

Viselkedésökológia

Ajánlott irodalom a felkészüléshez:

Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1988) Bevezetés a viselkedésökológiába

Barta, Z., Liker, A. & Székely, T. (2002) Viselkedésökológia: modern irányzatok.

Dawkins, R. (1986) Az önző gén.

Alcock, J. (2001) Animal Behavior.

Krebs JR. és Davies NB. 2012 Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach.4th Edition

Danchin, É., Giraldeau, L-A., Cézilly, F. (2008) Behavioural Ecology.

Viselkedésökológia vizsga témakörei 2026

1. Természetes szelekció és a viselkedés
2. Gazdaságos döntések és az egyed
3. Csoportos élet
4. Vetélytársak magatartása, Evolúciósan Stabil Stratégiák
5. Kommunikáció és a jelzések evolúciója
6. Szexuális szelekció
7. Párási rendszerek és utódgondozás
8. Életmenet-stratégiák
9. Parazitizmus viselkedésökológiája
10. A tanulás viselkedésökológiája
11. Humán viselkedésökológia

Ajánlott magyar nyelvű irodalom (zárójelben azon témakör(ök) amelyekhez kapcsolódó fejezetek vannak az adott irodalomban):

Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1988) Bevezetés a viselkedésökológiába (1. 2. 3. 4. 5. 6. 7.)

Barta, Z., Liker, A. & Székely, T. (2002) Viselkedésökológia: modern irányzatok (2. 5. 7. 8. 9. 10. 11.)

Dawkins, R. (1986) Az önző gén (1. 4. 6. 7.)

1. Bevezetés a viselkedésökológiába: gondolkodásmód, történet, alapfogalmak – Természetes szelekció és a viselkedés

- Darwin és Wallace, A fajok eredete
 - Darwin igyekezett alátámasztani a biológiai evolúció tényét, ill.
 - bemutatni a természetes szelekció elvét (amely magyarázza az előbbi)
 - 1. variációk, az egyedek nem egyformák
 - 2. Az utódok száma lényegesen nagyobb, mint a szükséges
 - 3. Versengés az utódok között
 - 4. A leginkább megfelelő fog megmaradni
 - 5. Ha a legmegfelelőbb jellegei öröklődnek, akkor azok átadódnak a következő generációra
- Darwin értelmezésében a természetes szelekció az egyedekre hat
 - A Darwini természetes szelekció és a Mendeli klasszikus genetika szintézise -> modern evolúcióbiológia

1. Bevezetés a viselkedésökológiába: gondolkodásmód, történet, alapfogalmak – Természetes szelekció és a viselkedés

- Darwin és Wallace, A fajok eredete
 - Darwin igyekezett alátámasztani a biológiai evolúció tényét, ill.
 - bemutatni a természetes szelekció elvét (amely magyarázza az előbbi)
- Darwin értelmezésében a természetes szelekció az egyedekre hat
- a Darwini természetes szelekció és a Mendeli klasszikus genetika szintézise -> modern evolúcióbiológia
- Az önző gén elmélet (a szelekció az allélokra/génekre hat, az egyed a gének átmeneti szállítóeszközei „túlélőgépei”)
- **Mivel a gének szelekciója közvetve, az egyed fenotípusán keresztül következik be, így azok a legeredményesebb gének, amelyek az egyed (és rokonsága) túlélését és szaporodásának sikerességét (fitneszt/rátermettségét) leghatékonyabban segítik elő**

Önző gének ?



Richard Dawkins: Önző gén

- 3-4 milliárd évvel ezelőtt az „őslevesben” új fajta molekulák „replikátorok” alakultak ki – másolat készül róluk
- A „replikátorok” másolatai nem mindig tökéletesek – új típusok
- A „replikátorok” összetevői véges számúak – a többi „replikátornál” pontosabban másolódnak, stabilabb, több másolatot készítő típusainak száma növekszik
- A bizonyos „replikátorok” már együtt vannak, hatékonyabb másolódást produkálnak
 - Képesek összetevőiket produkálni
 - Képesek más „replikátorokat” lebontani és felhasználni a másolataikhoz
 - Képesek megvédeni magukat más „replikátortól”
- A „replikátorok” társulhatnak és „túlélőgépeket” hoznak létre, amelyek egyre bonyolultabb módon képesek más replikátorokhoz képest a másolataik számát és élettartamát növelni
- Mára ezen a „replikátorok” leszármazottjai kromoszómák DNS szálainak azon szakaszai, amelyek adott tulajdonságot kódolnak (gén) és másolataik révén akár több százmillió évesek is lehetnek



„Négymilliárd év alatt milyen sorsra kellett jutniuk az ősi replikátoroknak?

Nem haltak ki, hiszen régi mesterei a túlélés művészetének.

De ne keressük őket szabadon lebegve a tengerben, már réges-rég feladták ezt a lovagi szabadságot.

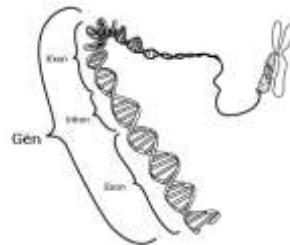
Most óriási kolóniákban nyüzsögnek, gigantikus, zörömbölő robotok biztonságos belsejében, elzárva a külvilágtól, mellyel tekervényesen közvetett utakon érintkeznek, s melyet távvezérléssel manipulálnak.

Itt vannak mindannyiunkban: ők teremtték bennünket, testünket és lelkünket; az ő fennmaradásuk létünk végső indoka.

Hosszú utat tettek meg ezek a replikátorok.

Most a gén névre hallgatnak, mi pedig az ő túlélőgépeik vagyunk”

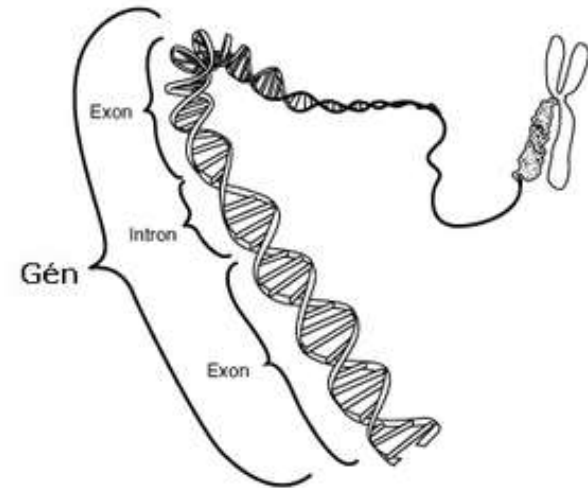
Richard Dawkins, Önző Gén



Gének és viselkedés

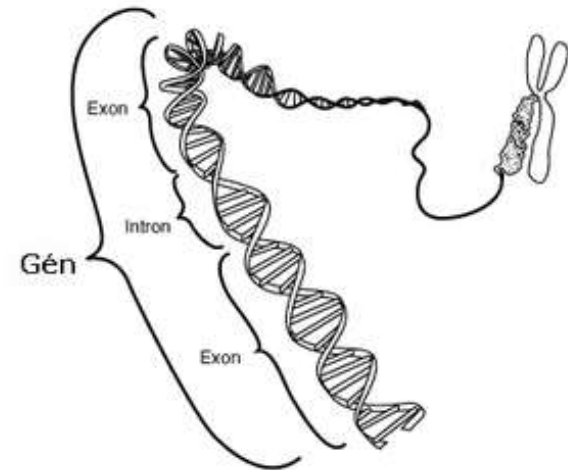
- Az egyedek olyan mulandó képződmények „túlélőgépek”, amelyek az őket felépítő gének és környezet közötti kölcsönhatás eredményei.
 - Az ivaros szaporodás révén (meiózis, rekombináció) az egyed utódainak génállománya eltérőek.
- Az egyedet „felépítő” gének potenciálisan hallhatatlanok lehetnek, mert azok változatlan formában egyik generáció a másiknak átadódnak.

A gének olyan nukleinsav-szakaszok a DNS-ben vagy az RNS-ben, amelyek a szervezet működését és növekedését befolyásoló fehérjék szabályozásához és előállításához szükséges információkat tartalmazzák.



Gének és viselkedés

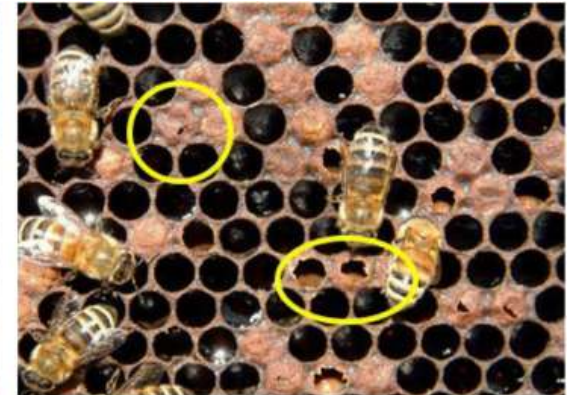
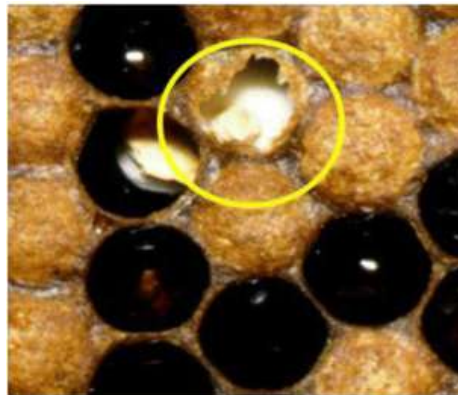
1. A gének által kódolt fehérjék szabályozzák az idegrendszer, az izomzat és az egész test struktúrájának kialakulását, és ezzel egyben rögzítik az egyed viselkedéskészletét.
2. Egy populáción belül sok gén két vagy több megvalósulási formában, vagyis olyan **allélokban** jelenik meg, amelyek ugyanazon fehérjék különböző formáit kódolják – különbségeket hoznak létre az azokkal rendelkező egyedek között
3. Egy olyan gén alléljai között, amelyek a kromoszóma ugyanazon helyén helyezkednek el, konkurencia lép fel.
4. Minden allél, amelyről több életképes kópia képződik (jobb túlélés és sikeresebb szaporodás), felülkerekedhet, és a többi allélformát kiszoríthatja a populációból.



Gének és viselkedés

- A gének olyan kémiai anyagok útján határozzák meg a viselkedést, amelyek a testben kódolva vannak és ott képződnek, hatással vannak az idegrendszer és az izomzat fejlődésére.
- Sok gén együttes hatása együttesen határoz meg egy viselkedést, azonban egy génre is visszavezethető lehet a viselkedésben mutatkozó különbségek „egyetlen szó kicserélése a receptben az egész kalács ízét megváltoztathatja”

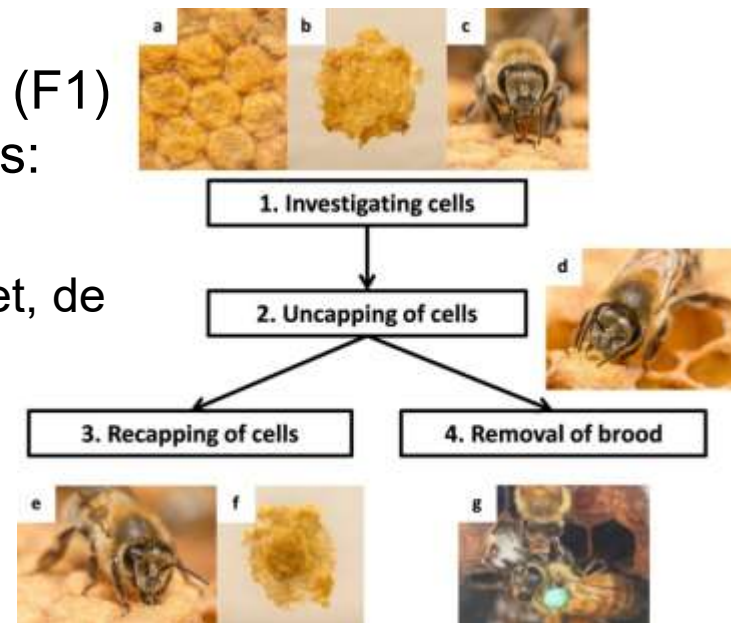
Méhek „higiénikus” és nem „higiénikus” családjai közötti különbség a lárvarothadás kapcsán (Rothenbuhler 1964)



Gének és viselkedés

Méhek „higiénikus” és nem „higiénikus” családjai közötti különbség (Rothenbuhler 1964)

- A „higiénikus” családoknál a beteg lárvákat a dolgozók eltávolítják a kaptárból
- A nem „higiénikus” családoknál nem működik ez a viselkedés
- A két típus keresztezése után („higiénikus” királynő x nem „higiénikus” here) az első nemzedék (F1) nem „higiénikus” volt
- „Higiénikus” királynő és az első nemzedékből (F1) származó here keresztezése után három típus:
 - „Higiénikus”
 - Megtalálja a beteglávát és felnyitja a méhsejtet, de nem veszi ki
 - Nem csinál semmit sem

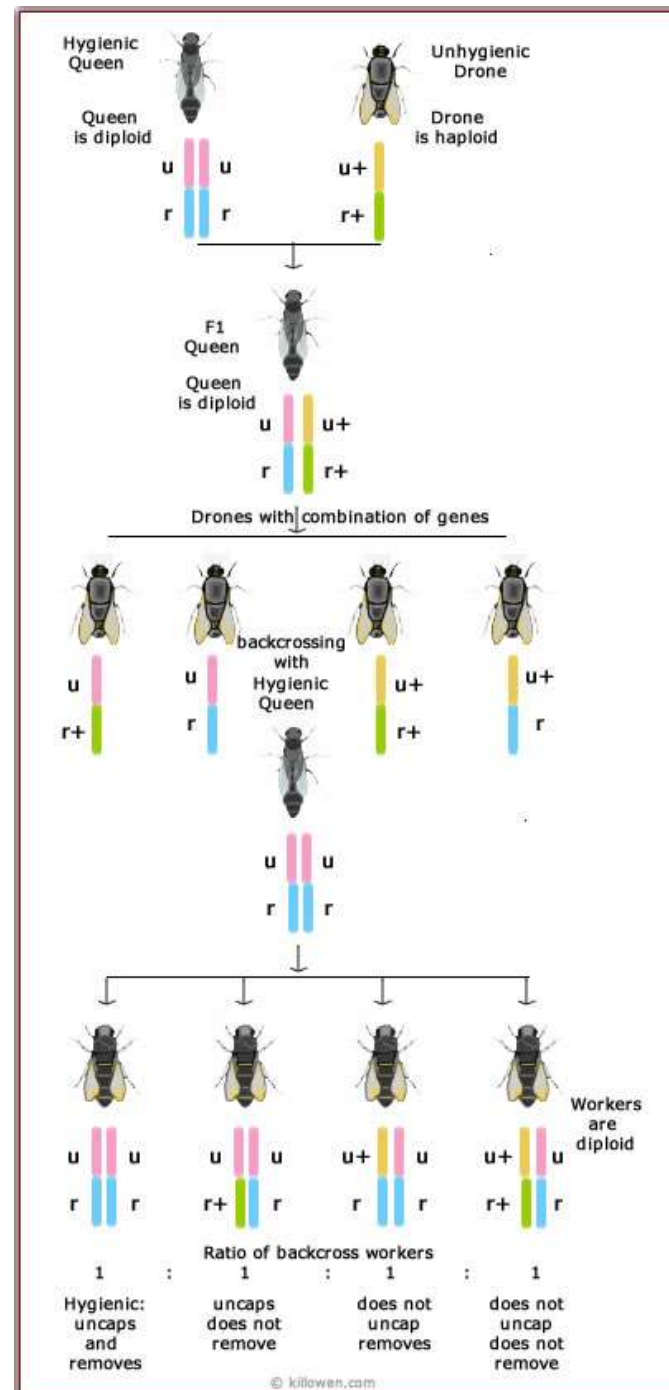


Gének és viselkedés

Méhek „higiénikus” és nem „higiénikus” családjai közötti különbség (Rothenbuhler 1964) (Queen: királynő, Drone: here)

- A „higiénikus” típus homozigota a két recesszíven öröklődő génre:
 - Fertőzött lárvákat tartalmazó sejtekről a viasztetőt eltávolításáról felelős gén (u)
 - Fertőzött lárvákat kidobásáért felelős gén (r)
- A „nem csinál semmit” típus esetében a kutató felnyitotta a fertőzött lárvákat tartalmazó sejteket -> e típushoz tartozó családok felében a dolgozók kidobták a lárvákat ezen sejtekből

A gének együttműködhetnek



Gének és viselkedés

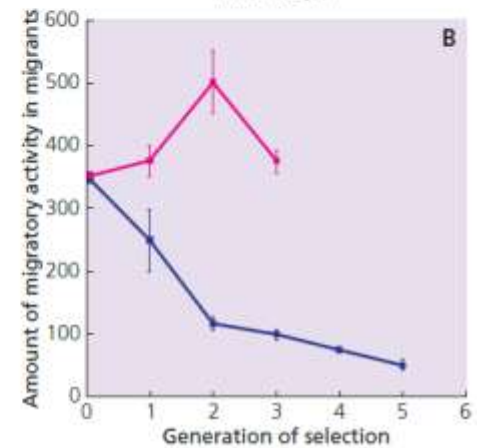
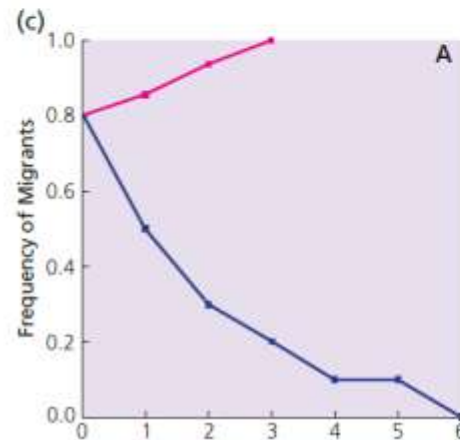
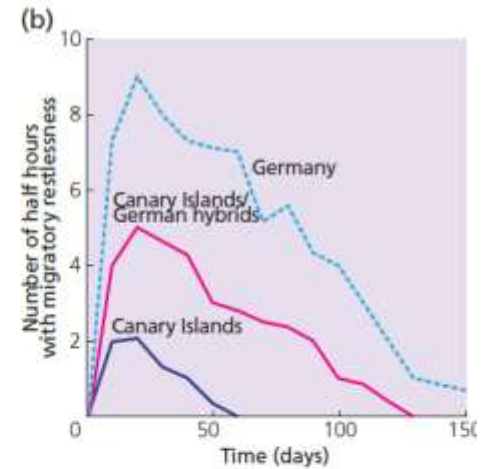
Barátposzta vonulási magatartása

A poszták legtöbb faja vonuló madár Európában.

Ha egyedeket ketrecben tartanak, ősszel nyugtalanságot mutatnak abban az időszakban, amikor délre vándorolnának a Földközi-tenger térségébe vagy azon túl Afrikába.

A dél-németországi populációk erősen vándorlóak, míg a Kanári-szigeteken élők helyhez kötöttek.

Amikor ezeket a populációkat madárházakban keresztezték, az utódaik közepes mértékű vándorlási nyugtalanságot mutattak, ami genetikai irányítottságra utal.



A dél-franciaországi Rhône-völgyben a poszták háromnegyede vándorlási nyugtalanságot mutatott, míg egynegyede nem. Szelektív tenyésztéssel, vándorló vagy nem vándorló szülőktől olyan poszták vonalai jöttek létre, amelyek három generáció alatt 100%-ban vándorlók, vagy hat generáció alatt 100%-ban helyben maradók lettek.

Gének és viselkedés

(d)

Barátposzáta vonulási magatartása

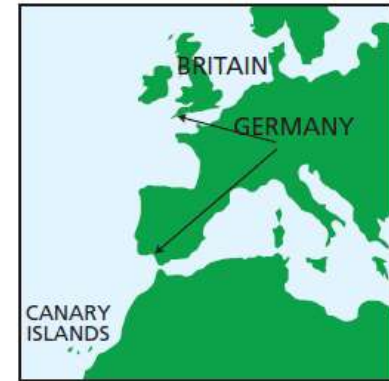
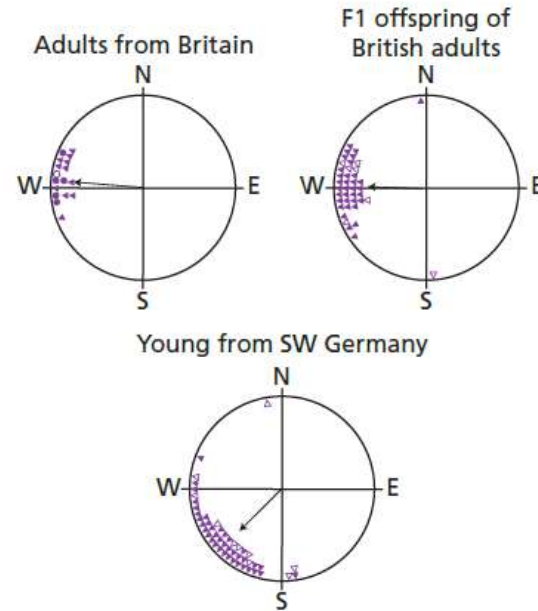
A közép-európai barátposzáta populációk hagyományosan szaporodási területük délnyugati részén, a nyugati Földközi-tenger térségében telelnek.

Az elmúlt 40 év során azonban folyamatosan nőtt azon kerti poszták száma, amelyek Nagy-Britanniában és Írországban telelnek.

A gyűrűzési visszafogások azt mutatták, hogy közép-európai fészkelők új, eddig ismeretlen vándorlási szokásokat vettek fel.

Amikor a Nagy-Britanniában telelt, befogásra került poszták vándorlási viselkedését ketrecekben tesztelték, őszi vándorlási irányuk nyugatra tolódott, 70°-kal eltérve a hagyományos délnyugati útvonaltól.

Továbbá, utódaik is örökölték ezt az új őszi irányultságot.



Az új vándorlási irányt valószínűleg a Nagy-Britanniában tapasztalható enyhébb telek és a bőségebb téli táplálékforrások kedveznek, mind a kerti madáretetők, mind az elmúlt évtizedekben ültetett téli gyümölcsbokrok révén. Ez az új vándorló populáció rövidebb távolságot tesz meg a telelőhelyekre, és tavasszal korábban tér vissza a közép-európai fészkelőhelyekre.

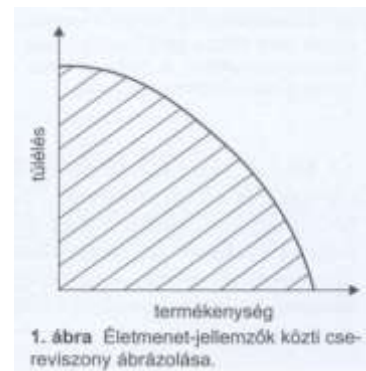
Viselkedésökológia:

- A **viselkedés adaptív** értékét (fitneszre gyakorolt hatását) vizsgálja

A fitness (rátermettség) egy adott genotípus sikerességét mutatja meg a következő generációk kialakításában. Két komponense a túlélőképesség (viabilitás) és a szaporodóképesség (fertilitás). Egy adott genotípussal rendelkező egyed fitnessze tehát egyenlő az egyed génjeinek arányával a következő generációk összes génjéhez képest.

Inkluzíve fitness: Egy adott genotípussal rendelkező egyed saját utódai általi fitness-e (direkt) plusz az adott genotípus más nem feltétlenül rokon egyedeinek fitness-e (indirekt).

Ha egy tulajdonság magas fitnesszt eredményez->terjed,
ha alacsony fitnesszt eredményez->ritkul, eltűnik



Az adaptáció egy olyan jelleg, ami növeli az adott egyed fitnesszét (a jelleggel nem bíró egyedekhez képest)

Mit jelent a viselkedés adaptív értéke?

- Bármilyen az egyed fajtársaihoz képest előnyhöz juttatja

Mi a viselkedés?

- A viselkedés lehet bármely, az egyedhez köthető jelleg
 - szarvasbőgés
 - szentjánosbogarak villogása
 - dominancia rang
 - széncinege begysáv mérete
 - immunválasz
 - terület méret
 -

Viselkedésökológia határtudományai

Fiziológia, Élettan

Etológia

Ökológia

Viselkedésökológia

Evolúciós pszichológia

Populációgenetika

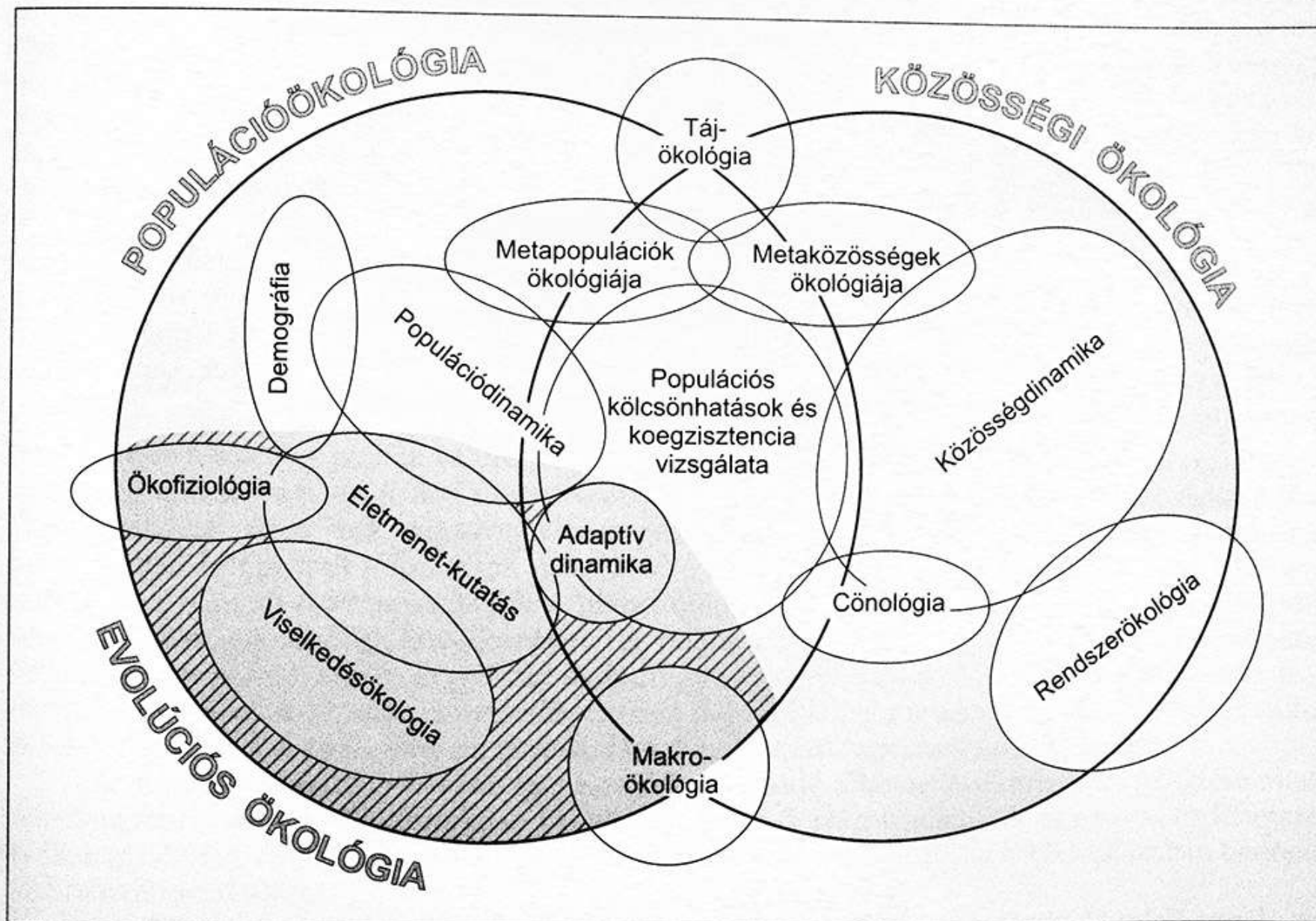
Rendszertan

Biogeográfia

Evolúcióbiológia

Pszichológia

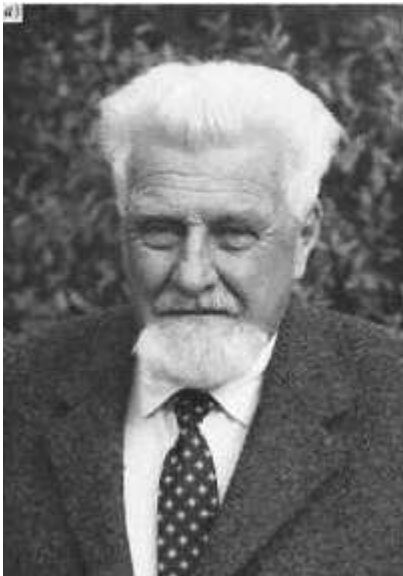
Genetika



Az ökológiai kutatások főbb területei. Az ábra nem törekszik teljességre.

Az egyéni és szociális viselkedés leírása és magyarázata

- Etológia Nobel díjasok 1973



Konrad Lorenz

1903-1989



Niko Tinbergen

1907-1988



Karl von Frisch

1886-1982

A viselkedéskutatás kérdései

1. **Leírással:** milyen viselkedést követ az állat?
 - klasszikus etogrammok



2. **Magyarázattal**
 - hipotézis-alkotás
 - hipotézisek tesztelése



Niko Tinbergen

- 4 tinbergeni kérdés

Példa: Miért énekel a seregély?

1. Okozati háttér vagy mechanizmus (hormonok, kulcsingerek)
 2. Egyedfejlődés (tanulás, érés)
 3. Funkció vagy túlélési érték (mi a célja, előnye)
 4. Törzsfejlődés (evolúciósan hogy alakult ki)
-
1. és 2. : Proximális okok: egy jelleg megjelenését milyen tényezők befolyásolják („Hogyan?” kérdés) → **Etológia**
 3. és 4. : Ultimális okok: egy jelleg szelekciós megmaradását milyen tényezők befolyásolják („Miért?” kérdés) → **Viselkedésökológia**

Miért fontos különbséget tenni a kérdések típusai között?

- Az emberek azért szeretik a cukrot:
 - mert édes
 - mert kalóriadúsMelyik válasz az igaz?
- Egyes majmok illóolajokban gazdag növényekkel kenik a bundájukat. Miért?
 - mert szeretik ezeknek az illatát
 - az illóolajok elpusztítják az élősködőket.Melyik válasz az igaz?
- A viselkedésökológiai kutatások elsősorban azzal foglalkoznak, hogy milyen az egyedek közötti folyamatok révén válik szelekciós értelemben előnyössé vagy hátrányossá egy tulajdonság?

Példa: Serengeti NP (Tanzánia) oroszlánjai

3-12 nőstény: rokonok

1-6 hím: általában rokonok, 2-3 évig uralnak egy falkát

Megfigyelések:

1. Szaporodás szinkronizált (falkán belül)

- *Közvetlen ok (mechanizmus):* kémiai szignálok (feromonok), hormonok
- *Evolúciós ok (funkció):* azonos korú utódokat könnyebb felnevelni, közös szoptatás, fiatal hímek egy időben együtt hagyhatják el a csoportot

2. Szaporodási időszakban egy nőstény sorozatosan (15 percenként) párosodik a csapat hímjeivel, de 3000 párzásból átlagosan egy utód

- *Közvetlen ok:* kicsi a megtermékenyülés valószínűsége, ovuláció időpontja nem ismert, vetélés gyakori
- *Evolúciós ok:* a hímek között csökken a párzásért folyó vetélkedés

3. Fiatal kölyköket a falka új hímjei elpusztítják

- *Közvetlen ok:* kölykök szaga idegen, hímek megölik őket, nőstényeknél vetélés
- *Evolúciós ok:* nőstények hamarabb válnak újra fogamzóképesé, szinkronizáltan tüzelnek



Példa: Serengeti NP (Tanzánia) oroszlánjai

1.1. táblázat

Az oroszlánok szaporodási viselkedése funkcionális és okozati magyarázatának összefoglalása (Bertram, 1975)

Megfigyelés	Okozati magyarázat	Funkcionális magyarázat
1. A nőstények esetében a szaporodási ciklusok szinkronizálódhatnak	kémiai szignálok (?)	a) a fiatalok nagyobb túlélési esélye b) a hím utódok nagyobb túlélési esélye, amikor azok elhagyják a falkát
2. Szaporodási időszakban egy nőstény sorozatosan (15 percenként) újra kopulál	a peteleválás időpontja nem ismert, kicsi a megtermékenyülés valószínűsége	a hímek között csökken a párzásért folyó vetélkedés
3. A fiatal kölyköket a falka új hímje elpusztítja	abortusz (kémiai úton indukált?); a hím megöli a fiatalokat	a) a nőstények hamarabb válnak újra fogamzóképessé b) a hímek a számukra idegen kölyköket elpusztítják; ezek életben maradvá saját utódaikkal konkurálhatnak

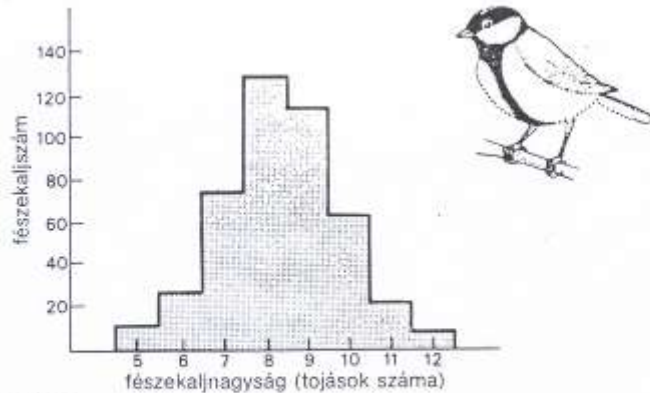


Kialakulhat a viselkedés azért, mert a csoport számára előnyös?

- ne fogyasszák el készleteket
- csökkentik a szaporodási rátát, hogy ne legyen túlszaporodás

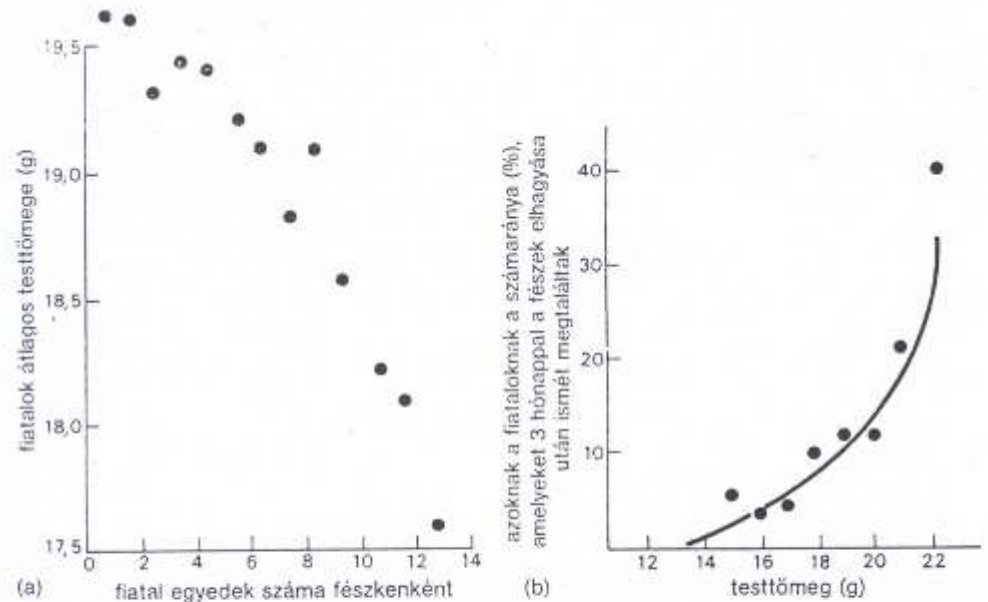
csoportszelekció elmélete: szelekció csoportok között zajlik: amelyik csoport túlszaporodott, forrásokat elhasználta, az kihalt

Miért nem rak minden cinege 12 tojást?



1.2. ábra

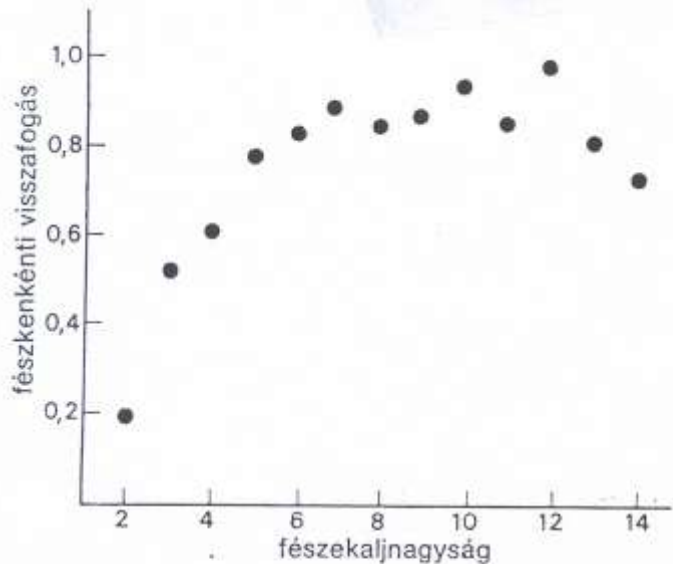
Különböző tojásszámú fészekaljok gyakorisági eloszlása egy Oxford környéki erdő szélénél végzett vizsgálat adatai alapján. Egy fészekben átlagosan 8–9 tojást találtak (Perrins, 1965)



1.3. ábra

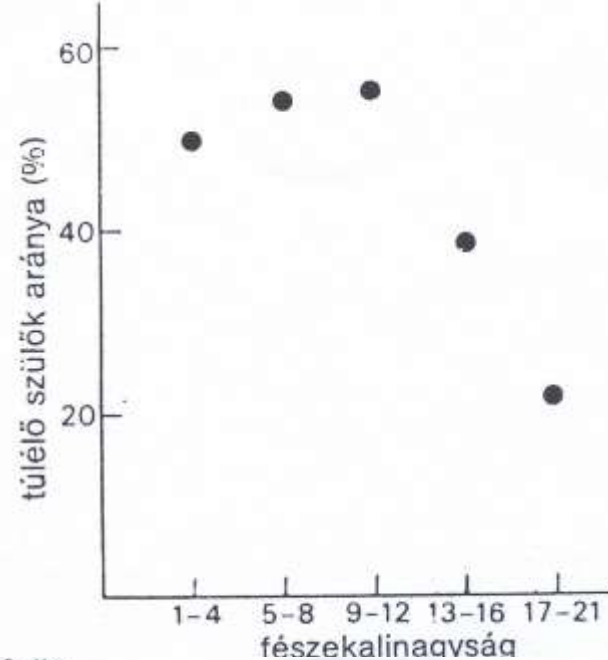
a) Nagyobb fészekaljban a fiatal madarak testtömege az önállóvá váláskor kisebb, mert a szülők nem tudják őket optimálisan ellátni táplálékkal; b) egy fiatal madár fészek elhagyásakor mért testtömege megszabja a túlélés esélyeit: a nagyobb testtömegű egyed nagyobb valószínűséggel marad életben (Perrins, 1965)

nagyobb fészekaljban a fiókák túlélése rosszabb



1.4. ábra

A fiatal madarak fészekenkénti számának kísérletes megváltoztatásából kitűnt, hogy a széncinegepár számára optimális fészekalj nagyság 8—12 tojás közé esik. Ilyen tojásszám mellett maximális a fészekaljban felnevelődő túlélő utódok száma (Perrins, 1979)



1.5. ábra

Azoknak a széncinegéknek, amelyek egy költési szezonban nagyszámú utódot nevelnek fel, kisebb a túlélési arányuk, mint azoknak, amelyek kevesebb utódot nevelnek fel (Kluyver, 1971)

nem a csoportra való tekintettel rak kevesebb tojást, hanem saját érdekei miatt:

- nagyobb fészekalj túlélése rosszabb
- szülő nem merüljön ki a vándorút vagy telelés előtt

A „faj érdeke” evolúciós szempontból hibás elképzelés, legjobb, ha elfelejtjük!

Különböző fajok összehasonlítása

Társas szerveződés a főemlősök körében

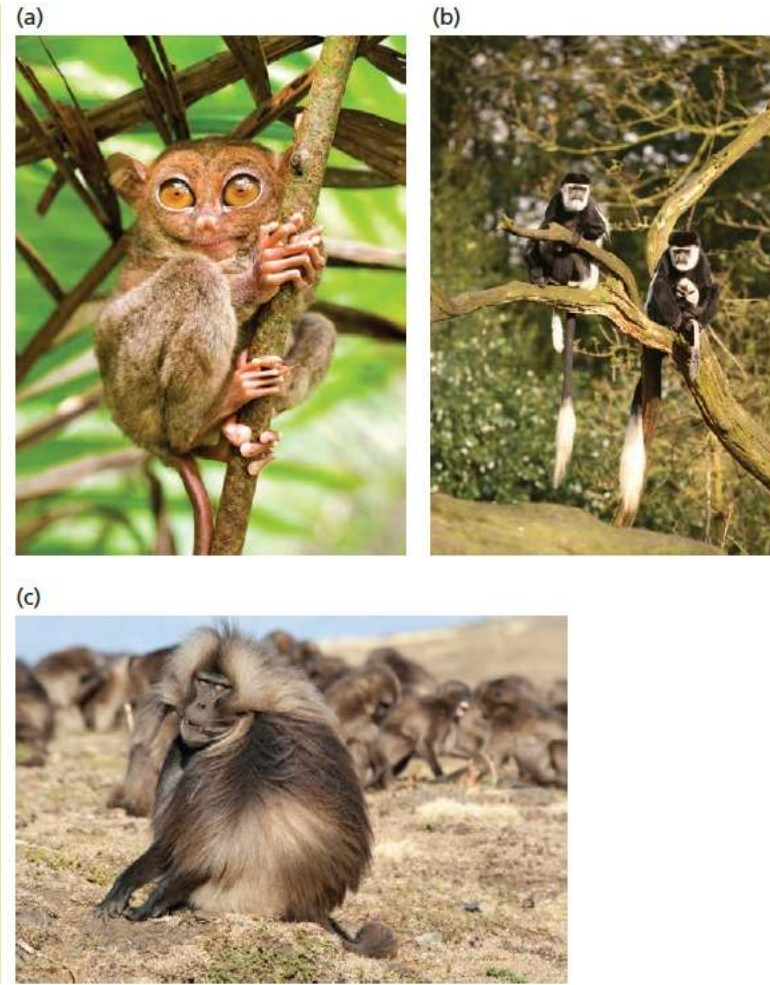
Vannak magányos rovarévők, mint a koboldmaki, amelyek erdőkben élnek és éjszakai életmódot folytatnak.

Vannak nappali erdei majmok, mint a kolobusz majmok, amelyek kis csoportokban járnak, és levelekkel vagy gyümölcsökkel táplálkoznak.

Más majmok, mint a páviánok, talajszinten lakók, és nagy, 50 vagy akár több száz fős csapatokban élnek.

Az emberszabású majmok között az orángután magányosan él, a gibbon párokban és kis családi egységekben él, míg a csimpánzok akár 50 fős csoportokban is élhetnek.

Fig. 2.4
Differences in social organization in primates.
(a) A solitary insectivorous tarsier. Photo © iStockphoto.com/ Holger Mette. (b) A small group of black and white colobus monkeys, which eat leaves in the forest. Photo © iStockphoto.com/ Henk Bentlage. (c) A large group of gelada baboons, which feed on the ground on grass leaves and roots. Photo © iStockphoto.com/ Guenter Guni.



Különböző fajok összehasonlítása

Társas szerveződés a főemlősök körében

Élőhely-terület mérete
– Változás súly és
étrend
függvényében

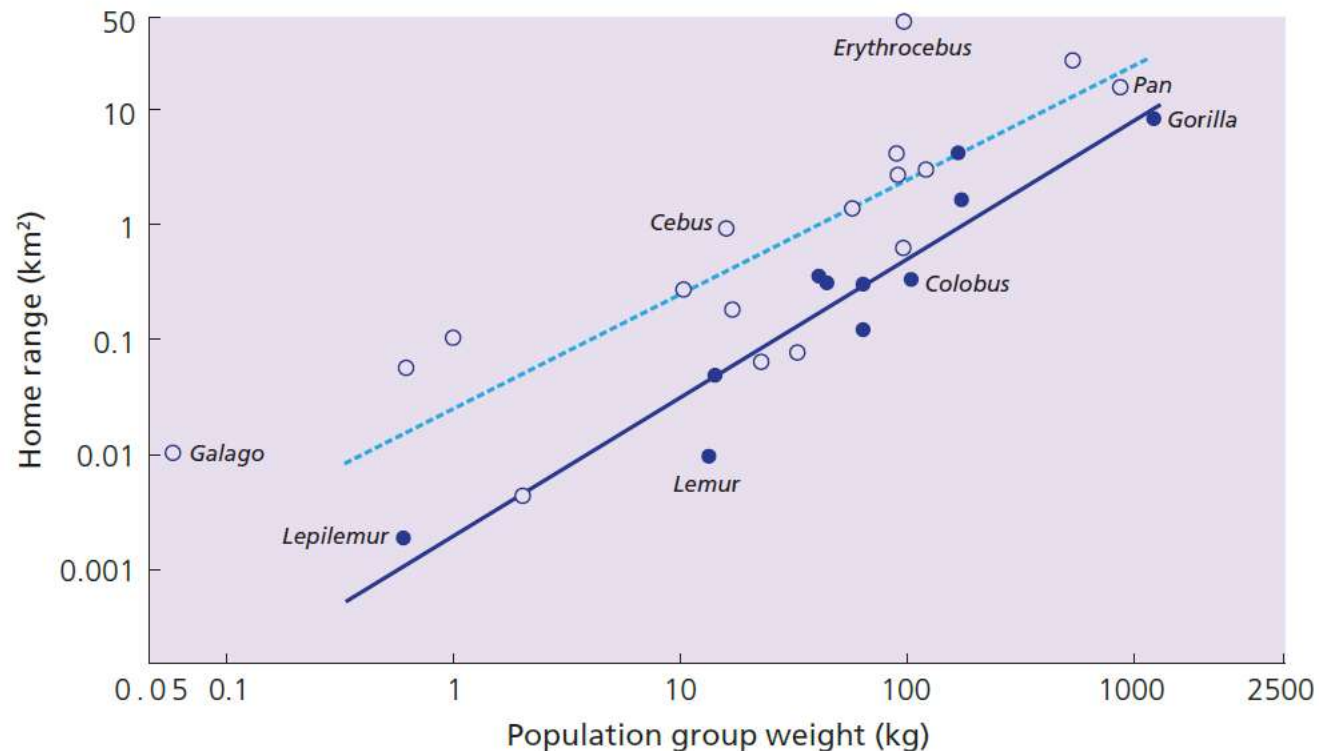


Fig. 2.5 Home range size plotted against the weight of the group that inhabits the home range for different genera of primates. The solid circles are folivores, through which there is a solid regression line. The open circles are specialist feeders (insectivores or frugivores) and the regression line through these points is dashed. Some of the genera are indicated by name. From Clutton-Brock and Harvey (1977).

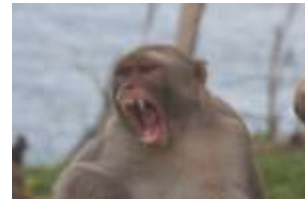
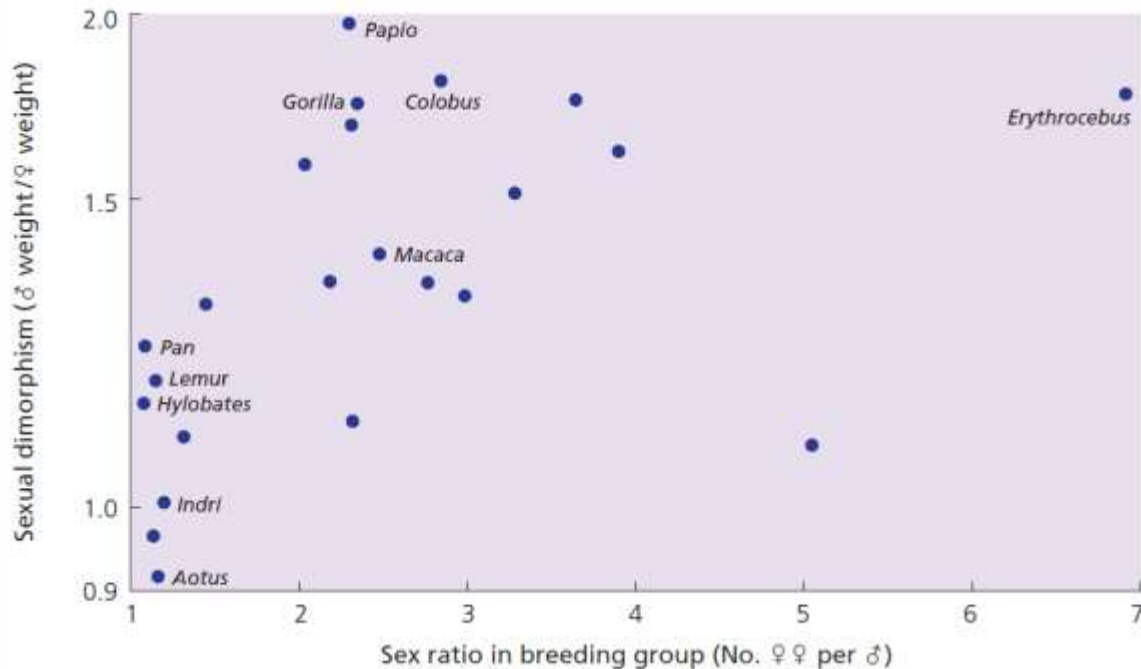
Különböző fajok összehasonlítása

Társas szerveződés a főemlősök körében

A nemi kétalakúság (szexuális dimorfizmus) a nemek közötti versengésből alakul ki

A testtömegben megjelenő nemi kétalakúsága szexuális versengés hipotézise: minél több nőstény jut egy hímre a szaporodási csoportban, annál nagyobb a hím a nőstényhez képest

Fig. 2.6 The degree of sexual dimorphism increases with the number of females per male in the breeding group. Each point is a different genus, some of which are indicated by name. From Clutton-Brock and Harvey (1977).



A fogméret nemi kétalakúsága

- A monogám fajoknál a hímek fogmérete a vártnak megfelelő, az azonos testtömegű nőstényekével megegyező.
- Azonban a háremet alkotó fajoknál a fogak mérete nagyobb a vártnál.
- A ragadozói nyomás is felelős lehet a nagyobb fogak kialakulásáért a földi fajok esetében.

Különböző fajok összehasonlítása

Társas szerveződés a főemlősök körében

Here mérete és szaporodási rendszer

Nagyobb herék a több hímes csoportokban

A legnehezebb főemlősök, a gorilla (*Gorilla gorilla*) és az orángután (*Pongo pygmaeus*) olyan szaporodási rendszert követnek, ahol egy hím monopolizálja a párosodást több nősténnyel, és heréik tömege átlagosan 30 és 35 g (mindkét here összesített súlya).

Ezzel szemben a kisebb csimpánz (*Pan troglodytes*) olyan szaporodási rendszerrel rendelkezik, ahol több hím párosodik minden ivarzó nősténnyel, és ennek a fajnak a heréi 120 g súlyúak

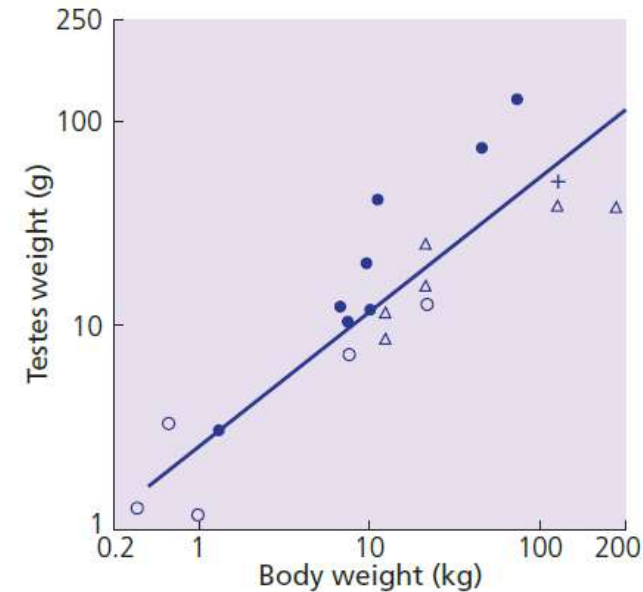


Fig. 2.7 Log combined testes weight (g) versus body weight (kg) for different primate genera. Solid circles are multimale breeding systems. Open circles are monogamous. Open triangles are single-male systems (one male with several females). The cross is our own species, *Homo*, for comparison. From Harcourt *et al.* (1981). Reprinted with permission from the Nature Publishing Group.

2. Gazdaságos döntések és az egyed

A költség és nyereség elve

Dankasirály:

Fehér tojáshéj költsége: ragadozót odavonzza

Azonban a fiókák kikelését követően nem viszi el azonnal a szülő madár a tojáshéjat???

Türelem nyeresége: szomszédok nem eszik meg frissen kike-

A szomszéd nagyobb kockázatot jelent, mint a ragadozó.

Mit tesz a csigaforogató?

Magányos fészkelő, a

→ azonnal eltávolítja a

Optimalizációs model

Nettó nyereség = Br

A költség és nyereség



hozni!

Optimális döntések a táplálékkeresésben

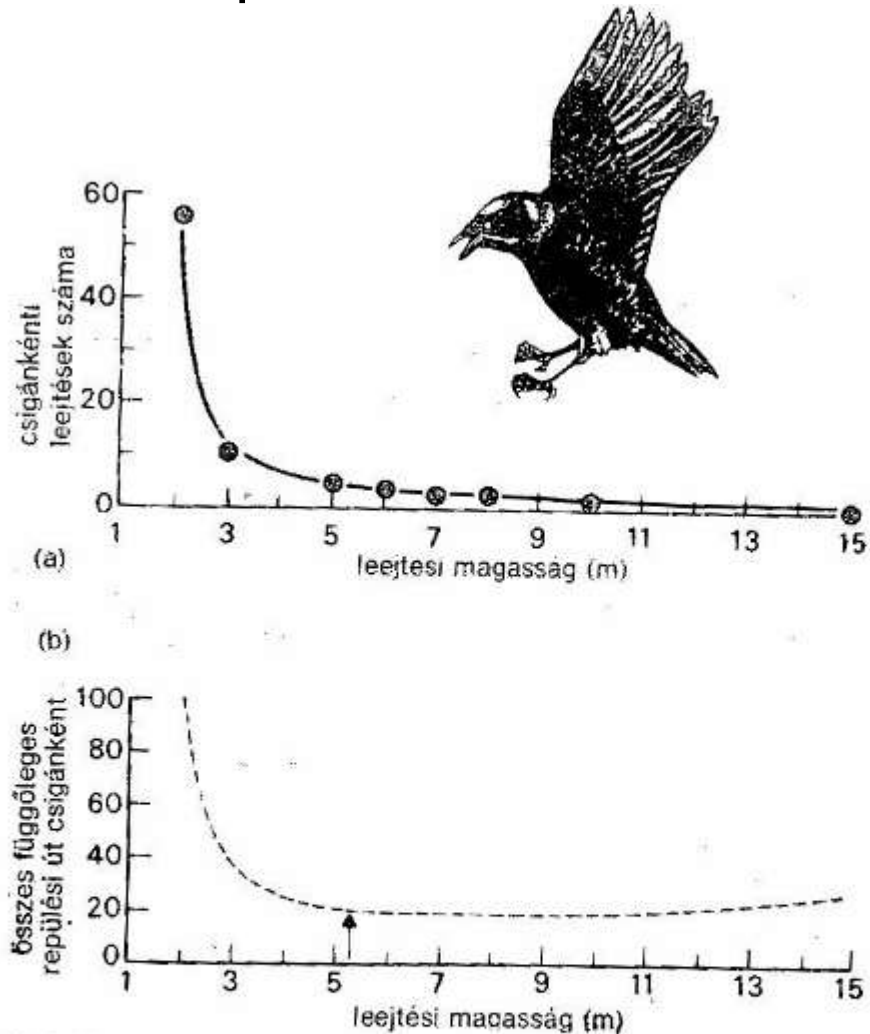
- Egy varjú nem tudja megállapítani, milyen nagy egy kagyló, míg ki nem ásta a homokból.
- Gyakran miután kiásta, otthagyja a tengerparton és egy másik után kezd vadászni.
- Néha azonban felrepül és leejti a kagylót és elfogyasztja a testét tengerparti részen.
- A kis kagylókat rendszerint a tengerparton hagyja, míg a nagyokat következetesen elfogyasztja

Miért?

Optimális döntések a táplálékkeresésben

Varjú - tengeri csiga:

$E_{\text{nettó}} = E_{\text{táplálék}} - E_{\text{keresés}} - E_{\text{feltörés}}$



3.1. ábra

Varjak csigaleejtési magasságának vizsgálata. *a)* Ha a varjú a csigát nagyobb magasságból ejti le, akkor átlagosan kevesebb leejtési kísérlet (ismétlés) szükséges ahhoz, hogy a csigához összetörjön. *b)* A teljes függőleges repülési útszakasz amit a madárnak a csigához feltöréséhez meg kell tennie (leejtések száma $\times$ elejtési magasság), olyan magasságnál maximalizálódott, ami igen közel áll a varjak által leggyakrabban alkalmazott magasságokhoz (Zach, 1979)

Optimalizációs modell

Abból a feltételezésből indul ki (a priori feltételezi), hogy az állat optimálisan viselkedik, mert a természetes szelekció során a legnagyobb hatékonysággal viselkedőek szelektálódtak ki

Nem azt teszteli, hogy optimálisan viselkedik-e az állat vagy sem, hanem hogy milyen költségeket, ráfordításokat kell figyelembe vennie a legnagyobb haszonhoz.

Táplálék energiája mellett a megszerzéséhez szükséges idő is számít

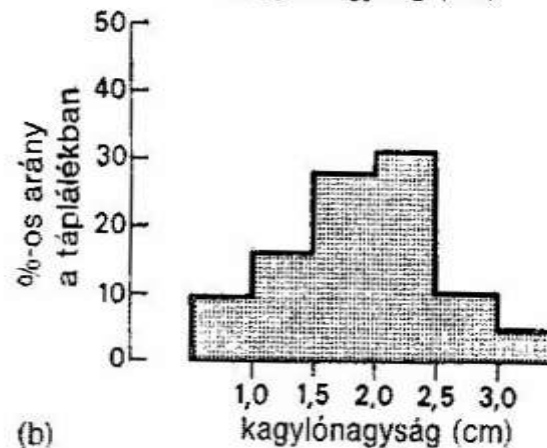
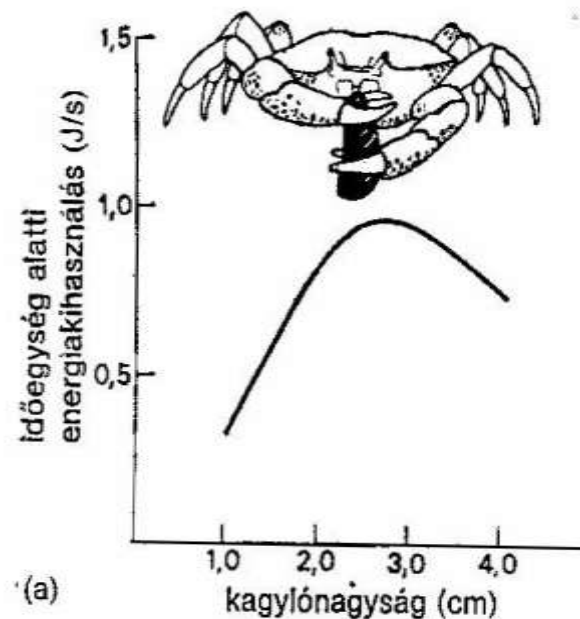
Parti tarisznyarak – kagyló
Nagy vagy kis zsákmány?



→ időegység alatti energianyereség

3.2. ábra

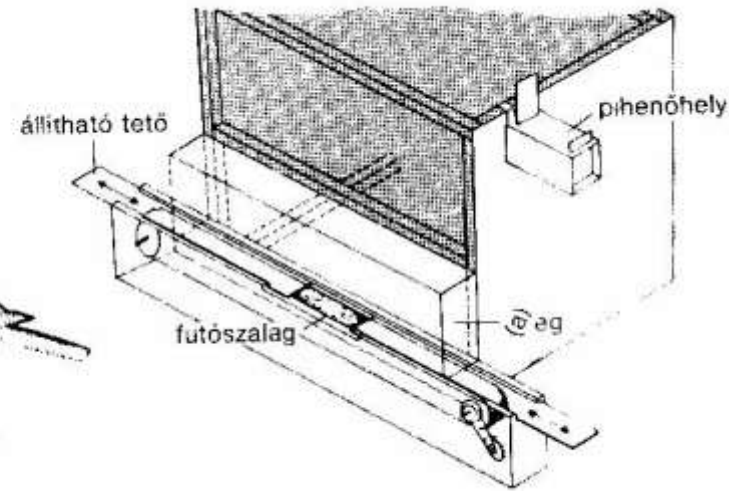
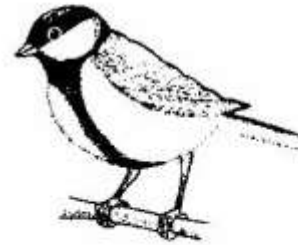
A *Carcinus maenas* (parti tarisznyarak) előnyben részesíti azt a kagylónagyságot, ami időegységre számítva a legtöbb energianyereséget adja. a) Az időegységre eső energianyereség görbéje; a rák a különböző nagyságú kagylók felnyitásánál erre törekszik. b) A hisztogram az akváriumban tartott rákok fogyasztását mutatja az azonos számban nyújtott különböző nagyságú kagylókból (Elner–Hughes, 1978)



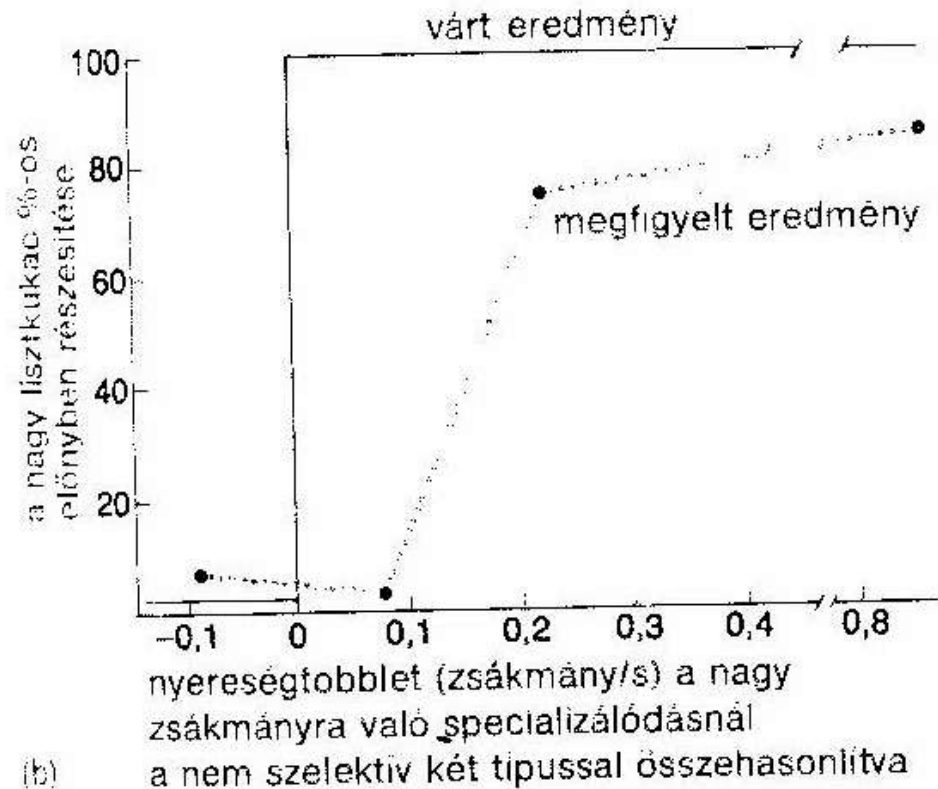
Szécinege – lisztukac

Kis táplálékdenzitásnál nem válogat – mindkettőből eszik

Nagy táplálékdenzitásnál válogat – csak a nagyból eszik



a) Berendezés a szécinege (*Parus major*) kis és nagy táplálékállatai (lisztbogár lárvák = lisztukacok) közötti választási modelljének tesztelésére. A kísérleti madár kalitkájának peremén egy futószalag táplálékot szállít. A lárvák 1/2 mp-ig láthatók a szállítószalag állítható fedőlapjai közötti résen áthaladva és a madárnak e rövid idő alatt kell választania. Amikor egy lárvát felcsíp, akkor a szalagon levő következőket továbbbengedi, mert a bekapott zsákmány lenyelésével elfoglalva. b) Egy példa a kapott eredmények közül: a nagyméretű lárvák gyakoriságának növelésekor a madár finnyásabbá válik. Az x tengelyen az többletgyereség szerepel, amit a madár a szelektív táplálékfelvétellel ért el. A válogatós viselkedés révén a nyereség a kritikus 1/3 értéktől képződik. Valójában a madár kb. a becsült pontnak megfelelően választott, de a modellel ellentétben a viselkedésváltozás nem hirtelen következett be (Krebs és mtai, 1977)



A táplálékszerzés hatékonyságának korlátai

Állat nem úgy viselkedik, ahogy az optimalizációs modell jósolja:

- Kényszerfeltételek (idő, tápanyagok)
- Nem a maximális energianyereségre törekszik az állat, mert pl. inkább az idő minimalizálására
- Egyéb kiadások is vannak, amiket nem ismerünk
- Valóban nem optimálisan viselkedik az állat:
 - téveszthet, tanulnia kell
 - nem volt ideje alkalmazkodni új körülményekhez genetikai kényszerfeltételek miatt (megfelelő mutációk hiánya)

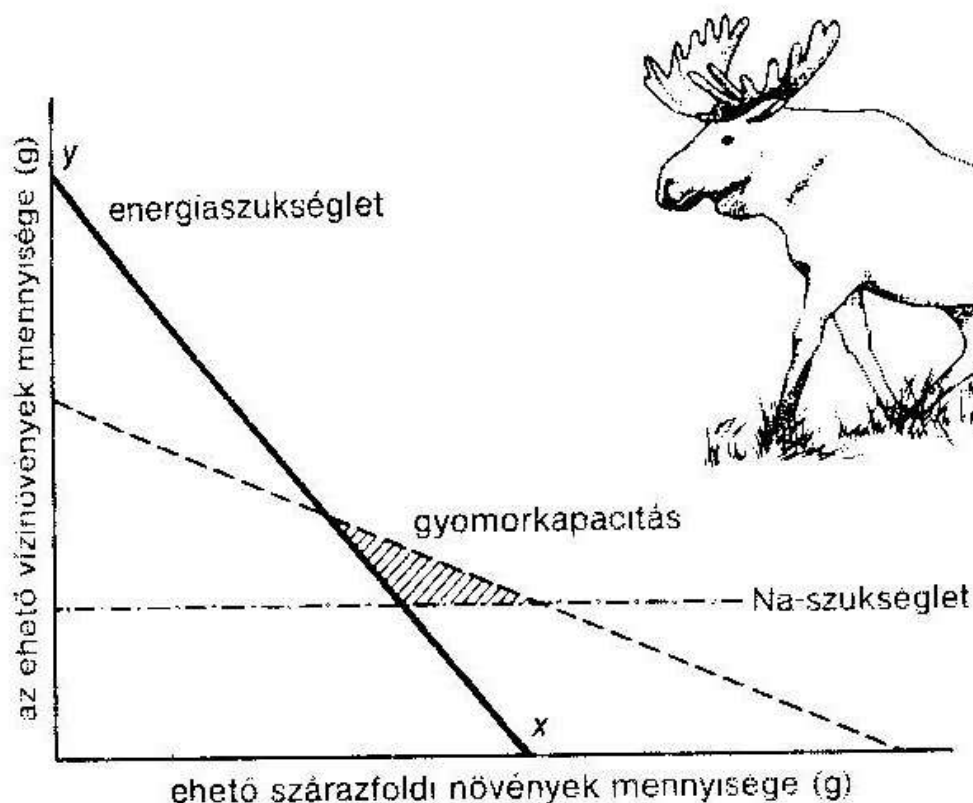
Kényszerfeltételek

Tápanyagok

Jávorszarvas: táplálkozását a Na előfordulása befolyásolja:

Erdőben lomblevél: Na alacsony, tápanyag magas

Tóban vízinövény: Na magas, tápanyag alacsony



A kockázat minimalizálása - Vöröshátú sármánypinty

1. Rendszeresen kapott 2 magot
2. Szabálytalanul kapott 4 vagy 0 magot

Rövidebb éheztetésnél (1 óra) a rendszerest választotta

Hosszabb éheztetés (4 óra) esetén a szabálytalant választotta

kockázat kerülő és kockázat vállaló viselkedési formák

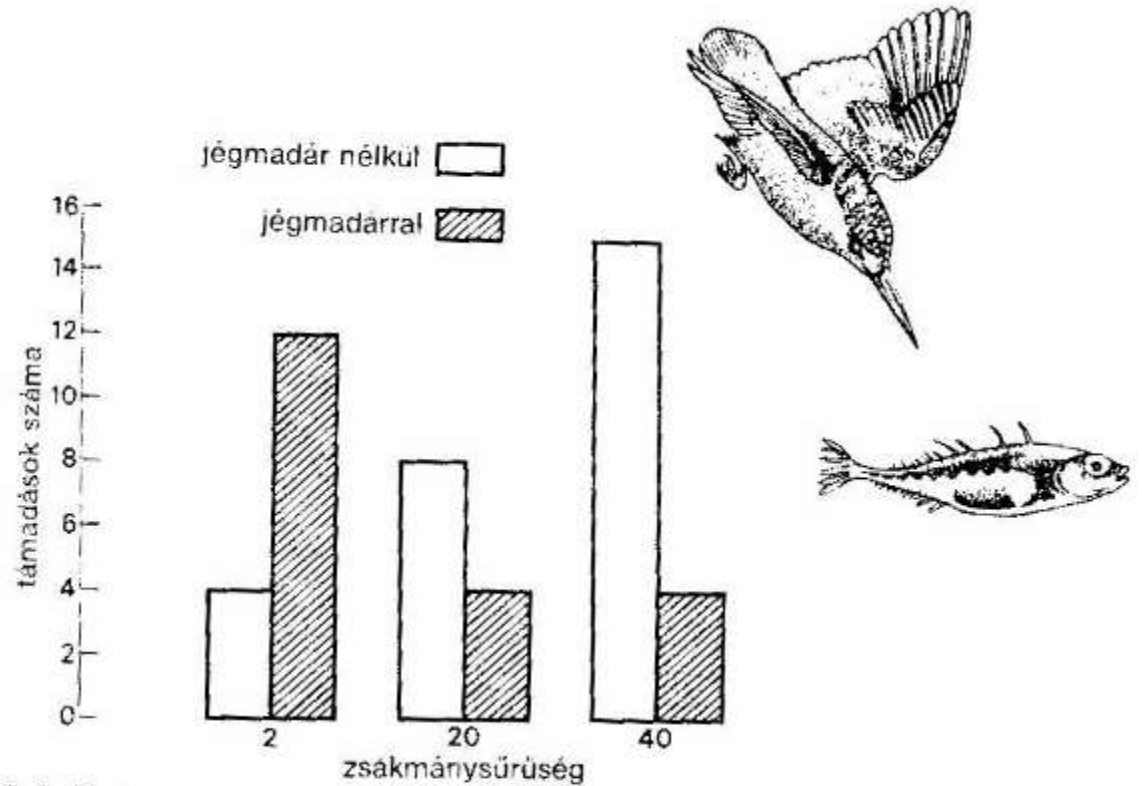


Predációs kockázat

Tüskés pikó – vízibolha

Sok vízibolha – nem tud ragadozóra figyelni
de ha nagyon éhes, akkor kockáztat

Ragadozó modell
(jégmadár): éhes halak is
inkább a kevesebb
vízibolhás foltot
választották



3.6. ábra

Az éhező tüskés pikók rendes körülmények között főként a nagy sűrűségű vízibolharajt támadják meg. Ha egy jégmadárutánezatot helyeztek a kísérleti akvárium fölé, akkor a pikók a kisebb vízibolharajt részesítették előnyben (Milinski—Heller, 1978)

Házi veréb

- Sövényben biztonságos, de éhenhal
- Szántóföldön sok a táplálék, de ragadozó elkaphatja

→ sövény közelében táplálkoznak

Hogyan dönt télen?

→ Éhség nagyobb veszélye miatt vállalja a kockázatot



Hímek között vetélkedés nőstényekért (ürülék légy)

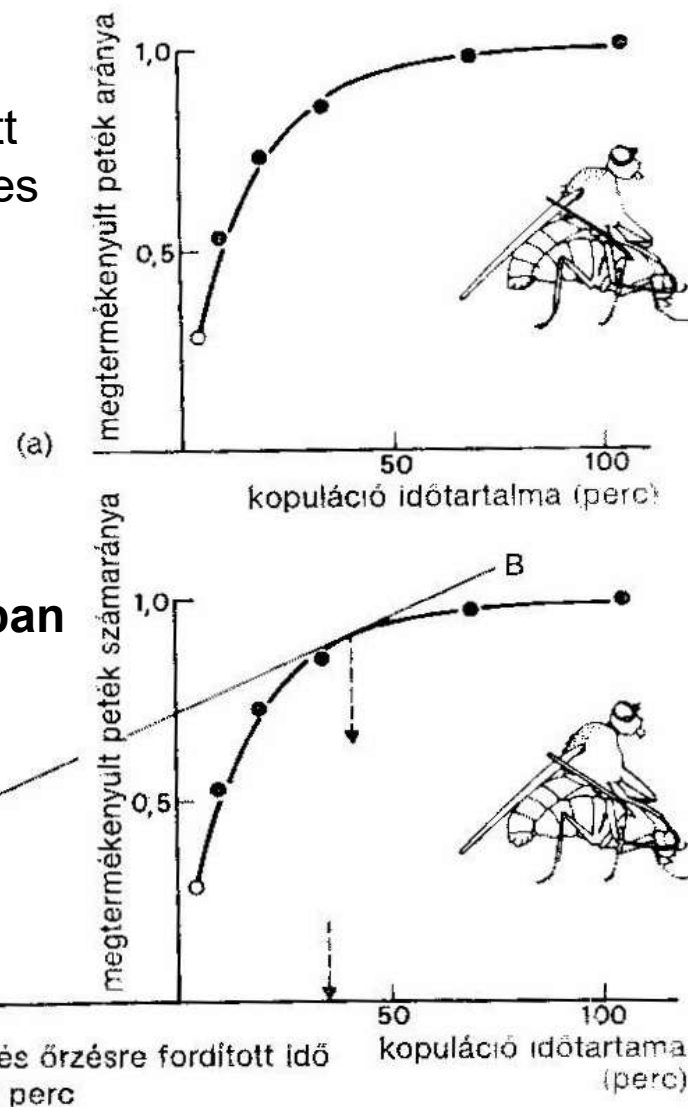
Utolsó hím a peték 80%-át termékenyíti meg - ezután már lassabban nőne megtermékenyített peték száma, ezért inkább másik nőstényt keres

- túl sokáig párosodik: elmulasztja többi nősténnyel párosodás lehetőségét
- túl kevés ideig párosodik: kevés pete termékenyül meg

Hasonló modell: táplálkozásnál a táplálékfoltban maradás

Meddig maradjon és táplálkozzon egy egyed egy helyen mielőtt újabb táplálékfoltot keres

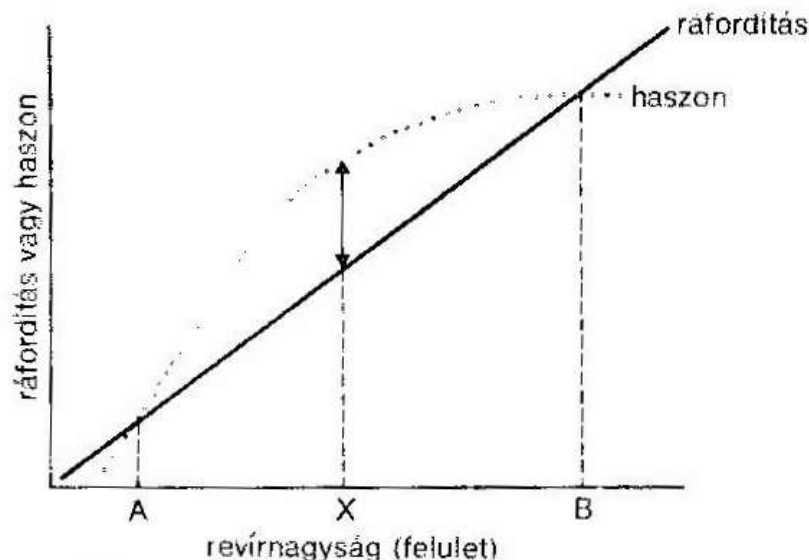
- meglévő folt bizonyossága
- jövőbeli folt bizonytalansága (környezet becslése)



A környezeti készletek védelmezése

Miért védelmezik az állatok a területüket?

- Haszon: készlethez való hozzáférés
- Ráfordítás: energiabefektetés, harci sérülés



4.8. ábra

Az ökonomikus területvédelmezés koncepciója. A környezeti adottságok mennyiségével (vagy a revírnagysággal) a védelmezéshez szükséges ráfordítás növekszik. A haszon — pl. a rendelkezésre álló táplálékmennyiség — mindenestre addig nagyobb, amíg az adottságok bőségesek és többé már semmiféle nyereségtöbbletet nem nyújtanak. Az adottságok védelmezése az A és B pont között ökonomikus. A maximális nettó nyereség az X-nél jelentkezik (pl. táplálék formájában), a legkisebb ráfordítás pedig A pontban mutatkozik

Optimalizációs modellek előnyei - hátrányai

- 1. Kvantitatív becslés – könnyen bizonyítható – cáfolható**
- 2. Egyszerű döntési szabályok általános érvényességét fejezi ki (több állatfajra is érvényes lehet)**

De a döntés mechanizmusáról nem mond semmit

Csak a célt veszi figyelembe, a mechanizmust nem

Miről szólnak az optimalizációs modellek?

Minden esetben CSEREVISZONY (Trade-off)!

- a nyereség(ek) ÉS a kényszerfeltétel(ek) mikor maximalizálják az egyed hasznát

A táplálékszerzéssel összefüggésben mi lehet a legjelentősebb kényszerfeltétel?

Predációs kockázat

Figyelés (minden zsákmányállat, pl. szavanna patásai, nyílt területek madarai)

- fontos lehet a figyelési idő aránya, a figyelő viselkedés gyakorisága, hossza
- minél többet figyel egy állat annál kevesebb idő jut táplálkozni

Biztonságos helyeken való táplálkozás

- lásd. verebek az előző példában
- szürke mókusok példája (a táplálék mérete szerint változik a viselkedés)
- cinege csapatok téli táplálkozóhely-választása (safety-first, Walther & Gosler 2001)

Menekülési képességek

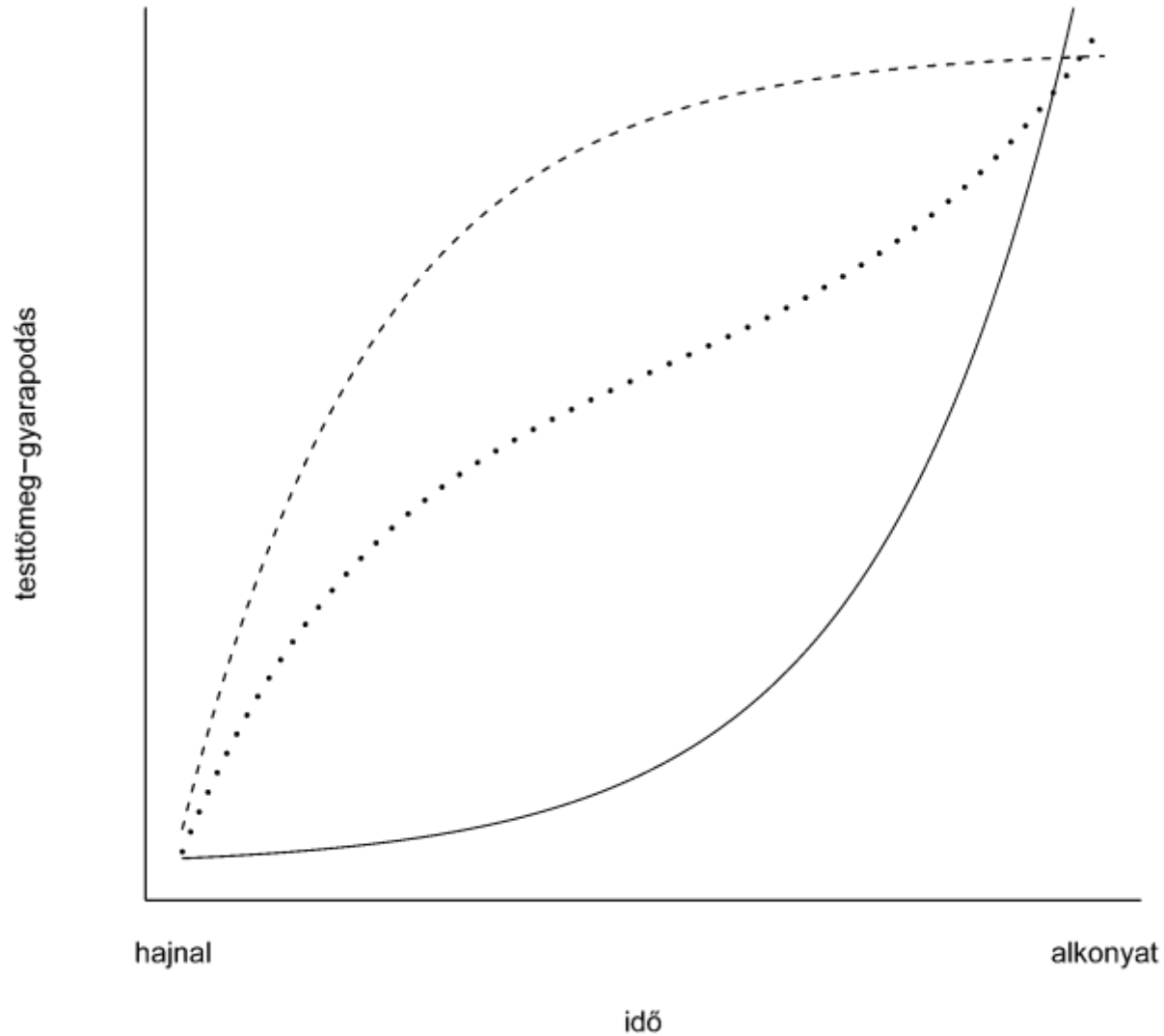
- lásd. stratégiai testömegszabályozás

ebben nagyon jelentős például a környezet táplálékellátottságának becslése mennyiség ÉS eloszlás is számít

de számít például a jelenlévő csapattársak (konkurenszek) viselkedése (pl. agresszív, domináns egyedek jelenléte, lásd következő óra)

A stratégiai testtömeg-szabályozás

az apró énekesmadarak példája



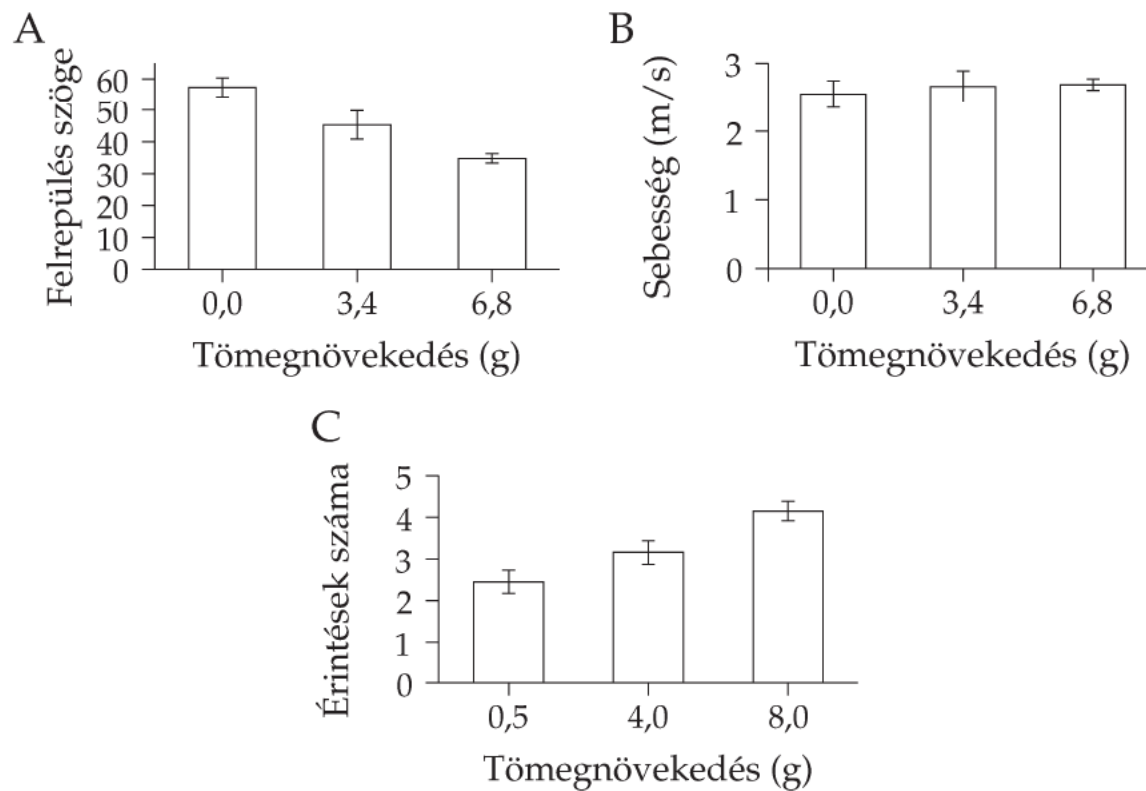
ÁLLAPOTFÜGGŐ DINAMIKUS MODELLEK

- döntéseket befolyásolhatja az állatok állapota, például más lehet fontos egy éhes egyednek, mint egy jóllakottnak
- többféle típusú viselkedés összehasonlításának szükségessége
- olyan viselkedések elemzésére, amelyek közvetlenül nem járulnak hozzá az egyed szaporodási sikeréhez, például nem járnak azonnali utódprodukcióval (mint táplálkozás, ragadozóelkerülés) azonban megváltoztatják az egyed állapotát, ami kihat a vizsgált szakasz végén várható állapotára

Barta, Z., Liker, A. & Székely, T. (2002) Viselkedésökológia: modern irányzatok. (28-39 oldal)

„Kis énekes madár télen” modell

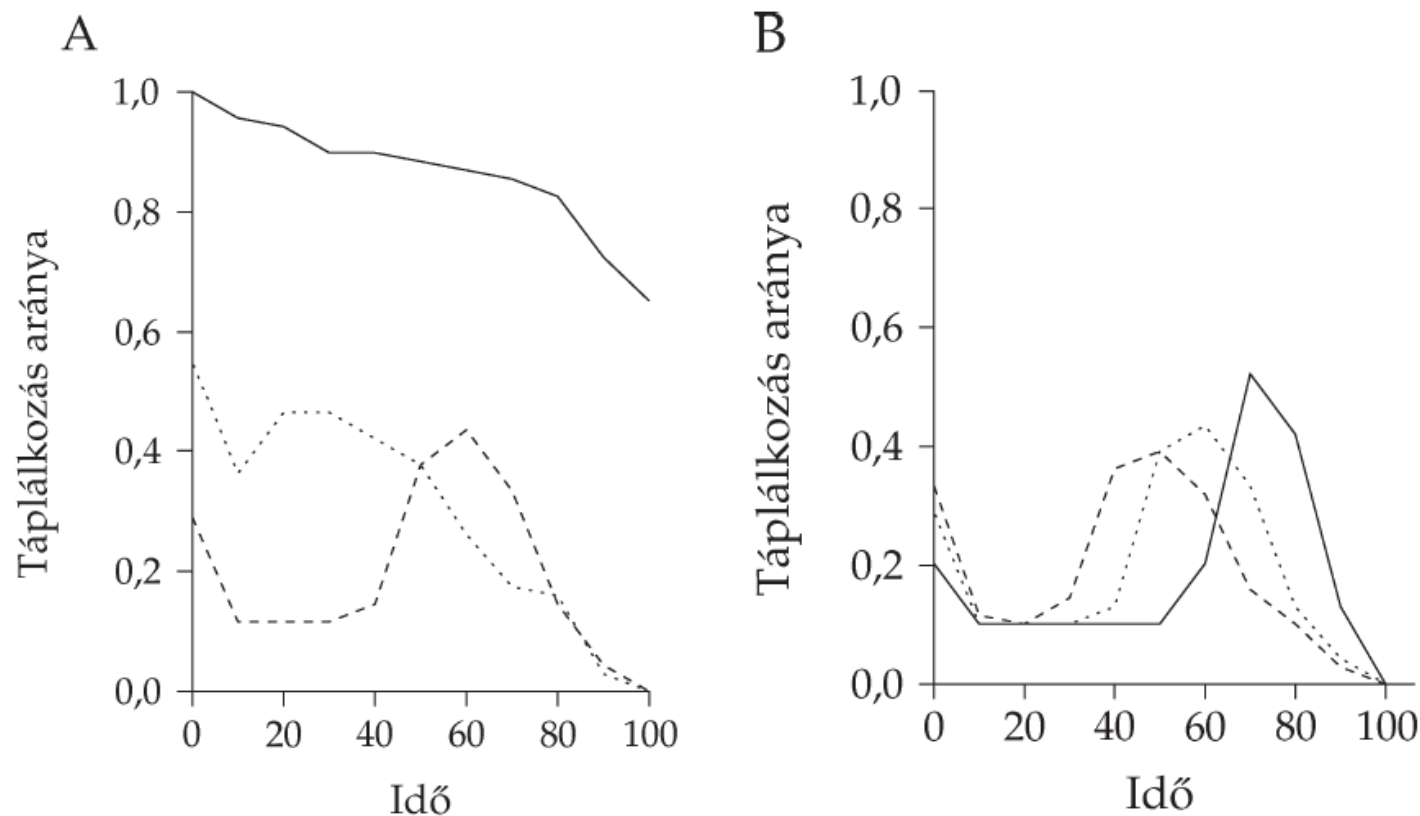
- Egy kis testű énekesmadár (pl. cinegék) viselkedését vizsgáljuk néhány téli napon keresztül. A kérdés az, hogyan ossza be a madár az idejét, vagyis a nap folyamán mikor táplálkozzék és mikor rejtőzzék (Houston és McNamara 1993, McNamara et al. 1994).
- Fontos kérdés, mikor mennyi zsírtartalékkal rendelkezzen az egyed?
- Probléma az, hogy a kövérség, vagyis a zsírtartalékok magas szintje, számos költséggel járhat (Witter és Cuthill 1993)



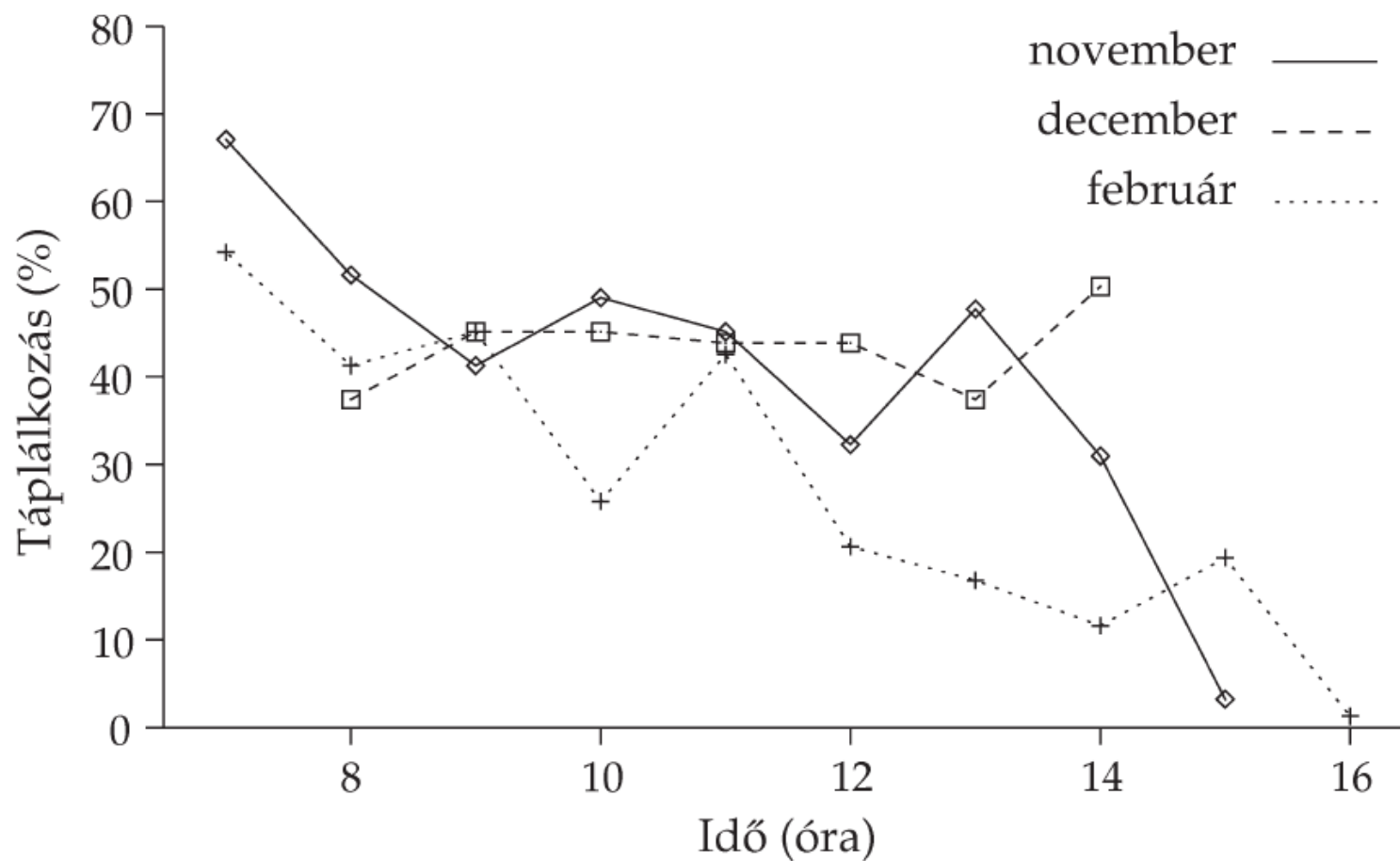
2. 4. ÁBRA > A tömegnövekedés hatása a seregélyek A) felrepülési szögére (fok), B) felrepülési sebességére és C) manőverezési képességére. A felrepülési szöget és sebességet megriasztott seregélyekről készített videofelvételek segítségével mérték, míg a manőverezési képességet egy fel-függesztett rudakból álló „akadálypálya” átrepülése során a rudakkal való ütközések számával jel-lemezték. Átlag $\pm$ SE. (Witter et al. 1994 alapján)

„Kis énekes madár télen” modell

- Egy kis testű énekesmadár (pl. cinegék) viselkedését vizsgáljuk néhány téli napon keresztül. A kérdés az, hogyan ossza be a madár az idejét, vagyis a nap folyamán mikor táplálkozzék és mikor rejtőzzék (Houston és McNamara 1993, McNamara et al. 1994).
- Fontos kérdés, mikor mennyi zsírtartalékkal rendelkezzen az egyed?
- Probléma az, hogy a kövérség, vagyis a zsírtartalékok magas szintje, számos költséggel járhat (Witter és Cuthill 1993)
- A madárnak az előbbiek miatt itt egy konfliktushelyzetet (trade-off) kell feloldania: a túl alacsony zsírtartalékszint veszélyes, mivel növeli az éhenhalás valószínűségét. A túl magas szint sem szerencsés, mivel ekkor a predációs veszély fokozódik.



2. 3. ÁBRA > A) A táplálék mennyiségének hatása az egyedek viselkedésére a “kis énekes télen” modellben. Folytonos vonal: alacsony; pontozott vonal: közepes; szaggatott vonal bőséges táplálékot jelent. B) A táplálék variabilitásának hatása az egyedek viselkedésére az előbbi modellben. Folytonos vonal stabil, pontozott vonal közepesen változó, szaggatott vonal erősen változó táplálékmenyiséget jelez. A táplálék átlagos mennyisége mindhárom esetben állandó. (McNamara et al. 1994 alapján)



2. 5. ábra > A citromsármányok táplálkozási viselkedése Svédországban november (folytonos vonal), december (szaggatott vonal) és február (pontosított vonal) folyamán. (Van der Veen 2000 alapján)

3. Csoportos élet

Előnyök és hátrányok

Csapatos élet kialakulása (evolúciós perspektíva)

Beauchamp, G. 1998. *Biol.Rev.Camb.Philos.Soc.*

The effect of group size on mean food intake rate in birds.

- meta-analízis: 86 cikk eredményeinek összehasonlítása
- minden cikk: az átlagos táplálkozási ráta és a csapatnagyság összefüggése
legerősebb a pozitív korreláció erősen heterogén, foltos táplálék esetén

Beauchamp, G. 2002. *Behav. Ecol. Sociobiol.*

Higher-level evolution of intraspecific flockfeeding in birds.

- komparatív: 177 klád – melyekben jelent meg és tűnt el a csapatos jelleg
22 klád – csapatos és magányos táplálkozó rokon csoport is
- vizsgált jellegek: testméret, zsákmány (**eloszlás**, aktivitás), táplálkozás (**aktív-passzív**, nyílt-zárt területen), éltémód (**éjszakai-nappali**, sz.földi-vízi)
a táplálék eloszlása és aktív keresése (predáció?) meghatározó, éjjel ritka

Beauchamp, G. 2004. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.*

Reduced flocking by birds on islands with relaxed predation.

- komparatív: 46 fajpár (predátor nélküli szigetlakó faj és kontinenslakó fajpárja)
a szigetlakók kevésbé szociálisak (kisebb átlagos csapatméret)

Igazolható a táplálkozási hatékonyság és a ragadozók elleni védekezés szerepének jelentősége

Csoport előnye ragadozókkal szemben

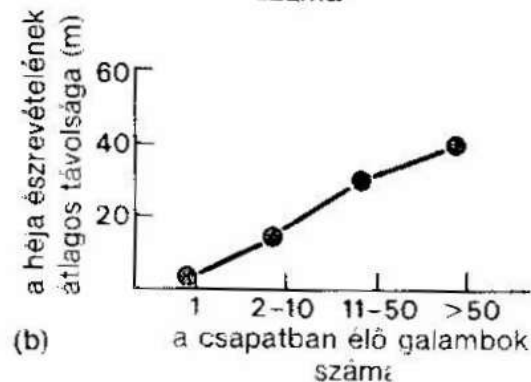
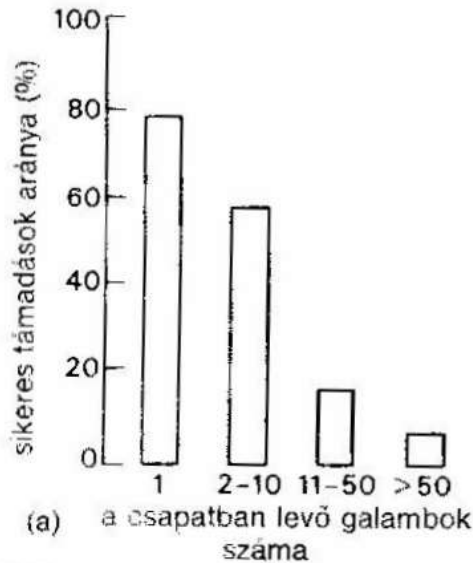
1. Megnövekedett éberség (csapattársak figyelése révén)

Ragadozók számára áldozat meglepetése döntő fontosságú → csoportot kevesebb támadás éri megnövekedett éberség miatt

Példa: galambok – héja

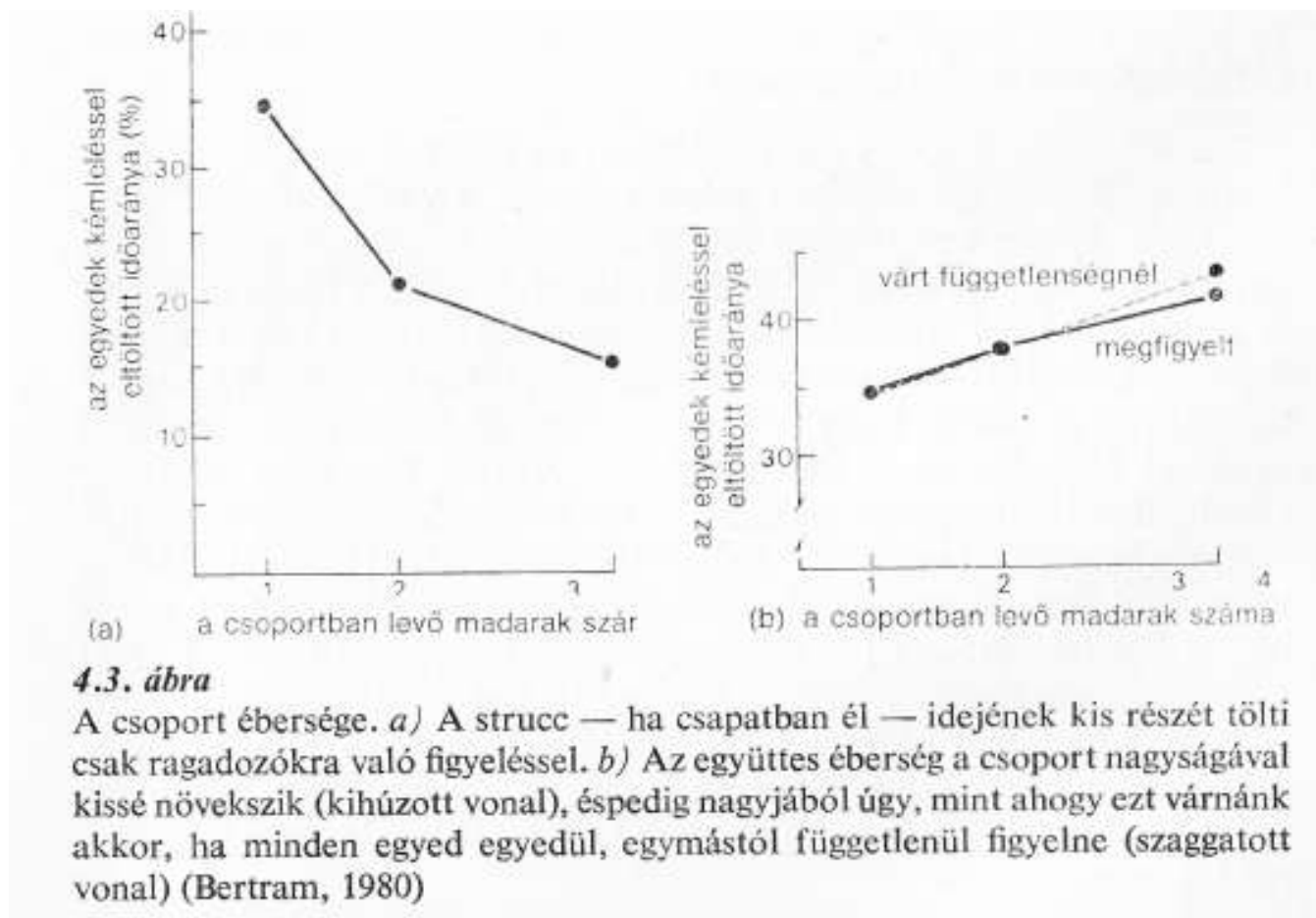
Kenward 1978

piroslábú cankók – karvaly
seregélyek – vándorsólyom



Csoport előnye ragadozókkal szemben

1. Megnövekedett éberség (csapattársak figyelése révén)



Csoport előnye ragadozókkal szemben

2. Felhígulási hatás (kockázat megosztása révén)

Egy egyedre kisebb a kockázat nagy csoportban

5 egyed: $1/5$ (20%) az esély / egyed

100 egyed : $1/100$ (1%) az esély / egyed

- Bukó récék, strucc: szomszéd fiókákat ellopja és sajátjaival neveli
 - Camargue vadlovak: böglyök ellen tömörülnek
 - Énekes kabócák: időben szinkronizált kelés, 13, 17-éves lárvaidőszak
- számos egyéb példa: halak, madarak, patások, rovarok tömörülése**



Csoport előnye ragadozókkal szemben

3. Zavaró hatás (a ragadozó összezavarása révén)

Nehéz kiválasztani egy egyedet a sokaságból

a felhígulási hatásnak és a zavaró hatásnak gyakran nagyobb jelentőséget tulajdonítanak, mint az éberség megnövekedésének

Zavaró hatás fokozható:

- pulzáló, kavargó mozgással
- asszortatív csoportosulással



Csoport előnye ragadozókkal szemben

4. Közös védekezés

Együtt lépnek fel ragadozók elzavarására

- Madárkolóniák (sírályok varjak ellen, bíbicek róka ellen, nádirigók kakukk ellen
- Zebracsorda oroszlánok ellen
- É-amerikai (öszvér- és fehérfarkú-) szarvasok farkasok, ill. prérifarkasok ellen
- Verebek, ill. apró énekesek baglyok ellen



Csoport előnye táplálékkeresésben

1. Táplálék felfedezése könnyebb

Általában heterogén, foltos eloszlású tápláléknál

- magok, gyümölcsök
- tömeges rovarok

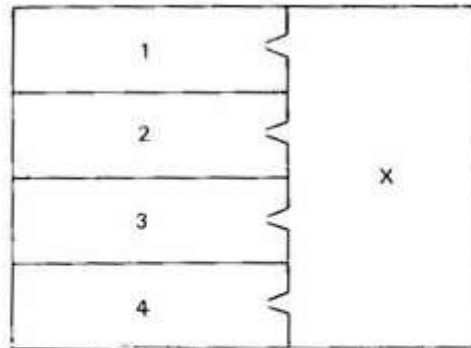
Ezek helyenként (vagy időlegesen) bőségesek, de nehéz megtalálni

Fészkelő kolóniák, tömeges éjszakázóhelyek kialakulásának lehetséges magyarázata

Információ-centrum elmélet: követik azokat, akik táplálékforrást találtak
„kölcsonös parazitizmus”

- szövőmadarak példája
- keselyűk példája

**lehetővé teszi a jó minőségű foltok
lehető legjobb kihasználását és a gyengébb
foltokban a nem hatékony táplálkozással
eltöltött idő lecsökkentését**



4.4. ábra

Az információközpont-hipotézis felülvizsgálatát célzó kísérlet a vöröscsőrű szövőmadáron (*Quelea quelea*). A madarak egy nagy ketrecben (X) pihennek, és az ebből nyíló 4 kis rekeszben táplálkoznak

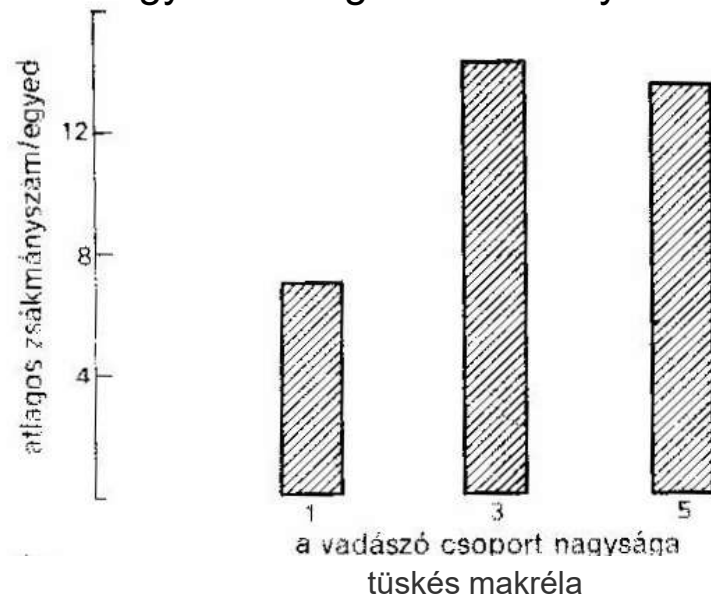
Csoport előnye táplálékkeresésben

2. Vadászat során kooperáció

A ragadozók együttműködve nagyobb zsákmányt tudnak ejteni

- számos híres példa (oroszlán, gepárd, farkas, sakál, hiéna, kardszárnyú delfin)
- pelikánok
- amerikai vitorláshal
- **szociális pókok, egyes skorpiók** (Pseudoscorpionida csoport egyes fajai)

Akkor alakul ki, ha az osztozkodás ellenére is nagyobb az egy egyedre jutó haszon, mint az egyedül elfogott zsákmány esetében



Csoport előnye táplálékkeresésben

3. Megújuló táplálékfoltok maximális kihasználása

pl. ludak legelése

- túl korán keresi fel: kevés táplálék
- túl későn keresi fel: kihasználatlan marad

Ha külön táplálkoznak az egyedek, nem akadályozható meg, hogy egyes egyedek mindig hamarabb (a többiek előtt és a forrás teljes megújulása előtt) érkezzenek

Megoldás:

1. Revírvédelem (pl. nektármadár)
2. Csoportos táplálkozás (pl. örvös lúd)

adott időközökben minden egyed egyszerre tér vissza a területre

40 db különálló területet figyeltek, a ludak pontosan 4 naponként jelentek meg kaszálásos kísérletek: ez az idő maximalizálja a fiatal hajtások növekedését



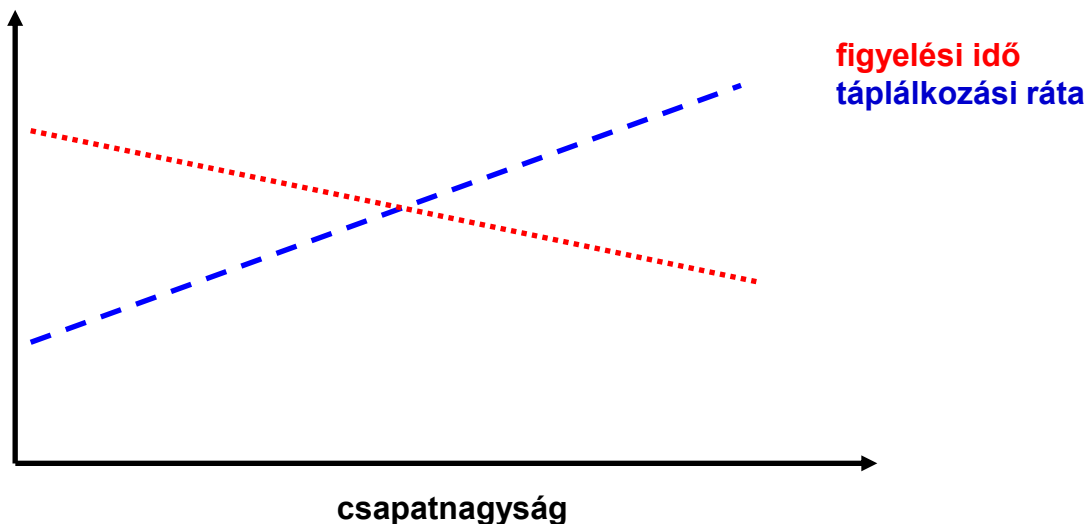
Csoport előnye: általános tendenciák

I. A csoportnagysággal csökken a figyelésre fordított idő

- ragadozók hatékonyabb észlelése (megnövekedett éberség)
- biztonságérzet nő (felhígulás, összezavarás, kollektív védekezés)

II. A csoportnagysággal nő az átlagos táplálkozási ráta

- nő a táplálkozásra fordítható idő (predációs előnyök miatt)
- javulhat a táplálékszerzési hatékonyság (keresés, vadászat és táplálék-források kihasználásának hatékonyságának növekedése miatt)



Miért lehet még előnyös a csoport?

- Hőleadás csökkentése (telelő denevérek, pingvinek, odúlakó madarak)
- Hidrodinamikai, aerodinamikai előnyök (madarak, halak)
- Párválasztás (jobb „minőségű” pár megtalálása)
- Információ-csere (fajtársak tapasztalatai)
- Fajtársak kihasználása (források, információ, parazita-teher csökkentése)

Miért nem táplálkozik minden állat csapatban?

Hátrányok?

Hátrányok a csoportban

- csapatosan nehezebb elrejtőzni
- minél nagyobb a csapat, annál inkább vonzza a ragadozókat
- csapattagok közötti versengés (táplálékért, párért, búvóhelyért)
- csapattagok kizsákmányolása
- a versengéssel nő a csapattagok közötti agresszivitás
- betegségek, paraziták terjedése

Pirolábú cankó



sra

Ráfordítás-haszon mérlegelése



nagy partfutó:
sűrű csapatban táplálkozik



parti lile:
laza csapatban vagy magányosan táplálkozik

Miért nem választja mindkettő a sűrű csoportos táplálkozást?

nagy partfutó – tapogatva keresgél iszapban turkálva

parti lile – meglesi, majd gyorsan felcsipegeti a zsákmányt

a többi egyed zavarná → jobban megéri magányosan táplálkoznia

Ráfordítás-haszon mérlegelése

Wapiti és farkasok

Hebblewhite & Pletscher 2002. *Canadian Journal of Zoology*

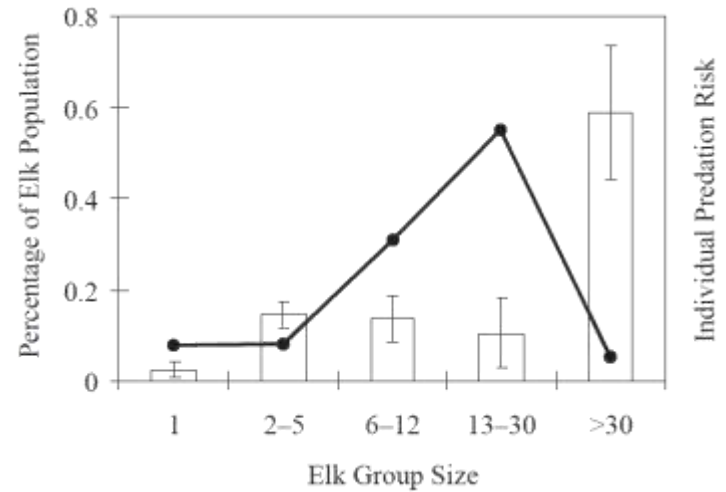


- a farkasok gyakrabban követték és támadták meg a nagyobb csapatokat, mint az a nagy csapatok előfordulási gyakorisága alapján várható volt

farkasok a nagy csapatokat könnyebben megtalálják, szívesebben támadják

- a wapitik két stratégiát követtek:
 - kis csapatok → ritkán találkoztak farkasokkal
 - nagy csapatok → gyakori támadások ellenére is előnyös (felhígulási hatás)

wapitik a közepes csapatokat kerülik



Differenciált előnyök és hátrányok

Az egyedek különbözőek!

eltérő előnyökre és hátrányokra tehetnek szert a csapatban

- térbeli pozíció (predációs kockázat, táplálék megtalálása, hőleadás, aerodinamika)
- dominancia rang (forrásokhoz való hozzájutás, csapattársak kihasználása)
- éhségérzet / energiaállapot / kondíció (táplálkozás vs. predáció elkerülés csereviszonya)

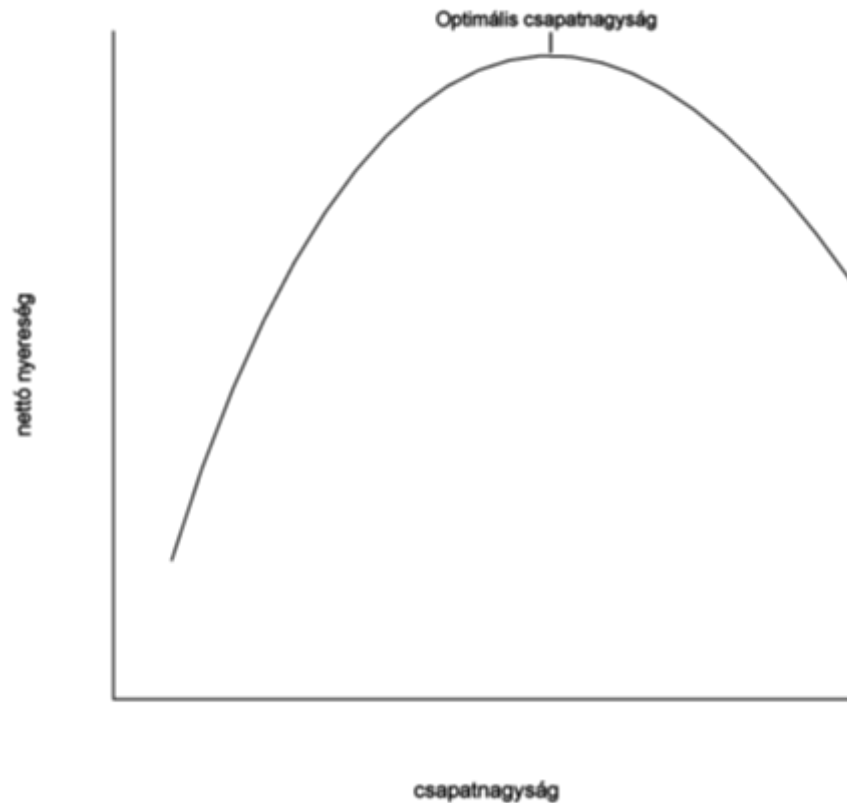
Fontos! – A csapat egyedekből áll

csatlakozáskor, a csapat felbomlásakor, elhagyásakor, szinkronizált mozgásokkor a csapatot mindig mint az egyes egyedek sokaságát kell tekintenünk

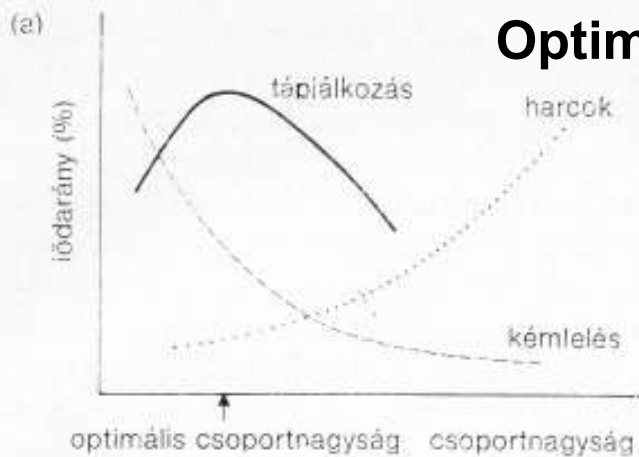


Optimális csapatnagyság kérdése

- az előnyök egyike sem nő lineárisan a csapatnagyság növekedésével
- bizonyos csapatnagyság után a hátrányok általában meghaladják az előnyök mértékét



Optimális csapatnagyság kérdése



Időbeosztás alapján optimális csapatnagyság modell (Caraco és mksai. 1980)

téli madárcsapatok időbeosztása

- Ragadozó figyelési idő
- Táplálkozási idő
- Harcolási idő csoporttagokkal táplálékért

nagyon sok befolyásoló tényező

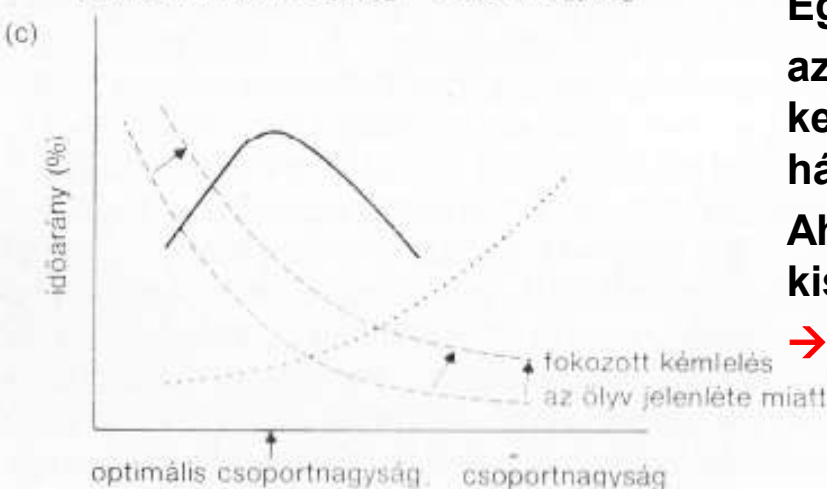


**A természetben változatos méretű csapatok!
Általában az optimális csapatnagyságtól nagyobbak**

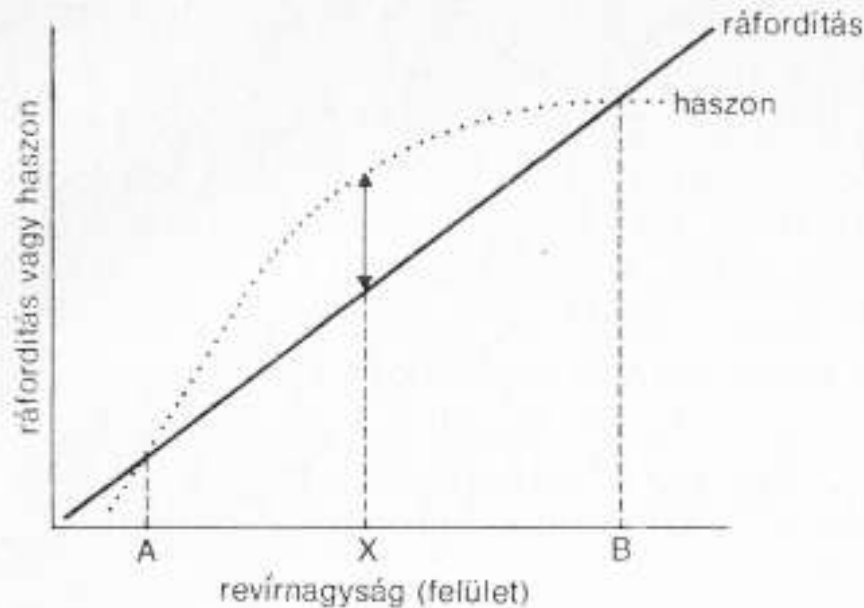
**Egy egyed csapathoz való csatlakozásánál:
az előnyöknek mindenképp ellensúlyoznia vagy felül
kell múlniuk a csapatos életformából származó
hátrányokat**

**Ahhoz hogy az egyed kiváljon a nettó nyereségnek
kisebbnek kell lennie mint a magányos egyednél!**

→ A stabil csapatnagyság általában szuboptimális



Környezeti készletek, erő- és anyagforrások védelmezése



4.8. ábra

Az ökonomikus területvédelmezés koncepciója. A környezeti adottságok mennyiségével (vagy a revírnagysággal) a védelmezéshez szükséges ráfordítás növekszik. A haszon — pl. a rendelkezésre álló táplálékmenyiség — mindenestre addig nagyobb, amíg az adottságok bőségesek és többé már semmiféle nyereségtöbbletet nem nyújtanak. Az adottságok védelmezése az A és B pont között ökonomikus. A maximális nettó nyereség az X-nél jelentkezik (pl. táplálék formájában), a legkisebb ráfordítás pedig A pontban mutatkozik

Territoriális viselkedés

- Nyereség-ráfordítások szerepe a territórium/revír méretére

Környezeti készletek, erő- és anyagforrások védelmezése

Mi befolyásolja az optimális revír méretet, példa a nektárral táplálkozó madaraknál (nektármadarak, kolibrik, cukormadarak)

Gill és Wolf (1975), Pyke (1979) aranyszárnyú nektármadár

Revír méret vs. Nektárt adó virágok száma

- Napi maximális energia bevitel
- Nettó nyereség maximalizálása
- **Pihenő idő maximalizálása**
- Napi energiafelhasználás minimalizálás

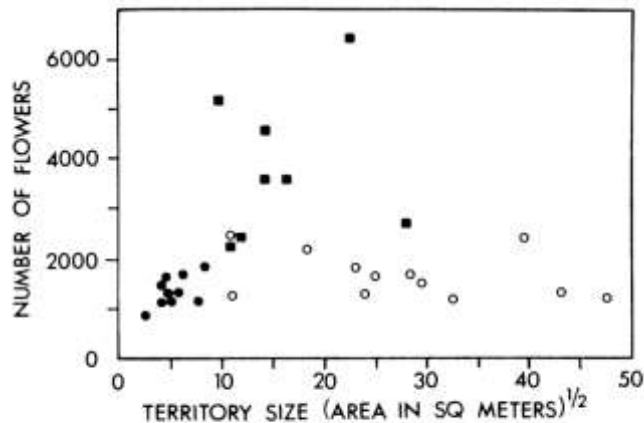


FIG. 4. Variation in the size and flower number of territories of the Golden-winged Sunbird. Open circles = territories studied in March 1972; closed circles = territories studied in April 1972; squares = July 1973 territories.

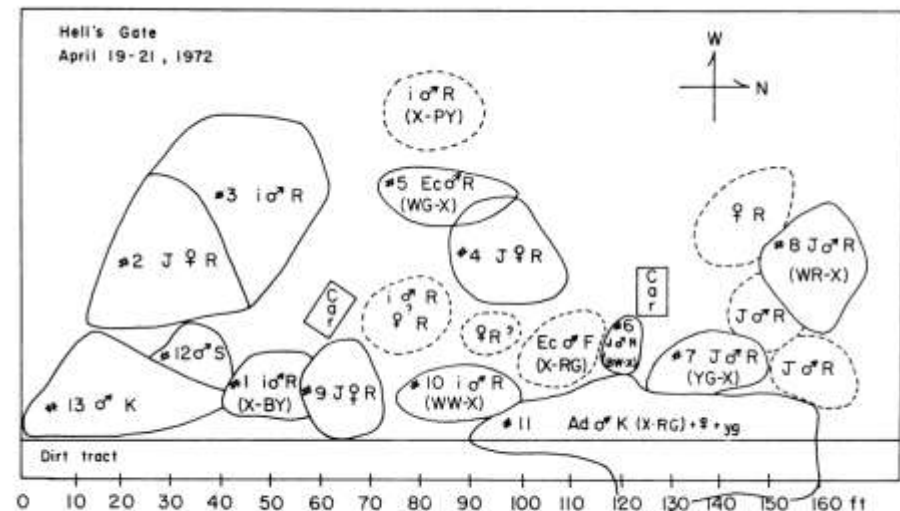


FIG. 3. Map of feeding territories defended by Golden-winged Sunbirds (R), Scarlet-chested Sunbirds (S), and Bronzy Sunbirds (K). Other symbols indicate age (ad. = adult, j = juvenile), sex class, color band combinations, and plumage (ec. = eclipse, a nonbreeding plumage common to many ♂♂).

3. Csoportos élet

Előnyök és hátrányok

- **Milyen előnyök?**
 - táplálék megtalálása
 - zsákmány elejtése
 - ragadozók elkerülése
 - ragadozók elűzése
 - csapattársak kihasználása
 - hőleadás csökkentése
- Milyen hátrányok?**
 - ? fajtársak konkurenciája
 - ? zsákmány elriasztása, részesedés
 - ? figyelem felkeltés
 - ? kihasználó csapattársak
 - ? betegségek, paraziták

Intuitíve a két elsődlegesen fontos tényező:

- ragadozók elleni védekezés
- táplálkozás hatékonyságának növelése