

Monogamy in precocial birds: a review *

A. Liker

Liker, A. 1995. Monogamy in precocial birds: a review. – Ornis Hung. 5:1-14.



I review the types of monogamy and four factors that may promote its maintenance in precocial birds. Studies suggest that increased reproductive success achieved by biparental care can favour the maintenance of monogamy in many precocial species. Two parents are often essential for successful breeding in a variety of taxa that feed their young and breed under harsh conditions. Experiments in which one of the parents was removed from the family suggest, that the importance of male and female parental care may be different in species that do not feed the young: the presence of females always increased the reproductive success, while the presence of males usually had little or no effects on the number of offspring produced. Because male removal did not result in total reproductive failure in many species with self-feeding young, factors other than the advantages of biparental care should often play role in the maintenance of monogamy. Experiments suggest that individuals may often benefit from improved condition and survival of their mate. Low EPP may favour monogamy if the defence of the mate against competitors or intrasexual aggression between potential mates restricts the opportunity of obtaining extra mates. Hypotheses reviewed here are not mutually exclusive and individuals may benefit from monogamy in more than one way.

A. Liker, Behavioural Ecology Research Group, Department of Evolutionary Zoology and Human Biology, Kossuth University, Pf 3., H-4010 Debrecen, Hungary.

1. Introduction

The term mating system refers to the way in which individuals obtain mates, and includes such features as the number of mates, the manner of mate acquisition, the characteristics of pair bonds and the patterns of parental care provided by each sex (Emlen & Oring 1977, Davies 1991). According to Emlen & Oring (1977), monogamy is a mating system in which neither sex has the opportunity to monopolise more than one member of the opposite sex for breeding. In monogamy the male and female parents may form a pair

bond, pair members usually stay together after the mating at least until the independence of their young, and often both parents participate in parental care. This seemingly simple way of breeding is rare in most animals occurring only in few invertebrates and ectotherm vertebrates (Wittenberger & Tilson 1980), and in 3–5% of mammals (Kleiman 1977). However, monogamy is the most common mating system in birds, occurring in about 90% of avian taxa (Lack 1968).

Why have monogamous mating systems evolved in most birds? Emlen & Oring (1977) have proposed an ecological framework for the explanation of the evo-

* The paper was presented at the „100 Year Old is the Hungarian Scientific Ornithology” meeting, Budapest, 1993.

The mate defence hypothesis has been proposed to explain monogamy in northern migratory ducks (Lack 1968, Emlen & Oring 1977, Wittenberger & Tilson 1980). As in most ducks males do not provide parental care, the monopolisation of several females is not limited by the high cost of desertion in the terms of decreased offspring survival (Rohwer & Anderson 1988). However, the sex ratio is strongly male-biased on the wintering grounds where pair formation usually takes place (male/female ratio: 1.2 to 2.4; Bellrose *et al.* 1961), and this results in strong competition among males for unpaired females. Given this shortage of females, males have little chance to defend more than one female successfully, thus it is probably more beneficial for them to defend their extant mate against unpaired males. The alternative hypothesis is that monogamy in migratory ducks may be explained by female choice and female-biased breeding area fidelity (Rohwer & Anderson 1988). This hypothesis assumes that the male-biased sex ratio allows females to choose unpaired males on the wintering grounds. Unshared defence of one female by the males promotes the foraging efficiency of females prior to breeding, and helps them to gain the nutrient reserves used for early nesting (Rohwer & Anderson 1988). Monogamy is also likely because females frequently return to their previous breeding areas and males cannot follow two females to their different breeding areas (Rohwer & Anderson 1988).

Nest losses occur frequently and are followed by relaying in many precocial birds, e. g. in waterfowl (Skutch 1976, Rohwer & Anderson 1988) and shorebirds

(Erckmann 1983). Thus the benefit of keeping the mate available for replacement breeding may contribute to the maintenance of monogamy, as it has been proposed for the wood duck (Hipes & Hepp 1993) and the willow ptarmigan (Martin 1984, Martin & Cooke 1987). In willow ptarmigans defence of the female during incubation may be important to ensure breeding priority of males for replacement breeding, because territories and females were taken over by neighbour males shortly after the removal of the resident males (Hannon 1984, Martin & Cooke 1987, Hannon & Martin 1992).

3.4. Intrasexual aggression

Individuals may fail to monopolise more than one member of the opposite sex for breeding if additional mates cannot settle on the breeding ground. The settlement of new mates can be prevented by the aggressive interactions between individuals of the same sex. Individuals may benefit from intrasexual aggression because they can reduce competition for resources, their nests can be spaced out to reduce nest predation or nest parasitism, or the individuals can guard the parental investment of their mate (Slagsvold & Lifjeld 1994). Intrasexual aggression has been proposed both to decrease the frequency of polygamy (Slagsvold & Lifjeld 1994) and to promote the maintenance of a monogamous mating system (Wittenberger & Tilson 1980, Oring 1982, Mock 1985, Mock & Fujioka 1990).

Intrasexual aggression has been studied among females in a few precocial species. The presence of female-female aggression has supported the idea that it

may promote the maintenance of monogamy. Martin *et al.* (1990) found that females attacked model female conspecifics on the territory in two monogamous ptarmigans, the white-tailed ptarmigan *Lagopus leucurus* and the willow ptarmigan. Willow ptarmigan hens defend about as large a territory against other females as the size of the territories of males, hence males are usually not able to defend the territory of more than one female and breed monogamously (Hannon 1984). It is not clear whether willow ptarmigan females compete for resources available on the territories, for the monopolisation of male parental investment or for spacing their nest (Schieck & Hannon 1992). In the Eurasian oystercatcher intra-sexual aggression among females may serve primarily to monopolise male parental care (Ens *et al.* 1993). In oystercatchers there is a high variation in the quality of territories, and polygyny would probably be advantageous for both the males bearing high quality territories and the females suffering low breeding success on poor territories (Ens *et al.* 1992, 1993). However, the females on good territories can probably achieve higher reproductive success if they breed in monogamy and receive full-time male help (at incubation, chick feeding and defence) than in polygyny with reduced male care. Thus females can increase their breeding success by being aggressive and preventing the settlement of new females, and female aggression may force monogamy on males in this species (Ens *et al.* 1993).

4. Conclusions

Recent studies suggest that the increased reproductive success achieved by biparental care is an important factor promoting the maintenance of monogamy in precocial birds. Two parents are often essential for successful breeding in a variety of precocial taxa that feed their young and breed under harsh conditions. Experiments on shorebirds have shown that monogamy could be maintained, at least until the hatching of the chicks, by obligate biparental incubation. However, further studies are needed to investigate which factors favour monogamy after hatching in these species, because in other species with shared incubation one of the parents may desert the family during the brood care and remate after desertion, as it has been reported, for example, in the sequentially polygamous kentish plover *Charadrius alexandrinus* (Székely & Lessells 1993). The importance of male and female parental care seems to be different in species that do not feed the young: the presence of females always increased the reproductive success, while male removal had usually little or no deleterious effects on the number of offspring produced. This fact may also suggest that male parental care is less important in precocial birds with self-feeding young than in altricial species, because in altricial birds the absence of males usually reduced the number or condition of offspring (Wolf *et al.* 1988). However, further studies with more complete data on reproductive success are needed for precocial species to evaluate this question.

The fact that male removal did not

result in total reproductive failure in many species reviewed here indicates that factors other than the advantages of biparental care should often play a role in the maintenance of monogamy. The experiments confirm that the presence of a parent frequently improves the condition and survival of its mate. Because individuals can benefit from improved mate condition and survival in several ways, the attendance of the mate may promote the maintenance of monogamy in more cases than it was previously supposed, especially in species with frequent nest loss and high mate fidelity. However, improved mate condition will favour monogamy only if one mate can be attended more effectively than several ones, an assumption that has rarely been tested in precocial species (but see Hannon & Martin 1992).

Low EPP can maintain monogamy even if the presence of a parent does not improve the survival of its offspring or its mate. The importance of monopolisability of mates has been demonstrated in a comparative study by Webster (1991), who found that the reproductive tactics of male passerine birds seem to be influenced more by the opportunity to obtain additional mates than by the value of male parental care. The monopolisability of mates has been rarely studied in precocial birds. Evidence suggest that the defence of a mate against competitors may be advantageous to the individuals in many species. Convincing results indicate that intrasexual aggression restricts the opportunity of obtaining extra mates in other species. Although in most cases it is more difficult to collect data on the monopolisability of mates than on the effects of parental care, recent studies suggest the necessity of

assessing EPP if we are to understand the maintenance of monogamy in precocial birds.

Acknowledgements. I thank T. Székely for providing me with ideas and key references during the study. I also thank J.M.C. Hutchinson, T. Székely and M. Taborsky for their comments on earlier drafts of the manuscript, and S. Lengyel and N. Zahorák for correcting the English. The study was supported by an OTKA grant (No. T54942) to T. S. and by a postgraduate fellowship from Kossuth University to A.L.

Összefoglalás

Fészekhagyó madarak monogám párzási rendszerének áttekintése

A dolgozatban a monogám párzási rendszer típusait és a fenntartásában szerepet játszó tényezőket tekintem át fészekhagyó madaraknál. A kétszülős gondozás nélkülözhetetlen a sikeres szaporodáshoz azoknál a fajoknál, amelyek kedvezőtlen környezeti viszonyok között fészkelnek és etetik fiókáikat. A páreltávolítási kísérletek eredményei alapján a hím és a tojó szülők gondozása nem egyformán fontos a sikeres szaporodáshoz azoknál a fajoknál, amelyek nem etetik fiókáikat: míg a tojó gondozása minden fajnál növelte a kelési sikert vagy a felnevelt fiókák számát, addig a hímek jelenléte csak kisebb mértékben vagy egyáltalán nem befolyásolta a szaporodási sikert. Mivel a hímek eltávolítása után a tojók gyakran képesek az utódok egy részének felnevelésére, a kétszülős gondozásból származó előny önmagában nem magyarázhatja a monogámia fenntartását. Számos fajnál a pár jó kondíciójának megőrzése vagy túlélési esélyének növelése előnyös lehet az egyedek számára, így segítheti a monogám párzási rendszer fennmaradását. Monogámia alakul ki akkor is, ha az egyedek nem képesek egynél több párt szerezni. A párszerzés esélyét egyes fészekhagyó madaraknál csökkentheti a párokért folyó erős kompetíció és a tojók közötti agresszió. A vizsgált tényezők közül egyidejűleg több is hozzájárulhat a monogám párzási rendszer fenntartásához.

References

- Bellrose, F. C., Scott, T. G., Hawkins, A. S. & J. B. Low. 1961. Sex ratios and age ratios in North American ducks. – *Ill. Nat. Hist. Surv. Bull.* 27: 391-474.
- Bradley, J. S., Wooller, R. D., Skira, I. J. & D. L. Serventy. 1990. The influence of mate retention and divorce upon reproductive success in short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. – *J. Anim. Ecol.* 59: 487-496.
- Brunton, D. H. 1988. Sexual differences in reproductive effort: time-activity budgets of monogamous killdeer, *Charadrius vociferus*. – *Anim. Behav.* 36: 705-717.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Coulson, J. C. & C. S. Thomas. 1983. Mate choice in Kittiwake Gull. pp. 361-376. In: Bateson, P. (ed.). *Mate choice*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Davies, N. B. 1991. Mating systems. pp. 263-294. In: Krebs, J. R. & N.B. Davies (eds). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 3rd ed. – Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Davies, N. B. 1992. Dunnock behaviour and social evolution. – Oxford University Press, Oxford.
- Delacour, J. & E. Mayr. 1945. The family Anatidae. – *Wilson Bull.* 57: 3-55.
- Drury, W. H. & W. J. Smith. 1968. Defense of feeding areas by adults herring gulls and intrusion by young. – *Evolution* 22: 193-201.
- Emlen, S. T. & L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. – *Science* 197: 215-223.
- Ens, B. J. 1992. The social prisoner: causes of natural variation in reproductive success of the oystercatcher. – PhD thesis, University of Groningen.
- Ens, B. J., Kersten, M., Brenninkmeijer, A. & J. B. Hulscher. 1992. Territory quality, parental effort and reproductive success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). – *J. Anim. Ecol.* 61: 705-716.
- Ens, B. J., Safriel, U. N. & P. H. Mike. 1993. Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? – *Anim. Behav.* 45: 1199-1217.
- Erckmann, W. J. 1983. The evolution of polyandry in shorebirds: the evaluation of hypotheses. pp. 113-168. In: Wasser, S. K. (ed.). *Social behaviour of female vertebrates*. – Academic Press, New York.
- Gowaty, P. A. 1983. Male parental care and apparent monogamy among Eastern Bluebirds (*Sialia sialis*). – *Am. Nat.* 121: 149-157.
- Gratto-Trevor, C. L. 1991. Parental care in Semipalmated Sandpipers *Calidris pusilla*: brood desertion by females. – *Ibis* 133: 394-399.
- Haig, S. M. & L. W. Oring. 1988. Mate, site, and territory fidelity in piping plovers. – *Auk* 105: 268-277.
- Hannon, S. J. 1984. Factors limiting polygyny in the willow ptarmigan. – *Anim. Behav.* 32: 153-161.
- Hannon, S. J. & K. Martin 1992. Monogamy in willow ptarmigan: is male vigilance important for reproductive success and survival of females? – *Anim. Behav.* 43: 747-757.
- Hatch, S. A. 1990. Incubation rhythm in the Fulmar *Fulmarus glacialis*: annual variation and sex roles. – *Ibis* 132: 515-524.
- Hipes, D. L. & G. R. Hepp. 1993. Effect of mate removal on nest success of female wood ducks. – *Condor* 95: 220-222.
- Howell, T. R. & G. A. Bartholomew. 1962. Temperature regulation in the Sooty Tern *Sterna fuscata*. – *Ibis* 104: 98-105.
- Hunt, G. L. 1972. Influence of food distribution and human disturbance on the reproductive success of Herring Gulls. – *Ecology* 53: 1051-1061.
- Hunt, G. L. & M. W. Hunt. 1976. Gull chick survival: the significance of growth rates, timing of breeding and territory size. – *Ecology* 57: 62-75.
- Kleiman, D. G. 1977. Monogamy in mammals. – *Quart. Rev. Biol.* 52: 39-69.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. – Methuen, London.
- Lazarus, J. 1990. The logic of mate desertion. – *Anim. Behav.* 39: 672-684.
- Lorentsen, S.-H. & Røv, N. 1995. Incubation and brooding performance of the Antarctic Petrel *Thalassoica antarctica* at Svarthamaren, Dronning Maud Land. – *Ibis* 137: 345-351.
- Macleay, G. L. 1967. The breeding biology and behaviour of the double-banded courser *Rhinoptilus africanus* (Temminck). – *Ibis* 109: 556-569.
- Martin, K. 1984. Reproductive defence priorities of male willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*): enhancing mate survival or extending paternity options? – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 57-63.
- Martin, K., Cooch, F. G., Rockwell, R. F. & F. Cooke. 1985. Reproductive performance in lesser snow geese: are two parents essential? – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 257-263.
- Martin, K. & F. Cooke. 1987. Bi-parental care in willow ptarmigan: a luxury? – *Anim. Behav.* 35: 369-379.

- Martin, K., Hannon, S. J. & S. Lord. 1990. Female-female aggression in White-tailed Ptarmigan and Willow Ptarmigan during the pre-incubation period. – *Wilson Bull.* 102: 532-536.
- Maynard Smith, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. – *Anim. Behav.* 25: 1-9.
- Mock, D. W. 1985. An introduction to the neglected mating system. pp. 37: 1-10. In: Gowaty, P. A. & D. W. Mock (eds). *Avian monogamy*. Ornithol. Monogr. No. 37. – American Ornithologists' Union.
- Mock, D. W., & M. Fujioka, M. 1990. Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. – *Trends Ecol. Evol.* 5: 39-43.
- Nol, E. 1985. Sex roles in the American oystercatcher. – *Behaviour* 95: 232-260.
- Orians, G. H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. – *Am. Nat.* 103: 589-603.
- Oring, L. W. 1982. Avian mating systems. pp. 1-92. In: Farner, D. S., King, J. S. & K. C. Parkes (eds). *Avian biology*. Vol. 6. – Academic Press, New York.
- Parsons, J. 1971. Cannibalism in herring gulls. – *Br. Birds* 64: 528-537.
- Pedersen, H. C. 1993. Reproductive success and survival of widowed Willow Ptarmigan hens. – *Ornis Fennica* 70: 17-21.
- Perrins, C. M., Harris, M. P. & C. K. Britton. 1973. Survival of Manx Shearwaters *Puffinus puffinus*. – *Ibis* 115: 535-548.
- Pierce, R. J. 1989. Breeding and social patterns of banded dotterels *Charadrius bicinctus* at Cass river New Zealand. – *Notornis* 36: 13-23.
- Pitelka, F. A., Holmes, R. T. & S. F. MacLean. 1974. Ecology and evolution of social organization in Arctic sandpipers. – *Am. Zool.* 14: 185-204.
- Prevett, J. P. & C. D. MacInnes. 1980. Family and other social groups in snow geese. – *Wildl. Monogr.* 71: 1-46.
- Raveling, D. G. 1970. Dominance relationships and agonistic behavior of Canada Geese in winter. – *Behaviour* 37: 291-317.
- Richdale, L. E. 1947. The pair bond in penguins and petrels: a banding study. – *Bird-Banding* 18: 107-117.
- Richdale, L. E. 1951. Sexual behavior in penguins. – University of Kansas Press, Lawrence.
- Rivolier, J. 1958. Emperor penguins. – Speller and Sons, New York.
- Rohwer, F. C. & M. G. Anderson 1988. Female – biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. pp. 187-221. In: Johnston, R. F. (ed.). *Current ornithology*. Vol. 5. – Plenum Press, New York.
- Schieck, J. O. & S. J. Hannon. 1989. Breeding site fidelity in willow ptarmigan: the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory. – *Oecologia* 81: 465-472.
- Schieck, J. O. & S. J. Hannon. 1992. Territory and male quality do not influence settlement of yearling female willow ptarmigan. – *Behav. Ecol.* 3: 148-155.
- Schneider, J. & J. Lamprecht. 1990. The importance of biparental care in a precocial, monogamous bird, the bar-headed goose (*Anser indicus*). – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 415-419.
- Scott, D. K. 1980. Functional aspects of prolonged parental care in Bewick's Swans. – *Anim. Behav.* 28: 938-952.
- Skutch, A. F. 1976. Parent birds and their young. – University of Texas Press, Austin, Texas.
- Slagsvold, T. S. & J. T. Lifjeld. 1994. Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. – *Am. Nat.* 143: 59-94.
- Székely, T. & C. M. Lessells. 1993. Mate change by Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. – *Ornis Scand.* 24: 317-322.
- Tacha, T. C. 1988. Social organization of Sandhill Cranes from midcontinental North America. – *Wildl. Monogr.* 99: 1-37.
- Tinbergen, N. 1953. The herring gull's world. – Collins, London.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. pp. 136-179. In: Campbell, B. (ed.). *Sexual selection and the descent of Man 1871-1971*. – Aldine, Chicago.
- Walters, J. R. 1982. Parental behavior in lapwings (Charadriidae) and its relationships with clutch sizes and mating systems. – *Evolution* 36: 1030-1040.
- Webster, M. S. 1991. Male parental care and polygyny in birds. – *Am. Nat.* 137: 274-280.
- Wickler, W. & U. Seibt. 1983. Monogamy: an ambiguous concept. pp. 33-50. In: Bateson, P. (ed.). *Mate choice*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiggins, D. A. & R. D. Morris. 1987. Parental care of common tern *Sterna hirundo*. – *Ibis* 129: 533-540.
- Wittenberger, J. F. & R. L. Tilson. 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 197-232.
- Wolf, L., Ketterson, E. D. & V. Nolan. 1988. Paternal influence on growth and survival of dark-eyed junco: do parental males benefit? – *Anim. Behav.* 36: 1601-1618.

lution of animal mating systems. Their model assumes that there is intensive intraspecific competition among individuals for mating, and mating tactics of individuals have evolved to maximise individual reproductive success. In such populations the mating system is determined by the monopolisability of matings. When neither sex can monopolise additional members of the opposite sex for breeding, monogamy will evolve. In the alternative case a portion of individuals of either sex is able to control the access of others to the members of the other sex, i. e. monopolise a disproportionately large part of matings, and polygamous mating systems (various forms of polygyny and polyandry) could evolve. The model predicts that the greater the degree of monopolisation, the greater the degree of polygamy in the population. Emlen & Oring (1977) suggested two general conditions that affect the monopolisability of mates. The first factor, usually called environmental potential for polygamy (EPP), is the spatial and temporal distribution of fertile mates or resources essential for breeding, that determines whether multiple mates (or resources to attract multiple mates) are energetically defensible by individuals. If mates or resources are easily defensible, there will be high potential for polygamy. The second factor is the ability of individuals to utilise the EPP, which depends in a large part on the degree of parental care required for the successful rearing of offspring. When offspring require extensive parental care there is little chance to utilise EPP. By this model Emlen & Oring (1977) predicted monogamy to evolve when (i) there is no EPP, or (ii) there is no opportunity to take advantage of EPP.

These two conditions usually form the basis of more specific hypotheses about the evolution and maintenance of monogamy in birds (e. g. Wittenberger & Tilson 1980, Oring 1982, Mock & Fujioka 1990, Davies 1991).

It is important to recognise that the optimal mating behaviour that maximises individual reproductive success may or may not be the same for the two sexes. For instance, when one parent cannot produce any offspring without help, the most advantageous tactic for both sexes is to mate with only one partner and care for the young. However, the sexes can often maximise their reproductive success in different ways, generating conflicts between the sexes over reproductive interests (Trivers 1972, Emlen & Oring 1977, Maynard Smith 1977, Davies 1992). For example, if the unaided female can rear only half of each brood, it may still be advantageous for the male to desert the family if he can find one or more new females after the desertion. In this way he can produce two or more half broods without parental care efforts, and some form of polygyny is expected to evolve even if females would gain maximal reproductive success in a monogamous system. Cost and benefit of alternative mating tactics are influenced by ecological and life history factors, and these factors determine whether males and females can maximise their fitness by the same or different mating behaviours. Game theory models have shown that cost and benefit of alternative reproductive tactics, such as mate desertion versus staying with the family, also depend on the behaviour of the partner (Maynard Smith 1977, Lasarus 1990). Because neither parent can prevent the

desertion of his or her mate, monogamy could evolve only when the cost of desertion are higher than its benefit for both sexes; otherwise one or both parents will desert, and alternative mating systems will evolve (Maynard Smith 1977, Lasarus 1990).

The prevalence of monogamy in birds is commonly explained by the inability of most species to take advantage of the EPP, because extensive parental care provided by both parents is required for successful breeding (Lack 1968, Orians 1969, Emlen & Oring 1977, Oring 1982, Mock 1985, Mock & Fujioka 1990). However, recent studies have revealed that one parent may be as successful in raising young as two parents are (Gowaty 1983, Hannon 1984, Martin *et al.* 1985, Martin & Cooke 1987, Hannon & Martin 1992, Hipes & Hepp 1993), therefore factors other than parental care should also play an important role in the evolution of monogamy. Here I study the factors that may favour monogamy in precocial birds. Precocial birds may have particular importance in exploring the evolution of avian monogamy, because over 80% of precocial species breed monogamously (Lack 1968), but many of these species show little or moderate parental care. Thus the study of precocial birds may provide new insights into ecological and life history factors that favour monogamy in birds, but influence the cost and benefit of mating tactics in a less obvious way than the advantages of biparental care do. The aims of this paper are (i) to review four hypotheses about which factors favour monogamy in precocial birds, and (ii) to review the evidence that can be used to evaluate these hypotheses. To provide some background to the

discussion of the hypotheses, first I briefly review the types of monogamy and parental care patterns found in precocial birds.

2. Types of pair bond and parental care in monogamous precocial birds

There are several different forms of reproductive strategies that are collected under the term of monogamy (Oring 1982, Wickler & Seibt 1983, Mock 1985). In precocial birds, the most common form is probably the seasonal (or serial) monogamy, in which the pair bond lasts for one or several breeding attempts within the same season. Mate change may frequently occur either within the season or between successive years. This type of monogamy is typical of many ducks (Rohwer & Anderson 1988) and shorebirds (Haig & Oring 1988, Pierce 1989). The second broad type of monogamy is the long-term (or perennial) monogamy, where pair bonds last for several years or even for the entire life-span of the individuals. Long-term monogamy is characteristic for several penguins (Richdale 1951), geese, swans and shelducks (Delacour & Mayr 1945, Rohwer & Anderson 1988), and many seabirds including albatrosses, shearwaters and gulls (Richdale 1947, Tinbergen 1953, Perrins *et al.* 1973, Coulson & Thomas 1983, Bradley *et al.* 1990). The distinction between seasonal and long-term monogamy is not absolute. In many species the pair bonds break up after breeding but due to their site fidelity parents return to the territories occupied in the previous year and remate with their

previous mate. Site fidelity has been reported to result in long-term pair bonds, for example, in the willow ptarmigan *Lagopus lagopus* (Schieck & Hannon 1989), herring gull *Larus argentatus* (Tinbergen 1953), and semipalmated sandpiper *Calidris pusilla* (Gratto-Trevor 1991). In the kittiwake *Rissa tridactyla* many pair bonds may persist for years but a substantial portion of adults changes their mate between seasons, and the divorce rate is especially high following an unsuccessful previous season (Coulson & Thomas 1983).

Parental care patterns vary widely among monogamous precocial birds. Typically, precocial species have well-developed downy chicks capable of running shortly after hatching. In some precocial birds parents feed the chicks for a variable period (e. g. divers, grebes, cranes, oystercatchers, thick-knees, coursers, pratincoles, gulls, terns, flamingos, penguins, albatrosses and shearwaters), while in other species the chicks feed themselves from hatching and adults are free from the demanding task of provisioning (e. g. tinamous, grouses, pheasants, geese, swans, ducks, and most of the shorebirds including jacanas, plovers, snipes, sandpipers and avocets). In the latter group parental care may include brooding and defending the chicks, leading them to food sources and defending the foraging area of the young against competitors (e.g. Walters 1982). In some precocial species, such as geese, swans, cranes, and large gulls parental care typically continues after fledging. In these species families stay together after the breeding season, and the parents help the young to compete for food and provide protection against

predators by being vigilant (Drury & Smith 1968, Raveling 1970, Scott 1980, Tacha 1988).

The contribution to parental care by males and females is also variable. The two parents may spend approximately an equal amount of time and energy on parental care, as it has been found, for example, in the American oystercatcher *Haematopus palliatus* (Nol 1985) and in the Eurasian oystercatcher *H. ostralegus* (Ens 1992). In other species females provide all the incubation and take the major share of brood care, while males provide vigilance and defence against conspecifics or predators. Such parental sex roles have been found, for example, in the lesser snow goose *Anser caerulescens* (Prevett & MacInnes 1980) and in the willow ptarmigan (Hannon & Martin 1992). In a few species, particularly in shorebirds, males provide more care than the females do. For example, in the killdeer *Charadrius vociferus*, males spend more time both incubating and caring for the chicks than the females do (Brunton 1988). An other example is the common tern *Sterna hirundo*, where females incubate the eggs, but males feed the incubating females and provide the major part of the chicks' food (Wiggins & Morris 1987). In extreme cases only one of the parents care for the offspring. For example, males of northern migratory ducks and females of several shorebirds desert their mate during incubation and shortly after hatching, respectively (Pitelka *et al.* 1974, Rohwer & Anderson 1988, Gratto-Trevor 1991). In these cases the staying parent provides all care for the offspring until the chicks fledge or perish, but monogamy is maintained because the deserting individuals

do not usually remate after the desertion (Pitelka *et al.* 1974, Rohwer & Anderson 1988, Gratto-Trevor 1991).

3. Factors favouring monogamy

In this section I address the question: Which factors may promote the maintenance of monogamy in precocial birds? Several hypotheses have been proposed (e.g. Lack 1968, Wittenberger & Tilson 1980, Oring 1982, Mock 1985, Mock & Fujioka 1990), but here I discuss only those four factors, that have been most frequently suggested as alternative explanations for precocial birds. The first two hypotheses – parental care, mate condition – assume high direct benefit to monogamy (hence high cost to polygamy), i.e. they suggest the inability of parents to utilise EPP in terms of Emlen & Oring's (1977) model. The other two hypotheses – mate defence and female aggression – emphasise that low EPP prevents individuals to monopolise multiple mates even if the cost of polygamy would be low. The hypotheses reviewed here are not mutually exclusive, individuals may simultaneously benefit from monogamous mating in more than one way. Monogamy may be favoured by different factors at different stages of the breeding cycle even in the same species (Wickler & Seibt 1983).

3.1. Increased reproductive success by biparental care

Lack (1968) suggested that in many birds two parents can provide higher quality of parental care (e.g. more food, more successful protection from predators) than

one parent can do, and two parents working together can rear more surviving young than one parent without help. If the benefit of providing full-time parental care at one nest are higher for both sexes than the benefit gained by alternative behaviours (e.g. by seeking additional mates or providing reduced care at several nests), selection will favour monogamy (Lack 1968, Orians 1969, Emlen & Oring 1977, Oring 1982, Mock 1985, Mock & Fujioka 1990). The benefit resulting from biparental care are expected to be highest in species that feed their young (Lack 1968). The benefit of parental care are also influenced by conditions that the environment offers for breeding, and it may be especially high when climatic conditions are harsh, predation is heavy, or the competition for resources is intense (Clutton-Brock 1991).

The advantage of biparental care is obvious and could explain monogamy if one parent cannot produce any surviving offspring without the mate's help, and parental care cannot be shared among offspring of different broods (Wittenberger & Tilson 1980, Oring 1982). Obligate biparental care, and monogamy associated with it, occurs most often in species that breed in a harsh environment and feed their young. For example, in emperor penguins *Aptenodytes forsterii* eggs and young chicks require continuous incubation and brooding to prevent freezing (temperature could be as low as -40°C during incubation). Because breeding colonies are far from the feeding sites, only two parents can cope with the simultaneous tasks of continuous attendance of the offspring and conducting feeding trips to distant fishing places (Rivolier 1958).

Similarly, extremely hot and arid environments could require the cooperation of two parents for successful reproduction. In the tropical sooty tern *Sterna fuscata* eggs and newly hatched young need continuous protection from overheating, and one of the adults covers the offspring at all time (Howell & Bartholomew 1962). The two-banded coursers *Rhinoptilus africanus*, that breed in the Kalahari, South-West Africa, attend their one-egg clutch continuously when the temperature is above 30°C (Maclean 1967). If the temperature exceeds 35°C parents are reluctant to leave the nest and return to it within a few minutes after the disturbance. Embryos were killed by the heat in eggs that were left uncovered over 15 minutes (Maclean 1967). Two parents may also be essential when high predation requires the continuous attendance of the offspring. For example, monogamy may be maintained in large gulls in response to the unusually heavy predation by conspecific colony members (Wittenberger & Tilson 1980). In herring gull colonies, both breeding adults and floating subadults regularly rob eggs and catch young chicks (Tinbergen 1953). Predation by neighbours is the major cause of chick loss in several populations of herring gulls (Parsons 1971, Hunt 1972) and glaucous-winged gulls *Larus glaucescens* (Hunt & Hunt 1976). To prevent predation, one of the herring gull parents always stays on the territory, and eggs and young chicks are never left unguarded (Tinbergen 1953). In glaucous-winged gulls successful parents left their broods unguarded in a lesser percentage of time than parents of unsuccessful broods did (Hunt & Hunt 1976). Finally, distant or dispersed food resources can also force obligate biparental care and monogamy.

For example, adults of a breeding colony of Antarctic petrels *Thalassoica antarctica* had to travel at least 200–450 km to the open sea to feed and gather food for the young (Lorentsen & Røv 1995). As the feeding trips of such seabirds may last for several days (e.g. 0-23 days in the Antarctic petrel; Lorentsen & Røv 1995), one parent would not be able to rear any offspring successfully. In fact, even the delayed return of a foraging parent may end up with nest abandonment by its unrelied mate, as it has been reported in Antarctic petrels (Lorentsen & Røv 1995) and fulmars *Fulmarus glacialis* (Hatch 1990).

The hypothesis that biparental care increases the reproductive success can be tested by removing one of the parents from the family at various stages of the breeding. In passerines the removal of males usually had a negative impact on reproductive success, i. e. two parents can rear more offspring than one parent can do without help. Wolf *et al.* (1988) reviewed the results of 17 mate removal studies involving 14 passerine species and found that fledging success of the young or their survival to independence decreased after male removal in 10 species (at least in one study), body mass of nestlings was reduced in further 3 species in which the fledging success was unaffected, and they reported only 1 species in which none of the measured reproductive parameters was influenced.

Male parents were also experimentally removed in some monogamous precocial birds that do not feed their young. The results show a considerable variation in the impact of male presence (Tab. 1), although the data on reproductive success are less complete than they are in passer-

Tab. 1. Effects of male and female removal on reproductive success in precocial birds (– indicates significant decrease after removal, = indicates no significant effect, the absence of an entry indicates no data).

Species	Time of removal	Hatching success	Fledging success	Reference
Male removed				
<i>Anser caerulescens</i>	early laying	–		Martin <i>et al.</i> 1985
	late laying	=		
	incubation	=		
<i>Anser indicus</i>	at hatching		–	Schneider & Lamprecht 1990
<i>Aix sponsa</i>	late laying or incubation	=		Hipes & Hepp 1993
<i>Lagopus lagopus</i>	pair formation	–	=	Hannon 1984
	pair formation	=	=	Hannon & Martin 1992
	incubation	=	=	Pedersen 1993
	incubation	=	=	Martin & Cooke 1987
	at hatching		=	
<i>Charadrius vociferus</i>	incubation	–		Brunton 1988
<i>Calidris mauri</i>	incubation	–		Erckmann 1983
Female removed				
<i>Anser caerulescens</i>	incubation	–		Martin <i>et al.</i> 1985
<i>Lagopus lagopus</i>	at hatching		–	Martin & Cooke 1987
<i>Charadrius vociferus</i>	incubation		–	Brunton 1988
<i>Calidris mauri</i>	incubation	–		Erckmann 1983

ines. When males and females share the incubation, the male's help seems to be indispensable for the successful hatching of the eggs: male removal was followed by the failure of all clutches in the western sandpiper *Calidris mauri* (Erckmann 1983) and in the killdeer (Brunton 1988). We do not know, however, whether one female would be able to care for the chicks on her own in these two shorebirds. In species where males do not incubate the eggs, the male's absence may also reduce reproductive success, but usually has little impact (the first four species in Tab. 1). In bar-headed geese *Anser indicus* removal of males after hatching resulted in decreased survival of young, probably due to the lack of male's brood protection against the harassment of conspecifics (Schneider & Lamprecht 1990). In snow geese, nest loss increased only when male removal occurred during an early stage of laying (Martin *et al.* 1985). In wood ducks *Aix sponsa* there was no difference in

hatching success between experimentally widowed and paired females (Hipes & Hepp 1993). In three of the four studies in willow ptarmigan male removal did not affect the hatching success of nests, the fledging success of young or their survival to the next year (Martin & Cooke 1987, Hannon & Martin 1992, Pedersen 1993). In the fourth study Hannon (1984) found that widowed female ptarmigans had lower hatching success than the control ones in one of the three years of the study, but the fledging success did not differ between the experimental and control groups in any season.

Removal of females during incubation led to total brood loss in all studies (Tab. 1). Only male killdeer could incubate successfully without help, but their chicks died shortly after hatching (Brunton 1988). Female removal after hatching was less deleterious in the willow ptarmigan, but males tending alone achieved lower fledging success than the control pairs did

Tab. 2. Effects of male and female removal on condition and survival of mates in precocial birds (+ indicates significant increase after removal, - indicates significant decrease after removal, = indicates no significant effect, the absence of an entry indicates no data).

Species	Time of removal	Mate		Reference
		condition	survival	
Male removed				
<i>Anser caerulescens</i>	incubation	-		Martin <i>et al.</i> 1985
<i>Lagopus lagopus</i>	pair formation		-	Hannon 1984
	pair formation	=		Hannon & Martin 1992
	incubation		-	Pedersen 1993
	incubation	+	=	Martin & Cooke 1987
	at hatching	-	=	
<i>Calidris mauri</i>	incubation	-		Erckmann 1983
Female removed				
<i>Lagopus lagopus</i>	at hatching		=	Martin & Cooke 1987
<i>Calidris mauri</i>	incubation	-		Erckmann 1983

(Martin & Cooke 1987).

These removal studies have confirmed the value of biparental care in some precocial birds that do not feed the young, but have also suggested its unimportance in other cases. The interpretation is hindered by the fact that the value of biparental care may vary over the breeding cycle (see the snow goose and the willow ptarmigan in Tab. 1), but it has been usually tested for only one particular period of the breeding (in four of the six species where males were removed, and in all cases of female removal). Except killdeer and western sandpipers, male removal did not result in total reproductive failure in any species, and widowed male ptarmigans were also able to fledge some chicks. These results suggest that biparental care is not essential in many precocial species, hence other factors must also contribute to the maintenance of monogamy.

3.2. Improved condition and survival of mate

The behaviour of an individual may increase the chance that its mate remains

in good condition during the breeding season and/or survives to the next season. Mate condition and survival can be improved, for example, by sharing parental care, feeding the mate during laying and incubation, or providing protection against predators and harassment from conspecifics. Individuals may benefit from the improved condition and survival of their mate because a healthy mate may provide better parental care for the offspring, could lay replacement clutches after unsuccessful breeding attempts, and will survive and be available as a familiar and experienced mate for subsequent seasons in species with long-term pair bonds. If one mate can be helped more effectively than several ones, these benefits could promote the maintenance of monogamy (Oring 1982, Martin 1984).

Mate removal experiments have shown that the presence of an individual during breeding can improve the condition or survival of its mate in precocial species (Tab. 2). Male removals resulted in increased weight loss of females during incubation in the snow goose (Martin *et al.* 1985) and in the western sandpiper (Erckmann

1983). The effects of male presence have been extensively investigated in willow ptarmigans, and the results vary among studies. Hannon (1984) and Pedersen (1993) found that the presence of males increased the survival of females. In Martin & Cooke's (1987) study male removal at hatching decreased, while removal during incubation increased the condition of female willow ptarmigans, but there was no difference in survival between widows and paired females in either case. The reason for the increased female weight when males were removed during incubation was not clear, but researchers suggested that the presence of males during incubation might be disadvantageous to females in some (unspecified) way (Martin & Cooke 1987). Finally, Hannon & Martin (1992) did not find significant differences between experimentally widowed and control females in either their condition or survival. Hannon & Martin (1992) showed, that although monogamous females were accompanied by males in a greater percentage of their time than polygynous females were, the reduced attendance by polygynous males did not result in decreased time spent foraging by their females.

The effect of the absence of females has been assessed in two precocial birds (Tab. 2). In western sandpipers the absence of females resulted in increased weight loss by males during incubation (Erckmann 1983), while in willow ptarmigans female removal did not reduce the survival of males to the next season (Martin & Cooke 1987).

The condition and survival of the mate may be of particular importance in species in which partners establish long-term pair

bonds or individuals frequently pair with the same individuals in successive seasons due to site fidelity (Oring 1982, Mock & Fujioka 1990). In species with long-term monogamy, old pairs (i.e. those that have bred together in previous seasons) usually achieve higher reproductive success than new pairs do, thus investments in activities that improve mate survival directly increase the future fitness of the individuals. Increased reproductive success by old pairs has been found, for example, in kittiwakes (Coulson & Thomas 1983), short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris* (Bradley *et al.* 1990) and willow ptarmigans (Schieck & Hannon 1989).

3.3. Defence of the mate against competitors

Monogamy can be maintained in species in which the presence of a parent does not improve the survival of its offspring or its mate, but individuals are not able to defend multiple mates economically (low EPP; Emlen & Oring 1977, Oring 1982). Monopolisation of multiple mates may be limited by strong intrasexual competition for available partners. If an undefended partner is soon taken over, individuals may increase their reproductive success by staying with and defending the mate against competitors after pair formation. Continued mate defence may keep the mate available for further breeding, that may be important, for example, in species with high frequency of nest failure. If one mate can be defended more successfully than several ones, the benefit of defence could promote the maintenance of monogamy (Lack 1968, Wittenberger & Tilson 1980, Martin 1984).

Brood survival of Kentish Plovers (*Charadrius alexandrinus*) in alkaline grasslands and drained fish-ponds

G. Noszály, T. Székely and J. M. C. Hutchinson

Noszály, G., Székely, T. and J. M. C. Hutchinson. 1995. Brood survival of Kentish Plovers (*Charadrius alexandrinus*) in alkaline grasslands and drained fish-ponds. - Ornis Hung. 5:15-21.



We investigated the survival and growth of Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* broods in alkaline grasslands and drained fish-ponds in southern Hungary between 1988 and 1990. Broods hatched in the bottom of drained fish-ponds survived better (0.985 ± 0.024 (SD) day⁻¹) than the ones hatched in alkaline grasslands (0.851 ± 0.247 day⁻¹). This difference remained significant when we controlled for potentially confounding factors such as brood age, date of hatching and parental care. We propose that fish-ponds were better brood raising habitats than grasslands because they provided more hiding places for the chicks. Growth of chicks, measured by weight gain and tarsus growth, did not differ between the two habitats. These results do not support the earlier suggestion that Kentish Plovers make a wrong decision when they lay their eggs in fish-ponds; offspring produced in fish-ponds have a higher chance of fledging than those produced in grasslands.

G. Noszály, Behavioural Ecology Research Group, Department of Zoology, Kossuth University, Pf. 3., Debrecen, H-4010, Hungary, email: noszalyg@tigris.klte.hu. T. Székely and J. M. C. Hutchinson, School of Biological Sciences, University of Bristol, Woodland Road, Bristol, BS8 1UG, UK.

1. Introduction

Selection of breeding habitat is an important decision in birds (Cody 1985, Rosenzweig 1987). Breeding habitats may influence egg size, clutch size, growth rate of the young and the reproductive success of parents (Pierotti 1982, Alatalo *et al.* 1985, Galbraith 1988, Peach *et al.* 1994, Nordahl *et al.* 1995). In this paper we investigate the reproductive success of Kentish Plovers (*Charadrius alexandrinus*) in two habitats: alkaline grasslands ('puszta') and the bottom of drained fish-

ponds. In a previous study one of us showed that hatching success of Kentish Plover nests was lower in fish-ponds than in grasslands (Székely 1992). To explain this apparently non-adaptive behaviour Székely (1992) proposed the habitat mal-assessment hypothesis. According to the habitat mal-assessment hypothesis Kentish Plovers make a wrong decision by nesting in fish-ponds where their clutches suffer heavy predation. In this paper we investigate whether the habitat mal-assessment hypothesis remains a valid explanation when the survival of broods is taken into account.

Tab. 1. Number of Kentish Plover broods investigated in southern Hungary.

	Alkaline grasslands					Drained fish-ponds	
	Székely	Makraszék	Fülöpszék	Libanevelő	Viztározó	Fertő	Csajtó
1988	5	3	4	1	0	1	0
1989	2	2	0	0	5	0	7
1990	8	2	0	0	0	1	0
All years	15	7	4	1	5	2	7

2. Methods

2.1 Field work

Kentish Plovers were studied in southern Hungary, near the towns of Szeged and Kistelek (46° 25'N, 20° 00'E). We investigated five alkaline grasslands and two fish-ponds between 1988 and 1990 (Tab. 1). Hatching dates of most broods were known and the ages of the broods found after hatching were estimated from the weights of the chicks (Székely & Lessells 1993). Broods were checked from a distance and the number of chicks (typically between 1-3) was counted at 2-4 day intervals. Evidence of complete predation of the whole brood is inherently less apparent than partial predation. If a brood was not found then a search was made to find the parent(s). If parents were seen without chicks or the search was unsuccessful after three consecutive dates, then the brood was considered predated. After observing broods we attempted to catch the chicks. Body mass and tarsus length of chicks were measured. Broods were identified either by the ring numbers of the chicks or by the colour rings of the attending adult(s). The same methods were followed in both habitats. 35-41 pairs of Kentish Plover bred in the study sites each year. Further details on the study sites and field methods are given elsewhere (Székely 1991, Székely & Lessells 1993).

2.2. Statistical analyses

For each brood we used a maximum-likelihood estimate to calculate its survival probability. Suppose some arbitrary value s for the probability that a particular chick survives a single day. The probability that a particular chick survives n days is then s^n , and the probability that it fails to survive n days is $1-s^n$ (the assumption is that survival probability is independent of age). The probability that precisely N_2 out of N_1 chicks survive n days is

$$\binom{N_1}{N_2} s^{nN_2} (1-s^n)^{N_1-N_2} \quad (1)$$

assuming that the survival of one chick is independent of survival of its sibs. Multiplying two such expressions together gives the probability that N_2 out of N_1 chicks survive n_1 days and then N_3 out of N_2 chicks survive a further n_2 days. For each brood the observations of brood size at different times gave the N 's and n 's, all successive pairs of observations contributing extra terms that were multiplied together to generate $P(s)$, the overall probability of getting the observed pattern of survival given a per-day survival of s . A range of values of s was tried (0 to 1 in steps of 0.0001) and the s giving the largest $P(s)$ is the maximum-likelihood estimate. A problem encountered in a very small proportion of the data is that broods grow in size, because of adoption; we then

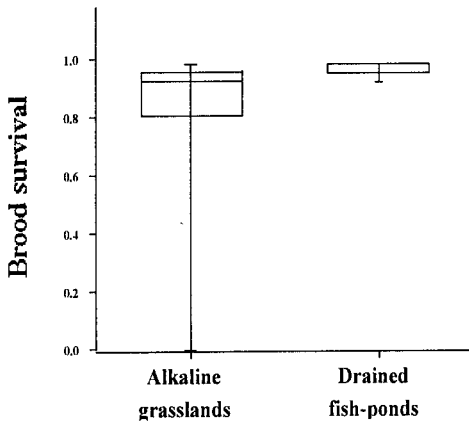


Fig. 1. Maximum-likelihood estimates of brood survival in Kentish Plover. Broods survived better in drained fish-ponds ($n = 9$) than in alkaline grasslands ($n = 32$). Mann-Whitney U test between grasslands and fish-ponds, $z = 2.77$, $P < 0.01$. Median and maximum values are equal in drained fish-ponds.

ignored just the pair of observations in which the increase occurred. The maximum-likelihood estimates of survival are bimodally distributed (in most broods at least some young survive very many days, but in a minority all the chicks died early and at the same time); accordingly we use non-parametric tests to compare maximum-likelihood estimates of brood survival between habitats.

In Kentish Plovers both parents incubate the clutch but one of the parents may desert the brood shortly after hatching (Székely & Lessells 1993). Timing of desertion was estimated as midway between the last observation of both parents with the brood and the first observation of the young with only one parent.

We calculated the growth of chicks as daily change in body mass and tarsus length. As another estimate of growth rate, we calculated residual weight and residual tarsus growth by taking the residuals of a

linear regression of log (body mass or tarsus length) on brood age. Mean age and growth rate of chicks were used for each brood. Neither brood survival nor growth rate differed between years (survival: Kruskal-Wallis test, $\chi^2=1.59$, $P>0.4$, $n=41$; weight gain: one-way ANOVA, $F_{(2,23)}=0.99$, $P>0.3$; tarsus growth: one-way ANOVA, $F_{(2,23)}=0.38$, $P>0.6$); thus we analysed the combined set of the three years.

Data were analysed by SPSS for the Macintosh 4.0. If the distribution of a variable violated the normality assumption of parametric tests we used non-parametric statistics. Mean \pm SD and two-tailed probabilities are given.

3. Results

Daily survival of broods was higher in fish-ponds than in grasslands (Tab. 2, Fig. 1). This pattern could be an artefact

Tab. 2. Mean \pm SD survival of Kentish Plover broods in grasslands and fish-ponds. Number of broods studied is given in brackets. Probabilities of Mann-Whitney U tests are given.

Year	Alkaline grasslands	Drained fish-ponds	P
1988	0.822 \pm 0.276 (13)	1.0 \pm 0.0 (1)	> 0.1
1989	0.909 \pm 0.093 (9)	0.981 \pm 0.026 (7)	> 0.09
1990	0.838 \pm 0.309 (10)	1.0 \pm 0.0 (1)	> 0.2
All	0.851 \pm 0.247 (32)	0.985 \pm 0.024 (9)	< 0.01

caused by several confounding variables; but nevertheless we argue that this is unlikely. First, one alternative explanation for the observed difference in survival between habitats is that survival rate changes with age and one age range was more intensely sampled in one habitat than in the other. We examined this by first interpolating (when possible) the number of chicks alive in each brood at a series of ages and then calculating the proportion of the total number of chicks alive at one age that survived 5 further days. Sample size is too small to be reliable for fish-ponds but in the grassland habitat survival shows a strong increase with age ($P=0.011$). (It does not matter whether this was because each chick became less prone to die as it aged, or because the more susceptible chicks died off early so that the chicks beyond a certain age were those less prone to mortality.) We then examined the intervals between observations, dividing them into two categories (2 days or less, and over 2 days) and related them to when the observations were made (10 days of age or before, and after 10 days of age). There was no significant difference between habitats in the proportion of short intervals at early versus late ages, nor in the proportion of long intervals at early versus late ages ($\chi^2=2.83$, $n=2$, $P=0.24$). In fact the only suggestive trend is for relatively more short intervals at early ages in the

fish-pond habitat; the effect of this would be to bias survival downwards in fish ponds, whereas the trend we have found is for survival to be higher in fish-ponds.

The second confounding effect is possible if brood survival decreased over the breeding season; thus broods would survive better in fish-ponds than in grasslands because they hatched earlier in fish-ponds. However, brood survival was unrelated to the date of hatching (Spearman rank correlation, $r_s=-0.19$, $n=41$, $P>0.1$), and clutches hatched 16 days *later* in fish-ponds ($18 \text{ June} \pm 21 \text{ days}$, $n=9$) than in grasslands ($2 \text{ June} \pm 17 \text{ days}$, $n=32$, Mann-Whitney U test, $z=2.17$, $P<0.03$).

Third, parental care may influence the survival of young. If both parents attend the broods for longer in fish-ponds and biparental care improves brood survival, then broods would survive better in fish-ponds than in grasslands. Although broods were attended longer by both parents in fish-ponds ($6.2 \pm 8.1 \text{ day}$) than in grasslands ($5.9 \pm 5.9 \text{ day}$), the difference was not significant (Mann-Whitney U test, $P>0.7$; Székely & Lessells 1993).

Fourth, the reliability of resighting broods may be different between fish-ponds and grasslands. The fish-ponds were larger in area than the grasslands (Székely 1991) and their vegetation was taller (see below); thus chicks were more likely to be missed in fish-ponds than

Tab. 3. Growth of Kentish Plover broods in drained fish-ponds and alkaline grasslands, mean \pm SD. Number of broods are given in brackets. Residual weight and tarsus length were calculated by taking the residuals from the regression of log size (body mass or tarsus length) on brood age. Probabilities of t-tests are given.

	Alkaline grasslands	Drained fish-ponds	P
Weight change (g day ⁻¹)	0.780 \pm 0.352 (20)	0.940 \pm 0.552 (6)	> 0.3
Residual weight	0.002 \pm 0.011 (20)	-0.005 \pm 0.012 (6)	> 0.2
Tarsus growth (mm day ⁻¹)	0.357 \pm 0.164 (20)	0.295 \pm 0.114 (6)	> 0.3
Residual tarsus length	0.000 \pm 0.003 (20)	-0.001 \pm 0.002 (6)	> 0.3

grasslands. This bias, however, would produce a difference in the opposite direction to that which we report here.

Growth rate of chicks, as measured by daily increase in body mass and tarsus length, did not differ between broods in grasslands and fish-ponds (Tab. 3). This was also true for the residual gain in body mass and tarsus length (Tab. 3).

4. Discussion

Kentish Plovers achieved higher brood survival in fish-ponds than in grasslands; nevertheless, we consider this result preliminary. We studied a small number of broods, particularly in fish-ponds, and these samples were distributed over seven sites and three years. Thus a few broods which survived particularly well may have distorted the distribution of brood survival in fish-ponds.

With this reservation in mind we suggest that fish-ponds could be better habitats than grasslands, because they may provide more hiding places for the young than grasslands. First, the vegetation was taller in fish-ponds than in grasslands (11.8 ± 5.2 cm versus 4.2 ± 3.2 cm, estimated around 18 and 51 nests, respectively (Mann-Whitney U test, $z=5.10$, $P<0.001$, Székely unpubl. data). Second, the bottom of drained fish-ponds were divided by deep crevices which were favourite hiding sites of Kentish Plover chicks. These crevices were scarce in grasslands.

The higher fledging success of Kentish Plover broods in fish-ponds contradicts the habitat mal-assessment hypothesis. Even if one takes into account that the

daily survival of nests is higher in grasslands than in fish-ponds (0.947 versus 0.930, Székely 1992), this difference over the 26 days of incubation (0.243 versus 0.151) does not compensate for the difference in brood survival reported here over the 28 days of the fledging period (0.011 versus 0.655). Thus <1% and 10% of eggs are expected to produce fledged young in alkaline grasslands and fish-ponds, respectively. Such contrasts between nesting and brood rearing successes were also found in Curlews *Numenius arquata* in Sweden (Berg 1992). Curlew nests had higher risk of failures in tillage than in grassland, but once the chicks hatched they enjoyed higher survival in tillage than in grassland.

The implication of this study is, therefore, that one needs to investigate several aspects of the reproductive success before evaluating the importance of a habitat for reproduction. Thus we need to investigate not only the hatching success of nests and fledging success of young, but the recruitment rate of young, survival of parents, and ultimately the life-time reproductive success of parents in both habitats. This may be a difficult task, because Kentish Plovers often change breeding sites (Székely 1992).

In each year of this study there was a clear conflict of interests between fish-farms and conservation. The harvesting technique of fish-ponds requires the draining of some fish-pond units during the breeding season. 2-4 weeks after draining the units are ploughed and tilled, and may be refilled with water shortly afterwards. However, the bare ground of fish-ponds attracted shorebirds such as Avocets *Recurvirostra avosetta*, Lapwings

Vanellus vanellus, Little Ringed Plovers *Charadrius dubius* and Kentish Plovers for nesting. The interest of conservation is to protect these nests and thus to prevent or restrict the activity of fish-farms during the breeding season. A practical conclusion of this study is that fish-ponds may not be inferior habitat to the semi-natural grasslands. Thus conservation authorities should attempt to safeguard the nests on fish-ponds as well as the ones in grasslands. Perhaps fish-ponds managed chiefly for conservation purposes would be a significant development to resolve the conflict between conservation and economics over the use of drained fish-ponds.

Acknowledgements. Field work was supported by the Hungarian Ministry of Environment, The Universitas Foundation of Kossuth University and the Hungarian Ornithological and Nature Conservation Society. C. Moskát supervised the initial stages of the project. We acknowledge the help of A. Széll, L. Tajti, L. Zsótér, G. Molnár and G. Bakacsy in the field. The Hungarian Ornithological and Nature Conservation Society, the Kiskunság National Park and the Pusztaszeri Nature Reserve provided the licence for the field work. We also thank J. Litkei for the permission to work in Csajtó. G. N. was supported by the Leidenfrost Gyula Foundation, Pro Regione Foundation and by a PhD scholarship of the Hungarian Academy of Sciences.

Összefoglalás

Széki lile *Charadrius alexandrinus* fiókák túlélése szikespusztai és lecsapolt halastavi élőhelyen

A dél-alföldi szikespusztákon és a lecsapolt halastavak medrében költő széki lilék fiókáinak túlélését és növekedését hasonlítottuk össze. Kilenc fiókás családot vizsgáltunk a halastavakon, míg 32 család sorsát követtük nyomon a szikespusztai élőhelyen 1988 és 1990 között.

Kimutattuk, hogy a fiókák napi túlélése magasabb a halastómederben (0.985 ± 0.024 (átlag \pm szórás)) mint a szikespusztán (0.851 ± 0.247). Ezen különbség nem magyarázható a fiókák életkorával, a fiókatúlélés szezonális változásával, sem pedig a fiókát kísérő szülők gondozásának változásával. Véleményünk szerint a fiókák nagyobb halastavi túlélését az okozza, hogy a halastó medre több búvóhelyet biztosít, mint a szikespuszták, pl. a fiókák jobban elrejtőzködhetnek a kiszáradt tómeder repedéseiben. Nem találtunk eltérést a halastavi és szikespusztai fiókák növekedésében.

A vizsgálatunk rámutat, hogy a madarak szaporodási sikerének becsléséhez nem elegendő a fészkek kelési sikerének megállapítása, hanem a reprodukció sikeresség további összetevőinek az ismerete is szükséges, pl. a fiókák felnövekvési esélyének és a szülők élettartamának a vizsgálata is. Ugyanakkor vizsgálatunknak vannak természetvédelmi vonzatai is, mivel felhívja a figyelmet arra, hogy a májusban és júniusban lecsapolt halastavak tómedrei az 1970-es évek elejétől egyre fontosabb fészkelőhelye számos ritka partimadárnak pl. guli-pánnak, széki lilének és kis lilének. A lecsapolt tófenéken költő madarak szaporodási sikere nem ismert. Ezért a jövőben fokozott figyelemmel kell kísérnünk a lecsapolt halastavak fészkelő madarainak sorsát és lehetőséget kell keresnünk a halastavi fészkek hatékony védelmére. A célok elérésének egyedüli útja, ha a természetvédelmi hatóságoknál és a független természetvédő szervezeteknél dolgozó ornitológus szakemberek a kutatókkal és az amatőr ornitológusokkal együttműködnek.

References

- Alatalo, R. V., Lundberg, A. & S. Ulfstrand 1985. Habitat selection in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. pp. 59-83. In: Cody, M. L. (ed.). Habitat selection in birds. – Academic Press, San Diego.
- Berg, Á. 1992. Factors affecting nest-site choice and reproductive success of Curlews *Numenius arquata* on farmland. – Ibis 134: 44-51.
- Cody, M. L. 1985. Habitat selection in birds. – Academic Press, San Diego.

- Galbraith, H. 1988. Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of lapwing *Vanellus vanellus* chicks. – J. Zool., London 214: 383-398.
- Nordahl, K., Suhonen, J., Hemminki, O. & E. Korpimäki 1995. Predator presence may benefit: kestrels protect curlew nests against nest predators. – Oecologia 101: 105-109.
- Peach, W. J., Thompson, P. S. & J. C. Coulson 1994. Annual and long-term variation in the survival rates of British lapwings *Vanellus vanellus*. – J. Anim. Ecol. 63: 60-70.
- Pierotti, R. 1982. Habitat selection and its effect on reproductive output in the Herring Gull in Newfoundland. – Ecology 63: 854-868.
- Rosenzweig, M. L. 1987. Habitat selection as a source of biological diversity. – Evol. Ecol. 1: 315-330.
- Székely, T. 1991. Status and breeding biology of Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* in Hungary – a progress report. – Wader Study Group Bull. 62: 17-23.
- Székely, T. 1992. Reproduction of Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* in grasslands and fishponds: the habitat mal-assessment hypothesis. – Aquila 99: 59-68.
- Székely, T. & C. M. Lessells 1993. Mate change by Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. – Ornis Scandinavica 24: 317-322.

NEW PUBLICATION

Setting priorities for the conservation of terrestrial vertebrates in Hungary.

Báldi, A., Csorba, G. & Korsós, Z. 1995. Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hungary. 59 pp. ISBN 963 7093 26 5. (In Hungarian with a 7 pages long English summary.)

The first step towards an operative realisation of the preservation of endangered species is to establish an appropriate ranking system, which assigns different nature conservation priority scores to different taxa. The system developed by Millsap et al. (1990) has been modified and applied to the mammal, bird, reptile and amphibian species of Hungary. Three variable groups have been compiled, including 8 (biological characteristics), 3 (features of the Hungarian population) and 5 (research and conservation action) variables, respectively. In co-operation with several experts 377 species were ranked.

Order should be sent to: Library, Hungarian Natural History Museum, Baross u. 13. Hungary, H-1088, Fax: 361-113-8820.

Study of autumn migration and wing shape of Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Southern Hungary

J. Gyurácz and L. Bank

Gyurácz, J. and Bank L. 1995. Study of autumn migration and wing shape of Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Southern Hungary. - Ornis Hung. 5:23-32.



Migration dynamics of Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) were studied at the Sumony Bird Observatory 45°58' N, 17°56' E in the southern part of Hungary. The wing length and wing shape indices of juvenile birds captured during different stages of migration were analysed as well. The migration of adult birds was more concentrated than that of juvenile birds. The migration peak for adult birds was in late July and early August (median date 10 August). There were four migration periods in the case of juvenile birds. Migration was very intensive in late August and early September (median date 17 August). On the basis of wing length, it is obvious that birds with short wings were in majority in reedy parts of southern Hungary in late July. These birds probably belong to populations breeding in the Central Europe. In late August and early September, the rate of birds with longer wings increased. These birds might come from Southern Scandinavia and the Baltic region and they use Hungary as a stopover site.

J. Gyurácz, Department of Zoology, Berzsenyi College, Szombathely, P.O. Box 170. H-9701, Hungary. L. Bank, Local Group of County Baranya, Hungarian Ornithological and Nature Conservation Society, Pécs, Felsőmalom u. 22., H-7621, Hungary.

1. Introduction

The Sedge Warbler is a breeding species in Hungary and a widespread and abundant species in Europe. This species spends the winter in Africa, south of the Sahara (Moreau 1972). During autumn migration season, populations which breed in South Scandinavia and in the Baltic area migrate across Hungary in huge numbers (Csörgő & Ujhelyi 1991, Gyurácz & Csörgő 1991). Migration is as fast as in Western Europe (Bibby & Green 1981, 1983, Insley & Boswell 1978, Shennan 1986, Sitters 1972).

The wing of migratory birds is assumed to take a shape that allows birds to fly the longest distance possible using a certain amount of energy (Pennycuik 1975). Flying resistance is significantly decreased by long, pointed and narrow wings. It is possible to tell the potential origins and destinations of migratory birds by studying the relationship between weight and wing shape (Lövei 1982). Researches made on Chiffchaffs (*Phylloscopus collybita*) proved the fact that there are differences in the shapes and sizes of wings of populations of different geographical sites (Tiainen & Hanski 1985, Hanski & Tiainen 1991). On the

basis of these research results it is possible to make distinctions among populations during the migration season (Gaston 1974, Lövei 1983, Csörgő *et al.* 1991, Miklay & Csörgő 1991). In case of the Sedge Warbler no such research has been made.

There has been a quick decrease in the number of Sedge Warbler in Europe recently (Haland & Burkjeland 1982, Spina & Bezi 1990, Gyurác & Bank 1994). It is important to understand the migration strategy of the species because of the decline in number and for the protection of the species. In this study we examine the dynamics of migration of those Sedge Warblers which migrate across Hungary in autumn and we also compare the average wing length and wing shape of juvenile birds captured during different migration periods. We evaluated the following hypotheses: (1) In the case of Sedge Warblers, it is possible to make distinctions among populations originating from different places during autumn migration on the basis of the length and/or shape of wings. (2) During later periods of the migration (late August, beginning of September) populations from the North with longer and sharper wings are relatively more abundant than before during the migration in reedy parts in the Southern Hungary.

2. Study area and methods

Our studies were carried out during autumn migration seasons, from 1988 to 1992 (1988: 31 July - 4 September; 1989: 30 July - 10 September; 1990: 28 July - 9 September; 1991: 27 July - 8 September; 1992: 26 July - 13 September) at the

Sumony Bird Observatory (45°58'N, 17°56'E) in the southern part of Hungary.

Every year birds were captured in reed banks of fish ponds at Sumony, using a mistnet of 900 m² (408 m). We ringed all birds and measured the wing length and the distance between primaries and tip of wing. These measurements were taken by using a method which allows a deviation of 1 mm. (Svensson 1984).

To study migration dynamics, different age groups were considered separately. Migration charts were drawn on the basis of capture rate averages of past five years. The length of time spent by recaptured birds on the study area and the number of days between first capture and last recapture were indicated year by year. On the basis of these data, migration periods could be defined which were handled as research units.

In the case of biometrial measurements, only data of juvenile birds were taken into account. We calculated the wing pointedness and symmetry indices of birds captured during different migration periods (Holynski 1965, Tiainen & Hanski 1985):

$$1. \text{ Wing pointedness (E-index)} = \frac{100x / (\sum p - \sum d)}{\text{wing length}}$$

where $\sum p$ and $\sum d$ are the sums of distances of proximal and distal primary tips from the wing tip, respectively.

$$2. \text{ Wing symmetry} = \frac{\sum p}{\sum d}$$

where p and d are the sums of distances of proximal and distal primary tips from the wing tip, respectively. The statistical analyses (Mann-Whitney U-test, t-test, one-way ANOVA, linear regression) were made with the Statgraf software.

Fig. 1. Migration curve of Sedge Warblers based on the average daily captures and recaptures. The five years were pooled.

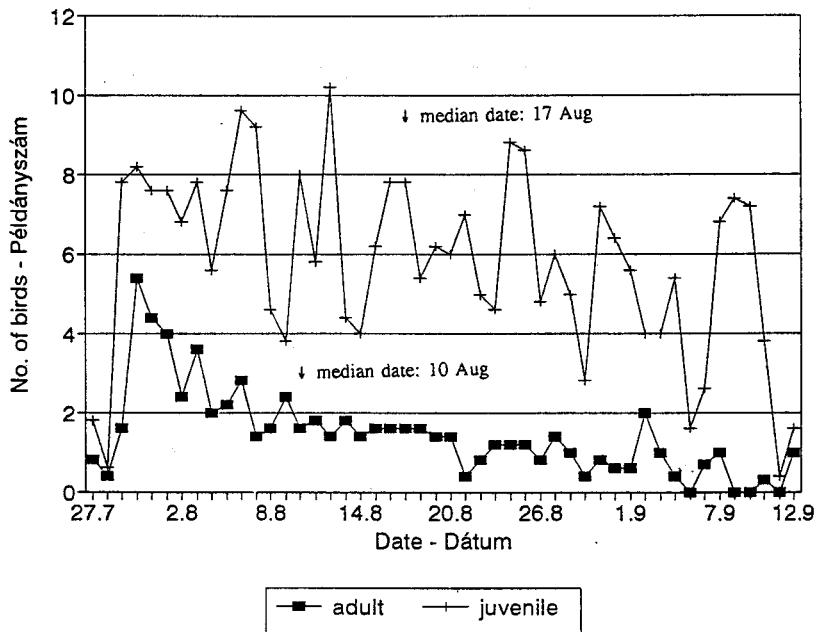
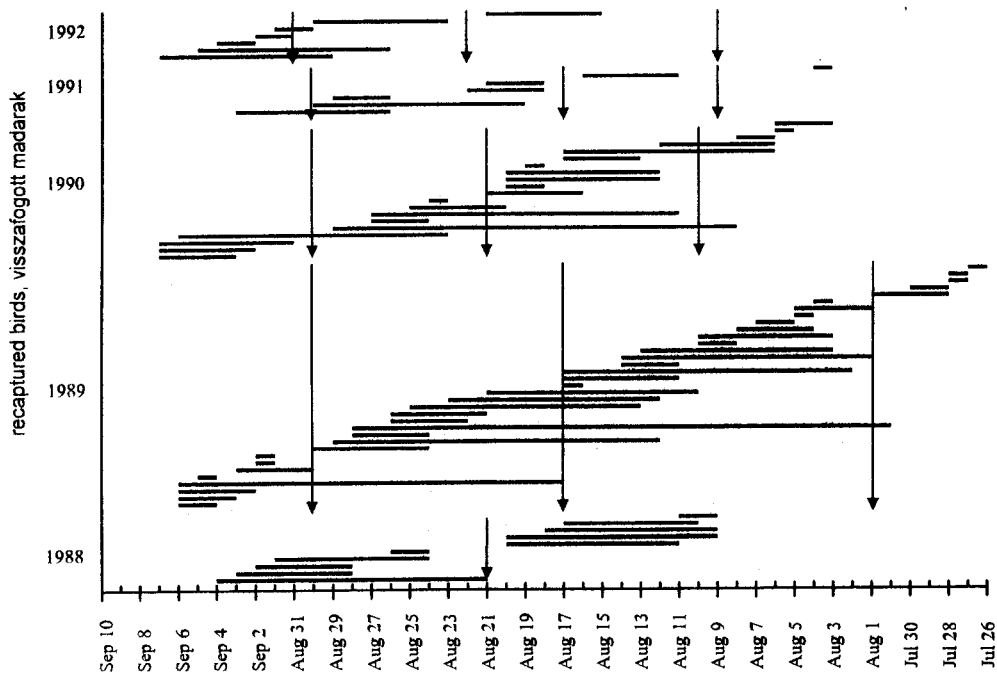


Fig. 2. Stopover time of recaptured birds on the basis of first capture and last recapture.



3. Results

3.1. Migration dynamics

We ringed 1693 Sedge Warblers during the five study years, 17.4% were adults and 82.6% were juveniles.

The migration peak of adult birds occurred at the end of July and at the beginning of August. The number of birds captured decreased gradually from that period until the end of migration season. The migration of juvenile birds was more uniform. On the basis of time spent in the area by recaptured birds and what the charts show, there were two migration periods in 1988 and four migration periods were separated in other years. Migration was intensive in late August and early September, as well (Figs 1,2).

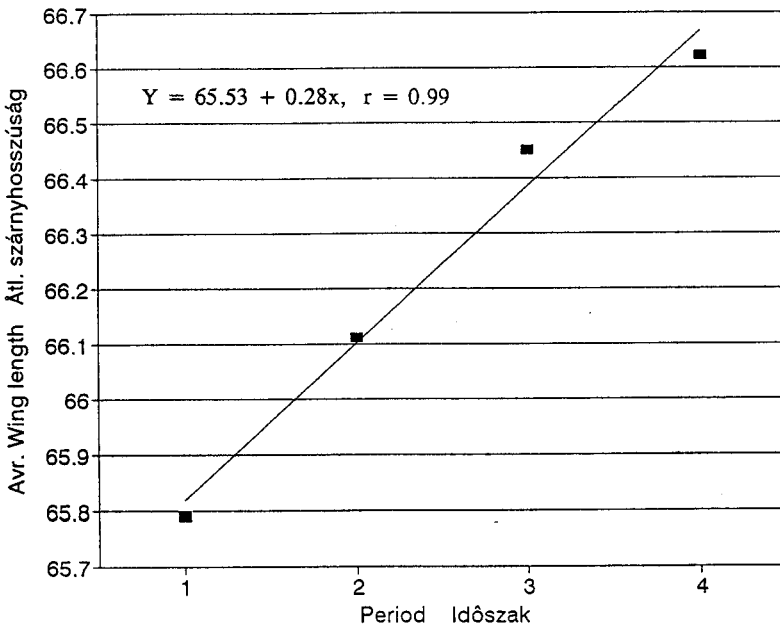
Migration of adult birds started and ended earlier than that of juvenile birds. The median date in case of adult bird migration was August 10, while this date was August 17 for juvenile birds, (Mann-Whitney U-test, $z=7.33$, $P<0.01$), (Fig. 1).

3.2. Biometrical data

3.2.1. Wing length

In 1988, wings of birds captured during the first half of migration period (until 15 Aug) were significantly longer (66.79 ± 1.49 mm) than that of birds captured during the second half migration period (65.88 ± 1.49 mm, $t=3.09$, $d.f.=134$, $P<0.05$). In 1989 there was no significant difference in wing length of birds captured during the four migration periods ($P>0.05$). In the other three years the wing

Fig. 3. Linear regression of wing length averaged for 1988-1992. ($F=107.79$, $P<0.01$)



length of birds captured during the third and fourth periods was significantly longer than that of birds captured during the first and second periods (one-way ANOVA, 1990: $F=5.88$, $d.f.=333$; 1991: $F=10.14$, $d.f.=125$; 1992: $F=5.98$, $d.f.=313$, $P<0.01$), (Tab. 1). The average wing length of the five years showed significant increase from the first period to the last one (one-way ANOVA, $F=107.79$, $P<0.01$), (Fig. 3).

3.2.2. Wing pointedness

In 1988, during the first half of migration period (until 15 Aug) the E-index of birds captured was significantly smaller (54.03 ± 5.62) than that of those birds which were captured during the second half of migration period (59.76 ± 7.8 , $t=4.73$, $d.f.=134$, $P<0.05$). In 1989, E-index of birds captured during the third and fourth periods of migration was significantly higher than that of birds captured during the first and second migration periods. (one-way ANOVA, $F=6.3$, $d.f.=359$, $P<0.01$). In other years no significant differences were found (Tab. 1). The average E-index of the five years did not show significant increase during the autumn migration period ($F=2.51$, $P>0.05$), (Fig. 4).

3.2.3. Wing symmetry

In 1988 there was no significant difference in symmetry between birds captured during the first half of migration period and second half of migration period, respectively ($P>0.05$).

Wing symmetry of birds captured between 20 Aug and 4 Sep, during the

third migration period in 1989 were significantly higher (10.98 ± 2.69) than those of birds captured during the other three migration periods (one-way ANOVA, $F=3.12$, $d.f.=360$, $P<0.05$). In the other years there was no significant difference in symmetry rates of birds captured during different migration periods ($P>0.05$) (Tab. 1). The average wing symmetry of the five years did not show significant increasing during autumn migration period ($F=0.62$, $P>0.05$), (Fig. 5).

4. Discussion

The difference between the dynamics of migration of adult and juvenile Sedge Warblers, which means that adult birds leave their breeding site and get to their winter site sooner, has been proven in the Carpathian Basin (Gyurácz & Csörgő 1991) and other parts of Europe (Insley & Boswell 1978, Spina & Bezi 1990). This difference has structural (Albu 1983), ethological (Alatalo *et al.* 1983), physiological (Ketterson & Nolan 1983, Koskimies & Saurola 1985) and selectional (Hussel 1991) reasons. Sedge Warblers prefer reedy parts during migration season (Ormerod 1990). According to Bibby *et al.* (1976) migration of southern populations begin earlier, because reed grows sooner in southern areas. This definition refers to populations in the Carpathian Basin, because these populations migrate earlier than the northern ones (Zwicker 1982). An analysis of the recaptures showed that Sedge Warblers that migrate across Hungary, originated mostly from Southern Scandinavia and the Baltic region, and in smaller numbers from Central Europe. The

Fig. 4. Linear regression of wing pointedness (E-index) averaged for 1988-1992. (F=2.51, NS)

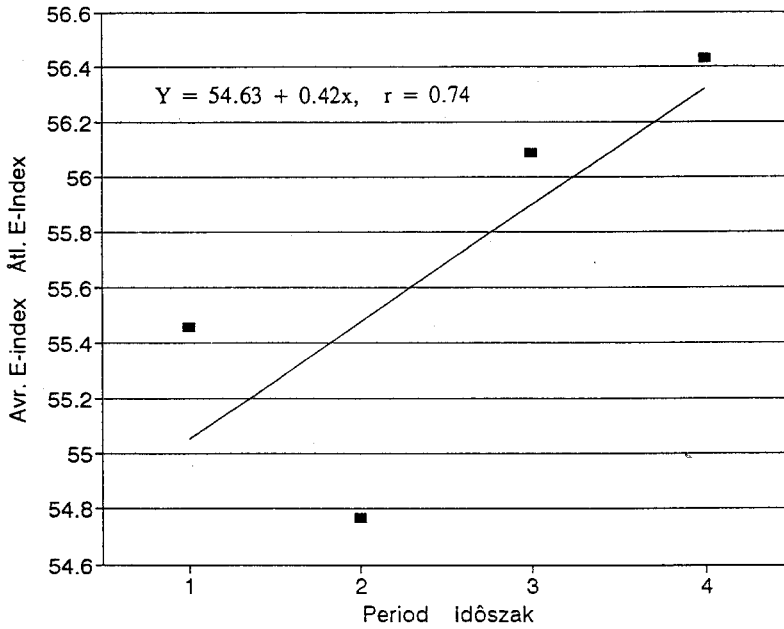
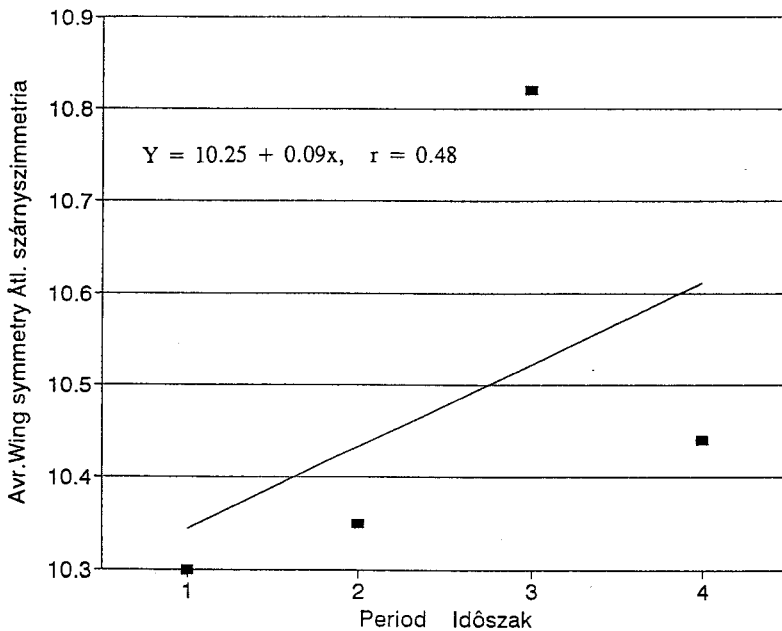


Fig. 5. Linear regression of wing symmetry averaged for 1988-1992. (F=0.62, NS)



Tab. 1.: Rates of wing length and wing shape index (mm) of juvenile Sedge Warblers according to autumn migration periods.

	Migration wave	Year				
		1988	1989	1990	1991	1992
Wing length	1.		66.70 ± 1.58 81	65.40 ± 1.94 75	65.33 ± 1.77 36	65.71 ± 2.32 115
	2.	66.79 ± 1.93 80	66.37 ± 2.13 97	66.15 ± 1.59 67	64.97 ± 1.96 33	66.03 ± 2.00 61
	3.		66.52 ± 1.87 84	66.16 ± 2.28 122	66.59 ± 1.53 22	66.53 ± 1.91 91
	4.	65.88 ± 1.49 56	66.45 ± 1.99 103	66.80 ± 2.06 74	66.89 ± 1.52 38	67.10 ± 2.01 50
	t-prob (1988) one-way ANOVA	t = 3.09, d.f. = 134 P < 0.05	P > 0.05	F = 5.88, d.f. = 333 P < 0.01	F = 10.14, d.f. = 125 P < 0.01	F = 5.98, d.f. = 313 P < 0.01
E-index	1.		53.97 ± 5.36 81	54.67 ± 5.22 75	58.82 ± 6.80 36	54.36 ± 9.63 113
	2.	54.03 ± 5.62 80	53.66 ± 4.85 97	55.16 ± 4.82 66	57.14 ± 5.20 31	53.88 ± 6.49 60
	3.		56.35 ± 5.21 84	55.30 ± 11.07 115	57.58 ± 4.77 22	55.16 ± 4.88 91
	4.	59.76 ± 7.74 56	55.67 ± 4.48 101	55.32 ± 5.56 73	56.09 ± 5.36 38	55.33 ± 4.67 50
	t-prob (1988) one-way ANOVA	t = 4.72, d.f. = 134 P < 0.05	F = 6.3, d.f. = 359 P < 0.01	P > 0.05	P > 0.05	P > 0.05
Symmetry	1.		9.63 ± 3.15 81	10.40 ± 3.15 75	11.15 ± 2.30 36	10.05 ± 2.81 113
	2.	10.39 ± 2.70 80	9.93 ± 2.99 97	10.71 ± 2.70 66	10.76 ± 2.58 31	10.0 ± 2.94 60
	3.		10.98 ± 2.69 84	10.92 ± 2.82 115	10.98 ± 3.02 22	10.40 ± 2.99 91
	4.	11.09 ± 3.05 56	10.14 ± 3.10 101	9.82 ± 3.27 73	10.99 ± 2.98 38	10.17 ± 3.05 50
	t-prob (1988) one-way ANOVA	P > 0.05	F = 3.12, d.f. = 360 P < 0.05	P > 0.05	P > 0.05	P > 0.05

direction of migration averaged 182° , the median capture date was 15 August for adults and 24 August for juvenile birds. (Csörgő & Ujhelyi 1991). These findings are very similar to results of studies on migration dynamics in Sumony. Migration peak of adult birds in late July and early August might be in connection with migration of Central-European populations, but adult birds of northern populations might be present as well. During a later period of the migration season, adult birds that migrate in smaller numbers are from the northern populations.

There is a slight geographical variation in wing length of Sedge Warbler. The wing length increases from Britain towards Kazakhstan and from eastern Europe towards Northern Europe (Cramp 1992). Our results showed that during the first half of migration season (until mid-August) there were more juvenile birds with short wings in the study areas. These birds probably belonged to the breeding populations of Central Europe. During the second half of the migration season (after mid-August) there are more birds with longer wings in the reedy parts of Sumony. Taking into account the hypothesized relation between the wing length and the distance of migration (Kipp 1958, Gaston 1974), it is supposed that these birds fly a longer distance to their winter sites in Africa. The median date when juvenile birds (which were ringed in Southern-Scandinavia and the Baltic region) fly across Hungary is usually 24 Aug (Csörgő & Ujhelyi 1991). In Finland the migration peak of Sedge Warbler is in early August (Koskimies & Sauola 1985). The wing pointedness and wing symmetry of Sedge Warblers migrating across Hungary usual-

ly did not increased significantly from the first period to the last autumn migration period. Therefore these data did not support our conclusions on the distribution of wing length of Sedge Warblers ringed in different periods.

Using biometrical data we indirectly proved that northern migratory populations have a rest in Hungary. How much time do they spend in this area? Do they only rest or do they take nourishment here? Which direction do they continue their migration? Where do they stop next after leaving Hungary? Where are the winter sites of local and northern populations? Answer to these questions might reveal the reasons for the decline in the number of birds.

Acknowledgements. We are most grateful to J. Tiainen for valuable suggestions. We wish to express our gratitude to the members of the Hungarian Ornithological and Nature Conservation Society who helped in the field work.

Összefoglalás

A foltos nádiposzáta (*Acrocephalus schoenobaenus*) őszi vonulásának és szárnyalakjának vizsgálata Dél-Magyarországon

Kutatásunk során korcsoportonként vizsgáltuk a Dél-Magyarországon, ősszel átvonuló foltos nádiposzáta vonulásának dinamikáját, és összehasonlítottuk a különböző vonulási időszakban befogott fiatal madarak átlagos szárnyhosszát és szárnyalakját.

Vizsgálatainkat 1988-1992 között az őszi vonulás fő időszakában a Sumonyi Madárvárán (É $45^\circ 58'$, K $17^\circ 56'$) végeztük. Az öt év átlagából számolt fogási értékek alapján megállapíthatjuk, hogy az öreg madarak vonulási csúcsa július végén, augusztus elején alakul ki,

utána a vonulásuk kisebb intenzitású (medián dátum: aug. 10). A fiatalok vonulásában négy periódust különíthetünk el, vonulásuk augusztus második felében, szeptember elején is intenzív (median dátum: aug. 17).

A szárnymorfológiai elemzések azt mutatják, hogy augusztus második felében, szeptember elején a hosszabb szárnyú madarak tartózkodtak nagyobb számban a sumonyi nádasokban. Ez a megállapítás jó egyezést mutat a gyűrűzési eredményekkel, a Dél-Skandináviában és a Balti térségben gyűrűzött példányok többsége ugyancsak augusztus második felében került meg Magyarországon. Az északi populációkra jellemző átlagos szárnyhossz értékek is alátámasztották a feltevésünket. A szárnyhegyességi index és a szárnyszimmetria értékek alapján viszont nem lehetett egyértelműen trendet megállapítani.

References

- Alatalo, R., Gustafsson, L. & A. Lundberg. 1983. Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? – *Ibis* 126: 410-415.
- Albu, T. 1983. Post-juvenile growth in passerines. – *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 6: 53-56.
- Bibby, C. J. & R. E. Green. 1981. Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers. – *Ornis Scand.* 12: 1-12.
- Bibby, C. J. & R. E. Green. 1983. Food and fattening of migrating warblers in some French marshlands. – *Ringling and Migration* 4: 175-184.
- Bibby, C. J., Green, R. E., Pepler, G. R. M. & P. A. Pepler. 1976. Sedge Warbler migration and reed aphids. – *Brit. Birds* 69: 384-399.
- Cramp, S. (ed.). 1992. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Afrika.* – Oxford University Press. 6: 130-145.
- Csörgő, T. & P. Ujhelyi. 1991. Migration strategies of *Acrocephalus* species based on analysis of recaptures. Pp. 111-122. In: Gyurác, J. (ed.). *The 3rd Scientific Meeting of the Hungarian Ornithological and Nature Conservation Society, Szombathely.* (In Hungarian with English summary.)
- Csörgő, T., Miklay, G. & Z. Czeplédi. 1991. Where do the Chiffchaffs migrating through the Carpathian basin originate from? Pp. 123-131. In: Gyurác, J. (ed.). *The 3rd Scientific Meeting of the Hungarian Ornithological and Nature Conservation Society, Szombathely.* (In Hungarian with English summary.)
- Gaston, A. J. 1974. Adaptation in the genus *Phylloscopus*. – *Ibis* 116: 432-450.
- Gyurác, J. & L. Bank. 1994. Population dynamics of the migrating birds in autumn migration season from 1983 to 1993. P.60. In: Peregovits, L. & L. Lőkös. (eds). *The 3rd Hungarian Ecological Congress, Szeged.* (In Hungarian.)
- Gyurác, J. & T. Csörgő. 1991. Differences between autumn migration of adult and juvenile birds in four reed warbler (*Acrocephalus* spp.) species. Pp. 164-171. In: Gyurác, J. (ed.). *The 3rd Scientific Meeting of the Hungarian Ornithological and Nature Conservation Society, Szombathely.* (In Hungarian with English summary.)
- Haland, A. & Burkjeland, S. 1982. Distribution and breeding habitat of the Sedge Warbler. – *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 5:65-72.
- Hanski, I. K. & J. Tiainen. 1991. Morphological variation in sympatric and allopatric populations of European Willow Warblers and Chiffchaffs. – *Ornis Fennica* 68: 1-16.
- Hildén, O. & P. Saurola. 1982. Seed of autumn migration of birds ringed in Finland. – *Ornis Fennica* 64: 137-143.
- Holyánski, R. 1965. Metod analizy zmiennisci skrzydla ptaków. – *Notaki Ornitologicz-ne* 6: 21-25.
- Hussell, D. J. T. 1991. Fall migrations of Alder and Willow Flycatchers in Southern Ontario. – *J. Field Ornithol.* 62: 69-77.
- Innsley, H. & R. C. Boswell. 1978. The timing of arrivals of Reed and Sedge Warblers of south coast ringing sites during autumn passage. – *Ringling and Migration* 2: 1-9.
- Ketterson, E. D. & V. J. R. Nolan. 1983. Behaviour of migratory Dark-eyed Juncos following release in the winter range during the breeding season. – *J. Field Ornithol.* 54: 387-393.
- Kipp, R. A. 1958. Zur Geschichte des Vogelzuges auf der Grundlage des Flügelsanpas-sungen. – *Vogelwarte* 19: 233-242.
- Koskimies, P. & P. Saurola. 1985. Autumn migration strategies of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in Finland: a preliminary report. – *Ornis Fennica* 65: 145-152.
- Lövei, G. 1982. Study of bird migration using indirect methods. Pp. 73-76. In: Kárpáti, L. (ed.). *The 1st Scientific Meeting of the Hungarian Ornithological Society, Sopron.* (In Hungarian.)
- Lövei, G. 1983. Wing shape variations of Chiffchaffs on autumn migration in Hungary. – *Ringling and Migration* 4: 231-236.

- Miklay, G. & T. Csörgő. 1991. Migration dynamics and wing shape characteristics of Willow (*Phylloscopus trochylus*) and Wood Warblers (*Ph. sibilatrix*). Pp. 140-148. In: Gyurácz, J. (ed.). The 3rd. Scientific Meeting of the Hungarian Ornithological and Nature Conservation Society, Szombathely. (In Hungarian with English summary.)
- Moreau, R. E. 1972. The Palaearctic-African bird migration system – Academic Press, London.
- Ormerod, S. J. 1990. Possible resource partitioning in pairs of *Phylloscopus* and *Acrocephalus* Warblers during autumn migration through a South Wales reed-swamp. – Ringing and Migration 11: 76-85.
- Pennycuik, C. J. 1975. Mechanics of flight. Pp. 1-73. In.: Farner, D. S., King, J. R. & K. C. Parkes (eds). Avian Biology. Vol. V. – Academic Press, New York.
- Shennan, N. M. 1986. Habitat and its influence on pairing in the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. – Bird Study 33: 109.
- Sitters, H. P. 1972. An analysis of the ringing data for the Sedge Warbler at Slapton Bird Observatory. – Devon Birds 25: 2-19.
- Spina, F. & E. M. Bezi. 1990. Autumn migration and orientation of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Northern Italy. – J. Orn. 131: 429-438.
- Svensson, L. 1984. Identification Guide to European Passerines (3rd ed.) – Naturhistoriska Riskmuseet, Stockholm.
- Tiainen, J. & I. K. Hanski. 1985. Wing shape variation of Finnish and Central European Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaffs *P. collybita*. – Ibis 127: 365-371.
- Zwicker, E. 1982. Postbreeding movements of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and Reed Warbler (*A. scirpaceus*) in the Pannonian region. Pp. 65-67. In: Kárpáti, L. (ed.). The 1st Scientific Meeting of the Hungarian Ornithological Society, Sopron. (In Hungarian.)

Rádiós nyomkövetés és biotelemetria használata az ornitológiában

Fuisz Tibor István

Fuisz, T. I. 1995. The use of radiotracking and radiotelemetry in ornithology. - *Ornis Hung.* 5:33-64. (In Hungarian with English abstract.)



This paper reviews the technical background and field techniques of radiotelemetry and radiotracking, as well as the data analysis methods with special attention to ornithological application. As the transmitters might strongly affect the behaviour, flight-performance and survival of the tagged animals, the advantages and disadvantages of the different tagging techniques and attachment are thoroughly analysed, and the main findings are summarized in a bilingual table. The literature survey revealed that the most often applied harness design, as a consequence of the constrain on breathing and wing beats, may cause several serious problems for the tagged bird, and hence their flight-performance, reproductive success and survival is often significantly reduced. The different glueing techniques - especially in the case of smaller birds e.g. passerines - seems to be safer when the transmitters fall off after 3-4 weeks. The most problematic points of data-gathering and analysis are also discussed.

T. I. Fuisz, *Ecological Research Group, Hungarian Natural History Museum, Budapest, Baross u. 13. H-1088, Hungary.*

1. Bevezetés és történeti áttekin- tés

Az elmúlt évtizedek technikai fejlődése lehetővé tette a madarakon végzett megfigyelések eszköztárának jelentős kibővítését, s a végzett megfigyelések pontossága (egyes esetekben azok hatótávolsága, és időtartama) is nagyságrendekkel megnőtt. Az új technikák révén sok – a madarak viselkedésének eddig csak közvetetten, rendkívül nagy idő és energia-befektetés árán; vagy egyáltalán nem megfigyelhető – aspektusa is elérhetővé vált a kutatók számára. Ezen módszerek egy része a hazai madártani kutatások kivitelezésében is szerepet kapott. Ezek közé tartozik például a madarak vonulásának meteorológiai

radarral történő megfigyelése (Szép 1992). A fészkelési időszak folyamán végzett automatizált megfigyelések a táplálékhordás gyakoriságáról, mennyiségéről számítógéppel összekötött mérleg segítségével (Tóth *et al.* 1991), illetve a fészekhez érkező szülők be és kilépésének fotodiódával és saját memóriával rendelkező automatizált berendezéssel (Tóth & Török 1993) történhet. A mérleggel történő adattörzítés és a rádiotelemetria érdekes összekapcsolását ismerteti Török és Kőnczey (1993): a nagy területű odútelepen a több fészeknél párhuzamosan gyűjtött adatokat rádióhullámok útján juttatják az adattárolást végző számítógéphez. Az izotópos mérés technika használata lehetőséget nyújt az oxigénfogyasztás, ezen ke-

resztül pedig a madarak különböző tevékenysége során történő energia-felhasználás pontos mérésére (Gessaman 1991, Gessaman & Nagy 1988). Az előbbieknél régebben feltalált, de Magyarországon az ornitológiai kutatásokban kevésbé elterjedt módszer a rádiótelemetria és rádiolokáció, bár a Madártani Egyesület védelmi programjának keretében parlagi sasok migrációját ilyen módszerrel követik (Katlós 1993).

A biotelemetria szó szerinti fordításban valamilyen biológiai paraméter távolról történő megmérését jelenti. Ezt még a telemetria modern értelmezése szerint kiegészíthetjük azzal, hogy a vizsgált állat mozgásszabadsága és természetes viselkedése a lehető legkevésbé legyen korlátozott, illetve a mérés a legkisebb zavarással történjék, s így a mért adatok ne a méréssel összefüggő stressz hatására keletkező műtermékek legyenek. Ez a feltétel úgy érhető el, ha a vizsgálat tárgyát nem kötik vezetőek a mérőkészülékhez. Ezért a biotelemetria gyakorlati kivitelezése során az állatba beépített érzékelők, műszerek mérési adatait sugározható jelekké kell alakítani, s ezeket a jeleket leggyakrabban rádióhullámok, illetve fény, vagy víz alatti mérések esetén ultrahang segítségével juttatják a vevő és adattároló készülékhez. Az első ilyen irányú kísérletek még gyakorlatilag orvosi jellegűek voltak, és emberi szív hangokat, elektrokardiogramokat juttattak telefonon vagy rádióon nagyobb távolságra (Einthoven 1903, Barker 1910). A rádió első alkalmazását 1921-ben Winters hajtotta végre, aki egy hajóról a hajórádió segítségével szívhangokat sugárzott. Az első ilyen céllal kifejlesztett hordozható adók alkalmazása állatokon Fuller és Gordon (1948) nevéhez fűződik, embere-

ken pedig Holter és Gengerelli (1949) végzett ilyen kísérleteket. Ezek a berendezések még a vizsgálati alanyok testsúlyának 50%-ára rúgó súllyal bírtak, így a fenti legkisebb zavarás elvének nem feleltek meg maradéktalanul.

A tranzisztor feltalálása 1948-ban, illetve kereskedelmi forgalmazása 1952-től forradalmasította a rádiótelemetria fejlődését, ezért ezeket a tranzisztoros berendezéseket második generációs eszközöknek nevezik. Hamarosan elfogadható méretű és súlyú felszereléseket fejlesztettek ki, és a bio-rádiótelemetria mellett egyéb módszerek is bekerültek a biológusok eszköztárába.

A megfigyelni kívánt állatok helyének meghatározására kifejlesztették a rádiolokáció (nemzetközi irodalomban „radio-tracking”, azaz rádióadó alapján történő követés néven írják le) módszerét (Le Muyen *et al.* 1959, Harper 1959, Cochran & Lord 1963). A szennyezett és tengervízben a rádióhullámok kevésbé alkalmasak a jelek átvitelére, ezért a halak nyomon követésére ultrahang jelátvitelt fejlesztettek ki (Trefthen *et al.* 1957, Baldwin 1963). A madarak nagytávolságú vándorlásának követésére kidolgozták a radarral történő követés módszerét (Lack 1959, Eastwood 1967). Érdemes megemlíteni, hogy a radarokat egészen korán felhasználták rovarok vándorlásának követésére is (Crawford 1949, Rainey 1955).

A biotelemetria további fejlődésében a berendezések tömegének csökkenése lehetővé tette a bőr alá, vagy a hasüregbe ültethető, lenyelelhető adók kifejlesztését, és így a külső rögzítésből adódó problémák is leküzdhetővé váltak (Mackay & Jacobson 1957). A laboratóriumokban történő jelátvitelre infravörös fény felhasználását

Kimmich (1969) vezette be a különböző helyiségekben működő rádióadók interferencia problémáinak leküzdésére. További fejlődést hozott a megfigyelő és az adóval jelölt kísérleti alany közötti kétirányú információcsere kifejlesztése („interaktív” vagy „two way telemetry system”, Young & Naylor 1964), valamint a tárolásos adatrögzítés és jelsugárzás kombinációja („storage telemetry”, Holter 1961). A számítógépek robbanásszerű fejlődése és elterjedése utat tört a rádiótelemetria területén is, az adatok automatikus tárolása, az állatok egyedi felismerését elősegítő különböző frekvenciák tárolása és automatikus megkeresésük nagy segítséget jelent a terepi kutatók számára. Egyes cégek rádióvevői eleve számítógéppel egybeépítve készülnek, vagy közvetlen kapcsolat létesítésére alkalmas kimenettel rendelkeznek, és persze a legkülönbözőbb „illesztő” szoftverek is rendelkezésre állnak. Napjainkra a rádiótelemetria az űrkorszakba lépett: egyes madarak vonulásának vagy a hatalmas távolságokra elkalandozó albatroszok mozgásának megfigyelését műholdakra telepített vevőrendszer segítségével követik. A madárra rögzített adó által sugárzott jeleket a vevő műhold értékeli, a Doppler-effektus segítségével meghatározza a madár helyét, majd egy földi központba sugározza az adatokat. A Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület Gyűrűző Szakosztálya német segítséggel egy fiatal parlagi sas megfigyelését kezdte ezzel a módszerrel 1992-ben (Kalotás 1993). Ilyen nagy teljesítményű adók csak nagytestű madárfajokra szerelhetők, de a madarak habitatszelekciójának, territórium-méretének, vagy viselkedésének vizsgálata során kisebb méretű, földről követhető adók is felbecsülhetetlen segítséget

nyújtanak. Az elektronika fejlődése révén ma már 0.4 gramm tömegű adók készítése is lehetséges, és így akár a kisebb énekesmadarak (pl. cinegék) is felszerelhetők adóval (Naef-Daenzer 1993).

A rádiótelemetria és a rádiólokáció rendkívül sokoldalúan felhasználható a madártani megfigyelésekben a vándorlástól a habitatszelekción és aktivitás mintázatok rögzítésén keresztül élettani paraméterek terepen történő vizsgálatáig. Emelősök vizsgálatára már több éve használják ezeket a módszereket hazánkban is (Szemethy *et al.* 1991). A lehetőségek ismerete segítséget nyújthat mind a terepi vizsgálatokat végző ornitológusok, mind a laborkísérleteket végző kutatók hatékonyabb munkavégzéséhez. Ebben a cikkben a rádiólokáció (és érintőlegesen a rádiótelemetria) módszerének ismertetését, valamint a technika használatának előnyeit és buktatóit szeretném ismertetni abban a reményben, hogy az amatőr és hivatásos madarászok a jövőben felhasználhatják ezt a hatékony módszert. Főleg azokat a problémákat szeretném ismertetni, amelyek a terepi vizsgálatok megtervezése, a felszerelés kiválasztása, beszerzése és üzemeltetése során merülnek fel, és kisebb súlyt helyezek a műszerek és berendezések működésének aprólékos technikai elemzésére.

2. A rádiótelemetrikus vizsgálatok megtervezése

Lássuk tehát, milyen mozzanatokból áll egy rádiós nyomon követés vagy rádiótelemetriás vizsgálat. A könnyebb áttekinthetőség érdekében azt a leggyakrabban felmerülő problémát tisztázzuk, hogyan lehet felhasználni ezt a módszert egy állat

helyének meghatározására. (Ha más információkat is gyűjtünk (aktivitás-, élettani-, környezeti adatok), ez főleg az adók beültetése, adattárolás és a kiértékelés fázisában fog technikai eltérést okozni.)

A vizsgálni kívánt állatfajnak és az általunk gyűjteni kívánt adatoknak leginkább megfelelő adók és a megfelelő vevőrendszer beszerzése után a követendő állatokat be kell fogni, és fel kell rájuk szerelni az adókat. A szabadon engedett példányokról érkező jeleket meg kell találnunk a terepen, és a vett jelek segítségével meghatározni, milyen irányból észleljük legnagyobb intenzitással az adó által sugárzott jeleket. A helymeghatározás során alapvetően két különböző módszert használnak: direkt keresést és háromszögelést. A direkt keresés során a megfigyelő az intenzívebb jelerősség irányába haladva addig követi az állatot, amíg azt vizuálisan is megfigyelheti, és helyét pontosan meghatározhatja. A háromszögelés során a keresett állat irányát két eltérő helyről egy időpontban, szimultán bemérik, és az észlelt irányok metszéspontja határozza meg az állat helyét. Ha a mérést két megfigyelő végzi, illetve helyváltoztatással ugyanaz a személy, akkor a vevő helyét ismerve a háromszögelés módszerével a kapott két iránytartomány metszéspontja megadja az állat pillanatnyi tartózkodási helyét. Ezeket az adatokat térképen vagy koordináták formájában tároljuk, s az adatokat feldolgozzuk (1. ábra).

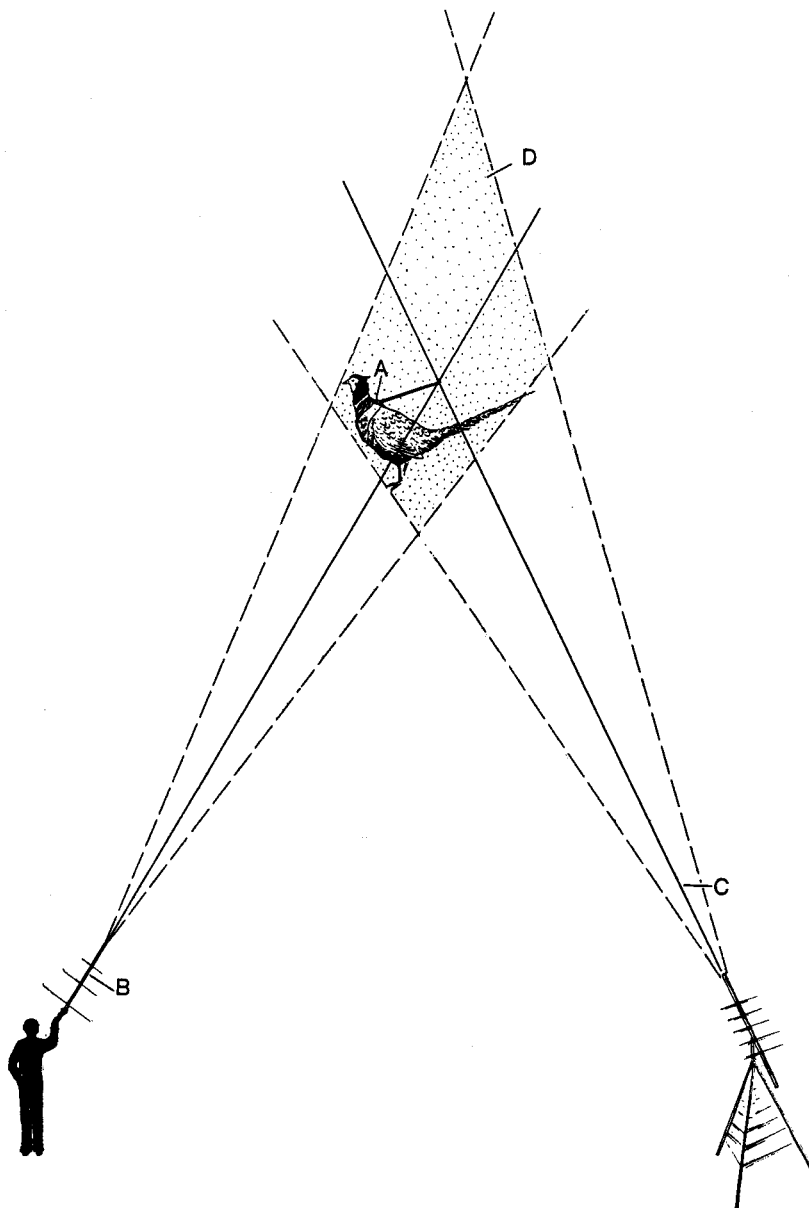
Mind a háromszögelés, mind a direkt keresés esetén a terület pontos és lehetőség szerint részletes térképe a munka elengedhetetlen feltétele.

Természetesen ez a munka csak akkor járhat eredménnyel, ha a vizsgálat elindítása előtt pontosan megtervezzük, hogy az

egyes lépéseket hogyan hajthatjuk végre. A legtökéletesebb felszerelés sem küszöböli ki a tervezés során elkövetett hibákat. A legnagyobb veszélyt a túl nagy tömegű, vagy méretű, a madarat zavaró felerősítésű adó jelenti, hiszen ilyenkor egy mozgásában jelentősen korlátozott, atipikus viselkedésű egyedről gyűjtünk információkat, s ezeket az adatokat próbáljuk a normális egyedek megismerésére felhasználni. Ha nem rendelkezünk ismeretekkel a vizsgált fajról, akkor megeshet, hogy az általunk befogott egyed a kishatósugarú, és méregdrága adóval együtt, egy hét múlva több száz kilométerre elvándorol a vizsgálati területről. Az állandóan földön vagy sűrű aljnövényzetben tartózkodó állat jelei sokkal kisebb távolságról vehetők, és csak folyamatos zavarás árán követhetjük állatainkat. Egy nagyméretű nádasban, vagy más megközelíthetetlen élőhelyen, ha az adó kisteljesítményű, nem sugároz elég távolra, egyáltalán nem tudunk helymeghatározást végezni. Mivel a terepi vizsgálatok minden buktatója mellett itt még a technikai felszerelés is további komplikációkat okoz, fokozatosan érvényesül a Murphy törvény: „Ami elromolhat, az el is romlik!”. Ezért feltétlenül szükséges az illető faj és a vizsgálati terület alapos ismerete, illetve a módszer egyes elemeinek előkísérletekkel történő tesztelése. A megvásárolt adókat érdemes kihelyezni különböző magasságokra a terepen, majd próba beméréseket végeztetni egy „naiv kollégával” különböző távolságokról, napszakokban és eltérő időjárási viszonyok között. Az adókat az általunk kiválasztott módszerrel erősítsük fel a vizsgálati alanyokra, és lehetőség szerint pár napos röpdében végzett megfigyelésekkel győződjünk meg arról, hogy az adó a madáron marad, nem

1. Ábra. A háromszögelés módszere. A) Adóval felszerelt madár. B) A vevő rendszer antennája. C) Az antenna érzékenységétől függő szögtartomány, amely az adó irányát jelöli. D) A két pontról mért szögtartományok metszete adja a hibapoligont, amiben az állat tartozkódik, az állat helyét nem reprezentálja a a szögtartományok felezőjének metszete!

Fig. 1. The method of triangulation. A) Bird with transmitter. B) The antenna of the reciever. C) The error of the reciever system. D) The error poligon arising from triangulation, within which the exact place of the animal can not be found. The section of bisectrices do not represent the location of the animal.



zavarja a táplálkozásban, repülésben, s a fajtársaknak, illetve magának a madárnak nem sikerül azt megrongálni (pl. letörni az antennáját), vagy eltávolítani az egész adót.

Ezekre az elővizsgálatokra érdemes plusz egy hetet - vagy többet - tervezni, s ez fontos lehet a felszerelés beszerzésénél. Az adóval felszerelt egyedek atipikus viselkedést mutathatnak a kezelést követően, de pár nap, egy hét elteltével – mikorra megszokták az adókat – ismét normális viselkedésük. Ezért meg kell győződnünk arról, hogy az általunk vizsgálni kívánt viselkedést (pl. ha a napi mozgásmennyiséget, a fiókaetetés során megtett repülési távolságokat tanulmányozzuk) mennyi idő elteltével fogja a rádióval jelölt egyed ismét normális módon végezni. Az adatgyűjtésből ezt az időszakot természetesen ki kell hagyni, és ez a kistermetű madarakon végzett vizsgálatok tervezése során különös figyelmet érdemel, ahol az adó és telep súlya – ebből kifolyólag az adó aktív élettartama is – erősen korlátozott. Gondosan megválasztott méretű adó és felerősítési módszer esetén egyes fajok rendkívül gyorsan megszokják az adókat. A gyászos gerléken (*Zenaida macroura*) végzett vizsgálatok szerint a háttolakra cyanoakrilát ragasztóval felerősített adókat egy óra alatt megszokták a madarak, s nem mutatnak abnormális viselkedést.

Mindig érdemes túlbiztosítással tervezni, mert ha egy darab vevőre és két adóra volt csak elég a pénzünk, akkor az egyik biztosan egy tó közepébe pottyan, mivel a madárnak sikerült kihúznia a tartó tollakat, a másik pedig egy rókavárban mélyen a föld alatt köt ki.

Végül azt is le kell szögezni, hogy a rádiótelemetria rendkívül költséges, nagy

emberi munkaerőigényű módszer. A tervezés fázisában pontosan definiálnunk kell a megoldandó problémát, a tesztelendő hipotéziseket, s el kell dönteni, hogy valóban megéri-e ezt a módszert választani. Természetesen az általunk használható módszerek érzékenységét, felbontóképeségét is figyelembe kell vennünk, és nagyon fontos, hogy ne becsüljük túl a rádiótelemetria révén gyűjthető adatok pontosságát, és pontosan ismerjük az egyes módszerek költségigényét.

Talán segítséget nyújthat ennek eldöntésében az is, hogy a rádiótelemetria előnyeit és hátrányait sorra vesszük.

Előnyök:

1. A vizsgálati alany gyakorlatilag bármikor megtalálható, azaz pl. rossz látási körülmények, és az éjszaka folyamán is (jelentős lehet éjjel aktív madarak esetén).
2. A madarak egyéb egyedi jelölésével ellentétben a megjelölt egyedről vizuális kontakt nélkül, annak helyéről, viselkedéséről, élettani paramétereiről, környezetének fizikai paramétereiről nagy távolságból gyűjthetünk információkat az állat zavarása nélkül. Egyes információk automatikusan is gyűjthetők és tárolhatók.
3. Lakott területektől távoli nehezen megközelíthető helyeken, vagy nagy vándorlási távolságok esetén gyűjtendő nagymennyiségű adat megszerzése már anyagiilag is előnyösebb pl. műholdakkal végzett telemetria esetén.

Hátrányok:

1. Magas kezdeti befektetést kíván még az alapfelszerelés beszerzése is.
2. A közvetlen vizuális megfigyeléshez vi-

szonyítva kisebb felbontóképességű, és kevesebb információt nyújt.

3. A vizsgált állatokat legalább egyszer be kell fognunk, adókat kell szerelni rájuk (befogási- és kezelési-stressz csökkentésére igyekezzünk a lehető legrövidebbre korlátozni a kezelési időt), és az adóval terhelt egyedek atipikus viselkedése folytán a populáció egészére nem jellemző adatok gyűjtése soha sem kizárható.

3. Az adó kiválasztása

3.1. Az adók felépítése

Az adók gyakorlatilag három fő részből állnak: egy rádióhullámokat előállító áramkörből, ennek a frekvenciáját stabilizáló kvarckristályból, a jeleket kisugárzó antennából és áramforrásból (a rezgőkört bemutató részletes kapcsolási rajzokat lásd: pl. MacDonald és Amlaner 1980, valamint Naef-Daenzer, 1993). Ezek az úgynevezett egy lépcsős („one stage”) adók (egy tranzistoros multivibrátor). Egyszerűek, kicsi a súlyuk, és 1.2 volt feszültségű NiCad akkumulátorokkal is működtethetők. A szárazföldi vizsgálatok esetében használt frekvencia tartomány általában 148-218 MHz. (Víz alatti jelek sugárzására általában speciális terjedési tulajdonságai miatt alacsonyabb frekvenciájú jeleket használnak, kis konduktivitású vízben 6 méteres vízmélységig halak esetében 40-49 MHz frekvenciájú jelek bizonyultak a legalkalmasabbnak. Ezt a szempontot érdemes figyelembe venni, ha valaki pl. víz alatt halászó madarak merülési mélységét kívánja vizsgálni.)

Az egyes állatok azonosítását az teszi lehetővé, hogy eltérő frekvenciájú adókat szerelünk fel az egyedekre. Természetesen

megbízható adókat kell beszerezni, amelyek nem hangolódnak el az elem fokozatos lemerülése, illetve a külső hőmérséklet változása miatt. Egy vevő általában csak meghatározott számú egyed párhuzamos követésére alkalmas, mivel az egyes adók frekvenciája között megfelelő különbséget (általában minimum 5, de inkább 10 KHz) kell biztosítani. A Lotek és Televilt cég egyes vevői egy frekvencián sugárzó adók elkülönítésére is képesek, mivel száz darab, azonos frekvencián sugárzó adó digitális kóddal megkülönböztethető. Sajnos ezek az adók nagyobb tömegűek, nagyobb fogyasztásúak, és ráadásul drágábbak is. Ennek ellenére használatuk gazdaságos lehet, hiszen így egy vevőkészülékkel akár többszáz állat is követhető, aminek azért van nagy jelentősége, mert egy jó minőségű vevőkészülék ára általában ezer dollár felett van.

A fenti összeállítású adók a legegyszerűbbek, és ezért a legkisebb tömegűek. Ezek az adók jelenleg már egy gramm alatti tömegben is kaphatók kereskedelmi forgalomban (pl. a Holohil cég ajánl ilyen adókat). Ha az állat teherbíró-képessége ezt lehetővé teszi, akkor egy erősítőt építenek még az adóhoz, ami megnöveli az adó kimenő teljesítményét, azaz a jelek nagyobb távolságból is észlelhetők. Ezek a két lépcsős („two stage”) adók (két tranzistoros multivibrátor). Ezek az adók határozottabb jelalakkal rendelkeznek, ezért jobban megkülönböztethető a jel a zajtól. Sajnos nagyobb áramfogyasztásuk mellett hátrányuk az is, hogy minimum 2.4 Volt feszültség szükséges működtetésükhöz.

A kimenő teljesítményen túl az állatra szerelt adó antennája is befolyásolja a jelek vételének hatótávolságát. A madarak esetében általában gitárhúrból készült os-

tor antennákat („whip antenna”) alkalmaznak, a madár teste mellett vezetett drót a fej mellett vagy a faroktollak felé nyúlik, az adó rögzítési módjától függően. Mivel mind a felszerelt madár, mind a fajtársak csipkedhetik az antennát, fontos, hogy rugalmasan rögzüljön az adó testéhez. Mivel ez a pont viseli a legnagyobb igénybevételt, az adótestből kilépésnél drót spirál vagy rugalmas műanyag hüvely fedje az antennát. Az adók rendelésénél fel kell hívni a gyártó figyelmét a lehetséges fokozott igénybevételre, vagy speciális terhelésre (pl. odúlakó madarak antennája az odú szélében elakadhat, vízimadaraknál a fokozott vízállóság elengedhetetlen, stb.). Az antenna letörése esetén az észlelési távolság akár pár méterre is csökkenhet. Általában az antenna hosszát egy hatod hullámhossz körüli értékre állítják be, ha ezt a vizsgálati alany testméretei megengedik. Ez a madarak követésére leggyakrabban használt frekvenciák esetén 30-40 cm körüli antenna hosszt jelent. A főleg kisméretűsőkön (de néha madarakon is) alkalmazott testüregbe ültetett adók esetén az antenna a adó csomagban feltekerve található. Egyes esetekben az antenna a rögzítő nyakörvben vagy hámozokban futó hurokból állnak („loop antenna”). Ez a két megoldás kisebb hatótávolságot tesz csak lehetővé.

3.2. Az adó élettartama

Az adók élettartamát adott kapacitású áramforrás esetén elsősorban az határozza meg, hogy mekkora kimenő teljesítménnyel rendelkeznek és milyen gyakorisággal, illetve milyen hosszú időtartamú jeleket sugároznak. Az adók élettartama és a jelek vételének hatótávolsága tehát fordítottan arányos, az adott vizsgálatnak

megfelelő optimumot kell kiválasztani. Az elemekkel történő takarékoság érdekében olyan adókat is kifejlesztettek, amelyek csak akkor sugároznak jeleket, ha erre egy másik adó segítségével parancsot adnak nekik. A nagyobb teherbírású állatokra napelemmel működő adók is felszerelhetők (pl. fehérfejű rétisasokra 65 grammos napelemes adókat szereltek, ez testtömegük 1.3-2.2%-át tette ki Buehler *et al.* 1991), ez jelentősen megnöveli az adó élettartamát. Akár több évig is működhetnek ezek az adók, így a madarak vándorlási útvonalainak feltérképezésében, illetve egyes populációk hosszú távú monitorozásában ezek az adók használatosak. A napelemmel szerelt adók minimális súlya körülbelül 6 gramm, ezért a kisebb madarak követésére ezek az adók jelenleg még nem alkalmazhatók.

3.3. Az adó által besugárzott terület nagysága (észlelési távolság)

Alapvetően a rádiótelemetriás vizsgálatok fő problémája, hogy milyen távolságról érzékelhetők a sugárzott jelek. Ezt több tényező szabja meg, sajnálatos módon madarak esetében nem mindegyik befolyásolható, illetve ami újabb problémát okoz: a mérés pillanatában nem mindegyik tényezőt ismeri a megfigyelő. Az adó észlelési távolsága nagymértékben változik a megfigyelt madár felszín feletti magasságától függően, de erről általában a mérés pillanatában a megfigyelő nem rendelkezik semmilyen információval.

A befolyásoló tényezők:

- a) Az adó kimenő teljesítménye.
- b) Az adó antennája, az adás pillanatában

milyen magasságban található (a madár a földön táplálkozik, fán ül, repül), és milyen testhelyzetben van a madár (azaz az adó és vevőantenna egymáshoz viszonyított helyzete milyen).

- c) A vevő érzékenysége.
- d) A vevő antennája, annak felszín feletti magassága.
- e) A terep domborzati viszonyai és növényzete.
- f) A külső hőmérséklet.

Az adók antennájának méretezésével a fentiekben már megismertedtünk, a vevő és antennájának hatásával a vevők fejezet foglalkozik. Ha a terep erőteljesen tagolt, akkor a dombok, völgyek leárnnyékoló hatása zavarhatja a jelek vételét, a visszaverődő hullámok nehezíthetik az irány pontos meghatározását. Mindig tartsuk szem előtt, hogy antennánkkal azt érzékeljük milyen irányból érkeznek a jelek, de ez visszaverődés után nem egyezik meg a jelek kibocsátásának eredeti irányával. A tapasztalatok szerint a lömbhullató erdők kevésbé, a fenyőerdők erőteljesebben zavarják a jelek vételét. Az AVM cég a trópusi esőerdők gazdag, többszintű lombkoronájának zavaró hatása miatt a szokásosnál magasabb (216 MHz körüli) frekvenciák használatát javasolja.

A külső hőmérséklet csökkenésével az adók észlelési távolsága csökkenhet, mivel az adó kimenő-teljesítménye kisebb a telepek elektromotoros erejének csökkenésével. A hidegérzékenység az elem típusától erősen függ. Mikor az adó hőmérséklete 5 Celsius fok alá csökken, a jelerősség már érzékelhetően kisebb, ezüst-higany elemek 0 Celsius fok alatt egyáltalán nem sugároznak. -30, -40 Celsius fok alatt általában egyáltalán nem sugároznak az adók,

a lithium elemek -50 fokig használhatók. A hőmérséklet emelkedésével azután újra működik az adó. Ezért a terepi vizsgálatokat érdemes a leghidegebb hónapok kiiktatásával tervezni. Amennyiben ez nem lehetséges, még mindig van remény a megoldásra. A meleggévű állatokra felszerelt adók hőmérséklete jelentősen magasabb lehet, mint a külső hőmérséklet. A testüregbe épített adók esetén ez a probléma megoldott. Ha pedig a madár tollai az adót eltakarják, ez szintén jelentős hőmérsékletemelést eredményez.

3.4. Az adó tömegének hatása a megfigyelt állatokra

A rádiótelemetrikus vizsgálatok megtervezése folyamán a kutatók általában szeretnének minél hosszabb élettartamú és nagyobb távolságról észlelhető adót használni. Általában ez a legegyszerűbben nagyobb jelerősség (ez nagyobb áramfogyasztást okoz), és hosszabb élettartamú elemek használatával valósulhat meg. Ez a kívánság a telep méretének és tömegének növelését okozza. Másrészt olyan eszközt kell használni, ami a megfigyelt állatot a legkevésbé zavarja természetes viselkedésének kifejtésében.

I. A súly (azaz a telep elektromotoros erejének) növelésének előnyei:

1. nagyobb élettartam,
2. nagyobb észlelési távolság,
3. vagy azonos élettartam mellett nagyobb sűrűséggel adott jelek.

II. A súly csökkentésének előnyei:

1. Az állatot kevésbé befolyásolja a megfigyelés közben, természetes viselkedés regisztrálható.
2. Kisebb tömegű adócsomag egyszerűbb

ben, kisebb tömegű eszközökkel rögzíthető az állaton.

Az irodalom sok olyan példát közöl, ami a szállított plusz súly madarakra gyakorolt hatását elemzi (az adó tömege mellett a 4. fejezetben tárgyalt rögzítési módszerek is alapvető szerepet játszanak az adó madárra kifejtett hatásában). A heringsirályok (*Larus argentatus*) költéssikere kisebb volt a kontrollcsoporténál, ha az állatokat befogták és adókkal szerelték fel, ráadásul a költési siker nagyobb mértékben csökkent, ha a madarakra nagyobb adókat helyeztek (Sibley & McCleery 1980). Az örvös fácánok (*Phasianus colchicus*) esetében a rádiót viselő egyedek túlélése csökkent (Warner & Ettner 1983).

Vízimadaraknál a rádióadó felszerelése után kevesebb úszást figyeltek meg a kutatók (Greenwood & Sargent 1973), vagy a nehezebb adó miatt lassabban úsztak a pápaszemes pingvinek (*Spheniscus demersus*) (Wilson & Duffy 1986).

A gyűjtő küllő (*Melanerpes formicivorus*) 3 g tömegű adóval – ez a madár testtömegének 3,5-3,9%-a – felszerelt példányai normális (a kontrollállatoktól szignifikánsan nem különböző) viselkedést mutattak. Ezzel szemben a 4.5 g tömegű – ez a madár testtömegének 5,1-5,9%-a – adóval ellátott egyedek szignifikánsan kevesebbet végeztek a nagy energia-befektetést igénylő viselkedésekből (repülés, légyfogás, élelem rejtés), ezzel szemben többet ettek, pihentek és tollászkodtak (ez főleg az adó eltávolítását célozta). Ráadásul az időegységre eső repülési távolság is szignifikánsan alacsonyabb volt, mint az adó nélküli és 3 g tömegű adót viselő példányok esetében (Hooge 1991). A megfigyelt negatív hatások oka a helyváltozta-

táshoz – főleg a repüléshez – felhasznált többlet energiaigény, másrészt a rádióadó viseléséből származó csökkent manőverező készség.

A megfigyelt eltérések fiziológiai okainak megértését célozta a következő tanulmány. A szirti galambok (*Columba livia*) 90 km távolságot 2,5%-os testtömeg-növekedést okozó hámmal 15% repülési idő többlettel, 5%-os testtömeg-növekedést okozó hámmal 25% repülési idő növekedéssel tettek meg (Gessaman & Nagy 1988). 320 km-es úton már több mint 31%-os repülési idő növekedést okozott a hámmal rögzített adók jelenléte. Az út közben mért oxigénfogyasztás és széndioxid termelés óránként 41-50%-kal növekedett. A repülési idő növekedését is figyelembe véve 85-100%-kal nőtt a széndioxid termelés.

A fentiek ismeretében fontos megállapítani egy olyan elfogadható tömeghatárt, ami még a madarat feltehetően nem zavarja különösebben a viselkedésben.

3.5. Az 5% szabály

Az irodalomban elterjedt az a nézet, hogy a repülő állatok testtömegének 5%-át meg nem haladó tömegű szerkezet még nem okoz jelentős változást a viselkedésében (Cochran 1980). Ezen szabály alapos tesztelése azonban mindezidáig nem történt meg, s a fentiekben közölt eredmények némelyike megkérdőjelezi ezt. Általában a nagyobb termetű madarak esetében (azaz a 200 gramm testtömeget meghaladó fajoknál) nem okoz gondot az adó és az elemek ésszerű megválasztásával betartani ezt a szabályt, de a kisebb termetű énekesek esetében természetesen komoly gondot jelent az 5% szabály betartása is. Ráadásul

egyes tanulmányok a kisebb, gyors szárnycsapásokkal, vagy gyakori, gyors irányváltoztatásokkal repülő madaraknál ennél szigorúbb korlátok alkalmazását javasolják.

Tucker (1977) szerint a testtömeg adott százaléka, mint általános szabály a terhelhetőség mértékére nem állja meg a helyét. Véleménye szerint a nagyobb testtömegű madarak azonos testtömeg-százalékot kitevő pluszsúly nagyobb erőfeszítéssel kompenzálható. Caccamise és Hedin (1985) szintén erre az eredményre jutott. Érvelésük alapja: a kisebb madarak a leggazdaságosabb repülés és a lehetséges leginkább energiaigényes – azaz a leglassabb: mint például a helybenszítálás, vagy a lehető leggyorsabb repülés – repülés közti különbség nagyobb, így az adott százalékos leterhelés egy kisebb madár esetén a madár potenciális repülési képességét csak kisebb mértékben csökkenti. A madár testtömege és az adó tömege alapján számított potenciális repülési képesség csökkenés képezi az általuk javasolt terhelhetőségi határ kiszámítását. Cikkük függeléke egy bonyolultabb adó kiválasztási módszert is ismertet, amely a madár tömegén kívül a repülő izmok tömegét, szárnyfesztávolságot és a szárnycsapás frekvenciát, valamint az adó súlyának és légellenállási együtthatójának ismeretében az adó többletterhelése által okozott rendelkezésre álló plusz repülési kapacitás csökkenés kiszámítását teszi lehetővé.

Ezek a számítások a 70 g testtömeget meghaladó madarak esetében valószínűleg jó eredményeket adnak, de ezalatti tartományban ismét a testtömeg 5%-át kell a határértéknek tekinteni. Aldridge és Brigham (1988) szerint a 70 g alatti értékekre ez a módszer olyan adó tömeget en-

gedne meg, ami a madarak – vagy tanulmányukban a rovarrevő denevérek – manőverező-képességét nagymértékben csökkenti.

3.6. Biotelemetriai adók

Ebben az alfejezetben azokról az adókról lesz szó, amelyek a követett állat helyének meghatározása mellett – vagy helyett – az állat élettani paraméterei, vagy egyéb környezeti adatok mérésére és vevőhöz sugárzására is lehetőséget biztosítanak. Általánosságban elmondható, hogy ezek az adók speciális rögzítést igényelnek: nyakörv, hátzszak, vagy testüregbe ültetett adókat használnak ilyen célra. Általános szabály, hogy ezek az adók legalább 2.7 volt tápfeszültségű telepekkel működtethetők, szemben az egyszerű helyzet-meghatározásra alkalmas adókkal, amelyek 1.2 volt is üzemeltethetők. A környezeti vagy élettani paraméterek méréséhez átalakított adók (egy egyszerű, és ötletes megoldást ismertet Macdonald és Amlaner (1980), ami a vizelet ürítési gyakoriság mérését teszi lehetővé), a sugárzott impulzusok gyakoriságát módosítják (Pulse Interval Modulation). Általában az egyszerűbb vizsgálatoknál a percnkénti jelszámot felhasználva kalibrálják az adót pl. különböző hőmérsékleteken, s ezután szerelik fel a kísérleti alanyra. A későbbiekben a mérések során számolják a percnkénti jelszámot, vagy a legtöbb cég a pontos és gyors méréseket lehetővé teszi a kompjuterizált vevőkkel, vagy az egyszerűbb vevőkhöz csatlakoztatható jelek közti időtartamot mérő egység (Pulse Interval Timer, [PIM]) segítségével. A bonyolultabb adók és vevők az impulzusok hosszának modulálásával is közvetíthetik az információkat, vagy

a rádiózásban használt frekvencia moduláció segítségével.

A PIM módszeren alapul az érzékelők helyzetének gondos megválasztásával a követett állat, vagy a környezet hőmérsékletének monitorozása. Az ilyen adók, speciális, adattárolásra is alkalmas számítógéppel összekötött vevők kereskedelmi forgalomban is vásárolhatók. Gyakorlatilag hasonló elven működnek a környezeti hőmérséklet, a fényviszonyok, szívritmus mérésére alkalmas telemetriás mérőrendszerek. A környezet fénymérésével gyakran elkülöníthető a különböző növényzettel borított területeken, vagy a fészkekben, odúban töltött idő, így ez a módszer a habitat-szelekció és napi aktivitás-mintázatok tanulmányozásában eredményesen alkalmazható. A továbbfejlesztett változatok EKG, EEG mérések eredményeit is sugározhatják a megfigyelőkhöz.

Egyes adókat apró mikrofonnal szerelnek fel, s az állat által adott, illetve a környezetből érkező hangokat közvetítik a megfigyelőkhöz. Ennek a módszernek főleg a madarak és csoportokban élő emlősök esetében a szociális viselkedés feltárásában van kiemelkedő szerepe (Gautier 1980).

Az állatok aktivitásának monitorozására olyan eszközöket használnak, amelyek egy helyzetérzékelő higanykapcsolót is tartalmaznak. Az állat fején, nyakán, vagy testén elhelyezett kapcsolót úgy állítják be, hogy a vízszintessel bezárt bizonyos szöveget átlépve bezár a higanykapcsoló, és ekkor más impulzus frekvencián kezd sugározni az adó (Exo et al. 1992). Az adó által sugárzott jelek frekvenciamintázatát közvetlen vizuális megfigyeléssel kalibrálva a vett jelek alapján elkülöníthetők a pihenés, táplálkozás, költés és egyéb vi-

selkedés-elemek.

Mivel a fej helyzetváltoztatása adja a legtöbb információt, az aktivitás-mintázat megfigyelésére egy sajátos adórögzítési módszert fejlesztettek ki vadkacsák számára. Az adót egy orrnyílásba illesztett tű segítségével rögzítették kacsák fején (Swanson & Keuchle 1976).

Az előbbiekhöz hasonló feladatot látnak el a mortalitás (gyakorlatilag tartós immobilitás) szenzorok. Az állat huzamos mozdulatlansága esetén megváltozik a sugárzott jelek impulzus-gyakorisága. Ilyen szenzorokat használnak a téli álom kezdetének és végének monitorozására is.

3.7. Kitekintés a jövőre

Az egyik legizgalmosabb, bár árát tekintve egyelőre talán elérhetetlen rendszer lehetőség a LOTEK cég jelenleg még fejlesztés alatt álló helyzet-meghatározásra alkalmas adója. Ez a pillanatnyilag csak nagytestű állatokra felhelyezhető 1.8 kilogramm tömegű adó 1 éves működés mellett a követett állat 5-30 méteres pontosságú műholdas helymeghatározását teszi lehetővé. Az állatra rögzített egység a Navstar műholdas Global Positioning System /GPS/ segítségével a kutatás céljainak megfelelő gyakorisággal meghatározza az állat helyét, majd tárolja a saját számítógép memóriájában az így gyűjtött adatokat. A környezeti vagy élettani paraméterek párhuzamos rögzítése és tárolása szintén lehetséges. Az állatra szerelt egység még tartalmaz egy kb. 15 km hatósugarú VHF adót – ennek segítségével repülőről vagy egyéb járműről a hagyományos módon megkeresik az adóval felszerelt állatot – valamint egy független rádióegységet. A követő járművön elhelyezett vevőegység

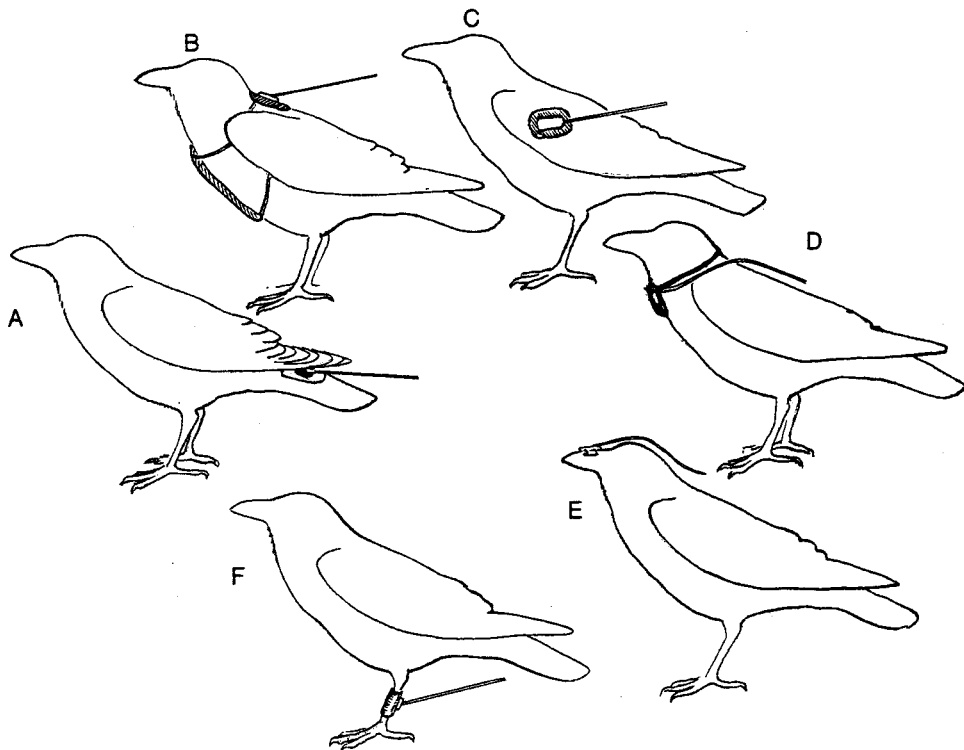
alkalmas a gyűjtött adatok lekérdezésére és tárolására (az egy év alatt megszerzett adatok egy perc alatt lekérdezhetők). Az ilyen pontosságú adatok más műholdas távérzékelő rendszerekkel /úgynevezett remote sensing módszerek/ szerzett információkkal (nagy felbontású felvételek, kihelyezett távműködtetésű meteorológiai adatgyűjtő rendszerek) együtt alkalmasak emberi településektől távoli, nehezen megközelíthető, zord körülmények között élő állatok folyamatos követésére.

3.7.1. Testbe beépített implantátumok, transzponderek

A speciális adók utolsó csoportja talán kisebb jelentőségű az ornitológiai kutatások szempontjából, mivel főleg kisemlősökön alkalmazták eddig őket. A testbe épített adók használata azonban élettani paraméterek mérésénél szóba jöhet madarak esetében is. Mivel a testüregbe épített adók mérete még nagyobb mértékben korlátozott mint a test felületére telepített adóké,

2. Ábra. A különböző adórögzítési módok. A) Farok tollakra ragasztott vagy csíptetett adó. B) Hámokkal rögzített adó. C) Szárnyra rögzített lapocska. D) Előke vagy nyaklánc módszer. E) Orrüregbe rögzített, csőrre szerelt adó. F) Lábgyűrűhöz rögzített adó.

Fig. 2. The different transmitter attachment methods. Tail mounted transmitters. A) Tailclips and glue on design. B) Harness design. C) Wing plates. D) Bib or poncho. E) Transmitter attached via a nasal pin. F) Attachment to leg rings.



elterjedt módszer a transponderek alkalmazása. Ezek az eszközök a kisebb méretű beültetett mérőegység által sugárzott jeleket fogják, majd felerősítve tovább sugározzák. Ennek az elrendezésnek a nagyobb telepméret mellett az is előnye, hogy lehetővé teszi megfelelő hosszúságú külső antennák alkalmazását.

4. Az adók rögzítése

A megfelelő adó kiválasztása után a terepi kutató talán legnagyobb felelőssége az adó rögzítési módjának kiválasztása és kivitelezése. Ugyanis a gyári paraméterek lefagrasztása, a súly csökkentése általában az átlagos felhasználók lehetőségeit meghaladja. Azonban az adók rögzítésére csak tanácsokat adhat a gyártó, de a megrendelőnek kell eldöntenie a felfüggesztés módját. Az állat viselkedésének és közérzetének befolyásolásában a rosszul választott rögzítési módszernek legalább akkora – vagy néha nagyobb – szerepe van, mint az adó méretének és súlyának. Ráadásul az adók rögzítésére lehetséges módszerek száma a madarak esetében meglehetősen magas (2. ábra). Ebben a fejezetben a madarakon leggyakrabban alkalmazott rögzítési módszerek előnyeit és hátrányait próbálom összefoglalni, és összegyűjteni azokat az irodalmi hivatkozásokat, amelyek részletesen ismertetik az egyes eljárásokat (1. táblázat).

Előljáróban érdemes pár alapszabályra felhívni a figyelmet. A lehetőség szerint olyan eljárást kell választani, ami a tollak évenkénti vedlése során az adó „levetkőzését” is biztosítja. Így a madarat nem terheljük le egész élettartamára, s az adók újrafelhasználására is mód nyílhat, ha leved-

lésükkor még aktívak. A rögzítésnél alapvető szempont, hogy a madarak legaktívabb mozgásformája a repülés, és a rögzített adó által okozott terhelés ilyenkor jelentkezik legnagyobb mértékben. Ezért a madár szárnycsapásait akadályozó, manőverező-képességét csökkentő, vagy látását zavaró rögzítés feltétlenül kerülendő. A madár terhelését lehetőleg a súlyponthoz minél közelebb, de mindenesetre a madár hossz tengelyében érdemes elhelyezni. A telemetriás vizsgálatok tervezésénél ajánlott röpdői megfigyelés elsősorban az adó és rögzítés madárra gyakorolt hatását hivatott kideríteni. Ebben a fázisban még mód nyílik az esetleges hibák kijavítására. Saját seregélyeken végzett vizsgálataim (Fuisz 1993) során a röpdői megfigyelések bizonyították, hogy a seregélyek esetében a háttolakra nem lehet 2.5 gramm tömegű adókat ragasztani.

Ha a lehetőség adott, akkor az adókat és a rögzítő elemeket a tollazat alá kell rejtetni (persze napelemes készüléknél ez csak az adótestre vonatkozik). Így egyrészt az állat mimikrijét nem zavarja feltűnően eltérő színű, mintázatú tárgy, másrészt a tollak szigetelő hatása a hideg esetén jelentős védelmet jelent a telep számára. Ha az adó és a hámozó a tollak felett helyezkednek el, megfelelő festéssel gondoskodni kell álcázásukról, ahogy ezt emlősök esetében is teszik (Hamilton 1976).

4.1. Háton történő rögzítés („backpack design”)

A szakirodalom szerint az egyik legjobb megoldás a szárnyak felett, nagyjából a lapockacsontok között rögzített adó, mivel a test súlypontja felett helyezkedik el. Így a madár egyensúlyát nem zavarja meg.

1. Táblázat. A különböző adó-rögzítési eljárások előnyei és hátrányai. A zárójelben álló számok a hivatkozásokra utalnak.

Table 1.: The advantages and draw-backs of different tagging techniques. The numbers in the parenthesis stand for the sources.

<i>Módszer Method</i>	<i>Előny advantages</i>	<i>Hátrány draw-backs</i>	<i>Példák, vizsgált faj examples, studied species</i>
1.a / szárnyon átbujtatott háموokkal rögzített hátizsák back-pack design with harnesses around wing	a/ hosszú ideig (több évig) rögzíthető az alanyra long-term (possibly life-time) attachment b/ nagyobb tömegű, tollakra nem ragasztható adó rögzítését is lehetővé teszi The possibility to attach heavier, non-glueable transmitters c/ a madár súlypontja felett, a test középvonalaiban helyezhető el az adó the transmitter is riding over the centre of gravity and symmetry axis of the bird	a/ szárnycsapások és a légvétel akadályozása limitation of wing-beats and breathing b/ toll és bőr kopása és irritációja abrasion and irritation of feathers and skin c/ nem vedli le a madár akkor sem, amikor az adó telepe már kimerült the transmitter is not shed after the batteries expire d/ a laza háموkba beakadhat a láb vagy csőr, ez a madár halálához vezet The beak or leg might get entangled into harness, consequently individual might die	súlyvesztés, több tollászkodás weight-loss, more time spent with preening <i>Geothlypis trichas</i> (1) repülési távolság csökkenése reduced flight distances (2) 30% nagyobb mortalitás 30% higher mortality <i>Perdix perdix</i> (4) <i>Strix occidentalis</i> (7) háموba akadt csőr, 3 egyed elpusztult The beak entangled into harness 3 individuals died <i>Fringilla coelebs</i> (3) Nagyobb oxigénfogyasztás increased oxygene consumption <i>Columba spp.</i> (5)
1.b/ A láb körül vezetett háموokkal rögzített hátizsák Backpack design with leg loops	A szárnyak alatt vezetett háموokkal szemben nem zavarja a légzést és szárnycsapásokat annak minden előnyét megtartva (6) All the advantages of the former method are achieved without the blocking of wing beats and breathing		
2.a/ hátra ragasztott adók glue on back-packs (6) szerint 50 gramm alatti madakra ez a legjobb módszer according to (6) BEST METHOD FOR BIRDS SMALLER THAN 50 GRAMS	a/ súlypont és szimmetria tengely feletti rögzítés attachment over the centre of gravity b/ nem zavarja a légvételt és szárnycsapásokat does not interfere with breathing and wing - beats	a/ a tollakra ragasztott adók 2-3 hét után leválnak, és tömegük erősen limitált transmitters glued to feathers detaches within 2-3 weeks, weight of transmitter package limited (8) b/ a bőrfelületre ragasztott adók a tollcsévék növekedésével 2-3 hét után ledobódnak transmitters glued directly to the skin are shed within 2-3 weeks	

		c/ felléphet bőr-irritáció cianoakrilát ragasztóknál possibility of skin irritation by cyanoakrylat glue (9)	
2. b/ hátra ragasztott tépőzárral rögzített glue on with Velcro	gyors felszerelés fast attachment (1)	a tépőzárral rögzített adókat többet csipkedik, hamarabb leválik mint a ragasztott more pecking at trans- mitter, more preening, detaches faster than glued on directly (1)	
3. Farokra rögzített adók Tail mounted transmitters	Szimmetria tengelyben rögzül az adó, vedléskor elvezetheti a madár transmitter placed over the symmetry axis, transmitter shed at moult, no negative effect found <i>Tyto alba</i> (10), <i>Sturnus vulgaris</i> (8)	Nem a súlypont felett helyezkedik el the transmitter is not placed over the centre of gravity	
3. a/ vendégtoll beépítés feather implant		általában időigényes a rögzítés attachment very time- consuming	<i>Accipiter gentilis</i> , <i>A. nisus</i> (12)
3. b/ élő faroktollra ra- gasztott glued to tail feathers	nem figyeltek meg semmilyen negatív hatást adóval megtett hosszú vándorút után no negativ effect was found after long migra- tion with tail mounted transmitter <i>Sturnus vulgaris</i> (11)		
3. c/ fark tollra csíptet- hető tail clip			
4. lábgyűrűhöz rögzített adók legring attachment	nem gátolja a repülést does not interfere with flight	gyakran megrongálják az antennát a madarak the antenna often dam- aged or destroyed	<i>Falco columbarius</i> (13) <i>Strena hirundo</i> (14)

- (1) Sykes et al. 1990
(2) Hooge 1991
(3) Hanski et al. 1992
(4) Carroll 1991
(5) Gessaman et al. 1991
(6) Rappole and Tipton 1991
(7) Paton et al. 1991
(8) Fuisz 1993
(9) Woodward et al. 1965
(10) Taylor 1991
(11) Bray and Corner 1972
(12) Kenward et al. 1978
(13) Sodhi et al. 1991
(14) Morris and Burness 1992

4.1.1. Ragasztott adók („glue on”)

A kistermetű, gyors szárnycsapásokkal repülő madarak esetében ragasztással rögzítik aadó csomagot. Ennek a megoldásnak egyik nagy előnye, hogy a kistömegű madaraknál a kritikus súlynövekedés elkerülhető (az egyéb rögzítő módszerek: gyűrűk, hámok, csiptetők súlya növeli aadó csomag összsúlyát). Másrészt a hámok szárnymozgást gátló hatása így nem érvényesül. Egy összehasonlító vizsgálat keretében (Sykes *et al.* 1990) ragasztott és hámmal rögzített adók hatását vetették össze körülbelül 10 gramm testtömegű amerikai álarcos poszátákon (*Geothlypis trichas*). A ragasztott adóknak két változata volt: egy tépőzárral illesztett, illetve egy közvetlenül bőrre felragasztott. Vizsgálatukban a közvetlen ragasztás bizonyult a legjobbnak, mivel a háموkkal felszerelt madarak nagyobb súlyvesztést szenvedtek, ráadásul az adók az elemek kimerülése után is a madarakon maradtak. A háموkkal és a tépőzárral felszerelt madarak szignifikánsan több időt töltöttek tollászkodással és az adó csipkedésével, mint a kontrolcsoport, a közvetlen ragasztással kezelt madaraknál ilyen szignifikáns különbséget nem észleltek. A ragasztott adók közül a tépőzárral rögzítettek általában az elem kimerülése előtt (átlagban 13. napon) lehullottak, míg a közvetlenül ragasztottak 27 napos átlaggal váltak le a madárról (ilyen kis méretű adócsomag esetén hosszabb életidejű elem gyakorlatilag nem alkalmazható). Ráadásul a tépőzáras illesztés alaposan megnöveli mind a csomag súlyát és magasságát, ami aerodinamikai szempontból kedvezőtlenül befolyásolja a madarat.

A ragasztásos módszer több változat-

ban is elterjedt. Az egyik eljárás a háttollakra közvetlenül felragasztja az adót, a másik lehetőség a tollak körülbelül egy milliméteresre vágása, és erre helyezik el az adót cyanoakrilát ragasztó segítségével (pl. a Loctite, Superglue pillanatragasztók). Ilyenkor az adó aljára a ragasztás számára nagyobb felületet biztosító textil-darabot erősítenek.

A másik eljárás folyamán a tollakat teljesen levágják, és az így előállított felületre a bőrt nem irritáló ragasztóval (pl szem-pillaragasztó) erősítenek egy textil darabot. Majd az adó aljára is egy textildarabot erősítenek, és a két textilt összeragasztják (Raim 1978). Az eddigi tapasztalatok szerint ez az egyik legsikeresebb módszer kis (azaz 50 g alatti) énekesek esetén (Rappole & Tipton 1991), különösen akkor, ha az adót a synsacrum felett helyezik el.

Egy további lehetőség a bevezető példában említett tépőzár alkalmazása, ilyenkor a madár hátára és az adó aljára erősítik a tépőzárát, majd a egyszerűen összenyomják a két réteget. Megkönnyíti az adók le és felrakását, könnyen visszafogható (pl. odúköltő) madarak esetén ez érdeemes használni, ha a madár nem tartozik a legkisebb énekesek közé.

Ezeket az adókat a növekvő tollak nyomása miatt mintegy 2-3 hét után elveszti a hordozó egyed. A tollakra ragasztottaktól is legkésőbb vedléskor megszabadul a hordozó madár. A módszer előnyös tulajdonságai ellenére csak 3 gramm súlyhatár alatt ajánlott, mert az ennél nehezebb adókat a tollak nem tudják megtartani. A bőrre történő felerősítés eléggé időigényes, körülbelül egy óráig tart a felület előkészítése és az adók felragasztása. Ráadásul egyes vizsgálatoknál a három hetes időtartam kissé szűkös lehet. A rögzítéshez

használt cyanoakrilát ragasztó lehetőleg ne érintkezzen a madarak bőrével, mert irritálhatja a hámszövetet, így pl. patkányok bőrén gyulladást okozott (Woodward *et al.* 1965).

4.1.2 Hámokkal történő rögzítés („harness and backpack design”)

A nehezebb hátizsákok rögzítését a fenti okokból hámokkal oldják meg. Az adócsomag szélein kialakított csövekben futhat a hám, vagy a csomag burkolatába ragasztják azt. A hám nyolcas alakú, a csomópontnál helyezkedik el az adó. A két hurkot változatos módszerekkel rögzítik a madár testén. A fő szempont az, hogy az adó oldalirányú billegését megakadályozzák, így elejét vegyék az adó és antenna elmozdulásának. A hámokkal történő rögzítésnél ez különösen fontos, hiszen a hámok a tollazatot erősen koptathatják, illetve irritálhatják a bőrt. Ezért fontos, hogy a tartósság, és a megfelelő szakítószilárdság mellett, testbarát anyagból készüljön a hám.

4.1.2.1. Hám rögzítési eljárások

(1) A nyolcas egyik szárán átbujtatják a madár fejét, a másik pedig a szárnyak mögött halad, és a két hurkot a mell középvonalán futó vezeték szorosra állítja (Dwyer 1972, Kenward 1987, Gessaman *et al.* 1991).

A hámok sok szerző tapasztalatai szerint gyors adó rögzítést tesznek lehetővé, de a szárak hosszúságát pontosan be kell állítani az egyes madarak testméretei szerint. A túl szoros hámok akadályozzák a madarat a repülésben, légvételnél, és irritálhatják a bőrt, károsíthatják a tollazatot.

A túl hosszú hámok alá az adót eltávolítani próbáló madarak lába, csőre beakadhat, és ez pusztulásukat okozhatja. A szárnyak tövével valamint a fej és a mell körül futó hámok esetén Rappole & Tipton (1991) az esetek többségében atipikus repülést és viselkedést észlelt, a madarak 10-15% pedig a fejét lábát vagy szárnyát a hám valamelyik szára alá dugta, ami általában mozgásképtelenné tette őket.

Hanski *et al.* (1992) tapasztalatai szerint a hámok helytelen alkalmazása miatt (túlzottan szoros volt a nyak körüli hám, és a madarak az aláakadt csőrüket nem tudták kihúzni) 3 hámokkal felszerelt erdei pinty elpusztult, 3 pedig eltűnt közvetlenül az adók felszerelése után.

A hámokkal történő adórögzítés hátrányát demonstrálja az is, hogy Hooge (1991) vizsgálata szerint a madarak 3.5-3.9 testtömeg-százalékát kitevő, hámmal rögzített adók nagyobb repüléstávolság csökkenést okoztak, mint az 5.1-5.9%-ot kitevő, de tollakra ragasztott adók. A meg egyező tömegű (3.5-3.9 testtömeg-százalékot kitevő) hámokkal vagy ragasztással felerősített adók hatásában is szignifikáns különbséget talált. A hámmal felszerelt madarak szignifikánsan kevesebb repülést és légyfogást végeztek. Ezzel szemben többet pihentek és tollázkodtak.

A hámok előnytelen hatását kimutatta az a vizsgálat is, amelyben házi galambok (*Columba spp.*) (Gessaman *et al.* 1991) vízpára kilégzése repülés közben a test tömeg 2.5%-át kitevő tömegű hám viselése esetén 50-90%-kal haladta meg az adó nélküli kontroll madarakét. Érdekes az is, hogy ha a hámok tömege a rájuk szerelt súlyokkal elérte a madár tömegének 5%-át, akkor sem volt szignifikánsan nagyobb a vízvesztés, mint a csak hámot viselő ma-

daraknál. Ennek valószínűleg az a magyarázata, hogy a szárnyak lefelé történő mozgásánál a madár légzsákjainak térfo-gat-növekedését megakadályozzák a há-mok, s ezzel csökken a belégzés „mélysége”. Ezt a madarak a percenkénti légzés-szám növelésével próbálják kompenzálni, s ez okozza a fokozott lélegzési vízvesztést.

Bár a mortalitás okát nem sikerült pontosan meghatározni, két tanulmány abnormálisan magas halálozási rátáról számol be hámmokkal történő adó rögzítés esetén. Carroll (1990) tanulmányában hátizsák vagy poncho módszerrel kb. 10 grammos (2.5 testtömeg-százalék) adókat rögzítettek 100 fogolyra (*Perdix perdix*). Az adóval felszerelt madarak az első héten 34%-al magasabb mortalitást szenvedtek mint a rákövetkező 5 hétben. Pettyes baglyokon (*Strix occidentalis*) végzett vizsgálatok szerint (Paton *et al.* 1991) a hámmokkal rögzített hátizsák adót viselő példányok 33%-a 2.5 év alatt elpusztult. Az adót hordozó tojók (az adók 2.8-4.1 testtömeg-százalékot tettek ki) túlélési rátája kisebb volt mint a gyűrűzött kontrolloké, a hordozó párok szignifikánsan kisebb hányada rakott fészket és röptetett ki fiókákat, mint a csak gyűrűzöttek. Ezért a szerzők pettyes bagoly esetén a hámmokkal rögzített hátizsák módszert nem tartják elfogadhatónak.

(2) A fenti, há-m-okozta súlyos következmények kikerülésére született az az eljárás, melynek során a lábakat bujtatják a két szimmetrikus helyzetű hámba, és ezzel rögzítik a synsacrum felett helyet foglaló adót (Rappole & Tipton 1991). Eljárásukat 10 g tömegű fajtoktól egészen 200 g tömegig alkalmazták, és pontos láburok méreteket is közölnek pár fajra. A módszert nem javasolják azokra a fajokra, melyek-

nek nem hosszú a combja (pld kacsák).

(3) Egyes madarak esetében (pl. fajdféléknél) az adó a madár háta helyett a mellre kerül kötényszerűen (Broekhuizen *et al.* 1980), ezt a megoldást kicsit félrevezető módon poncho módszernek is nevezik. A fejen keresztül bujtatott szárát a tollak alá rejtik, s a nyakon a tollakkal szemben nem csúszik fel a madár mellén fekvő adó. Egy továbbfejlesztett változata a nyaklánc („necklace flatpack”), melyet az AVM cég brossúrája mutat be részletesen.

4.2. Farktollra rögzítés („tail mounts”)

Ennek a rögzítési eljárásnak is számos változata alakult ki. A módszer egyik előnye, hogy a tollak vedlésekor a madár megszabadul az adótól. A test szimmetria tengelyében van az adó, bár a súlypont mögött helyezkedik el. Általában hosszabb előké-születeket igényel, de a terepen nagyon gyorsan kivitelezhető a rögzítés. A madarak egy-két napig ugyan csipkedik az adót, de ha az adó tömege nem túl nagy, nem okoz problémát. Egyes kutatók szerint a farktollak lefelé néző oldalára felszerelt adókat a madarak hamarabb megszokják. Ez a rögzítési módszer az eddigi tapasztalatok szerint nem okozott halálozást a felszerelt madaraknak. Taylor (1991) szerint a gyöngybaglyok (*Tito alba*) farkán elhelyezett 3,5 grammos adók (körülbelül 1 testtömeg-százalék) a párok költési sikerében és a kirepített fiókák tömegében nem okozott eltérést a kontroll madarakétól.

4.2.1. Vendégtoll beépítése

Kenward (1980) héjákon (*Accipiter gentilis*) és más ragadozómadarakon alkalmazott módszere gyors (mintegy 5 perces)

rögzítést tesz lehetővé. A rádióadót már kihullott faroktollra rögzítik a laborban, majd a befogott madár egyik levágott faroktollának üreges csomkjába ragasztják a adót hordozó tollat, és pár öltéssel rögzítik azt. Az antennát a tartó toll gerincéhez rögzítik. A tapasztalatok szerint néhány adó elveszett, mivel a adót hordozó toll a művelet után eltörött. A módszer hátránya, hogy megfelelő elhullott tollakkal kell rendelkezniünk az adók felszereléséhez.

4.2.2. Élő tollakhoz rögzítés

(1) Kenward (1978) a preparált faroktollak helyett héják és karvalyok (*Accipiter nisus*) két, még le nem vedlett, faroktollára varrással erősítette az adókat, és ez a módszer megbízhatónak bizonyult. Fontos szempont, hogy egyszerre vedlő tollakat kell használni, pl. a középső tollpárt, vagy a következő második párt.

Az adócsomagban az elemet úgy építették be, hogy az elem a madárfelőli végén helyezkedett el, azaz a madár súlypontjához a lehető legközelebb. A rögzítés eléggé időigényes, mintegy 30-45 percig tart gyakorlott személyeknek. Ugyanezt a módszert alkalmazták him kis sólymok (*Falco columbarius*) felszerelésére is (Sodhi *et al.* 1991). Az adók (1.6-2.4 testtömeg-százalékot tettek ki) nem gyakoroltak hatást a megfigyelt hímek túlélésére vagy költési sikerére.

(2) Saját vizsgálataimban a seregélyek 2 központi faroktollára erősítettem adókat cyanoakrilát ragasztóval. A tollak gerincére illeszthető, hosszában felvágott 1 cm-es műanyagcsöveket ragasztottam egy vékony műanyag lapra, s ennek tetejére ragasztottam az adó csomagot. A terepen befogott madarak farktollainak tövétől kb. 1

cm-re a tollgerincre pattintottam a műanyag csöveket, s cyanoakrilát ragasztóval rögzítettem (Fuisz 1993). Figyeljünk arra, hogy a madarak faroktövénel elhelyezkedő mirigyet ne ingerelje a rögzítő műanyaglapocskák!

(3) A faroktollakra egy előregyártott csíptető segítségével is rögzíthetjük az adót. Bray & Corner (1972) részletesen ismerteti a csipesz készítésének és madárra helyezésének lépéseit. A központi faroktollak (4-6 toll kerül a csipesz szárai közé) tövénel történik a rögzítés, ami gyakorlatilag 1 percet vesz csak igénybe. Az általa felhelyezett 4 g tömegű adóval 600 mérföldes, kb. féléves időtartamú utazást hajtott végre egy him seregély, melynek kondíciója megegyezett a többi befogott, adónélküli seregélyével.

4.3. Asszimmetrikus módszerek

A következő adórögzítési módszereknél az adó nem a madár szimmetriatengelyén található, ezért csakis nagyobb madarakra, testsúlyukhoz viszonyítva kicsi adók esetén ajánlható.

4.3.1. A lábgyűrűhöz épített adók

Morris és Burness (1992) epoxiragasztóval és egy biztosító rézhuzallal a madarászok által használt szabvány lábgyűrűkhöz erősítette az 1.28 gramm tömegű adócsomagokat, majd a gyűrűt a szokásos módon elhelyezték a küszvágó csérek (*Sterna hirsundo*) lábán. Semmilyen eltérést nem tapasztaltak az adót viselő madarak és a csak lábgyűrűvel felszereltek között a táplálékfordási gyakoriságában és a fiókákkal töltött idő mennyiségében. Az adók rögzítése a csérek halászati technikáját jel-

lemző víz alá merülései során jól vizsgázott, de tízből három adó percenkénti impulzusszáma megváltozott. A 10 egyed közül kettő az elemek kimerülése (2 hét) előtt eltávolította az adók antennáját. A vizsgálatok után befogott madarak az adó antennáját letörték az elemek kimerülése után. Ez a módszer rendkívül gyors adó-felszerelést tesz lehetővé.

A lábon történő rögzítést kis sólymokbanál (*Falco columbarius*) is alkalmazták (Sodhi *et al.* 1991). A megfigyelt 30 egyedből 26 farokra varrt adókat kapott, s ezek közül egyet sem távolítottak el. A 4 lábon rögzített adó közül egyet eltávolított a madár, egynek pedig az antennáját törték le. A továbbiakban az adó felett egy bőrszalagot rögzítettek, s a madarak ezt csipkedték az adó helyett, s ezek az adók, illetve antennák nem sérültek meg.

Mindkét lábon történő rögzítésnél a madarak elég sok antennát letörték, ezért hosszú távú megfigyelésekre valószínűleg alkalmatlan ez a módszer. Nagyobb madarak, például darvak, gémek lábára is felszerelhetők adók (Nesbit & Williams 1990). Ezt a módszert Melvin *et al.* (1983) ismertetik.

4.3.2. A szárnyra csatolt lapocskán rögzített adók

Az utóbbi években a nagyobb madarak azonosítására a színesgyűrű-kombinációk mellett színes, vagy számokkal ellátott szárnylapokat is alkalmaznak. A szárnylapra rögzített adót használtak a kaliforniai kondor (*Gymnogyps californianus*) megfigyelésére (Meretsky & Snyder 1992). A szárnylapok rögzítését Wallace (1980) cikke ismerteti.

4.4. Bőr alatti rögzítő elemek használata madárfiókákon

Tökésrécék (*Anas platyrhynchos*) 1 napos fiókáinak adóval történő felszerelésére rozsdamentes acéldrótból készült apró horgonyokat és varrást alkalmaztak (Mauser & Jarvis 1991). A fiókák hátán a szárnyak között ejtett metszésbe bujtatták a horgonyt, majd a adóra erősített fogselyem szálakat tüvel a bőr alatt átvezették, és a adó tetején rögzítették. A gyorsaság fontos az adók rögzítésénél, mivel a kezelési stressz növekszik a hosszabb munkafolyamatok miatt. Ezért érzéstelenítőt nem alkalmaztak, s így a horgonyzás 5 perc alatt kivitelezhető.

A megfigyelt állatok az elemek kimerüléséig (több mint 60 nap) nem veszítették el az adókat. Az előkísérletek alapján ez a módszer hatékonyabbnak bizonyult, mint ha csak varrással rögzítették, vagy ragasztották az adókat. A rögzítő szálakat ugyanis kihúzták a cseperedő kacsák, a ragasztott adókat pedig a pehely tollak váltásakor elvesztették a fiókák. A horgonyzásos módszernél először a varrat rögzíti az adót (ezeket 10-20 nap után általában már eltávolítják a madarak), majd a vágás begyógyulása után (mintegy 3-4 nap) a horgony biztosítja az adó helybenmaradását. Ebben a vizsgálatban a röpdei megfigyelések szerint a 2.3 g feletti adók a fiókák normális mozgását, egyensúlyát erősen zavarták.

4.5. Testüregeben elhelyezett adók

A madarászok körében ez a módszer még kevésbé jelentős, de élettani telemetria esetén emlősöknél ez a gyakorlat elterjedt. Az adókat szövetbarát műgyantába ágyazzák, így nem vált ki gyulladást és nem in-

dul kilöködési reakció. Előnyös a módszer abból a szempontból is, hogy az adó kívülről nem látható, semmilyen módon nem zavarja a mozgásban viselőjét, és így nem is tudja azt leharapni, vagy más módon eltávolítani és rongálni. Ha az adóval jelölt egyedeket vizuálisan is azonosítani kívánjuk, a szőr vagy tollazat festése és más hagyományos eljárások használhatók. Az implantátumok esetén a megfigyelő számára hátrányt jelenthet, hogy az elemek és maga az adó kívülről nem cserélhetők. Az implantátum elhelyezése általában steril műtéti eljárással történik, azaz időigényes és nagy szakértelmet kíván. Egyes hullófajok esetén az implantátum lenyelelhető, ebben az esetben a műtéti eljárás megspórolható.

A testüregben elhelyezett adók rögzítésénél fontos szempont, hogy a beültetett adó varrással történő rögzítése a megfigyelések szerint nagyobb mortalitáshoz vezet, mivel a rögzítés alá kerülhetnek belek vagy erek, és ez az állat pusztulását okozza (Herbst 1991).

5. A vevőrendszer

A vevőrendszerek széles választéka áll manapság a kutatók rendelkezésére. Az egyes vizsgálatokhoz a megfelelő vevő kiválasztását ajánlatos a gyártó cégek ismeretőinek tanulmányozásával kezdeni. Egyes gyártók olyan rendszereket is ajánlanak, amelyekben több vevő és fix telepítésű antenna automatikusan rögzíti az állatok által sugárzott jeleket. Ezeknek a rendszereknek a telepítése, szoftver-fejlesztése az átlagos felhasználók lehetőségeit meghaladja. Az irodalomban automatikus helymeghatározást több állatra végző rendszer tesztelése még csak műholdas ve-

vőrendszerekről ismeretes (Keating *et al.* 1991), de ez a módszer csak az egészen nagy testméretű madarak esetén jöhet szóba az adók nagy súlya miatt. Emlősök esetén a műholdas vevőrendszer nagy mennyiségű adat gyűjtése esetén olcsóbbnak bizonyult, mint a közvetlen vizuális megfigyelés, vagy földi rádiótelemetria. Ezzel a módszerrel vizsgálták az alaszakai vadjuhokat (*Ovis dalli*) (Hansen *et al.* 1992). Vonuláskutatás esetében ez a módszer madarakra is kifizetődőbb lehet, mint repülőgépes vagy egyéb szárazföldi követés. A továbbiakban csak a földi követési módszerekhez (főleg rádiós nyomkövetéshez) használt vevőket ismertetem.

A vevőrendszer két alapvető eleme a vevőkészülék és az antenna. A vevők kiválasztásánál főleg az anyagi korlátok határozzák meg a döntést. Érdemes figyelembe venni a következő szempontokat:

(1) A vevő érzékeny legyen, azaz kis erősségű jelek vételét is lehetővé tegye.

(2) Szelektív legyen, azaz a jel zaj arány minél kedvezőbb legyen.

(3) A hosszú távú tervek alapján el kell dönteni, hogy csak irány-meghatározásra vagy élettani paraméterek telemetriájára is alkalmas vevőrendszert szeretnénk. A második esetben a vevő bővíthetősége, számítógéphez csatlakoztatása alapvető szempont.

(4) A vevők egyes típusai számítógéppel egybeépítve készülnek, ilyenkor érdemes a számítógép műveleti sebességét, memóriakapacitását is figyelembe venni, mennyiben felel meg az általunk tervezett munkának.

Lakott területtől távol végzett terepmunka során a következő szempontok is fontosak:

(5) A vevő energiafogyasztása, energi-

aellátása (autó-akkumulátorhoz csatlakoztathatósága, akkumulátorokkal vagy nem tölthető telepekkel működik, illetve egy feltöltéssel mennyi ideig üzemel).

(6) Súlya és mérete, hordozhatósága (hordszíjak, hordtáska, rögzítő tartozékok autóba szereléshez).

5.1. Antennák

Az antennák feladata vagy csak a rádiójelek vétele, vagy a vétel mellett az adó irányának meghatározása is.

A vevőrendszer összeállításánál gyakorta nem fordítanak elegendő figyelmet erre a mellékszereplőre, pedig az adó irányának pontos bemérésében egy jó antenna (vagy több antennából álló rendszer) többszörösére növelheti a vevő hatótávolságát (akár háromszoros szignálóerősséget is jelenthet), és az irányszenzitivitását. A megfelelő antenna kiválasztása mellett a vevő antennájának magasabbra helyezése (pl. autón árbcra szerelése, vagy vevő torony építése) javítja még sokszorosan a vételi viszonyokat.

Aki maga szeretné az általa használt vevő antennákat megépíteni, annak az antennák tervezéséről és méretezéséről Amlaner (1980) cikke nyújt részletes ismereteket. Azonban megbízható, formatartó egyúttal könnyű antennák építése elég bonyolult feladat, ezért nem javasolt az antennák házi vagy kisipari készítése.

5.1.1. Irányszenzitív Yagi antennák

Ezek az antennák gyakorlatilag megegyeznek a TV vevőantennákkal. Egy hordozó rúdon arra merőlegesen helyezkednek el az antenna elemei: az antenna hátulján a reflektor (vagy reflektorok), amely az ér-

zékenységet növeli. A vevő (dipol), amelyről elvezetjük a vett jeleket, és az előtte elhelyezkedő egy vagy több direktor, ezek az antenna iránykarakterisztikáját javítják. Ha a direktorok számát növeljük, akkor nő az antenna nyeresége. Például egy 12 elemes (10 direktorral szerelt) antenna azonos körülmények között kétszeres hatótávolságot biztosít, mint egy 4 elemes (két direktorral szerelt). A kézben hordozott vevők antennái általában 4 elemesek, a nagyobbakat autóra, repülőre, vagy toronyra telepítve használják.

Az antenna akkor nyújtja a maximális teljesítményt, ha ezek az elemek pontosan merőlegesek a tartórúdra, és párhuzamosak egymással. A nagyobb szilárdság érdekében a terepen kézben hordozott – melyek nekiütődhetnek a fáknak, elakadhatnak az aljnövényzetben – vagy autón erős rázkódásnak kitett antennákat ezért csövekből, és ne rudakból építsük.

A hatótávolság és az irányszenzitivitás tovább növelhető, ha két egyforma Yagit párhuzamosan szerelnek egymás mellé, és jeleik egymást erősítik illetve gyengítik („null-peak system”). Az előbbi példánál maradván: a 4 elemes antenna hatósugara 1.5 szerezésre nőhet, ha kettő párhuzamosat használunk, a 12 elemes párhuzamos rendszer pedig az eredeti háromszorosára lehet képes. Két négyelemes párhuzamos antennával 1 fok pontossággal lehet behatárolni az adót, míg 12 elemes párhuzamos rendszerrel 0,5 fok pontossággal érhető el.

A Yagi antennák irányszenzitivitása felülmúlja a többi típus érzékenységét, de az nehezen állapítható meg, hogy az adó az antenna melyik vége felől sugároz. Ezért ha az általunk választott irányban az adóhoz közelítve egyre gyengébb jeleket észlelünk, az ellentétes irányba kell keresni

az adót. Az is fontos, hogy az adó antennájával párhuzamos helyzetben tartsuk az antennát, azaz egy nyak mellett felfelé mutató antenna esetén a vevő antenna elemei merőlegesen legyenek a talajra, ha pedig a faroktollak mellett vízszintesen fut az antenna, akkor vízszintesen tartsuk a vevőantennát is. Az antenna elemeinek hossza fordítottan arányos az adó frekvenciájával, azaz a magasabb frekvenciájú hullámokat sugárzó adóhoz kisebb antennát használhatunk.

A terepen gyakran a pontosság rovására előtérbe kerül a kezelhetőség és szállíthatóság, és ezért összecuskható antennákat használnak.

5.1.2. „H” antennák

Ezek az antennák kevésbé érzékenyek, mint a Yagik, de kisebb méretük és súlyuk miatt például közvetlen követésre jobban alkalmazhatók.

5.1.3. Irányszenzitív dipol antennák

Ezek kisebb érzékenyséűek, mint a Yagik, de egyszerűbb felépítésűek és könnyebbek. Ezért nehéz terepviszonyok esetén gyakorta használják őket. Parish (1980) cikke egy különösen kompakt változatot ismertet.

5.1.4. Az omnidirekcionális ostor antenna / „whip antenna”/

A Yagiknál kisebb érzékenyséű antennák, de minden irányból felfogják a rádiójeleket. Ezek használata különösen előnyös például kisebb mozgékonyaságú állatok élettani paramétereinek megfigyelése során. Az antenna hatósugarán belül mozgó

állat jelei folyamatosan észlelhetők és rögzíthetők.

5.2. Vételi hibák

A rendszerünket befolyásoló leggyakoribb hibaforrás a környezeti rádiófrekvenciás zaj (pl. a CB-rádiók). Nagyon fontos, hogy ne használjunk mások által már lefoglalt frekvenciasávokat. Az adók üzemeltetéséhez hatósági engedélyt kell beszerezni.

Vételi hibák leggyakoribb oka:

(1) Hibás vevő illetve adó rendszer. Leggyakoribb az antennák és a kábelek meghibásodása, illetve rossz csatlakoztatása, kontakt hibák.

(2) A felszínen és tereptárgyakon történő visszaverődésből fakadó hiba.

Ha magas fák veszik körül a vételi antennát, akkor a fákról visszeverődő hullámok miatt a valóditól eltérő irányból halljuk legintenzívebben a jeleket. Ha ilyen körülmények között kis távolságra elmozdulva az előzőtől merőben eltérő irányokat kapunk, akkor érdemes más helyről végezni a bemérést. A vizsgált állatot környező sziklákról, meredek domboldalokról vagy épületekről visszaverődő rádióhullámok szintén téves bemérést okozhatnak. Az adót hordozó állatot körülvevő meredek völgyfalak tökéletesen leárnyékolhatják a rádióhullámokat.

6. Az adatok értékelése

6.1. Biotelemetria

A biotelemetriás vizsgálatok során az élettani, valamint a környezeti paraméterek rögzítése, tárolása és kiértékelése speciális vevőt és szoftvert igényel. Ezeket általában a gyártó cégek a vevőkkel együtt for-

galmazzák. A rádiótechnikában járatlan kutatók számára a saját fejlesztés valószínűleg sokkal drágább és időigényesebb, mint a már létező csomagok beszerzése.

6.2. Denzitásbecslés, túlélési ráta becslése rádióadóval jelölt egyedek alapján

Kenward *et al.* (1981) cikkében a látott egyedek és ennek rádióadóval rendelkező hányada alapján Lincoln-Seber index segítségével becsülte a területen található összes egyed számát. Az egyes habitat típusokban megfigyelt denzitást a terület alapján várhatóhoz viszonyítva kimutatható volt a héják habitat preferenciája is.

A rádiós-jelölés módszere felhasználható túlélési ráta és diszperzió becslésére is. Mivel az állatok populációból való eltűnését nemcsak pusztulásuk, hanem a rádióadó hibája, és az elem kimerülése is okozhatja, rövid periódusokra kell kalkulálni ezen rátákat, azaz napi, heti, vagy hosszú életű elemek esetén legfeljebb havi túlélési becsléseket kell alkalmazni. A rádióadók viselkedését (a frekvencia változása, az elem kimerülésére utaló pulzálási ráta csökkenése) is érdemes figyelemmel kísérni minden számlálás alkalmával (Kenward 1987).

6.3. Rádiós helymeghatározás

6.3.1. Direkt követés

Az állatok tartózkodási helyének megállapítására két alapvető módszer kínálkozik. Ha az állat megtalálása, majd közvetlen követése a cél, akkor folyamatosan regisztrálhatók tartózkodási helyei. Ilyenkor a sugárzott jelek felé haladva a megfigyelő annyira megközelíti az állatot, hogy azt

közvetlenül megfigyelheti, s a továbbiakban követi a már megtalált egyedet. A vizuális kapcsolat felvétele előtt a vett jelek erőssége támpontot nyújt az állat távolságáról. Általában a bemért irányok térképen, vagy azonnal a számítógépen kerülnek rögzítésre. Ennek a módszernek előnye, hogy a megfigyelő a megtalált állat viselkedését figyelve sok információt gyűjthet annak magatartásáról. Ha az ember jelenlétére érzékeny fajról van szó, akkor a megfigyelő zavaró hatása miatt csak megfelelő távolságból kövessük az állatot!

A módszer hátránya, hogy nagy munkaerő és idő ráfordítást igényel, s ehhez képest elég kevés mérési pontot szolgáltat.

6.3.2. Háromszögelés (1. ábra)

A másik lehetőség, hogy két vagy több eltérő helyről bemért irányok metszéspontját tekintik az állat pillanatnyi tartózkodási helyének. Gyakorlatilag ezen az elven építhetők automatikus rendszerek is, de a rádiólokációs vizsgálatok túlnyomó többségénél ma még a megfigyelő veszi fel az állat irányát, és háromszögeléssel történik az állat helyének meghatározása. Az irányok rögzítését megkönnyíti a vevő antennájához csatlakoztatható automatikus tájoló (pl a svéd Silva cég vagy a Televilt gyárt ilyent), amely kijelzi az antenna északi irányhoz mért szögét.

Az egyszerre két ismert helyről rögzített irányok metszéspontjai megadják az állat pillanatnyi helyzetét. Az antennák irányérzékenységéből fakadó hiba, és a terptárgyakon fellépő esetleges szóródás révén az antennák (vagy antenna-rendszerek) legfeljebb 0.5-1 fok pontossággal jelzik az adó irányát. Kézben tartott antenna esetén legfeljebb 5 fok pontosság várható.

Így még a legnagyobb érzékenység mellett is az állat irányát csak egy irány-, vagy szögtartomány, s nem egy egyenes reprezentálja. A több helyről végzett méréssel ezeknek a szögtartományoknak a metszetét kapjuk, s feltételezzük, hogy a követett állat ebben tartózkodik. A szögtartományok metszetét hiba poligonnak („error poligon”) nevezzük (Heezen & Tester 1967). A szögtartományok metszetének geometriája alapján a helymeghatározás pontosabb, ha a megfigyelő a lehető legközelebb kerül az állathoz, s a két bemérés nagyjából merőleges egymásra. Ha a vizsgálati állat pontosan a két vevőt összekötő egyenesen tartózkodik, akkor helymeghatározása lehetetlen. Ha kettőnél több helyről végezzük szimultán a mérést, akkor a több szögtartomány közös metszete adja a tartózkodási helyet.

Többféle módszer kínálkozik az error poligonok alapján az állat helyének becslésére.

A legegyszerűbb, és legpontosatlanabb, de gyakran használt eljárás, hogy a térképre felvitt irányok metszetét egyszerűen elfogadják, mint a pillanatnyi tartózkodási helyet, s nem vesznek tudomást az error poligonról.

Heezen & Tester 2 iránybemérésre kidolgozott (1967) hiba poligon módszerét Springer (1979) terjesztette ki több irányból végzett bemérésre. Ez a módszer nem határozza meg az állat helyét a poligonon belül, ezért bevett gyakorlat a poligon sarkainak mértani közepét tekinteni az állat helyének.

Nams & Boutin (1991) cikke az error poligonok használatának nehézségeit elemzi, és kettőnél több mért irány esetén nem javasolja ezt a módszert.

Ha az állat bemérését nem szimultán

végzi több megfigyelő, akkor az állat helyváltoztatása miatt jelentős hiba lép fel. Ha az állat gyorsmozgású, vagy a két mérés közti idő nő, ez a hiba is fokozódhat. Schmutz & White (1990) szerint a mérések közti idő csökkentése mellett leglényegesebb az állat és megfigyelő közti távolság minimalizálása a hiba csökkentése érdekében.

Mielőtt ezeket a módszereket és a felmerülő problémákat sorra vennénk, egy ezektől független – egyszerűen kikerülhető – lehetséges hibaforrást szeretnék ismertetni. A hosszabb távú vizsgálatok esetén kerülni kell eltérő tömegű és kimenőteljesítményű adók kevert használatát. Az eltérő tömegű adók a megfigyelt állatok mozgását és túlélését eltérően befolyásolhatják, ahogy ezt az előző fejezetekben láttuk. Az eltérő kimenő-teljesítményű adók eltérő távolságból és biztonsággal észlelhetők, ezért különböző adók használata a napi aktivitás, mozgás, és „home range” eltérő becslését eredményezték azonos területen vizsgált madarak esetén (Burger *et al.* 1991).

6.3.3. Mozgás körzet („Home range”) analízis

Általában a bemérések eredményeként a vizsgált állatok által használt terület nagyságának megállapítása a rádiólokációs mérések egyik fő feladata.

Ezek a módszerek nem adnak folyamatosan – azaz minden időpillanatban – információt az állat helyéről, ezért csak becsléssel állapítható meg a teljes mozgáskörzet. A becsléshez független adatpontokat kell felhasználni, ez előfeltétele minden mozgáskörzet becslő módszernek. Akkor vehetünk fel független pontokat, ha

olyan időközönként végzünk helymeghatározást, hogy az állat átlagos mozgási sebességével megtehetné a mozgáskörzet átmérőjének megfelelő távolságot.

6.3.3.1. Trackogram készítése

Az állatok napi aktivitásának és terület-használatának felderítéséhez nagy segítséget nyújt a trackogram készítése. Ilyenkor az állat tartózkodási helyét rendszeres időközönként bemérik, majd összekötik.

6.3.3.2. Körvonal technikák

6.3.3.2.1. Minimum konvex poligon módszer (Southwood 1966)

A vizsgálati állatokról gyűjtött vizuális vagy csapdázási adatok kiértékelésével kapcsolatban kezdődött meg ennek a technikának a kifejlesztése. A legegyszerűbb eljárás az állat legszélső tartózkodási helyeinek összekötése, és a legkisebb határoló poligon megszerkesztése. Ezt a poligont azután összevethetik pl. a terület különböző típusú habitatfoltjainak eloszlásával. Természetesen ez a módszer az egyes távolra eső, ritkán látogatott pontokat is egyformán figyelembe veszi, s a poligonon belül nem tesz különbséget az eltérő mértékben használt terület részek között. Mivel az állatok gyakorta nagy távolságokat tesznek meg pl. a pihenő, táplálkozó és lakóhelyük között, az útbaeső, de valójában nem használt területek tévesen az állat „home-range”-éhez csatolódnak. A problémát csökkentheti konkáv poligonok rajzolása, vagy a ritkán használt területek kihagyása, de ezek a módszerek sem kínálnak pontos megoldást. Nagyszámú bemérési pont esetén a konkáv poligonok megrajzo-

lását és értelmezését csak bonyolult számítógépes programok segítségével lehet kivitelezni.

6.3.3.2.2. Parametrikus range modellek

Ezek a technikák már a rádiotelemetriás tanulmányok megjelenése előtt a csapdázással befogott állatok tartózkodási helyének kiértékelésével kapcsolatban kerültek kifejlesztésre. Azon a feltételezésen alapulnak, hogy az állat tartózkodási helyeinek x , y koordinátáiból számított középpérték adja meg az állat által használt terület központját, és koncentrikus, kisebb tartózkodási valószínűségi zónák veszik körül ezt a pontot (Hayne 1949). A körülvevő terület geometriájára, megszerkesztésére vonatkozólag sok publikáció született (Calhoun & Casby 1958) a valószínűségi zónák számítására, valószínűségi ellipszisek szerkesztésére (Koepl *et al.* 1977). Ezek a modellek a bemért tartózkodási helyeket egymástól független pontoknak tekintik, de egy egyed folyamatos követésével nyert pontok nem tekinthetők ilyenek. Ennek kiküszöbölésére Dunn & Gipson (1977) elliptikus modellt dolgozott ki, Swihart & Slade (1985) pedig az adatok autokorrelatív módszerekkel történő mintázásával hidalta át ezt a problémát. MacDonald *et al.* (1980) arra hívja fel a figyelmet, hogy az aktivitás-centrum körül nem normális eloszlású távolsággal jellemezhető tartózkodási pontok esetén a megrajzolt valószínűségi mezők olyan – gyakran nagyméretű – területeket is tartalmaznak, ahol az állat gyakorlatilag sohasem fordul elő. Don & Reynolds (1983) olyan parametrikus multinukleáris modellt hozott létre, amely már több aktivitási területet is kezel egy állat territóriumában.

6.3.3.3. Grid módszerek

6.3.3.3.1. Grid cellák

A módszer felbontóképességétől függő méretű sokszögekkel (négyzetek, hatszögek) fedik le a vizsgálati területet. Az egyes habitatok preferenciáját a habitatban az állat által használt, és az összes sokszög aránya szolgáltatja (Siniff & Tester 1965). A grid módszerrel felderíthető az egyedek közötti interakció is, az általuk használt cellák átfedésének vizsgálatával (statikus interakció). Ha a két egyed bemérésével nyert adatokat nemcsak térben, de időben is elemezzük, akkor az egyedek közötti interakció árnyaltabb képét kaphatjuk (dinamikus interakció) (MacDonald *et al.* 1980). Diverzitás-indexek számolásával kimutatható, hogy a pontok aggregáltak-e, a Rasmussen-index (Rasmussen & Rasmussen 1979) segítségével eldönthető az is, hogy egy vagy több aggregátumba tömörülnek-e a pontok. A használt négyzetek körül, illetve a közöttük található nem használt terület részek, amelyek azért átrepülhet az állat, különböző korrekciós módszerekkel a home-range kiszámításakor figyelembe vehetők („influence cells, linked cells”) (Kenward 1987).

6.3.3.3.2. Harmonikus középérték-model

A módszer alapja, hogy a vizsgálati területre egy megfelelő léptékű négyzethálót fektetnek (ez a lépték ideálisan a használt rádiólokációs módszer felbontóképességével egyezik meg), majd minden tartózkodási hely koordinátáinak a négyzetháló minden pontjától mért távolságát kiszámítják. Az egyes négyzetháló pontokra a

tartózkodási helyek távolságának harmonikus középértékét veszik, s ezen értékek alapján a terület felosztható eltérő gyakorisággal használt foltokra és sávokra (Dixon & Chapman 1980). A módszer érzékenységét az egyes négyzetháló metszetekhez nagyon közel eső értékek torzíthatják, ezért a szomszédos négyzetekben lévő pontok például egyes értéket kaphatnak. Ezzel a problémával, valamint a távolságértékeken alapuló izoklinek megszerkesztésével foglalkozik Spencer & Barrett (1984) cikke. További információkat kaphatunk a harmonikus középértékkel kapcsolatban White & Garrot (1990) könyvéből is.

6.3.3.4. Kétváltozós Kernel-becslés

Az adatok kiértékeléséhez ez a technika is egy rácsrendszert vesz alapul. Ez a módszer azonban nagyobb felbontóképességgel rendelkezik az előző eljárásnál. A négyzetháló pontoktól mért távolságokat a kétváltozós normál-eloszlás szerint súlyozzák. Naef-Daenzer (1993) cikke a távoli pontok hatására fellépő torzulást elemzi. Ennek kiküszöbölésére egy módosított Kernel eljárást dolgozott ki, ami a mért helyek finomabb reprezentációját teszi lehetővé.

6.3.3.5. Egymásba ágyazott konvex poligonok módszere

Ezzel a nem parametrikus eljárással valószínűségi kontúrokat húznak az állat tartózkodási helyei köré (Mohr & Stumpf, 1966). A módszer lényege, hogy az aktivitás centrumtól – ami lehet pl. a fészek, vagy a tartózkodási helyek x és y koordinátáinak számtani, vagy harmonikus kö-

zépértéke – legtávolabbi pontot vagy pontokat kihagyva újraserkeszti a határoló poligont, majd újra számítja a központot is, és a pontok kizárását ismételve lépésről lépésre eljut a legintenzívebben használt centrumhoz. Az így nyert csökkenő területeket a csökkenő figyelembe vett pontok függvényében ábrázolva megkapjuk a területhasználát-eloszlás függvényt (Ford & Krumme 1979). A függvény esésének hirtelen változása segíthet az intenzíven használt terület rész elkülönítésében. Ha a tartózkodási helyek több kisebb centrum körül csoportosulnak, akkor erre a függvény lépcsős lefutása is utalhat. Kenward (1987) könyvének appendixében számítógépes programot közöl az egymásba ágyazott poligon-módszer kivitelezésére.

6.3.3.6. Cluster analízis

Ha több aktivitás-centrum is található az állat által használt területen, akkor cluster analízis segítségével a csoportok könnyen felismerhetők. A legközelebbi szomszédal történő kapcsolódás elvét alkalmazva az adatok lineáris tömörülése jól követhető (például egy folyót, erdőszegélyt preferáló faj előfordulási adatai esetén). A cluster analízissel kapott magok területeivel is felvehetjük az előző eljárásnál ismertetett terület-használat eloszlás függvényt, s ennek elemzése segíthet a különböző cluster-ek egyesítésében vagy szétválasztásában (Kenward 1987, a könyv appendixében számítógépes programot közöl a cluster analízis végrehajtására). Kenward (1987) az egyes aktivitás-centrumokat külön kezelő cluster analízis módszerét hatékonyabbnak találta, mint az összes ponton alapuló harmonikus közép módszert, mivel az előző kevésbé érzékeny a távolabbi

pontok torzító hatására. Eredményesebbnek találta ezt a módszert akkor is, ha ugyanazt a helyet (pl. kedvelt táplálkozó-, vagy pihenőhely) többször használja a megfigyelt egyed. Ebben az esetben a harmonikus közép módszer elég nagy területet hozzácsatol a kedvelt ponthoz attól függően, hány bemérés esik erre a területre. Cluster analízisre ajánlható a SYNTAX programcsomag is (Podani 1993).

6.3.4. Maximum valószínűségi becslés („maximum likelihood estimators”)

A lezuhant repülőgépek helyzetének meghatározására dolgozta ki a „maximum likelihood estimator” módszert Lenth (1981). Ezt a módszert biológiai adatok kiértékelésére alkalmazva fejlesztette ki White & Garrott (1984) a TRIANG programot.

Garrott *et al.* (1986) kimutatta, hogy ez a módszer jobban kezeli a többi ponttól messze eső – valószínűleg téves – helyeket, amelyeket például a rádiójelek visszaverődése hozhat létre. A program bonyolult, csak számítógéppel futtatható algoritmuson alapul.

Köszönetnyilvánítás. A kézirat lektorálásáért és tanácsaikért köszönet illeti Altbäker Vilmost és Szemethy Lászlót, valamint Beat Naef-Daenzert. A cikk anyagának összegyűjtése idején a szerző MTA-Soros ösztöndíjjal az Oxford University és EGI könyvtárában kutatott. A kézirat elkészítését az F016724 OTKA pályázat támogatta.

Irodalom *

- Amlaner, C. J. Jr. 1980. The design of antennas for use in radio telemetry. In: Amlaner, C.J. & D.W. Macdonald. (eds). A handbook on biotelemetry and radio tracking. – Oxford: Pergamon Press.
- Aldridge, H. D. J. N. & R. M. Brigham. 1988. Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: a test of the 5% percent rule of radio telemetry. – J. Mammalogy. Vol. 69. No. 2.
- Barker, L. F. 1910. Electrocardiography and phonocardiography, a collective review. – Johns Hopkins Hosp. Bull. 20, 358.
- Bray, O. E. & G. W. Corner. 1972. A tail clip for attaching transmitters to birds. – J. Wildl. Manage. Vol. 36. No. 2.
- Broekhuizen, S., Van't Hoff, C. A., Jansen, M. B. & F. J. J. Niewold. 1980. Application of radio tracking in wildlife research in the Netherlands. In: Amlaner, C. J. & D. W. Macdonald. (eds). A handbook on biotelemetry and radio tracking. – Oxford: Pergamon Press.
- Buehler, D. A., Fraser, J. D., Seegar, J. K. D., Therres, G. D. & M. A. Byrd. 1991. Survival rates and population dynamics of Bald eagles on Chesapeake Bay. – J. Wildl. Manage. 55.(4).
- Burger, Jr. L. W., Ryan, M. R., Jones, D. P., & A. P. Wywiałowski. 1991. Radio transmitter bias estimation of movements and survival. – J. Wildl. Manage. 55: 693-697.
- Caccamise, D. F. & R. S. Hedin. 1985. An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds
- Calhoun, J. B. & J. U. Casby. 1958. Calculation of home range and density of small mammals. – United States Public Health Service, Public Health Monograph 55.
- Carroll, J. P. 1990. Winter and spring survival of radio-tagged gray partridge in North Dakota. – J. Wildl. Manage. 54: 657-652.
- Carthew, S. M. & E. Slater. 1991. Monitoring animal activity with automated photography. – J. Wildl. Manage. 55: 689-692.
- Cochran, W. W. 1980. Wildlife telemetry. Pp. 507-520. In: Schemnitz, S. D. (ed.). Wildlife management techniques manual. – The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Crawford, A. B. 1949. Radar reflections in the lower atmosphere. – Proc. IRE. 37: 404-405.
- Dixon, K. R. & J. A. Chapman. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. – Ecology 61: 1040-1044.
- Don, B. A. C. & K. Reynolds. 1983. A home range model incorporating biological attraction points. – J. Anim. Ecol. 52: 69-81.
- Dunn, J. E. & P. S. Gipson. 1977. Analysis of radiotelemetry data in studies of home range. – Biometrics 33: 85-101.
- Dwyer, T. J. 1972. An adjustable radio package for ducks. – Bird Banding 43: 282-284.
- Eastwood, E. 1967. Radar ornithology. – London, Methuen.
- Exo K. M., Eggers U., Laschewski-Sievers R. & G. Scheiffarth. 1992. Monitoring activity patterns using a micro-computer-controlled radiotelemetry system, tested for waders (Charadrii) as an example. Pp. 79-87. In: Priede I.G. & S.M. Swift (eds). Wildlife telemetry, remote monitoring and tracking of animals. – Ellis Horwood, Chicester.
- Ford, G. & D. W. Krumme. 1979. The analysis of space use patterns. – J. Theor. Biol. 76: 125-155.
- Fuisz, T. 1993. Két rádióadó rögzítési mód összehasonlítása seregélyeken (*Sturnus vulgaris*). – Aquila 100: 241-249.
- Garrott, R. A., White G. C., Bartman, R. M. & D. L. Weybright. 1986. Reflected signal bias in biotelemetry triangulation systems. – J. Wildl. Manage. 50: 747-752.
- Gautier, J. P. 1980. Biotelemetry of the vocalizations of a group of monkeys. In: Amlaner, C. J. & D. W. Macdonald (eds). A handbook on biotelemetry and radio tracking. – Oxford, Pergamon Press.
- Gessaman, J. A. & K. A. Nagy. 1988. Transmitter loads affect the flight speed and metabolism of homing pigeons. – Condor 90: 662-688.
- Gessaman, J. A., Workman, G. W. & M. R. Fuller. 1991. Flight performance, energetics and water turnover of Tipler pigeons with a harness and dorsal load. – Condor 93: 546-554.
- Greenwood, R. J. & A. B. Sargent. 1973. Influence of radio packs on captive Mallards and Blue-winged teal. – J. Wildl. Manage. 37: 3-9.
- Hamilton, P. H. 1976. Movements of leopards in Travo National Park, Kenya, as determined by radio-tracking. – M.Sc. thesis, University of Nairobi.
- Hansen, M. C., Garner, G. W. & S. G. Fancy. 1992. Comparison of 3 methods for evaluating activity of Dall's sheep. – J. Wildl. Manage. 56: 661-668.

* Több esetben a megadott irodalmi hivatkozások hiányosak, mivel nem az eredeti anyagból, hanem valamilyen összefoglaló munkából lettek átvéve. Azonban e cikk áttekintő jellege miatt, és hogy minél szélesebbkörű legyen az irodalomlista, a szerkesztőség elfogadta ezt a megoldást.

- Hanski, I. K., Haila, Y. & A. Laurila. 1992. Variation in territorial behaviour and breeding fates among male chaffinches. – *Ornis Fennica* 69: 72-81
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. – *Journal of Mammalogy* 30: 1-18.
- Heezen K. L. & J. R. Tester. 1967. Evaluation of radiotracking by radiotracking with special reference to deer movement. – *J. Wildl. Manage.* 31: 124-141.
- Herbst, L. 1991. Pathological and reproductive effects of intraperitoneal telemetry devices on female armadillos. – *J. Wildl. Manage.* 55: 628-631.
- Hooge, P. N. 1991. The effects of radio weight and harness on time budgets and movements of Acorn woodpeckers. – *J. Field Ornithol.* 62: 230-238
- Kalotás, Zs. 1993.: The secrets of migrating birds. – *Természet Világa* 124: 441-444. (In Hungarian.)
- Keating, K. A., Brewster, W. A. & C. H. Key. 1991. Satellite telemetry: performance of animal-tracking systems. – *J. Wildl. Manage.* 55: 160-171.
- Kenward, R. E., Marcström, M. & M. Karlbom. 1981. Goshawk winter ecology in Swedish pheasant habitats. – *J. Wildl. Manage.* 45: 397-408.
- Kenward, R. E. 1987. *Wildlife radio tagging.* – Academic Press, New York.
- Kimmich, H. P. 1980. Artifact free measurement of biological parameters: Biotelemetry, a historical review and layout of modern developments. Pp. 3-20. In: Amlaner, C. J. & D. W. Macdonald. (eds). *A handbook on biotelemetry and radio tracking.* – Oxford, Pergamon Press.
- Kimmich, H. P. 1969. *Telemetry of respiratory oxygen pressure of man.* – Ph.D. thesis, Nijmegen.
- Koepl, J. W., Slade, N. A., Harris, K. S. & R. S. Hoffmann. 1977. A three dimensional home range model. – *Journal of Mammalogy* 58: 213-220.
- Lenth, R. V. 1981. On finding the source of a signal. – *Technometrics* 23: 149-154.
- Macdonald, D. W. & C. J. Amlaner Jr. 1980. A practical guide to radio tracking. Pp. In: Amlaner, C. J. & D. W. Macdonald. (eds). *A handbook on biotelemetry and radio tracking.* – Oxford, Pergamon Press.
- Macdonald, D. W., Ball, F. G. & N. G. Hough. 1980. The evaluation of home range size and configuration using radiotracking data. Pp. 405-424. In: Amlaner, C. J. & D. W. Macdonald. (eds). *A handbook on biotelemetry and radio tracking.* – Oxford, Pergamon Press.
- Melvin, S. M., Drewien, R. C., Temple, S. A. & E. G. Bizeau. 1983. Leg-band attachment of radio transmitters for large birds. – *Wildl. Soc. Bull.* 11: 282-285.
- Mohr, C. O. & W. A. Stumpf. 1966. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. – *J. Wildl. Manage.* 30: 293-304.
- Naef-Daenzer, B. 1993. A new transmitter for small animals and enhanced methods of home-range analysis. – *J. Wildl. Manage.* 57: 680-689.
- Nams, V.O. & S. Boutin. 1991. What is wrong with error polygons? – *J. Wildl. Manage.* 55: 172-176.
- Nesbit, S. A. & K. S. Williams. 1990. Home range and habitat use of Florida Sandhill cranes. – *J. Wildl. Manage.* 54: 92-96.
- Paton, W. C., Zabel, C. J., Neal, D. L., Steger, G. N., Tilgham N. G. & B. R. Noon. 1991. Effects of radio tags on spotted owls. – *J. Wildl. Manage.* 55: 617-622.
- Podani, I. 1993. SYN-TAX. Computer programs for multivariate data analysis in ecology and systematics. Version 5.0. User's guide. – Scientia Publishing, Budapest.
- Rappole, J. H. & A. R. Tipton. 1991. New harness design for attachment of radio transmitters to small passerines. – *J. Field. Ornithol.* 62. No. 3.
- Rainey, R. C. 1955. Observation of desert locust swarms by radar. – *Nature* 175: 177.
- Raim, A. 1978. A radio attachment for small passerines. – *Bird Banding* 49: 326-332.
- Rasmussen, D. R. & K. L. Rasmussen. 1979. Social ecology of adult males in a confined troop of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). – *Animal Behaviour* 27: 434-445.
- Riley, J. R. 1980. Radars as an aid to the study of insect flight. Pp. 131-140. In: Amlaner, C. J. & D. W. Macdonald. (eds). *A handbook on biotelemetry and radio tracking.* – Oxford, Pergamon Press.
- Sibly, R. M. & R. H. McCleery. 1980. Continuous observation of individual Herring gulls during the incubation season using radio tags: an evaluation of the technique and a cost-benefit analysis of transmitter power. In: Amlaner, C. J. & D. W. Macdonald. (eds). *A handbook on biotelemetry and radio tracking.* – Oxford, Pergamon Press.
- Siniff, D. B. & J. R. Tester. 1965. Computer analysis of animal movement data obtained by telemetry. – *BioScience* 15: 104-108.
- Southwood, T. R. E. 1966. *Ecological methods.* – Methuen, London.
- Spencer, W. D. & R. H. Barrett. 1984. An evaluation of the harmonic mean measure for defining carnivore activity activity areas. – *Acta Zool. Fennica* 171: 255-259.
- Springer, J. T. 1979. Some sources of bias and sampling error in radio triangulation. – *J. Wildl. Manage.* 43: 926-935.

- Sykes, P. W. Jr., Carpenter, J. W., Holzman, S. & P. H. Geissler. 1990. Evaluation of three miniature radio transmitter attachment methods for small passerines. – *Wildl. Soc. Bull.* 18: 214-218.
- Swanson, G. A. & V. B. Keuchle. 1976. A telemetry technique for monitoring water fowl activity. – *J. Wildl. Manage.* 40: 187-189.
- Swihart, R. K. & N. A. Slade. 1985. Testing for independence of observations in animal movements. – *Ecology* 66: 1176-1184.
- Szemethy, L., Lucas, M., Barcza, Z. & V. Szerényi. 1991. A vadmacska (*Felis silvestris*) és a házimacska (*Felis catus*) tér-idő használatának rádiotelemetriás nyomonkövetése. – II. Magyar Ökológus Kongresszus, Posztterek összefoglalói. PATE Georgikon, Keszthely.
- Szép, T. 1991. Study of spring migration by weather radar in Eastern Hungary. – *Ornis Hung.* 2: 17-24.
- Taylor, I. R. 1991. Effects of nest inspections and radiotagging on barn owl breeding success. – *J. Wildl. Manage.* 55: 312-315.
- Tucker, V.A. 1977. Scaling and avian flight. Pp. 497-507. – In: Pedley, T. J. (ed). *Scale effects in animal locomotion*. – Academic Press, New York.
- Tóth, L. & J. Török. 1993. An automatic visit recorder for monitoring feeding activity of birds during the parental care period. – *Wildlife Management Congress, San Jose, Costa Rica, Abstract*.
- Tóth, Z., Török, J. & G. Meszéna. 1991. A légykapók utódgondozásának nyomonkövetése mérlegekkel. – II. Magyar Ökológus Kongresszus, Posztterek összefoglalói. PATE Georgikon, Keszthely.
- Török, J. & R. Könczey. 1993. A portable ballance-computer system for monitoring reproduction of birds in the field. – *Wildlife Management Congress, San Jose, Costa Rica, Abstract*.
- Wallace, M. P., Parker, P. G. & S. A. Temple. 1980. An evaluation of patagial markers for catarthid vultures. – *J. Field Ornithol.* 51: 309-314.
- Warner, R. E. & S. L. Etter. 1983. Reproduction and survival of radio-marked hen Ring-necked Pheasants in Illinois. – *J. Wildl. Manage.* 47: 369-375.
- White, G. C. & R. A. Garrott. 1984. Portable computer system for field processing biotelemetry triangulation data. – *Colo. Div. Wildl. Game Inf. Leaflet*. 110: 1-4.
- White, G. C. & R. A. Garrott. 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. – Academic Press, London.
- Wilson, R. P. & D. C. Duffy. 1986. Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect performance? – *Ecology* 67: 1091-1093.
- Woodward, S. C., Herrmann, J. B., Cameron, J. L., Brandes, G., Pulaski, E. J. & F. Leonard. 1965. Histotoxicity of cyanoacrylate tissue adhesive in rat. – *Ann. Surgery* 162: 113-122.

Breeding success of the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*) in Banat (Voivodina, Yugoslavia) based on ringing data

J. J. Purger, Department of Ecology and Zoogeography, Janus Pannonius University, H-7601, Pécs, Ifjúság útja 6., Hungary.

We gathered all available information on the breeding success of Red-footed Falcons (*Falco vespertinus*) in the Banat region (8886 km²) from ringing data. Gergelj & Šite (1989) found 15 nests with 48 nestlings (3.2 nestlings/nest) near the village of Jazovo (in the 10*10 km UTM grid DR48) on 16 July 1988. Of the 48 nestlings they ringed 41 nestlings. At the same location, Gergely (1990) found 17 nests with 56 nestlings (3.3 nestlings/nest) on the 1st of July 1990. Two downy young were found in two nests, three in eight nests and seven nests contained four downy young.

We ringed 140 Red-footed Falcons in 56 nests at seven nesting places in the Banat region in 1990 and 1991. The number of nestlings per nest was 2.5 on aver-

age. The nesting sites were visited several times and we ringed only pin-feathered nestlings. From 1 to 13 July 1990 we ringed nestlings in one colony near the village Melenci, in another near Jazovo and in two colonies near the village of Torda. The cool and rainy spring of the following year delayed Red-footed Falcon breeding for about two weeks. Therefore, we conducted ringing between the 10th and 22nd of July in one colony near Melenci, in another one near Vljakovac, and in two colonies near Torda, as well as in a solitary nest near Slano Kopovo (Tab. 1).

We ringed nestlings of similar ages in both years, thus, the decrease in average nestlings per nest is probably a consequence of the cool and rainy spring of 1991. For example, there was only one

Tab. 1. Number of nestlings in nests at different sites in 1990 and 1991

Location (UTM)	No. of nests	No. of nestlings in nest				Total no. of nestlings	Mean no. of nestlings/nest
		1	2	3	4		
Melenci (DR44)	7	-	3	3	1	19	2.71
Jazovo (DR48)	12	1	3	6	2	33	2.75
Torda-A (DR54)	3	-	2	1	-	7	2.33
Torda-B (DR54)	2	-	1	1	-	5	2.50
Total (1990)	24	1	9	11	3	64	2.66
Melenci (DR44)	18	3	8	6	1	41	2.27
Vljakovac (EQ19)	9	1	2	5	1	24	2.66
Torda-A (DR54)	3	1	-	2	-	7	2.33
Torda-C (DR54)	1	1	-	-	-	1	1.00
Slano Kopovo (DR45)	1	-	-	1	-	3	3.00
Total (1991)	32	6	10	14	2	76	2.37

nest with one nestling (4.2% of nests) in 1990, while in 1991 there were six of such nests (18.8% of nests). During the ringing period there were 2.66 ± 0.76 and 2.37 ± 0.87 (mean S.D.) nestlings per nest in 1990 and 1991, respectively. These values are considerably lower than previously reported averages (Gergelj & Šite 1989, Gergely 1990). In our opinion, the difference may be attributed to the fact that we ringed and counted older, pin-feathered nestlings.

References

- Gergely, J. 1990. Red-footed Falcons and Hobbys. - Magyar Szó 626: 4. (In Hungarian.)
- Gergely, J. & T. Šite 1989. Red-footed Falcon, *Falco vespertinus*, na Kapetanskom ritu i kod Jazova. - Ciconia 1: 64-65.