

Állatorvostudományi Egyetem  
Biológiai Intézet

**A madárének kontextusfüggő használata és a  
szociális tanulás – az örvös légykapó énekének  
vizsgálata**

Készítette: Szilágyi Melinda Mária  
Biológus MSc II.

**Témavezető:**  
Zsebők Sándor  
ELTE TTK, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék

**Belső konzulens:**  
Dr. Kosztolányi András  
ÁTE, Ökológiai Tanszék

Budapest, 2017

## Tartalomjegyzék

<b>1. Bevezetés</b> .....	3
1.1. A madárérek szerepe a szexuális szelekcióban.....	3
1.2. A madárérek felépítése/fizikai jellemzői .....	4
1.3. A madárérek változása a kontextus függvényében .....	5
1.4. Madárérek tanulása .....	7
1.5. A vizsgált faj: az örvös légykapó .....	9
1.6. Célkitűzések.....	11
<b>2. Anyag és módszer</b> .....	12
2.1. Terepi módszerek .....	12
2.2. Kísérleti elrendezés.....	12
2.3. Akusztikus adatok feldolgozása .....	14
2.4. Statisztikai adatkiértékelés .....	16
2.4.1. Kontextusfüggés vizsgálata .....	17
2.4.2. Tanulás vizsgálata .....	18
<b>3. Eredmények</b> .....	19
3.1. Kontextus függés vizsgálata .....	19
3.2. Tanulás vizsgálata.....	25
<b>4. Diskusszió</b> .....	27
4.1. Kontextus függés vizsgálata .....	27
4.2. Tanulás vizsgálata.....	28
4.3. Az előkísérlet módszertani értékelése .....	29
<b>5. Összefoglalás</b> .....	31
<b>6. Summary</b> .....	32
<b>7. Irodalomjegyzék</b> .....	33
<b>8. Köszönetnyilvánítás</b> .....	40

# 1. Bevezetés

## 1.1. A madárének szerepe a szexuális szelekcióban

Már Darwin feltette a kérdést, hogy miért vannak a hímeknek olyan szembetűnő jellegei, amik csökkentik az egyed túlélését (Darwin, 1871). A kulcs magyarázatot a szexuális szelekcióban találta meg (Andersson és Iwasa, 1996). Minden élőlény életének a mozgatórugója a sikeres szaporodás, az utódok létrehozása és ezáltal a saját genetikai állományának továbbadása. A szexuális szelekció hosszú távú sikere, ha az egyedeknek a szaporodási teljesítménye nő (Garamszegi, 2010), amit a párszerzés és pármegtartás eredményességében figyelhetünk meg.

Azt, hogy sikeres lesz-e a párszerzés és képes lesz-e megtartani a párját egy egyed, elsősorban a hímekben kifejeződő másodlagos nemi jellegek képesek befolyásolni, mint a színezet (Hegyi és mtsai., 2008) vagy a madárének (Macdougall-Shackleton, 1997). Ezek a jellegek jelzéseként működnek a nemen belüli (intraszexuális) és a nemek közötti (interszexuális) kommunikációban (Searcy és Andersson, 1986). A másodlagos nemi jellegek képesek jelezni akár a jeladó kondícióját, egyedi tulajdonságait vagy a genetikai adottságait. Intraszexuális kommunikációban például jelezhetik a hímek győzelmi esélyét egy fizikai interakcióban (Maynard-Smith és Harper, 2003). Ez elsősorban direkt hasznot jelent a hím madarak számára, mert elkerülhetik a halálos vagy sebesüléssel járó összecsapásokat. A hím-tojó kommunikáció során viszont, a tojók számára direkt és indirekt haszonnal is jár, ha figyelembe veszik a hím jelzéseit (Kokko és mtsai., 2003), mert ha a tojó jobb kondíciójú hímet választ, akkor valószínűleg jobb minőségű territóriumhoz jut, a hím hatékonyabban tud védekezni a ragadozók ellen, vagy nagyobb segítséget képes nyújtani az utódgondozásban (Searcy és Yasukawa, 1996). A párválasztás indirekt előnye pedig az utódokban fog megjelenni, az előnyös genetikai tulajdonságok öröklődése révén.

A hímek nem hamisan reklámozzák magukat, a jó minőségű hím pompásabb jelleggel bír és nagyobb párosodási sikerrel (Kokko, 2001). A díszes jellegek kialakulását viszont különböző költségek szabályozzák, mint az immunrendszerre gyakorolt költség, a parazitáltság vagy nagyobb predációs veszély (Garamszegi, 2010; Zuk és Kolluru, 1998). A tojó mocsári sármányok (*Melospiza georgiana*) előnyben részesítik a vokális teljesítmény alapú választást, mert ez megbízhatóan tükrözi a hím minőségét (Ballentine, 2009). Az énekes teljesítmény korrelál az életkorral és a testmérettel.

A madárének egy komplex jelrendszer (Garamszegi, 2010), fontos másodlagos nemi jelleg elsősorban a hím madaraknál. Jelenlegi tudásunk szerint az énekesmadarak legtöbbje szaporodási időszakban énekel és a territóriumán belülről. Az ének a párkereső tojóknak és a rivális hímeknek is szól, jelzi a hím és territórium tulajdonságait. A hímek vokális teljesítménye befolyásolja a tojók viselkedésbeli választ (Ballentine és mtsai., 2004; Byers és Kroodsma, 2009). Egyes vizsgálatok arra eredményei alapján a tojók előnyben részesítik a kitartóbb, komplexebb énekű hímeket (Catchpole, 1987), mert az ének jelezheti a hím reprodukív tulajdonságait vagy a territórium minőségét a tojó részére, így ezáltal növekedhet a szaporodási sikere. Több vizsgálat foglalkozik a hímek közötti kommunikációval is, például, hogy a territóriumot foglaló hímeknek megváltozik az ének típusa a területükre lépő rivális hím hatására (Searcy és mtsai., 2000).

## 1.2. A madárének felépítése/fizikai jellemzői

A madárének egy viszonylag rövid szakasz (2-4 mp), de akár 20-30 mp hosszú is lehet, mint a foltos nádiposzáta (*Acrocephalus schoenobaenus*) (Beecher és Brenowitz, 2005) vagy a seregély (*Sturnus vulgaris*) (Eens és mtsai., 1993) esetében. Az egyes énekek jól elkülöníthetők a középük ékelődő nagyobb szünetek által, de néhány faj folyamatosan is képes énekelni. Az ének alapegysége a szillabus. A szillabusokból specifikus sorrend alakulhat ki és alkot frázisokat, motívumokat vagy énekeket (Mooney és mtsai., 2008).

A madáréneknek kvalitatív és kvantitatív tulajdonságai is vannak. A kvalitatív tulajdonságok az ének tartalmában nyilvánulnak meg, vagyis a szillabusok, frázisok szintjén. Ezzel szemben a kvantitatív tulajdonságok közé az madárének megszámlálható jellemzői tartoznak, mint az énekráta, vagyis a percenkénti énekek száma; az ének tempója, hogy milyen gyorsan követik a szillabusok egymást; az ének erőssége (amplitúdója), az ének hossza vagy az éneklésre fordított időtartam. Az énektartalomnak a szexuális szelekcióban betöltött szerepe viszont egyrészt a repertoárméretben nyilvánul meg, mely egy egyed vokális előadása során használt ének vagy énekelem típusok (szillabusok) számát jelenti (Garamszegi, 2010). Egyes fajok repertoár mérete 1 vagy 2 énektípusból áll csak, mint a rizscsirögénél (*Dolichonyx oryzivorus*) (Ammer és Capp, 1999). Az énekes verébsármánynak (*Melospiza melodia*) 6-13 énekből épül fel a repertoárja (Beecher, 2008), a széncinegének (*Parus major*) 2-5 énekből (Beecher és mtsai., 2000). Vannak azonban nagy repertoár méretű fajok is, amiknek több mint száz éneket is tartalmazhat, mint az énekes gezerigó (*Mimus polyglottos*) (Krebs és Kroodsma, 1980) vagy a fülemüle (*Luscinia megarhynchos*), ahol egy hím repertoárja akár 180 különböző énekből állhat (Kiefer és

mtsai., 2006) Továbbá számos vizsgálat bizonyította hogy a nagy repertoárméret előnyösebb az intraszexuális szelekcióban (Rundle, 1974), mint a párválasztásban.

Az énekesmadarakon belül (*Passeriformes, Oscine*) a madárének egyik fő jellemzője, melyre ebben a dolgozatban koncentrálok, hogy nem állandó, hanem változik, melynek két fő forrása a kontextus függő madárének használat és a tanulás. Kontextus függés alatt a konkrét kommunikációs szituációhoz való alkalmazkodást értjük, melyet sok fajnál vizsgáltak (lásd 1.3). A madárének egyeden belüli fejlődésében pedig fontos szerepet játszik még a vokális tanulás, mely során kialakul a fajra jellemző egyedi ének (lásd 1.4).

### **1.3. A madárének változása a kontextus függvényében**

A madárének a szexuális szelekcióban betöltött szerepének köszönhetően egy folyamatosan változó, dinamikus rendszer. A madarak rövid és hosszú távon is képesek megváltoztatni az éneküket. A rövid távú változást a különböző kontextusok idézik elő, ami lehet egy idegen hím belépése a territóriumra (Searcy és mtsai., 2000), a szomszéd énekének megváltozása (Beecher és Campbell, 2005), vagy egy predátor közeledése (Greig és mtsai., 2010). A különböző helyzetekre a madarak mozgási reakcióval vagy az énekük valamelyik paraméterének megváltoztatásával válaszolhatnak. A madarak nem csak az énekük tartalmát tudják változtatni, de az éneklésre fordított idő hosszát és az éneklés időzítését is (Peake és mtsai., 2005). Ezek mindegyike különböző éneklési stratégiának számít. Az énekes interakciók során kettő vagy több éneklő madár egy időben énekel, és ezáltal befolyásolják egymást az énekükkel (McGregor és mtsai., 2005).

Egyes fajok jól stimulálhatók hangvisszajátszásos kísérletekben (angolul „playback”) és ezáltal könnyen vizsgálhatók akár laborkísérletek, akár terepi kísérletek folyamán. Az énekes verébsármány közkedvelt alanya a kutatásoknak, több vizsgálat is foglalkozik az énekével (Beecher, 2008; Burt és mtsai., 2001; Hughes és mtsai., 1998), de a fülemüléket is gyakran használják énekes interakciók vizsgálatához (Hultsch és Todt, 1982; Kunc és mtsai., 2006; Reif és mtsai., 2015).

Egy hím madárnak egyfajta kontextust jelent, ha egy másik hím énekét hallja, akár szomszédos hímről van szó, akár egy idegen hímről. A territóriálisan viselkedő fajokra jellemző az úgynevezett „kedves-ellenségem” (dear-enemy) hipotézis, mely szerint a hosszú távú szomszédok előnyösebbek, mint az újak, mert tiszteletben tartják a már megállapított territórium határokat és hosszú távú jelzésekkel minimalizálni tudják a területi összecsapásokat (Briefer és mtsai., 2008). A szomszédos territóriumon élő fajtárs hímek osztoznak a repertoárjuk egy részében, amit közösen használt énekeknek („song sharing”)

nevezünk, és az ének megosztás mértékétől függ a territóriumuk megtartásának sikere (Beecher és mtsai., 2000; Beecher és Burt, 2004). Az énekes verébsármánynál tanulmányozták például, hogy a repertoárméretük egy részét osztják csak meg a szomszédok egymással és az ének típusaikat szelektíven használják föl a különböző interakciók során (Stoddard, 1996). Ugyanennél a fajnál vizsgálták a szomszédoknál közösen használt és az egyedi énekek szerepét (Beecher és Campbell, 2005) és megállapították, hogy az közösen használt énekekre a hímek agresszívan reagálnak egy interakció során, mint ha az ellenséges hím egyedi énekeket énekel. Az ének-típusának egyeztetése egy éneklési stratégia a hím madaraknál, ha hasonló típusú énekkel válaszol a betolakodó hím a territórium védő hím énekére, akkor agresszívan közelíti meg a másikat (Burt és mtsai., 2001; Vehrencamp, 2001). A hímek szelektíven olyan énektípusokat tartanak fenn, amelyek a legjobban illeszkednek az egyik rivális szomszéd énekeihez (DeWolfe és mtsai., 1989).

Alapvetően a hímek képesek felismerni a szomszédjaik énekét. Egy terepi playback kísérlet során a mezei pacstúró (*Alauda arvensis*) szomszéd felismerését vizsgálták, ahol a kontextus egy idegen hím és egy szomszéd hím éneke volt (Briefer és mtsai., 2009). Azt az eredményt kapták, hogy a szillabusok szekvenciája segíti a szomszédos hímek azonosítását, mivel ezekre a playback kísérlet során kisebb volt a territoriális válasz. Bebizonyították, hogy nem csak kis repertoárméretű fajok képesek felismerni a szomszédjaikat, hanem a nagy repertoárral rendelkező fajok is, mint pl. a vörösbegy (*Erithacus rubecula*) (Brindley, 1991). Erősebb mozgási válaszreakciót és átfedő éneket váltott ki belőle az idegen betolakodó hím hangját utánozó hanglejátszás.

Terepi playback kísérlet során barátposzáta (*Sylvia atricapilla*) énekét vizsgálták, ahol a kontextus a rivális hím énektartalma volt (Linossier és mtsai., 2015). Ennek megfelelően háromféle stimulust játszottak vissza, a teljes éneket, annak első részét (warble), vagy csak a második felét (whistle). A különböző stimulusokra adott válaszreakcióban, mint a latenciában, énekhosszban nem találtak összefüggést. De mivel mindhárom stimulus kiváltott válaszreakciót a fokális hímtől, valószínűsíthető, hogy mindkét rész fontos a hím-hím versengésben.

A vokális interakciók során nem csak az énekek tartalma, de az énekek időzítése is fontos. Sok vizsgálat foglalkozik vele, hogy a hímek változtatva válaszolnak a másik hím énekére, vagy nem várják meg, hogy a másik befejezze az énekét, hanem elkezdnek hamarabb énekelni, ezáltal az énekeik átfednek egymással (Gil és Gahr, 2002; Langemann és mtsai., 2000). Ha a hímek átfedő éneket énekelnek, az agresszív jel egy ellenséges madárral szemben (Camacho-Schlenker és mtsai., 2011) Fülemüléknél vizsgálták terepi

playback kísérlet során, hogy nem csak az átfedő éneklés, hanem az alternáló (váltakozó) éneklés időzítése is fontos információ hordozó (Naguib, 1999).

A dolgozatomban elsődlegesen a hím-hím közti kontextusokat ismertettem elsősorban, mert a vizsgálatomban is erre volt helyezve a hangsúly, de a madaraknak egy predátor jelenléte is kontextusnak számít, ilyenkor elsősorban vész jelzéseket fognak hallatni az énekeik helyett (Klump és Shalter, 1984). A kanadai cinege (*Poecile atricapillus*) vészjelzésében informálja például a többi madarat a predátor méretéről (Templeton és mtsai., 2005). A városi környezetben élő énekes verébsármányok is megváltoztatják az éneküket az antropogén zaj hatására (Wood és Yezerinac, 2006). A zajosabb területeken, magasabb frekvencián fognak énekelni, hogy hallatszódjanak az énekeik.

#### **1.4. Madarének tanulása**

A madarének hosszútávú egyeden belüli megváltozása a tanulás folyamatára vezethető vissza. Különböző élőlénycsoportok, pl. a cetek, a denevérek, az emberek és a madarak egy része képes csak vokális repertoárját tanulással bővíteni (Beecher és Brenowitz, 2005). A madarak közül három törzsfajlódásileg egymástól elkülönülő csoportban találtak fajokat, melyek képesek a vokális tanulásra: a papagájok (*Psittaciformes*), a kolibrifélék (*Trochiliformes*) és az énekes madarak (*Passeriformes*) rendjét (Beecher és Brenowitz, 2005).

A tanulás során az egyedek valamilyen új tudásra, ismeretre tesznek szert, az énekesmadarak például új énekelemeket képesek elsajátítani és beépíteni a repertoárjukba. Ez azért fontos a hím madaraknak, mert a tojók részben a tanult énekek alapján választanak párt maguknak (Searcy és mtsai., 1985). Egy vizsgálat során például a territóriumot védő hím és tojó énekes verébsármányok és mocsári sármányok (*Melospiza georgiana*) erősebben reagáltak a természetes énekekre, mint az izolációban nevelt fajtársaik énekére. Egyes vizsgálatok szerint pedig a tojók inkább a kikristályosodott énekeket részesítik előnyben (Ballentine és mtsai., 2004). Vannak olyan vándorló énekesmadarak, mint a csuklyás lombjáró, mely nem csak felismerni képes a szomszédjait, hanem a hosszú távú memóriájába képes elraktározni azok énekét (Godard, 1991). A hímeknek ez a képessége azonnali haszonnal jár, mert több energiát tudnak a következő párosodási szezonban a párválasztásra fordítani, mint a territórium védelemre.

Arra vonatkozólag, hogy életük folyamán meddig képesek tanulni a madarak megkülönböztetünk két csoportot, a kor-függő tanulókat (closed-ended) és a kor-függetleneket (open-ended). A kor-függő tanulók csak a születésük utáni első pár hónapban

képesek tanulni, mint a énekes verébsármány (Brenowitz és Beecher, 2005) és a zebrapinty (Lombardino és Nottebohm, 2000), vagy az első életévükben, mint az erdei pinty (Poulsen, 1951). A kor-független tanulók viszont az egész életük során képesek elsajátítani énekeket, mint a kormos légykapó (Eriksen és mtsai., 2011), a fülemüle (Kiefer és mtsai., 2006) vagy a kanári (Nottebohm, 1984).

A tanulás folyamata egy szenzitív időszakban történik a madarak életében, ami a szenzoros érzékelés szakaszából és a szenzomotoros tanulás fázisából áll. Azoknál a fajoknál, akik életkor-függő tanulók a tanulási időszak pár hónapra terjed csak ki, a kor-független tanulók esetében viszont minden évben bekövetkezhet ilyen időszak. A fiatal madár először hallgatja és megjegyzi a tanító éneket, majd később megpróbálja összeegyeztetni a saját hangját a korábban memorizált énekekkel, miközben hangosan próbálja az énekét (Mooney és mtsai., 2008). A szenzoros szakaszban tehát a madár elraktározza a memóriájában az énekeket, a szenzomotoros szakaszban pedig hangosan utánoz egy vagy több tanító madarat. A memóriában hosszan fognak tárolódni az énekek, a szezonálisan szaporodó fajoknál akár több hónapon keresztül is, mielőtt elkezdődik a hangutánzás időszaka. A mocsári és az énekes verébsármánynál a tanítás és az énekek megjegyzése késő tavasszal történik és csak a következő tavasszal fognak elkezdeni énekelni (Marler és Peters, 1981). Sok vizsgálat vonatkozik arra, hogy a fiatal madarak sokkal több énekelemet hallanak és memorizálnak, mint amiből a kikristályosodott énekük fog állni (Beecher és Burt, 2004; Nelson és Marler, 1994). A fiatal madarak eleinte egy úgynevezett előéneket (subsong) fognak énekelni, aminek fajra jellemző mintázata van, de kevésbé felismerhető szerkezete. Ez később egy plasztikus énekké formálódik majd ez fog egy kikristályosodott, fajra jellemző, de egyedi énekké átalakulni.

A madarak énektanulásában nagyon fontos szerepe van a szociális kontextusnak (Beecher és Burt, 2004). Már Marler (Marler, 1970) megfigyelte, hogy a koronás verébsármány hímnek akkor fejlődik normális fajra jellemző éneke, ha azt hallja fiatal korában a szenzitív időszakban. Ugyanennél a fajnál egy másik kísérlet során azt találták, hogy az érzékeny időszak után is képesek tanulni énekeket olyan tanítótól, akivel szociális kapcsolatban vannak még akkor is, ha a tanító egy másik faj (Baptista és Petrinovich, 1984). Nem csak egy kiválasztott tanító felnőtt madártól képesek tanulni a fiatalok, hanem egyszerűen a szomszéd fajtársak énekét hallgatva is (Beecher és mtsai., 1994). A szomszédokat hallgatva is a fiatalok tanulási időszak kiterjedtebb lesz (Nordby és mtsai., 2001). A fiatal énekes verébsármány három-négy felnőtt szomszédjának énekéből szelektálja ki azokat az énekelemeket, amiket beépít a repertoárjába. A fiatal madarak jobban



szerettek hallgatózással tanulni, mint hogy maguk lépjenek interakcióba másik egyeddel. Hallgatózás során két másik egyed énekes interakciójából gyűjt információt a hallgatózó egyed (Otter és mtsai., 1999; Peake és mtsai., 2005; Templeton és mtsai., 2010). Egy labor kísérlet során kimutatták, hogy a madarak jobban tanulnak a közel szomszéd egyedektől, mint a távolabbiaktól (Goldstein és mtsai., 2003). Egyes esetekben a hallgatózás hatékonyabb tanulási módszernek bizonyult, mint a közvetlen interakció, kétszer annyi éneket sajátítottak el azok az énekes verébsármányok akik ilyen módon tanultak (Beecher és mtsai., 2007).

A madarak énektanulási folyamatának három fő hipotézise van Beecher szerint (Beecher, 2008). A fiatal madarak vagy közvetlen interakcióval tanulnak idősebb tanító madártól, vagy egyszerűen csak hallják a fajtársak énekét, de képesek lehallgatni más hímek közötti interakciókat is, ezt szociális hallgatózásnak nevezik.

### **1.5. A vizsgált faj: az örvös légykapó**

Modell állatunk az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*), mely egy kis méretű, rovarévó, szociálisan monogám énekesmadár (Garamszegi és mtsai., 2007). Ivari dimorfizmus jellemzi, ami leginkább a tollazat színezetében és mintájában nyilvánul meg. Az örvös légykapó hosszú távú vonuló, a téli időszakot a trópusokon tölti és április környékén érkezik hazánkba (Garamszegi, 2010), majd július végén, augusztusban el is vonul. A hímek néhány nappal a tojók előtt érkeznek (Eriksson és Wallin, 1986), a megérkezésük után azonnal odút foglalnak és elkezdnek énekelni, hogy megvédjék a territóriumukat. A tojók néhány hímot meglátogatnak, majd az ének és az odú minősége alapján párt választanak maguknak (Pärt, 1994) Az éneklés a párba állás után abbamarad és a tojó, elkezd a fészket építeni. Általában egyszer költenek egy évben, 5-7 tojást raknak (Garamszegi, 2010).

Azért előnyösek a terepi playback vizsgálatokhoz a légykapók, mert jobban kedvelik a mesterséges odúkat, viszonylag könnyű őket megfogni és nagy a területhűségük, így könnyen követhetők festéssel vagy gyűrűs azonosítással több napon keresztül tartó kísérlet során is (Garamszegi, 2010). Az Eötvös Loránd Tudományegyetem Viselkedés Ökológiai csoportja közel harminc éve foglalkozik Magyarországon a pilisi populáció vizsgálatával. Kutatja a szaporodását (Török és Tóth, 1988), a táplálkozását (Rosivall és mtsai., 2005), a színezetét (Laczi és mtsai., 2013), a viselkedését (Krenhardt és mtsai., 2016), a parazitáltságát (Szöllősi és mtsai., 2016) és az énekét is (Vaskúti és mtsai., 2016).

Az örvös légykapó jól elkülöníthető szillabusokból építi föl az énekeit, mely énekek között 5-10 mp-es vagy hosszabb szünetek állhatnak. A repertoár méretük 15-90 szillabusig terjed (Vaskúti és mtsai., 2016), de nagyon egyed specifikus, két egyed repertoárja között kevesebb, mint 30% az átfedés (Garamszegi és mtsai., 2012). Az örvös légykapó énekének hossza átlagosan 2,6 másodperc (Wallin, 1986), az ének tempója pedig 2-5 szillabus/ mp.

Közel rokon faja a kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*), mellyel Európában sok esetben hibrid populációt alkot (Haavie és mtsai., 2004). A kormos légykapók gyakran ültetnek be és tanulnak különböző énekelemeket az örvös légykapótól, de az örvös légykapó tisztán a fajra jellemző énekét énekli, mivel egy korai ének megkülönböztetési szakasz (9 napos korig) biztosítja, hogy később szelektíven tudjanak tanulni (McFarlane és mtsai., 2016).

Feltételezzük, hogy az örvös légykapók egész életük során képesek éneket tanulni, mert a közeli rokon fajánál a kormos légykapónál kísérletesen bebizonyították, hogy képesek egész életük során tanulni (Eriksen és mtsai., 2011, 2009). A nagy repertoár méretű fajokra egyébként is jellemző a teljes életen keresztüli tanulás (Beecher és Brenowitz, 2005). Az is bizonyított, hogy az örvös légykapóknak kisebb a repertoár méretük fiatalabb korukban (Garamszegi és mtsai., 2007), amit a későbbi évek során növelhetnek szociális tanulóssal.

## 1.6. Célkitűzések

Az énekesmadarak éneke igen változékony és a különböző kontextusok hatására módosulni képes, amit az ének kvalitatív és kvantitatív jellegeinek megváltozásával tudunk vizsgálni. A fokális hímre nézve egyfajta kontextusnak számít, hogy van-e éneklő szomszédja vagy nincs, hogy egy másik légykapó az övétől eltérő, vagy az övéhez hasonló éneket énekel, de egy másik faj éneke is befolyásolhatja az énekét. Célkitűzéseink közé tartozott, hogy megválaszoljuk azt a kérdést, hogy fajtárs énekének hatására megváltozik-e az örvös légykapók éneke. Ahhoz, hogy ezt a kérdést meg tudjuk válaszolni, felállítottuk a hipotézisünket, hogy az örvös légykapó éneke meg fog változni különböző ingerek hatására. Vizsgálatunk eredményeként azt vártuk, hogy az örvös légykapó hímek énekrátája (percenkénti énekek száma), az énekük tempója (milyen gyorsan következnek a szillabusok egymás után), és hossza megváltozik (szillabus szám) a hangvisszajátszás hatására és nagyobb változatossággal fog énekelni (különböző szillabus típus/ének).

Másik fontos célkitűzésünk volt, hogy a madárének hosszú távú megváltozásának okát, a tanulást megvizsgáljuk az örvös légykapóknál. Arra a kérdésre kerestük a választ, hogy az egy éves vagy annál idősebb örvös légykapók tanulják-e az éneküket a költési területükön. A hipotézisünk az volt, hogy képesek tanulni, ezért azt az eredményt vártuk, hogy az örvös légykapók, képesek lesznek beépíteni új, ismeretlen szillabusokat az énekükbe, melyet hangvisszajátszásos kísérlet során hallanak.

## **2. Anyag és módszer**

### **2.1. Terepi módszerek**

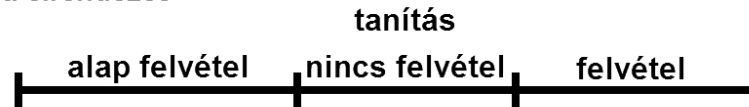
Kutatási területünk az Eötvös Loránd Tudományegyetem Állatrendszertani és Ökológiai tanszéke által fenntartott pilisi költőtelep volt, Pilisszentlászlótól 2-3 km-re. 2016 április közepétől május közepéig dolgoztunk terepen, naponta reggel 7-8 órától délig, hogy a madarak aktív éneklési időszakában, azaz a délelőtti órákban tudjunk hangot felvenni.

Örvös légykapó párkereső hímek énekét vettük fel parabolára erősített mikrofonnal és hangrögzítő készülékkel és 13 egyeddel hangvisszajátszásos (playback) kísérletet végeztünk. A madarak énekét parabola tányérhoz csatlakoztatott Sennheiser m62 mikrofonnal és Zoomh4n hangrögzítő készülékhez vettük fel. A hangrögzítő készülékhez fülhallgató volt csatlakoztatva, hogy könnyebb legyen a természetben hallani a fokális hímünket, akkor is, ha szemmel nem látjuk esetleg. A hangvisszajátszásos kísérlethez a hangokat Microtrack lejátszóhoz kapcsolt két 20 méteres kábelre erősített Bose sound colourlink hangszóróval játszottuk le eleinte, a későbbi vizsgálatokban már csak egy hangszórót használtunk. A lejátszó készüléket külső akkumulátor látta el energiával. A terepen ezeken kívül szükség volt még távcsőre, a fokális hím megfigyeléséhez, tollra és jegyzetfüzetre, hogy a megfigyeléseket és a felvételeket a későbbi feldolgozás során azonosítani tudjuk.

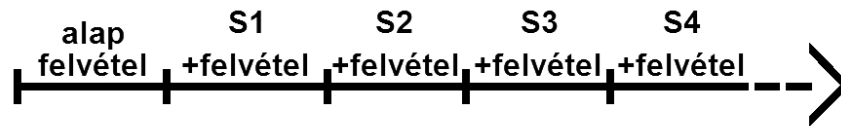
### **2.2. Kísérleti elrendezés**

Háromféle kísérleti elrendezésünk volt (1. ábra). Az első elrendezésben felvettünk egy híműtől alapnak körülbelül 50 éneket, majd még aznap egy óra hosszan lejátszottunk neki tanító éneket (1. lent). A tanítás után újra felvettük a hím énekét. A második elrendezésben is felvettünk alapnak énekeket. Az alap ének felvétele után különböző stimulusokat (a saját énekeiket, a saját éneküket összekevert sorrendű szillabusokkal, ismeretlen örvös légykapó énekeket a 2005-ös évből és kontrollnak kék cinege hangot) játszottunk le a hímnek random sorrendben, és közben folyamatosan felvettük a madarak válaszát. A harmadik kísérleti elrendezésben nem végeztünk kísérletet, csak felvettük a hímek énekeit a tanulás vizsgálatához kontroll csoportnak. A három kísérleti elrendezés alapján két fázisát tudtuk elkülöníteni az énekeknek: a tanítás után felvett énekeket és a stimulusok alatt felvett énekeket (1. táblázat). A továbbiakban ezeket a fázisokat fogom használni.

### 1. kísérleti elrendezés



### 2. kísérleti elrendezés



### 3. kísérleti elrendezés



**1. ábra:** A kísérleti elrendezéseink. Az S a stimulusokat jelöli, a PB pedig a hangvisszajátszást (playback).

Tizenhárom egyeddel végeztünk hangvisszajátszásos kísérletet és tizenhárom egyed volt a kontroll csoportba a harmadik kísérleti elrendezésbe tartozó hímekből, az a tizenhárom egyed, akiktől a legtöbb ének lett felvéve, ezért jól összehasonlítható a hangvisszajátszásos egyedekkel.

**1. táblázat:** A kísérletben szereplő tizenhárom hím énekvételeinek időpontjai és a hozzájuk tartozó fázisok.

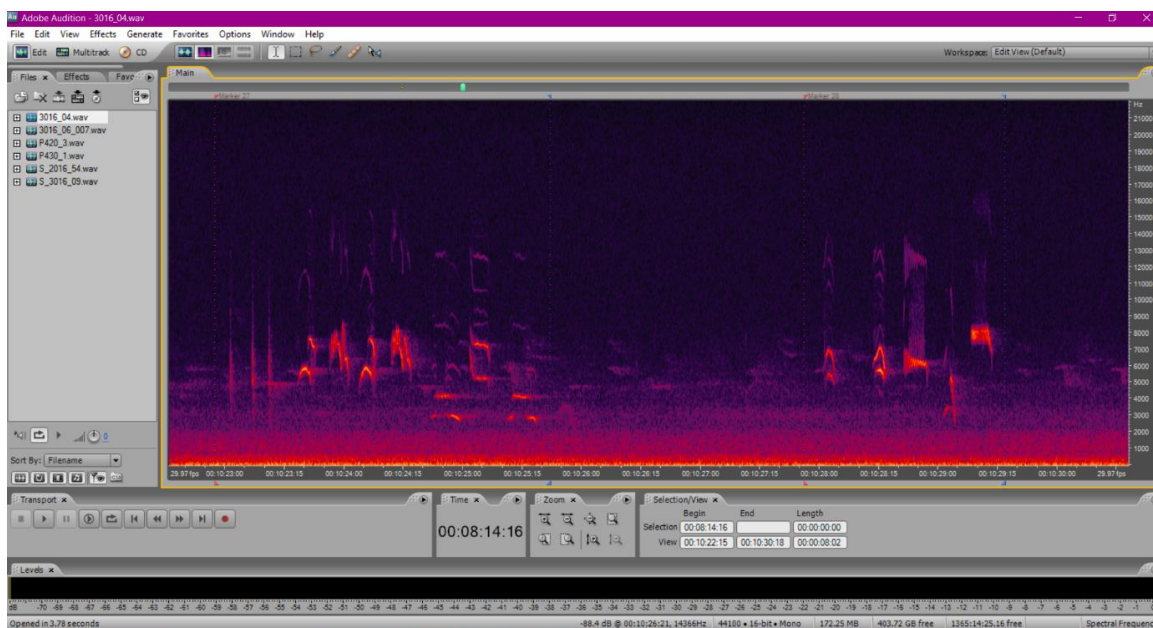
Egyedek azonosítója	Felvétel ideje	Kísérleti elrendezés	Fázisok
1. egyed	413-415	1.	alap, tanítás után
2. egyed	416-417	1.	alap, tanítás után
3. egyed	416-417	1.	alap, tanítás után
4. egyed	418-418	2.	alap, stimulusok közben
5. egyed	420-420	1.	alap, tanítás után
6. egyed	420-420	2.	alap, stimulusok közben
7. egyed	421-423	2.	alap, stimulusok közben
8. egyed	426-426	2.	alap, stimulusok közben
9. egyed	429-430	2.	alap, stimulusok közben
10. egyed	430-430	2.	alap, stimulusok közben
11. egyed	501-501	2.	alap, stimulusok közben
12. egyed	502-503	2.	alap, stimulusok közben
13. egyed	504-504	2.	alap, stimulusok közben

(A felvétel dátuma rövidítés a 413=4. hó 13.-át jelöli.)

A stimulusokhoz a hangot Adobe Audition 3.0 programmal készítettük. Frekvencia átviteli görbét készítettünk a hangfelvevő eszköz és a lejátszó eszköz alapján, hogy a legoptimálisabb minőségű hangot kapjuk vissza, amikor az éneklejátszás történik a hímeknek. Ezt filterként alkalmaztuk az elkészített stimulusainkhoz. Többféle 1 perces stimulust készítettünk a madaraknak: pontosan a saját énekeiket, a saját éneküket összekevert sorrendű szillabusokkal, ismeretlen örvös légykapó énekeket (2005-ös évből) és kontrollnak kék cinege hangot. Egy óra hosszú tanító ének is összevágunk a hím saját kevert sorrendű szillabusokból álló énekeiből és az ismeretlen örvös légykapó énekekből.

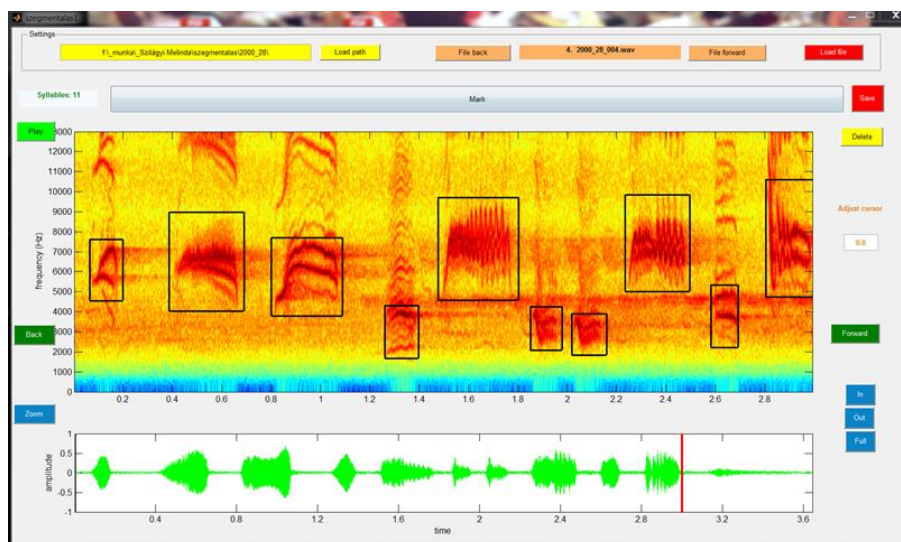
### 2.3. Akusztikus adatok feldolgozása

A terepi kísérlet felvételeiből kivágtam az énekeket az Adobe Audition 3 programmal (2. ábra) az Állatrendszertani és Ökológiai tanszék énekvágási protokollja alapján. A legalább három szillabusból álló énekeket vettem csak figyelembe és az számított különálló éneknek, ha nagyobb távolságot találtam az ének utolsó és a következő ének első szillabusa között, mint az énekben található szillabusok között. Azoknál a felvételeknél, amikor a hangvisszajátszás és a felvétel a hímtől egy időben történt, készítettem egy sztereó fájlt, ami egyszerre tartalmazta a felvételünket és a madárnak lejátszott énekeket a két sávban. Ezzel a módszerrel egyszerűen meg lehetett különböztetni, hogy a felvételen a vizsgált hímtől származó énekeket vágjam ki.



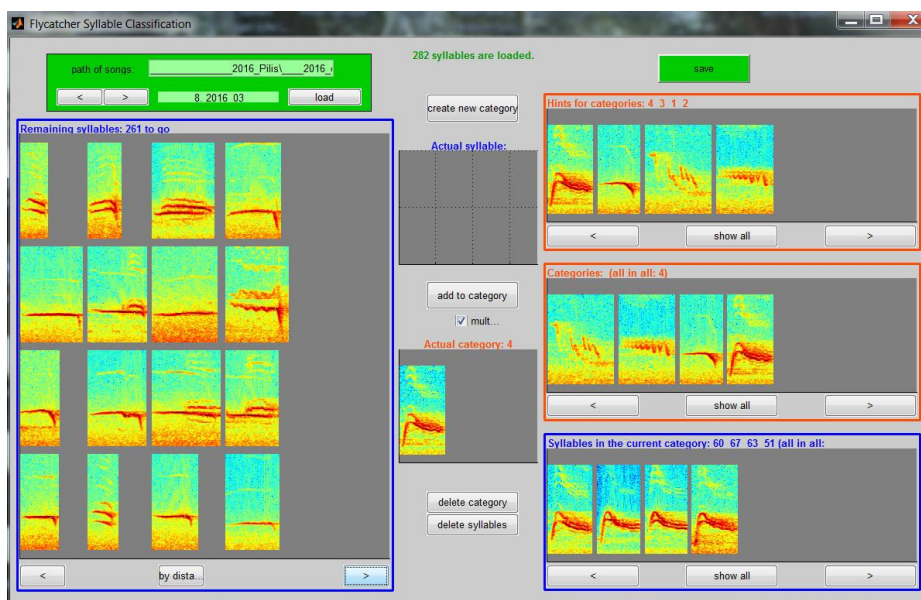
**2. ábra:** Az Adobe Audition 3.0 programba beolvasott énekvétel szonogramja. A vízszintes tengelyen az időt találjuk feltüntetve, a függőleges tengelyen pedig a frekvenciákat. A felvételen két ének látszik hosszabb szünettel elválasztva.

A kivágott énekekkel tovább dolgoztam és minden egyednél a felhasznált énekekben szegmentáltam a szillabusokat. Egy Matlab környezetben futó szegmentáló program (3. ábra) segítségével bejelöltem az énekekben található szillabusok elejét és végét és annak alsó és felső frekvenciáját, amit a program egy adatbázisba mentett el.



**3. ábra:** Szegmentáló program. Egy ének szonogramja a bejelölt szillabusokkal.

A későbbiekben csoportosítottam minden egyed összes szillabusát egy Matlab környezetben futó csoportosító programmal (4. ábra), ahol a forma és a frekvencia alapján különböztettem meg szillabus típusokat egymástól.



**4. ábra:** Csoportosító program. Egy egyed összes szillabusa kategóriákba sorolható forma és frekvencia alapján. A bal oldali dobozban a még csoportosítatlan szillabusokat találjuk, középen a soron következő szillabusot. A jobb felső dobozban a lehetséges, a jobb oldali középső dobozban a már elkülönített kategóriákat, a jobb alsó dobozban pedig az összes már besorolt szillabusot egy kategórián belül.

## 2.4. Statisztikai adatkiértékelés

Összesítettük az eredményeinket egy úgynevezett felvétel táblázatba, ami tartalmazta az összes 2016-os tavaszi énekvételeket. A táblázat tartalmazza az egyes felvételek idejét, hogy melyik telepen és odúnál végeztük a kísérletet, melyik madáron és milyen fajta kísérletet végeztünk vele.

A felvételtáblázat alapján és a felvételekből kivágott énekek alapján készítettünk egy énektáblázatot, ami tartalmazza az egyedekhez tartozó felvétel azonosítókat és az ahhoz tartozó énekazonosítókat. Az egyes énekekhez hozzárendeltük, hogy milyen fázisban énekelte a madár: alap, tanítás után vagy a stimulusok során.

Ahhoz hogy a rengeteg szillabust tudjuk kezelni, a szegmentálás és csoportosítás során elkülönített egyforma szillabus típusok egy azonosító számot kaptak egyedenként. Ebből egy szillabus táblázat készült, ami tartalmazza egyedenként az összes éneket, az énekekben előforduló szillabusokat és a hozzájuk tartozó szillabus típus számát.

A vizsgálatomban 13 felnőtt hím madár énekét vizsgáltam meg, amikkel hangvisszajátszásos kísérletet végeztünk és 13 hímet vettem kontrollnak a tanulás vizsgálatához, aminél nem volt kísérlet. A tizenhárom hangvisszajátszásos egyedtől 2751 éneket dolgoztam fel és 27633 szillabust csoportosítottam (2. táblázat), de még 5429 ének van kivágva, amit érdemes a továbbiakban megvizsgálni a kérdéseim szemszögéből. A 13-ból 4 egyednél történt tanító ének lejátszása úgy, hogy csak a playback lejátszása után vettük föl a hangját és 9 egyednél történt különböző stimulusokkal vizsgálat hogy párhuzamosan vettük a fokális hím énekét a playback szekvenciákkal (1. táblázat). A statisztikai vizsgálatunkba 4-4 egyedet vontunk be a kétféle kísérleti elrendezésből, azokat az egyedeket, ahol ugyanaznap történt az alap ének felvétel, mint a tanítás vagy a stimulusok lejátszása (1. egyed, 2. egyed, 3. egyed, 5. egyed, 6. egyed, 8. egyed, 10. egyed, 11. egyed). A kontextusfüggés és a tanulás vizsgálatára is tudjuk használni azokat az egyedeket is, akiknek tanítást játszottunk le és azokat is, akiknek stimulusokat, mert a tanító ének is kevert szillabusú énekekből és ismeretlen légykapó énekekből épül fel.



**2. táblázat:** A 13 egyedtől származó felvételekből kivágott énekek és csoportosított szillabusok száma.

Egyedek azonosítója	Énekek száma	Szillabusok száma
1. egyed	137	1117
2. egyed	100	727
3. egyed	107	1272
4. egyed	109	1410
5. egyed	100	1173
6. egyed	169	1605
7. egyed	334	3343
8. egyed	436	4349
9. egyed	399	3837
10. egyed	176	1724
11. egyed	283	2936
12. egyed	238	2612
13. egyed	163	1528

#### 2.4.1. Kontextusfüggés vizsgálata

Megvizsgáltuk az ének klasszikus bélyegeit az éneksorozatok szintjén, amit az ének ráta fejez ki a legjobban, vagyis a percenkénti énekek száma. Az ének szintjén is megnéztük klasszikus bélyegeket pl. az ének tempóját, vagyis hogy milyen gyorsan következnek a szillabusok egymás után és az ének hosszát, hogy hány szillabus fordul elő egy énekben. Illetve kíváncsiak voltunk az ének változatosságára is, hogy az egyed hány különböző szillabuszt használ egy éneken belül. Egyeden belüli vizsgálatot végeztünk, hogy lesz-e változás az ének klasszikus paramétereiben az alap énekekhez képest a különböző fázisokban. Minden egyedtől  $30 \pm 2$  SD éneket használtunk fel a tesztekhez.

Először összehasonlítottuk az alap és a tanítás utáni felvételre számolt énekrátát annál a négy egyednél, akiknél az első kísérleti elrendezést használtuk (1. egyed, 2. egyed, 3. egyed, 5. egyed). Páros t-próbát alkalmaztunk, amibe belevettük az egyedeket és a stimulusokat. Megnéztük az énekráta változását azoknál az egyedeknél is, akiknél a második kísérleti elrendezést használtuk (6. egyed, 8. egyed, 10. egyed, 11. egyed). Ebben az esetben is páros t-próbát alkalmaztunk, hogy van-e különbség az énekrátában az alap énekek és a stimulusok közben felvett énekek között.

Megvizsgáltuk az énekek hosszát az énekekben előforduló szillabus szám alapján, az ének tempóját és az ének változatosságát (komplexitását) is, vagyis hogy hány szillabus típus fordul elő egy énekben. Külön tesztet végeztünk azoknál a madaraknál ahol alap és tanítás utáni fázisban lettek fölvéve az énekek (1. egyed, 2. egyed, 3. egyed, 5. egyed) és külön azoknál, ahol alap fázisban és stimulusok közben lettek fölvéve (6. egyed, 8. egyed, 10. egyed, 11. egyed). Mind a hat esetben két kevert lineáris modellt készítettünk, amikben az egyed random faktorként szerepelt, függő változóként pedig az énekhossz, az énektempó vagy az ének változatossága. Az első modellbe nem szerepelt fix faktor, a második modellbe viszont belevettük fix faktorként hogy kapott-e a madár stimulusokat, vagyis melyik fázisba vettük fel az énekét, az alapban vagy a stimulusok után vagy közben. A két modellt minden esetben likelihood-arány tesztel hasonlítottam össze.

#### **2.4.2. Tanulás vizsgálata**

13 egyednél tudtunk tanulást vizsgálni, ahol új szillabus tartalmú énekeket játszottunk le vagy kevert sorrendű szillabusokból álló saját éneket vagy ezek keverékét a hosszú tanító énekekben. Összehasonlítottuk a 13 hangvisszajátszásos egyedet azzal a 13 kontroll egyeddel, akiknél nem volt kísérlet.

Készítettünk két csoportot, az egyik csoportba a 13 kontroll egyeddel, a másikba a 13 hangvisszajátszásos egyeddel. Minden kísérletes madarat párba állítottunk egy kontroll madárral, akitől ugyanannyi éneket vettünk bele a vizsgálatba. Megnéztük az egyes egyedeknél, hogy hány olyan szillabus típus fordult elő, amit az alap felvételben nem, de később énekelt a madár és a neki lejátszott énekek tartalmazták. Ezeket a szillabus típusokat a továbbiakban új szillabus típusoknak fogom nevezni. A kontroll madárnál is megnéztük, hogy ugyanannak a playback fájlnak a hatására, amit a párjának ténylegesen lejátszottunk találunk-e új szillabusokat az alap ének után.

Azt teszteltük, hogy a hangvisszajátszásos egyedeknek több lesz-e az új szillabusa, mint a kontroll csoportnak, ezért Mann-Whitney tesztet végeztünk egyoldali p értékkel.

### 3. Eredmények

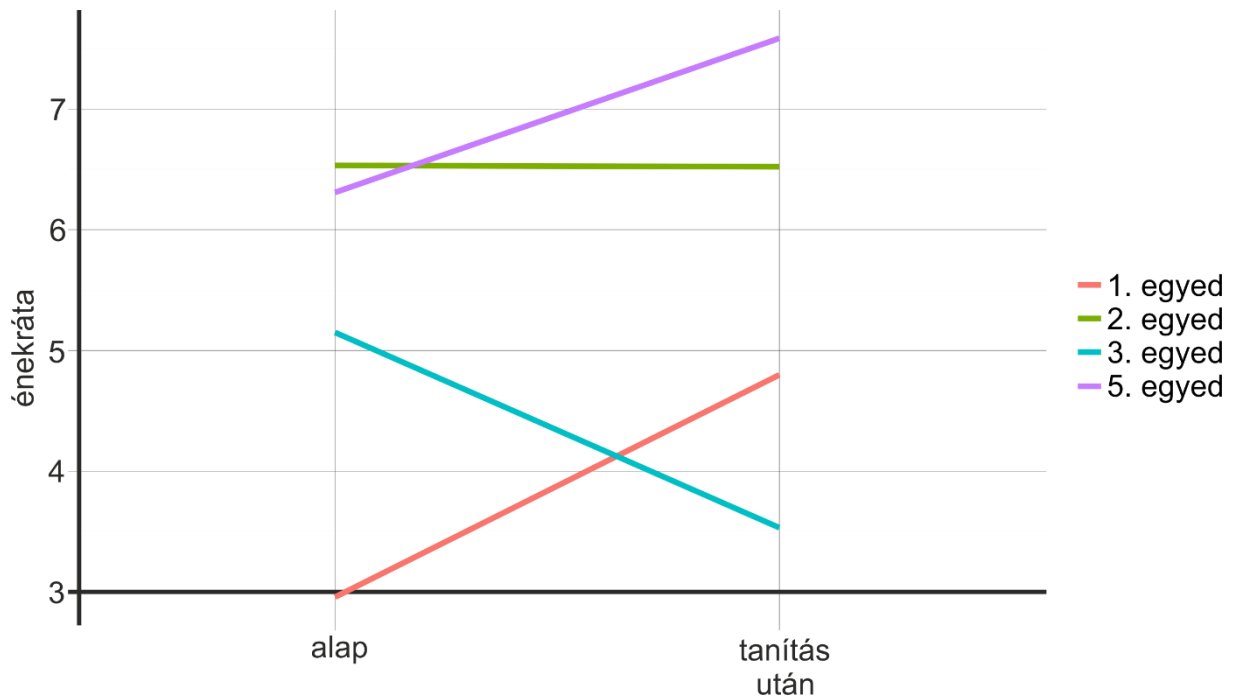
#### 3.1. Kontextus függés vizsgálata

Az első vizsgálatunkban az énekráta változására voltunk kíváncsiak a stimulusok hatására, ezért minden egyed énekeire számoltunk fázisonként egy énekrátát (3. táblázat).

**3. táblázat:** Az egyes egyedek énekrátái.

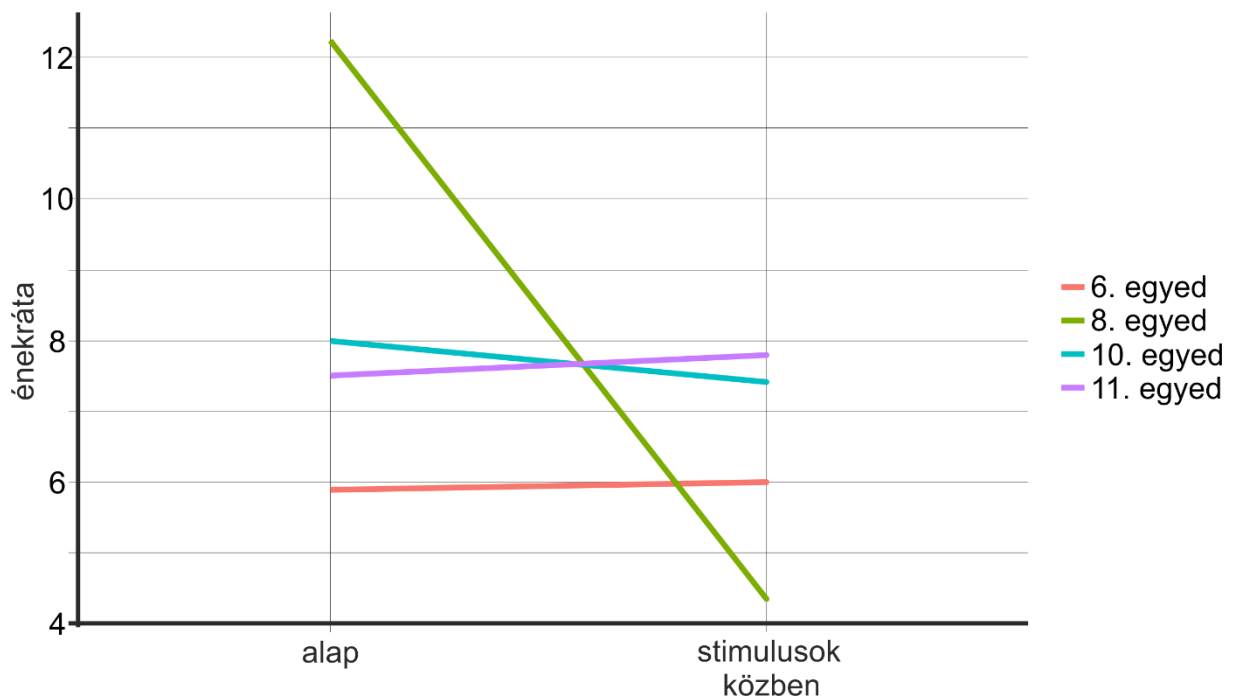
Egyed	Fázis	Énekszám	Énekráta
1	alap	28	2,953984
1	tanítás után	30	4,8
2	alap	30	6,537087
2	tanítás után	30	6,521739
3	alap	30	5,152337
3	tanítás után	29	3,529412
5	alap	30	6,315789
5	tanítás után	30	7,594937
6	alap	30	5,882353
6	stimulusok közben	30	6
8	alap	30	12,2449
8	stimulusok közben	30	4,347826
10	alap	30	8
10	stimulusok közben	30	7,407407
11	alap	30	7,5
11	stimulusok közben	30	7,792208

Az alap énekek és a tanítás utáni énekek között nem kaptunk szignifikáns különbséget az énekrátában (páros t-próba;  $t = -0,48$ ;  $df = 3$ ;  $p=0,66$ ) az első kísérleti elrendezés egyedeinél (5. ábra).



**5. ábra:** Az énekráta azoknál az egyedeknél, ahol a tanítás után történt a hangfelvétel.

Azoknál az egyedeknél sem kaptunk szignifikáns különbséget (páros t-próba;  $t = 1,03$ ;  $df = 3$ ;  $p\text{-value} = 0,38$ ), akik a második kísérleti elrendezésben szerepeltek (6. ábra) az alap énekek és a stimulusok közben felvett énekek között.



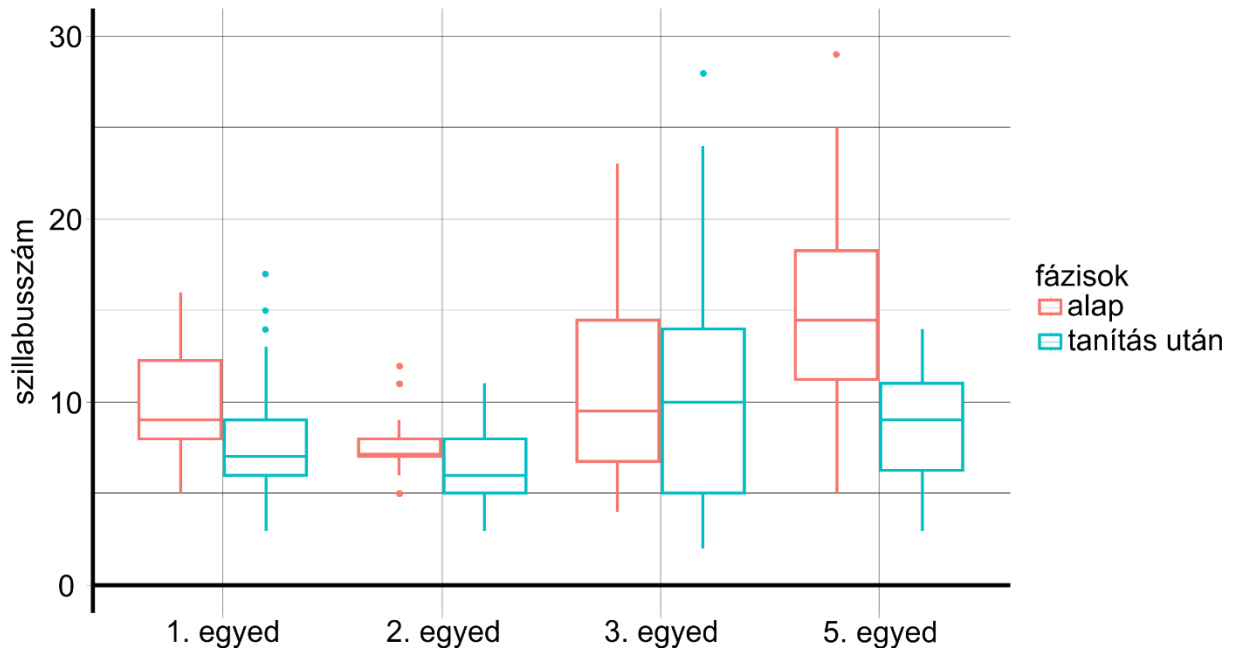
**6. ábra:** Énekráta azoknál az egyedeknél, ahol a stimulusok közben történt a hangfelvétel.

Minden egyed minden énekére kiszámoltunk egy ének hossz értéket, vagyis hogy hány szillabust találunk benne, egy énektempó értéket, és egy komplexitás értéket (4. táblázat).

**4. táblázat:** Az alap, a tanítás utáni és stimulusok közbeni énekek hosszának, tempójának és komplexitásának átlagos értékei  $30 \pm 2$  SD ének alapján.

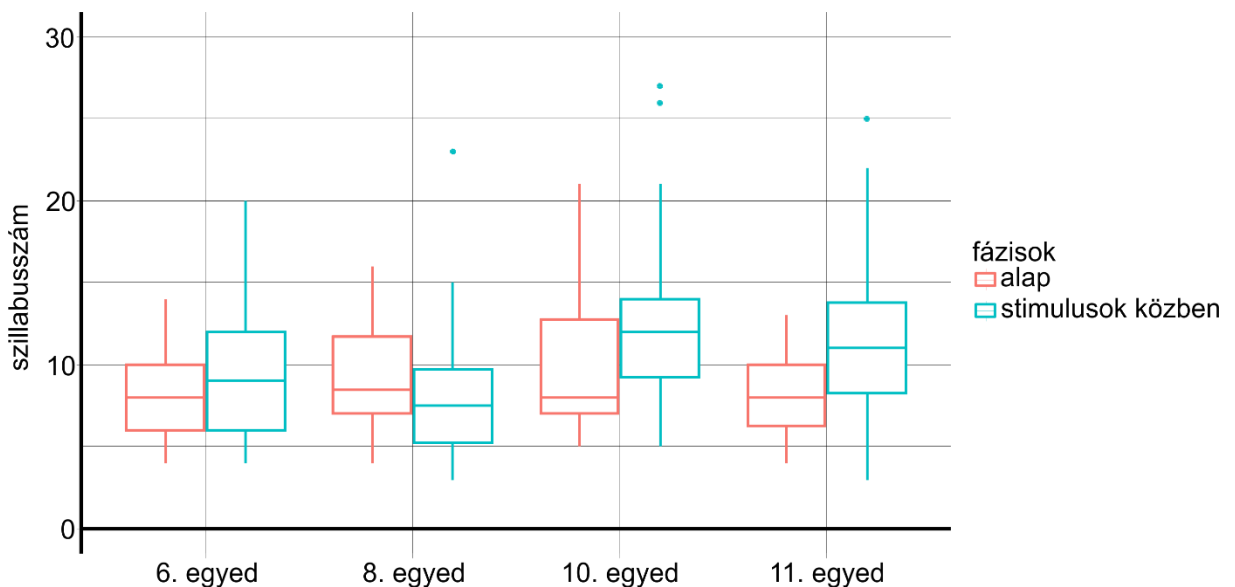
Egyed	Fázis	Énekszám	Szillabusszám	Tempó	Komplexitás
1	alap	28	9,93	2,98	0,81
1	tanítás után	30	8,13	3,04	0,81
2	alap	30	7,47	3,64	0,59
2	tanítás után	30	6,40	3,53	0,62
3	alap	30	13,83	3,43	0,72
3	tanítás után	29	10,72	3,72	0,68
5	alap	30	15,37	3,40	0,73
5	tanítás után	30	8,73	3,54	0,79
6	alap	30	8,33	4,04	0,51
6	stimulusok közben	30	9,43	3,86	0,55
8	alap	30	9,43	3,65	0,82
8	stimulusok közben	30	8,07	3,42	0,85
10	alap	30	10,00	3,29	0,87
10	stimulusok közben	30	12,77	3,28	0,85
11	alap	30	8,00	4,14	0,76
11	stimulusok közben	30	11,80	4,19	0,81

Megnéztük, hogy van-e szignifikáns különbség az ének hosszában, amit az énekekben található szillabus szám fejez ki a legjobban. Azoknál az egyedeknél, ahol az alap énekeket és a tanítás utáni énekeket hasonlítottuk össze, szignifikáns eltérést kaptunk (likelihood-arány teszt;  $X^2=15,94$ ;  $df=1$ ;  $p < 0,001$ ), vagyis a stimulusok hatására az énekekben található szillabusok száma lecsökkent (7. ábra).



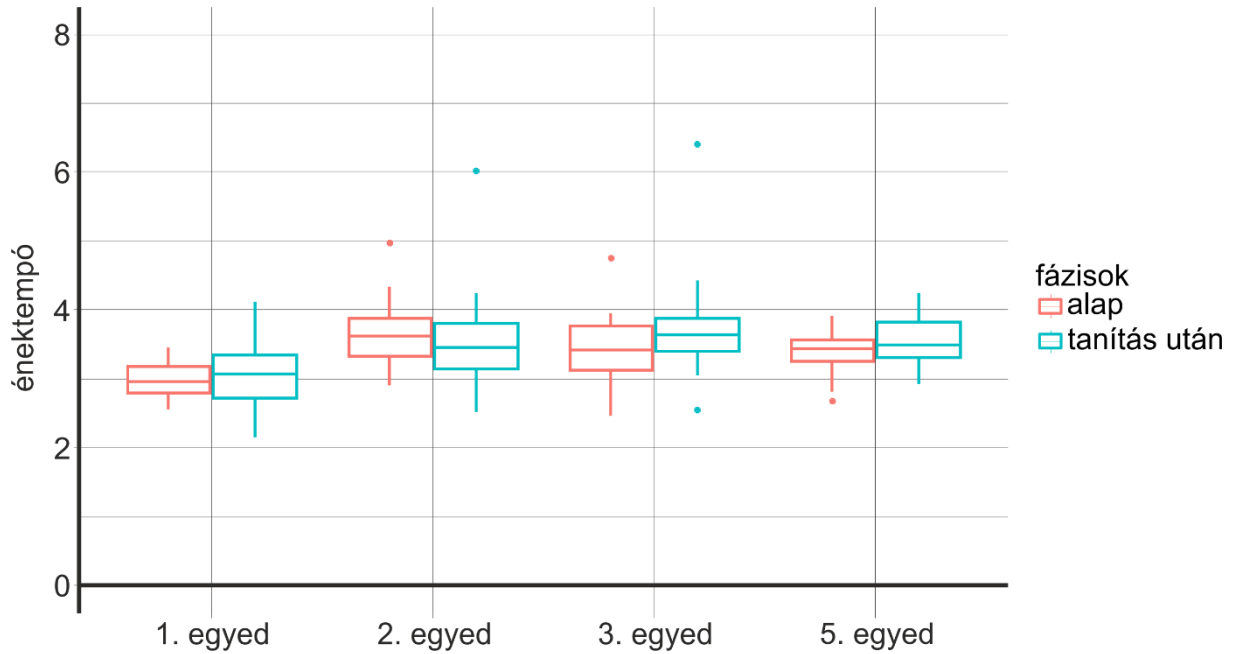
**7. ábra:** Az új szillabusok száma az alap és a tanítás utáni ének során négy egyednél.

Ugyanezt megnéztük azoknál az egyedeknél, amelyeknek a stimulusok közben vettük föl az énekeiket. Ebben az esetben a stimulusok az ismeretlen és a kevert szillabusokat tartalmazó playback szekvenciák voltak. Szignifikáns különbséget kaptunk az énekhosszban az alap énekek és a stimulusok közben felvett énekek között (likelihood-arány teszt;  $X^2=8,79$ ;  $df=1$ ;  $p=0,003$ ). A stimulusok hatása alatt szignifikánsan megnövekedett az énekek hossza (8. ábra).



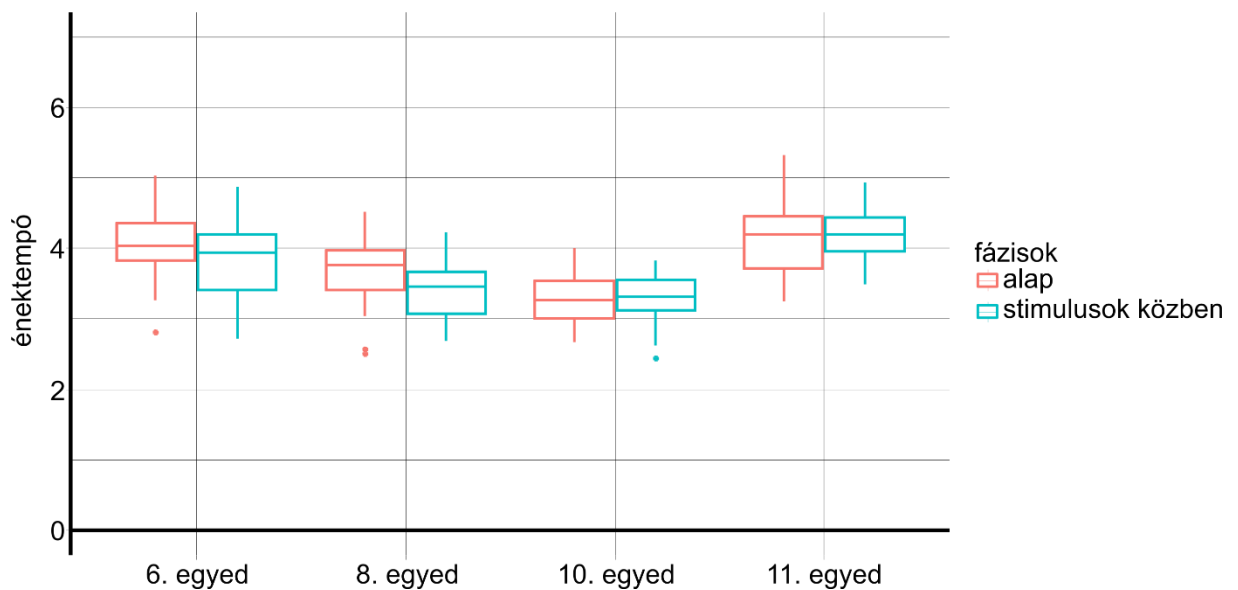
**8. ábra:** Az új szillabusok száma az alap és a stimulusok utáni ének során négy egyednél.

Megnéztük a különbséget az alap énekek és a tanítás utáni énekek között az énektempó szintjén is, ahol nem kaptunk szignifikáns különbséget (likelihood-arány teszt;  $X^2=2,45$ ;  $df=1$ ;  $p=0,11$ ). (9. ábra)



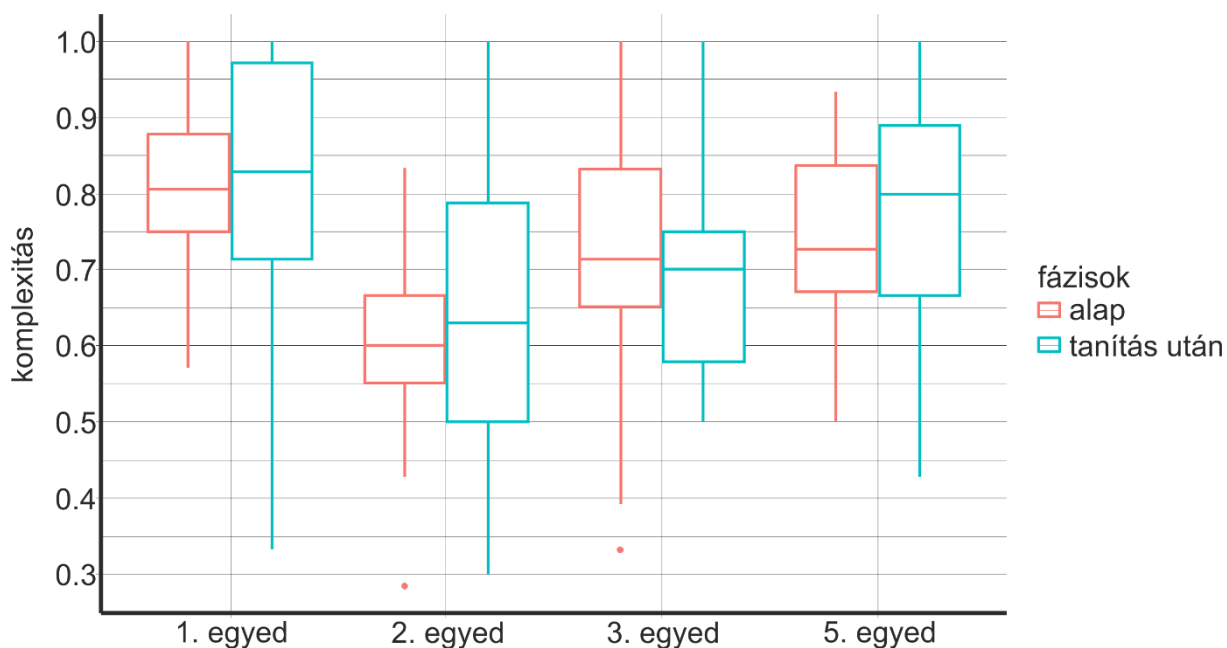
**9. ábra:** Az ének tempója az alap és a tanítás utáni énekek esetében.

Megnéztük az ének tempóját azoknál a madaraknál is, ahol az énekvétel a stimulusok közben történt, de itt sem kaptunk szignifikáns különbséget (likelihood-arány teszt;  $X^2=2,65$ ;  $df=1$ ;  $p=0,104$ ). (10. ábra)



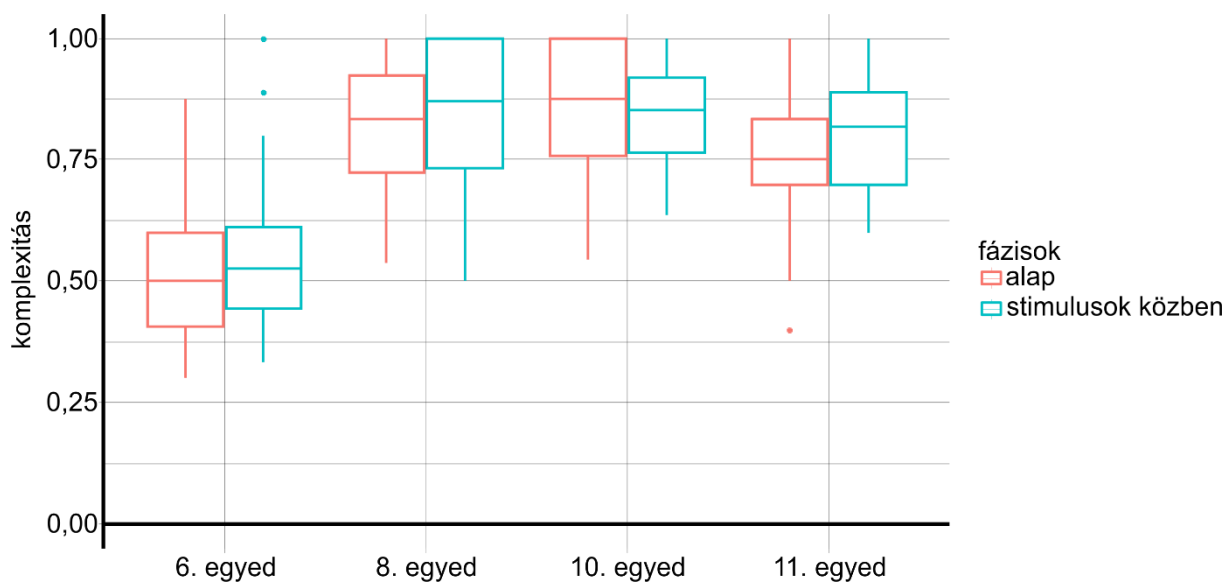
**10. ábra:** Ének tempó az alap énekekben és a különböző stimulusok hatására.

Nem kaptunk szignifikáns különbséget a szillabusok változatosságában sem (likelihood-arány teszt;  $X^2=0,37$ ;  $df=1$ ;  $p=0,543$ ) az alap és a tanítás utáni énekekben (11. ábra).



**11. ábra:** Az ének komplexitása az alap és a tanítás utáni énekekben.

Azoknál az egyedeknél is megvizsgáltuk az ének komplexitását, ahol a stimulusok közben volt az énekvétel (12. ábra), de ott sem találtunk szignifikáns különbséget (likelihood-arány teszt;  $X^2=1,64$ ;  $df=1$ ;  $p=0,2$ ).



**12. ábra:** Az énekek komplexitása az alap énekekben és a különböző stimulusok hatására.



### 3.2. Tanulás vizsgálata

A tanulás vizsgálatánál a kontroll csoportban 2 egyednél fordultak elő új szillabus típusok, az 1. egyednél két új szillabus típus, a 9. egyednél pedig 1 szillabus típus. Azoknál az egyedeknél, akiknél hangvisszajátszás volt, 5 egyednél fordultak elő ilyen szillabus típusok (5. táblázat).

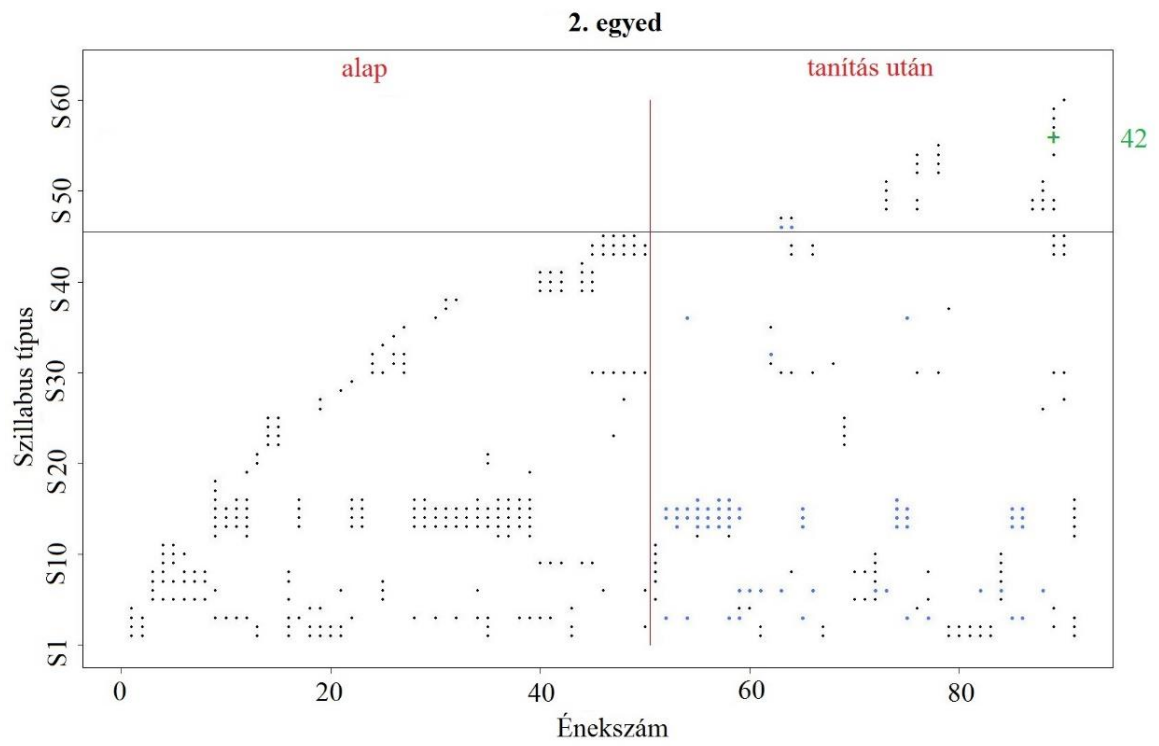
Összehasonlítottam, hogy több új szillabus típus jelenik-e meg a hangvisszajátszásos csoportban, mint a kontroll csoportban, de nem kaptam szignifikáns különbséget (Mann-Whitney teszt;  $W=65$ ;  $p = 0,1054$ ).

**5. táblázat:** A két csoportban talált új szillabus típusok száma.

Egyedek	C új szillabusok	PB új szillabusok
1. egyed	2	0
2. egyed	0	1
3. egyed	0	3
4. egyed	0	0
5. egyed	0	0
6. egyed	0	0
7. egyed	0	0
8. egyed	0	1
9. egyed	1	0
10. egyed	0	1
11. egyed	0	2
12. egyed	0	0
13. egyed	0	0

(A C csoport a kontroll csoport, a PB csoport, ahol hangvisszajátszás történt.)

Minden hangvisszajátszásos egyedről készítettem ábrát, ahol feltüntettem az új szillabusokat az alap ének után. A 2. egyed ábráját szemléltetem (13. ábra), ahol a zöld kereszt jelöli azokat a szillabusokat, amik az alap énekben nem fordultak elő, viszont a hangvisszajátszás során igen és később énekelte a madár. A szillabusok az ábrán az időbeli megjelenésük alapján lettek típusokba sorolva. A függőleges vonal választja el az alap és a tanítás utáni énekeket, a vízszintes vonal pedig jelzi, hogy mely szillabus típusok fordultak elő az alap énekben és melyek jelentek meg a tanítás után csak.



**13. ábra:** A 2. egyed énekeiben előforduló szillabus típusok az alap énekben és a tanítás utáni énekvétel alatt.

## 4. Diszkusszió

### 4.1. Kontextus függés vizsgálata

Az eredményeim alapján a hipotézisünknek tartható, mivel az ének hosszában szignifikáns változást tapasztaltunk a stimulusok hatására. Az énekrátában, az ének tempójában és változatosságában nem mutatkozott változás.

Az énekráta és az énekhossz egyes vizsgálatok szerint inkább a tojóknak jelzés, mivel a hosszabb és magasabb énekrátájú hímet preferálják például a kormos légykapók is (Gottlander, 1987). A kormos légykapók átlagos énekrátája nem korrelál a korrallal, a testmérettel vagy a színezettel (Gottlander, 1987), ezért is lehetséges, hogy kevesebb szerepe van a hímek közötti kommunikációban. Ez lehetséges magyarázata lehet, hogy miért nem tapasztaltunk változást az énekrátában. Barátposztánál az énekráta jelzés a terület minőségéről (Hoi-Leitner és mtsai., 1995). Hangvisszajátszásos kísérletben tesztelték, hogy a tojó a magasabb énekrátát preferálja, mert a magasabb énekrátánál jobban megközelíti a hangszórót és az énekes válasza is nagyobb. A macskamadárnál (*Dumetella carolinensis*) az énekráta jobb mutató a szülői minőségről, mint az ének változatossága (komplexitása) (Dolby és mtsai., 2005). A hímek másik hím jelenlétében elsősorban nem az énekrátát változtatják meg, hanem az ének tartalmát vagy az énekük időzítését (Burt és mtsai., 2001; Searcy és Beecher, 2009; Vehrencamp, 2001). Lehetséges, hogy a további vizsgálatokban érdemes lenne az ének szillabustartalmának változását elemezni és nem az ének kvantitatív bélyegeit. Az idősebb kövi verebek (*Petronia petronia*) alacsonyabb énekrátán és magasabb hangerősséggel énekelnek, mint a fiatalok (Nemeth és mtsai., 2012), az énekeik teljesítménye a korukat és a reprodukív sikerüket tükrözi.

Általánosan elmondható a madarakra, hogy az ének komplexitása és a reprodukív siker között pozitív kapcsolat van (Garamszegi és mtsai., 2012). Seregélynél az ének komplexitása a hím minőség mutatója a lehetséges vetélytársak tájékoztatására (Mountjoy és Lemon, 1991), inkább az intraszexuális kommunikációban tölt be fontos szerepet, mindemellett a vizsgálatunkban nem mutatott változást a komplexitás az örvös légykapók énekében. Az ének komplexitása összefügg a tanulási képességgel hím zebra pintyeknél (*Taeniopygia guttata*) (Boogert és mtsai., 2008), a több ének frázissal rendelkező hímek kevésbé próbálnak a későbbiekben tanulni, mint azok a társaik, akiknek kevesebb van.

Garamszegi (Garamszegi és mtsai., 2007) vizsgálta már az örvös légykapó ének paramétereit minden egyedtől 20 ének alapján. A repertoár méretük átlagosan 26,9 szillabus

volt, az énekráta  $4,07 \text{ min}^{-1}$ ; az énektempója  $3,63 \text{ s}^{-1}$ ; az ének hossza  $2,93 \pm 0,09$  szillabus, az énekek komplexitása pedig  $0,65$ . A mi vizsgálatunkba, ha csak az alap énekekre számoltam átlagot  $30 \pm 2$  ének alapján az énekráta átlagosan  $6,82 \text{ min}^{-1}$ ; az ének tempója  $3,57 \text{ s}^{-1}$ ; az ének hossza  $10,30$  szillabus, a komplexitás pedig  $0,73$ .

Hosszabb távon jó lenne több egyedet vizsgálni az örvös légykapók ének paramétereinek vizsgálatához, mert az alacsony mintaelem szám miatt nem vonható le releváns következtetés az eredményeimből.

## 4.2. Tanulás vizsgálata

Az eredményeim alapján nem volt tartható a hipotézisünk, hogy az egy éves vagy annál idősebb örvös légykapó hímek képesek új szillabusokat tanulni a fajtársaiktól. A kapott eredmények azonban mégiscsak egy trendre utalnak. Több olyan egyed fordult elő a hangvisszajátszásos csoportban, szám szerint öt, ahol megjelentek az alap ének után olyan szillabusok, amiket az alap énekében nem találtunk meg a madárnak, de a playback fájlok tartalmazták. Mivel azonban olyan esetek is előfordultak, hogy a kontroll madár énekében jelentek meg új szillabusok, szám szerint két egyednél, ezért feltételezhető hogy az örvös légykapó hímek repertoárjában már szerepeltek azok a szillabusok, csak nem használta őket.

Ezt a képességet Eriksen (Eriksen és mtsai., 2011) vokális plaszticitásnak nevezi és fontosnak találja megkülönböztetni a valódi énektanulástól felnőtt madaraknál. Az énekes plaszticitás lehetővé teszi, hogy a madár már korábban megjegyzett énekelemeket használjon, rejtett repertoárt vagy ritkán használt szillabusokat elevenítsen fel. Eriksen a kormos légykapóknál, az örvös légykapók rokon fajánál mutatta ki az énekes plaszticitást, hogy a nagy repertoár méretű hímek nagyobb rejtett repertoárral is rendelkeznek, így valószínűleg nagyobb eséllyel tud olyan szillabusokat használni, amely énekegyeztetésre alkalmas. Fülemléknél is bizonyították, hogy attól hogy bizonyos daltípusokat nem énekelnek az idősebb madarak, a repertoárjukban szerepel, mert fiatal korukban sikeresen megtanulták (Kiefer és mtsai., 2014).

Kiefer (Kiefer és mtsai., 2014) szerint az állatok korlátozzák a használatát a teljes repertoárjuknak, különböző kontextusok függvényében használják az egyes énektípusokat. Elsősorban nem tanulási korlátok okozzák, hogy nem éneklük a repertoárjuk egy részét, hanem a differenciált használat. A differenciált repertoár használat oka lehet, hogy elkerüljék az agressziót (Rohwer, 1978), a neurológiai korlátok (MacDougall-Shackleton és mtsai., 2005), vagy az hogy egyes énektípusok éneklése nagyobb tapasztalatot igényel, nagyobb

kihívás a hím számára, viszont jobban tükrözi a minőségét a hímnek (Ballentine, 2009; de Kort és mtsai., 2009).

Mivel szignifikáns eredményt nem kaptunk a tanulás vizsgálatánál, de trendszerű az eredményünk érdemes folytatni a vizsgálatot a későbbiekben több egyed bevonásával és a kísérleti elrendezések egységesítésével.

### **4.3. Az előkísérlet módszertani értékelése**

A kísérletünk egy pilot project volt, vagyis az eredményeink a következő terepi kísérleteket fogják elősegíteni. Próbálkozásaink a legalkalmasabb módszer kidolgozására készültek, hogy örvös légykapókat tudjunk terepen playback kísérlettel vizsgálni.

A madarak énekét laborban és terepen szokták vizsgálni. Számos vizsgálatot végeztek laborkörülmények között fülemülével (Kiefer és mtsai., 2009) vagy koronás verébsármánnyal (*Zonotrichia leucophrys*) (Baker, 1983). Laborban azért előnyös dolgozni, mert kontrollált körülmények között tudnak kísérletet végezni (Catchpole, 1987). A madarénekekkel való kutatásokban a legtöbb vizsgálatot terepen végzik, mert viselkedésközpontú szempontból jobban vizsgálhatóak a madarak. McGregor, az elsők között volt (McGregor és Avery, 1986), akik terepen vizsgálták ének tanulást. Számos hangvisszajátszásos kísérletet végeztek már a különböző fajok vizsgálatához (Burt és mtsai., 2001; Eriksen és mtsai., 2011; Hoi-Leitner és mtsai., 1995; Kiefer és mtsai., 2011).

Az örvös légykapók énekét nem vizsgálták még terepen, ezért a többi fajnál használt playback módszereket próbáltuk alkalmazni. Úgy találtuk, hogy alkalmasak a régebbi örvös légykapók énekei a playback fájlok készítéséhez, énekes verébsármánynál is a szezon előtt elpusztult madarak énekét használták hanglejátszáshoz (Templeton és mtsai., 2010). A hangszórót a territóriumon kívülre kell helyezni, mert az első pár egyednél, amikor a territóriumon belülre raktuk a madarak nem énekeltek, hanem megtámadták a hangszórót. Amikor egy szomszédos légykapó territóriumára tettük a hangszórót, az sem volt a legalkalmasabb, mert akkor a szomszédos légykapó támadta meg. Alapvetően nehéz a territórium határát kiszámítani az örvös légykapóknál, mert nagyon nagy egyedi varianciákat találtunk benne. Egyes egyedeknek elnyújtott keskeny territóriumuk van, több 10 méter hosszan, vannak, akiknek pedig sokkal kisebb.

Egyféle kísérleti elrendezést kellene alkalmazni a későbbiekben a hímekre, kevesebb éneket felvenni, alapnak kb. 50 éneket, és a stimulusokkal maximum egy órán keresztül kísérletezni velük, mert akkor több egyedről lehet felvenni hangot a délelőtti folyamán és kevésbé fáradnak talán el a madarak.

A mély hang kevésbé hallatszik a felvételen, ezért nehezen dekódolhatók az információk, amiket a felvétel alá mondunk. Ha az örvös légykapó mozgását szeretnénk vizsgálni, érdemes lenne térképet rajzolni, mert a felvételek feldolgozása során nem lehet értelmezni a kódolt szöveget.

A továbbiakban minden fajta örvös légykapó énekes vizsgálathoz több egyedet kellene bevonni a hangvisszajátszásos kísérletbe, hogy fajra jellemző következtetéseket tudjunk levonni a vizsgálatainkból. Az örvös légykapó énekének vizsgálatában nagyon sok lehetőség van, mind a kontextus függés, mind a tanulás vonatkozásában, illetve egy egységes hangvisszajátszásos módszer kidolgozása alkalmazható lenne más fajok vizsgálatára is.

## 5. Összefoglalás

Számos vizsgálat foglalkozik a madárénekekkel, melynek igen fontos szerepe van a szexuális szelekcióban, mint jelzésnek. A madár éneke egyaránt fontos a párválasztásban és a territórium védelemben, tehát az interszexuális és intraszexuális kommunikációban. A szexuális szelekcióban betöltött szerepe miatt a madarak éneke rendkívül változékony, a különböző kontextusok függvényében rövid távú változásra képes. Az énekben bekövetkező hosszú távú változás pedig a madarak ének tanulására vezethető vissza. Dolgozatom egyik fő kérdése az volt, hogy az egy éves vagy annál idősebb örvös légykapó hímek éneke megváltozik-e egy másik fajtárs hím énekére. A másik fő kérdésem pedig hogy az örvös légykapó hímek tanulnak-e éneket a költési területükön, vagyis képesek lesznek-e számukra ismeretlen szillabusokat beépíteni az énekükbe.

A kérdéseimre a választ egy hangvisszajátszásos kísérlettel próbáltuk megválaszolni. Felvettük a madár énekét összehasonlítási alapnak. Hosszabb és rövidebb stimulusokat készítettük lejátszani a madaraknak. Három féle kísérleti elrendezést használtunk, az elsőben stimulusok után vettük fel a madár énekét, a másodikban a stimulusokkal párhuzamosan, a harmadik esetben nem végeztünk kísérletet a madarakkal. Ahhoz hogy az ének klasszikus paramétereit és az énekekben előforduló szillabusokat vizsgálni tudjam, a felvételekből az adatfeldolgozás során kivágtam az énekeket és az énekekben bejelöltem a különböző szillabusokat. A szillabusokat egyedenként csoportosítottam morfológia és frekvencia alapján.

Tizenhárom egyeddel végeztünk kísérletet és tizenhárom olyan egyedet használtunk fel kontrollnak, akikkel nem történt kísérlet. Az énekrátában, az ének tempójában és az ének változatosságában nem találtunk változást a stimulusok hatására, az ének hossza viszont szignifikáns hatása volt a stimulusoknak. A tanulás vizsgálatánál azt vártuk, hogy több lesz az újonnan előforduló szillabus a stimulusok után, de nem kaptunk itt sem szignifikáns eredményt.

Hosszabb távon jó lenne több egyedet vizsgálni az örvös légykapók ének paramétereinek vizsgálatához, mert az alacsony mintaelem szám miatt nem vonható le releváns következtetés az eredményeimből. A tanulás vizsgálatánál viszont az eredményeim egy trendet jeleznek, melynek magyarázata lehet a madarak vokális plaszticitása.

## 6. Summary

### **The context dependent used and social learning of birdsong: study about the collared flycatcher song**

There are numerous researches dealing with how bird songs as signals take part in sexual selection. A birds singing is equally important in mate choice and territorial defense so it has a part in both intersexual and intrasexual communication. Due to its role in sexual selection the songs can be variable because different contexts can cause short-term changes. The presence of long-term changes can be traced back to the birds' song learning process. One of the main questions of my thesis was: Can the songs of adult male collared flycatchers (*Ficedula albicollis*) vary if they hear another male of the same species sing? My other main question was: Do male collared flycatchers learn songs in their nesting sites? So can they build in unknown syllables to their own song?

To answer these questions we applied a playback test. We recorded the vocals of a bird for basis of comparison. We prepared shorter and longer stimuli for the birds in the experiment. We used three kinds of experimental setup. In the first setup we recorded the birds song after the stimuli were played. In the second setup we recorded the bird while the stimuli were playing. At the third case there was no stimulus played to the birds. Before I could examine the qualitative and quantitative parameters and syllables of the songs firstly I had to cut out the songs from the recording, secondly I had to indicate every occurring syllable. The syllables were classified by their morphology and frequency.

We have run the experiment on thirteen individuals and we had thirteen control birds. The song rate and song tempo was not detectably effected by the stimuli instead the length of the song changed significantly. With the learning experiment we expected that after the stimuli there will be more newly occurring syllable but we could not manifest any significant difference.

In future experiments it would be better to involve more collared flycatcher individuals, because due to the small sample size we could not subtract any relevant conclusion about the song parameters. However our learning examinations indicate a trend which could be explained by the birds' vocal plasticity.



## 7. Irodalomjegyzék

- Ammer, F.K., Capp, M.S., 1999. Song versatility and social context in the bobolink. *Condor* 101, 686–688.
- Andersson, M., Iwasa, Y., 1996. Sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 11, 53–58.
- Baker, M.C., 1983. The behavioral response of female Nuttall's White-crowned Sparrows to male song of natal and alien dialects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12, 309–315.
- Ballentine, B., 2009. The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, *Melospiza georgiana*. *Anim. Behav.* 77, 973–978.
- Ballentine, B., Hyman, J., Nowicki, S., 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behav. Ecol.* 15, 163–168.
- Baptista, L.F., Petrinovich, L., 1984. Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Anim. Behav.* 32, 172–181.
- Beecher, M.D., 2008. Function and mechanisms of song learning in song sparrows. *Adv. Study Behav.* 38, 167–225.
- Beecher, M.D., Brenowitz, E.A., 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends Ecol. Evol.* 20, 143–149.
- Beecher, M.D., Burt, J.M., 2004. The role of social interaction in bird song learning. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 13, 224–228.
- Beecher, M.D., Burt, J.M., O'Loghlen, A.L., Templeton, C.N., Campbell, S.E., 2007. Bird song learning in an eavesdropping context. *Anim. Behav.* 73, 929–935.
- Beecher, M.D., Campbell, S.E., 2005. The role of unshared songs in singing interactions between neighbouring song sparrows. *Anim. Behav.* 70, 1297–1304.
- Beecher, M.D., Campbell, S.E., Nordby, J.C., 2000. Territory tenure in song sparrows is related to song sharing with neighbours, but not to repertoire size. *Anim. Behav.* 59, 29–37.
- Beecher, M.D., Campbell, S.E., Stoddard, P.K., 1994. Correlation of song learning and territory establishment strategies in the song sparrow. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 91, 1450–1454.
- Boogert, N.J., Giraldeau, L.-A., Lefebvre, L., 2008. Song complexity correlates with learning ability in zebra finch males. *Anim. Behav.* 76, 1735–1741.
- Brenowitz, E.A., Beecher, M.D., 2005. Song learning in birds: diversity and plasticity, opportunities and challenges. *Trends Neurosci.* 28, 127–132.
- Briefer, E., Aubin, T., Rybak, F., 2009. Response to displaced neighbours in a territorial

- songbird with a large repertoire. *Naturwissenschaften* 96, 1067–1077.
- Briefer, E., Rybak, F., Aubin, T., 2008. When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Anim. Behav.* 76, 1319–1325.
- Brindley, E.L., 1991. Response of European robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Anim. Behav.* 41, 503–512.
- Burt, J.M., Campbell, S.E., Beecher, M.D., 2001. Song type matching as threat: a test using interactive playback. *Anim. Behav.* 62, 1163–1170.
- Byers, B.E., Kroodsmma, D.E., 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Anim. Behav.* 77, 13–22.
- Camacho-Schlenker, S., Courvoisier, H., Aubin, T., 2011. Song sharing and singing strategies in the winter wren *Troglodytes troglodytes*. *Behav. Processes* 87, 260–267.
- Catchpole, C.K., 1987. Bird song, sexual selection and female choice. *Trends Ecol. Evol.* 2, 94–97.
- Darwin, C., 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, Murray, Lo. ed.
- de Kort, S.R., Eldermire, E.R., Valderrama, S., Botero, C.A., Vehrencamp, S.L., 2009. Trill consistency is an age-related assessment signal in banded wrens. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* 276, 2315–21.
- DeWolfe, B.B., Baptista, L.F., Petrinovich, L., 1989. Song development and territory establishment in Nuttall's White-crowned Sparrows. *Condor* 91, 397–407.
- Dolby, A.S., Clarkson, C.E., Haas, E.T., Miller, J.K., Havens, L.E., Cox, B.K., 2005. Do song-phrase production rate and song versatility honestly communicate male parental quality in the Gray Catbird? *J. F. Ornithol.* 76, 287–292.
- Eens, M., Pinxten, R., Verheyen, R.F., 1993. Function of the song and song repertoire in the European starling (*Sturnus vulgaris*): an avairy experiment. *Behaviour* 125, 51–66.
- Eriksen, A., Lampe, H.M., Slagsvold, T., 2009. Interspecific cross-fostering affects song acquisition but not mate choice in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 78, 857–863.
- Eriksen, A., Slagsvold, T., Lampe, H.M., 2011. Vocal plasticity—are Pied Flycatchers, *Ficedula Hypoleuca*, open-ended learners? *Ethology* 117, 188–198.
- Eriksson, D., Wallin, L., 1986. Male bird song attracts females—a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 297–299.
- Garamszegi, L.Z., 2010. Egy összetett szignalizációs mechanizmus evolúciója: a madárének lokális, regionális és globális mintázatai.
- Garamszegi, L.Z., Török, J., Hegyi, G., Szöllösi, E., Rosivall, B., Eens, M., 2007. Age-

- dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology* 113, 246–256.
- Garamszegi, L.Z., Zsebok, S., Török, J., 2012. The relationship between syllable repertoire similarity and pairing success in a passerine bird species with complex song. *J. Theor. Biol.* 295, 68–76.
- Gil, D., Gahr, M., 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. Evol.* 17, 133–141.
- Godard, R., 1991. Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature* 350, 228–229.
- Goldstein, M.H., King, A.P., West, M.J., 2003. Social interaction shapes babbling: Testing parallels between birdsong and speech. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 8030–8035.
- Gottlander, K., 1987. Variation in the song rate of the male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: causes and consequences. *Anim. Behav.* 35, 1037–1043.
- Greig, E.I., Spindel, K., Brandley, N.C., 2010. A predator-elicited vocalisation in the Variegated Fairy-wren (*Malurus lamberti*). *Emu* 110, 165–169.
- Haavie, J., Borge, T., Bures, S., Garamszegi, L.Z., Lampe, H.M., Moreno, J., Qvarnström, A., Török, J., Sætre, G.P., 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry—convergence, divergence and reinforcement. *J. Evol. Biol.* 17, 227–237.
- Hegyi, G., Garamszegi, L.Z., Eens, M., 2008. The roles of ecological factors and sexual selection in the evolution of white wing patches in ducks. *Behav. Ecol.* 19, 1208–1216.
- Hoi-Leitner, M., Nechtelberger, H., Hoi, H., 1995. Song rate as a signal for nest site quality in blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 399–405.
- Hughes, M., Nowicki, S., Searcy, W.A., Peters, S., 1998. Song-type sharing in song sparrows: Implications for repertoire function and song learning. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42, 437–446.
- Hultsch, H., Todt, D., 1982. Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11, 253–260.
- Kiefer, S., Scharff, C., Hultsch, H., Kipper, S., 2014. Learn it now, sing it later? Field and laboratory studies on song repertoire acquisition and song use in nightingales. *Naturwissenschaften* 101, 955–963.
- Kiefer, S., Scharff, C., Kipper, S., 2011. Does age matter in song bird vocal interactions? Results from interactive playback experiments. *Front. Zool.* 8, 1–8.
- Kiefer, S., Sommer, C., Scharff, C., Kipper, S., Mundry, R., 2009. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their

- song repertoires from the first to the second breeding season. *J. Avian Biol.* 40, 231–236.
- Kiefer, S., Spiess, A., Kipper, S., Mundry, R., Sommer, C., Hultsch, H., Todt, D., 2006. First-year common nightingales (*Luscinia megarhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males. *Ethology* 112, 1217–1224.
- Klump, G.M., Shalter, M.D., 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context; I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Ethology* 66, 189–226.
- Kokko, H., 2001. Fisherian and “good genes” benefits of mate choice: how (not) to distinguish between them. *Ecol. Lett.* 4, 322–326.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M.D., Morley, J., 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* 270, 653–664.
- Krebs, J.R., Kroodsma, D.E., 1980. Repertoires and geographical variation in bird song, *Advances in the Study of Behavior*.
- Krenhardt, K., Markó, G., Szász, E., Jablonszky, M., Zsebők, S., Török, J., Garamszegi, L.Z., 2016. A test on within-individual changes in risk-taking behaviour due to experience to predation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Ornis Hungarica* 24, 115–127.
- Kunc, H.P., Amrhein, V., Naguib, M., 2006. Vocal interactions in nightingales, *Luscinia megarhynchos*: more aggressive males have higher pairing success. *Anim. Behav.* 72, 25–30.
- Laczi, M., Hegyi, G., Herényi, M., Kiss, D., Markó, G., Nagy, G., Rosivall, B., Szöllosi, E., Török, J., 2013. Integrated plumage colour variation in relation to body condition, reproductive investment and laying date in the collared flycatcher. *Naturwissenschaften* 100, 983–991.
- Langemann, U., Tavares, J.P., Peake, T.M., McGregor, P.K., 2000. Response of great tits to escalating patterns of playback. *Behaviour* 137, 451–471.
- Linossier, J., Courvoisier, H., Aubin, T., 2015. The two parts of the blackcap song: acoustic analysis and male responses to playbacks. *Behav. Processes* 121, 87–92.
- Lombardino, A.J., Nottebohm, F., 2000. Age at deafening affects the stability of learned song in adult male zebra finches. *J. Neurosci.* 20, 5054–5064.
- Macdougall-Shackleton, S.A., 1997. Sexual selection and the evolution of song repertoires, in: *Current Ornithology*. o. 81–124.
- MacDougall-Shackleton, S.A., Ball, G.F., Edmonds, E., Sul, R., Hahn, T.P., 2005. Age- and

- sex-related variation in song-control regions in Cassin's finches, *Carpodacus cassinii*. *Brain. Behav. Evol.* 65, 262–267.
- Marler, P., 1970. A comparative approach to vocal learning: Song development in white-crowned sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 71, 1–25.
- Marler, P., Peters, S., 1981. Sparrows learn adult song and more from memory. *Science* (80-). 213, 780–782.
- Maynard-Smith, J., Harper, D., 2003. *Animal signals*.
- McFarlane, S.E., Söderberg, A., Wheatcroft, D., Qvarnström, A., 2016. Song discrimination by nestling collared flycatchers during early development. *Biol. Lett.* 12, 4–7.
- McGregor, P.K., Avery, M.I., 1986. The unsung songs of great tits (*Parus major*): learning neighbours' songs for discrimination. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18, 311–316.
- McGregor, P.K., Peake, T.M., Dabelsteen, T., Matos, R.J., Schlupp, I., Earley, R.L., Dugatkin, L.A., Bower, J.L., 2005. *Animal communication networks*, in: McGregor, P.K. (Szerk.), . Cambridge University Press, Cambridge, o. 300–320.
- Mooney, R., Prather, J., Roberts, T., 2008. *Neurophysiology of birdsong learning, learning and memory: A comprehensive reference*.
- Mountjoy, D.J., Lemon, R.E., 1991. Song as an attractant for male and female European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 97–100.
- Naguib, M., 1999. Effects of song overlapping and alternating on nocturnally singing nightingales. *Anim. Behav.* 58, 1061–1067.
- Nelson, D. a, Marler, P., 1994. Selection-based learning in bird song development. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 91, 10498–10501.
- Nemeth, E., Kempnaers, B., Matessi, G., Brumm, H., 2012. Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. *PLoS One* 7, 1–9.
- Nordby, J.C., Campbell, S.E., Beecher, M.D., 2001. Late song learning in song sparrows. *Anim. Behav.* 61, 835–846.
- Nottebohm, F., 1984. Birdsong as a model in which to study brain processes related to learning. *Condor* 86, 227–236.
- Otter, K., McGregor, P.K., Terry, A.M.R., Burford, F.R.L., Peake, T.M., Dabelsteen, T., 1999. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* 266, 1305–1309.
- Pärt, T., 1994. Male philopatry confers a mating advantage in the migratory collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Anim. Behav.* 48, 401–409.

- Peake, T.M., Matessi, G., McGregor, P.K., Dabelsteen, T., 2005. Song type matching, song type switching and eavesdropping in male great tits. *Anim. Behav.* 69, 1063–1068.
- Poulsen, H., 1951. Inheritance and learning in the song of the Chaffinch (*Fringilla coelebs* L.). *Behaviour* 3, 216–242.
- Reif, J., Jiran, M., Reifová, R., Vokurková, J., Dolata, P.T., Petrusek, A., Petrusková, T., 2015. Interspecific territoriality in two songbird species: Potential role of song convergence in male aggressive interactions. *Anim. Behav.* 104, 131–136.
- Rohwer, S., 1978. Passerine subadult plumages and the deceptive acquisition of resources: test of a critical assumption. *Condor* 80, 173–179.
- Rosivall, B., Török, J., Szöllosi, E., 2005. Food allocation in collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) broods: Do rules change with the age of nestlings? *Auk* 122, 1112–1122.
- Rundle, H.D., 1974. The Influence of sexual selection and interspecific competition on mockingbird song (*mimus polyglottos*). *Evolution* (N. Y). 28, 428–438.
- Searcy, W.A., Andersson, M., 1986. Sexual selection and the evolution of Song. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17, 507–533.
- Searcy, W.A., Beecher, M.D., 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Anim. Behav.* 78, 1281–1292.
- Searcy, W.A., Marler, P., Peters, S.S., 1985. Songs of isolation-reared sparrows function in communication, but are significantly less effective than learned songs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17, 223–229.
- Searcy, W.A., Nowicki, S., Hogan, C., 2000. Song type variants and aggressive context. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48, 358–363.
- Searcy, W.A., Yasukawa, K., 1996. The reproductive success of secondary females relative to that of monogamous and primary females in red-winged blackbirds. *J. avian Biol.* 27, 225–230.
- Stoddard, P.K., 1996. Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. *Ecol. Evol. Acoust. Commun. birds* 356–34.
- Szöllösi, E., Garamszegi, L.Z., Hegyi, G., Laczi, M., Rosivall, B., Török, J., 2016. Haemoproteus infection status of collared flycatcher males changes within a breeding season. *Parasitol. Res.* 115, 4663–4672.
- Templeton, C.N., Akçay, C., Campbell, S.E., Beecher, M.D., 2010. Juvenile sparrows preferentially eavesdrop on adult song interactions. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* 277, 447–453.
- Templeton, C.N., Greene, E., Davis, K., 2005. Allometry of alarm calls: black-capped

- chickadees encode information about predator size. *Science* (80-. ). 308, 1934–1937.
- Török, J., Tóth, L., 1988. Density dependence in reproduction of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) at high population levels. *J. Anim. Ecol.* 57, 251–258.
- Vaskúti, É., Zsebők, S., Herczeg, G., Blázi, G., Laczi, M., Nagy, G., Török, J., Garamszegi, L.Z., 2016. A kulturális evolúció nyomai az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) énekében. *Állattani Közlemények* 101, 25–41.
- Vehrencamp, S.L., 2001. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? *Proc. Biol. Sci.* 268, 1637–1642.
- Wallin, L., 1986. Divergent character displacement in the song of two allospecies: the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*, and the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* (Lond. 1859). 128, 251–259.
- Wood, W.E., Yezerinac, S.M., 2006. Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *Auk* 123, 650–659.
- Zuk, M., Kolluru, G.R., 1998. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *Q. Rev. Biol.* 73, 415–438.

## **8. Köszönetnyilvánítás**

Köszönöm Zsebők Sándornak a munkám során nyújtott szakmai segítségét.

Köszönöm Dr. Kosztolányi Andrásnak a statisztikában adott segítségét és hogy többször is átolvasta a dolgozatomat.

Köszönöm Gabelics Tamásnak az ábrák szerkesztésében, a formai javításokban nyújtott segítségét és hogy végig támogatott.

Az adatfeldolgozásokban való segítséget köszönöm Szabó Péternek és az ELTE, Állatrendszertani és Ökológiai tanszék minden munkatársának, akik részt vettek a felvételek feldolgozásában.

Köszönöm Jablonszki Mónikának, Krenhardt Katának, Tamás Melittának, Vaskúti Évának, Garamszegi László Zsoltnak, Laczi Miklósnak, Markó Gábornak és Nagy Gábornak a terepen eltöltött időt.