

Természetvédelmi Közlemények 8, pp. 89–109, 1999

Viselkedésbiológiai kutatások természetvédelmi alkalmazásának lehetőségei

Barta Zoltán¹ & Liker András²

¹*Debreceni Egyetem, Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék
Viselkedésökológiai Kutatócsoport*

4010 Debrecen; e-mail: zbarta@dragon.klte.hu

²*Szent István Egyetem, ÁOTK, Ökológiai Tanszék, Viselkedésbiológiai Kutatócsoport
1077 Budapest, Rottenbiller u. 50; e-mail: aliker@mail.univet.hu*

Összefoglaló: A viselkedésbiológia és a konzervációbiológia napjaink egyedfeletti biológiájának legdinamikusabban fejlődő területei közé tartoznak. E cikkben áttekintjük a közöttük már kialakult és még feltáratlan együttműködési területeket, és javaslatokat teszünk olyan, véleményünk szerint hazánkban is megindítható viselkedésbiológiai kutatásokra melyek eredményeit a hazai természetvédelem is felhasználhatja.

Kulcsszavak: állati viselkedés, konzervációbiológia, természetvédelem, viselkedésbiológia, viselkedésökológia

Bevezetés

A viselkedésbiológia, és azon belül is a viselkedésökológia napjaink egyik legdinamikusabban fejlődő tudományága a szupraindividuális biológián belül. Ezt alátámasztják a tudományterület közelmúltban tartott nagy sikerű, nagyszámú kutatót vonzó konferenciái is (pl. 25. Nemzetközi Etológiai Kongresszus, Bécs 1997, 1000 fő feletti résztvevő; 7. Nemzetközi Viselkedésökológiai Kongresszus, Monterey 1998, 800 fő feletti résztvevő). Ennek a lassulás jeleit egyelőre nem mutató fejlődésnek az egyik folyománya, hogy az egyre kiterjedtebb viselkedési alapkutatások számos alkalmazott kutatási területnek nyújthatnak segítséget problémáik, feladataik megoldásában. Egy ilyen, fontos és napjainkra mind fontosabbá váló alkalmazott biológiai tudományág a konzervációbiológia.

A viselkedésbiológia és a konzervációbiológia közötti kapcsolat már kialakulásuktól kezdve igen szorosnak mondható. Ez korábban főleg annak volt köszönhető, hogy a legtöbb terepen dolgozó viselkedésbiológus sok időt tölt vizsgálati alanyainak megfigyelésével, melynek során mintegy „melléktermékként” a vizsgált faj státusának, ökológiájának és életmódjának szakértőjévé válik, amely tudás hasznosan kamatoztatható az adott faj populációinak védelmében. E szoros és mondhatni informális kapcsolat ellenére a két tudományterület közötti tudatos kapcsolatfelvétel azonban még viszonylag gyér. Tudatos kapcsolatnak nevezhetjük azokat az erőfeszítéseket, amikor egy konzervációbiológiai problémát viselkedésbiológiai eszközökkel oldanak meg.

*Természetvédelmi Közlemények 8, 1999
Magyar Biológiai Társaság, Budapest*

Cikkünkben a konzerváció- és viselkedésbiológia közötti, az előbbiek szerinti tudatos kapcsolatok lehetőségét, a viselkedési kutatásokkal megoldható természetvédelmi problémák lehetséges körét vázoljuk. A cikk megírása során a természetvédelemben járatos olvasó lebegett a szemünk előtt, ezért a viselkedésbiológia ismertetésére helyezzük a nagyobb hangsúlyt. Először áttekintjük a viselkedésbiológiát mint tudományterületet, fő kérdéseit és történetét. Utána, főként Sutherland (1998) áttekintésére támaszkodva, példák során keresztül vázoljuk azon ígéretes területeket ahol a viselkedési kutatások hozzájárulhatnak egy faj hatékonyabb védelméhez. A cikk megírásával két nem titkolt célunk volt: egyrészt fel akarjuk hívni a hazai konzervációbiológusok figyelmét a viselkedési kutatások természetvédelmi jelentőségére, másrészt lökést szeretnénk adni annak, hogy a határainkon túl már elindult természetvédelmi célú viselkedési kutatások hazánkban is erőre kapjanak.

A viselkedésbiológia

Egy tudományterület meghatározásához elsőként is meg kell adni témájának definícióját. Mi is az a viselkedés? Általánosságban elmondható, hogy viselkedésnek nevezhetünk minden az egyedekhez mint egész egységhez köthető jelleget, tulajdonságot (a „whole animal” megközelítés, Manning & Dawkins 1992). Ilyen jellegekre példa a közhasználatúan is viselkedésnek nevezett jelenségek, pl. táplálkozás, fészeképítés vagy párzási viselkedés. Ide tartoznak azonban olyan, köznapi értelemben viselkedésnek nem tekintett tulajdonságok is, mint például a pávafarok hosszúsága, a paradicsommadár tollzatának pompája, a verebek torokfoltjának mérete (pontosabban ezen morfológiai jellegek kifejtésére tett erőfeszítések), vagy éppen olyan tulajdonságok, amelyek például nem is láthatók, mint a dominanciasorban elfoglalt rang. Fontos látni, hogy a viselkedés mint fogalom nemcsak a hozzá szorosabban kötődő állatok esetében használható, hiszen a növényeknek is rengeteg olyan tulajdonsága van, ami a fenti definíció szerint viselkedésnek tekinthető. Gondoljunk csak a virágok szimmetriájára, nektártermelésére, a növények életmenetére vagy a magok dormanciájára. Nem viselkedés viszont a más szerveződési szinthez köthető tulajdonságok, például szaporodási ráta, elterjedési terület (populációk) vagy a többsejt élőlény egyetlen sejtjének válasza egy hormon hatására (egyed alatti szint).

A viselkedésbiológia tehát nem más, mint az előbbiekben definiált viselkedés kutatásának tudománya, amelynek fő kérdése: miért viselkednek úgy az élőlények, ahogy viselkednek? Nézzünk egy tipikus kérdést: miért énekelnek tavasszal a madarak? E kérdés többféleképpen, több szempont alapján is megválaszolható. A viselkedésbiológia vizsgálódásának szempontjait Tinbergen (1963) után két fő csoportra, ún. proximális és ultimális kérdésekre, illetve ezeken belül

1. táblázat. A viselkedésbiológiai kutatások felosztása Tinbergen (1963) után.

A kutatás típusa	A kutatás célja	
	Okok vizsgálata	Történetiség vizsgálata
Proximális vizsgálat	A viselkedést produkáló mechanizmus	A viselkedés egyedfejlődése
Ultimális vizsgálat	A viselkedés funkciója	A viselkedés törzsfjlődése

két-két alcsoportra: az okokat és a történetiséget vizsgáló kérdések körére bontjuk (1. táblázat). Ha proximális kérdést teszünk fel, akkor arra vagyunk kíváncsiak, hogyan jelenik meg, illetve fejlődik ki egy adott viselkedés az egyedben rejlő különböző, genetikai, egyedfejlődési, élettani, idegrendszeri vagy pszichológiai (tanulási) mechanizmusok működése révén. A madarak énekénél maradva proximális válaszok lehetnek a következők: a nappalok hosszabbodásával a hímekben növekszik a tesztoszteron szintje, ami kiváltja az éneklést, vagy a madáragy ún. HVC magjának aktivitása készletti éneklésre a hímeket (Catchpole 1980). E megközelítések a proximális okokra világítanak rá. Ellenben ha azt vizsgáljuk, hogy a madárfiókának mikor, milyen hatásban kell részesülniük az énekléshez való eljutásig (pl. egyes fajok fiókái csak a kikelés utáni első hatvan nap alatt képesek a fajra jellemző éneket megtanulni), akkor a proximális történetiséget, a viselkedés egyedfejlődését tanulmányozzuk (Slater 1989).

A vizsgálódások másik fő csoportja az ultimális kérdések köre. Ez esetben egyrészt arra vagyunk kíváncsiak, hogy az előbbi proximális mechanizmusok működése révén megjelent viselkedések miért jelennek meg, mi megjelenésük célja, funkciója. Másrészt érdekel bennünket, hogy az adott funkció hogyan alakult ki, mindig a most tapasztalt funkció volt-e az adott viselkedés célja, vagy az változott a törzsfjlődés folyamán? Egy adott viselkedés, például a madarének megjelenése mindig valamilyen, az állat számára korlátozottan rendelkezésre álló forrás (pl. energia, idő) felhasználását jelenti. Emiatt várható, hogy egy viselkedés, még ha csak minimálisan is, de hatással van az egyed túlélésére, szaporodási sikerére és ezen keresztül arra, hogy az egyed génjei milyen arányban kerülnek be a következő generációba. Ha egy viselkedés segíti az egyed túlélését és/vagy szaporodását, akkor ezen egyed génjei a természetes szelekció révén elterjedhetnek a populációban. Ha az előbbiekkal ellentétben a viselkedés hatására az egyed túlélése és/vagy szaporodási sikere csökken, akkor várható, hogy a viselkedést végrehajtó egyed génjei eltűnnek, kisselektálódnak a populációból. Mivel a legtöbb viselkedésbeni változatosság mögött legalább részben genetikai változatosság áll, hosszú távon csak azok a viselkedési elemek maradhatnak fent, amelyek segítik az egyed túlélését és/vagy szaporodását, vagyis génjeinek továbbadását. Ezen érvelés alapján tekinthetjük minden viselkedés végső okának vagy funkció-

jának – első megközelítésben – az egyedek túlélésének és/vagy szaporodási sikerének, röviden fitnessének maximalizálását. Ultimális kérdések megválaszolásánál arra vagyunk kíváncsiak, hogy az adott viselkedés milyen szerepet játszik, mi a funkciója a fitness maximalizálásában.

Példánkra visszatérve, a „miért énekelnek a madarak” kérdésre adható triviális ultimális válasz: azért, mert ez maximalizálja az egyedek szaporodási sikerét. Ennél érdekesebb válaszokhoz vezet annak boncolgatása, hogyan járul hozzá az éneklés a szaporodási siker növeléséhez, mi a funkciója ebben? E kérdésre számos vizsgálat keresett választ. Az eredmények egyik csoportja arra utal, hogy az ének a territóriumok elfoglalásában, megtartásában segíti a hímeket (pl. Krebs *et al.* 1978). A vizsgálatok másik része pedig azt valószínűsíti, hogy az éneknek a tojók figyelmének felkeltésében van szerepe (pl. Catchpole *et al.* 1984). Ezek természetesen nem egymást kizáró hipotézisek, sőt valószínű, hogy az ének a hímek általános minőségjelzőként funkcionál, amit azután figyelembe vesznek mind a rivális hímek, mind a párt választó tojók.

Miért fontos ennyire pontos különbséget tenni a viselkedésbiológia vizsgálati szempontjai között? A felosztás a vizsgálatok hatékonyságát és a tisztánlátást szolgálja. Ha tisztában vagyunk azzal, hogy egy kérdésre több egymással egyenértékű válasz is adható, akkor nem kezdünk el vitázni azon például, hogy vajon a tesztoszteron szint emelkedése miatt énekelnek a madarak, vagy mert ez segít a párszerzésben. Láttuk, hogy mind a kettő lehet helyes válasz. A másik fontos tényező, ami miatt a felosztás jelentőséggel bír az az, hogy történetileg e mentén definiálhatjuk a viselkedésbiológia két legfontosabb résztudományát, a főként proximális kérdésekkel foglalkozó etológiát és az ultimális problémákat vizsgáló viselkedésökológiát (e szétválás azonban ma már kevésbé éles).

A viselkedésbiológia eredete, mint általában a szupraindividuális biológia több ágának (pl. ökológia, biogeográfia stb.) eredete is egészen Charles Darwinig nyúlik vissza. Darwin fő művében a „Fajok eredetéről”-ben (Darwin 1859) egy teljes fejezetet szentelt a viselkedésnek. Később pedig egy teljes könyvben foglalkozik vele (Darwin 1872). Utána már csak e század harmincas éveitől beszélhetünk viselkedésbiológiai kutatásokról. Ez időben kezdett el az osztrák Konrad Lorenz, a holland Niko Tinbergen és a német Karl von Frisch viselkedésbiológiai tanulmányokat folytatni. Tevékenységük mindenki által jól ismert, munkásságukat 1973-ban jutalmazták Nobel-díjjal. A viselkedésbiológia két fő részterülete szétválásának kezdete a hatvanas évek végére, hetvenes évek elejére tehető, bár a viselkedésökológiai gondolkodás már R. Fishernek az ivararányról a harmincas években írott munkájában is feltűnik (Fisher 1930). A viselkedésökológia kialakulását olyan nevek kísérik, mint W. D. Hamilton (rokonszelekció, inkluzív fitness; 1964), G. C. Williams (1966), R. Dawkins (1976) (egyed- és génszelekció) és J. Maynard Smith (evolúciósan stabil stratégiák; 1982). A viselkedésökológia két könyv megjelenésével válik „hivatalossá”. Az egyik könyv E. O. Wilsonnak

nagy vihart kiváltott műve, a *Sociobiology* (Wilson 1975), míg a másik a J. R. Krebs és N. B. Davies által szerkesztett *Behavioural Ecology* volt (Krebs & Davies 1978). Innen kezdve az etológia és a viselkedésökológia majd két évtizedig különváltan fejlődött, de napjainkra egyre inkább nyilvánvalóvá vált, hogy ez a különállás tovább nem tartható fent és megkezdődött a két valójában komplementer terület újbóli közeledése.

Viselkedésbiológiai kutatások a természetvédelemben

A következőkben néhány olyan konzervációbiológiai területet tekintünk át, ahol a viselkedésbiológiai kutatások jelentős segítséget nyújthatnak a veszélyeztetett fajok természetes körülmények között történő megőrzéséhez, fogságban való tenyésztéséhez, vagy visszavadításához. Célunk elsősorban azoknak a kapcsolódási pontoknak az összegyűjtése volt, ahol a két terület kooperációjának előnye mára már nyilvánvalóvá vált. Véleményünk szerint ezek között több olyan kutatási irány is található, amelyekhez a hazai viselkedésbiológiai és természetvédelmi projektek sikerrel csatlakozhatnak.

Proximális viselkedési vizsgálatok a természetvédelemben

Először néhány, a mechanizmusokra összpontosító, proximális vizsgálat hasznosíthatóságát tekintjük át.

A természetvédelemben talán legfontosabb szerepe az állati tanulás tanulmányozásának van. A tanulási folyamatok módosítása, illetve új ismeretek elsajátíttatása révén a védelmi szempontok számára kedvező irányba terelhetjük az állatok viselkedését. Ezen vizsgálatok egyik fontos felhasználási területe lehet a ragadozók nemkívánatos zsákmányszerzésének felszámolása. Madaraknál például számos eset ismert, amikor valamely szigorúan védett faj fészekalját valamely kevésbé vagy egyáltalán nem védett ragadozó pusztítja el. A predációs nyomás csökkentésének egyik legegyszerűbb módja lehet a ragadozó kiirtása. Ez azonban sokszor nem hatékony és egyre gyakrabban etikai kérdéseket is felvet. Megoldás lehet a ragadozókat megtanítani a védendő faj tojásainak, fiókáinak elkerülésére. Avery és Decker (1994) sikerrel bírta rá az észak-amerikai varjakat (*Corvus ossifragus*) arra, hogy felhagyjanak a tojások fogyasztásával úgy, hogy sok rossz ízű vegyi anyaggal kezelt tojást helyeztek el a vizsgálati területen. Cowan és munkatársai (in press) szintén sikerrel riasztottak el fogságban tartott rókákat (*Vulpes vulpes*) a fácánok (*Phasianus colchicus*) fogyasztásától ösztradiol-tartalmú fácánhús adásával. A rókák néhány órával a rossz ízű hús elfogyasztása után már fogyasztották megszokott eledelüket, viszont a kezeletlen fácánhúshoz még egy év elteltével sem nyúltak. Sajnos a módszer terepi tesztelése nem hozott ilyen egyértelmű eredményeket (Cowan *et al.* in press), ami viszont a ragadozók tanu-

lásának további vizsgálata fontosságára hívja fel a figyelmet. Érdekességképpen megemlíthető, hogy Indiában elektromos emberi bábukkal csökkentették a tigriszek (*Panthera tigris*) emberekre irányuló ragadozását (Sanyal 1987).

A fogságban szaporított és ott felnevelt állatok szabadon bocsátási problémái is a tanulás vizsgálatának fontosságára hívják fel a figyelmet. Sok esetben a szabadon bocsátott állatok azért nem maradnak életben és szaporodnak, mert nincsenek tisztában a környezetük veszélyeivel, vagy nem ismerik fel a megfelelő táplálékot (pl. Beck *et al.* 1994). Mindez azért jelent számukra problémát, mert ezeket az ismereteket szüleiktől, csapattársaiktól tanulják meg. Hogyan lehet ezen fajok egyedeit ezekre az ismeretekre megtanítani? Néha meglepő ötletek alkalmazása vezet célra. Egy trópusi állatfaj, a bolyhos nyúlkenguru (*Lagorchestes hirsutus*) esetében például vízpisztolyt használtak a tipikus ragadozók elkerülésének megtanítására: a ragadozó kitömött makettjének megjelenésekor lelocsolták az állatokat, akik hamarosan meneküléssel válaszoltak a ragadozó felbukkanására (McLean *et al.* 1994). Szintén e fajnál mutatták ki, hogy a ketrecek mérete nagy mértékben meghatározta azt a távolságot, amelyre később a szabadon bocsátott állat menekült valamilyen zavarás hatására. Az igen ritka lármás darvak (*Grus americana*) esetében daruruhába öltözött emberek segítettek a szabadon engedett fiatal darvaknak a környezet veszélyeinek elsajátításában, illetve a megfelelő szociális magatartási elemek megtanulásában. Mindezek során magnetofonról visszajátszott riasztó és kontaktusteremtő hangokat is használtak. A szabadon eresztés sikeres volt: a fiatalok csatlakoztak vad társaikhoz és részt vettek a vándorlásban (Horwich 1989).

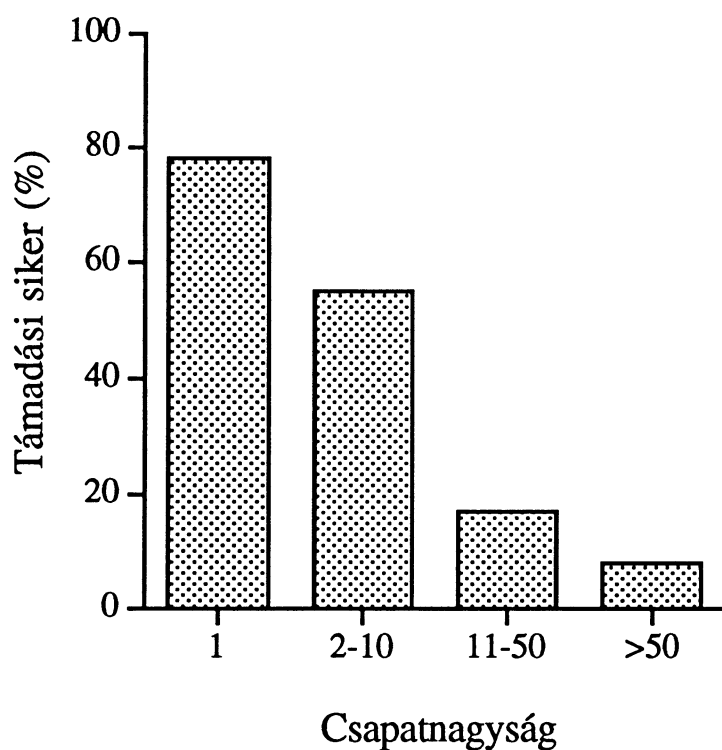
Kis populációk védelme

A természetvédelem egyik sarokkövének tekinthetjük azon állítást, miszerint az erősen lecsökkent méretű populációk sokkal könnyebben kerülnek a kihalás szélére, illetve tűnnek el, mint a nagy populációk. Ebben számos tényező szerepet játszhat, amelyek közül a legismertebb a kis populációkra jellemző lecsökkent genetikai változatosság, ami csökkenti a populáció alkalmazkodóképességét, valamint a demográfiai és környezeti ingadozások hatásának fokozott érvényesülése (Caughley 1994). Kevésbé közismert, hogy számos egyedi viselkedési jelleg is növelheti a kis populációk kihalásának esélyét. A következőkben – a teljesség igénye nélkül – megpróbálunk néhány olyan viselkedési jelleget bemutatni, amelyek jelentősen növelhetik a fajok kihalási esélyeit lecsökkent populációméret esetén.

Az eddigi vizsgálatok alapján különösen veszélyeztetettnek tekinthetők a csapatosan élő fajok populációi. E fajok esetében általánosan felteszik, hogy az egyedek valamilyen egyedi előny miatt élnek csapatosan (Alexander 1974). Ezen előnyök közé tartozik a hatékonyabb védelem a ragadozók ellen (pl. megnövekedett éberség, a társak közötti megbújás vagy a ragadozó közös elriasztása révén;

Wittenberger & Hunt 1985), vagy a hatékonyabb táplálékkeresés (pl. szociális tanulás, közös vadászat vagy információmegosztás révén; Ward & Zahavi 1973). A csapatos életmódból származó előnyök általában a csapatnagysággal nőnek (1. ábra). Ha a csapatosan élő fajok egyedei erősen támaszkodnak a csoportosságból származó előnyökre – azaz képtelenek viselkedésük megváltoztatásával reagálni a csapatnagyság csökkenésére – akkor a populáció egyedszámcsökkenésével szükségszerűen a csapatossággal járó előnyök csökkenése is sújtja őket. Ezek miatt csökkenhet például a ragadozók felderítésének, vagy a táplálék megtalálásának hatékonysága, amelyek azután jelentősen növelik a még megmaradt populáció eltűnésének esélyét.

A telepesen fészkelő madárfajokra szintén állnak az előbbieket két további kiegészítéssel. Először is, a telepek méretének csökkenésével csökken egyes hosszú életű madárfajok egyedeinek lehetősége a rendelkezésre álló élőhely minőségének feltérképezésére, a már költő egyedek reprodukív sikerének vizsgálata által („prospecting”, Boulinier *et al.* 1996). Ennek következményeként az új pároknak kevesebb információ alapján kell fészkelőhelyet választaniuk, ami csökkentheti a sikeres szaporodás esélyét. Felteszik továbbá, hogy a telepes fajok



1. ábra. A héja (*Accipiter gentilis*) támadásainak sikeressége rohamosan csökken a galambcsapat (*Columba palumbus*) nagyságának növekedésével (Kenward 1978 után).

esetében az egyedek tömeges jelenléte serkenti a reprodukciós folyamatokat: pl. növeli a telepen való megtelepedés esélyét, illetve növeli a korai költéskezdet esélyét. Az pedig madaraknál közismert, hogy a korai fészkeljék általában sikeresebbek, mint a fészkelési időszak későbbi részében rakott fészkek. Ezek alapján a csapatos és telepesen szaporodó fajok állománycsökkenését különös gonddal kell kezelni. További kutatásokat igényel viszont még annak kiderítése, hogy a csoportos életmódú fajok egyedei mennyire támaszkodnak a csoportosságból származó előnyökre és mennyire képesek azokat kompenzálni, ha magányosan kell élniük. A kompenzáció lehetőségére utal az, hogy például az amerikai szirti-fecsckénél (*Hirundo pyrrhonota*) nem találtak a telepméret növekedésével szaporodási siker növekedést; ellene szól viszont, hogy a különböző méretű telepeken más és más korosztályok éltek (Brown & Brown 1998). A telepes madarak kedvező helyen való megtelepítését segítheti, ha mesterségesen biztosítják számukra a fajtársak jelenlétét: pl. a lundákat (*Fratercula arctica*) sikeresen csalogatták vissza elhagyott kolóniáikra fából készített lunda-makettek segítségével (Kress & Nettleship 1988).

A fajok szaporodási rendszere is lehet a kihalási esélyeket befolyásoló tényező. Egyes csoportosan dürgő fajok esetén kimutatható, hogy a párkereső nőstények előnyben részesítik a nagyobb csoportban pózoló hímeket a magányos hímekkel vagy kis csoportokkal szemben (Wiley 1991). Csökkenő populációméret esetén a nőstények feltehetőleg több időt fognak párkereséssel tölteni, ami csökkentheti szaporodási sikerüket. A szexuálisan erősen dimorf fajok is a veszélyeztetettebbek közé tartoznak, mivel a feltűnő hím jellegek – amilyen a díszes tollazat és a feltűnő udvarló viselkedések – általában erősen csökkentik viselőik túlélését (pl. csökkentik a túlélésre fordítható erőforrások arányát, növelik a ragadozóknak való kitettséget; Zahavi 1975, Zahavi & Zahavi 1997). E lecsökkent túlélés növelheti a kis populációk kihalási esélyét. Ezt a predikciót két vizsgálat is alátámasztja, amelyben a csendes-óceáni szigetvilágba betelepített madárfajok megtelepedési sikerét tanulmányozták. Mindkét vizsgálatban azt találták, hogy a betelepített fajok közül az ivarilag dimorf (díszes hímekkel rendelkező) fajok kihalási valószínűsége nagyobb volt, mint azoké a fajoké, ahol a hímek tollazata a nőstényekéhez hasonlított (McLain *et al.* 1995, Sorci *et al.* 1998). A szaporodási rendszer ismerete tehát fontos lehet a gyakorlati védelem tervezéséhez, a poligám fajok lecsökkent populációinak védelme és visszatelepítése pedig nehezebb kihívást jelenthet a konzervációbiológusok számára, mint a monogám fajok védelme.

Diszperzió és természetvédelem

Számos természetvédelmi probléma függ a veszélyeztetett fajok egyedeinek diszperziós viselkedésétől: milyen távolságot tesznek meg, hogyan keresnek, mintáznak és választanak alkalmas élőhelyet szétvándorlásuk során? A következőkben ezekkel foglalkozunk.

A habitatfragmentáció a jelen konzervációbiológiájának jelentős problémája. Ahogy az élőhelyek egyre jobban széttöredeznek egyre nő az esélye, hogy megfelelő élőhelyfoltok üresen maradnak az ott élő populációk helyi kihalása után. Az üresen maradás esélye nyilván az egyedek diszperziós viselkedésének függvénye: ha egy faj egyedei végtelen nagy területet képesek végigkeresni, akkor nem fog egyetlen alkalmas folt sem üresen maradni. Ha azonban a sokkal reálisabb korlátozott kereséssel indulunk ki, akkor üres foltok várhatók, még akkor is ha lesznek egyedek akik nem képesek megfelelő élőhelyet találni. Ezt jól példázza az észak-amerikai pettyes bagoly (*Strix occidentalis caurina*) esete. Az amerikai erdészek azt állították, hogy ők elegendő számú és nagyságú erdőfoltot hagytak ki a fakitermelésből, azonban e ritka bagolyfaj egyedszáma mégis csökkent a fakitermelést követően. Mint kiderült, hiába volt elég maradvány erdőfolt, ezek túl távol estek egymástól és így az új territóriumot kereső fiatal baglyok képtelenek voltak őket rekolonizálni (Harrison *et al.* 1993). Mivel a legtöbb faj nagy térszkálájú diszperziós viselkedéséről keveset tudunk, hasonló problémákkal gyakran kell szembenéznie a természetvédelemnek, különösen a nagy léptékű élőhely-hálózati tervek kidolgozása esetében (Lima & Zollner 1996).

Az élőhely-fragmentációval kapcsolatos problémák egyik lehetséges megoldása a diszperziót segítő ún. ökológiai folyosók létrehozása az egyes fragmentumok között. Nyilván e folyosórendszer megtervezése során sem lehet az egyes fajok egyedeire jellemző diszperziós viselkedést figyelmen kívül hagyni. Egyre több vizsgálat keresi a választ arra, hogy miként használják a különböző élőlények az élőhelyek speciális részleteit – pl. a vegetáció egyes elemeit, domborzati elemeket – mozgásuk során (pl. Downes *et al.* 1997, Haig *et al.* 1998, Holmquist *et al.* 1998). A részletes viselkedési vizsgálatok például igazolták, hogy az erdei énekesmadarak általában kerülnek még a keskeny nyílt területek átrepülését is az egyik erdőfoltból a másikba történő mozgásuk során, és hogy számukra ténylegesen „folyosóként” szolgálnak az erdőfoltokat összekötő fás-bokros élőhelyrészletek (Derochers & Hannon 1997).

A diszperziós viselkedés megértése ugyancsak fontos szerepet kell, hogy játsszon a létrehozandó természetvédelmi területek méretének kijelölésében. Ha egy terület mérete a védendő faj egyedeire jellemző diszperziós távolsággal, illetve mozgáskörzet nagysággal összevetve kicsi, akkor ez a terület nyilvánvalóan nem lesz képes egy nagy, életerős populáció megtartására, mivel az egyedek gyakran fognak a védett területről a nem védett, és így kevésbé biztonságos környező területekre kivándorolni. Ez a védett területen lévő populáció jelentős méretcsökkenését okozhatja. Ez a jelenség sajnos gyakran megfigyelhető a ragadozók esetében, amelyek óriási területeket kóborolnak be zsákmányszerzésük során, ezért gyakran elhagyják a nem megfelelő nagyságú védett területeket (Schonewald-Cox & Buechner 1991). A védett területen kívül viszont védelmük gyakran megszűnik és szabadon vadászhatókká válnak. Az egyetlen lehetséges

megoldás a védendő fajra jellemző mozgáskörzet nagyságának meghatározása és az ennek megfelelő nagyságú védett terület (vagy területek hálózatának) kijelölése.

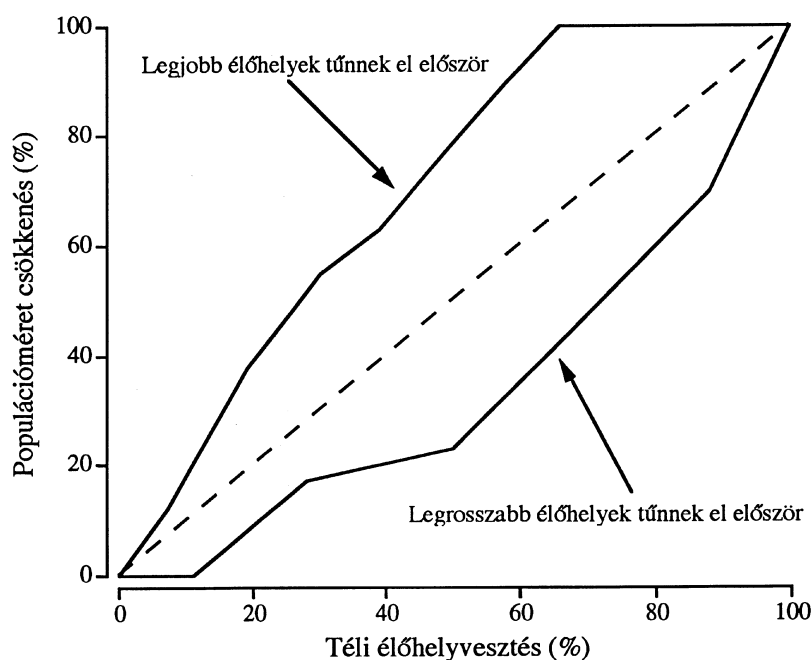
Egyedszámbecslés, élőhelyminőség

Az egyedek viselkedése, illetve az erről való feltételezések ugyancsak fontos szerepet játszanak a konzervációbiológiában kiemelt jelentőséggel bíró egyedszámbecslési technikák esetében is. E módszerek pontossága részben azon múlik, mennyire mozgékonyaknak, illetve aktívnak tételezzük fel a vizsgált faj egyedeket. Például a territóriumterképezés azt feltételezi, hogy az egyedek nem hagyják el territóriumukat a megfigyelések alatt. A jelölés-visszafogási módszerek egyik gyakori feltételezése, hogy a különböző korú vagy nemű egyedek azonos valószínűséggel lesznek megfogva a vizsgálatban. A különböző területek összehasonlítására tervezett számlálások az egyedek mindegyik területen azonos megfigyelhetőségéből indulnak ki. Ha az ilyen típusú feltételezéseink nem állják meg helyüket akkor egyedszámbecslésünk is pontatlan lesz. A haris (*Crex crex*) esetében például kimutatták, hogy a felmérésére alkalmazott standard módszer éppen a legjobb területeken 20–25%-al kevesebb egyedet becsült, mint amennyit azok a valóságban tartalmaztak, egyszerűen amiatt, hogy a harisok ezeken a területeken kevesebbet mozogtak (McGregor *et al.* in press). E tévedés miatt éppen a legjobb és ezért leginkább védendő területek kimutatása szenved csorbát.

Szintén fontos a populáció nagyságának becslésekor a mintavételek helyének megválasztása. Ha a vizsgált fajban az egyedek között nincs territoriális interakció, akkor az egyedek az Ideálisan Szabad Eloszlás elméletének (Fretwell & Lucas 1969) megfelelően általában nagyobb számban fordulnak elő a számukra kedvezőbb élőhelyeken (2. ábra). Ha csak itt végzünk egyedszámbecslést, akkor nem fogjuk észrevenni a populációméret csökkenésének megindulását: az egyedszámcsökkenéssel üres helyek szabadulnak fel a jó területeken, ahová viszont szinte rögtön betelepülnek a szomszédos rosszabb élőhelyekről, így a jó területek kimutatható egyedszáma nem változik. Jó példa erre az atlanti tőkehal esete (*Gadus morhua*), Kanada keleti partvidékén (Hutchings 1996). Valaha itt volt a tőkehal legnagyobb állománya a világon, mégis 1992-ben el kellett rendelni a halászat betiltását az állomány összeomlása miatt. Ennek az volt az oka, hogy a halászhajók mindig a legbőségesebb zsákmányt nyújtó, a halak által is leginkább előnyben részesített területeken vetették ki hálóikat, és így mindig gazdag fogással tértek haza. Ez az állapot hosszú ideig fennállt, mivel a halban gazdag területekről kifogott állományt sokáig pótolta az egyedek beáramlása a környező kevésbé preferált helyekről. Emiatt a halászok nem vették figyelembe a kutatók figyelmeztetését a csökkenés megindulásáról, ez pedig egyenesen vezetett a túlhalászathoz és végül a halfogás teljes betiltásához.

Ahogy az a tőkehal fenti példájából is látható, egyes fajok esetében a faj élőhelyeit az ott tapasztalható egyedsűrűség alapján kedvező vagy kevésbé ked-

vező élőhelyfoltnak tekinthetjük: Ideálisan Szabad Eloszlás (2. ábra) vagy azt közelítő helyzet esetén valóban a kedvező élőhelyfoltokban várható a nagyobb egyedsűrűség. Ha azonban az egyedek térbeli eloszlása nem követi az Ideálisan Szabad Eloszlást, például mivel a faj egyedei territóriumokon élnek, nem feltétlenül a legkedvezőbb élőhelyfoltokban találjuk a legnagyobb egyedsűrűségű populációkat. Számos vizsgálat bizonyította, hogy a legeredményesebben versengő egyedek kiszoríthatják a többi egyedet a kedvező (magas szaporodási sikert vagy túlélést biztosító) élőhelyfoltból (pl. Beletsky & Orians 1996, Krebs 1971, Watson 1970). Az újabb kutatások alapján pedig az is bebizonyosodott, hogy a jó helyekről kiszoruló, gyengébb kompetíciós képességű egyedek igen nagy egyedsűrűségben telepedhetnek meg a kedvezőtlenebb élőhelyfoltokban, ahol a nagy denzitás ellenére a populációk akár még önfenntartásra sem képesek további – a kedvezőbb területek felől érkező – utánpótlás hiányában (Brawn & Robinson 1996, Pulliam 1988). A védeni kívánt állatok szociális és diszperziós viselkedésének alapos ismerete tehát az élőhelyminőség megítélése miatt is fontos lehet a természetvédelem számára.



2. ábra. Az Ideálisan Szabad Eloszlás. Az ábra az egy egyedre eső hipotetikus nyereséget (pl. energiafelvételi ráta) mutatja az adott egyeddel egy élőhelyen versengők számának függvényében. Mivel az egyedek között kompetíció van, a nyereség csökken az egyedszám növekedésével. Az egyedek a jobb élőhelyen magasabb nyereséget érnek el (és ide települnek be elsőnek) egészen addig míg a jobb élőhelyen az egyedszám el nem éri n -t, amikor is a rosszabb élőhely ugyanolyan vonzóvá válik mint a jobb. Ezután az egyedek mind a rosszabb mind a jobb élőhelyre betelepülnek úgy, hogy a két élőhelyen elérhető nyereség egyenlő legyen (Fretwell & Lucas 1969 után)

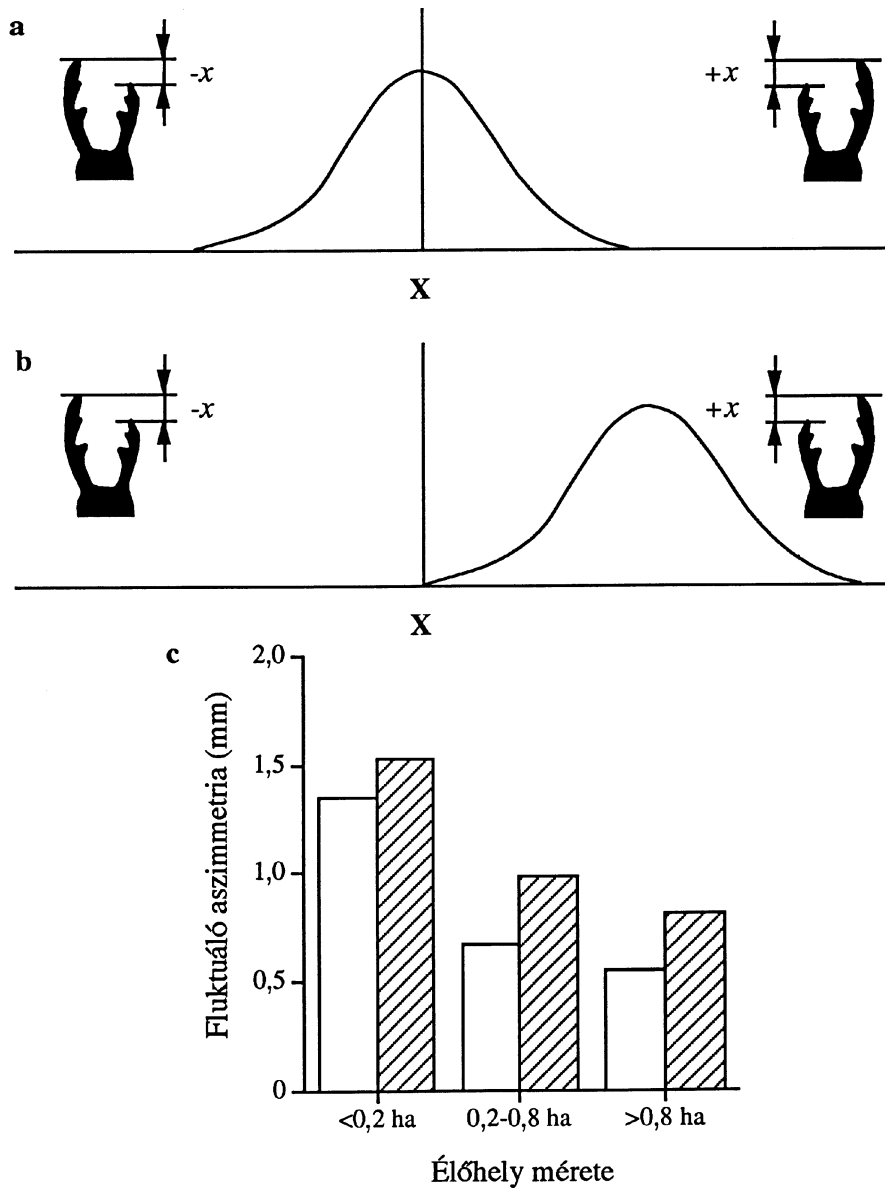
Egy adott faj védelmét legjobban szolgáló terület kijelöléséhez szükséges pontosan ismerni a faj élőhelyigényét. Fontos látni, hogy ezen igény sok komponense viselkedési: táplálékösszetétel, mozgáskörzet nagysága, szociális és párzási rendszer, migrációs szokások. Fontosak lehetnek a ragadozóbiztos menedékhelyek megléte. Ha ezek nem állnak rendelkezésre, akkor az egész védelmi erőfeszítés kudarcba fulladhat.

Az élőhelyleromlás és a környezeti stressz mérése

Az állat- és növényfajok megőrzését veszélyeztető természetvédelmi problémák sorában világszerte az egyik legkritikusabb a környezeti stressz – pl. szennyezések – által okozott élőhelyminőség-romlás (Caughley 1994, Diamond 1989, Wilson 1992). Ezek a változások negatívan befolyásolhatják az élőhely ökológiai szempontból lényeges tulajdonságait (pl. táplálékellátottság, predáció, paraziták gyakorisága), ami viszont csökkentheti az ott élő állat- és növénypopulációkban az egyedek túlélését vagy szaporodási sikerét, csökkentve ezzel az egész populáció túlélési esélyét (Broseliske *et al.* 1991, Burke 1994, Graveland *et al.* 1994, Hunter 1996, Ormerod & Tyler 1993).

A környezeti stressz élőhelyminőséget befolyásoló hatásának értékelése ideális esetben olyan paraméterek mérésén alapul, amelyek közvetlenül indikálják a vizsgált populációk életképességét vagy evolúciós fitnesszét (szaporodási siker, túlélés, a populációméret, genetikai változatosság). A populációk életképességét mutató fenti paraméterek mérése a jelenleg használatos módszerekkel azonban legtöbbször nagyon munkaigényes vagy nagyon lassú. Egy további probléma, hogy a fenti populációs paraméterek gyakran jelentős időbeli késéssel jelzik az élőhely állapotnak megváltozását (Clarke 1995). A gyors kimutatás azért fontos, mert a természetvédelemnek sokkal jobb esélyei vannak egy éppen meginduló káros folyamat visszafordítására, mint egy már hosszabb ideje ható folyamat következményeinek felszámolására. Hogyan lehetne egyszerűbbé és hatékonyabbá tenni a környezeti stressz kimutatását?

A fenti probléma megoldását célzó újabb vizsgálatok azt mutatják, hogy a bilaterális szimmetriát mutató morfológiai jellegek fejlődési szabálytalanságainak, az ún. fluktuáló aszimmetriának a mérése egy alkalmas módszer lehet a környezeti stressz gyors kimutatására (a téma áttekintései: Clarke 1995, Leary & Allendorf 1989). A fluktuáló aszimmetria a páros morfológiai jellegek jobb és bal oldali méretében megmutatkozó random különbség: egyedenként hol az egyik, hol a másik oldal hosszabb (3a. ábra). Ez az egyedfejlődés során jön létre, és az egyedfejlődés folyamatát megzavaró tényezők hatását jelzi. A fluktuáló aszimmetriát fontos megkülönböztetni az ún. irányított aszimmetriától, amikor is a szimmetriatörés egy direkcionális szelekciós nyomás hatására jön létre (pl. Varga 1991, 1992). Ez utóbbi esetben a bilaterális jelleg két oldala minden egyed esetében ugyanúgy tér el: mindig vagy a jobb vagy a bal oldal a hosszabb (3b. ábra).



3. ábra. A fluktuáló aszimmetria (a) és az irányított aszimmetria (b) közötti különbség. A fluktuáló aszimmetria esetén egy bilaterális jelleg mind a jobb mind a bal oldala nagyobb lehet, míg az irányított aszimmetriánál csak az egyik oldal. (c) Fluktuáló aszimmetria fekete rigó (*Turdus merula*) fiókák szárny- (üres oszlopok) és szélő faroktoll hosszában (vonlazott oszlopok). Az aszimmetria kisebb volt a nagyobb élőhelyfoltokban. Az élőhelyfoltok méretének növekedésével csökkent a fiókák éhezés és predáció okozta pusztulása, azaz a nagyobb élőhelyfoltok kedvezőbb élőhelyet biztosítanak a rigóknak a kisebb foltoknál. A fluktuáló aszimmetria, illetve a közvetlen fitnessz-paraméterek mérése révén hasonló élőhely-minőségbeli különbségek prediktálhatók (Møller 1995 után).

Egyre több vizsgálat igazolja, hogy a környezeti stresszfaktorok – amellet, hogy befolyásolják az élőhely ökológiai állapotát – az egyedfejlődés stabilitását biztosító folyamatok megzavarásán keresztül növelhetik az érintett populációkban a fluktuáló aszimmetria mértékét (Leary & Allendorf 1989). Azaz, általában pozitív kapcsolat tapasztalható a stressz intenzitása és a fluktuáló aszimmetria mértéke között (3c. ábra). Bár eddig kevés számú vizsgálatot végeztek, ugyancsak igazolódni látszik, hogy a fluktuáló aszimmetria nagyobb mértéke ténylegesen csökkent életképességű populációkat indikál (Clarke 1995). Az eddigi kísérletes vizsgálatok azt mutatják, hogy a fluktuáló aszimmetria érzékenyebben és jóval hamarabb reagál a környezeti stresszre, mint a fent említett populációs paraméterek (Clarke 1995).

Nem meglepő, hogy a fluktuáló aszimmetria mérését növekvő mértékben alkalmazzák a nemzetközi természetvédelmi munkákban. Alkalmassnak találták számos élőhelyminőséget csökkentő tényező hatásának detektálására (pl. nehézfémek és más kémiai anyagok szennyezése, radioaktív szennyezés, megnövekedett UV-B besugárzás, megnövekedett zaj, hőmérsékleti fluktuáció), és úgy tűnik, hogy a módszer a legtöbb élőlénycsoportnál használható (sikeres próbálkozások vannak több növényfaj, rovar, valamint gerinces állatfaj esetében) (pl. Clarke 1993, Leary *et al.* 1992, Manning & Chamberlain 1994, Midgley *et al.* 1998, Møller 1993, Pankakoski *et al.* 1992, Parsons 1992, Roldan *et al.* 1998, Sánchez *et al.* 1998, Tsubaki 1998, Zvereva *et al.* 1997). A módszerrel kapcsolatban nem világos, hogy milyen morfológiai választ várhatunk akkor, ha a populáció tartósan ki van téve egy adott típusú környezeti stressznek – egyes vizsgálatok arra utalnak, hogy ilyen esetekben a fluktuáló aszimmetria mérésének használhatósága korlátozott (Palmer & Strobeck 1986).

Habár a fenti munkák azt sugallják, hogy az aszimmetria mérése a nemzetközi természetvédelmi munkákban használt eszköztár standard részévé válhat, tudomásunk szerint alig néhány próbálkozás történt a módszer alkalmazására a hazai kutatásban. Mindez annak ellenére, hogy a fluktuáló aszimmetria mérésével a vadon élő populációk stresszterheléséről kaphatnánk adatokat. A fluktuáló aszimmetria mérése ugyancsak nem szerepel a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer által kialakított populációsintű monitorozás módszerei között sem (pl. Báldi *et al.* 1997, Csorba & Pecsénye 1997).

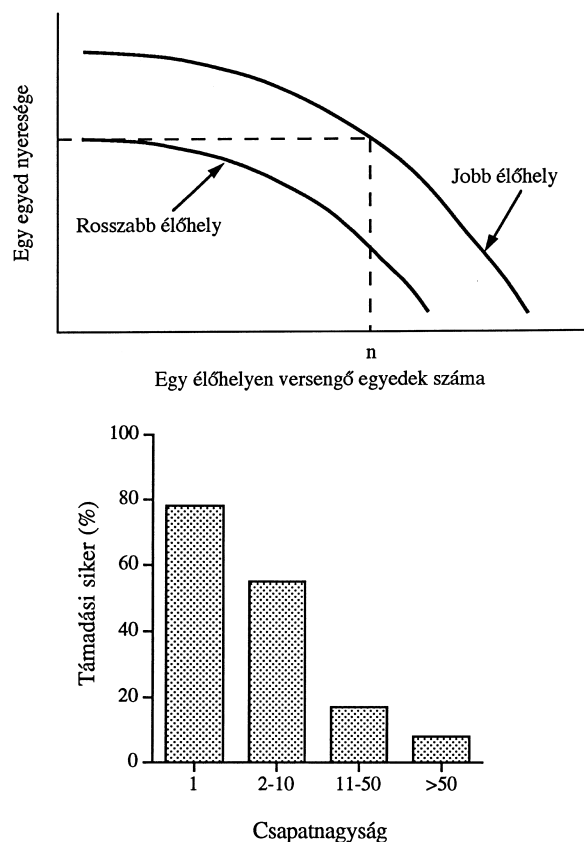
Környezeti változások hatásának prediktálása

A természetvédelmi kezelési tervek egyik legfontosabb eleme lehetne az, ha jóslni tudnánk a környezeti változások hatását a védendő populációkra. Ezen jóslásokra egyre nagyobb szükségük van a természetvédőknek, hiszen a politikai döntéshozók általában több különböző opció közül választanak és az ideák ilyen versenyhelyzetében egyáltalán nem mindegy, hogy a természetvédelem számára

kedvező kezelési tervet mennyire támogatják egzakt predikciók. Különösen ez a helyzet, ha a számunkra kedvező terv egy pénzügyi vagy mérnöki tervvel áll szemben. Az ökológiai modellek nagy többsége esetében a jövőbeli változások hatásának megjósolására általában nincs mód, mivel ezek a modellek leíró jellegűek (Goss-Custard & Sutherland 1997, Lomnicki 1988, Peters 1991). Emiatt használatuknál a jóslás nem más, mint a „belövési” tartományon – azaz az eddig megfigyelt legkisebb és legnagyobb mérési pontok közötti tartományon – kívüli extrapoláció, amelynek jósága azon a feltételezésen alapul, hogy a modellben alkalmazott összefüggések változatlanok maradnak a „belövési” tartományon kívül is. Ezen feltételezés jogossága azonban az esetek többségében erősen megkérdőjelezhető (Goss-Custard & Sutherland 1997, Peters 1991). A viselkedésökológiai modellek ezzel szemben magyarázó modellek, amelyek egy nagyon általános elven, a viselkedés optimalizáltságán alapulva prediktálhatják a környezeti változások hatását. Mitől lehetnek jobbak a viselkedésökológiai modellek az ökológiai-demográfiai modelleknél? Az ökológiai-demográfiai modellek nagyon specifikus feltevéseket tesznek a demográfiai függvények alakjára, és bizonyos paramétereik értékére, amilyenek például a szaporodási vagy elvándorlási ráta, illetve ezek függése például az egyedsűrűségtől. Azonban szinte semmit nem tudunk arról, hogy e feltevések mennyire jogosak a megváltozott környezetben. Ezzel szemben a viselkedésökológiai modellek abból indulnak ki, hogy az élőlények olyan viselkedési elvek (pl. optimalitás elve) alapján döntenek, amelyek a környezet megváltozásával valószínűleg nem változnak (Goss-Custard & Sutherland 1997). Ezen állandóság-feltevésnek az az alapja, hogy ezen elvek hosszú evolúciós fejlődés alatt alakultak ki a természetes szelekció hatására, így a jelenlegi környezeti változásoknak még egyszerűen nem volt elég idejük, hogy megváltoztassák ezeket az elveket. Másrészt nagyon valószínű, hogy ezen elvek az új, megváltozott környezetben is a leoptimálisabb viselkedést fogják generálni. Mint ahogy az is valószínű, hogy a megváltozott környezetben optimális viselkedés nagyon eltérő demográfiai folyamatokat (függvényeket) fog produkálni a régi környezethez képest. Éppen ez az, amire kíváncsiak vagyunk: a függvények alakját most már nem azon a feltevésen alapulva választjuk ki, hogy az új környezetben is azok a demográfiai összefüggések érvényesek mint a régiben (akkor mi változott?), hanem egy általánosabb elven, miszerint az állatok a természetes szelekció működése eredményeképpen „törekednek” az optimális viselkedésre.

Manapság rengeteg viselkedésökológiai modell tesz kísérletet az állatok viselkedésének predikciójára, sokszor nem kis sikerrel (l. pl. Cuthill & Houston 1997, Dugatkin & Reeve 1998, Stephens & Krebs 1986). Ami sokkal inkább hiányzik, az az egyedi viselkedési döntések populációs hatásának megértése, modellezése: milyen hatással van a populáció dinamikájára, ha a madár kettőt csipent percenként és nem ötöt? Azonban a kezdeti lépések megtörténtek, és egy

ígéretes új kutatási irányt nyitottak (l. pl. Goss-Custard & Sutherland 1997, Lomnicki 1988, Sutherland 1996). Goss-Custard és munkatársai (Goss-Custard 1996, Goss-Custard *et al.* 1995a, b) például egy, a játékelméletet, az Ideálisan Szabad Eloszlás elméletét és az optimális táplálkozást ötvöző egyed-alapú modellel mutatták ki, hogy a tengerpartok mentén táplálkozó csigaforgatók (*Haematopus ostralegus*) esetében az élőhelyvesztés hatása nagy mértékben függ attól, hogy mely élőhelyek szűnnek meg: a jó minőségűek megszűnése esetén a populáció mérete sokkal jobban csökken, mint a rosszak eltűnése esetén (4. ábra). Ez első ránézésre nem annyira meglepő eredmény, de fontos látni, hogy Goss-Custardék modelljével lehetőség van a hatások pontos mértékének becslésére. Ez különösen fontos, hiszen a korábbi demográfiamodellek csak az átlagos minőségű élőhelyek eltűnésének hatására adtak becsléseket.



4. ábra. Az angliai csigaforgató populáció prediktált csökkenése a téli táplálékul szolgáló kagylótelepek eltűnésének hatására. A kagylótelepek különböző minőségűek lehetnek. Az átlós szaggatott vonal mutatja az átlagos minőség telepek eltűnésének hatását, e felett a legjobb minőségű telepek, alatta a legrosszabb minőségűek eltűnésének hatása látható. Az ábra Goss-Custard és munkatársai által fejlesztett modell predikcióit mutatja (Goss-Custard 1996, Goss-Custard *et al.* 1995a, b után).

Diszkusszió

A felsorolt példák alapján látható, hogy a viselkedési kutatásoknak igen is fontos szerepük lehet/van a természetvédelem területén. Fontos azonban azt is látni, hogy ezek a kutatások még igen csak gyerekcipőben járnak. Milyen lehetőségei vannak ma Magyarországon az ilyen jellegű kutatásoknak? Az egyik legfontosabb és talán legkevésbé pénzigényes kitörési lehetőség lehet a fluktuáló aszimmetria mint környezeti stressz mérési lehetőség hazai viszonyokra való adaptálása. Ez, figyelembe véve, hogy az ország milyen sok pontján folyik pl. madárgyűrűzés és ezzel kapcsolatban madármérés, viszonylag könnyen elterjeszthető módszer lenne. A fluktuáló aszimmetria nagy tömegben való mérését azonban mindenképpen meg kell, hogy előzze egy részletes alapkutatás, egyrészt azért, hogy kiderüljön, milyen típusú élőhelyromboló hatások kimutatására alkalmas, másrészt azért, hogy kidolgozásra kerüljön egy egyszerű és sokak által végrehajtható mérési módszer.

Igen fontos a természetvédelmi hatóságok szerepe is a hazai természetvédelmi-viselkedés kutatások beindításában. Be kell látni, hogy egy védendő fajról csak részletes, sok mindenre kiterjedő viselkedési vizsgálat során kell/lehet a védelemhez szükséges adatokat összeszedni. Szintén fontos pont, hogy a nem kifejezetten természetvédelmi célokat szolgáló viselkedési kutatásoknak is van/lehet természetvédelmi szempontból fontos és érdekes hozadéka. E pontok a fentiek fényében talán most már még egyértelműbbek. Éppen ezért fontosnak tartjuk az alaposan megtervezett és jelentős tudományos eredményekkel kecsegtető (esetleg vezető viselkedésbiológiai szakemberekkel is elbírált) kutatások engedélyezését, még abban az esetben is, ha azok fokozottan védett fajokon történének. Természetesen ebben az esetben indokolni kell, miért nem lehet a kutatást más fajon is kivitelezni.

Végezetül reméljük, hogy írásunk eléri célját és egyre nagyobb számban olvashatunk természetvédelmi problémák megoldását szolgáló hazai viselkedési kutatásokról.

*

Köszönetnyilvánítás – Köszönjük Lengyel Szabolcs és Prof. Varga Zoltán értékes észrevételeit. Mindkét szerzőt a Bolyai János Kutatási Ösztöndíj támogatta.

Irodalomjegyzék

- Alexander, R. D. (1974): The evolution of social behavior. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **5**: 325–383.
Avery, M. L. & Decker, D. E. (1994): Responses of captive fish crows to eggs treated with chemical repellents. – *J. Wildlife Man.* **58**: 261–266.

- Báldi, A., Moskát, Cs. & Szép, T. (1997): *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer. IX. Madarak*. – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Beck, B. B., Rapaport, L. G. & Wilson, A. C. (1994): Reintroduction of captive-born animals. – In: Olney, P. J. S., Mace, G. M. & Feister, A. T. C. (eds): *Creative conservation: Interactive management of wild and captive animals*. Chapman & Hall, London, pp. 265–286.
- Beletsky, L. D. & Orians, G. H. (1996): *Red-winged Blackbirds: Decision-making and reproductive success*. University of Chicago Press, Chicago.
- Boulinier, T., Danchin, E., Monnat, J.-Y., Doutrelant, C. & Cadiou, B. (1996): Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. – *J. Avian Biol.* **27**: 252–256.
- Brawn, J. D. & Robinson, S. K. (1996): Source-sink population dynamics may complicate the interpretation of long-term census data. – *Ecology* **77**: 3–12.
- Broseliske, G. H., de Jong, J. & Smith, H. (1991): Historical and present day management of the River Rhine. – *Water Science and Techn.* **23**: 111–120.
- Brown, C. R. & Brown, M. B. (1998): *Coloniality in the cliff swallow. The effect of group size on social behaviour*. – University of Chicago Press, Chicago.
- Burke, M. (1994): Phosphorus fingered as coral killer. – *Science* **263**: 1086.
- Catchpole, C. K. (1980): *Vocal communication in birds*. – Studies in Biology No. 115, Edward Arnold, London.
- Catchpole, C. K., Dittami, J. & Leisler, B. (1984): Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. – *Nature* **312**: 563–564.
- Caughley, G. (1994): Directions in conservation biology. – *J. Anim. Ecol.* **63**: 215–244.
- Clarke, G. M. (1993): Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality. – *Environmental Pollution* **82**: 207–211.
- Clarke, G. M. (1995): Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. – *Cons. Biol.* **9**: 18–24.
- Cowan, D. P., Reynolds, J. C. & Gill, E. L. (2000): Manipulating predatory behaviour through conditioned taste aversion: can it help endangered species. – In: Gosling, L. M. & Sutherland, W. J. (eds): *Behaviour and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. [in press]
- Csorba, G. & Pecsénye, K. (1997): *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer. X. Emlősök és a genetikai sokféleség monitorozása*. – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Cuthill, I. C. & Houston, A. I. (1997): Managing time and energy. – In: Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds): *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. Fourth edition. Blackwell Science, Oxford, pp. 97–120.
- Darwin, C. (1859): *On the origin of species*. – Murray, London. [Magyarul: Darwin, C. (1955): *A fajok eredete*. Akadémiai Kiadó – Művelt Nép Könyvkiadó, Budapest]
- Darwin, C. (1872): *The expression of emotions in man and animals*. – Murray, London.
- Dawkins, R. (1976): *The selfish gene*. – Oxford University Press, Oxford. [Magyarul: Dawkins, R. (1986): *Az önző gén*. Gondolat, Budapest.]
- Derochers, A. & Hannon, S. J. (1997): Gap crossing decisions by forest songbirds during the post-fledging period. – *Cons. Biol.* **11**: 1204–1210.
- Diamond, J. M. (1989): Overview of recent extinctions. – In: Western, D. & Pearl, M. (eds): *Conservation for the Twenty-first Century*. Oxford University Press, New York, pp. 37–41.
- Downes, S. J., Handasyde, K. A. & Elgar, M. A. (1997): The use of corridors by mammals in fragmented Australian eucalypt forests. – *Cons. Biol.* **11**: 718–726.
- Dugatkin, L. A. & Reeve, H. K. (eds) (1998): *Game theory and animal behavior*. – Oxford University Press, New York.
- Fisher, R. A. (1930): *The genetical theory of natural selection*. – Clarendon Press, London.
- Fretwell, S. D. & Lucas, H. L. Jr. (1969). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. – *Acta Biotheoretica* **19**: 16–36.

- Goss-Custard, J. D. (ed.) (1996): *The oystercatcher: from individuals to populations*. – Oxford University Press, Oxford.
- Goss-Custard, J. D. & Sutherland, W. J. (1997): Individual behaviour, populations and conservation. – In: Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds): *Behavioural ecology: An evolutionary approach. Fourth edition*. Blackwell Science, Oxford, pp. 373–395.
- Goss-Custard, J. D., Clarke, R. T., Briggs, K. B. *et al.* (1995a): Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird: I. Estimating model parameters. – *J. Appl. Ecol.* **32**: 317–333.
- Goss-Custard, J. D., Clarke, R. T., Durell, S. E. A. Le V. dit, Caldow, R. W. G. & Ens, B. J. (1995b): Population consequences of winter habitat loss in a migratory shorebird: II. Model predictions. – *J. Appl. Ecol.* **32**: 334–348.
- Graveland, J., van der Wall, R., van Balen, J. H. & van Noordwijk, A. J. (1994): Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidific soil. – *Nature* **368**: 446–448.
- Haig, S. M., Mehlman, D. W. & Oring, L. W. (1998): Avian movements and wetland connectivity in landscape conservation. – *Cons. Biol.* **12**: 749–758.
- Hamilton, W. D. (1964): The genetical evolution of social behaviour. I, II. – *J. Theor. Biol.* **7**: 1–52.
- Harrison, S., Stahl, A. & Doak, D. (1993): Spatial models and spotted owls: exploring some biological issues behind recent events. – *Cons. Biol.* **7**: 950–953.
- Holmquist, J. F., Schmidt-Gengenbach, J. M. & Yoshioka, B. B. (1998): High dams and marine-freshwater linkages: effects on native and introduced fauna in the Caribbean. – *Cons. Biol.* **12**: 621–630.
- Horwich, R. H. (1989): Use of surrogate parental models and age periods in a successful release of hand-reared sandhill cranes. – *Zoo Biol.* **8**: 379–390.
- Hunter, M. L. (1996) *Fundamentals of Conservation Biology*. – Blackwell Science, Oxford.
- Hutchings, J. A. (1996): Spatial and temporal variation in the density of northern cod and a review of hypotheses for the stock's collapse. – *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* **53**: 943–962.
- Kenward, R. E. (1978): Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on wood-pigeons. – *J. Anim. Ecol.* **47**: 449–460.
- Krebs, J. R. (1971): Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. – *Ecology* **52**: 2–22.
- Krebs, J. R. & Davies, N.B. (eds) (1978): *Behavioural ecology: An evolutionary approach*. – Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krebs, J. R., Ashcroft, R. & Webber, M. (1978): Song repertoires and territory defence in the great tit, *Parus major*. – *Nature* **271**: 539–542.
- Kress, S. W. & Nettleship, D. N. (1988): Re-establishment of Atlantic puffins (*Fratercula arctica*) at a former breeding site in the Gulf of Maine. – *J. Field Ornithol.* **59**: 161–170.
- Leary, R. F. & Allendorf, F. W. (1989): Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. – *Trends Ecol. Evol.* **4**: 214–217.
- Leary, R. F., Allendorf, F. W. & Knudsen K. L. (1992): Genetic, environmental and developmental causes of meristic variation in rainbow trout. – *Acta Zool. Fenn.* **191**: 79–95.
- Lima, S. L. & Zollner, P. A. (1996) Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. – *Trends Ecol. Evol.* **11**: 131–135.
- Lomnicki, A. (1988): *Population ecology of individuals*. – Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Manning, A. & Dawkins, M. S. (1992): *An introduction to animal behaviour*. – 4th ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Manning, J. T. & Chamberlain, A. T. (1994): Fluctuating asymmetry in gorilla canines: a sensitive indicator of environmental stress. – *Proc. R. Soc. Lond. B.* **255**: 189–193.

- Maynard Smith, J. (1982): *Evolution and the theory of games*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- McGregor, P. K., Peake, T. M. & Gilbert, G. (2000): Communication behaviour and conservation: the application of sound science. – In: Gosling, L. M. & Sutherland, W. J. (eds): *Behaviour and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge. [in press]
- McLain, D. K., Moulton, M. P. & Redfearn, T. P. (1995): Sexual selection and the risk of extinction of introduced birds on oceanic islands. – *Oikos* **74**: 27–34.
- McLean, I. G., Lundie-Jenkins, G. & Jarman, P. J. (1994): Training rufous hare-wallabies to recognise predators. – In: Serena, M. (ed.): *Reintroduction biology of Australian and New Zealand Fauna*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, pp. 177–182.
- Midgley, G. F., Wand, S. J. E. & Musil, C. F. (1998): Repeated exposure to enhanced UV-B radiation in successive generations increases developmental instability (leaf fluctuating asymmetry) in a desert annual. – *Plant, Cell and Environment* **21**: 437–442.
- Møller, A. P. (1993): Morphology and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica* in Chernobyl, Ukraine. – *Proc. R. Soc. Lond. B.* **252**: 51–57.
- Møller, A. P. (1995): Developmental stability and ideal despotic distribution of blackbird in a patchy environment. – *Oikos* **72**: 228–234.
- Ormerod, S. J. & Tyler, S. J. (1993): Birds as indicators of changes in water quality. – In: Furness, R. W. & Greenwood, J. J. D. (eds): *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman and Hall, London, pp. 179–216.
- Palmer, A. R. & Strobeck, C. (1986): Fluctuating asymmetry: measurements, analysis, patterns. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 391–421.
- Pankakoski, E., Koivisto, I. & Hyvrinen, H. (1992): Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common shrew *Sorex araneus*. – *Acta Zool. Fenn.* **191**: 137–144.
- Parsons, P. A. (1992): Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. – *Heredity* **68**: 361–364.
- Peters, R. H. (1991): *A critique for ecology*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Pulliam, H. R. (1988): Sources, sinks, and population regulation. – *Am. Nat.* **132**: 652–661.
- Roldan, E. R., Cassinello, J., Abaigar, T. & Gomendio, M. (1998): Inbreeding, fluctuating asymmetry, and ejaculate quality in an endangered ungulate. – *Proc. R. Soc. Lond. B.* **265**: 243–248.
- Sánchez Galán, S., Linde, A. R., Izquierdo, J. I. & García Vázquez, E. (1998): Micronuclei and fluctuating asymmetry in brown trout (*Salmo trutta*): complementary methods to biomonitor freshwater ecosystems. – *Mutat. Res.* **412**: 219–225.
- Sanyal, P. (1987): Managing the man-eaters in the Sundarbans Tiger Reserve of India: case study. – In: Tilson, R. L. & Seal, U. S. (eds): *Tigers of the world: The biology, biopolitics, management, and conservation of an endangered species*. Noyes Publications, Park Ridge, NJ, pp. 427–434.
- Schoneveld-Cox, C. & Buechner, M. (1991): Housing viable populations in protected habitats: the value of a coarse-grained geographic analysis of density patterns and available habitat. – In: Seitz, A. & Loeschcke, V. (eds): *Species conservation: A population-biological approach*. Birkhauser Verlag, Basel, pp. 213–225.
- Slater, P. J. B. (1989): Bird song learning: causes and consequences. – *Ethol. Ecol. & Evol.* **1**: 19–46.
- Sorci, G., Møller, A. P. & Clobert, J. (1998): Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. – *J. Anim. Ecol.* **67**: 263–268.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (1986): *Foraging theory*. – Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Sutherland, W. J. (1996): *From individual behaviour to population ecology*. – Oxford University Press, Oxford.

- Sutherland, W. J. (1998): The importance of behavioural studies in conservation biology. – *Anim. Behav.* **56**: 801–809.
- Tinbergen, N. (1963): On aims and methods of ethology. – *Z. Tierpsychol.* **20**: 410–433.
- Tsubaki, Y. (1998): Fluctuating asymmetry of the oriental fruit fly (*Dacus dorsalis*) during the process of its extinction from the Okinawa Islands. – *Cons. Biol.* **12**: 926–931.
- Varga Z. (1991): Taxonomic studies on the genera *Sideritis* Hübner, *Saragossa* Staudinger and *Conisania* Hampson (Lepidoptera, Noctuidae: Hadeninae). – *Acta zool. hung.* **37**: 145–172.
- Varga Z. (1992): Taxonomic notes on the genus *Haderonia* Staudinger, 1896 with descriptions of one new genus and four new species (Lepidoptera, Noctuidae) – *Acta zool. hung.* **38**: 95–112.
- Ward, P. & Zahavi, A. (1973): The importance of certain assemblages of birds as 'information centres' for food-finding. – *Ibis* **115**: 517–534.
- Watson, A. (1970): Territorial and reproductive behaviour of red grouse. – *J. Reprod. Fert. Suppl.* **11**: 3–14.
- Wiley, R. H. (1991): Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues. – *Advances in the Study of Behaviour* **20**: 201–291.
- Williams, G. C. (1966): *Adaptation and natural selection*. – Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wilson, E. O. (1975): *Sociobiology: The new synthesis*. – Belknap Press, Harvard.
- Wilson, E. O. (1992): *The Diversity of Life*. – Penguin, London.
- Wittenberger, J. F. & Hunt, J. L. (1985): The adaptive significance of coloniality in birds. – In: Farner, D. S., King, J. R. & Parkes, K. C. (eds): *Avian biology, vol. III*. Academic Press, New York, pp. 1–75.
- Zahavi, A. (1975): Mate selection – a selection for a handicap. – *J. Theor. Biol.* **53**: 205–214.
- Zahavi, A. & Zahavi, A. (1997): *The handicap principle. A missing piece of Darwin's puzzle*. – Oxford University Press, New York.
- Zvereva, E. L., Kozlov, M. V. & Haukioja, E. (1997): Delayed induced resistance and increase in leaf fluctuating asymmetry as responses of *Salix borealis* to insect herbivory. – *Oecologia* **109**: 368–372.

Behavioural research in nature conservation

Z. Barta¹ & A. Liker²

¹Department of Evolutionary Zoology, Kossuth L. University,
H-4010 Debrecen, Hungary

²Department of Ecology, University of Veterinary Sci.ences,
H-1077 Budapest, Rottenbiller u. 50, Hungary

Abstract: We present here some current and possible future results of animal behaviour research that could be used in practical nature conservation. We also suggest some useful research directions to be carried out in Hungary.

Key words: animal behaviour, conservation biology, nature conservation