetencia széles körben elterjedt az állatvilágban, és számos faj képes különbséget tenni eltérő mennyiségek, vagy egy sorozat elemeinek száma között, illetve egyszerű számításokat végezni, a rovaroktól a főemlősökig (VanMarle és mtsai. 2006, Evans és mtsai. 2009, Agrillo és Bisazza 2014, Beran és mtsai. 2015, Nieder 2020). Számtalan ökológiai kontextusban lehet alapvető szerepe a számosság megítélésének, mint például a forrásfelkutatás, a navigáció, a vadászat, a ragadozók elkerülése, a szociális interakciók vagy a reprodukciós siker növelése (Uller és mtsai. 2001, Addessi és mtsai. 2008, Agrillo és Bisazza 2014, Nieder 2020). Az alapvető élelemszerző viselkedés során a disztinkválással és a legnagyobb energianyereséggel szolgáló lehetőség választásával az állatok maximalizálni tudják a táplálékbevitelt, növelve ezzel a túlélési esélyüket (Agrillo és Bisazza 2014, Beran és mtsai. 2015, Nieder 2020). A ragadozó állatok kooperatív vadászata is egy olyan ökológiai vonatkozás, ahol szerepet játszhatnak a számok. Például farkasok (*Canis lupus*) esetében kimutatták, hogy a prédaállatok méretétől függően más-más csoportméret lehet optimális a vadászat során (MacNulty és mtsai. 2014, Nieder 2020). Egy másik természetben előforduló jelenség a quorum sensing (vagy lokális denzitásérzékelés), amely szerint egy, az egész

csoportot érintő döntés meghozatalához elegendő egy adott, minimális egyedszám (Nieder 2020). Ha az adott döntést eredményező viselkedést folytató egyedek száma átlépi ezt a küszöbértéket, akkor megnő annak a valószínűsége, hogy a naiv egyedek is azt a viselkedést fogják végezni (Cronin 2014). Szociális rovarok esetében ez egy igen gyakori jelenség, így például megfigyelhető hangyakolóniák költözésekor (Franks és mtsai. 2015, Nieder 2020), tüskés pikók (*Gasterosteus aculeatus*) irányválasztásánál (Ward és mtsai. 2008, Nieder 2020), valamint anubisz-páviánok (*Papio anubisz*) esetében is észlelték már, hogy a csapat mozgását a kezdeményező egyedek száma határozza meg (Piantadosi és Cantlon 2017, Nieder 2020).

1.1. A numerikus képességek mögött rejlő kognitív rendszerek

A nonverbális numerikus képességek általánosan elterjedtek az állatvilágban, és habár sok vita övezte az ezen készségek mögött rejlő mechanizmusok természetét, összehasonlító vizsgálatok alapján (állatok, csecsemők és felnőttek közt) jelenleg két fő rendszert tartanak számon (Hauser és Spelke 2004, VanMerle és mtsai. 2006, Addessi és mtsai. 2008, Agrillo és mtsai. 2008, Barnard és mtsai. 2013, Nieder 2020). Az Object-tracking System (OTS vagy Object-file System, Parallel Individuation System) gyors és pontos mennyiségi meghatározásra szolgál, azonban a pontosság ára, hogy a teljesítmény korlátozott, azaz csak kis számok esetében működik (Hauser és Spelke 2004, Addessi és mtsai. 2008, Barnard és mtsai. 2013, Nieder 2020). Különböző vizsgálatok kimutatták, hogy a rendszernek tulajdonított felső határok csecsemőknél három, állatoknál és felnőtteknél négy (VanMerle és mtsai. 2006, Agrillo és mtsai. 2008). A kis mennyiségek pontos, látszólag azonnali meghatározását szubitizációnak nevezik, megkülönböztetve így a jelenséget a számolástól (Hyde 2011). Ezzel szemben az Analog Magnitude System-nek (vagy Approximate Number System -ANS-, magyarul mentális számegyenesnek is nevezik) nincsen számbeli limitációja (elméletben). Egy arányfüggő rendszerről van szó, ami a magasabb számbeli nagyságrendek hozzávetőleges számszerűsítésére szolgál (Barnard és mtsai. 2013). Az ANS a Weber törvényt (pszichofizikai törvény) követi, ami szerint a számok nagyságrendi növekedésével arányosan nagyobb különbség szükséges az értékek között ahhoz, hogy azonos mértékű különbségtételt érzünk el. Például 1 és 2, valamint 3 és 4 között is 1 az eltérés, viszont amíg az előbbi esetben 50%-os arányról beszélünk, addig a 3 és 4 közötti arány 75%-os. A nagyobb mennyiség-kombináció esetében az első esettel azonos mértékű különbségtételt (vagyis az 50%-os arányt) akkor érzük el, ha a 3-hoz 6-ot párosítva megnöveljük az értékek közti különbséget 1-ről 3-ra. Vagyis a mennyiségi diszkrimináció arányfüggő, nem az értékek közti abszolút különbségek a

meghatározóak (Jordan és Brannon 2006, VanMerle és mtsai. 2006, Agrillo és mtsai. 2008, Barnard és mtsai. 2013, Nieder 2020). Fontos megemlíteni még a távolság- és a nagysághatást (amelyeket a törvény is magába foglal). A távolsághatás szerint az egymáshoz közelebbi vagy hasonlóbb értékek között nehezebb a különbségtétel, mint eltérőbb (a számtengelyen távolabbi) értékek között (4-5 és 4-8), ugyanis a nagysághatás alapján a különbségtétel a nagyságrend növekedésével arányosan egyre pontatlanabb lesz (2-3 és 6-7; Addressi és mtsai. 2008, Nieder 2020).

A két rendszer létezésével kapcsolatban egyetértés van a kutatók között, azonban az, hogy melyik lehet egy adott numerikus képesség mögött rejlő alapvető mechanizmus, illetve, hogy melyik rendszer alakult ki korábban az evolúció során és milyen kapcsolat van közöttük, nem ennyire egyértelmű (Barnard és mtsai. 2013). Csecsemőkkel végzett kísérletek során azt tapasztalták, hogy mindkét rendszer megfelelően működik a rájuk jellemző mennyiség tartományban (azaz kis számok esetében képesek a számosság megfelelő megítélésére, míg nagyobb mennyiségeknél a megfelelő különbségtétel az arány függvénye), azonban egy kis és egy nagy mennyiség összehasonlításakor az alanyok teljesítménye véletlenszerű volt (Le Corre és Carey 2007, Barnard és mtsai. 2013). Felvetődött, hogy a két rendszer között nincs kommunikáció és a rendszerek csak egyféle mennyiség típust (kicsit vagy nagyot) tudnak kezelni. Ez azonban vitatott, mivel ilyen mintázatot felnőttek esetében nem mutattak ki (Barnard és mtsai. 2013), és egy későbbi vizsgálatban pedig azt tapasztalták, hogy kellően nagy (négyeszeres) különbség esetében a csecsemők már képesek voltak különbséget tenni kis és nagy mennyiségek között is (Cordes és Brannon 2009). A numerikus képességek alapvető természetével foglalkozó összehasonlító tanulmányok eredményei az állatok körében is vegyesek (Barnard és mtsai. 2013). Hauser és mtsai. (2000) vizsgálatuk alapján arra a következtetésre jutottak, hogy elsődlegesen az OTS lehet az, amelyet a mennyiségi problémák megoldására hívnak elő a rézuszmajmok (*Macaca mulatta*), mivel nagyobb mennyiségek esetében (mint a 4-5), illetve kis és nagy mennyiség között (mint 3-8) sikertelen volt a különbségtétel. A kutatások nagyobb része azonban nem ezt a hipotézist erősíti. Számos főemlőssel végzett vizsgálat támogatja azt a nézetet, ami szerint az ANS a numerikus képességek mögött rejlő alapvető mechanizmus (Nieder és Miller 2004, Cantlon és Brannon 2006, Beran 2007). Emellett egyre több a bizonyíték arra, hogy az ANS az ősi rendszer, ami így számos leszármazási vonalban közös (Barnard és mtsai. 2013). Kevésbé világos azonban, hogy elsődlegesen az ANS-e az, amit a numerikus problémák spontán megoldására alkalmaznak az állatok (Barnard és mtsai. 2013).

1.2. A numerikus képességek vizsgálati módszerei

A numerikus készségek vizsgálata során leggyakrabban két fő megközelítést alkalmaznak: a spontán választáson alapuló módszert, illetve a tréningen alapuló módszert (Agrillo és Bisazza 2014, Nieder 2020). A spontán választáson alapuló módszer lényege, hogy az alanyok számára két, mennyiségükben eltérő, biológiailag releváns ingert prezentálnak. A legegyszerűbb formája, amikor a szimultán bemutatott mennyiségek a döntéshozatal idejére láthatóak maradnak. Több faj esetében sikerült már vizsgálatokkal kimutatni, hogy képesek számukra előnyös módon elkülöníteni az eltérő mennyiségeket (Addessi és mtsai. 2008). A tesztek alkalmával leggyakrabban alkalmazott stimulus táplálékhoz kötött. A feltételezés, hogy amennyiben az alany képes spontán módon különbséget tenni a két mennyiség között, a nagyobb tételre fog esni a választása, mivel így maximalizálni tudja a táplálékbevitelt (Agrillo és Bisazza 2014, Beran és mtsai. 2015). Található példa a főemlősök (*Cebus apella*, Addessi és mtsai. 2008), a kutyafélék (*Canis latrans*, Baker és mtsai. 2011) és a kétéltűek (*Plethodon cinereus*, Uller és mtsai. 2003) között is. Vizsgálatokkal bizonyították, hogy a magányos halak ismeretlen környezetben a fajtársaik társaságát keresik (egyfajta ragadozó elkerülő stratégiaként), és ha két halraj közül választhatnak, akkor a nagyobb irányába mutatnak preferenciát. Így halak esetében élelem helyett leggyakrabban a fajtársakat használják ingerként az ilyen jellegű vizsgálatokban (Agrillo és mtsai. 2008, Agrillo és Bisazza 2014). Farnsworth és Smolinski (2006) a problémamegoldás témakörével kissé vegyítve dolgoztak ki egy mennyiségi diszkriminációs vizsgálatot. Például az énekes gezerigó (*Mimus polyglottos*) egyedek ahhoz, hogy hozzáférhessenek a táplálékhoz, bambusz rudakat kellett eltávolítaniuk egy etető szerkezet valamely végéről. Ebben az esetben a kisebb mennyiség választása bizonyult az optimális döntésnek, hiszen a kevesebb rudat tartalmazó vég választása révén kisebb energiaráfordítással szerezhették meg a táplálékot (Farnsworth és Smolinski 2006). A vizsgálat alanyai a kevesebb rudat tartalmazó véget választották abban az esetben, ha a mennyiségek között nagy volt a különbség (1-6 és 2-5). Kis eltérés esetében (3-4) azonban nem voltak képesek a különbségtételre (Farnsworth és Smolinski 2006).

A számosság általában sok más fizikai jellemzővel társul, amelyek hatást gyakorolhatnak az állatok döntéshozatalára és esetleg nem numerikus alapú megkülönböztetést eredményeznek (Agrillo és mtsai. 2008, Evans és mtsai. 2009, Agrillo és Bisazza 2014). Ilyen két, eltérő mennyiségű készlet közötti különbégtételt befolyásoló tulajdonságok például a készletek egyes elemeinek mérete vagy, hogy az elemek milyen sűrűn helyezkednek el (Agrillo és mtsai. 2008, Agrillo és Bisazza 2014). Pisa és Agrillo (2009) vizsgálatuk során azt találták,

hogy a házi macskák (*Felis silvestris catus*) teljesítménye jelentősen visszaesett egy mennyiségi diszkriminációs tesztben, amint a foltok által elfoglalt terület nagyságát kontrollálták (vagyis az eltérő elemszám ellenére, a lefedett területek mérete azonos lett; Pisa és Agrillo 2009). Ez arra enged következtetni, hogy a macskák elsődlegesen a választásaikat a számok helyett a lefedett terület méretére (folytonos változó) alapozták. Ennek tükrében fontos az eltérő elemszámú sorozatok fizikai tulajdonságait kontrollálni mielőtt feltételezéseket teszünk egy faj numerikus képességeivel kapcsolatban (Agrillo és Bisazza 2014). Ennek ellenére, több vizsgálatban is bebizonyították, hogy egyes fajok képesek a fizikai tulajdonságok használatának kizárásával is különbséget tenni eltérő mennyiségek között (Jordan és Brannon 2006, Gross és mtsai. 2009, Rivas-Blanco és mtsai. 2020).

Az előbbieket fényében a mennyiségi diszkrimináció vizsgálatának többféle változatát is kidolgozták, amelyekben igyekeznek kizárni a befolyásoló tényezők használatát. Megoldás lehet, hogy a két mennyiséget egyszerre mutatják be, viszont a választás idejére azokat elrejtik az egyedek előtt (Agrillo és Bisazza 2014). Egy másik lehetőség, ha szabályozzák a bemutatott csoportok elemei által elfoglalt terület nagyságát. Például, ahogyan Pisa és Agrillo (2009) vizsgálatában is történt, két nagyobb és három kisebb méretű elem használata során az egyes csoportok elemei összességében ugyanakkora területet foglaltak el. Jelenleg a legpraktikusabb vizsgálati technikának az elemenkénti („item-by-item”) bemutatás módszerét tartják. Ezen eljárás lényege, hogy a prezentáló az eltérő elemszámból álló csoportok komponenseit egyenként, egymás után helyezi el először az egyik, majd egy másik tárolóba (nem átlátszó), ebből adódóan az alanyok sosem látják teljes egészében az egyes tárolók tartalmát. Tehát az optimális döntés érdekében szükségeszerű a látott elemek számának meghatározása (Agrillo és Bisazza 2014).

Hauser és mtsai. (2000) vizsgálata előtt megoszlott a kutatók véleménye arról, hogy a fajok képesek-e a spontán számbábrázolásra, vagy a tréning során tesznek rá szert. A vizsgálat célja az volt, hogy létrehozzanak egy olyan körülményt, amelyben a bemutatott elemek száma spontán módon (tehát bármilyen mértékű tréning alkalmazása nélkül) meghatározható legyen, illetve, hogy megállapítsák ezen képesség határait. A vizsgálatban félszabad környezetben tartott rézuszmajmokat (*Macaca mulatta*) tesztelték „item-by-item” módszerrel (Hauser és mtsai. 2000). Mivel minden egyedet csak egyetlen alkalommal tesztelték, a tanulásra nem volt lehetőségük. Az elemi prezentálás pedig megköveteli, hogy emlékezzenek a bemutatott elemek számára, illetve azokat össze is kell vetniük, hogy sorrendet állíthassanak fel közöttük. A vizsgált egyedek sikeresen elkülönítették az 1-2, 2-3, 3-4 és 3-5 mennyiségeket, de a 4-5, 5-6, 4-6, 4-8 és 3-8 között azonban ez nem sikerült (Hauser és mtsai. 2000). Tehát a vizsgálat az

egyik legelső bizonyítékot szolgáltatva a spontán számbábrázolás képességére, és mivel négyenél több elem esetében az összehasonlítás teljesítménye leromlott, arra a következtetésre jutottak, hogy a képesség az Object-tracking System mechanizmusán alapul (lásd 1.1. fejezet).

A másik fő megközelítés a tréningen alapuló módszer. Ez a spontán választáson alapuló módszerrel szemben előkészítő lépéseket igényel (Agrillo és Bisazza 2014). Az egyedeknek meg kell tanulniuk az apparátus használatát, valamint ki kell alakulnia az asszociációnak a jutalom és az adott feladatban elvárt reakció között (Agrillo és Bisazza 2014, Agrillo és mtsai. 2017). Ezután az alannal addig végeztetik a különböző feladatokat, amíg el nem éri a kritikus, általában 70-80%-os helyes választási arányt, amely két egymást követő tesztelés során figyelhető meg (Bogale és mtsai. 2011, Vonk és Beran 2012, Agrillo és mtsai. 2017). Az alkalmazott stimulus többnyire valamilyen élettelen, kétdimenziós tárgy, amely így számos eszközt alkalmassá tesz a tesztelésre. Ezzel kiküszöbölhető a különböző befolyásoló tényezők hatása, így például a mintázatfelismerés, vagy az elfoglalt teljes terület méretbeli eltérése (Agrillo és Bisazza 2014).

A két módszer több szempontból is eltér egymástól, ezáltal a numerikus képességek más-más aspektusait tárhatják fel (Agrillo és Bisazza 2014, Agrillo és mtsai. 2017, Nieder 2020). A spontán választáson alapuló tesztelés során az állatok természetes viselkedésbeli repertoárját láthatjuk egy biológiailag releváns inger hatására (Agrillo és Bisazza 2014, Bogale és mtsai. 2014, Bánszegi és mtsai. 2016, Nieder 2020). Ennek segítségével megérthetjük, mely kontextusokban lehet előnyös az élőlények számára a numerikus képességek használata, közvetve feltárva ezzel a numerikus készségek kialakulását eredményező szelekciós nyomásokat (Agrillo és Bisazza 2014). A tréning alkalmazásával végzett vizsgálatok ezzel szemben nem képesek ilyen közvetlen betekintést nyújtani a numerikus kompetencia természetben való használatára (Uller és Lewis 2009, Barnard 2013, Agrillo és Bisazza 2014). Mindazonáltal a tréningen alapuló eljárásoknak is vannak előnyei. Például a motivációnak kulcsszerepe van a spontán választáson alapuló tesztek esetében, így a null eredmény nem feltétlenül jelenti a különbségtétel képességének hiányát (Agrillo és mtsai. 2017). Ha az alany nem mutat preferenciát a nagyobb mennyiséggel szemben (például 25 és 35 szőlőszem között) azt jelentheti, hogy nem motivált eléggé, hiszen mindkét lehetőség kielégíti az állat igényeit. Ezen hipotézis tisztázásához tréningen alapuló vizsgálatok szükségesek (Agrillo és Bisazza 2014, Agrillo és mtsai. 2017).

Mivel a spontán választáson alapuló tesztek esetében az alkalmazott stimulusok fajra szabottak, előfordulhat, hogy az összehasonlító vizsgálatok eredményei közötti különbségek az eltérő ingertípusokból adódnak (Agrillo és mtsai. 2017). Ennek köszönhetően az összehasonlító

vizsgálatokban célszerűbb lehet a tréning alkalmazása, azonban az sem hagyható figyelmen kívül, hogy a fajok tanulási képességei közötti általános különbségek is okozhatnak eltérést (Agrillo és Bisazza 2014). A spontán választáson alapuló tesztek további sarkalatos problémája, hogy a már korábban említett, a stimulushoz társuló fizikai jellemzők, mint befolyásoló tényezők, nem mindig kontrollálhatók megfelelően, szemben a tréninget alkalmazó eljárásokkal (Agrillo és mtsai. 2017, Nieder 2020). Más szempontból is van néhány különbség a két módszer között. Például a tréningen alapuló módszer sokkal időigényesebb, viszont a spontán válasz alapú vizsgálatokkal szemben kevesebb egyed tesztelése is elegendő, mivel feltételezhető, ha néhány egyed képes a feladat elvégzésére, akkor a faj nagy valószínűséggel rendelkezik az ahhoz szükséges neuro-kognitív rendszerrel (Agrillo és Bisazza 2014). A felvázolt előnyök és hátrányok azt jelzik, hogy a két módszer tulajdonképpen kiegészíti egymást, és kombinálásukkal már integrált eljárásmenetet is alkalmaztak egyes vizsgálatokban (Agrillo és Bisazza 2014, Agrillo és mtsai. 2017).

2. Célkitűzések

Munkám során arra kerestem a választ, hogy a numerikus kompetencia jellemzői hogyan érvényesülnek egyes karmosmajmok esetében. Három fő törvényszerűség alakulását terveztem felmérni, amelyek alapján a mennyiség-kombinációk meghatározása is történt: 1-2 (50%), 1-4 (25%), 3-4 (75%), 6-8 (75%), 6-12 (50%). Egyik fő törvényszerűség az arányfüggés, ami szerint a különbségtételt nem a mennyiségek közti abszolút különbség, hanem a közöttük lévő arány határozza meg. Minél kisebb az arány a két mennyiség között (kisebb mennyiség elosztva a nagyobbval), annál egyszerűbb a mennyiségek elkülönítése. Ez jelentős mértékben összefügg a távolsághatással, ami szerint minél közelebbi értékekről van szó, annál nehezebb az elkülönítés (minél távolabbi értékekről van szó, annál nagyobb a közöttük lévő arány és annál egyszerűbb a megkülönböztetés). Továbbá a nagysághatás értelmében a kis mennyiségek között egyszerűbb különbséget tenni, mint a nagyok között. Ezek alapján feltételeztem, hogy (I) az egyedek legkönnyebben az 1 és 4 között képesek majd különbséget tenni, mivel kis (négyenél kisebb) mennyiségről van szó (nagysághatás), és az arány is kicsi (25%). (II) A 3 és 4, illetve a 6 és 8 között nehezen tudnak majd különbséget tenni, ugyanis mindkét esetben a mennyiségek közti arány nagy (75%), továbbá a 6 és 8 esetében a nagysághatás is érvényesül. (III) Az 1 és 2, valamint a 6 és 12 között viszonylag hasonló elkülönítési sikert vártam, ugyanis mindkét kombináció esetében az arány viszonylag kicsi (50%), azonban a nagysághatást is figyelembe véve az 1 és 2 között varhatóan hatékonyabban tesznek majd különbséget, mint a 6 és 12 között.

A vizsgálatba 2 fajt (a fehérfejű selyemmajmot, *Callithrix geoffroyi* és a csupaszpofájú tamarint, *Saguinus bicolor*) vontam be, és azok eltérő nemű, valamint korú egyedeit is teszteltem, mivel további hipotézisem, hogy a numerikus feladatokban a különböző nemű, illetve korú egyedek eltérően teljesíthetnek. Feltételeztem, hogy (IV) a tapasztaltabb felnőttek jobban fognak teljesíteni (vagyis több kombináció esetében lesznek képesek a különbségtételre), mint a fiatalok. A nemek közötti különbség esetében azt vártam, hogy (V) a nőstények teljesítménye jobb lesz, mint a hímeké, ugyanis az irodalomban található vizsgálatok során az általános tapasztalat, hogy a nőstények ügyesebben, hamarabb és többféle stratégiával oldják meg a táplálkozási feladatokat (Tardif és Richter 1981, Petto és Devin 1988, Box 1997, Yamamoto és mtsai. 2004)

Céлом volt a döntés meghozásához szükséges időtartam vizsgálata is. Hipotézisem, hogy az egyes kombinációk esetében a döntés meghozásához szükséges idő jelentős eltéréseket mutat majd. Azt feltételeztem, hogy (VI) a kis mennyiségek esetében, mint az 1 és 2, valamint

az 1 és 4, gyorsabban fognak dönteni az egyedek, mint a nagyobb mennyiségek esetében. Ahogyan a különbségtétel hatékonyságában, a döntés meghozásához szükséges időtartam esetében is eltérésekre számítok nemek, korcsoportok és fajok között. Ez esetben is azt feltételeztem, hogy (VII) a nőstények gyorsabbak lesznek, mint a hímek, ugyanis egyes vizsgálatok azt találták, hogy gyorsabban oldják meg a táplálékszerzéssel kapcsolatos feladatokat és rugalmasabbak ezen viselkedés szempontjából (Yamamoto és mtsai. 2004). A fiatal egyedek esetében a tapasztalatlanságukat figyelembe véve azt feltételezem, hogy (VIII) kevésbé lesznek megfontoltak és így kevesebb időt fognak szálni a döntés meghozatalára, mint az idősebb egyedek.

3. Anyagok és módszerek

3.1. A vizsgált fajok és egyedeik

A vizsgált fajok az újvilági majmok (Platyrrhini) Callitrichinae alcsaládjába (karmosmajmok) tartoztak. A karmosmajom-félék a selyemmajmok és tamarinok, amelyek Közép- és Dél-Amerika trópusi és szubtrópusi vidékein előforduló, kistestű, fán lakó, nappali életmódot folytató majmok (Kelt és Patton 2020). Jellegzetességük, hogy a hátsó végtagok nagyujjain kívül minden ujjukon a körmök karomszerűvé módosultak. Ez a fák törzsein való függőleges kapaszkodást segíti elő (Sussman és Kinzey 1984, Kelt és Patton 2020). Széleskörű élőhelyválasztás jellemző rájuk, megtalálhatók elsődleges- és mocsárerdőkben, de tipikusan másodlagos erdők és zavart erdőszegélyek lakói is lehetnek, de akár ültetvényeken is előfordulhatnak (Sussman és Kinzey 1984, Rylands 1996). A lombkorona alsóbb szintjeit és az aljnövényzetet preferálják, de a lombkorona magasabb szintjein és a talajon is mozoghatnak táplálékkeresés céljából vagy ragadozóktól való menekülés esetében (Sussman és Kinzey 1984).

A karmosmajmok, illetve az újvilági majmok néhány más képviselői is olyan szociális struktúrával rendelkeznek, ami más csoportokra nem jellemző (Box 1997, Fernandez-Duque és mtsai. 2012). A szaporodás általában egyetlen nőtényre és hímre korlátozódik, amelyek egy domináns párt alkotnak. Hagyományosan a karmosmajmokat monogámnak tartják, de megfigyelések alapján azonban poliandria, poligínia és poliginandria is előfordulhat, amely rendszerek eltérhetnek csoportokon és populációkon belül, illetve között is (Tardif 1997, Arruda és mtsai. 2005, Digby és mtsai. 2006). Rendszerint a domináns nőtény két utódot hoz a világra, és mivel a laktáció nem akadályozza meg, hogy újra megtermékenyüljön, így egyszerre két alomba is erőforrásokat fektethet. A vemhesség, a laktáció és az utódgondozás egyazon időben történő kombinálása azonban rendkívül energiaigényes (Box 1997). Ezt megkönnyíti, hogy az utódok gondozásában mind a szaporodó hím, mind a csoport többi tagja részt vesz, ami leginkább az újszülöttek hordozásában nyilvánul meg (Box 1997, Digby és mtsai. 2006). A karmosmajmok jellemzően 12-21 hónapos korukban válnak ivaréretté (Yamamoto 1993).

A selyemmajmok és a tamarinok tápláléka is főként rovarokból, gyümölcsökből, virágokból és nektárból, valamint növényi nedvekből áll, azonban az egyes tápláléktípusokat eltérő mértékben fogyasztják (Sussman és Kinzey 1984). A különböző forrásokhoz eltérő táplálékszerző stratégia szükséges, ami anatómiai különbségekben (leginkább a fogazatban) is megnyilvánul. Rovarfogyasztás szempontjából nincs különbség közöttük, azonban a tamarinok

jellemzően nagyobb mennyiségben fogyasztanak gyümölcsöt. Lényegi különbség a két nemzettség között a növényi nedvek fogyasztásában található (Sussman és Kinzey 1984, Rylands 1996, Passamani és Rylands 2000). A selyemmajmok növényi exudátumok (mézga) fogyasztásához alkalmazkodtak, ami az egyik elsődleges táplálékforrásuk. Módosult fogazatuk lehetővé teszi, hogy felsértsék a fák kérgét, stimulálva ezzel az exudátumok termelését, illetve, hogy réseket vájjanak a fába, ahol könnyebben hozzáférnek a mézga-hoz (Sussman és Kinzey 1984, Passamani és Rylands 2000). Ezzel szemben a tamarinok csak természetes kéregsérülések révén jutnak hozzá a növényi nedvekhez, így ez sokkal inkább kiegészítő táplálékként szolgál számukra (Sussman és Kinzey 1984). Munkám során egy selyemmajom fajt, a fehérfejű selyemmajmot (*Callithrix geoffroyi*) és egy tamarin fajt, a csupaszpofájú tamarint (*Saguinus bicolor*) vizsgáltam.

A vizsgált egyedek mesterséges körülmények között élnek az Európai Állatkertek és Akváriumok Szövetségének (European Association of Zoos and Aquaria, EAZA) tagintézményében, a Szegedi Vadasparkban. A fehérfejű selyemmajmok (*C. geoffroyi*) közül négy hímmel és két nősténnyel, a csupaszpofájú tamarinok (*S. bicolor*) közül egy hímmel és egy nősténnyel végeztem a vizsgálatokat. Mindkét csupaszpofájú tamarin egyedül él egy-egy kifutóban, míg a fehérfejű selyemmajmok családban élnek egy közös kifutóban (összesen 10 egyed). A legfiatalabb tesztelt selyemmajmok 10 hónaposak voltak a vizsgálat kezdetekor, a legidősebb pedig 3,5 éves volt. A két tamarin azonos évben született, a vizsgálat kezdetekor 3 évesek voltak. A három hónapos tesztelési periódus alatt a majmok napi rutinjában és étrendjében nem történt változás a vizsgálat előtti állapothoz képest. Napi kétszeri etkezésük biztosított, reggel 8 órakor és déli 12 órakor, míg a vízhez egész nap korlátlan hozzáférésük volt. Sem a fehérfejű selyemmajmok (*C. geoffroyi*), sem a csupaszpofájú tamarinok (*S. bicolor*) nem vettek részt korábban semmilyen jellegű vizsgálatban, illetve tréningezésben.

3.2. A vizsgálat menete

A vizsgálat során a szőlő alkalmazását tartottam legcélravezetőbbnek, mivel könnyen számszerűsíthető és a majmok egyik legkedveltebb gyümölcse. Vizsgálat előtt az egyenlő méretre vágott szőlődarabokat egy-egy fehér színű, lapos hungarocell táblára (14,5 cm × 19,7 cm × 0,9 cm) helyeztem. A fehér színre a mindennapi ellátás során alkalmazott fehér színű műanyag etetőtányérok miatt esett a választás. Ezeket a vizsgálat során egy kívülről elhelyezett, ketrecre erősíthető falpra (60 cm × 15 cm × 2 cm) helyeztem. A mennyiségek eltakarásához barna színű műanyag virágcserepeket alkalmaztam (Ø 8,5 cm).

A vizsgálat a majmok külső kifutója mellett történt, egy látogatók elől elzárt területen. A tesztelés minden alkalommal ugyanabban az időszakban, délelőtt 10 órától 12 óráig tartott, június közepétől szeptember közepéig. Mivel a selyemmajmok egy közös kifutóban élnek, az egyedek elkülönítésére nem volt lehetőség. Ennek köszönhetően a vizsgálatban való részvételük önkéntes volt, a teszteket mindig csak azokkal az egyedekkel végeztem el, amelyek hajlandóságot mutattak erre. Ennek köszönhetően az egyedek folyamatosan cserélődtek, ami véletlenszerűséget eredményezett a tesztelések sorrendjében. A tamarinok, habár egyedül tartózkodtak a kifutóban, ők is önként végezték el a teszteket. Például, ha nem voltak motiváltak, akkor nem közelítették meg a vizsgálati berendezést, és ebben az esetben nem erőltettem a teszt elvégzését.

A vizsgálat előtt már hosszabb ideje dolgoztam együtt, illetve vettem részt az egyedek gondozásában, így nem voltam számukra idegen. A tesztelési sorozat megkezdése előtt történt egy néhány napos hozzászoktatási periódus is, amely során a majmok megismerkedtek a berendezéssel. Ezt követően néhány próbateszt elvégzésére is sor került azzal a céllal, hogy az egyedekben tudatosuljon, hogy a cserép alatt szőlődarabok találhatók. Minden egyes tesztről videófelvételt készítettem.

Az adott mennyiségű szőlődarabok elhelyezése a két hungarocell táblán, illetve ezek letakarása, az egyedek elől rejtve történtek. A táblák megfelelő pozícióba helyezését követően (mindig azonos távolságra a ketrectől, kb. 10 cm) megvártam, hogy egy egyed a ketrec másik oldalán, a berendezéssel szemközt helyezkedjen el a két hungarocell között. Amint megbizonyosodtam róla, hogy az egyed figyelme a berendezésre irányul, a cserepeket egyszerre leemelttem, így az egyednek lehetősége nyílt választani a két alternatíva közül. Érvényes választásnak minősült, ha az alany a cserepek felemelése után mindkét mennyiséget megnézte, majd ezután a kerítésen keresztül az egyik felé nyúlt (vagy elhelyezkedése egyértelművé tette a választását). Sikeres választásnak számított, ha a nagyobb mennyiség mellett döntött. Amennyiben úgy választott a lehetőségek közül, hogy nem nézte meg mindkét mennyiséget, azt a döntést nem vettem figyelembe és a tesztet érvénytelennek minősítettem. Előfordultak kevésbé egyértelmű döntések is, továbbá elkülönítés hiányában az is előfordult, hogy az egyedek megzavarták egymást a teszt közben. Ezeket az eseteket érvénytelennek tekintettem. A választás után minden esetben jutalmaztam a tesztalanyokat, akkor is, ha a kisebb mennyiség mellett döntöttek. Ez a tanulás minimalizálásának érdekében történt. Arányosan, ha a kisebb mennyiségre esett a választás, egy darab, ha a nagyobb mennyiséget választották, két darab szőlőt vehettek el az egyedek.

A vizsgálatban öt különböző mennyiség-kombinációt teszteltem: 1-2, 1-4, 3-4, 6-8, 6-12. Minden egyeddel kombinációnként 10-10 ismétlést végeztem. A kombinációk minden alkalommal random módon követték egymást, így kerülve el az esetleges tanulás lehetőségét egyeden belül és egyedek között is. Továbbá az egyes kombinációkon belül is véletlenszerűen döntöttem el, hogy az adott mennyiség melyik oldalra (bal vagy jobb) kerüljön. Erre egyrészt azért volt szükség, hogy elkerüljem az oldaliségra való hajlam kialakulását, másrészt az is előfordulhat, hogy az egyedek esetében fennáll egy bizonyos fokú oldalpreferencia, amit ezáltal ki tudtam küszöbölni. Az azonos mennyiségek a tesztek során nem azonos mintázatban voltak elhelyezve, ezzel is növelve az életszerűséget, és a valódi numerikus kompetencia tesztelésének valószínűségét. A döntési idő meghatározása a videók elemzése során történt, és a cserepek leemelése és a döntés meghozatala (ketrecen való kinyúlás) közötti időtartamot jelentette (másodpercben mérve).

3.3. Adatok elemzése

Az adatok alapján meghatároztam, hogy az egyes egyedek a különböző kombinációkra nézve milyen gyakorisággal választották a nagyobb, illetve a kisebb mennyiséget. A gyakoriságok átlaga alapján meghatároztam a százalékos sikerarányt külön-külön minden kombinációra. Az elemzéseket egyedi szinten, illetve nem (felnőtt nőstények és hímek) és kor (felnőttek és fiatalok) szerinti bontásban is elvégeztem. Az egyedek oldalpreferenciáját (függetlenségvizsgálat), illetve a különbségtétel sikerességét (homogenitásvizsgálat) χ^2 próba segítségével elemeztem. Az adatelemzést elvégeztem a teljes adatsorra nézve, az öt mennyiség-kombinációra minden egyed bevonásával, illetve egyedi szinten is minden kombinációra külön-külön. A vizsgálat során kapott gyakoriságokat véletlenszerű eloszlással vettem össze. Egy egyed esetében (nőstény selyemmajom, KisCofi) nem teljesült a kombinációnkénti 10 ismétlésszám (1-2: 5 db, 1-4: 10 db, 3-4: 7 db, 6-8: 6 db, 6-12: 7db ismétlés). Ezek az eredmények az összesített és a csoportonkénti vizsgálatokban szerepelnek, viszont az egyedi szintű vizsgálatához nem állt rendelkezésre elegendő adat.

A különböző mennyiség-kombinációknak, azok jobb vagy bal oldali elhelyezésének, a tesztelt alanyok nemének (hím, nőstény), illetve korának (fiatal, idős) hatását a sikeres döntések meghozatalára általánosított kevert lineáris modell segítségével vizsgáltam (GLMM, binomiális hibatag, maximum likelihood illesztés). Ugyancsak GLMM (negatív binomiális hibatag, maximum likelihood illesztés) segítségével vizsgáltam az előbbi változók hatását a

döntés meghozatalának időtartamára. Mindkét modellben az egyedek, mint random faktor szerepeltek.

Az adatelemzést az R szoftver segítségével végeztem (R Core Team 2022). A Chi^2 próbákat a *chisq.test* függvény segítségével végeztem. Az általánosított kevert lineáris modelleket az *lme4* csomag *glmer* függvényével építettem fel (Bates és mtsai. 2015). A modellek egyszerűsítését a nem szignifikáns változók eltávolításával végeztem (visszamenőleges eliminációs eljárás). A lineáris modellek eltérő faktorszintjeinek páronkénti (post-hoc, Tukey HSD) összehasonlítására az *emmeans* függvényt (*emmeans* csomag, Lenth 2023) használtam.

4. Eredmények

Az egyedek 1-2 esetében 65%-ban, 1-4 esetében 88,75%-ban, 3-4 esetében 50,89%-ban, 6-8 esetében 56,25%-ban, 6-12 esetében pedig 62,68%-ban választották a nagyobb mennyiséget. A sikeres és sikertelen döntések kombinációnkénti gyakoriságát, illetve azok átlagait egyedi szinten és csoportonkénti bontásban (felőtt nőstények és hímek, valamint a fiatalok) az **1. táblázat** tartalmazza.

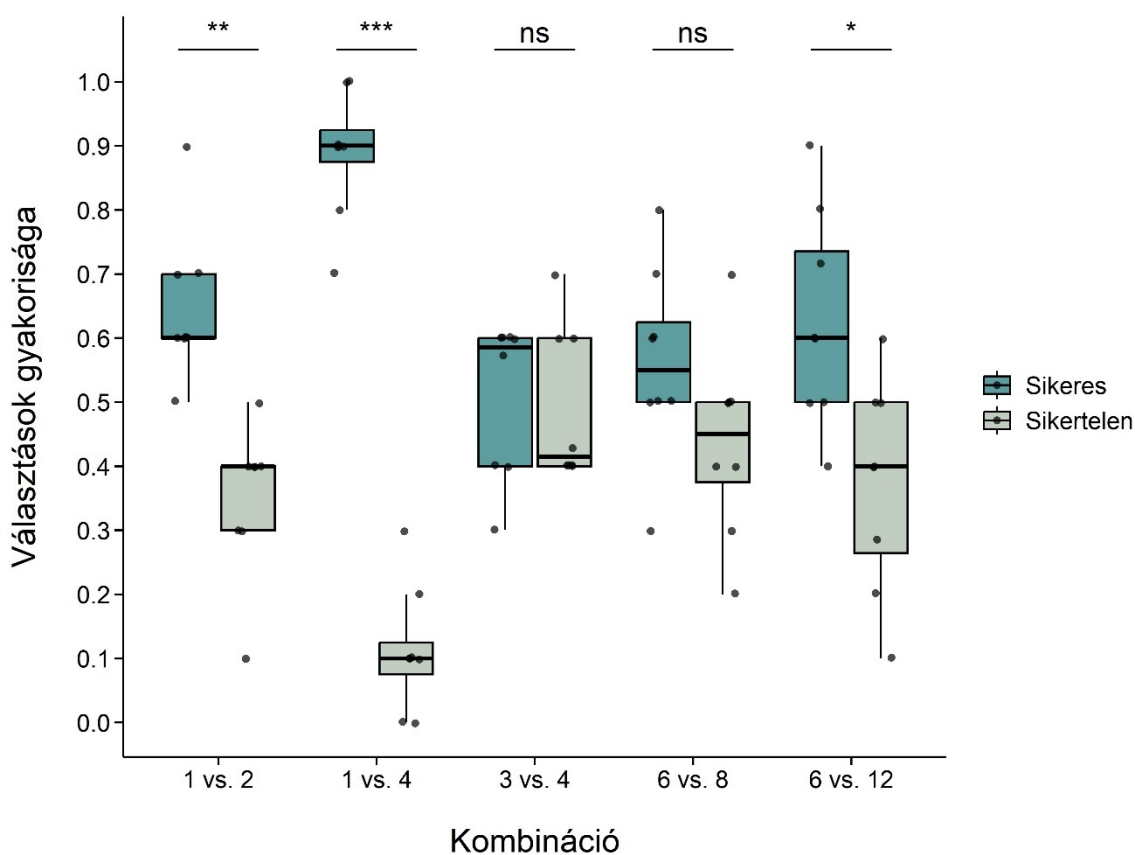
1. táblázat. Sikeres (nagyobb mennyiség; +) és sikertelen (kisebb mennyiség; —) döntések gyakorisága az öt mennyiség-kombinációra nézve egyedi szinten és csoportonkénti (hím, nőstény, fiatal, felőtt) bontásban.

Kombináció		1 vs. 2		1 vs. 4		3 vs. 4		6 vs. 8		6 vs. 12	
Döntés		+	—	+	—	+	—	+	—	+	—
Nőstény	Lizzy	0,9	0,1	0,9	0,1	0,4	0,6	0,5	0,5	0,5	0,5
	Csajsi	0,7	0,3	0,9	0,1	0,6	0,4	0,3	0,7	0,5	0,5
	KisCofi*	0,6	0,4	1	0	0,57	0,43	0,5	0,5	0,71	0,29
	Átlag	0,73	0,27	0,93	0,07	0,52	0,48	0,43	0,57	0,57	0,43
Hím	Samy	0,7	0,3	0,9	0,1	0,6	0,4	0,5	0,5	0,4	0,6
	Winston	0,6	0,4	0,8	0,2	0,3	0,7	0,6	0,4	0,8	0,2
	Pierre	0,6	0,4	0,7	0,3	0,6	0,4	0,7	0,3	0,9	0,1
	Átlag	0,63	0,37	0,8	0,2	0,5	0,5	0,6	0,4	0,7	0,3
Felőtt	Samy	0,7	0,3	0,9	0,1	0,6	0,4	0,5	0,5	0,4	0,6
	Winston	0,6	0,4	0,8	0,2	0,3	0,7	0,6	0,4	0,8	0,2
	Lizzy	0,9	0,1	0,9	0,1	0,4	0,6	0,5	0,5	0,5	0,5
	Csajsi	0,7	0,3	0,9	0,1	0,6	0,4	0,3	0,7	0,5	0,5
	Pierre	0,6	0,4	0,7	0,3	0,6	0,4	0,7	0,3	0,9	0,1
	KisCofi*	0,6	0,4	1	0	0,57	0,43	0,5	0,5	0,71	0,29
	Átlag	0,68	0,32	0,87	0,13	0,51	0,49	0,52	0,48	0,64	0,36
Fiatal	Stinky	0,6	0,4	0,9	0,1	0,4	0,6	0,6	0,4	0,6	0,4
	Danny	0,5	0,5	1	0	0,6	0,4	0,8	0,2	0,6	0,4
	Átlag	0,55	0,45	0,95	0,05	0,5	0,5	0,7	0,3	0,6	0,4

*nem teljesült a kombinációnkénti 10 ismétlésszám

Hét egyed esetében nem találtam oldalpreferenciát ($\chi^2 < 2,59$; $p > 0,11$), azonban egy egyed esetében szignifikáns eredményt kaptam e tekintetben (nőstény csupaszpofájú tamarin, Csajsi: $\chi^2 = 9,55$; $p = 0,002$), így minden tesztet elvégeztem ezen egyed bevonásával, illetve nélküle is. Azt tapasztaltam, hogy a tesztek eredményeit nem befolyásolta, így az egyed adatait nem hagytam ki az elemzésekből.

Minden egyedet figyelembe véve, a kombinációnkénti helyes döntések száma (a nagyobb mennyiség választása) az 1-2 ($N = 75$), 1-4 ($N = 80$), illetve a 6-12 ($N = 77$) kombinációk esetében szignifikánsan eltért a véletlenszerűtől (1. ábra; 2. táblázat).



1. ábra. A kombinációnkénti sikeres (nagyobb mennyiség) és sikertelen (kisebb mennyiség) választások gyakorisága minden egyed (N = 8) figyelembe véve (mediánok, alsó és felső kvartilisek, min-max értékek; ns – nem szignifikáns; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

A 3-4 ($N = 77$) és a 6-8 ($N = 76$) kombinációk esetében az eltérés nem volt szignifikáns (1. ábra; 2. táblázat).

2. táblázat. A χ^2 próba eredményei a kombinációnkénti sikeres (+) és sikertelen (–) döntések számának esetében. Az eredmények a véletlenszerű döntéstől való eltérést mutatják.

Kombináció	+	–	χ^2	<i>p</i>
1 vs. 2	49	26	7,05	0,01
1 vs. 4	71	9	48,05	<0,001
3 vs. 4	39	38	0,01	0,90
6 vs. 8	43	33	1,32	0,25
6 vs. 12	48	29	4,69	0,03

* a szignifikáns eltéréseket félkövér értékek jelzik

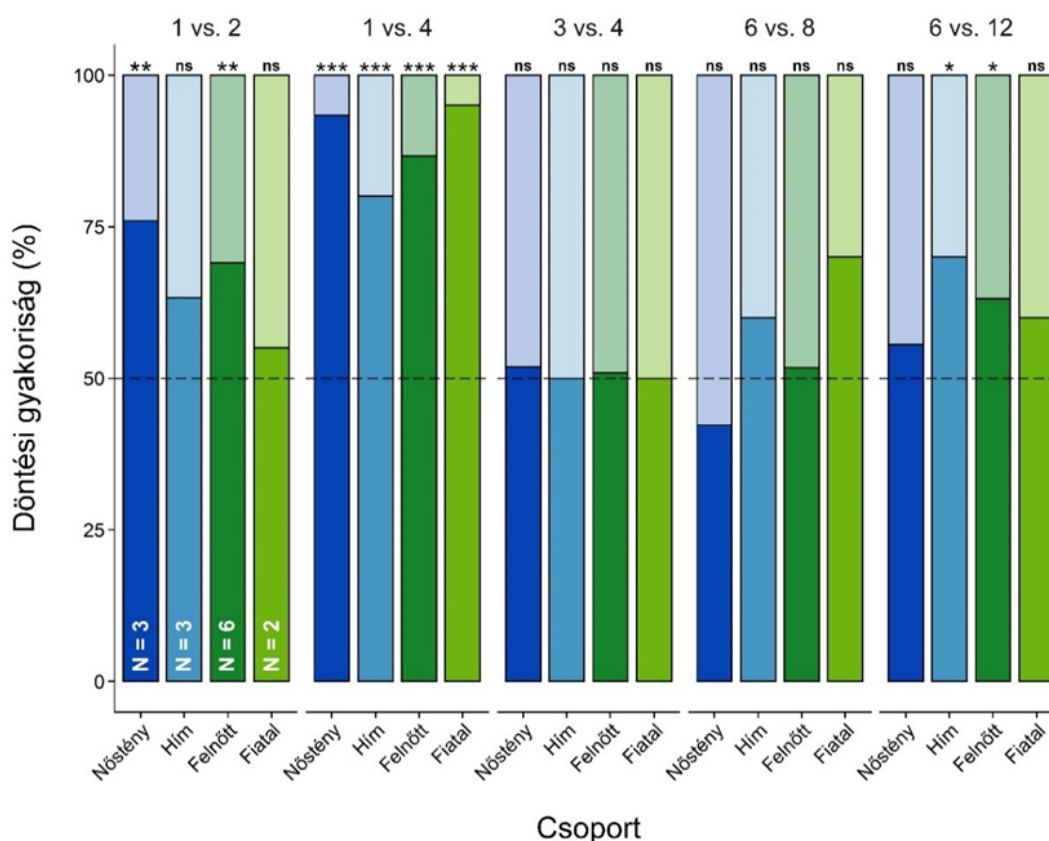
Minden választási eseményt figyelembe véve (minden kombinációt és minden egyed), a nagyobb mennyiség választásának gyakorisága szignifikánsan eltért a véletlenszerűtől ($\chi^2 = 34,35$; $p < 0,001$). Egyedi szinten az 1-4 között hat egyednek, a 6-12 között két egyednek, az 1-2 és a 6-8 között egy-egy egyednek, míg a 3-4 között egy egyednek sem tért el szignifikánsan a döntése a véletlenszerűtől (**3. táblázat**).

3. táblázat. A χ^2 próba eredményei egyedi szinten és csoportonkénti (hím, nőstény, fiatal, felnőtt) bontásban. Az eredmények a véletlenszerű döntéstől való eltérést mutatják.

Kombináció		1 vs. 2		1 vs. 4		3 vs. 4		6 vs. 8		6 vs. 12	
		χ^2	<i>p</i>	χ^2	<i>p</i>	χ^2	<i>p</i>	χ^2	<i>p</i>	χ^2	<i>p</i>
Nőstény	Lizzy	6,4	0,01	6,4	0,01	0,4	0,53	0	1	0	1
	Csajszi	1,6	0,21	6,4	0,01	0,4	0,53	1,6	0,21	0	1
	Együtt	6,67	0,01	22,53	<0,001	0,04	0,85	0,62	0,43	0,33	0,56
Hím	Samy	1,6	0,21	6,4	0,01	0,4	0,53	0	1	0,4	0,53
	Winston	0,4	0,53	3,6	0,05	1,6	0,21	0,4	0,53	3,6	0,05
	Pierre	0,4	0,53	1,6	0,21	0,4	0,53	1,6	0,21	6,4	0,01
	Együtt	2,13	0,14	10,8	0,001	0	1	1,2	0,27	4,8	0,03
Felnőtt	Samy	1,6	0,21	6,4	0,01	0,4	0,53	0	1	0,4	0,53
	Winston	0,4	0,53	3,6	0,05	1,6	0,21	0,4	0,53	3,6	0,05
	Lizzy	6,4	0,01	6,4	0,01	0,4	0,53	0	1	0	1
	Csajszi	1,6	0,21	6,4	0,01	0,4	0,53	1,6	0,21	0	1
	Pierre	0,4	0,53	1,6	0,21	0,4	0,53	1,6	0,21	6,4	0,01
	Együtt	8,02	0,01	32,26	<0,001	0,02	0,9	0,07	0,79	3,95	0,05
Fiatal	Stinky	0,4	0,53	6,4	0,01	0,4	0,53	0,4	0,53	0,4	0,53
	Danny	0	1	10	0,002	0,4	0,53	3,6	0,05	0,4	0,53
	Együtt	0,2	0,66	16,2	<0,001	0	1	3,2	0,07	0,8	0,37

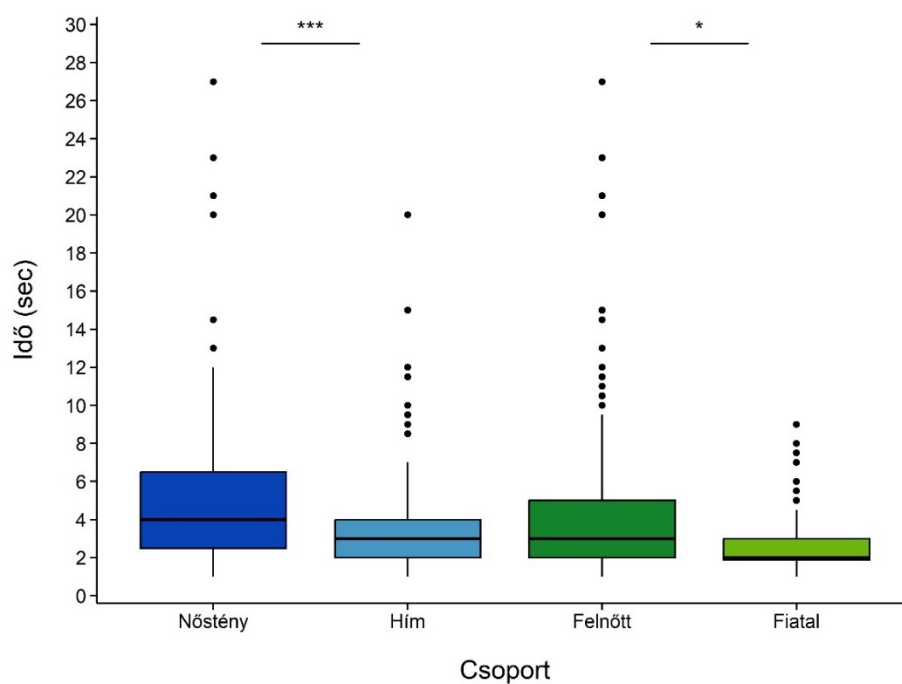
* a szignifikáns értékeket félkövér karakterek jelzik

A nőtények eredményei az 1-2 és az 1-4 kombinációk esetében, a hímeké az 1-4 és a 6-12 esetében tértek el szignifikánsan a véletlenszerűtől. Ez a felnőtt egyedek esetében az 1-2, 1-4, és 6-12, míg a fiatal egyedeknél az 1-4 kombinációk esetében valósult meg (**2. ábra**; **3. táblázat**).

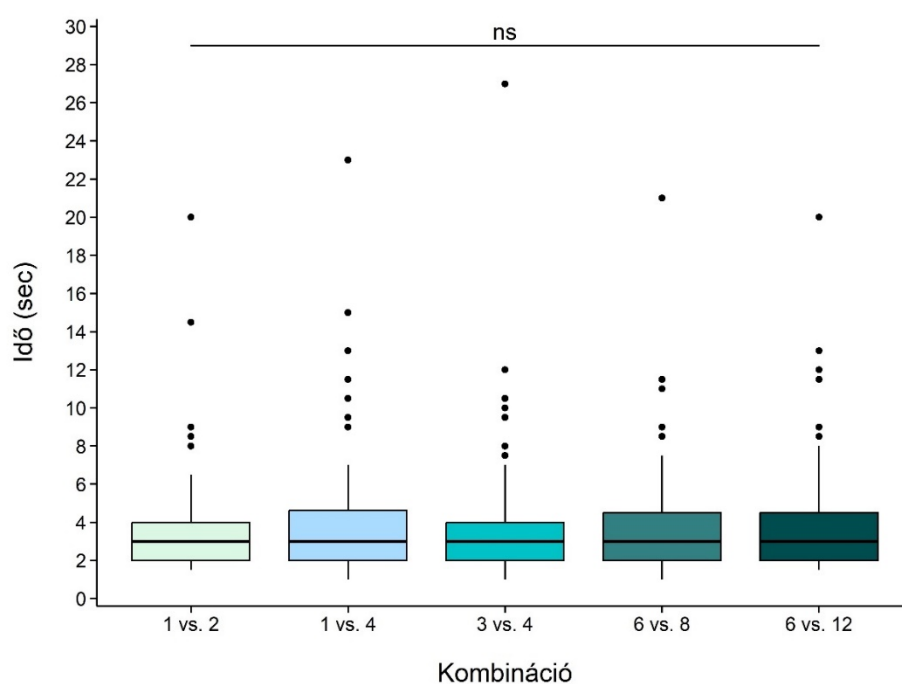


2. ábra. Az egyes csoportok kombinációnkénti döntési gyakorisága. Sötét színekkel a sikeres döntések (nagyobb mennyiség), halvány színekkel a sikertelen döntések (kisebb mennyiség) gyakorisága látható (ns – nem szignifikáns; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Az egyedszámok mindegyik kombináció esetében megegyeztek.

A kisebb vagy nagyobb mennyiség választására csak a különböző mennyiség-kombinációknak volt hatása ($\chi^2 = 25,67$; $p < 0,001$). Az egyedek neme, kora, faja, de a döntés meghozatalának ideje, vagy hogy a mennyiségek melyik oldalra kerültek nem voltak hatással a döntéshozásra ($\chi^2 < 1,15$; $p > 0,28$). Az 1-4 kombináció esetében a sikeres különbségtétel szignifikáns eltérést mutatott az 1-2, 3-4, 6-8, illetve 6-12 kombinációktól ($z > 3,33$; $p < 0,01$). A többi kombinációt összehasonlítva nem volt szignifikáns különbség ($z < 1,83$; $p > 0,36$). A döntés meghozásának időtartamára hatással volt az egyedek neme ($\chi^2 = 14,14$; $p < 0,001$), életkora ($\chi^2 = 4,78$; $p = 0,03$), illetve faja is ($\chi^2 = 7,07$; $p = 0,008$; **3. ábra**), azonban a döntési idő nem függött az egyes kombinációktól ($\chi^2 = 0,81$; $p = 0,94$; **4. ábra**).



3. ábra. A döntési idő (sec) összehasonlítása nemek (kék színek) és életkor (zöld színek) alapján (mediánok, alsó és felső kvartilisek, min-max értékek; ns – nem szignifikáns; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).



4. ábra. A döntési idő (sec) összehasonlítása a különböző mennyiség-kombinációk között (mediánok, alsó és felső kvartilis, min-max értékek). Az egyes kombinációk eltérő színekkel vannak jelölve (ns – nem szignifikáns; * ns – nem szignifikáns; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

5. Diskusszió

Az eredmények alapján elmondható, hogy a karmosmajmok alcsaládjának általam vizsgált képviselői is hasonló módon képesek a mennyiségi diszkriminációra, mint más vizsgált fajok egyedei. Náluk is érvényesülnek azok a szabályok, melyek szerint a különbségtétel hatékonyságát leginkább a mennyiségek közötti arány határozza meg, hogy kisebb mennyiségeket egyszerűbben különítenek el, mint nagyokat, és hogy a mennyiségek közötti különbség csökkenésével egyre nehezebb a megkülönböztetés. Azonban az eredmények eltérést mutattak a különböző nemű és életkorú egyedek feladatteljesítésével kapcsolatban bizonyos kombinációk tekintetében. További érdekes eredmény a döntési idővel kapcsolatban, hogy a vizsgált egyedek minden kombináció esetében hasonló idő alatt hozták meg a döntést, szemben a feltételezéssel, miszerint az Object-tracking System (OTS) működése végett a döntés meghozása gyorsabb a kis (négyenél kisebb) mennyiségek esetén, mint a nagy mennyiségeknél. Emellett ez esetben is megjelentek nemek és korcsoportok közötti eltérések. Ez azt feltételezi, hogy az adott feladat megoldása nem feltétlenül csak a numerikus kompetenciától függ, hanem más demográfiai vagy egyedi jellemzők (mint a nem és kor), illetve akár személyiségjegyek is befolyásolhatják.

Általánosságban elmondható, hogy más vizsgálatokhoz hasonlóan, az egyedek gyakrabban választották a nagyobb mennyiséget a kisebbel szemben, a teljesítmény pedig leginkább a mennyiségek közötti arány függvényében változott (Stevens és mtsai. 2007, Addessi és mtsai. 2008, Bánszegi és mtsai. 2016). A predikcióknak megfelelően az egyedek kisebb arányok (50% és 25%) esetében könnyebben (1-2, 1-4 és 6-12 kombinációk), nagyobb (75%) arány esetében (3-4 és 6-8 kombinációk) pedig kevésbé eredményesen tettek különbséget. Az is látható, hogy kisebb mennyiségek esetében (1-2, 1-4) egyszerűbb az elkülönítés, a mennyiség növekedésével pedig egyre nagyobb távolság szükséges a mennyiség-kombinációk tagjai között, hogy hasonló mértékű különbségtételt tapasztaljunk, mint kis mennyiségtartományoknál (1-2 és 6-12). Ezen eredmények alapján arra lehet következtetni, hogy főként az ANS (Approximate Number System) kognitív rendszer befolyásolja a mennyiségi diszkriminációt az OTS-sel szemben. Utóbbi esetben az 1-2, valamint az 1-4 kombinációk közötti különbségtétel esetében hasonlóan magas hatékonyságot kellett volna tapasztalni, hiszen ezen rendszer jellemzője, hogy kis mennyiségek esetében gyors és pontos mennyiségi meghatározást tesz lehetővé (Hauser és Spelke 2004, Addessi és mtsai. 2008, Barnard és mtsai. 2013, Nieder 2020), azonban az eredmények nem ezt mutatják. Ez összhangban van számos más, nem csak főemlősökön végzett kutatás eredményeivel, amelyek

alapján nem tapasztalható teljesítménybeli különbség az OTS határa (három vagy négy) alatti és feletti, de azonos arányú mennyiség-párok között (Stevens és mtsai. 2007, Addessi és mtsai. 2008, Bánszegi és mtsai. 2016, Beran és Parrish 2016).

A vizsgálatok nagyrésze az ANS koncepcióját támogatják, mivel Hauser és mtsai. (2000) vizsgálatán kívül többnyire nincs bizonyíték, ami az OTS elméletét támasztaná alá (legalábbis a főemlősök körében) a spontán számábrázolás alapjaként (Addessi és mtsai. 2008, Beran és Parrish 2016). Fontos azonban figyelembe venni a vizsgálatok módszerét. Habár az elemenkénti bemutatás Hauser és mtsai. (2000) esetében kizár bizonyos befolyásoló tényezőket (mint az elemek mérete vagy elhelyezkedésük sűrűsége), igényli a rövidtávú memória használatát. Ezzel szemben a szimultán prezentálás során az egyedeket érő inger folyamatos, direkt összehasonlítást tesz lehetővé érzékelés alapján (Stevens és mtsai. 2007). A természetben pedig sokkal inkább a második eset fordul elő, így az élőlények mennyiségi diszkriminációs mechanizmusa az adott kontextusban legrelevánsabb mennyiségi információkat kell tükröznie, valamint azt, hogy a megkülönböztetés milyen mértékben befolyásolja a fitneszt (Stevens és mtsai. 2007). Hasonlóan, a tréningen alapuló vizsgálatok (habár kontrolláltan és mélységeiben képes vizsgálni a kognitív funkciókat) során sem feltétlenül az élőlény természetes viselkedési repertoárjába tartozó választ tapasztaljuk, sokkal inkább a faj kognitív és érzékelési képességeinek határait ismerjük meg (Bánszegi és mtsai. 2016).

A döntési idővel kapcsolatos eredmények sem támogatják az OTS (Object-tracking System) elméletét az ANS-el szemben. Amennyiben érvényesülne az OTS, a kis értékek esetében gyorsabban döntenének az egyedek, azonban eredményeim nem támasztják alá ezt a hipotézist, hiszen nem tapasztaltam eltérést a döntés meghozatalához szükséges időtartamban az egyes kombinációk között. Hasonló eredmények születtek például csuklyásmajmokon (Beran és Parrish 2016) és házimacskákön (Bánszegi és mtsai. 2016) végzett vizsgálatokban is. Érdekes eredmény azonban, hogy különbséget kaptam a nemek és a korcsoportok között. Számos csoport esetében írtak már le teljesítménybeli eltérést a nemek között a kognitív feladatokat illetően. Például Lucon-Xiccato és Bisazza (2016) vizsgálatában a hím szivárványos guppik (*Poecilia reticulata*) szignifikánsan rövidebb idő alatt hozták meg döntésüket, mint a nőstények. Azonban a gyorsaság nem függött össze a pontossággal, amely alapján nem igazolható a kapcsolat a döntés sebessége és a kognitív képesség között. Valószínűleg a magyarázat az eltérő szelekciós nyomásban keresendő (Lucon-Xiccato és Bisazza 2016, Lucon-Xiccato 2022). A kognitív képességek változása is, a többi jelleghez hasonlóan, szelekció hatására történik. Azonban, ha egy helyzet eltérő ökológiai relevanciával bír a nemek esetében, akkor a szelekció eltérően hathat és hatékonyabb teljesítményt biztosíthat

az egyik vagy a másik nem számára (Lucon-Xiccato 2022). Ezek alapján a nemek közötti különbségek tanulmányozásával jobban megérthetjük, milyen fajon belüli eltérések tapasztalhatók a szelektív tényezőknek a kognitív funkciókra gyakorolt hatása révén (Lucon-Xiccato 2022).

A legtöbb nemek közötti különbséggel foglalkozó és a kognitív képességeket felmérő kutatás a térbeli képességeket vizsgálta (például az új navigációs utak megtanulását vagy a térbeli memória fejlettségét), mivel a két nem térbeli ökológiájában és viselkedésében gyakran különbségek figyelhetők meg (Lucon-Xiccato 2022). Ezen felül számos más fontos eltérés is jelen lehet, például a reprodukciós szerepeket illetően, amelyek különböző kognitív képességeket igényelnek (Lucon-Xiccato és Bisazza 2016). A karmosmajmokra (és néhány más dél-amerikai majomfajra is) jellemző, hogy a hímek nagy szerepet vállalnak az utódgondozásban. A megfigyelések szerint ennek során a domináns hímek sokkal gyakrabban hordozzák az újszülötteket, mint a szaporodó nőstények. A csoport nem szaporodó egyedei is besegíthetnek, viszont a hordozással töltött idejük életkor szerint változik, ugyanis általában az idősebb egyedek több időt fordítanak erre a gondozási formára, mint a fiatalabbak (Goldizen 1987, Price 1992, Savage és mtsai. 1996, Yamamoto és mtsai. 2009). Az utódgondozással kapcsolatos mintázatok tekintetében a természetes populációk megfigyeléseinek eredményei összhangban állnak a mesterséges környezetben végzett vizsgálatokkal (Savage és mtsai. 1996). Továbbá úgy természetes, mint mesterséges megfigyelések alapján elmondható, hogy általában a domináns hímek jóval éberebbek, mint a nőstények (Rose és Fedigan 1995, Savage és mtsai. 1996, Koenig 1998, Dolotovskaya és Heymann 2020). Ezt az újszülöttek jelenléte még inkább fokozza (nőstények esetében is), főként azért, mert a hím szülő nagyobb arányban hordozza az utódokat, és ezen időszak alatt sokkal kitettebbek a predációnak (Dolotovskaya és Heymann 2020). Ez nemcsak azért következik be, mert a ragadozók általában a gyengébb, fiatalabb egyedeket szemelik ki, hanem azért is, mert az utód hátráltathatja is szülőjét a menekülésben (Dolotovskaya és Heymann 2020). Ez a hímekre jellemző fokozott éberség lehet a magyarázata az általam kapott eredménynek, miszerint rövidebb idő alatt hozták meg a döntésüket a hím egyedek, mint a nőstények.

Habár a karmosmajom hímek és nőstények morfológiája nagyon hasonló és sok szempontból a viselkedésük is egyezik, egyre több a bizonyíték, hogy egyes viselkedési formákban mégis eltérnek, például a táplálkozási magatartásukban, mely eltérés a sajátos szociális berendezkedésből adódhat (Box 1997, Yamamoto és mtsai. 2004, Yamamoto és mtsai. 2009). Közösleges selyemmajmokon (*Callithrix jacchus*) végzett vizsgálatok során az élelemszerző viselkedésben és az ahhoz köthető agresszív interakciókban is nemek közötti

különbségeket tapasztaltak, ugyanis a nőstények több élelmet szereztek és agresszívakabban léptek fel a csoport többi tagjával, de leginkább a hímekkel szemben (Michels 1998). Több tanulmány is említi, hogy a szaporodó nőstények a csoporton belül előnyt élveznek a korlátozott élelem hozzáférése során (Yamamoto és mtsai. 2004). Tardif és Richter (1981) közönséges selyemmajmokkal (*C. jacchus*) és gypjasfejű tamarinokkal (*Saguinus oedipus*) végzett vizsgálatukban a normál étrendet gyümölcsökkel egészítették ki, amely azt eredményezte, hogy a felnőtt nőstények fogyasztották a legtöbbet ebből a plusz táplálékból. Szintén nőstény prioritást tapasztalt közönséges selyemmajmokon (*C. jacchus*) Petto és Devin (1988) hasonló kiegészítő táplálékot alkalmazó vizsgálatuk során. Ez abból adódhat, hogy a vemhes és laktáló nőstényeknek nagy az energiaigényük, így nagyobb a motivációjuk a táplálékkeresésre (Michels 1998). Mivel a nőstények nem szezonálisan szaporodnak, egy egészséges, párral rendelkező nőstény az idő nagy részében vagy vemhes vagy laktálást folytat (Michels 1998). A csoport nem szaporodó nőstényei is hasonlóan viselkednek, mint a szaporodó nőstények, ugyanis nekik is nagyobb a táplálékkereső hajlamuk és agresszívakabban lépnek fel, mint a hímek (Box 1997, Michels 1998, Yamamoto és mtsai. 2004). Ebből arra lehet következtetni, hogy a nőstények esetében nagyobb táplálékkereső hajlam alakulhatott ki az evolúció során, mint a hímeknél (Michels 1998), amely a reprodukciós státusz közvetlen hatásától függetlenül eltérő viselkedést eredményez különböző helyzetek esetében (Box 1997, Michels 1998). Eredményeim alapján a nőstények az 1-2 és 1-4 kombinációk közötti különbségtételben voltak sikeresek, míg a hímek az 1-4 és 6-12 kombinációk esetében. A nőstények agresszív fellépése és a táplálkozás során mutatott elsőbbségük miatt (az irodalom alapján) a hímek valószínűleg kevesebb alkalommal és rövidebb ideig táplálkozhatnak. Ezek alapján előnyösebb lehet, ha nagyobb mennyiségek esetében is hatékonyabb különbségtételre képesek, mivel a mennyiség maximalizálásával kompenzálhatják a kevesebb táplálkozási lehetőséget/idejét.

Az eredmények alapján a fiatal és idősebb egyedek között is teljesítménybeli különbségek figyelhetők meg. A fiatal egyedek csak az 1-4 kombináció esetében tudtak különbséget tenni, míg a felnőttek 1-4, 1-2 és 6-12 kombinációk esetében is. Ennek oka lehet a fiatalok tapasztalatlansága, valamint, hogy könnyen elterelődik a figyelmük, gyorsan reagálnak az ingerekre és általában játékosabban fogják fel a helyzeteket. Habár a numerikus rendszereket veleszületettnek tartják, a tapasztalatszerzés során a képességek fejlődhetnek. A fiatal egyedek rövid döntési ideje is a tapasztalatlanságból adódó megfontolatlanság és a fókuszálás hiányának eredménye lehet. Meg kell említeni azonban, hogy a vizsgálat során csak két fiatal egyed tesztelésére került sor. Az eredmények alátámasztásához újabb tesztek tervezek végezni még több egyed bevonásával. A vizsgálat bővítése már folyamatban van, illetve a jelen vizsgált

fajokon kívül más karmosmajom fajok mennyiségi diszkriminációs képességének felmérése is tervben van. Ez több magyarországi állatkert (Pécsi Állatkert és Akvárium-terrarium, Fővárosi Állat- és Növénykert, Kecskeméti Vadaskert) közreműködésével fog megvalósulni, lehetővé téve egy nagyobb szabású komparatív vizsgálat kivitelezését.

Összességében elmondható, hogy a vizsgálatom szerint a spontán mennyiségi diszkrimináció a Weber-törvényt követő arányfüggő rendszeren alapszik (Approximate Number System) az újvilági majmok két faja esetében is, amit az irodalomban található majmokon és sok más csoporton végzett vizsgálatok eredményei is szintén alátámasztanak. A vizsgálatom azonban új kérdéseket is felvet a kognitív képességeket befolyásoló jellegekkel kapcsolatban, mint például az egyedek neme, kora, vagy a fajok eltérő biológiája. A kognitív képességek ezen jellegek eltéréséből adódó különbségeinek pontosabb leírásához további vizsgálatok szükségesek. A jövőben ezen szempontok alapján is szeretném kibővíteni a vizsgálatom, hogy átfogóbb képet kaphassak ezen fajok numerikus kompetenciájának jellegzetességeiről, illetve olyan egyéb, a kognitív funkciókra esetlegesen ható tényezőket is szeretnék bevonni, mint például az egyedek személyisége.

6. Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani elsősorban témavezetőmnek, Maák Istvánnak, a rengeteg segítségért, a biztató szavakért, és hogy lehetőséget biztosított elképzeléseim megvalósításához. Külön köszönet illeti a Szegedi Vadaspark munkatársát és egyben a majmok gondozóját, Cseh Fruzsínát, a vizsgálat során nyújtott segítségéért és támogatásáért. Köszönöm a Szegedi Vadaspark igazgatóságának, hogy lehetővé tették a vizsgálat elvégzését. Szeretném megköszönni a segítséget, az építő jellegű megjegyzéseket, tanácsokat és a pozitív hozzáállást az Ökológiai Tanszék munkatársainak, különösen Frei Katának és Lőrincz Ádámnak. Végezetül hálával tartozom szüleimnek a támogatásukért és biztatásukért.

7. Irodalomjegyzék

- Addessi, E., Crescimbeni, L. és Visalberghi, E. (2008): Food and token quantity discrimination in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 11, 275–282.
- Agrillo, C., Dadda, M., Serena, G. és Bisazza, A. (2008): Do fish count? Spontaneous discrimination of quantity in female mosquitofish. *Animal Cognition*, 11, 495–503.
- Agrillo, C. és Bisazza, A. (2014): Spontaneous versus trained numerical abilities. A comparison between the two main tools to study numerical competence in non-human animals. *Journal of Neuroscience Methods*, 234, 82–91.
- Agrillo, C., Petrazzini, M. E. M. és Bisazza, A. (2017): Numerical abilities in fish: a methodological review. *Behavioural Processes*, 141, 161–171.
- Arruda, M., Araújo, A., Sousa, M. B. C., Albuquerque, F. S., Albuquerque, A. C. S. R. és Yamamoto, M. E. (2005): Two breeding females within free-living groups may not always indicate polygyny: alternative subordinate female strategies in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Folia Primatologica*, 76, 10–20.
- Baker, J. M., Shivik, J. és Jordan, K. E. (2011): Tracking of food quantity by coyotes (*Canis latrans*). *Behavioural Processes*, 88, 72–75.
- Barnard, A. M., Hughes, K. D., Gerhardt, R. R., DiVincenti Jr, L., Bovee, J. M. és Cantlon, J. F. (2013): Inherently analog quantity representations in olive baboons (*Papio anubis*). *Frontiers in Psychology*, 4, 253.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. és Walker, S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Bánszegi, O., Urrutia, A., Szenczi, P. és Hudson, R. (2016): More or less: spontaneous quantity discrimination in the domestic cat. *Animal Cognition*, 19, 879–888.
- Beran, M. J. (2007): Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) enumerate large and small sequentially presented sets of items using analog numerical representations. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 33, 42.
- Beran, M. J., Parrish, A. E. és Evans, T. A. (2015): Numerical cognition and quantitative abilities in nonhuman primates. *Mathematical Cognition and Learning*, 1, 91–119.
- Beran, M. J. és Parrish, A. E. (2016): Capuchin monkeys (*Cebus apella*) treat small and large numbers of items similarly during a relative quantity judgment task. *Psychonomic Bulletin & Review*, 23, 1206–1213.

- Bogale, B. A., Kamata, N., Mioko, K. és Sugita, S. (2011): Quantity discrimination in jungle crows, *Corvus macrorhynchos*. *Animal Behaviour*, 82, 635–641.
- Bogale, B. A., Aoyama, M. és Sugita, S. (2014): Spontaneous discrimination of food quantities in the jungle crow, *Corvus macrorhynchos*. *Animal Behaviour*, 94, 73–78.
- Box, H. O. (1997): Foraging strategies among male and female marmosets and tamarins (Callitrichidae): new perspectives in an underexplored area. *Folia Primatologica*, 68, 296–306.
- Cantlon, J. F. és Brannon, E. M. (2006): Shared system for ordering small and large numbers in monkeys and humans. *Psychological Science*, 17, 401–406.
- Cordes, S. és Brannon, E. M. (2009): Crossing the divide: infants discriminate small from large numerosities. *Developmental Psychology*, 45, 1583–1594.
- Cronin, A. L. (2014): Ratio-dependent quantity discrimination in quorum sensing ants. *Animal Cognition*, 17, 1261–1268.
- Digby, L. J., Ferrari, S. F. és Saltzman, W. (2006): *The role of competition in cooperatively breeding species*. Primates in perspective. Oxford University Press, New York, pp. 85–106.
- Dolotovskaya, S. és Heymann, E. W. (2020): Do less or eat more: strategies to cope with costs of parental care in a pair-living monkey. *Animal Behaviour*, 163, 163–173.
- Evans, A. T., Beran, M. J., Harris, E. H. és Rice, D. F. (2009): Quantity judgments of sequentially presented food items by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 12, 97–105.
- Farnsworth, G. L. és Smolinski, J. L. (2006): Numerical discrimination by wild northern mockingbirds. *The Condor*, 108, 953–957.
- Fernández-Duque, E., Di Fiore, A. és Huck, M. (2012): *The behavior, ecology, and social evolution of New World monkeys*. The evolution of primate societies, (szerk.) Mitani, J. C., Call, J., Kappeler, P. M., Palombit, R. A. és Silk, J. B. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 43–64.
- Franks, N. R., Stuttard, J. P., Doran, C., Esposito, J. C., Master, M. C., Sendova-Franks, A. B., Masuda, N. és Britton, N. F. (2015): How ants use quorum sensing to estimate the average quality of a fluctuating resource. *Scientific Reports*, 5, 11890.
- Goldizen, A. W. (1987): Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddle-back tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20, 99–109.

- Gross, H. J., Pahl, M., Si, A., Zhu, H., Tautz, J. és Zhang, S. W. (2009): Number-based visual generalisation in the honeybee. *PLoS One*, 4, e4263.
- Hauser, M. D., Carey, S. és Hauser, L. B. (2000): Spontaneous number representation in semi-free-ranging rhesus monkeys. *Proceedings of the Royal Society B*, 267, 829–833.
- Hauser, M. D. és Spelke, E. (2004): *Evolutionary and developmental foundations of human knowledge: a case study of mathematics*. The cognitive neurosciences III, (szerk.) Gazzaniga, M. S. MIT Press, Cambridge, pp. 853–864.
- Hyde, D. C. (2011): Two systems of non-symbolic numerical cognition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5, 150.
- Jordan, K. E. és Brannon, E. M. (2006): Weber’s Law influences numerical representations in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Cognition*, 9, 159–172.
- Kelt, D. A. és Patton, J. L. (2020): *A Manual of the Mammalia: An Homage to Lawlor’s “Handbook to the Orders and Families of Living Mammals”*. University of Chicago Press, Chicago.
- Koenig, A. (1998): Visual scanning by common marmosets (*Callithrix jacchus*): Functional aspects and the special role of adult males. *Primates*, 39, 85–90.
- LeCorre, M. és Carey, S. (2007): One, two, three, four, nothing more: an investigation of the conceptual sources of the verbal counting principles. *Cognition*, 105, 395–438.
- Lenth, R. (2023): emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.8.5, <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Lucon-Xiccato, T. és Bisazza, A. (2016): Male and female guppies differ in speed but not in accuracy in visual discrimination learning. *Animal Cognition*, 19, 733–744.
- Lucon-Xiccato, T. (2022): The contribution of executive functions to sex differences in animal cognition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 138, 104705.
- MacNulty, D. R., Tallian, A., Stahler, D. R. és Smith, D. W. (2014): Influence of group size on the success of wolves hunting bison. *PLoS ONE*, 9, e112884.
- Michels, A. M. (1998): Sex differences in food acquisition and aggression in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Primates*, 39, 549–556.
- Nieder, A. és Miller, E. K. (2004): Analog numerical representations in rhesus monkeys: evidence for parallel processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 889–901.
- Nieder, A. (2020): The adaptive value of numerical competence. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 605–617.

- Passamani, M. és Rylands, A. B. (2000): Feeding behavior of Geoffroy's marmoset (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic forest fragment of South-eastern Brazil. *Primates*, 41, 27–38.
- Petto, A. J. és Devin, M. (1988): Food choices in captive common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Laboratory Primate Newsletter*, 27, 7–9.
- Piantadosi, S. T. és Cantlon, J. F. (2017): True numerical cognition in the wild. *Psychological Science*, 28, 462–469.
- Pisa, P. E. és Agrillo, C. (2009): Quantity discrimination in felines: a preliminary investigation of the domestic cat (*Felis silvestris catus*). *Journal of Ethology*, 27, 289–293.
- Price, E. C. (1992): Contributions to infant care in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): the influence of age, sex, and reproductive status. *International Journal of Primatology*, 13, 125–141.
- R Core Team (2022): R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria). R Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.Rproject.org/>.
- Rivas-Blanco, D., Pohl, I.-M., Dale, R., Heberlein, M. T. E. és Range, F. (2020): Wolves and dogs may rely on non-numerical cues in quantity discrimination tasks when given the choice. *Frontiers in Psychology*, 11, 573317.
- Rose, L. M. és Fedigan, L. M. (1995): Vigilance in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*, in Costa Rica. *Animal Behaviour*, 49, 63–70.
- Rugani, R. és Regolin, L. (2022): *Numerical abilities in nonhumans: the perspective of comparative studies*. Handbook of cognitive mathematics, (szerk.) Danesi, M. Springer, Berlin, pp. 469–500.
- Rylands, A. B. (1996): Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitrichidae. *American Journal of Primatology*, 38, 5–18.
- Savage, A., Snowdon, C. T., Giraldo, L. H. és Soto, L. H. (1996): *Parental care patterns and vigilance in wild cotton-top tamarins (Saguinus oedipus)*. Adaptive radiations of neotropical primates, (szerk.) Norconk, M. A., Rosenberger, A. L. és Garber, P. A. Springer, Boston, pp. 187–199.
- Stevens, J. R., Wood, J. N. és Hauser, M. D. (2007): When quantity trumps number: discrimination experiments in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) and common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Animal Cognition*, 10, 429–437.
- Sussman, R. W. és Kinzey, W. G. (1984): The ecological role of the Callitrichidae: a review. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 419–449.

- Tardif, S. D. és Richter, C. B. (1981): Competition for a desired food in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Laboratory Animal Science*, 31, 52–55.
- Tardif, S. (1997): *The bioenergetics of parental behavior and the evolution of alloparental care in Marmosets and Tamarins*. Cooperative breeding in mammals, (szerk.) Solomon, N. G. és French, J. A. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 11–33.
- Uller, C., Hauser, M. és Carey, S. (2001): Spontaneous representation of number in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 115, 248–257.
- Uller, C., Jaeger, R., Guidry, G. és Martin, C. (2003): Salamanders (*Plethodon cinereus*) go for more: rudiments of number in an amphibian. *Animal Cognition*, 6, 105–112.
- Uller, C. és Lewis, J. (2009): Horses (*Equus caballus*) select the greater of two quantities in small numerical contrasts. *Animal Cognition*, 12, 733–738.
- VanMarle, K., Aw, J., McCrink, K. és Santos, L. R. (2006): How capuchin monkeys (*Cebus apella*) quantify objects and substances. *Journal of Comparative Psychology*, 120, 416–426.
- Vonk, J. és Beran, M. J. (2012): Bears ‘count’ too: quantity estimation and comparison in black bears, *Ursus americanus*. *Animal Behaviour*, 84, 231–238.
- Ward, A. J. W., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hart, P. J. B. és Krause, J. (2008): Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 6948–6953.
- Yamamoto, M. E. (1993): *From dependence to sexual maturity: the behavioural ontogeny of Callitrichidae*. Marmosets and Tamarins: systematics, behaviour, and ecology, (szerk.) Rylands, A. B. Oxford University Press, Oxford, pp. 235–254.
- Yamamoto, M. E., Domeniconi, C. és Box, H. (2004): Sex differences in common marmosets (*Callithrix jacchus*) in response to an unfamiliar food task. *Primates*, 45, 249–254.
- Yamamoto, M. E., Arruda, M. D. F., Alencar, A. I., de Sousa, M. B. C. és Araújo, A. (2009): *Mating systems and female–female competition in the common marmoset, Callithrix jacchus*. The Smallest Anthropoids, (szerk.) Ford, S., Porter, L. és Davis, L. Springer, Boston, pp. 119–133.