

Állatorvostudományi Egyetem
Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Szociális tanulási típusok zebraapintyeknél



Készítette: Németh Viktória Bernadett

Biológus MSc

Témavezető: Dr. Pogány Ákos

adjunktus

ELTE TTK Biológiai Intézet, Etológia Tanszék

Belső konzulens: Dr. Kosztolányi András

egyetemi docens

ÁTE, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék



Budapest

2020

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS ÉS IRODALMI ÁTTEKINTÉS	3
1.1. SZOCIÁLIS TANULÁS	4
1.2. A ZEBRAPINTY	8
2. CÉLKITŰZÉSEK, KÉRDÉSEK	9
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	10
3.1. VIZSGÁLATI POPULÁCIÓ ÉS TARTÁSI KÖRÜLMÉNYEK	10
3.2. FIÓKÁK.....	11
3.3. DEMONSTRÁTOROK.....	12
3.4. TRÜKKÖS ETETŐ	13
3.5. KÍSÉRLETI ELRENDEZÉS ÉS A KÍSÉRLET MENETE	14
3.6. KONTROLL KÍSÉRLETEK	17
3.7. TESZTVIDEÓK KÓDOLÁSA.....	18
4. ADATELEMZÉS	20
5. EREDMÉNYEK	21
5.1. DEMONSTRÁTOROK TELJESÍTMÉNYE	21
5.2. ETETŐNYITÁS SIKERE	22
5.3. KÓDOLT VISELKEDÉSEK.....	23
5.3.1 Latencia	23
5.3.2 Időtartam	25
6. DISZKUSSZIÓ	26
7. ÖSSZEFOGLALÁS	30
8. ABSTRACT	31
9. IRODALOM	32
10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	37
11. MELLÉKLETEK	38
12. NYILATKOZATOK	39

1. Bevezetés és irodalmi áttekintés

Az állatvilág szociális rendszereinek sokfélesége és komplexitása, évszázadok óta kimeríthetetlen témaforrás az etológusok és különböző viselkedések evolúcióját kutató biológusok számára. Az egyes rendszerekre komplex viselkedési mechanizmusok sokasága jellemző, melyek meghatározzák a fajtársakkal és más fajok egyedeivel történő interakciókat, többek között a versengést, a kooperációt, a dominancia viszonyokat, illetve a szaporodáshoz szükséges udvarlást, párválasztást és utódgondozást is (Whitehead, 1997).

A szaporodáshoz köthető szociális viselkedésformák esetén, a legtöbb fajban, különbséget találunk az ivarok viselkedései között. Ezek alapján specifikus nemi szerepeket határozhatunk meg, pl. hím madarak pártsalagató éneklése, a hölgyválasz jelensége, az utódgondozás mértéke (Kokko *et al.*, 2006). A különböző nemi szerepekhez kapcsolódó viselkedések helyes elsajátítása fontos ahhoz, hogy a fiatal egyedek később sikeresen tudjanak szaporodni. Sokáig úgy gondolták, hogy ezek a viselkedések kizárólag genetikailag meghatározottak, ám az elmúlt néhány évtizedben ezt a nézetet több kutatás is megcáfolta (Danchin *et al.*, 2011; Slagsvold és Wiebe, 2011; Verzijden *et al.*, 2012). Kiderült, hogy a párválasztásban például nagy szerepe lehet különböző tanulási mechanizmusoknak, különös tekintettel a szociális tanulásra (szexuális bevéődés, énektanulás, másolt párválasztás Slagsvold és Wiebe, 2011).

A szociális tanulás jelentősége párpreferencia esetén a szexuális bevéődés (imprinting) alapján egy régóta és alaposan kutatott témakör (ten Cate és Vos, 1999). Talán a leghíresebb a Konrad Lorenz által 1935-ben leírt jelenség, a fiókaként nevelőszülőkhöz került madarak később, az ivarérettséget elérve, jobban vonzódtak a nevelőszülei fajához, mint sajátjukhoz. Ezen felbuzdulva több tanulmány is készült, amelyek megerősítették ezt a megfigyelést különböző madárfajokban, többek között tőkésréce (*Anas platyrhynchos*) (Schutz, 1965), zebrapinty (*Taeniopygia guttata*) (Immelmann, 1969), házi galamb (*Columba livia domestica*) (Warriner, Lemmon és Ray, 1963) és két sirályfaj (*Larus argentatus*, *Larus fuscus*) (Harris, 1970) esetében is.

A bevéődésen kívül egy másik példa nőstények esetében a párválasztás másolása is, amely viselkedés halaknál és madaraknál sok fajban megfigyelhető (Stöhr, 1998). Akkor lehet meghatározó jelentősége, ha a hímek minősége nehezen megállapítható, vagy az adott nőstény egyed erre valami miatt nem képes. Azzal, hogy egy egyed másik nőstények párpreferenciáját másolja, csökkentheti az enélkül hozott esetleges rossz döntéséből adódó költségeket. Minél nehezebben megkülönböztethetőek a hímek, annál nagyobb valószínűséggel alakul ki ilyen

stratégia. Azok a nőstények, amelyek jól képesek becsülni a hímek minőségét ritkán, vagy egyáltalán nem fogják másolni más nőstények választásait. Ezek alapján a párválasztás másolása jelentős hatással van a hímek szaporodási sikerének variabilitására, és ezáltal a szexuális szelekció dinamikájára (Nordell és Valone, 1998). Erről a viselkedésformáról Dugatkin és Godin (1992) készített átfogó tanulmányt szivárványos guppikon (*Poecilia reticulata*). Tanulmányukban leírták, hogy a nőstény guppik preferenciát válthatnak, ha egy másik típusú hímét választó nőstényt figyelnek meg.

Mindezek alapján kijelenthető, hogy a szaporodáshoz köthető szociális viselkedésformák elsajátítását nagy mértékben elősegítheti a szociális tanulás.

1.1. Szociális tanulás

Egy állat problémamegoldó képessége nagyban befolyásolja, hogy hogyan tud boldogulni és túlélni egy folyamatosan változó környezetben. Új viselkedések elsajátítása vagy más egyedektől történő eltanulása, nagyban elősegítheti a gyors alkalmazkodást (Thornton és Clutton-Brock, 2011; Kendal *et al.*, 2009)

A szociális tanulás alatt azt a tanulási folyamatot értjük, amely során az egyedek új viselkedést sajátítanak el más egyedek megfigyelésével, majd utánzásával (Bandura, 1971). Heyes 1994-es tanulmányában úgy pontosít, hogy a szociális tanulás az egyedekkel (általában fajtárs) vagy az azok által létrehozott produktumokkal való interakció vagy megfigyelés által elősegített vagy befolyásolt tanulás. Ez egy fontos tanulási mechanizmus, amely elősegíti olyan képességek elsajátítását és problémák megoldását, amelyekre mások megfigyelése nélkül az egyed nem, lassabban, vagy csak hibásan lenne képes (Schaik és Burkart, 2011).

A szociális tanulásnak jelentős szerepe van az élővilágban, rengeteg fajnál megfigyelhető változatos kontextusokban (Griffith és Brown, 2015), elterjedésének sikere pedig abban rejlik, hogy ezzel a tanulási mechanizmussal az élőlények hatékonyan és gyorsan képesek elsajátítani új, adaptív viselkedéseket (Kendal *et al.*, 2009).

Kappeler (2010) elmélete szerint a szociális tanulás azokban a fajokban nagy jelentőségű, ahol az egyedek egyrészt nagy csoportokba tömörülve élnek, másrészt a generációs idejük átfed és relatív hosszan tartó szülő-utód kapcsolat figyelhető meg, ezzel lehetőséget biztosítva a naiv fiataloknak a tapasztaltabb felnőttektől való tanulásra.

Talán az egyik legismertebb példa a szociális tanulás által megszerzett tudás hatékony és gyors terjedésére a Fisher és Hinde által 1949-ben közzétett tanulmány, amely leírta, hogy az Angliában élő három cinege faj (széncinege (*Parus major*), kékcinege (*Cyanistes caeruleus*) és fenyvescinege (*Periparus ater*)) a házak elé kitett tejesüvegek tetején található zárófoliát megtanulta felnyitni és így táplálkozni az üvegekből. Ez a viselkedésforma az 1920-as és '40-es évek között az egész ország területén elterjedt, sőt 1947-ben már Írország és Wales egyes területeiről is jelentettek eseteket. Bár ez az eredeti kutatás megfigyelés alapú volt, sokaknak felkeltette az érdeklődését, és később többen megismételték laboratóriumi körülmények között, ezzel megerősítve a tanulmányban leírtakat (Sherry és Galef, 1984; Aplin *et al.*, 2013). Habár az üvegnitő viselkedés nagy valószínűséggel több, független gócpontból indulhatott el, ezt is figyelembe véve a viselkedés terjedési sebessége országszerte egyértelműen a szociális tanulás folyamatára utal (Lefebvre, 1995; Aplin *et al.*, 2013).

Mára számtalan kutatás foglalkozott már a legkülönbözőbb taxonómiai csoportokban a szociális tanulás eltérő formáival. Hosszúszárnyú bálnák (*Megaptera novaeangliae*) esetén egy új vadászati technika elterjedését követték egy populáción belül 27 éven keresztül. Hálózatelemzéssel meghatározták, hogy ez az új, farokkal csapkodás és buborékfelhőkkel terelés kombinációját alkalmazó vadászati technika valószínűleg egy egyedtől indult és szociális tanulás útján terjedt szét a populációban (Allen *et al.*, 2013). Szociális tanulásra találtak bizonyítékot többek között gyűrűsfarkú makik (*Lemur catta*) megfigyelésénél is, ahol egy kísérletben trükkös etetők nyitását elsajátítását vizsgálták egy populációban (Kendal *et al.*, 2010). De nem csak az emlősökre jellemző ez a tanulási forma. Megfigyelték például, hogy fogságban nevelt atlanti lazacoknál (*Salmo salar*), ha tapasztalt, demonstrátor egyedekkel párosították a fiatalokat, azok gyorsan megtanultak élő eleséget elkapni (Brown, 2003).

Brown és Laland (2003) szintén halaknál hoz példákat a szociális tanulásra predátor-elkerülő, orientációs és migrációs viselkedések, illetve különböző párválasztással, udvarlással kapcsolatos viselkedések esetén. Egyes halfajok, pl. a sziámi harcoshal (*Betta splendens*) hímei ún. „eavesdropping”, azaz „lehallgató” viselkedést mutatnak. Ez azt jelenti, hogy egy hím a vele szomszédos hímek egymás közötti agresszív viselkedését monitorozza, és az így megfigyelt erőviszonyok befolyásolják később saját harcai esetén az előzőleg megfigyelt hímekkel szembeni viselkedését (Oliveira *et al.*, 1998). Egyes hullófajoknál is találtak bizonyítékot szociális tanulásra, többek között szakállas agámák (*Pogonia vitticeps*) esetében is (Kis *et al.*, 2014). Sőt, rovarok között is megfigyelték ezt a tanulási formát: földi poszméhek (*Bombus terrestris*) képesek voltak egy kísérletben elsajátítani más egyedek megfigyelése által,

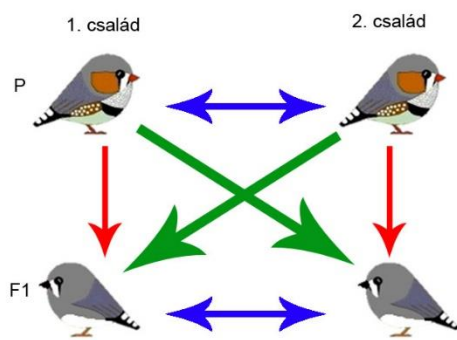
hogy egy madzag elhúzásával hozzáférhetnek a korábban rejtve lévő, mesterséges virágban elhelyezett cukorforráshoz (Alem *et al.*, 2016).

A fent említett példák jelentős része táplálékszerzéshez kötött, ám a szociális tanulás nem csak az ehhez szükséges készségek elsajátításában kap nagy szerepet. A szociális tanulás a táplálékszerzésen és feldolgozáson kívül szerepet játszik többek között a ragadozók és egyéb veszélyforrások elkerülésében (Brown, 2003) és a vonulási útvonalak tanulásában is (Boere *et al.*, 2006).

Kiemelten fontos szerepe lehet ezen kívül a különböző szaporodással kapcsolatos viselkedések elsajátításában, legyen az a már előzőleg említett párválasztási preferencia bevéssődése (Dugatkin és Godin, 1992), a másolt párválasztás vagy madarak énektanulása (Eales, 1989; Williams, 2003; Galef Jr. és Laland, 2005; Derégnaucourt *et al.*, 2012). Énektanulás esetén különösen fontos a szociális interakció a zebra-pintyeknél (*Taeniopygia guttata*) is. Felnőtt hím egyedek jelenléte nélkül a fiatalok nem képesek megtanulni a fajra jellemző strófákat (Derégnaucourt *et al.*, 2012). Emellett nem elég, ha csak a hanginger van jelen, a fiókáknak szükségük van a vizuális ingerre is ahhoz, hogy pontosan megtanulják a dalokat (Morrison és Nottebohm, 1993).

Sok esetben megérheti a bemutató egyednek oktatni másokat, például, ha azok rokonok, így növelve a naiv fiatalok túlélési és/vagy szaporodási sikerét. Ezzel együtt emlősök és madarak esetében, ahol a szülők nevelés közben több időt töltenek az utódokkal, az utódoknak is megéri figyelni a szülőket, hisz ez idő alatt rengeteg információt, különböző technikákat sajátíthatnak el, amelyek később hasznosak lehetnek számukra. Ezt a szülőtől a saját utódok irányában megvalósuló szociális tanulást vertikális tanulásnak nevezzük (Griffith és Brown, 2015) (1. ábra, piros).

Ezzel szemben horizontális tanulásnak nevezzük azt, amikor az egyed a vele azonos korú társaitól tanul (Griffith és Brown, 2015) (1. ábra, kék) és „oblique” vagyis átlós tanulásnak, amikor a fiatal egyedek nem közel rokon (szülő) felnőtt megfigyelésével tanulnak (Griffith és Brown, 2015) (1. ábra, zöld).



1. ábra Szociális tanulás típusai Griffith és Brown (2015) alapján, P = parental (szülői), F1 = filial (fióka)

piros nyíl = vertikális, kék nyíl = horizontális,
zöld nyíl = „oblique” vagyis átlós tanulás

Feltételezhetjük, hogy az átlós szociális tanulási formának ott van nagy jelentősége, ahol a faj egyedei nagyobb, nem csak családra korlátozódó csoportokban élnek, hisz magányos életmódú fajokkal ellentétben ők napi szociális kapcsolatban vannak a kolónia tagjaival (Galef Jr. és Laland, 2005). Erre kiváló példa a természetben akár több száz fős kolóniákba tömörülő zebra-pinty.

A változó környezetben előnyt jelent, ha az egyedek a nehezen hozzáférhető táplálékok elérésére új táplálkozási technikákat tudnak

elsajátítani (Boogert *et al.*, 2010). Emellett azt is bizonyították már, hogy sok fajban a nőstények preferálják azokat a hímeket, akik hatékonyabbak a táplálékkeresésben, mert velük párba állva ebből közvetlen (Lescroël *et al.*, 2010) és közvetett (Gibbons *et al.*, 2005) hasznot is élveznek. Keresztcsőrűeknél (*Loxia curvirostra*) és zebra-pintyeknél (*Taeniopygia guttata*) is bizonyították, hogy a tojók azokat a hímeket preferálták párként, amelyek gyorsabban és hatékonyabban tudtak táplálkozni (Snowberg és Benkman, 2009; Chantal *et al.*, 2016).

Ugyan a szociális tanulást széles körben tanulmányozzák, a pontos mechanizmusai (pl. a szociális tanulás kialakulását segítő környezeti folyamatok, a tanulást segítő alfolyamatok) még a mai napig nem tisztázottak. Néhány évtizede úgy tartották, hogy ez a tanulási forma a „fejlett” taxonokra jellemző, de mára ez a nézet árnyalódott, hisz, mint a fent említett példákából is látszik, ez a tanulási forma megjelenik halaknál, hüllőknél és egyes rovarcsoportoknál is (Brown és Laland, 2003; Kis *et al.*, 2014; Alem *et al.*, 2016).

1.2. A zebrapinty

A zebrapinty (*Taeniopygia guttata*) a díspintyfélék (*Estrildidae*) családjába tartozó, kistestű, Ausztráliában és Indonéziában széles körben elterjedt magevő énekesmadár. Természetes élőhelye széles környezeti spektrumot fed le, a füves pusztáktól egészen az erdőig (Haddon, 1985), de legtöbbször nyílt sztyeppeken és bozótosokban találkozhatunk vele. Emellett kiválóan alkalmazkodott az emberek közelségéhez is, ez okot adhat arra következtetnünk, hogy e faj több ökológiai tényezőre nézve is tágtűrűsű, alkalmazkodóképes (Zann, 1996).

A zebrapintyek természetes környezetükben nagy méretű kolóniákban élnek, amelyek elérhetik akár a 90-300 egyedet is (Goodson, 2005). Ezeknek a kolóniáknak a mérete és összetétele az év során folyamatosan változik, nem állandó az egyedszám (Zann, 1996). Ebből a koloniális életmódból következően a szociális kapcsolatok nagyon fontosak a faj számára, ez fogságban tartva is igaz rá, és éppen ezért kiváló kísérleti modellállat a különféle társas viselkedések vizsgálatára.

A zebrapinty egy szociálisan monogám faj, vagyis egy egyednek élete során egyszerre csak egy párja van (Gowaty, 1996), de páron kívüli párosodás előfordulhat. Azonban, ha a párja elpusztul, idővel újat választ magának (Zann, 1996). Kétszülős utódgondozás jellemzi őket, ami azt jelenti, hogy a tojó és a hím is aktívan részt vesz nem csak a fészeképítésben és karbantartásban, hanem a kotlásban, majd pedig a kikelt fiatalok etetésében és felnevelésében is. A fiókák a fészekből való kirepülés (kb. 20 napos korban) után a szülőkkel maradnak (kb. 50 napos korig) és azok tovább etetik őket (Zann, 1996), így ebben az időszakban fogékonyak lehetnek a szülők tanítására, de már van lehetőségük a kolónia más tagjaival is interakcióba lépni.

Fogságban, laboratóriumi körülmények között jól, akár nagy egyedszámmal is tartható és szaporítható kis testmérete és relatív igénytelensége miatt, ezért nagyon népszerű kísérleti modellállat (Morvai *et al.*, 2016). A társas viselkedések kutatása terén szociális életmódja miatt különösen nagy szerepet kap. Többek között testmérete, igénytelensége, opportunista szaporodásmódja és viszonylag gyors életmenete miatt sokszor előnyt élvez más kísérleti céllal tartott madárfajokkal (pl. japán fűrj (*Coturnix japonica*)) szemben.

Zebrapintyek esetén, akárcsak sok más madárfajnál, a táplálékkeresés tanult viselkedés. Számukra különösen fontosak az innovatív táplálékkeresési technikák, hisz a természetes élőhelyükön hosszú aszályokkal és az ebből következő táplálékhiánnyal is meg kell küzdeniük

(Boogert *et al.*, 2010). A kolónia más egyedeit megfigyelve, kihasználhatják az általuk felfedezett táplálékfoltokat, új táplálékfeldolgozási technikákat, ezzel csökkentve a saját energiabefektetésüket és esetlegesen növelve az elfogyasztott táplálékspektrumot (Boogert *et al.*, 2010). A nagy kolóniákban élő madarakra jellemző, hogy kisebb csapatban vagy magányosan élő társaiknál gyorsabban találnak alternatív megoldást egy-egy táplálkozással kapcsolatos problémára. Ez adódhat abból, hogy egy nagy csoportban nagyobb esélye van annak, hogy egy-egy innovatív egyed felbukkanjon, de adódhat abból is, hogy a csoport mérete megvédi valamelyest az egyént a predációtól, több időt tölthet a feladat megoldásával, amíg társai megfigyelik a környezetet, riasztva, ha ragadozó van a közelben. Emellett sok egyed többször tud próbálkozni egy adott probléma megoldásával, így nagyobb eséllyel sikerül megoldani azt. A sikeres megoldást pedig eltanulhatják egymástól, így növelve a későbbi sikerek számát (Liker és Bókony, 2009).

A zebra-pintyék meghatározott nemi szerepekkel rendelkeznek, és korábbi vizsgálatok alapján a szociális tanulásnak szerepe van a hímek énektanulásában és a tojók párválasztásában (Derégnaucourt *et al.*, 2012). Ezen kívül, ahogy azt már feljebb említettem, a természetes élőhelyükből adódóan táplálékszerzéshez kötött innovatív technikák elsajátítása számukra előnyt jelenthet, a tojók pedig preferálják azokat a hímeket, amelyek hatékonyan tudnak táplálékhoz jutni (Chantal *et al.*, 2016).

A fentiek alapján a zebra-pinty megfelelő modellállatnak ígérkezett a kérdéseink megválaszolásához.

2. Célkitűzések, kérdések

Diplomamunkámban a nemi szerepek szociális tanulásával kapcsolatos kérdésekre kerestem a választ zebra-pintyeknél.

Hipotézisünk, hogy a nemi szerepek elsajátítását segítheti egy egyszerű mechanizmus: a fiatal egyedek jobban figyelik a velük megegyező nemű fajtársaikat, és ez növeli az ivarspecifikus viselkedések tanulásának lehetőségét.

Predikciónk, hogy a fiókák nagyobb eséllyel és gyorsabban tanulnak el bármilyen viselkedést (beleértve nem ivarspecifikus viselkedéseket is, mint egy trükkös etető kinyitása) a velük megegyező nemű felnőtt fajtársaiktól.

3. Anyag és módszer

3.1. Vizsgálati populáció és tartási körülmények

A kutatáshoz modellállatként az Eötvös Loránd Tudományegyetem (ELTE) Etológia Tanszékének állatházában tartott zebra pintyket használtam. Az itt fenntartott populációt a német Bielefeld Egyetem házasított egyedeiből alapították 2013-ban (ELTE MÁB 02/2014).

Az aktuálisan nem szaporodó állomány madarait négy természetesen és mesterségesen is megvilágított aviáriumban (egyenként 1,5 x 2,4 x 2 m) helyeztük el, nemenként elkülönítve (röpdéknként kb. 100 egyed). Az aviáriumok kialakítása miatt a madarak audiovizuális ingerek szempontjából együtt voltak tartva, ám fizikailag csak az azonos ivarú egyedek érintkezhetnek egymással. Minden egyedet számozott alumínium gyűrűvel láttunk el (Principle Kft., Újlengyel, Magyarország) az egyedi azonosítás érdekében.

A mesterséges megvilágítást időzítőhöz kötött teljes fényspektrumú fénycsővel (Nasli T8/56W, Prága, Csehország) biztosítottuk; a rendszerrel 14:10 órás fény-sötét ciklust szabályoztunk (a lámpák minden nap 06:00-20:00 között világítottak). A hőmérsékletet az összes teremben légkondicionálóval konstans 20-21 °C-ra állítottuk be.

A szaporításhoz használt felnőtt, ivarérett madarak véletlenszerűen lettek kiválasztva, különös figyelemmel arra, hogy közel rokonok ne kerüljenek össze, így elkerülve a beltenyésztést. Az így kiválasztott madarakat páronként 100 x 30 x 35 cm méretű ketrecekben helyeztük el, amelyekre egy fa költődobozt (12 x 12 x 12 cm) akasztottunk kívülről. A fészekrakáshoz alapanyagként kókusz hancsot kaptak.

A pároknak ezen kívül *ad libitum* hozzáférése volt táplálékhoz, amely egy speciális magkeverék volt. Ez egyenlő arányban tartalmazott háromféle kölest (*Panicum miliaceum luteum*, *P. miliaceum rubrum*, *P. italicum*), fénymagot (*Phalaris canariensis*) és kis mennyiségű (kevesebb, mint 1%) négermagot (*Guizotia abyssinica*). Szintén *ad libitum* hozzáférésük volt naponta cserélt vízhez a ketrec falára rögzített önitatókból. Továbbá minden nap kaptak lágyeleséget (Egg food tropical finches, Orlux, Versele-Laga, Belgium), illetve a fent leírt magkeverékből házilag csíráztatott magvakat a megfelelő fehérje és vitamin szükséglet biztosítása érdekében. Emellett hozzáférésük volt mészkővel elkevert sóderhoz a megfelelő emésztés és ásványianyag bevitel biztosítására (Morvai *et al.*, 2016).

3.2. Fiókák

Zebrapintyeknél a fiókák fejlődése más magevőkhöz képest sokáig tart. Több időt töltenek a fészekben és hosszabb idő szükséges ahhoz, hogy elérjék a felnőttkori tömegüket, mint a hozzájuk hasonló pintyfélék (*Fringillidae*) és szövőmadárfélék (*Ploceidae*) (Ziswiller, 1959; Lack, 1968; Sossinka, 1972). Emiatt a fiókák gondozása is tovább tart, nem csak a fészekben, de a már kirepült fiatalokat is gondozzák a szülők. A kikeléstől számított 18-20. napra fejlődik ki a teljes fióka tollazatuk és felnőtt tömegüket átlagosan 51 napon (26-129 nap) érik el (Zann, 1996). 17-18 napos korukban hagyják el a fészket (Payne, 2018), 20-35 napos koruk között érik el azt a fejlettséget, ahol már önmagukat képesek ellátni, de kb. 50 napos korukig még szociálisan függenek a szüleiktől, ebben az időszakban (36-50. nap) alakul ki a felnőtt tollazatuk is (Zann és Runciman, 2008).

A fent említett részleges önállóság, de felnőttektől való függés miatt, a tesztben felhasznált fiókákat (N=72) mind kirepülés után, 36-63 (átlag \pm SE: $47,9 \pm 6,5$) napos koruktól teszteltük. A tesztek összeállításakor igyekeztünk figyelni arra, hogy két testvér és egy idegen egyed kerüljön egy csoportba, ez a legtöbb esetben sikerült is (N=17), de volt, ahol a madarak szaporodási sikere nem tette ezt lehetővé, és ennek a feltételnek nem tudtunk eleget tenni, így csak testvérek kerültek egy csoportba (N=7).

A teszthez a fiókákat három csoportba osztottuk be, ezen belül a kezelt csoport (N=39) a későbbi elemzésekhez ketté lett osztva az alapján, hogy melyik két demonstrátort figyelték meg, ezt a hímek nyitási irányával jelöltük. Így lett a kezelt csoporton belül egye fekete (N=16) és kék (N=23) alcsoport. Két kontroll tesztet végeztünk (lásd alább), ahol a kontroll 1 csoport N=18, a kontroll 2 csoport N=15 egyedet tartalmazott. A mintaszámok alakulását, és az egyes futtatások időzítését nagyban befolyásolta az aktuálisan született, hasonló korú és ezáltal tesztelhető madarak száma.

Egy előteszt során megmértük, hogy mennyi az átlagos magfogyasztása egy fiókanak, milyen periódusonként táplálkoznak és van-e köztük kompetíció a táplálékért. Ez azért volt fontos, hogy a demonstrációs periódusok (lásd alább) alatt elég éhesek és ezért motiváltak legyenek arra, hogy figyeljék az etetőből táplálkozó felnőtt egyedet, de ne éhezzenek. Azt tapasztaltuk, hogy ha túl éhesek, akkor csökken a motivációs szintjük és torporhoz hasonló pihenő állapotba helyezik magukat, ezzel csökkentve az energiafelhasználásukat.

Az előteszt eredményei alapján a fiókák szinkronizálják a táplálkozásaikat és nincs köztük látványos kompetíció (nem verekednek vagy próbálják meg egymást elkergetni). Egy éjszakai

éheztetés után három fióka napi magfogyasztása 8:00-20:00 között 10,8 g volt, ebből a reggel 8-9 órás periódusban 1,7 g-ot, azaz fejenként kb. 0,6 g-ot fogyasztottak. A teljes táplálékfelvétel naponta fiókánként kb. 3,6 g volt. A megfelelő éhségszint eléréséhez úgy döntöttünk, hogy a napi fogyasztás 90%-a megfelelő lesz a fiókák motivációjának fenntartásához, így a táplálék mennyiséget három részre bontottuk, reggel 0,46 g (a reggeli periódusban mért fogyasztás 80%-a), délben 0,46 g és este 2,3 g arányban.

3.3. Demonstrátorok

A kísérletekhez használt demonstrátor madaraink (N= 4) tanítása egy előzetes kísérlet alatt történt. Kiválasztásuk és képzésük többlépcsős folyamat volt. Első körben kiválasztottuk 5-6 hím egyed közül egy tesztben azokat, amelyek oda mertek menni enni a nyitott ajtajú etetőből, és a későbbiekben őket tanítottuk tovább. Formálásos módszert alkalmaztunk az etető használatának megtanításához. Ez azt jelentette, hogy fokozatosan, napról-napra csuktuk beljebb az etető ajtaját, miután megbizonyosodtunk róla, hogy előzőleg már jól használták azt (itt még nem volt automatizálva az ajtózáras). Első nap zárt etetőhöz kerültek be habituációra. Második nap teljesen kinyitottuk az ajtót, harmadik nap félig zártuk, negyedik nap résznyire maradt már csak nyitva és végül 5. nap teljesen bezártuk az ajtót (Udvardy, 2018). Ezzel a módszerrel a hímek tanítása után betanítottuk a tojó demonstrátorokat is.

A kísérlethez felhasznált demonstrátorok kiválasztása az alapján történt, hogy a képzett madarak közül melyek voltak azok, amelyek rendszeresen és magabiztosan használták az etetőt. Végeztünk egy ellenőrző tesztet is arra, hogy ez a tudás maradandó-e: két hét kihagyás után az állatok ismét megkapták a trükkös etetőket és továbbra is képesek voltak azt kinyitni az előzőleg megtanult módon. A négy kiválasztott demonstrátor két hím és két tojó egyedből állt, ivaronként egy balról, egy pedig jobbról nyitotta az etetőt. Így lett egy olyan párosunk, ahol a hím balról a tojó jobbról, illetve egy olyan párosunk, ahol a hím jobbról, a tojó balról tanulta meg nyitni az etetőt.

3.4. Trükkös etető

A kísérletben felhasznált trükkös etetők kialakításának ötlete az Aplin és munkatársai (2015) által kék cinegéken (*Cyanistes caeruleus*) végzett kutatásainál használt etetőn alapszik (Udvardy, 2018).

Az etető (2. ábra) egy 11,8 x 11,8 x 14,2 cm nagyságú átlátszó műanyagból készült doboz, amelyet fehér bútorborító fóliával burkoltunk. Erre azért volt szükség, mert az etető kialakításának tesztelésekor az átlátszó etetőt a madarak meg sem közelítették (Udvardy, 2018). Az ajtaja egy 0,5 cm vastagságú műanyag lap, amelynek bal oldala fekete, jobb oldala kék színűre lett festve. Két kontrasztos színre volt szükség, amely nem befolyásolja a pintyek döntését. Erre a kettőre a korábbi kísérletek eredményeit és a zebra-pintyek színpreferenciáját figyelembe véve jutottunk (Burley és Coopersmith, 1987, Burley *et al.*, 1982; Hunt *et al.*, 1997, Kelly és Marples, 2004, Muth *et al.*, 2013). Az etető rése 2,7 cm magas és 1,5 cm széles volt.



2. ábra A trükkös etető előlnézetből



3. ábra A trükkös etető belseje.

Szemben a mikrochip, balra a motor, jobbra a magtároló látható

Az etető mechanikája viszonylag egyszerű elven alapult és Kertész Sándor villamosmérnök készítette (3. ábra). Az etető mechanikájának alapja egy mikrochip, amely irányítja az ajtó zárásához szükséges apró motort, és wifi-n keresztül az ajtó nyitásának idejét és irányát egy internetes adatbázisba (www.thingspeak.com) küldi, ahonnan később le tudjuk tölteni azokat.

Az ajtón belül a nyílás szélein fényérzékelők találhatók, amelyek érzékelik, ha az ajtó kinyílt, valamint a nyitás irányát is. Öt másodperces késleltetés után az ajtó a damillal hozzákötött szabályozó motor által mozgatva automatikusan visszazáródik. Ez az 5 mp elég ahhoz, hogy a madár kivegyen az etetőből 1-1 magot.

3.5. Kísérleti elrendezés és a kísérlet menete

A demonstrációs és kontroll tesztek egy csendes, elkülönített teremben végeztük, távol az aviáriumoktól és szaporító ketrecektől, hogy a vizsgált madarak figyelmét ne vonja el semmi. A demonstrációs teszt esetén a terem hátsó részében négy ketrec (egyenként 100 x 30 x 35 cm) volt elhelyezve, amelyekben az aktuálisan használt két demonstrátor madarat helyzetük el külön-külön a következők szerint. Kettő éjszakai éheztető ketreceként funkcionált, ezekben minden nap meghatározott mennyiségű (1 g) magkeveréket tettünk, hogy a madarak az éjszakai éhezést követően másnap motiváltak legyenek az etetők használatára. A másik kettő ketrec a demonstráció utáni, nappali pihenő ketrec volt, ebben *ad libitum* volt táplálék és sóder.

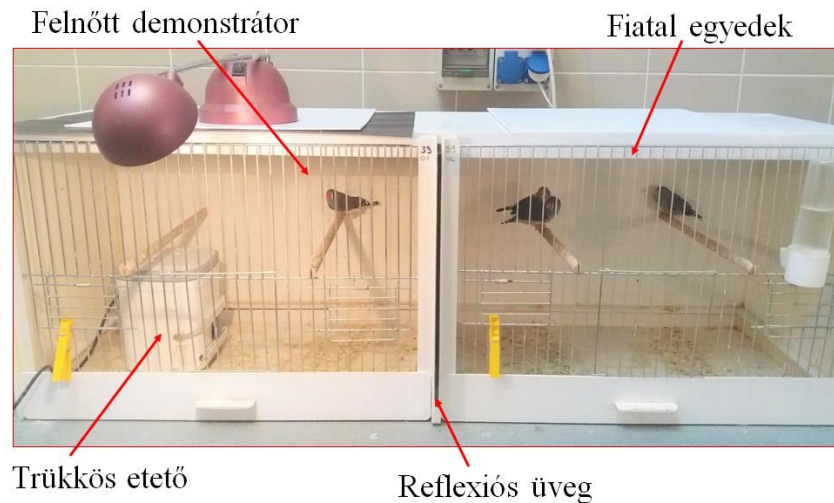
A terem másik végében, ezektől távol egy asztalon egymás mellett szorosán elhelyeztünk két duplaketrecet (4. ábra), amelyekben a tesztekét végeztük, így párhuzamosan két tesztet tudtunk egy nap végezni.



4. ábra A kísérleti elrendezés, két duplaketrec egymás mellett

Egy-egy duplaketrec alkotott egy egységet (5. ábra). Mind a két duplaketrecen belül a bal oldali volt a tesztetrec. A tesztetrecet minden alkalommal a trükkös etetőt, illetve a demonstrátor madarat, majd a demonstráció végeztével az épp tesztelt fiókat tartalmazták. A fiókák a jobb oldali ketrecekben tartózkodtak a tesztperiódus kezdetétől a végéig. A bal oldali tesztetrecet és a jobb oldali fiókás ketrecek egy lappal választottuk el egymástól, ami a demonstrációk ideje alatt megfelelően megvilágított reflexiós üveg, a fiókák tesztelésekor fehér műanyag lap volt. A reflexiós üvegeket a trükkös etetők felőli (bal) oldalról egy lámpával úgy világítottuk meg, hogy azok megfelelően tükröződjenek, de az etetők fényérzékelőit ne

befolyásolják. Ez a megoldás lehetőséget nyújtott arra, hogy a fiókák megfigyelhessék a demonstrátor viselkedését, de a demonstrátorok figyelmét közben ne vonják el.



5. ábra A duplaketrecek elrendezése és megvilágítása

Egy tesztelési periódus 2+12 napig tartott. A teszthez használt fiókat elhelyeztük a duplaketrecekben, elválasztó nélkül egy-egy rögzített ajtajú modell etetővel („dummy etető”), amelynek kinézete teljesen megegyezett a valódi trükkös etetővel, standard etetőkkel, melyekből *ad libitum* táplálékhoz juthattak és sóderral az új környezethez történő habituáció két napjában. A demonstrátorokat erre az időre a nappali pihenőketrecekbe helyeztük egy-egy trükkös etetővel, így ők szintén a teremben, de távol helyezkedtek el a fióktól és tovább gyakorolhatták a nyitást. A második nap este lecseréltük a dummy-kat a valós trükkös etetőkre és behelyeztük a reflexiós üvegeket, így választva el a fiatalokat az etetőtől, majd elvettük tőlük a standard etetőt is, a demonstrátorokat pedig áthelyeztük az éjszakai ketrecekbe, előkészítve ezzel az éjszakai éheztetést.

A tesztek (6. ábra) megkezdésekor reggel 8:00-kor a fiókák 1,4 g magkeveréket kaptak, majd 15 percre elhagytuk a termet, amíg ezt elfogyasztották.

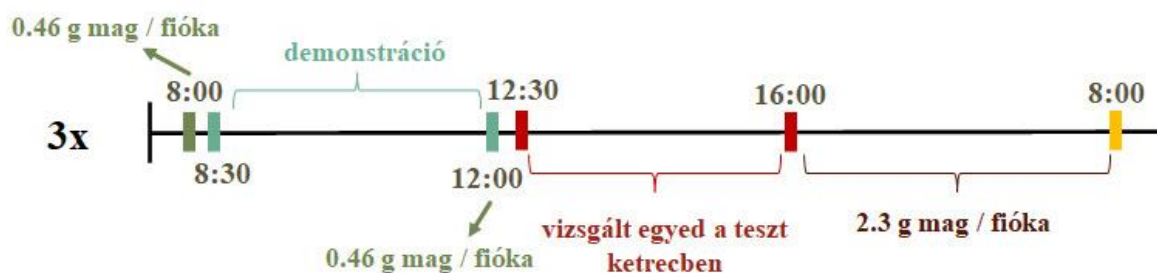
A 15 perc letelte után elvettük a fióktól a tálat. Ezután a kamerákat (Mobius Action Cam, JooVuu Store, UK) bekapcsoltuk és ellenőriztük, hogy a felvétel elindult-e. A demonstrátor madarakat az éjszakázó ketrecekéből az aznapra meghatározott tesztetrecükbe helyeztük. Az egyik demonstrátor az egyik, a másik a másik tesztetrecbe került. Ezek után magukra hagytuk őket a 3,5 órás demonstrációs periódus idejére.

12:00-kor visszatértünk a kísérleti terembe, egy papír szeparátort helyeztünk az elválasztó üveg mellé, hogy a fiókák ne láthassák tovább a demonstrátort, majd a demonstrátor madarakat áthelyeztük a nappali szállásukra, ahol *ad libitum* táplálék állt rendelkezésükre. A fiókák ekkor

megkapták a napközi táplálékukat (1,4 g magkeverék) és ismét elhagytuk a kísérleti termet, amíg ezt elfogyasztották. 15 perc elteltével elvettük a maradékot a fiókáktól, ellenőriztük, hogy a bal oldali ketrecekben a trükkös etetőkön és a ketrec aljzatán nem maradt-e mag maradék, ezzel kizárva, hogy ez felkeltse a tesztelt fiókák érdeklődését, illetve ellenőriztük, hogy az etetők ajtajai megfelelően működnek-e.

Ezután a reflexiós üveget egyszerű, fehér műanyaglapra cseréltük, ezzel megakadályozva, hogy a tesztelt fiókák lássák a társaikat, illetve a társak se láthassák, hogy a tesztelt alanyok mit csinálnak. Majd végül az aznapra kiválasztott egy-egy tesztfiókát áthelyeztük a bal oldali tesztketrecekbe a trükkös etetőkhöz és elhagytuk a termet a 3,5 órás tesztelési periódus idejére. Ez alatt az idő alatt a fiókáknak lehetőségük volt interakcióba lépni az etetővel, próbálkozni a kinyitással és ha elsajátították a technikát, táplálkozni belőle.

A tesztek végeztével 16:00-kor visszatértünk, leállítottuk a felvételeket, a tesztfiókákat visszaengedtük társaikhoz és megkapták az utolsó adag napi táplálékot, amely 6,9 g magkeverék volt, plusz a sódert. Ezután ellenőriztük az etetőket, és megcseréltük a két ketrecekben őket, hogy másnap a demonstrátorok a saját, megszokott etetőjükkel dolgozhassanak. Az elválasztó műanyaglapot visszacseréltük az egyirányú tükörrre, végezetül a demonstrátorokat áthelyeztük az éjszakai szállásukra, ahol csupán 1 g eleség várta őket, majd elhagytuk a termet.



6. ábra Tesztprotokoll. Az ábra egy adott kísérleti futtatást és a táplálékladás napi ütemezését mutatja be.

Másnap ugyanez a protokoll zajlott le annyi eltéréssel, hogy a két demonstrátor az ellenkező tesztketreckbe került, hogy a fiókák az ellenkező ivarú (és ezáltal ellenkező irányból nyitó) demonstrációt is megfigyelhessék. Harmadik napon a demonstrátorokat ismét megcseréltük és egy-egy új fióka került tesztelésre és így tovább rotációs rendszerben 12 napon át (1. táblázat A 14 napos rotációs rendszer, ahol D a demonstrátor madarakat, F pedig a tesztelt fiókákat jelenti 1. táblázat).

1. táblázat A 14 napos rotációs rendszer, ahol D a demonstrátor madarakat, F pedig a tesztelt fiókákat jelenti

napok	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
ketrec 1	habituáció		D1, F1.1	D2, F1.2	D1, F2.1	D2, F2.2	D1, F3.1	D2, F3.2	D1, F1.1	D2, F1.2	D1, F2.1	D2, F2.2	D1, F3.1	D2, F3.2
ketrec 2	habituáció		D2, F1.2	D1, F1.1	D2, F2.2	D2, F2.1	D1, F3.2	D1, F3.1	D2, 1.2	D1, F1.1	D2, F2.2	D1, F2.1	D2, F3.2	D1, F3.1

A következő tesztperiódusban újabb 2 x 3 fiókát teszteltünk a másik két, ellenkező irányból nyitó demonstrátor segítségével. Összesen 39 fiókát (N= 19 tojó, 20 hím) teszteltünk. A rotációs tesztrendszer miatt egyes fiókák több demonstrációt is végignézhettek, mielőtt maguk tesztelésre kerültek, ezzel növelve a szociális tanulás lehetőségének esélyét, ezért a fiókák sorrendjét is figyelembe vettük a statisztikai analízis során.

Az előkísérletek során 6 fiókánál (4 hím, 2 tojó), melyeknek nem sikerült elsajátítani 12 nap alatt az etető használatát, megnöveltük a tesztperiódust, hogy vizsgáljuk, vajon a 12 napos tesztelési periódus nem túl rövid-e ahhoz, hogy a fiókák megtanulják ezt a viselkedést. Az első 12 napot követően két hét kihagyás után újabb 12 napig tanítottunk őket, de ez idő alatt csupán egy újabb madár tanulta meg kinyitni az etetőt. Ez alapján arra a következtetésre jutottunk, hogy nem a teszt hossza miatt nem sajátították el nagyobb arányban a madarak az etető használatát, és a tesztperiódus további növelése nem segítené elő jelentős mértékben a fiókák tanulási sikerét, így végül a 12 napos tesztperiódust alkalmaztuk a továbbiakban.

3.6. Kontroll kísérletek

Miután elvégeztük a demonstrátorokkal az összes tesztet, áttértünk a kontroll tesztek elvégzésére. Kétféle kontroll kísérletet végeztünk, mindkettőben naiv felnőtt madarakat használtunk a demonstrátorok helyett.

Az egyes kontrollban a habituációs időszakban, a kezelt csoporthoz hasonlóan a fiókák zárt ajtójú dummy etetővel voltak a ketrecben, így számukra ez egy érdektelen tereptárgy volt csupán (N= 18).

A kettes kontrollban a két napos habituációs időszak alatt a trükkös etetőt helyeztük a ketrecekbe, melynek az ajtaja nyitva volt számukra, egyik nap az egyik, majd másik nap a másik

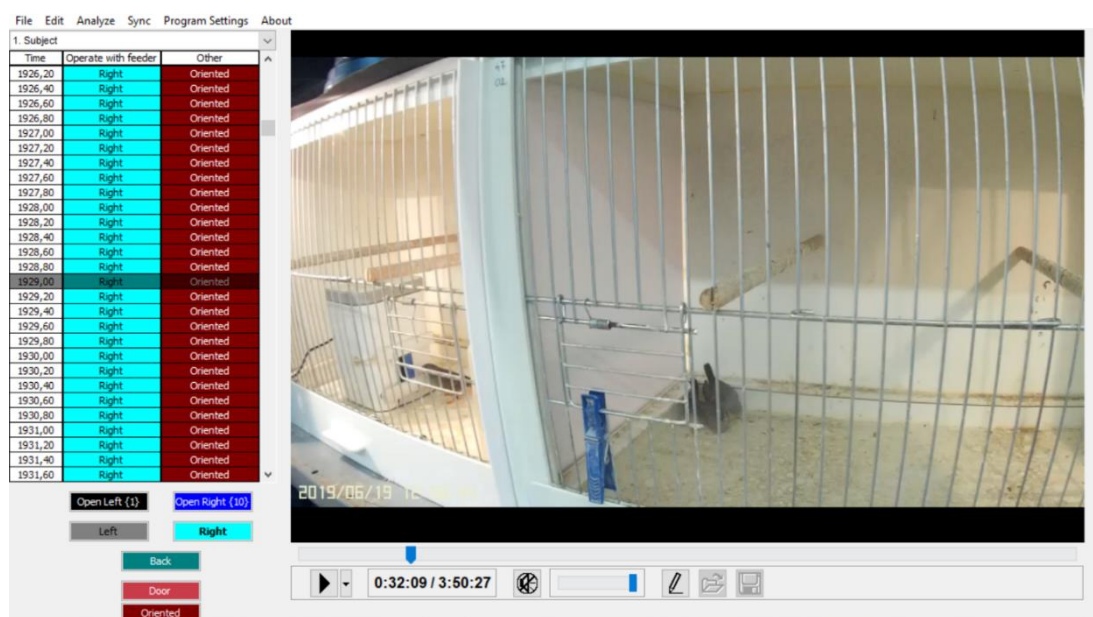
oldalról, így a fiókák tisztában voltak vele, hogy a dobozban táplálék található (N= 15). A kontroll kísérletek menete minden másban megegyezett a valódival.

A két kontrollra azért volt szükség, hogy egyrészt megnézzük, találunk-e szociális tanulásra bizonyítékot, illetve, hogy kizárjuk a szociális tanulást elősegítő, de szigorú értelemben tanulásként nem értelmezhető folyamatokat, mint pl. az ingerfokozás (stimulus enhancement). Ingerfokozásról akkor beszélünk, ha a demonstrátor viselkedése csupán odavonzza a megfigyelőt az adott helyhez/tárgyhoz, de valódi szociális tanulás helyett ezt követően próba-szerencse alapú tanulás történik (Franz és Matthews, 2010). Éppen ezért a második kontrollunk esetén a fiókák már előre tudták, hogy táplálék van az etetőben, de az ajtónyitás technikáját (a valódi demonstrációs tesztben részt vett társaikkal ellentétben) nem volt lehetőségük demonstráció híján elsajátítani.

3.7. Tesztvideók kódolása

Mivel a kísérletekről készült felvételek a hosszuk miatt több darabban kerültek tárolásra, illetve ezek az egész kísérleti napról készültek (8 óra), az első lépés a videók feldolgozásában az elkészített videó darabok összefűzése majd megfelelő időintervallumra vágása volt, amelyet a QuickTime Player programmal végeztünk (v. 7.7.9, Apple Inc.) és az így kapott videókat .mov formátumban tároltuk.

A darabonként 3,5 órás felvételeket Solomon Coder (v 19.08.02, Péter András által fejlesztve) segítségével kódoltuk (7. ábra).



7. ábra A Solomon Coder képe videókódolás közben

Kódolásra került a madarak helyzete az etetőhöz képest, miszerint annak jobb-, bal- vagy hátoldalánál tartózkodott a madár egy testhossznyi távon belül. Ezen felül kódoltuk, hogy az etető irányába orientálódott vagy csipkedte-e azt bárhol, ha specifikusan az ajtóhoz ért, illetve, ha ki is nyitotta és a nyitás irányát (2. táblázat).

2. táblázat A kódolásra került változók és jelentései

Open Left	Open Right	Left	Right	Back	Door	Oriented
A madár balról nyitja az etetőt	A madár jobbról nyitja az etetőt	A madár az etető ajtajának síkjában a bal oldalon tartózkodik	A madár az etető ajtajának síkjában a jobb oldalon tartózkodik	A madár az etető ajtajának síkja mögött tartózkodik	A madár a csőrével hozzáér az ajtóhoz	A madár feje az etető felé fordul

Nyitásnak csak az számított, ha az ajtó automatikusan visszazáródott. Nem került kódolásra, ha a madár látványosan a fal vagy rács felé fordulva próbált kijutni a ketrecből, akkor sem, ha azt közvetlenül az etető környezetében tette.

Az összes (N= 324, előteszt + teszt) videó kódolását én végeztem a fentiek alapján előre rögzített protokollt követve, ezzel kizárva az inter-observer hibát.

4. Adatelemzés

A statisztikai elemzést az R program 3.6.3-as verziójában végeztük.

Az elemzésünket azzal kezdtük, hogy megvizsgáltuk, hogy a demonstrátorok hogyan szerepeltek a tesztünk során: számoltunk átlagot, szórást, illetve ismételhetséget a 3,5 órás demonstrációs fázisban végzett ajtónyitásaik számából, hogy megbizonyosodjunk arról, hogy az összes tesztben hasonló lehetősége volt a fiókáknak a nyitás technikáját megfigyelni.

Megvizsgáltuk, hogy történt-e szociális tanulás a demonstrációk hatására. Ehhez először általánosított lineáris kevert modellel összevetettük a három kísérleti csoport (kezelt, kontroll 1, kontroll 2) nyitási sikerét, azaz megnéztük, hogy mely csoportokban hány egyed tanulta meg kinyitni a trükkös etetőt.

Ezután kevert modellekkel megvizsgáltuk a demonstráció hatását a kísérletek alatt kódolt viselkedési változókra. A vizsgált viselkedésváltozók közül az ajtóérintés változót kizártuk az analízisből, mert azt találtuk, hogy 15 teszt kivételével (összesen 283) ez csak azokra a madarakra volt jellemző, amelyek meg is tanultak nyitni. Az etető felé történő orientáció ellenben szinte minden madárra jellemző volt, ezáltal jól reprezentálja a próbálkozást azoknál az egyedeknél is, amelyeknek végül nem sikerült elsajátítani az etető használatát. A két oldal felé történő esetleges preferencia vizsgálatára pedig az etető bal és jobb oldalán eltöltött idő arányát, illetve az etető bal és jobb oldala felé történő orientáció arányát használtuk fel.

A kódolt viselkedések latencia, időtartam és frekvencia értékeit elemeztük Cox túlélés- és általánosított lineáris kevert modellekkel, cenzorált esetek azok voltak, ahol az állat egyáltalán nem orientált az etető felé a teszt során (1. melléklet). Az időtartam és frekvencia értékek között Spearman korrelációval erős kapcsolatot találtunk (összes $\rho > 0,71$, 2. melléklet), ezért a továbbiakban csak az időtartam és a latencia adatokra koncentráltunk és az eredményekben is ezeket tesszem közzé. Az időtartam elemzésben az egyedek 4 tesztjének összesített értékeivel dolgoztunk.

A kísérlet felépítéséből adódóan a fiókák 4 alkalommal is interakcióba léphettek az etetővel és a rotációs tesztrendszer miatt egyes fiókák társaiknál több demonstrációt is végignézhettek mielőtt maguk tesztelésre kerültek, ezért az elemzésben megvizsgáltuk a tesztek és az egyedek sorrendjének hatását is.

Ezen kívül figyelembe vettük további változók lehetséges hatását a trükkös etető használatának elsajátítására. Ilyen változók voltak a fiókához és kondíciójához kapcsolódóan a

fióka ivara, testtömege, szárny- és a lábtő (tarsus) hossza, a tesztperiódus során a fióka egyik testvérenek jelenléte, illetve annak ismerete, hogy az etető élelmet tartalmazott.

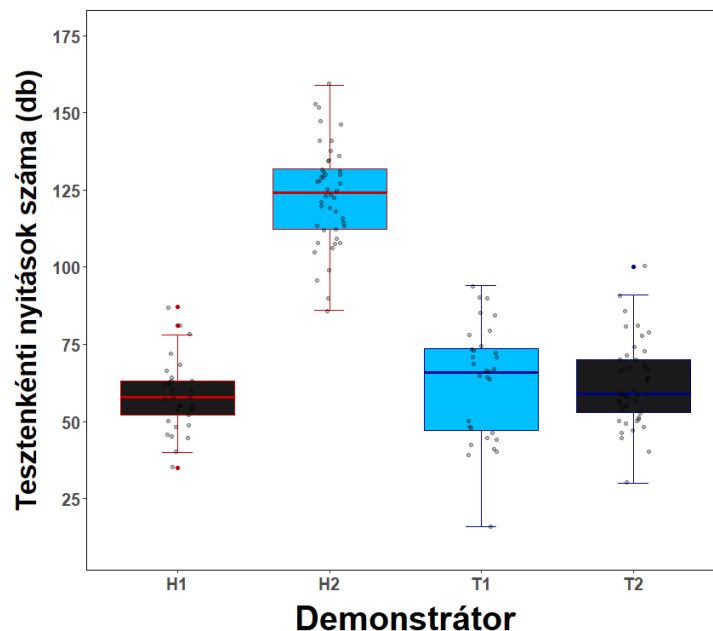
A futtatott modellekben random faktorként szerepelt a fészekalj és beágyazott (nested) random faktorként a fiókák gyűrűszáma. Az időtartam értékekkel futó modellekbe, csak a fészekalj került random faktorként.

A magyarázó változók hatását valószínűségi hányados teszttel (likelihood ratio test, LRT) elemeztük: minden esetben összehasonlítottuk azt a modellt, amelyikben benne volt a vizsgált változó és azt, amiben nem; a két modell minden másban megegyezett.

5. Eredmények

5.1. Demonstrátorok teljesítménye

Az eredményeink alapján a demonstrátorok konzisztensen nyitották az etető ajtaját a tesztek során (8. ábra), így kijelenthetjük, hogy az összes tesztben résztvevő fióka számára hasonló lehetőség volt adott a trükkös etető nyitására. Bár a jobb (kék) irányból nyitó hím jelentősen aktívabb volt társainál, ennek nem találtuk hatását a későbbi analízisek során.



8. ábra Demonstrátorok átlagos nyitásszáma tesztenként

H = hím, T = tojó, fekete = balról nyit, kék = jobbról nyit

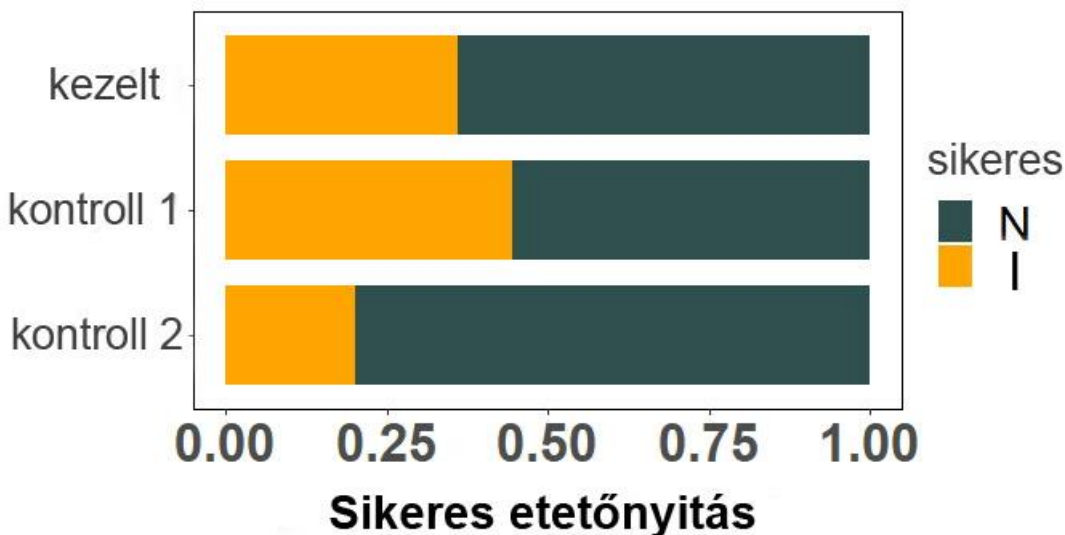
Összesítve, egy teszt demonstrációs szakasza alatt a demonstrátorok $79,54 \pm 32,19$ (átlag \pm szórás, terjedelem = 16-159) alkalommal nyitották ki az etetőt.

Ismételhetőséget számolva azt kaptuk, hogy a demonstrátorok ajtónyitása magasan ismételhető ($r = 0,826$; $F_{3,151} = 183,5$; $p < 0,001$), vagyis a demonstrátorok teljesítménye kiegyensúlyozott volt a tesztek között.

5.2. Etetőnyitás sikere

A tesztelt fiókák ($N = 72$) harmada, 24 egyed volt sikeres az etetők nyitásának elsajátításában. A vártakkal ellentétben a kontroll csoportokban is hasonló aránnyal nyitották az etetőt a fiókák, mint a kezelt csoportban. A kontroll 1 csoportban: 8/18, a kontroll 2 csoportban: 3/15, a kezelt csoportban: 13/39 madár tanulta meg kinyitni az etetőket (9. ábra). Sem a csoportoknak, sem annak az ismeretnek, hogy az etető élelmet tartalmazott nem volt hatása a nyitási sikerre (LRT, minden $p > 0,344$). A kezelt csoportokban az első sikeres nyitás oldala nem függött az azonos nemű demonstrátor nyitási oldalától ($\chi^2_1 = 0,05$, $p = 0,826$).

Általánosított lineáris kevert modellel megvizsgáltuk azt is, hogy van-e bármilyen hatása a fiókák nyitási sikerére a testtömegüknek, kezdeti koruknak, hogy testvérükkel voltak-e tesztelve vagy sem, illetve, hogy hányadikként kerültek sorra a tesztelések során. Egyik változó esetében sem találtunk szignifikáns hatást (LRT, összes $p > 0,085$).



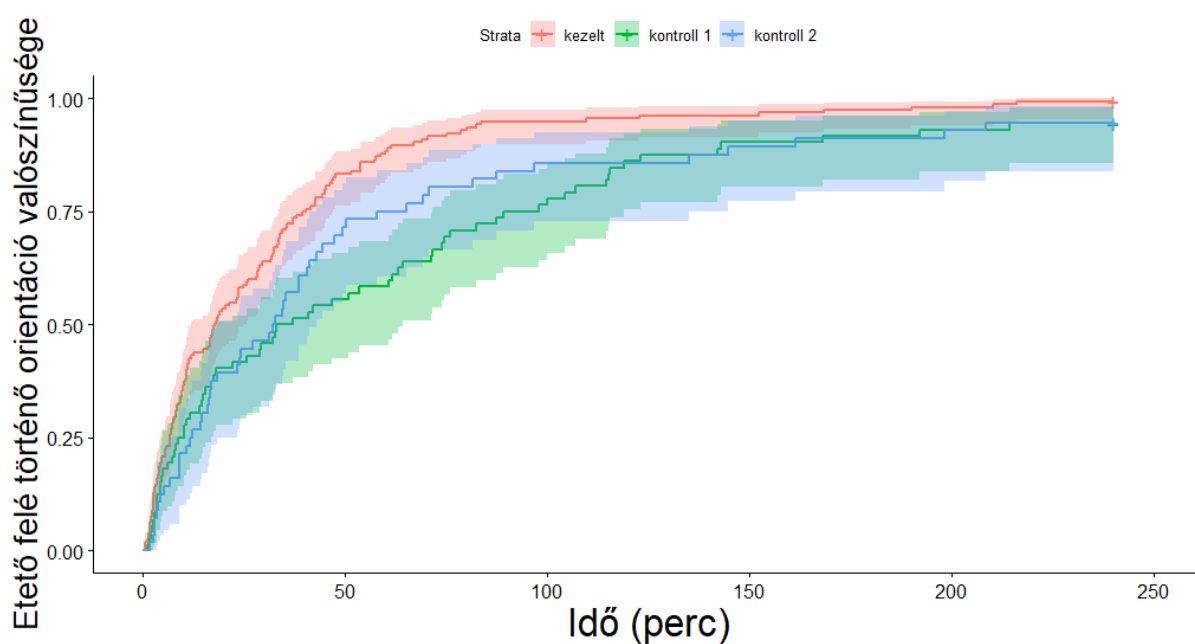
9. ábra Etetőnyitás sikere a különböző kezelt csoportokban

5.3. Kódolt viselkedések

5.3.1 Latencia

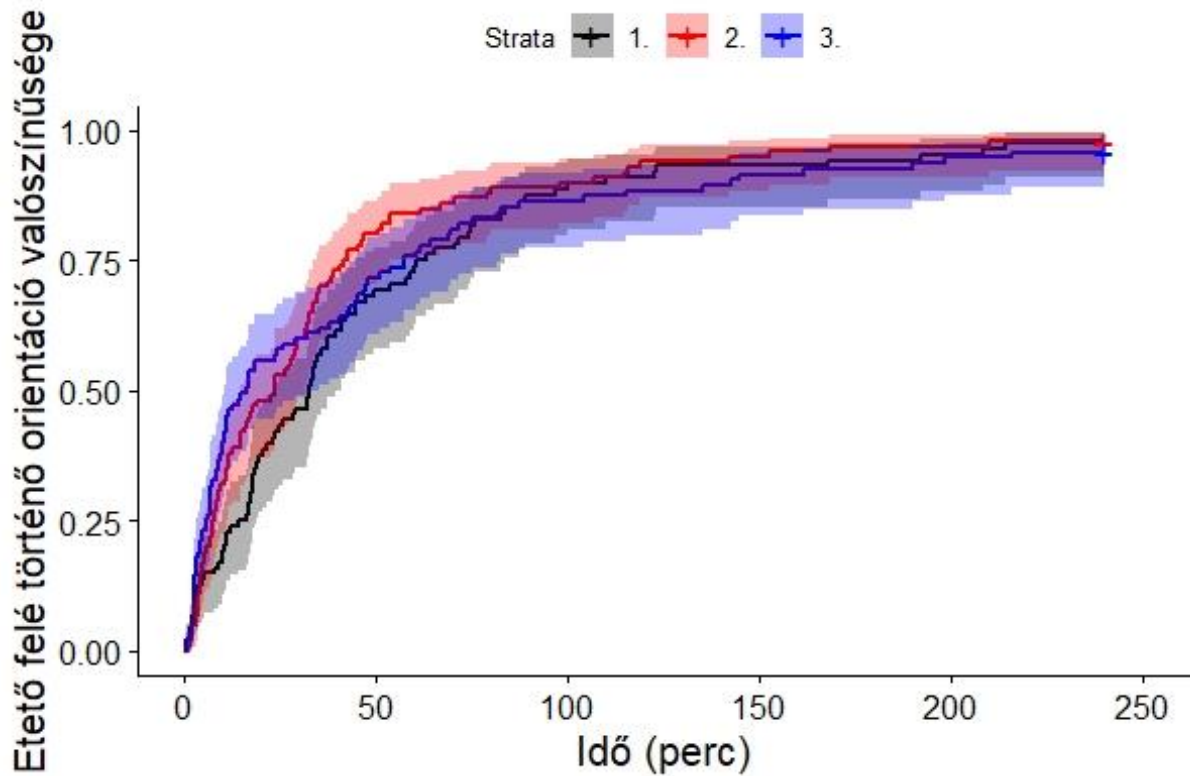
Megnéztük a csoport (10. ábra), a fióka sorrend (11. ábra) és a teszt sorrend (12. ábra) hatását az etető felé történő orientáció latenciájára.

A csoport hatásának vizsgálatokor a kezelt és a két kontroll csoportot összehasonlítva azt kaptuk eredményül, hogy a kontroll madarak később orientálódtak az etető felé, mint a tanított társaik (10. ábra). Szignifikáns különbséget csak a kezelt csoport és a kontroll 1 csoport között találtunk ($\chi^2_2=6,74$, $p=0,034$; kontroll1 vs. kezelt: $\beta \pm SE= 0,60 \pm 0,24$, $p=0,012$)).



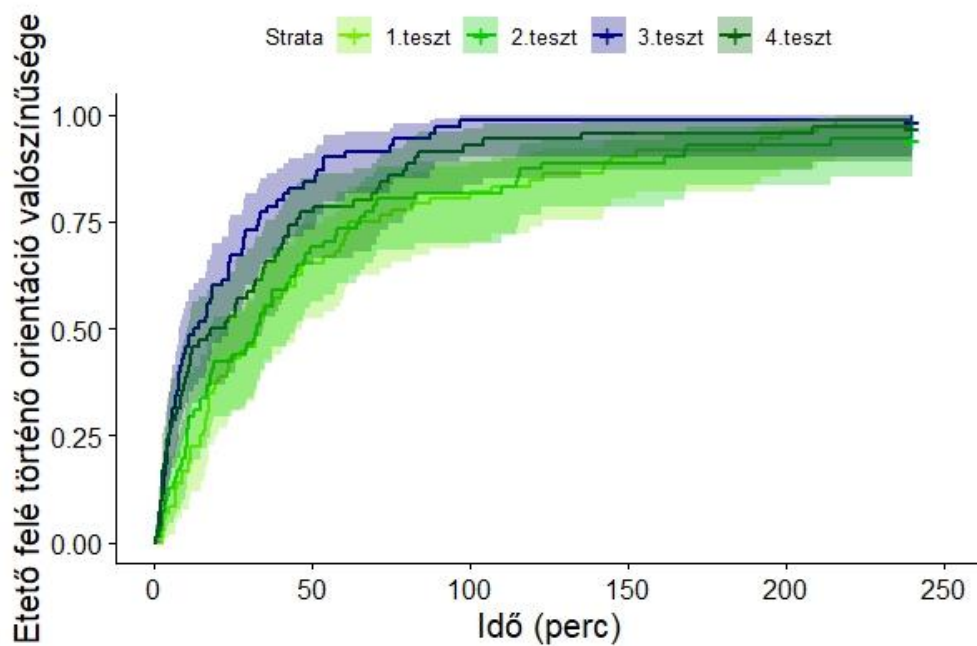
10. ábra Etető felé történő orientáció valószínűség a tesztcsoportokban

Fontos volt azt is vizsgálnunk, hogy van-e hatása annak, hogy egyes tesztelt madarak többször láthatták a demonstrációt, mielőtt ők maguk is tesztelésre kerültek (11. ábra). A sorrendnek nem találtuk szignifikáns hatását (LRT, $p=0,74$).



12. ábra Etető felé való orientáció valószínűsége az egyedek tesztsorrendje alapján

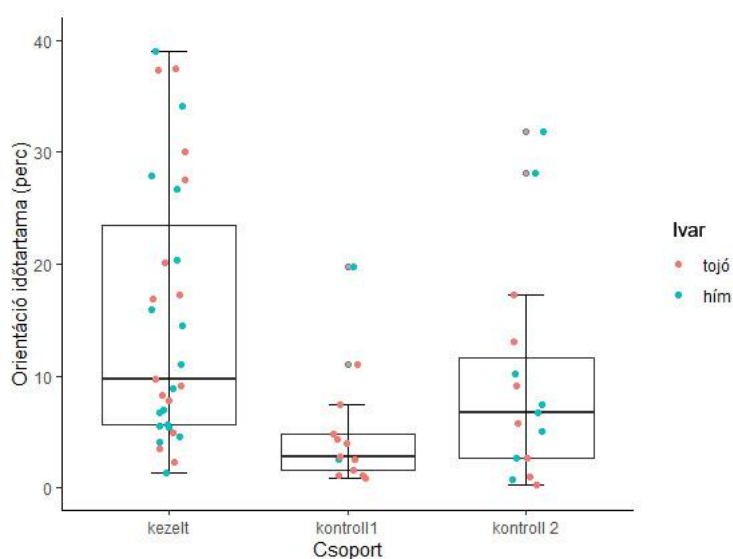
Annak vizsgálatakor, hogy van-e hatása a többszöri tesztelésnek, eredményként azt kaptuk, hogy a 3. és 4. teszt során a fiókák szignifikánsan előbb orientálódtak az etető felé az 1. teszthez képest ($\chi^2_3=33,83$, $p < 0,001$; teszt1 vs. teszt3: $\beta \pm SE=1,03 \pm 0,19$, $p < 0,001$; teszt1 vs. teszt4: $\beta \pm SE= 0,59 \pm 0,19$, $p = 0,002$, 11. ábra).



11. ábra Etető felé orientáció valószínűsége a teszt alkalmak alapján

5.3.2 Időtartam

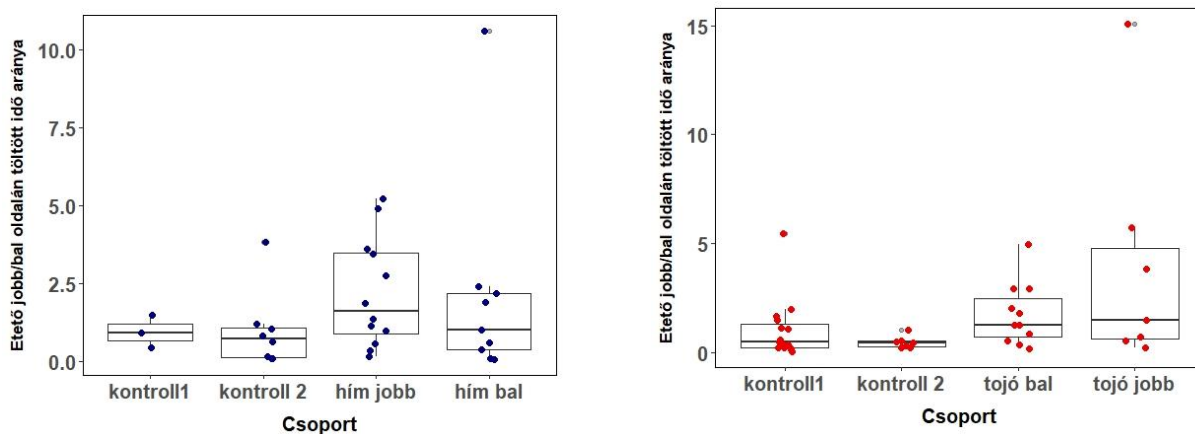
A kezelt csoport több időt töltött az etető felé orientálódva, mint a kontroll csoportok, de a csoportok hatása nem volt szignifikáns (LRT, $p = 0,06$) (13. ábra). A fiókák sorrendjének, korának, tömegének és testvérük jelenlétének nem találtuk szignifikáns hatását (LRT, összes $p > 0,12$).



13. ábra Etető felé orientáció időtartama a tesztcsoportokban

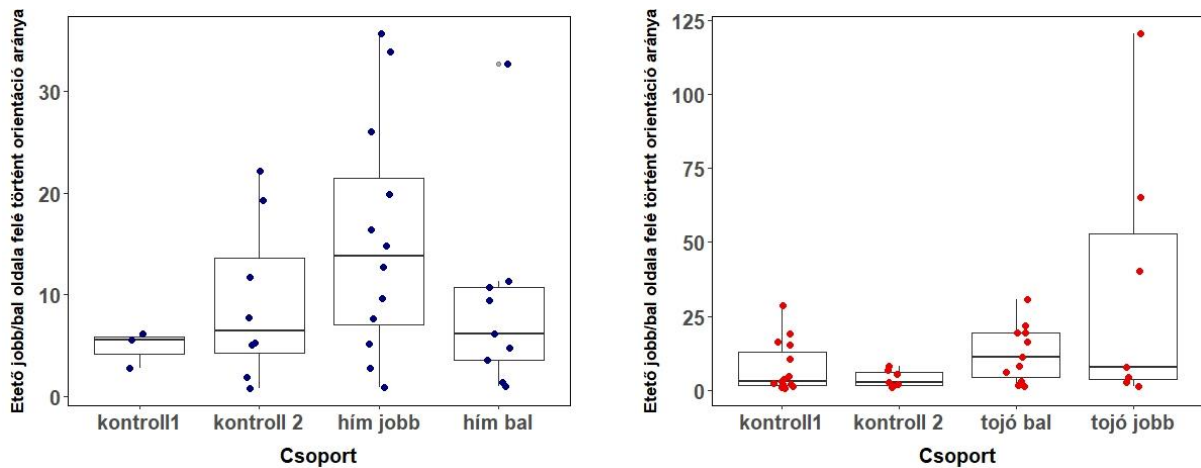
Etető közelében eltöltött időtartam nemenként:

Mindkét nem esetében megvizsgáltuk, hogy van-e különbség az etető jobb és bal oldalán eltöltött idő arányában a csoportok között. A hímeknél nem találtunk eltérést a csoportok között (LRT, $p > 0,383$, 14. ábra).



14. ábra Etető jobb/ bal oldalán eltöltött idő aránya tesztcsoportonként és ivaronként (balra kék hím, jobbra piros tojó)

Tojók esetében a jobbról nyitó tojók csoportjának arány értéke szignifikánsan nagyobb volt a kontroll1 tojók csoportjánál ($t_{22} = 2,2$, $p = 0,039$). Egyik nemnél sem volt eltérés a csoportok között az etető elejének jobb és bal oldala felé történő orientáció arányában (LRT, összes $p > 0,092$) (15. ábra).



15. ábra Etető felé történő orientáció jobb/bal idejének aránya a tesztcsoportokban ivaronként (balra kék hím, jobbra piros tojó)

6. Diskusszió

A szociális tanulás különböző formáiról az elmúlt évtizedekben rengeteg információ összegyűlt, ezen belül nagy hangsúllyal a nemi szerepek szociális tanulására (pl. párpreferencia, utódgondozás stb.).

Szakedolgozatom fő kérdését, miszerint nagyobb eséllyel és gyorsabban tanulnak-e el a fiókák bármilyen viselkedést (beleértve nem ivarspecifikus viselkedéseket is, mint egy trükkös etető kinyitása) a velük megegyező nemű felnőtt fajtársaiktól, kutatásunkkal nem sikerült megválaszolni, mert nem találtunk bizonyítékot szociális tanulásra. Eredményeink alapján nem tudhatjuk azt sem, hogy egy olyan viselkedés tanulása esetében, ahol van átlós szociális tanulás, előfordulhat-e ilyen jellegű eltérés a nemek között.

Zebra pintytek esetén bár számos szaporodáshoz kapcsolódó szociális tanuláshoz kötött viselkedés jól kutatott (pl. énektanulás, szexuális bevéődés, párpreferencia) a táplálkozási viselkedésükkel eddig viszonylag keveset foglalkoztak (Katz és Lachlan, 2003).

A kísérletünkben a nyitást megtanulók aránya mindhárom csoportban (kezelt, kontroll 1, kontroll 2) 30% körül volt, így predikciónkkal ellentétben nem sikerült bizonyítékot találnunk arra, hogy szociális tanulás által sajátították volna el a kezelt csoportban levő fiatalok az etető kinyitását a felnőtt demonstrátorok megfigyelése által. Finomabb skálán a különböző

viselkedéseket megvizsgálva azonban azt találtuk, hogy a demonstráció hatására a fiókák előbb kezdtek el foglalkozni az etetővel (előbb kezdtek felé orientálódni), több időt töltöttek az ajtó környezetének vizsgálatával, csipkedésével, mint kontroll társaik.

A tanulási sikertelenség egyik oka lehet az, hogy a zebraapintyek természetes környezetükben főként talajról táplálkoznak, a magokhoz való hozzáférésük könnyű, hisz azok a földön vagy kalászkok végén találhatóak meg, onnan egyszerűen fel- vagy kicsipegethetők (Zann, 1996), ezért számukra egy függőlegesen elhelyezkedő ajtó nyitása nehéz feladatnak bizonyulhat.

Benskin és munkatársai (2002) egy szociális tanulásról és táplálékpreferenciával kapcsolatos kísérletben leírták fiatal felnőtt (3-4 hónapos) zebraapintyeket, hogy amíg a tojók preferálták a hím demonstrátorok által preferált táplálékot, addig fiatal felnőtt hímekben ilyen preferenciát nem találtak. Ezt azzal magyarázták, hogy a fiatal, ivarérett tojók valószínűleg ezáltal próbálják felmérni a potenciális partnerek minőségét. Katz és Lachlan (2003) idősebb, már párban élő zebraapintyeket végzett hasonló kutatásukban megerősítették ezeket az eredményeket. Ezen kísérletek alapján táplálékpreferencia kontextusában a zebraapintyek képesek szociális tanulásra, így valószínűleg az etető kinyitásának feladata bizonyult túl nehéznek számukra.

Emellett mi az előzőekben említett két kutatással (Benskin *et al.*, 2002, Katz és Lachlan, 2003) szemben fiatal, ivarérett előtti fiókák vizsgálatával nem tudtunk kimutatni összefüggést a demonstrátorok neme és a vizsgált fiókák neme és preferenciája között, bár az is igaz, hogy kevés egyednek sikerült megtanulnia az etető használataát. Azt, hogy ezek a fiatal madarak miért nem mutatják a fenti két kutatásban leírt preferenciát magyarázhatja az, hogy még ivarérett előtt állnak, így számukra még se nem vonzó egy ellenkező nemű egyed, sem nem fontos még számukra, hogy az az egyed milyen minőségű, hisz még nem tekintenek rá potenciális partnerként (Katz és Lachlan, 2003).

Az is lehet egy ok a sikertelenségre, hogy a zebraapintyek hajlamosak társak jelenlétében csökkent tanulási rátát mutatni új táplálék típusokkal szemben (Katz és Lachlan, 2003). Coleman és Mellgren (1997) egy tanulmányban leírták, hogy egy madár mellé a ketrecbe behelyezett partner jelenléte gátolta a tanulási képességét egy új táplálékforrással kapcsolatban.

Az etető iránt mutatott érdeklődés azonban arra enged következtetni, hogy egyes fiókák figyelmét felkelthette, hogy a demonstrátorok az etetőből táplálkoztak és ők azonosíthatták az etetőt, mint potenciális táplálékforrást, de nem tudtak rájönni, hogy hogyan férhetnének hozzá a magokhoz.

Azok a madarak, amelyek képesek voltak elsajátítani az etető használatát valószínűleg próba-szerencse (trial-and-error) módszerrel tanulták meg a technikát. Korábbi, az állati személyiséggel foglalkozó kutatásokból tudjuk, hogy különböző madárfajoknál a csoporton belül vannak félénkebb, illetve kíváncsibb, bátrabb, ún. innovatív egyedek is (Overington *et al.*, 2011). Ezek a kíváncsibb egyedek sokszor aktívabbak és bátrabbak, ezért valószínűleg hatékonyabban képesek táplálékhoz jutni, mint félénkebb társaik (Coleman és Wilson, 1998).

A mi esetünkben is valószínű, hogy ezekből az egyedi különbségekből adódóan egyes bátrabb madarak többet próbálkoztak, mint félénkebb társaik. Beauchamp (2006) leírja, hogy a zebrapintyek két fő technikát alkalmaznak a táplálékkeresésre: vannak köztük ún. „termelő” (producer) egyedek, akik saját maguknak keresik a táplálékot, és ún. „potyázó” (scrounger) egyedek, akik a mások által megtalált táplálékfoltokat használják ki. Az eltérő taktikát használó egyedek között sokszor szociális és dominancia különbségek is megfigyelhetők, illetve sok fajnál a fiatal, tapasztalatlan egyedek rosszabb hatékonysággal kutatnak táplálék után, mint tapasztaltabb felnőtt társaik (Goss-Custard és Durell, 1987; Smith és Metcalfe 1997; Bertellotti és Yorio, 2000).

Az innovatív viselkedések megjelenése különböző madárfajok populációiban elég jól vizsgált terület, ám azt még mindig nem tudjuk pontosan, hogy milyen tulajdonságok és mechanizmusok határozzák meg, hogy egy egyed mennyire lesz innovatív (Overington *et al.*, 2011). Ehhez a tulajdonsághoz többek között hozzájárul, ha az adott egyed alacsonyabb neofóbiával rendelkezik, szociálisan domináns (Boogert *et al.*, 2008) és gyors szociális tanuló (Bouchard *et al.*, 2007).

A tesztjeink előrehaladtával minden csoportban egyre csökkent az etetők megközelítésének latenciája és nőtt az etetők közelében eltöltött idő, amely utalhat a tanulás mellett a neofóbia csökkenésére is, hiába előzött meg minden tesztperiódust kétnapos habituáció.

Azt, hogy a mi kísérletünkben részt vett sikeres és sikertelen fiókák esetében az eltérést milyen esetleges szociális vagy viselkedésbeli különbségek okozták, érdemes lenne valamilyen módon vizsgálni egy későbbi kutatás során.

Egyes kutatások felvetették, hogy az utánzás egy hasonló folyamatot foglal magába, mint a madarak énektanulása, ahol egy megfigyelt viselkedés sablonja raktározódik a memóriában majd próba-szerencse módszeres tanulással próbálja az egyed rekreálni ez alapján a meghatározott viselkedést (Byrne, 1999; Galef, 2015). Fontos megjegyezni, hogy ebben az esetben ez a tanulási mód nem táplálékkal kerül megerősítésre, csupán azzal, hogy sikeresen rekreálja az egyed a sablont (pl. fajra jellemző énekstrófa). Ez az elmélet azt mondja, hogy a

másolás nem azonnal jelenik meg, hanem valamilyen módon magába foglalja a próba-szerencse tanulást (Truskanov és Lotem, 2017).

Fontos megemlíteni, hogy az utánzás tanulása próba-szerencse módszerrel nem zárja ki más szociális tanulási formák jelenlétét (Hoppitt és Laland, 2008). A nem pontos másolás és próbálkozás is fontos szerepet kap a tanulási mechanizmusban, hisz így sajátítható el a végső cél viselkedés (Truskanov és Lotem, 2017). Éppen ezért vizsgáltunk mi is több viselkedésváltozót a zebra-pintyok esetén, amelyek árnyalják a képet. A vizsgált viselkedések közül az etető felé történő orientáció esetén tapasztalt szignifikáns eltérés a kontroll és kezelt csoportok között utalhat arra, hogy nem pontos másolással állunk szemben.

További terveink között szerepel ennek a kísérletnek az elvégzése úgy, hogy a demonstrátor madarakat szaporítva saját fiókáikat használnánk fel a teszthez, ezzel vizsgálva a vertikális szociális tanulás lehetőségét a nemi szerepek elsajátításában.

7. Összefoglalás

A legtöbb ismert állatfajban az egyes ivarokhoz a szaporodási rituálékon belül eltérő viselkedések (pl. párválasztás, utódgondozás) kapcsolódnak, specifikus nemi szerepeket meghatározva (Kokko *et al.*, 2006). Annak felderítése, hogy ezek az ivari különbségek honnan erednek és milyen következményekkel járnak egy központi kérdése az evolúciobiológiának és a szociális kapcsolatokkal foglalkozó tudományoknak.

A párpreferenciával kapcsolatos szociális tanulás egy jól kutatott terület (ten Cate & Vos, 1999; Freeberg, 2000; Slagsvold és Wiebe, 2011), ezzel szemben kevesen foglalkoztak még azzal, hogy általánosságban maga a szociális tanulás ivarspecifikus-e.

A kutatásunkban arra kerestük a választ, hogy vajon segítheti-e a nemi szerepek szociális tanulását, ha a fiatalok a velük megegyező nemű felnőttet figyelik jobban, és ezáltal tanulnak meg specifikus viselkedésformákat. Fiatal, ivarérés előtti zebraapintyket (*Taeniopygia guttata*) tanítottunk demonstrátor felnőttek segítségével egy trükkös etető használatára. Hipotézisünk, hogy a nemi szerepek elsajátítását segítheti egy egyszerű mechanizmus: a fiatal egyedek jobban figyelik a velük megegyező nemű fajtársaikat, és ez növeli az ivarspecifikus viselkedések tanulásának lehetőségét.

Predikciónkkal ellentétben nem találtunk összefüggést a demonstrációt végző felnőtt madarak neme és megfigyelő fiókák nemének együttes hatására szociális tanulás sikerességének kontextusában. A kéthetes tesztperiódusok alatt csupán a madarak harmadánál sikerült elérni, hogy használják a trükkös etetőt. Ezek alapján a tanulmányunk következtetése, hogy az alacsony tanulási ráta miatt az alkalmazott módszerrel nem tudtuk jól vizsgálni a hipotézisünket. A kérdésünket a jövőben vagy más kontextusban szintén zebraapintyekkel, vagy ugyanezzel a módszerrel, de más fajon (pl. egy rovarévő fajon, mint a széncinege (*Parus major*)) lehetne tovább vizsgálni.

Az etetők közelében eltöltött idő, illetve az etetők felé történt orientáció esetén azonban találtunk különbséget a tesztelt és a kontroll csoportok között. Ez arra enged következtetnünk, hogy nem-ivarspecifikus szociális hatások érvényesültek, és ezek más tanulással, valószínűleg próba-szerencse módszerrel keverve hozzájárulhattak a sikeresen tanuló egyedek teljesítményéhez.

8. Abstract

In most known animal species there are different behavioral aspects of reproductive rituals and roles in both sexes that are specific and distinctive for that sex (eg. mate choice, parental care), making up distinctive sex roles (Kokko *et al.*, 2006). Discovering the origin and consequences of the differences between these sex roles is one of the key questions in evolutionary biology and social sciences.

Although social learning of mating preferences is a well studied subject (ten Cate & Vos, 1999; Freeberg, 2000; Slagsvold és Wiebe, 2011), there have been surprisingly few studies concerning the question whether social learning is inherently sex-specific or not.

In our study we seek the answer to our question: can paying more attention to the behavior of adult conspecifics of the same sex help juveniles socially learn new sex-role associated behaviors? In our study we used juvenile zebra finches (*Taeniopygia guttata*) taught by adult demonstrator birds to use a tricky feeder. We hypothesized that learning sex-specific roles is helped by a simple mechanism: juvenile individuals pay more attention to same sex adults, thus increasing their chance of learning sex-specific behaviors.

Contrary to our predictions we did not find any relation between the effect of the sex of the adult demonstrators and sex of the tested juveniles in a social learning context. During two week long test sessions we were only able to teach a third of our juveniles to use the tricky feeder. And thus we conclude that due to the low learning rates of the juveniles we could not examine our hypothesis suitably. In future our question could be re-examined in either another context with zebra finches, or with the same methods but using another model species (e.g. an insectivore, such as the great tit (*Parus major*)).

However we found significant differences between control and trial groups when analysing latency and the duration of time spent near and oriented towards the feeder. This seems to indicate that some type of learning, most probably trial-and-error, is present and the performance differences between our juveniles may be due to differences in social status or disposition.

9. Irodalom

- Alem, Sylvain, Clint J. Perry, Xingfu Zhu, Olli J. Loukola, Thomas Ingraham, Eirik Søvik, és Lars Chittka. 2016. „Associative Mechanisms Allow for Social Learning and Cultural Transmission of String Pulling in an Insect”. Szerkesztette Matthieu Louis. *PLOS Biology* 14 (10): e1002564. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002564>.
- Allen, J., M. Weinrich, W. Hoppitt, és L. Rendell. 2013. „Network-Based Diffusion Analysis Reveals Cultural Transmission of Lobtail Feeding in Humpback Whales”. *Science* 340 (6131): 485–88. <https://doi.org/10.1126/science.1231976>.
- Anthes, Nils, Ralph Bergmüller, Wolf Blanckenhorn, H. Jane Brockmann, Claudia Fichtel, Lutz Fromhage, Joachim Frommen, és mtsai. 2010. *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Szerkesztette Peter M. Kappeler. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-02624-9>.
- Aplin, Lucy M., Ben C. Sheldon, és Julie Morand-Ferron. 2013. „Milk Bottles Revisited: Social Learning and Individual Variation in the Blue Tit, *Cyanistes Caeruleus*”. *Animal Behaviour* 85 (6): 1225–32. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.009>.
- Bandura, Albert 1971. "[Social Learning Theory](#)" (PDF). General Learning Corporation. Megtekintve: 2020.04.17.
- „Phenotypic Correlates of Scrounging Behavior in Zebra Finches: Role of Foraging Efficiency and Dominance”. *Ethology* 112 (9): 873–78. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01241.x>.
- Benskin, Clare Mew.H., N.I. Mann, R.F. Lachlan, és P.J.B. Slater. 2002. „Social Learning Directs Feeding Preferences in the Zebra Finch, *Taeniopygia Guttata*”. *Animal Behaviour* 64 (5): 823–28. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2005>.
- Bertelotii, Marcelo, és Pablo Yori. 2000. Age-related feeding behaviour and foraging efficiency in Kelp gulls *Larus dominicanus* attending coastal trawlers in Argentina. *Ardea* 88, 207—214.
- Boere, Edited G C, C A Galbraith, D A Stroud, D B A Thompson, és L G Underhill (eds) 2006 *Waterbirds around the world*. Edinburgh, UK: The Stationary Office.
- Boogert, Neeltje J., Cavina Bui, Krista Howarth, Luc-Alain Giraldeau, és Louis Lefebvre. 2010. „Does Foraging Behaviour Affect Female Mate Preferences and Pair Formation in Captive Zebra Finches?” *PLoS ONE* 5 (12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014340>.
- Bouchard, Julie, William Goodyer, és Louis Lefebvre. 2007. „Social Learning and Innovation Are Positively Correlated in Pigeons (*Columba Livia*)”. *Animal Cognition* 10 (2): 259–66. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0064-1>.
- Brooks, Robert. 1998. „The Importance of Mate Copying and Cultural Inheritance of Mating Preferences”. *Trends in Ecology & Evolution* 13 (2): 45–46. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01253-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01253-6).
- Brown, C., A. Markula, és K. Laland. 2003. „Social Learning of Prey Location in Hatchery-Reared Atlantic Salmon”. *Journal of Fish Biology* 63 (3): 738–45. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00186.x>.
- Brown, Culum, és Kevin N Laland. 2003. „Social Learning in Fishes: A Review”. *Fish and Fisheries* 4 (3): 280–88. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x>.
- Brown, Grant E. 2003. „Learning about Danger: Chemical Alarm Cues and Local Risk Assessment in Prey Fishes”. *Fish and Fisheries* 4 (3): 227–34. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00132.x>.
- Burley, N., és Coopersmith, B. 1987. Bill Color Preferences of Zebra Finches. *Ethology*, 76, 133–151.

- Burley, N., Krantzberg, G., & Radman, P. (1982). Influence of colour-banding on the conspecific preferences of zebra finches. *Animal Behaviour*, 30, 444–455.
- Byrne, Richard W. 1999. „Imitation without intentionality. Using string parsing to copy the organization of behaviour”. *Animal Cognition* 2 (2): 63–72. <https://doi.org/10.1007/s100710050025>.
- Chantal, Véronique, Julie Gibelli, és Frédérique Dubois. 2016. „Male foraging efficiency, but not male problem-solving performance, influences female mating preferences in zebra finches”. *PeerJ* 4 (augusztus). <https://doi.org/10.7717/peerj.2409>.
- Coleman, null, és null Wilson. 1998. „Shyness and Boldness in Pumpkinseed Sunfish: Individual Differences Are Context-Specific”. *Animal Behaviour* 56 (4): 927–36. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0852>.
- Coleman, Scott L., és Roger L. Mellgren. 1997. „Social enhancement and interference of food finding in zebra finches (*Taeniopygia guttata*)”. *Journal of Comparative Psychology* 111 (3): 242–50. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.3.242>.
- Danchin, Étienne, Anne Charmantier, Frances A. Champagne, Alex Mesoudi, Benoit Pujol, és Simon Blanchet. 2011. „Beyond DNA: Integrating Inclusive Inheritance into an Extended Theory of Evolution”. *Nature Reviews. Genetics* 12 (7): 475–86. <https://doi.org/10.1038/nrg3028>.
- Derégnaucourt, Sébastien, Colline Poirier, Anne Van der Kant, Annemie Van der Linden, és Manfred Gahr. 2013. „Comparisons of Different Methods to Train a Young Zebra Finch (*Taeniopygia Guttata*) to Learn a Song”. *Journal of Physiology-Paris* 107 (3): 210–18. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2012.08.003>.
- Dugatkin, L. A., és J. G. Godin. 1992. „Reversal of Female Mate Choice by Copying in the Guppy (*Poecilia Reticulata*)”. *Proceedings. Biological Sciences* 249 (1325): 179–84. <https://doi.org/10.1098/rspb.1992.0101>.
- Eales, Lucy A. 1989. „The Influences of Visual and Vocal Interaction on Song Learning in Zebra Finches”. *Animal Behaviour* 37 (március): 507–8. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90097-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(89)90097-3).
- Fisher, J., és Hinde, R. A. 1947. The opening of milk bottles by birds. *Brit. Birds*, 42, 347–357.
- Franz, Mathias, és Luke J. Matthews. 2010. „Social Enhancement Can Create Adaptive, Arbitrary and Maladaptive Cultural Traditions”. *Proceedings. Biological Sciences* 277 (1698): 3363–72. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0705>.
- Galef, Bennett G. 2015. „Laboratory Studies of Imitation/Field Studies of Tradition: Towards a Synthesis in Animal Social Learning”. *Behavioural Processes* 112 (március): 114–19. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.07.008>.
- Gibbons, Megan, Arianne Ferguson, és Danielle Lee. 2005. „Both learning and heritability affect foraging behaviour of red-backed salamanders, *Plethodon cinereus*”. *Animal Behaviour* 69 (március): 721–32. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.06.021>.
- Goodson, J. L. 2005. The vertebrate social behavior network: Evolutionary themes and variations. *Hormones and Behavior*, 48(1), 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2005.02.003>
- Goss-Custard, J. D. és Durell, S. E. A. I. V. d. 1987: Age-related differences in oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding in mussels, *Mytilus edulis*. I. Foraging efficiency and interference. *J. Anim. Ecol.* 56, 521–536.
- Gowaty, Patricia Adair. 1996. „Field Studies of Parental Care in Birds”. In *Advances in the Study of Behavior*, 25:477–531. Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60341-1](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60341-1).
- Griffith, S. C., és Brown, C. 2015. Social Learning: Parents May Not Always Know Best. *Current Biology*, 25(18), R802–R804. <http://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.022>

- Gunst, Noëlle, Michael Huffman, és Jean-Baptiste Leca. 2007. „Japanese macaque cultures: Inter- and intra-troop behavioural variability of stone handling patterns across 10 troops”. *Behaviour* 144 (3): 251–81. <https://doi.org/10.1163/156853907780425712>.
- Haddon, F. 1985. *The Golden Book of Australian birds and mammals*. Illustrated by Tony Oliver. Golden Press. 1- 44. ISBN 0-7302-0011-6.
- Harris, M. P. 1970. „Abnormal Migration and Hybridization of *Larus Argentatus* and *L. Fuscus* After Interspecies Fostering Experiments”. *Ibis* 112 (4): 488–98. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1970.tb00820.x>.
- Hoppitt, Will, és Kevin N. Laland. 2008. „Chapter 3 Social Processes Influencing Learning in Animals: A Review of the Evidence”. In *Advances in the Study of Behavior*, 38:105–65. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)00003-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)00003-X).
- Hunt, S., Cuthill, I. C., Swaddle, J. P., & Bennett, A. T. D. 1997. Ultraviolet vision and band-colour preferences in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 54, 1383–1392.
- Immelmann, K. 1969. Ueber den Einfluss frühkindlicher Erfahrungen auf die geschlechtliche Objektfixierung bei Estrildiden. 2. Tierpsychol. 26,677-691.
- Kappeler, P. (2010). Social learning and culture in animals. In *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms* (pp. 623–655). Springer.
- Katz, M., és R. F. Lachlan. 2003. „Social Learning of Food Types in Zebra Finches (*Taeniopygia Guttata*) Is Directed by Demonstrator Sex and Feeding Activity”. *Animal Cognition* 6 (1): 11–16. <https://doi.org/10.1007/s10071-003-0158-y>.
- Kelly, D. J., & Marples, N. M. 2004. The effects of novel odour and colour cues on food acceptance by the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 68, 1049–1054. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.07.001>
- Kendal, R. L., D. M. Custance, J. R. Kendal, G. Vale, T. S. Stoinski, N. L. Rakotomalala, és H. Rasamimanana. 2010. „Evidence for Social Learning in Wild Lemurs (*Lemur Catta*)”. *Learning & Behavior* 38 (3): 220–34. <https://doi.org/10.3758/LB.38.3.220>.
- Kendal, Rachel L., Jeremy R. Kendal, Will Hoppitt, és Kevin N. Laland. 2009. „Identifying Social Learning in Animal Populations: A New »option-Bias« Method”. *PloS One* 4 (8): e6541. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006541>.
- Kis, A., Huber, L., és Wilkinson, A. 2014. Social learning by imitation in a reptile (*Pogona vitticeps*). *Animal Cognition*, 1, 325–331. <http://doi.org/10.1007/s10071-014-0803-7>
- Kokko, Hanna, Michael D. Jennions, és Robert Brooks. 2006. „Unifying and Testing Models of Sexual Selection”. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37 (1): 43–66. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110259>.
- Krutzen, M., J. Mann, M. R. Heithaus, R. C. Connor, L. Bejder, és W. B. Sherwin. 2005. „Cultural Transmission of Tool Use in Bottlenose Dolphins”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (25): 8939–43. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500232102>.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London.
- Laland, Kevin N., és Kerry Williams. 1998. „Social Transmission of Maladaptive Information in the Guppy”. *Behavioral Ecology* 9 (5): 493–99. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.5.493>.
- Lefebvre, L. 1995. „The Opening of Milk Bottles by Birds: Evidence for Accelerating Learning Rates, but against the Wave-of-Advance Model of Cultural Transmission”. *Behavioural Processes* 34 (1): 43–53. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(94\)00051-h](https://doi.org/10.1016/0376-6357(94)00051-h).
- Lescroël, Amélie, Grant Ballard, Viola Toniolo, Kerry J. Barton, Peter R. Wilson, Philip O’B Lyver, és David G. Ainley. 2010. „Working Less to Gain More: When Breeding Quality Relates to Foraging Efficiency”. *Ecology* 91 (7): 2044–55. <https://doi.org/10.1890/09-0766.1>.

- Liker, András, és Veronika Bókony. 2009. „Larger Groups Are More Successful in Innovative Problem Solving in House Sparrows”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (19): 7893–98. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900042106>.
- Lorenz, Konrad 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.* 83,289-413.
- McGrew, W. C. 1998. „CULTURE IN NONHUMAN PRIMATES?” *Annual Review of Anthropology* 27 (1): 301–28. <https://doi.org/10.1146/annurev.anthro.27.1.301>.
- Morrison, R. G., és F. Nottebohm. 1993. „Role of a Telencephalic Nucleus in the Delayed Song Learning of Socially Isolated Zebra Finches”. *Journal of Neurobiology* 24 (8): 1045–64. <https://doi.org/10.1002/neu.480240805>.
- Morvai, Boglárka, Sabine Nanuru, Douwe Mul, Nina Kusche, Gregory Milne, Tamás Székely, Jan Komdeur, Ádám Miklósi, és Ákos Pogány. 2016. „Diurnal and Reproductive Stage-Dependent Variation of Parental Behaviour in Captive Zebra Finches”. Szerkesztette David S Vicario. *PLOS ONE* 11 (12): e0167368. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167368>.
- Muth, F., Steele, M., & Healy, S. D. 2013. Colour preferences in nest-building zebra finches. *Behavioural Processes*, 99, 106–111. <http://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.07.002>
- Nordell, és Valone. 1998. „Mate Choice Copying as Public Information”. *Ecology Letters* 1 (2): 74–76. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1998.00025.x>.
- Oliveira, R. F., P. K. McGregor, és C. Latruffe. 1998. „Know thine enemy: fighting fish gather information from observing conspecific interactions”. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265 (1401): 1045–49. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0397>.
- Overington, Sarah E., Laure Cauchard, Kimberly-Ann Côté, és Louis Lefebvre. 2011. „Innovative Foraging Behaviour in Birds: What Characterizes an Innovator?” *Behavioural Processes* 87 (3): 274–85. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.06.002>.
- Payne, R. 2018. del Hoyo, Josep; Elliott, Andrew; Sargatal, Jordi; Christie, David A.; de Juana, Eduardo (eds.). "*Australian Zebra Finch (Taeniopygia castanotis)*". *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.
- Perry, Susan, Mary Baker, Linda Fedigan, Julie Gros-Louis, Katherine Jack, Katherine C. MacKinnon, Joseph H. Manson, Melissa Panger, Kendra Pyle, és Lisa Rose. 2003. „Social Conventions in Wild White-faced Capuchin Monkeys: Evidence for Traditions in a Neotropical Primate”. *Current Anthropology* 44 (2): 241–68. <https://doi.org/10.1086/345825>.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rendell, L., és H. Whitehead. 2001. „Culture in Whales and Dolphins”. *The Behavioral and Brain Sciences* 24 (2): 309–24; discussion 324–382. <https://doi.org/10.1017/s0140525x0100396x>.
- Schaik, Carel P. van, és Judith M. Burkart. 2011. „Social Learning and Evolution: The Cultural Intelligence Hypothesis”. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 366 (1567): 1008–16. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0304>.
- Schaik, Carel P. van, Marc Ancrenaz, Gwendolyn Borgen, Birute Galdikas, Cheryl D. Knott, Ian Singleton, Akira Suzuki, Sri Suci Utami, és Michelle Merrill. 2003. „Orangutan Cultures and the Evolution of Material Culture”. *Science (New York, N.Y.)* 299 (5603): 102–5. <https://doi.org/10.1126/science.1078004>.
- Schutz, F. 1965. Sexuelle Prägung bei Anatiden. *Z. Tierpsychol.* 22, 50-103.
- Sherry, David, és Bennett Galef. 1984. „Cultural transmission without imitation: Milk bottle opening by birds”. *Animal Behaviour* 32: 937–38. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80185-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80185-2).

- Slagsvold, Tore, és Karen L. Wiebe. 2011. „Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche”. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1567): 969–77. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0343>.
- Smith, R. D. és Metcalfe, N. B. 1997: Where and when to feed - Sex and experience affect access to food in wintering snow buntings. *Behaviour* 134, 143–160
- Snowberg, L. K., és C. W. Benkman. 2009. „Mate Choice Based on a Key Ecological Performance Trait”. *Journal of Evolutionary Biology* 22 (4): 762–69. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01699.x>.
- Sossinka, R. 1972. Langfristiges Durstvermögen wilder und domestizierter Zebra Finken (*Taeniopygia guttata castanotis*). *Journal für Ornithologie* 113: 418-426.
- Stöhr, SABINE. 1998. „Evolution of Mate-Choice Copying: A Dynamic Model”. *Animal Behaviour* 55 (4): 893–903. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0674>.
- Ten Cate, Carel, és Dave R. Vos. 1999. „Sexual Imprinting and Evolutionary Processes in Birds: A Reassessment”. In *Advances in the Study of Behavior*, 28:1–31. Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60214-4](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60214-4).
- Thornton, Alex, és Tim Clutton-Brock. 2011. „Social learning and the development of individual and group behaviour in mammal societies”. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1567): 978–87. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0312>.
- Truskanov, Noa, és Arnon Lotem. 2017. „Trial-and-Error Copying of Demonstrated Actions Reveals How Fledglings Learn to »imitate« Their Mothers”. *Proceedings. Biological Sciences* 284 (1849). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2744>.
- Udvardy, Szabina. 2018. Ivarspecifikus szociális tanulás zebraapintyeknél
- Verzijden, Machteld N., Carel ten Cate, Maria R. Servedio, Genevieve M. Kozak, Jenny W. Boughman, és Erik I. Svensson. 2012. „The Impact of Learning on Sexual Selection and Speciation”. *Trends in Ecology & Evolution* 27 (9): 511–19. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.007>.
- Warriner, C. V., Lemmon, W. B., and Ray, T. S. (1963). Early experience as a variable in mate selection. *Anim. Behav.* 11, 221-224.
- Whitehead, Hal. 1997. „Analysing Animal Social Structure”. *Animal Behaviour* 53 (5): 1053–67. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0358>.
- Whiten, A., J. Goodall, W. C. McGrew, T. Nishida, V. Reynolds, Y. Sugiyama, C. E. G. Tutin, R. W. Wrangham, és C. Boesch. 1999. „Cultures in Chimpanzees”. *Nature* 399 (6737): 682–85. <https://doi.org/10.1038/21415>.
- Williams, Heather. 2004. „Birdsong and Singing Behavior”. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016 (június): 1–30. <https://doi.org/10.1196/annals.1298.029>.
- Young, Julie K., Laura Touzot, és Stacey P. Brummer. 2019. „Persistence and Conspecific Observations Improve Problem-Solving Abilities of Coyotes”. *PloS One* 14 (7): e0218778. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218778>.
- Zann, Richard A., és Bamford, M. 1996. *The Zebra Finch: A Synthesis of Field and Laboratory Studies*. Oxford, New York: Oxford University Press.
- Zann, Richard, és David Runciman. 2008. „Survivorship, Dispersal and Sex Ratios of Zebra Finches *Taeniopygia Guttata* in Southeast Australia”. *Ibis* 136 (2): 136–43. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1994.tb01077.x>.
- Zentall, Thomas R. 2004. „Action Imitation in Birds”. *Animal Learning & Behavior* 32 (1): 15–23. <https://doi.org/10.3758/BF03196003>.
- Ziswiler, V. 1959. Besonderheiten in der Ontogenese der Prachtfinken (Spermestidae). *Vierteljahrsschrift Naturforschenden Gesellschaft (in Zürich)* 104: 222-226.

10. Köszönetnyilvánítás

Elsősorban szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Pogány Ákosnak, amiért szárnyai alá vett és megadta számomra a lehetőséget, hogy második alkalommal is megtisztelt bizalmával és az MSc-s diplomadolgozatomat is nála írhattam. Köszönöm, hogy kitartott mellettem.

Hatalmas köszönettel tartozom emellett Morvai Boglárkának, amiért bármilyen kérdésemre, legyen az a pinyekkel, a videók kódolásával, statisztikával, vagy bármi egyébvel kapcsolatos, idejét nem sajnálva bármikor készségesen válaszolt és erején felül segített. Emellett külön köszönet illeti, amiért segített a tesztek elvégzésében és az R kód összeállításában is. Legalább egy tonna csokival tartozom neki.

Dr. Kosztolányi Andrásnak a belső konzulensként nyújtott segítséget köszönöm, illetve a jó tanácsokat a témabeszámolókra készített előadásokhoz.

Végül köszönettel tartozom a családomnak és barátaimnak, amiért támogattak és szükség szerint némi noszogatással, biztatással vagy épp csendes társaságként motiváltak. Külön köszönetet szeretnék mondani a csoporttársaimnak, amiért közösen tartottuk egymásban a lelket és segítettek, ha szükség volt bármire.

Udvardy Szabinának pedig a címlapon szereplő zebra-pintyét köszönöm.

Nélkülük ez a dolgozat nem jöhetett volna létre.

11. Mellékletek

1. Cox regresszió cenzorált esetei

	Kontroll 1	Kontroll 2	Kezelt
cenzorált	4	3	1
nem cenzorált	68	53	154

2. Spearman korrelációs tesztek eredményei az időtartam és frekvencia értékek között:

Változók	rho	p-érték
etető bal oldalánál	0,795	p < 0,001
etető jobb oldalánál	0,712	p < 0,001
ajtó érintése	0,992	p < 0,001
ajtó felé fordulás	0,930	p < 0,001
etető mögött	0,730	p < 0,001
jobbra orientált	0,951	p < 0,001
balra orientált	0,898	p < 0,001
bal / jobb oldal aránya	0,782	p < 0,001
balra orientált / jobbra orientált aránya	0,839	p < 0,001

12. Nyilatkozatok

Konzulensi ellenjegyzés

Alulírott Dr. Pogány Ákos, igazolom, hogy Németh Viktória Bernadett,
Szociális tanulási típusok zebra-pintyeknél
című szakdolgozatát ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2020. április 22.

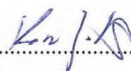


Dr. Pogány Ákos

Konzulensi ellenjegyzés

Alulírott Dr. Kosztolányi András igazolom, hogy Németh Viktória Bernadett „Szociális tanulási típusok zebra-pintyeknél” című szakdolgozatát ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2020. április 24.



Dr. Kosztolányi András

belső konzulens

ÁTE Ökológiai Tanszék