Állati együttműködés: Elmélet és megfigyelések

Ragadozók közös vadászata

Szakdolgozat

biológia alapszak,

biológus szakirány

készítette:

KRÁL ADRIENN

témavezető:

Dr. KUN ÁDÁM

tudományos főmunkatárs

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR
BIOLÓGIAI INTÉZET

Budapest, 2015.

Tartalomjegyzék

Bevezetés 3
Elméleti áttekintés 4
Farkas 10
Afrikai vadkutya 14
Foltos hiéna 16
Oroszlán 19
Gepárd 23
Egyéb példák kooperatívan vadászó állatokra 25
Megbeszélés 27
Összefoglaló 35
SUMMARY 36
Köszönetnyilvánítás 37
Felhasznált ábrák: 38
Felhasznált irodalom: 39

Bevezetés

Lee A. Dugatkin 1997-ben megalkotott definíciója szerint a kooperáció „egy végeredmény, ami – az egyedre vonatkozó lehetséges költség ellenére – bizonyos értelemben egy csoport minden tagjának „jó" és amelynek elérése együttes cselekvést igényel" (Dugatkin 1997: 14).

Egyes állatok hajlamosak tartós szociális csoportokat létrehozni és a kooperatív viselkedésből származó előnyöket kiaknázni (Cheney 2011). A ragadozók (Carnivora) rendjébe tartozó fajok esetében is számos szelekciós kényszer indokolja a szociális csoportok kialakulását. Ahogy azt David W. MacDonald már 1983-ban összefoglalta, ezek az előnyök a következők lehetnek: „a létszámfölényből származó előny az elejtett vad vagy a territórium védelme során, a nagytestű préda üldözése és elejtése; a képesség a predátorok közeledésének észlelésére, és elijesztésére; a lehetőség az információátadásra, a szociális tanulásra, és az alloparentális viselkedési minta alkalmazására." (MacDonald 1983: 379). Tehát a szociális csoportok létrejöttéből sokféle haszon származhat, melyek egyike a kooperatív vadászat. A kooperatív vadászat során a csoport tagjai „annak érdekében koordinálják tevékenységüket, hogy megnöveljék a hatékonyságukat" (Kun és mtsai 2006: 638). Ennek az együttműködésnek az eredményeként képesek elejteni nagyméretű és gyakran veszélyes prédaállatokat is, valamint képesek megvédeni az elejtett zsákmányt más ragadozóktól. A csoportban élés nem jelenti automatikusan a kooperatív vadászat meglétét, egy populáció egyedei számára lehetséges a csoportban élés, akkor is, ha az egyes egyedek magányosan vadásznak, mint például a barna hiénák (*Hyaena brunnea*) esetében. Az olyan szociális csoportoknak, amelynek tagjai nem vadásznak együtt, valamilyen más előnyük származik az együttműködésből, mint például a territórium vagy az utódok védelme (MacDonald 1983).

A szociális csoport nem más, mint az egymással rokonságban álló és egymással nem rokon egyedek összetett hálózata, amelyen belül kompetitív és kooperatív hatások egyaránt érvényesülnek (Cheney 2011). Ha a kooperatív viselkedés növeli a résztvevő egyedek rátermettségét, akkor ez a viselkedés elterjedhet és rögzülhet a populációban. Azonban a kooperáló egyedek között megjelenhetnek a „csalók" is. Egy csaló – nem együttműködő – egyed élvezi az együttműködő egyedek által nyújtott előnyöket, de maga közvetlenül nem járul hozzá más rátermettségéhez.

Elméleti áttekintés

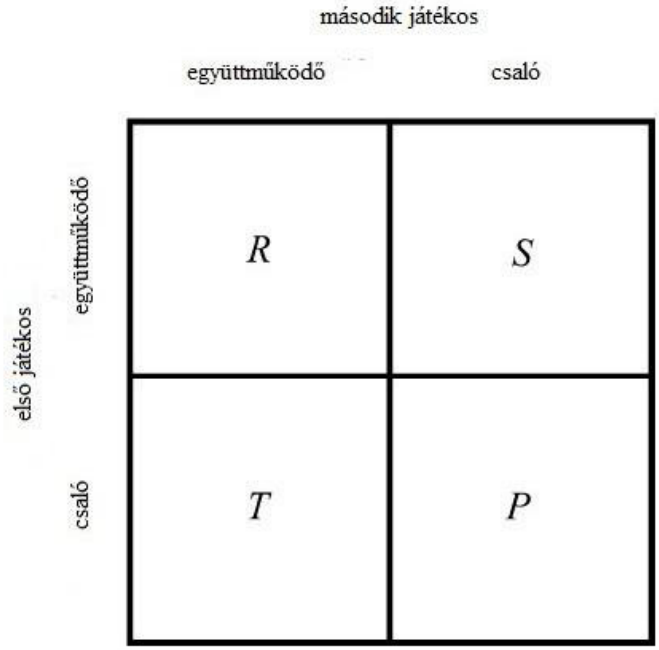
Az olyan szituációk, amelynek kimenetele több egyed cselekedetétől függ jól modellezhetőek a játékelmélet eszköztárával. Az egyik legismertebb „játék” a fogolydilemma, amelynek kifizetési mátrixát az 1. ábra mutatja be. A játék során két, egymástól elkülönített gyanúsítottat hallgat ki a rendőrség. Ha a bűnözők együttműködnek, és nem vallanak egymás ellen, akkor mindkét bűnözőt börtönbe zárják 1 évre, valamilyen kisebb bűnért. Ha az egyik elkövető csal, vagyis vallomást tesz a másik ellen, szabadon távozhat, míg a partnerét börtönbe zárják 5 évre, amennyiben pedig nem működnek együtt, tehát mindketten vallanak a másik ellen, akkor mindketten fejenként 3 éves büntetést kapnak (Dugatkin 1997).

		második rab	
		nem vall a társa ellen	a társa ellen vall
első rab	nem vall a társa ellen	1	5
	a társa ellen vall	0	3

1. ábra: A fogolydilemma játék kifizetési mátrixa. Az értékek letöltendő a büntetést adják meg években, így a kisebb érték a jobb kimenet. (Dugatkin 1997)

Az együttműködést vizsgáló, kétszemélyes, diszkrét stratégiákkal rendelkező játékokban a résztvevők legalább az együttműködés (cooperator: C) és csalás (defector: D) között választhatnak (lásd 2. ábra). Ha mindkét játékos együttműködik, jutalmat kapnak (reward: *R*), ha mindketten csalnak, akkor büntetést kell elszenvedniük (punishment: *P*). A csalásból származó haszon a játékosokat egyénileg a csalás elkövetésére sarkallja (temptation: *T*), mert a csalás nagyobb hasznot eredményez, mint az együttműködés, feltéve, hogy a partner együttműködő volt, ebben az esetben a becsapott játékos pedig

hátrányba kerül (sucker's payoff: S). Az együttműködés mindkét egyed számára jövedelmezőbb az együttes csaláshoz képest ($P < R$), de a csalás egyénileg előnyösebb, mint az együttműködés ($R < T$). A fogolydilemma esetében továbbá igaz, hogy a becsapott egyed jelentős hátrányt szenved el ($S < P$) a kölcsönös csaláshoz képest. Tehát kialakul az $S < P < R < T$ relációsor. Feltéve továbbá, hogy $R > (S + T) / 2$, ebben a helyzetben az evolúciósan stabil stratégia a csalás, tehát a csalók tényleg el fognak terjedni az együttműködők között. Ez az alapja annak a mára szerencsére egyre kevésbé elterjedt véleménynek, hogy az együttműködés ellentmond a természet rendjének (vagy legalábbis a fogolydilemmának). A fogolydilemma egy igen mesterséges szituációt ír le, amelyben a két résztvevő egyszer találkozik, egymástól függetlenül és egy azon időben dönt. Például Robert L. Trivers azzal magyarázta az együttműködés elterjedését és fennmaradását, hogy a résztvevő egyedek nem csupán egy alkalommal találkoznak egymással. Ez az alapja a reciprok altruizmusnak, ahol a partnereknek lehetősége van felváltva segíteni egymásnak (Trivers 1971).



2. ábra: A fogolydilemma játék kifizetési mátrixa

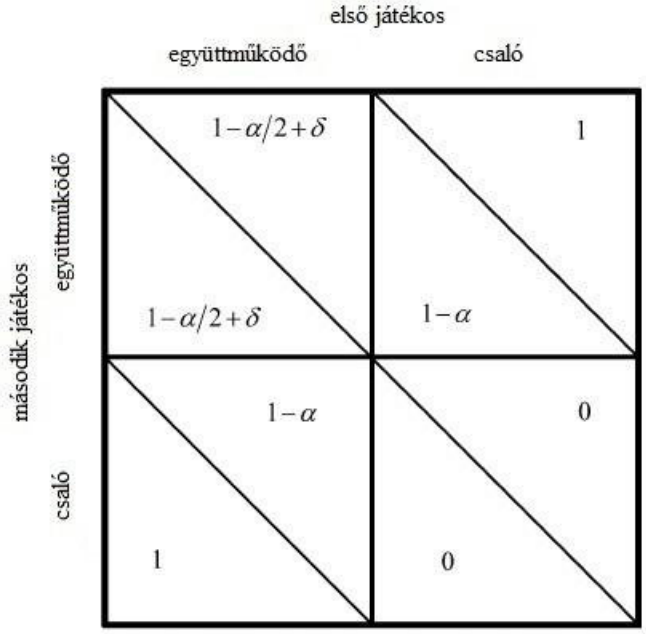
Bár a körülmények megfelelő megválasztásával a fogolydilemma esetében is tapasztalható együttműködés, egyáltalán nem biztos, hogy az élővilágban tapasztalható dilemmákat megfelelően írja le. Egy másik lehetséges leírási módja egy kooperációs szituációnak az úgynevezett hótorlasz játék. A modell két autóst mutat be, akik hazafelé

tartva elakadnak autójukkal egy hótorlasz ellentétes oldalán. A résztvevők ismét dönthetnek arról, hogy együttműködnek egymással vagy sem, tehát kiszállnak az autóból és ellapátolják a havat vagy pedig az autóban maradnak. A hólapátolásból származó haszon (benefit: b), hogy a hótorlasz eltűnik az útból, az autósok továbbhaladhatnak, a költség (cost: c) pedig a hólapátolásba befektetett munka. Feltételezzük, hogy $0 < c < b$. Ha mindkét résztvevő együttműködik, kevesebb energia befektetésükbe kerül elkészülni a hólapátolással (ekkor a költség megoszlik, tehát $c/2$), vagyis a jutalom $R = b - c/2$, tehát megosztott költség mellett mindketten részesültek a haszonból. Ha mindketten megtagadták az együttműködést, akkor $P = 0$, mert bár költsége egyiküknek sem volt, de továbbhaladni sem tudnak. Amennyiben az egyik autós nem működik együtt, rá igaz lesz, hogy $T = b$ előnyre tett szert, mert bár nem lapátolta a havat, de tovább tud haladni, míg a becsapott partner hátránya $S = b - c$ lesz. A fogolydilemma játéktól eltérően a hótorlasz játékban a kialakuló relációsor $P < S < R < T$, tehát $P < S$, mert az együttműködő félnek akkor is érdemes együttműködni, ha a másik fél csal, vagyis a becsapott játékos kevésbé kerül hátrányba (Hauert és Doebeli 2004).

„Az állatok képesek figyelni egymás tevékenységét, így információt nyerni a többiek viselkedéséről, ami befolyásolhatja a magatartásukat" (Kun és mtsai 2006: 634). Az egyedek képesek a csoport bonyolult interakciós hálózatát is figyelni, ismerik az egyedek dominancia sorban elfoglalt helyét, illetve a saját maguk által kialakított kapcsolatok mellett, a többi egyed közti viszonyt is. A kooperációra jellemző, hogy az egyedek emlékeznek a többiekkel folytatott korábbi interakciókra és a csalókat egyértelműen érzékelik és meg tudják különböztetni az együttműködőktől (Cheney 2011). Épp ezért az elméleti biológiában felvonultatott szituációkban – pl. a közös vadászat – lényegesen reálisabb egy aszinkron hótorlasz játékot alkalmazni. Ebben az esetben – sakkjátszma szerűen – előbb az egyik játékos cselekszik, például amikor egy ragadozó eldönti, hogy üldözni kezdi-e a kiszemelt prédát vagy sem, majd azután cselekszik a második játékos, vagyis a második ragadozó vagy beszáll az üldözésbe vagy kimarad belőle és csak a végén csatlakozik a zsákmány elfogyasztásához, tehát csalást követ el. Az aszinkron hótorlasz játékban négy lehetséges stratégia van: az egyedek együttműködhetnek (C) vagy csalhatnak (D), s ezen cselekedetük változhat annak függvényében, hogy először vagy másodszorra cselekednek. Így megkülönböztethetünk feltétel nélküli együttműködőket {C, C}, akik – maradva a közös vadászat gondolatkörben – kezdeményezik is a vadászatot, és csatlakoznak máshoz, amennyiben más kezdeményezett vadászatot. A feltétlen csalók {D, D} ennek szöges ellentétei: nem vesznek részt a vadászatban semmilyen körülmények

között. A feltételes együttműködők vagy maguk kezdeményezik a vadászatot, de más vadászatába nem szálnak be {*C*, *D*}, vagy nem kezdeményez közös vadászatot, de hajlandó csatlakozni egyhez (vagy vadászni, ha látja, hogy a másik nem vadászik) {*D*, *C*}. Ezen stratégiák alapján négy kimenet lehetséges. Amennyiben mindkét ragadozó beszáll az üldözésbe: [*C*, *C*]. Ha az első egyed üldözni kezdi a prédát, de a második egyed nem csatlakozik hozzá: [*C*, *D*]; ha az első egyed nem üldözi a zsákmányt, de a második egyed ennek ellenére belekezd az üldözésbe: [*D*, *C*]; és ha egyikük sem kezd üldözésbe: [*D*, *D*]. Fontos, hogy a vadászat sikerességéhez egyetlen egyed részvétele is elegendő, de a zsákmányon egyenlő mértékben osztoznak. Egy ilyen szituációban, feltételezve, hogy az egyedek egy strukturált populációban élnek, azaz egymással nem véletlenszerűen találkoznak, a feltételes együttműködés lesz az evolúciósan stabil stratégia. Tehát az egyik egyed vadászni fog, míg a másik nem. (Kun és mtsai 2006).

Egyes kooperatív szituációkra jellemző az úgynevezett szinergisztikus hatás (lásd 3. ábra), aminek lényege, hogy ha minden egyed együttműködik, az megnöveli a hatékonyságot, mert az együttműködésből származó hatékonyság nagyobb, mint az egyedek egyéni hatékonyságának összege. Ezt a hatást bevezetve a játékelméleti modellbe a teljes együttműködés lehetővé válik. A szinergisztikus hatással rendelkező hótorlasz játék jellemezhető az együttműködés költségével (α) és a szinergisztikus hatással (δ). Tehát $\alpha = c/\ b$ ($0 < \alpha < 1$) és $\delta = \sigma/\ b$, feltételezve, hogy $0 < \delta$, és ahol σ az együttműködésből származó, az egy egyed által elérhetőnél magasabb haszon, ha minden egyed együttműködik, tehát amikor a [*C*, *C*] stratégiapár érvényesül. Kun és mtsai (2006) arra az eredményre jutottak, hogy amennyiben $\delta > 0{,}353\ \alpha$, a feltétel nélküli együttműködés az evolúciósan stabil stratégia, tehát az egyedek kooperatívan vadásznak.



3. ábra: A fogolydilemma játék kifizetési mátrixa a szinergisztikus hatás figyelembevételével (Kun és mtsai 2006)

A kooperatív vadászat evolúciója az előbb ismertetett általános modellnél specifikusabb modellekkel is vizsgálható, például Craig Packer és Lore Ruttan 1988-ban (Packer és Ruttan 1988: 160) közzétett négystratégiás játékelméleti modelljével. Az általuk meghatározott stratégiák a következők: „magányos" (*solitary*), „kooperátor" (*cooperator*), „csaló" (*cheater*) és „potyázó" (*scavenger*). Magát a vadászatot a préda aktív üldözésében határozták meg. A magányos egyed nem tartozik egyetlen csoporthoz sem, ezért egyedül vadászik. A csoport kooperátor egyede mindig vadászik függetlenül attól, hogy a csoport többi tagja csatlakozik-e a vadászathoz vagy nem. A csaló egyed többféleképpen is végrehajthatja a csalást a kooperátor egyeddel szemben. Ha a csaló veszi észre elsőként a prédát, elkezdheti az üldözést, majd megállhat, amikor a kooperátor egyed becsatlakozott a hajszába. Ha a kooperátor egyed kezdi meg az üldözést, akkor a csaló egyed egyszerűen nem csatlakozik hozzá aktívan a hajsza során, csupán a zsákmány elfogyasztásából veszi ki a részét. Az ilyen egyedek egyedül vagy egy másik csaló egyeddel összekerülve vadásznak, ha kooperátorokkal kerülnek össze, akkor viszont biztosan csalnak. A potyázó egyedek maguk sohasem vadásznak, minden esetben kihasználják a társaikat és fogyasztanak a többiek által elejtett zsákmányból (Packer és Ruttan 1988, Scheel és Packer 1991, Boesch 1994). A modell eredményei alapján nyilvánvalóvá vált, hogy az együttműködés akkor a legvalószínűbb, ha a préda túl nagy ahhoz, hogy egyetlen egyed

sikeresen elejthesse, ugyanakkor a túl nagy préda ad lehetőséget a potyázók megjelenésére a vadászok között. Egy újabb egyed csatlakozása a vadászathoz kezdetben jelentősen növeli a siker valószínűségét és csökkenti az egyes egyedek egyéni költségét, de a csoportméret növekedésével ismét a potyázók megjelenésének valószínűsége növekszik (Packer és Ruttan 1988).

Ha több egyed vadászik ugyanarra a prédára, akkor a szinergisztikus hatás miatt a hajszába fektetett energia a hozzáadott vadászok számával csökken, és a csoport képes nagyobb méretű, nehezebben leteríthető zsákmányt is elejteni. Ez különösen fontos abban az esetben, ha a magányos vadászok sikere nagyon alacsony, vagyis a csoportmérettel párhuzamosan növekszik a siker mértéke. Természetesen a hatékonyság nem növelhető a végtelenségig, a kooperatív vadászat sikere csupán megközelítheti a 100%-ot, de nem érheti el, a kapcsolat a csoportméret és a vadászati siker között aszimptotikus (Packer és Ruttan 1988, Boesch 1994).

Ha a préda kellően nagyméretű, akkor több egyed kell a leterítéséhez, de több egyed is tud fogyasztani belőle, míg a kisméretű zsákmányt nem lehet megosztani, az csupán a magányos vadásznak az üldözésbe fektetett költségét tudja fedezni, és káros a vadászra nézve, ha meg kell osztania a csalókkal. Ebből egyrészt az következik, hogy a csoport egyedei a préda típusától függően – a költség és hatékonyság arányát figyelembe véve – eltérő mértékben hajlandóak csatlakozni a vadászathoz, másrészt a közös vadászatból származó teljesítménynövekedésnek elég nagynak kell lennie ahhoz, hogy megérje a kooperátoroknak együtt vadászni, annak ellenére, hogy a húst el kell osztani. Tehát a szinergisztikus hatás fontos ahhoz, hogy a kooperatív vadászat létrejöhessen, ez jól megfigyelhető a farkas, az afrikai vadkutya, a foltos hiéna, az oroszlán és a gepárd esetében is (Packer és Ruttan 1988, Boesch 1994, Kun és mtsai 2006).

Ha létrejön a kooperáció, akkor az minden esetben érzékeny lesz a csalók elterjedésére. Vagyis az egyes egyedek eldönthetik, hogy részt vesznek-e a vadászatban, emellett fontos, hogy az egyedek nem szimultán cselekszenek, így az első egyed döntése hatással van a második egyed által hozott döntésre, tehát lényeges, hogy milyen sorrendben cselekszenek az egyedek. Ezek a szituációk egyértelműen mutatják, hogy az aszinkron hótorlasz játék kiválóan alkalmazható a természetben megfigyelt csoportos vadászattal kapcsolatos jelenségek értelmezésére és ahhoz, hogy a kooperáció fennmaradjon, a rendszernek valahogy úrrá kell lennie a csaló egyedek elterjedésén (Packer és Ruttan 1988, Boesch 1994, Kun és mtsai 2006).

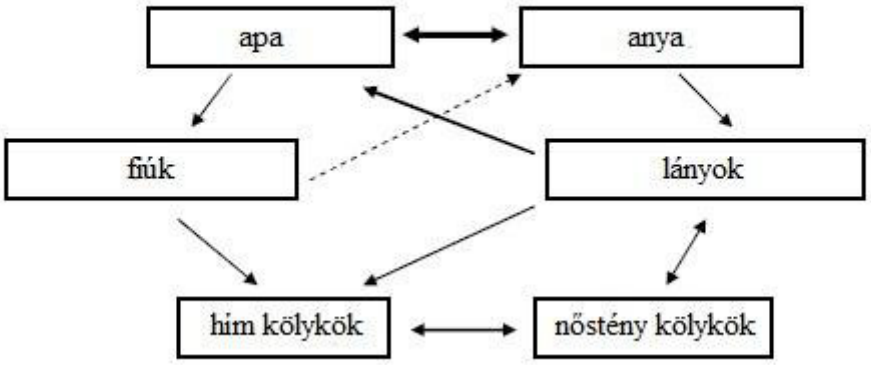
Ahhoz, hogy a kooperáció stabil maradhasson, fontos, hogy egy olyan szociális hálózat alakuljon ki, ami megakadályozza a csaló egyedek túlzott mértékű elterjedését, és ezáltal a kooperáció összeomlását. Packer és Ruttan modellje (Packer és Ruttan 1988) olyan forrásmegosztást feltételezett, amely a vadászok és a csalók számára is egyforma mértékű hozzáférést tett lehetővé a táplálék tekintetében. Ekkor viszont mindig megéri csalni, ha a vadászatnak pozitív hozadéka van, vagyis a többiek hazahoznak valami ennivalót. Christophe Boesch (Boesch 1994) megoldásként egy olyan szociális szerkezet mellett érvel, ami korlátozza a csalók hozzáférését a táplálékforráshoz, ezzel garantálva a stabilitást.

Annak, hogy a természetben a csalókat – bár a forráselérés tekintetében korlátozhatják – de összességében mégis tolerálják a többiek, annak számos oka lehet. Egy csaláson ért egyedet a továbbiakban elkerülni nem megoldható a családi kötelékeken is alapuló szociális csoportokban. Ezen felül – ha kizárjuk annak lehetőségét, hogy a csalókat a többiek nem érzékelik – akkor is több oka lehet a csalás tolerálásának. Például, ha a csaló egyed túlélése révén a csoport túlélése nagymértékben növekszik, vagy ha a vadászat során csalást elkövető egyed a csoportos élet más területén – például a territórium védelem során – kooperatívnak mutatkozik (Cheney 2011).

A következő részben a ragadozók (Carnivora) rendjébe tartozó 5 faj szociális csoportjait mutatom be. Elsőként a kutyafélék (Canidae) családjába tartozó farkast (*Canis lupus*) és afrikai vadkutyát (*Lycaon pictus*), majd a hiénafélék (Hyaenidae) családjába tartozó foltos hiénát (*Crocuta crocuta*), végül a macskafélék (Felidae) családjába tartozó oroszlánt (*Panthera leo*) és gepárdot (*Acinonyx jubatus*).

Farkas

A farkas (*Canis lupus*) falkái családi csoportok (lásd 4. ábra), amelyek általában egy – egymással nem rokon – monogám, szaporodó párból és azok utódaiból állnak (*nuclear family*). A falka saját territóriummal rendelkezik, általában csak a szaporodó nősténynek vannak utódai, a kölykök gondozásában az idősebb testvérek is részt vesznek, a falka tagjai és azok szaporodási státusza is változhat az egyedek születése, pusztulása vagy elvándorlása révén, tehát ezek dinamikus csoportok, amelyek folyamatosan formálódnak (Packard 2007).



4. ábra: Család alapú falka Packard nyomán Bradshaw által újrarajzolva

Bár a falkán belül kialakulhatnak konfliktusok és kompetitív helyzetek, például a táplálékmegosztás kapcsán vagy a szaporodási időszakban, mivel az egyes egyedeknek nem egyenlő a hozzáférése ezekhez a forrásokhoz, mégis alapvetően a falka tagjaira a békés együttélés jellemző. A családi falkán belül a rokoni kötelék erősíti ezt az együttélést, a dominancia viszonyokat pedig – tekintve, hogy egy átlagos falkát a szülők és azok utódai építik fel – alapvetően az egyedek életkora szabályozza. A szaporodó pár látja el a vezető szerepet a falka életében, például a falka vándorlása vagy prédakövetése tekintetében. A szomszédos falkák tagjai ellenségesen viselkednek egymással és általában a magányos idegenekkel szemben is. Természetes körülmények között szaporodó pár nélküli csoportok csak átmenetileg jönnek létre, ha pedig a szaporodó pár valamelyik tagja elpusztul, akkor a másik egyed új párt választhat a falkán belülről, vagy elfogadhatja egy falkán kívülről érkező, nem rokon egyed csatlakozását a falkához. Ha a szaporodó pár egyik tagja eltűnik a falkából, akkor felbomlott családról (*disrupted family*) beszélhetünk, ha pedig helyére egy idegen egyed kerül, akkor mostoha család (*step-family*) jön létre. Egy adott falkán belül ritkán fordul elő egynél több, egymással rokonságban álló szaporodó nőstény, ez általában olyan körülmények között jön létre, ha a falka elveszíti az eredeti szaporodó pár mindkét tagját. Ha egy szaporodó pár testvérei és azok kölykei is jelen vannak a falkában, akkor kiterjedt családról (*extended family*) beszélhetünk (Packard 2007: 40). A fiatal farkasok általában 3 évesen lesznek ivarérettek, ezt követően vándorolnak el a falkából, hogy saját falkát alapítsanak egy nem rokon egyeddel, feltéve, hogy el tudnak foglalni egy szabad territóriumot. Amíg az eredeti falkájukkal maradnak, segítenek a szülőknek a fiatalabb testvérek gondozásában (Packard 2007).

1. kép: farkas (*Canis lupus*)

A szaporodó pár tagjai általában évekig együtt maradnak és almonként átlagosan 5 - 6 kölyköt nevelnek fel. A kölykök gondozásában a szaporodó hím és az idősebb utódaik is részt vesznek, ez történhet közvetett és közvetlen módon is, például etethetik a szaporodó nőstényt vagy közvetlenül a kölyköket. A kölykök 1 hónaposan már elhagyják az odút, kapcsolatba kerülnek a többiekkel, ily módon szocializálódnak, amikor pedig már elég nagyok hozzá, elhagyják az odú közvetlen környékét és együtt vándorolnak a falka többi tagjával, valamint követik őket a vadászatok során is. A kölykök egyfajta „családi oktatásban" részesülnek, elsajátíthatják a különböző vadászati technikákat és gyakorolhatnak, miközben folyamatosan szociális kölcsönhatásba kerülnek egymással (Packard 2010: 51). Az elejtett zsákmányhoz a szaporodó párnak van elsődleges hozzáférése, még akkor is, ha az elég nagy ahhoz, hogy minden egyednek jusson belőle. Különösen igaz ez abban az esetben, ha a szaporodó párnak kölyköket is etetnie kell. A zsákmány felosztása lényegesen komolyabb konfliktusokat eredményez kisméretű tetem esetén, illetve olyan falkákban, amelyek nem családi csoportként épülnek fel. A másik gyakori konfliktusforrás akkor merül fel, ha a szaporodó pár mellett ivarérett idősebb utódok találhatók a falkában. Egy falka minden felnőtt, ivarérett egyede képes szaporodni, nincsenek fiziológiailag elnyomva, de a szaporodó pár mindkét tagja igyekszik akadályozni a párja szaporodását más egyedekkel, illetve a fiatalabb egyedek szaporodását egymással. Hosszú távon mindkét esetet az ivarérett idősebb utódok elvándorlása oldja meg, amennyiben lehetséges (Packard 2007).

A farkasok nagy távolságokat tesznek meg már a préda keresésekor is. Sok prédaállat veszélyes a farkasokra, ezért hajlamosak feladni az üldözést, ha a választott zsákmány leterítése túlzottan sérülésveszélyes. Ha azonban a támadás mellett döntenek, akkor nagyon hatékonyak, épp olyan hosszan és kitartóan üldözik, mint ahogy előzőleg keresték a prédát. A korábban is említett gyakorlás eredményeként fel tudják mérni a zsákmány sebezhetőségét és tapasztalatra tesznek szert a különböző zsákmányok fellelhetőségével kapcsolatban is. A farkasok vadászó viselkedésének része a zsákmány keresése mellett, annak becserkészése, a zsákmánnyal való szembekerülés, annak hajszolása és üldözése is, bár az említett kategóriák közül némelyek átfedhetnek egymáson. A préda keresése során általában egymást követve haladnak, de szét is válhatnak, ha szükséges. Ha megtalálták a zsákmányt, igyekeznek becserkészni azt, vagyis minél közelebb jutni hozzá, mielőtt az észreveszi a veszélyt és elszalad. A zsákmánnyal való szembekerülés pillanatában a kiszemelt prédaállat már észleli a farkasokat. Különösen a nagytestű prédák hajlamosak ilyenkor megtámadni a vadászokat, ez a farkasoknak kevésbé kedvező a komolyabb sérülésveszély miatt. A prédaállat megfutamodása esetén a falka tagjai azonnal hajszába kezdenek. Ha kistestű, könnyen leteríthető a zsákmány, akkor a farkasok hajlamosak gyorsan elkapni őket. A hajsza folytatása az üldözés, ami nagyobb testű prédaállatok ellen irányul és a gyenge egyedek kiválasztását szolgálja. Akár egyetlen egyed is képes nagytestű zsákmány elejtésére, de nyilvánvaló, hogy már két egyed is lényegesen hatékonyabb ebben a tevékenységben, mivel két egyed hatékonyabban tudja bekeríteni és megtámadni a kiszemelt zsákmányt. Minél többen vannak, annál biztosabb a siker, annak ellenére is, hogy a falka fiatal egyedei kevesebb tapasztalattal rendelkeznek, és ezért inkább csak követik a többieket az üldözés során. Ahogy egyre több tapasztalatra tesznek szert, úgy a fiatalabb egyedek is egyre gyakrabban támadnak. Természetesen minél többen vannak, annál többfelé kell osztani a zsákmányt, forráselosztás szempontjából tehát a párok a leghatékonyabbak, ahol az egyik egyed megzavarja a vadat, míg a másik rátámad. Viszont a csoport még inkább képes megfelelő stratégiát alkalmazva hatékonyan együttműködni, ezek a stratégiák lehetnek például a lesben állás vagy a menekülő vad terelése, illetve annak a falka tagjai által felváltva történő üldözése (*relay running*) (Peterson és Ciucci 2007: 121).

A farkasok falkái a fiatalok elvándorlása miatt gyakran néhány évenként átalakulnak, nincs sok idejük megtanulni, hogyan működjenek együtt hatékonyan, emellett minél többen vannak, annál többfelé kell osztani a zsákmányt, tehát a leghatékonyabb a farkasok esetében a párban történő vadászat. Ha többen vadásznak, akkor is általában a szaporodó

pár fekteti bele a legtöbb energiát a vadászatba és ők kezdik meg a leterített zsákmány elfogyasztását (Peterson és Ciucci 2007).

A nagyobb méretű falkáknak, mint például a kiterjedt családoknak lehetősége van a különösen nagy és veszélyes prédaállatok leterítésére is, mint amilyen az amerikai bölény. Nem feltétlenül vesz részt a falka minden tagja a vadászatban, tehát a vadászó csoport mérete nem azonos a falka méretével. A vadászat akkor kezdődik, mikor a zsákmányt kereső csoport észleli a bölénycsordát és elkezdik becserkészni őket. A vadászó egyedek kétféle feladatot láthatnak el, az egyik a „támadás" (*attacking*) a másik pedig az „elfogás" (*capturing*). Az előbbi magában foglalja a zsákmány figyelését is, míg az utóbbi nem feltétlenül foglalja magában a zsákmány elejtését, mivel a nagyméretű bölény gyakran el tud menekülni a farkasok elől. Emellett a vadászó csoporton belül megfigyelhetők olyan „pihenő" (*resting*) egyedek, amelyek nem mutatnak vadászó magatartást (MacNulty, Tallian, Stahler, Smith 2014: 2).

Afrikai vadkutya

„Az afrikai vadkutya (*Lycaon pictus*) egy mindkét nemre nézve áttekinthető dominancia hierarchiával rendelkező, kooperatív falkában él. A domináns nőstény és hím nagymértékben monopolizálja a szaporodást" (Creel és mtsai 1996: 298).

Szaporodási időszakban a domináns nősténynek magasabb az ösztrogén szintje és agresszívabb az alárendelt nőstényekkel szemben, amit azok nem tudnak elkerülni. A domináns nőstény utódait az egész falka gondozza, míg az alárendelt nőstény kölykeit a domináns nőstény elpusztíthatja. A domináns hímek tesztoszteronszintje magasabb, agresszívabbak az alárendelt egyedekkel szemben, gyakran harcolnak velük és gyakrabban párosodnak. Ugyanakkor az alfa hímek kevésbé sajátítják ki a szaporodást, a béta hím hormonálisan és viselkedésében is hasonló a domináns hímhez, a szaporodási időszakban mindketten agresszívebbek a többi hímnél, a béta hím alkalmilag párosodhat alacsonyabb rangú nősténnyel. Azokban az esetekben, amikor a domináns nőstény nem pusztítja el az alárendelt utódait, a falka minden kölyköt közösen nevel (Creel és mtsai 1996).

2. kép: Afrikai vadkutya (*Lycaon pictus*)

Az apaság megosztása gyakoribb, mint az anyaság megosztása, ebből következik, hogy gyakoribb az alárendelt nőstények elvándorlása a falkából, így a falka felnőtt egyedei között több a hím, mint a nőstény (Creel és mtsai 1996).

Az afrikai vadkutyára jellemző az obligát kooperáció, ami leginkább a kooperatív szaporodásban nyilvánul meg. Nagyon szoros a kapcsolat a csoport mérete és a szaporodási siker között, a többiek segítsége nélkül a szaporodó pár majdnem biztosan sikertelen lenne az utódok felnevelésében, ezért jellemző – különösen a nőstény esetében – az alárendeltekkel szembeni nagymértékű agresszió (Creel és mtsai 1996, Courchamp és MacDonald 2001).

A fentiekből következik, hogy létezik egy küszöbérték, ami meghatározza a kritikus csoportméretet. Ez alatt a küszöbérték alatt érvényesül az inverz sűrűségfüggés, vagyis ha a tagok száma ez alá csökken, akkor a segítő egyedek hiánya miatt csökken a szaporodási siker, ami pedig a csoport méretének további csökkenését, végül a csoport eltűnését eredményezi. Tehát a megfelelő csoportméret elengedhetetlen az afrikai vadkutya esetében és ez a tény jól érvényesül a szaporodás mellett a vadászat szempontjából is (Courchamp és Macdonald 2001).

Az afrikai vadkutya főleg patásokra vadászik, kicsi és nagyméretűekre egyaránt. A vadászatban a felnőtt egyedek vesznek részt, kooperatívan vadászva lényegesen hatékonyabbak, mint egyedül vagy akár párban, tehát a vadászat sikere egyértelműen növekszik a résztvevő egyedek számának növekedésével (Creel és Creel 1995, Courchamp és MacDonald 2001).

A vadászat egy „gyülekező” ceremóniával kezdődik (Creel és Creel 1995: 1331), ahol az egyedek felkészülnek a vadászatra. A módszer eltérő lehet attól függően, hogy

kicsi vagy nagyméretű prédára vadásznak. A kisméretű patások, mint például az impala képesek gyorsan elszaladni üldözőik elől, míg a nagyobb méretűek, mint a gnú szarvukkal védekezve szembeszállnak a támadó vadkutyákkal. Az ellentámadás valószínűsége kisebb, ha több egyed vesz részt az üldözésben és fontos, hogy a szarvval vagy aganccsal rendelkező préda fejét is leszorítsák a támadó vadkutyák, elkerülendő az esetleges sérüléseket (Creel és Creel 1995).

A vadkutyákra nem jellemző, hogy a vadászatban az egyes egyedeknek eltérő szerepe lenne, a támadás során szimultán dolgoznak, bekerítve az áldozatot. Ha a préda menekül, akkor a bekerítést megelőzheti egy hajsza, amelynek során a vadkutyák elszeparálják az áldozatot a csordájától. Ennek az üldözésnek a távolsága is csökken az egyedek számának növekedésével. Ha elkapták az áldozatot a vadkutyák közösen szorítják le a földre és tépik szét. Egynél több préda elejtésére is van lehetőség, ha sikerül egy nőstényt és a kölykeit bekeríteni. A vadászathoz szorosan kapcsolódik a préda védelme. A kisebb vadkutya csoportoktól könnyen elrabolhatják a táplálékot a foltos hiénák, míg a nagyobb csoportok képesek nemcsak megvédeni a saját zsákmányukat, hanem ellopni másokét is (Creel és Creel 1995).

A nőstények elvándorlása lényeges hatással van a vadászatra, mivel csökkenti a csoportlétszámot, ezáltal a vadászó csoport és így a vadászat sikerességét. Emellett a lecsökkent csoportlétszám hátrányt jelent a szomszédos falkákkal való összecsapások során (Creel és Creel 1995, Creel és mtsai 1996).

Foltos hiéna

A foltos hiéna (*Crocuta crocuta*) egy hatékony, éjjeli ragadozó, amely territóriummal rendelkező szociális csoportban él. A szociális csoportok, a klánok vezetői a nőstények, tehát a hiéna klán egy stabil matriarchális közösség. Ez a csoportszerkezet egyedülálló a szociális ragadozók között (Frank 1986a, Frank 1986b).

A klán tagjai a következő korcsoportokba sorolhatók: kölykök, egészen 1 éves korukig, amikorra az anyjuk rendszerint elválasztja őket, a fiatalok 3 éves korig és a felnőtt egyedek 3 éves kor felett. A felnőtt nőstények a klánnal maradnak, míg a hímek már fiatalon messzire elvándorolnak az eredeti klánjuktól és csatlakoznak egy másikhoz. A kivándorlás fokozatosan történik és rendszerint az egyedek a szomszédos klánnál messzebb mennek, így átmenetileg megfigyelhető egy vándorló hímekből álló csoport. Erősen territoriális klán rendszer azokon a területeken alakul ki, ahol nagy a hiénák

egyedsűrűsége és nincs bőséges táplálék, ilyenkor a csoportok közötti és a vándorló egyedekkel szembeni agresszió nagyobb mértékű (Frank 1986a).

3. kép: foltos hiéna (*Crocuta crocuta*)

A klánon belül mindkét nemnek saját dominancia rangsora van, egy nőstény és az ő leszármazottai dominánsak minden más egyed felett, ez a matriarchális rangsor stabil és anyai ágon öröklődik. A magasabb rangú nőstény kölykei nagyobb valószínűséggel jutnak táplálékhoz, sőt az alfa nőstény hím utódai dominánsak lehetnek a felnőtt hímek mellett néhány felnőtt nőstény felett is, mint ahogy a domináns nőstény hím utódai vándorolnak el legkésőbb a klántól, nem a pubertás koruk kezdetén, hanem teljesen kifejlett állapotban (Frank 1986a, Frank 1986b).

Jellemző rájuk a poligínia, majdnem kizárólag csak a domináns hím szaporodik a klán nőstényeivel, így a legtöbb kölyöknek a domináns hím egyed az apja, de ritka esetben a nőstények alacsonyabb rangú hímeknek is engedik a párosodást. A domináns nőstény hím utódai nagy valószínűséggel lesznek domináns hímek egy másik klánban (Frank 1986b).

A foltos hiéna, ellentétben a Hyaenidae család többi tagjával, aktív ragadozó, a dögevés ritkán fordul elő náluk. Főleg közepes és nagytermetű patásokat ejtenek el, a fő zsákmányállatuk a Thomson-gazella, a gnú és a zebra. Az esetek háromnegyed részében magányosan vadásznak, még akkor is, ha maguknál sokkal nagyobb testű prédát igyekeznek leteríteni, mint amilyen a gnú vagy az antilop. Rendszerint csak zebrára, bölényre és zsiráfra vadásznak közösen, annak ellenére, hogy még egy gazellát is könnyebben le tud teríteni két egyed, mint egy. A dögevés is főleg a magányos egyedekre jellemző (Holekamp és mtsai 1997).

A vadászó csoportokat méret szerint négy kategóriába lehet sorolni: a magányos vadászok, a két és háromfős csoportok és végül azok a csoportok, amelyek háromnál több egyedet tartalmaznak. A közös vadászat rendszerint akkor valósul meg, ha a klán tagok eleve egymás közelében tartózkodtak, például a szülőüreg mellett vagy együtt időztek egy pihenőhelyen. A klánok egy adott területen főleg gazellával táplálkoznak, amíg a vándorló csordák, mint a gnú és a zebra meg nem érkeznek a klán területére, ekkor áttérnek ezeknek a fogyasztására. Mindig azt a prédaállatot választják, amelyik a legnagyobb bőségben fordul elő, tehát a préda – fajt előzetesen választják ki, még a vadászat előtt és ez szezonálisan változik attól függően, hogy milyen préda érhető el leginkább az évnek abban a szakaszában az adott területen (Holekamp és mtsai 1997).

Kay Holekamp és munkatársai Kruuk nyomán a következőképpen határozták meg a vadászatot: A vadászat kezdetén a hiénák megrohamozzák a csordát, hogy kiismerjék a prédaállatok mozgását, majd megállnak és kiválasztanak egy bizonyos egyedet, amit aztán üldözőbe vesznek. A csorda megrohamozása önmagában még nem vadászat, csak a kiszemelt egyed üldözésével együtt tekinthető annak, a vadászat pedig akkor sikeres, ha az üldözők utolérik és leterítik az áldozatot. Magányos vadászatról akkor beszélhetünk, ha az üldözésben az elejétől a végéig egyetlen egyed vesz részt. A csoportos vadászat során lényegtelen, hogy hány egyed kezdte el az üldözést, az a fontos, hogy kettő vagy több egyed részvételével végződjön (Holekamp és mtsai 1997).

A vadászatot jelentős mértékben befolyásolja a klánon belüli szociális rangsor. Az alacsonyabb rangú nőstények gyakrabban vadásznak, mint a magasabb rangú nőstények, amik ennek ellenére ugyanolyan sikeresek a vadászat során, tehát a vadászat sikerét nem befolyásolja az egyedek szociális státusza. A rangsor tetején álló nőstények nagyobb csoportokban vadásznak és ez a csoport legtöbbször közeli rokonokból áll, amelyek hajlamosak rendszeresen együtt táplálkozni. Annak ellenére, hogy egyes rangban alul álló nőstények többet vadásznak, valójában nem jutnak több táplálékhoz, sőt a rangban felettük állók gyakran elkergetik őket az elejtett zsákmánytól, tehát a csoportos vadászat eredményeként a domináns egyed több táplálékhoz jut. A préda sikeres elejtését követően az aktív vadászoknak csak rövid idő áll a rendelkezésére, hogy a tetemből fogyasszanak, mielőtt a többiek megérkeznek és kialakul egy versenyhelyzet, amit a csoport mérete és a szociális rangsor jelentősen befolyásol. Bár ez alatt a rövid idő alatt is bőven akkora húsmennyiséget tudnak elfogyasztani, ami fedezi a napi szükségletüket, az alacsonyabb rangú egyedek mégis inkább magányosan vadásznak. A gyakran előforduló magányos vadászat ellenére a csoport a túl nagyméretű, illetve nehezen elejthető prédákra továbbra is

közösen vadászik, illetve a csoportos élet egyéb előnyei, mint a territórium védelem vagy a zsákmány megvédése más ragadozóktól továbbra is fennállnak (Holekamp és mtsai 1997).

A vadászat sikerességét tekintve a hímek és a nőstények között nincs különbség, bár jellemző, hogy a klánba bevándorló hímek gyakrabban vadásznak, mint a klánhoz tartozó nőstények, emellett csoportba szerveződve hajlamosak a klántól eltávolodva együtt vadászni. Feltételezhető, hogy a bevándorló hímek ugyanúgy „elveszítik" a zsákmányt, mint az alacsonyabb rangú nőstények, ezért vadásznak gyakrabban (Holekamp és mtsai 1997).

A fiatal hiénák gyenge vadászok, a felnőttekkel ellentétben inkább kisemlősökre (például: egér) vadásznak. Ha mégis patásokra vadásznak, akkor általában rosszul választják ki a célpontot vagy nem megfelelő módszert alkalmaznak, és legtöbbször egyértelműen elbuknak. A fiatalok nagyobb vadászó csoportokhoz tartoznak, már fél évesen vadásznak, de nagyjából másfél éves korukig ez javarészt sikertelen próbálkozásokból áll. A vadászat sikeressége növekszik az életkorral, de ez a növekedés nem lineáris, 4 éves kor fölött figyelhető meg nagymértékű növekedés. Az 5 – 6 évnyi tanulás végül eredményes ragadozókká formálja őket, de addig, amíg maguk is hatékony résztvevőivé válnak a hajszának, csupán annyi táplálék jut nekik a csoportos vadászat során, amit fürgén ki tudnak harapni a tetemből (Holekamp és mtsai 1997).

Holekamp eredményei szerint a vadászat sikeressége az egyedek életkora mellett nagymértékben függ a vadászó csoport méretétől is, mivel egy második vagy harmadik hiéna hozzáadásával a vadászat sikere közel 20%-al nő egyedenként. Más kutatók korábbi mérései ennek a kijelentésnek ellentmondanak, ők nem találtak kapcsolatot a siker és a csoportméret között (Holekamp és mtsai 1997).

Tehát összefoglalva a vadászat sikerességét nem befolyásolja az egyedek neme és szociális státusza, viszont erősen függ a csoport méretétől és a résztvevő egyedek korától (Holekamp és mtsai 1997).

Oroszlán

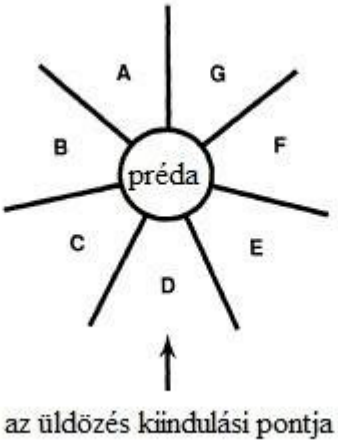
Az oroszlánok (*Panthera leo*) között alapvetően két típust különíthetünk el. A rezidensek hosszabb ideig vagy akár egész életükben ugyanazon a területen élnek, territóriumot tartanak fenn, míg a nomádok folyamatosan vándorolnak, gyakran követve a prédaállatok csordáinak mozgását, és csak kisebb vadászterülettel rendelkeznek. A két kategória között lehetséges az átjárás (Schaller 1972).

4. kép: nőstény oroszlán (*Panthera leo*)

Az oroszlánok szociális csoportjait falkának nevezzük. A falka felépítését tekintve 1 vagy néhány felnőtt (legalább 4 éves) hímből és számos felnőtt nőstényből áll, emellett ezek fiatal (2–3 és ½ kortól 4 éves korig) és kölyökkorú utódai vannak jelen a falkában. A kölykök esetében a fogváltás alapján elkülönítik a kicsi (0-1 éves) és nagy (1-2 éves) kölyköket. Az oroszlánfalka stabil szociális csoport, aminek összetétele természetesen változhat, ha egy egyed elpusztul, a fiatalok elvándorolnak, vagy ha új egyed csatlakozik a falkához, például másik hím veszi át a falkát. A falkán belül kialakulhatnak szorosabb kapcsolatok egyes egyedek között, például az egyszerre kölykező nőstények vagy az azonos korú fiatal egyedek között. A falka nőstényei közeli rokonai egymásnak, nagyanyák, anyák és leányok, tehát eltérő korcsoportba tartoznak. A falka nőstényei felnőve a falkával maradnak, míg a hímek rendszerint 3, 3 és ½ éves korukban elhagyják a falkát és nomádokká válnak. Ezek a hímek tehát nagyjából azonos korúak, gyakran testvérek vagy legalábbis falkatársak, hosszabb ideig is együtt maradhatnak, és akár együtt elfoglalhatnak egy másik falkát egy rivális hímtől. Az oroszlánok kiterjedt szociális életükkel egyedülállónak számítanak, a többi macskafélére inkább a magányos életmód jellemző (Schaller 1972).

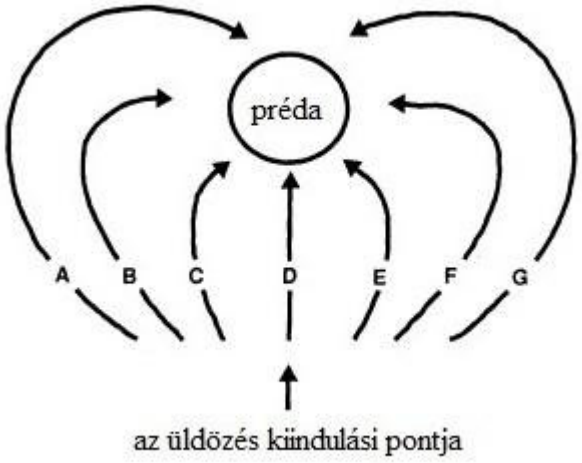
5. kép: hím oroszlán (*Panthera leo*)

Stander 1992-ben részletesen vizsgálta a falka egyedeinek szerepét a kooperatív vadászatban (lásd 5. és 6. ábra). Az oroszlánok csoportos vadászat során egy jellegzetes alakzatot hoznak létre a préda körül. A nőstények – tekintettel a prédához és a többiekhez viszonyított elhelyezkedésükre és mozgásukra – kétféle szerepet tölthetnek be, lehetnek „szélsők" (*wing*), vagy „centerek" (*center*) (Stander 1992: 445). A szélsők cserkészik be a prédaállatot, ők kezdik meg az üldözést, köröznek a zsákmány körül és lényegesen nagyobb távolságokat megtéve, terelik a többiek felé. A centerek nem tesznek meg nagy távolságot a vadászat során, az ő feladatuk lekuporodva „lesben állni" (*ambush*) és elkapni az áldozatot (Stander 1992: 446).



5. ábra: A nőstény oroszlánok által elfoglalt hétféle szerep és a prédához viszonyított végső pozíciójuk (Stander 1992)

A nőstény oroszlánok által elfoglalt hétféle szerepet A, B, C, D, E, F és G pozíciók jelölik. A szélsők A, B, F és G, a centerek pedig a C, D és E pozícióban lévő egyedek. A vadászat kezdőpontjától és a préda helyzetétől függően egyértelműen jellemezhető az egyes vadászó egyedek mozgása és végső helyzete a zsákmány szempontjából (Stander 1992).



6. ábra: A nőstény oroszlánok útvonala a vadászat során (Stander 1992)

Az egyedek vadászó magatartása rugalmasan változhat, főleg ha a csoport összetétele változik. Egy nőstény bármilyen szerepet betölthet és több egyed is betöltheti egyszerre ugyanazt a szerepet, valamint az egyedek képesek igazodni a többiekhez, például, ha egy pozícióban hiány mutatkozik meg. De egy adott falkában, az alakzatban minden egyed általában ugyanazt a pozíciót foglalja el. Ezek a vadászatok, amelyekben a nőstények ismételten a nekik megfelelő pozícióban tevékenykednek, lényegesen sikeresebbek, tehát jellemző az oroszlánok kooperatív vadászatára az egyedek specializációja (Stander 1992).

Bár az oroszlánokra jellemző a kooperatív vadászat, megfigyelhető, hogy a falkatagok nem azonos mértékben vesznek részt a zsákmányszerzésben, egyes egyedekre jellemző, hogy nem csatlakoznak a többiekhez a vadászat során (Schaller 1972, Scheel és Packer 1991).

A nőstény oroszlánokra nem jellemző a falkán belüli hierarchikus viszony, emellett a hímek együtt vadásznak a nőstényekkel. A falka közös vadászata lehetővé teszi a nagytestű prédaállatok, például a zebra vagy a bölény elejtését. A falkán belüli kapcsolatok a prédaállatok vonulásának hatására is szorosabbá válhatnak, például a zebrák, vagy más nagytestű patások bevonulása egy területre eredményezhet egy szorosabb egységet a falka

tagjai között a sikeres vadászat érdekében. Maga a vadászat folyamatában két részből áll: a „cserkészésből” (*stalk*) és az „üldözésből” (*rush*), a vadászat végén a falkatagok megosztoznak a tetemen (Schaller 1972, Scheel és Packer 1991: 699).

A nőstények egyenlőtlen mértékben vesznek részt a zsákmányszerzésben, ez három különböző vadászó viselkedést eredményez. A „tartózkodó” (*refraining*) magatartásra jellemző, hogy az egyed nem vesz részt a vadászatban, legfeljebb csak a cserkészésbe kapcsolódik be, de akkor is csak nagyon rövid távolságot tesz meg. Az „alkalmazkodó” (*conforming*) egyed akkor vesz részt a vadászatban, ha a többi egyed is hasonlóan cselekszik. A „követő” (*pursuing*) magatartású egyedek részt vesznek a vadászatban olyan csoport esetében, ahol a többi egyed viselkedése változik (Scheel és Packer 1991: 697).

Az egyes egyedek eltérő stratégiát követhetnek a vadászatok során, eltérő szerepet töltenek be, függetlenül attól, hogy éppen milyen prédára vadásznak. A hímek gyakrabban követik a tartózkodó stratégiát, kevésbé járulnak hozzá a közös vadászathoz, mint a nőstények. A tartózkodás gyakrabban fordult elő abban az esetben, ha a kiszemelt prédát könnyű elejteni. Például egy átlagosan 50 kg-os varacskos disznó akkora húsmennyiséget jelent, amiből több falkatagnak is jut, de egy magányos nőstény vagy hím is könnyedén le tudja teríteni (Schaller 1972, Scheel és Packer 1991).

A tartózkodás, vagyis a vadászatból való kimaradás, csalásnak tekinthető, melynek során a csalók kihasználják, hogy a többi egyed vadászik, vagyis a falkatagok vadászatba fektetett energiája révén tesznek szert előnyre. A követő stratégia a kooperátorének felel meg, legáltalánosabban a nagytestű, nehezen leteríthető préda esetében megjelenő viselkedés. Az alkalmazkodás egyértelműen elkülönül az előző kettőtől és inkább a több időt igénylő vadászatok esetében fordul elő, bár a stratégia funkcióját Scheel és Packer 1991-ben még ismeretlennek tekintették (Scheel és Packer 1991).

Gepárd

A gepárd (*Acinonyx jubatus*) az oroszlánhoz hasonlóan egy egyedülálló szociális rendszerrel rendelkezik, amelyben a nőstények magányosan, míg a hímek egyedül vagy 2-3 fős csoportokban élnek (Durant és mtsai, 2004).

6. kép: gepárd (*Acinonyx jubatus*)

A nőstények hatalmas területeket foglalnak el, csak addig nem magányosak, míg a kölykeiket (0-1 éves kor) nevelik. A hímeknek ezzel szemben csak kisebb territóriumok elfoglalására van lehetőségük, vagy kénytelenek folyamatosan vándorló életmódot folytatni. A nőstények kölykei (0-1 éves kor között) 2 hónaposan már elhagyják az odút, és legalább 12 hónapos korukig az anyjukkal maradnak. Alkalmilag megfigyelték, hogy a gepárd nőstények adoptálták más nőstények kölykeit. Az azonos alomból származó 1-2 éves kor közötti serdülők, miután elhagyták az anyjukat élhetnek magányosan, vagy nemtől függetlenül együtt is maradhatnak. Az ilyen testvércsoportokból a nőstények átlagosan 6 hónap után kiválnak, hogy magányosan éljenek tovább, míg a hímek akár egész életükben együtt maradhatnak, az ilyen felnőtt, egymással rokon hímekből álló koalíció a leggyakoribb (Durant és mtsai 2004).

A gepárdoknál megfigyelt sajátos szociális rendszernek hatása van a vadászatra és a túlélésre egyaránt. A csoportos élet nyilvánvaló előnye, hogy az egyedek közösen nagyobb méretű prédát tudnak elejteni, emellett az elejtett zsákmányt meg tudják tartani, például a foltos hiénákkal szemben. Ennek ellenére a hím gepárdok számára csak akkor éri meg koalícióban maradni a többi hímmel, ha több koalíció is jelen van az adott populációban, emellett fontos szempont az ilyen hímekből álló csoportok mérete is. Ha több koalíció van jelen az adott populációban, akkor a magányos hímek túlélése csökken, mert két – három másik hímmel szembekerülve nem képesek egy territóriumot megvédeni, még kevésbé

megszerezni, így mindenképpen vándorló életmódra kényszerülnek (Durant és mtsai 2004).

Egyéb példák kooperatívan vadászó állatokra

Természetesen nem csak a Carnivora renden belül találunk példát a kooperatív vadászatra, a jelenség elterjedt az emlősök között, jellemző és jól dokumentált a főemlősök (Primates) rendjébe tartozó csimpánzok (*Pan troglodytes*) esetében is (Dugatkin 1997).

A csimpánzok esetében vizsgálva a kooperatív vadászatot, a különböző populációk között jelentős eltérés mutatkozik a vadászati mintában. Ha a magányos egyedek nem tudnak hatékonyan vadászni, ezért a csoportos vadászat lényegesen hatékonyabb, akkor a csimpánzok rendszeresen csoportban vadásznak. Ha viszont a magányos egyedek is sikeresek a vadászatban, lényegesen kevesebb esetben jön létre az együttműködés az egyedek között (Boesch 1994).

Boesch 1994-ben a Gombe Nemzeti Park és a Tai Nemzeti Park csimpánzait hasonlította össze. A Gombe-i csimpánzokra főleg a magányos vadászat jellemző, míg a Tai–i csimpánzok körében elterjedt a kettőnél több egyedet magába foglaló csoportos vadászat (Boesch C. 1994).

A Tai–i hím csimpánzok esetében három stratégiát lehet elkülöníteni: a vadászó egyedek mellett kétféle csalási minta jelenik meg, a „nézelődő” (*bystander*) és a „későn érkező” (*latecomer*). A nézelődő egyedek jelen vannak a vadászat során, de aktívan nem vesznek részt a zsákmány leterítésében, míg a későn érkezők ténylegesen csak a zsákmány elfogyasztásakor csatlakoznak a vadászokhoz (Boesch C. 1994: 659). A kooperáció elterjedt, mert a magányos egyedeknél lényegesen sikeresebben vadásznak a három – négyfős csoportok, tehát az szinergisztikus hatás miatt a vadászat sikere növekszik a csoportmérettel. Emellett a kooperáció stabil fennmaradását segíti egy összetett szociális mechanizmus, ami irányítja a zsákmányhoz való hozzáférést. A szociális mechanizmust három összetevő építi fel, ezek közül a legfontosabb a vadászatban való részvétel. Minden esetben azok az egyedek jutnak hozzá a legnagyobb húsmennyiséghez, amelyek ténylegesen részt vettek a vadászatban, ez erősíti a kooperáció fennmaradását a hímek között. Ezt követi – ebben a fontossági sorrendben – a dominancia és az egyedek életkora. Tehát három felnőtt vadászó hím közül a legtöbb húst az idős domináns hím kapja, a fiatal domináns hímnek már kevesebb jut, míg ennél is kevesebbet szerez magának az idős alárendelt hím. A hímek általában kevert stratégiát alkalmaznak, amikor pedig csalnak,

akkor lehetnek nézelődők és későn érkezők egyaránt. A vadászó hímek toleránsak a nem vadászó hímekkel szemben, így azok részesülhetnek a zsákmányból. Erre a toleranciára a talán rokonszelekció ad magyarázatot, mivel a csimpánzoknál a hímek egész életükben azzal a falkával maradnak, amelyikben megszülettek, míg a nőstények elvándorolnak egy másik falkához. A másik lényeges momentum, hogy a vadászat során a hímek akkora haszonra tesznek szert, ami lehetővé teszi a csalók eltartását. Így lehetséges, hogy a nőstényeknek nem kell részt vennie a vadászatban, ahhoz, hogy táplálékhoz jussanak. A nőstények számára a vadászat sokszor túl nagy kockázattal jár, főleg ha kölykeik vannak, ezért sokszor az aktív vadászat helyett a nézelődő stratégiát alkalmazzák, a hímek pedig megosztják velük a szerzett táplálékot. A dominanciaviszonyok itt is lényegesek, a magasabb rangú nőstények általában több táplálékot szereznek a hímektől (Boesch 1994).

Tehát összefoglalva a kooperáció elterjedt a Tai Nemzeti Park csimpánzainak esetében, mert a csoportos vadászat az szinergisztikus hatás révén sokkal hatékonyabb. Emellett a kooperáció stabil, mert egy szociális mechanizmus szabályozza az elérhető húsmennyiséget a különböző stratégiát alkalmazó csoporttagok esetében, előnyben részesítve a vadászatban aktívan résztvevő egyedeket, tehát a hímeknek jobban megéri vadászni, mint csalni. Így a kooperáció az evolúciósan stabil stratégia a felnőtt hímek számára, ugyanakkor a vadászatból származó többlet haszon lehetővé teszi a csalók ellátását is, így a felnőtt nőstények számára viszont a csalás lesz az optimális választás (Boesch 1994).

A Gombe Nemzeti Park csimpánzai esetében ritka a kooperatív vadászat. Az élőhely és a vörös kolobuszmajmok viselkedése egyaránt kedvező a vadászok számára, ezért a magányos egyedek is nagyon nagy hatékonysággal vadásznak. Bár a legtöbb vadászatot közösen hajtják végre, az nem kooperatív, mert a vadászat során ugyanarra a préda – csoportra csapnak le, de mindegyik csimpánz egyed saját célpontot választ, nem koordinálják a mozgásukat egyetlen prédaegyedre koncentrálva. Ettől a folyamat olyan lesz, mintha az egyedek szinkronizálnák a magányos vadászatukat, aminek az egyetlen nyilvánvaló előnye az, hogy a prédaállatok összezavarodnak a támadástól. A nőstények helyzete is jelentősen eltérő, mivel a sikeres vadászat esélye nagyobb és az kevésbé veszélyes, ezért érdemes a nőstényeknek maguknak is vadászni (Boesch 1994).

Megbeszélés

A kooperatív vadászat létrejöttét várhatjuk minden esetben, amikor a „tradicionálisan meghatározott kétféle szelekciós kényszer” érvényesül, tehát nagyméretű prédát kell levadászni és az elejtett zsákmányt meg kell védeni más ragadozóktól (MacDonald 1983: 379), tehát amikor a szinergisztikus hatás jól érvényesül és emellett egy szociális mechanizmus stabilizálja a kooperációt. Ugyanakkor a kooperatív vadászatnak a nyilvánvaló előnyei mellett adott körülmények között hátrányai is lehetnek, emellett a szociális csoportok életében számos más szempont is érvényesül, amelyek nem különíthetők el élesen egymástól és a kooperatív vadászattól, így a teljes kooperáció nem minden esetben valósul meg.

A csimpánzok esetéből jól látszik, hogy még adott faj egyes populáció között is lehet lényeges különbség abban a tekintetben, hogy jellemző-e rájuk a kooperatív vadászat vagy sem. A környezeti körülmények, az élőhely minősége és az elérhető prédaállatok típusa vagy akár viselkedése egyaránt befolyásolhatja az együttműködés létrejöttének valószínűségét (Boesch 1994).

A Gombe csimpánzok környezete olyan erdőséget jelent, ahol a fák viszonylag alacsonyak (legfeljebb 15 m), tehát az üldözés nem feltétlenül életveszélyes magasságokban zajlik. A vörös kolobuszmajmok viselkedésére pedig jellemző, hogy nem félnek a csimpánzoktól. Ennek a kettőnek a kombinációja eredményezi, hogy a magányos vadászok extrém mértékű sikert könyvelhetnek el, így semmi nem teszi igazán szükségessé a kooperatív viselkedést a vadászat során. Ezzel párhuzamosan az egyedek életkora és a dominancia viszonyok sokkal lényegesebbek. Velük ellentétben a Tai-i csimpánzok környezete olyan esőerdős terület, ahol a fák átlagos magassága 40 m és ahol a vörös kolobuszok viselkedésére az jellemző, hogy félnek a csimpánzoktól. Ilyen körülmények között lényegesen nehezebbé válik a vadászat, ami alapot ad a kooperációra. Az együttműködés olyan mértékű, hogy – amiként azt Jane Goodall is megfigyelte – ugató jelzésekkel (*hunting bark*) koordinálják mozgásukat és hasonló jelzésekkel (*capture call*) hívják a többieket az elejtett zsákmányhoz, feltéve, hogy az elég nagy ahhoz, hogy meg lehessen osztani (Boesch 1994: 665). A forráselosztásra szolgáló mechanizmus, ami felülírja a dominancia viszonyokat és a vadászatban való részvételt teszi elsődlegessé, stabilizálja a kooperációt, ugyanakkor a kooperációból származó plusz élelem lehetővé teszi a csalók eltartását. A csaló hímeket ellátják egyrészt a rokonszelekció miatt, másrészt, mert a hímek kevert stratégiát alkalmaznak, tehát egyetlen egyed sem csal folyamatosan, a

nőstényeket pedig szintén ellátják a hímek szexuális előnyökért, így a nőstények és kölykeik túlélése révén a csoport túlélése garantált (Boesch 1994, Cheney 2011).

Bár sokan kételkednek abban, hogy a farkasok kooperatív stratégiát alkalmazva vadásznak, több mint valószínű, hogy a falka nem csupán egy csapatban fut a préda után, hanem ténylegese koordinálják a cselekedeteiket. Valószínűleg a vadászat során a szülők látják el a vezető szerepet, ami logikusan következik az életkorukból fakadó tapasztaltságukból, a fiatalok pedig követik őket. És bár a fiatal farkasok valószínűleg kevésbé hatékonyak a vadászat során elképzelhető, hogy az üldözésben számít a jelenlétük, például, mert a nagytestű zsákmány kevésbé mer szembefordulni az üldözőivel, ha azok többen vannak. Bár a farkasok nagyobb méretű ragadozók, mint például az afrikai vadkutya, a zsákmány ellenállásából adódó sérülésveszély az ő esetükben is fennáll, így a több vadász jelenléte a csoportban ebből a szempontból biztosan előnyös. A farkasok ellentétben az oroszlánokkal, nem maradnak hosszú éveken keresztül egy csoportban, így feltételezhető, hogy nem jellemző rájuk olyan mértékű kooperáció, mint az oroszlánokra, de a szaporodó pár évekig együtt marad és a vizsgálatok alapján hatékonyan vadásznak együtt, lényegesen hatékonyabban, mint egyedül. Az őket követő utódaik egyrészt tapasztalatot szereznek, másrészt, amíg a falka együtt van, addig minden egyed eteti a legkisebb kölyköket. Bár a farkasok esetében az átlagos méretű almok jellemzőek, így egyetlen magányos nőstény is képes felnevelni a kölykeit, hacsak nem túl rosszak a körülmények, tehát nincsenek annyira nagymértékben ráutalva a falkatagok segítségére, azért általában jellemző, hogy a családi falka minden tagja eteti a várandós nőstényt és később a kölyköket is (Peterson és Ciucci 2007).

Sokszor úgy tűnik egy nagyobb ragadozó csoport semmivel sem hatékonyabb a közös vadászat során a kisebb csoportoknál, amiből következik, hogy az ilyen csoportban csökkennie kellene az együttműködés mértékének. Azonban figyelembe kell venni a választott préda fajtáját is, ami lényeges lehet a kooperáció szempontjából, különösen a specialista ragadozók esetében. Egy farkas falka számára jóval könnyebben megszerezhető zsákmány egy gímszarvas, amit akár már 2 – 6 egyed is képes leteríteni, míg sokkal komolyabb erőfeszítéseket és nagyjából 9 – 13 egyed jelenlétét igényli az amerikai bölény vadászata. Ez nagyon jól tükrözi, hogy a nagyobb falkák (legalább 6 egyed) tagjai sokkal együttműködőbbek, ha nehezen megszerezhető, veszélyes prédára vadásznak, mint amilyen az agresszív bölény, ami már a méreténél fogva is komoly sérüléseket tud okozni a támadó farkasoknak, jelentősen növelve a vadászat kockázatát. Emellett több időt is

igényel a vadászata, tehát magányos egyed nem valószínű, hogy megtámadná, mivel túl alacsony a siker valószínűsége (MacNulty, Tallian, Stahler, Smith 2014).

Az eredmények alapján a nagytestű és veszélyes bölény esetében a vadászat sikere egyértelműen növekszik a csoport méretével és a támadáshoz szükséges egyedek száma kevesebb, mint az elfogáshoz szükséges egyedeké. A támadáshoz bőven elegendőnek mutatkozik nagyjából 6 egyed részvétele, míg a sikeres elfogáshoz több mint 9 egyed részvétele szükséges. Így bár nagyjából 4 egyed elegendő ahhoz, hogy megtámadjon egy gímszarvast vagy egy bölényt, míg ez a 4 egyed a gímszarvast le is tudja teríteni, a bölény megöléséhez nem elegendő, ez már átlagosan 11 egyedet igényel, ebből következik, hogy a bölény vadászat sikere növekszik a csoportmérettel, míg a gímszarvas esetében nem. Ehhez hasonló nagymértékű részvételt igénylő vadászat az afrikai vadkutyákat jellemzi, amelyek átlagosan 11 egyedből álló csoportban vadásznak a számukra nehezen leteríthető gnúra. A pozitív korrelációt a préda mérete és a vadászó csoport mérete között elősegíti, ha a magányos vadászok sikere csekély, tehát jól észlelhető az együttműködő hatás, mert minden hozzáadott egyeddel növekszik a hatékonyság és csökken annak a valószínűsége, hogy az egyedek megsérülnek az agresszív préda miatt, mindezek hatására a nagyobb vadászó csoportok lényegesen együttműködőbbek (MacNulty, Tallian, Stahler, Smith 2014).

Hasonló jelenség figyelhető meg az oroszlánoknál, amelyek szintén akkor hajlamosak kooperatívan vadászni, ha a kiszemelt zsákmány nagy és veszélyes, mint a zebra vagy a kafferbivaly. Összehasonlítva a farkasok vadászatát az oroszlánokéval, mindkét esetben látszik, hogy az egyes egyedek többféle szerepet tölthetnek be. Tekintetbe véve, hogy a farkasok esetében a vadászat első szakasza kevesebb egyed jelenlétét igényli, a pihenő egyedek nem feltétlenül tekinthetők csalónak, ha aktívan részt vesznek a vadászat második, sokkal nehezebb és több egyed közreműködését igénylő részében (Stander 1992, MacNulty, Tallian, Stahler, Smith 2014).

Az oroszlánok falkáit vizsgálva nyilvánvaló, hogy a kooperatív vadászat alapvető előnye, a nagyobb méretű préda leterítésének lehetősége megjelenik. Bizonyos falkaméret szükséges a nagyobb patások biztonságos leterítéséhez, a zsiráf és a bölény zsákmányolása kifejezetten igényli a kooperatív viselkedést. Az oroszlánfalka tagjai – ellentétben a farkasokkal – hosszú ideig együtt maradnak, így lehetőség nyílik a szerepek kialakítására a vadászat során és arra, hogy egyes egyedek hatékonyabbá váljanak egy bizonyos szerepben. Stander elgondolása szerint még egy bizonyos mértékű fizikai differenciálódás is jellemző lehet az egyes szerepek felosztása során, miszerint a centerek testméretüket

tekintve inkább zömökebbek, ami előnyösebb, ha egy leselkedő pozícióból terítik le a zsákmányt. A szélsők, amik lényegesen nagyobb távolságokat tesznek meg az üldözés során valamivel könnyedebb testfelépítésűek (Stander 1992). A hiénákhoz hasonlóan az oroszlánok esetében is megfigyelhető, hogy bizonyos nagytestű prédaállatok vonulásakor kooperatívabbá válnak, emellett ahogy azt már Scheel is jelezte, a csoportos élet másik előnye a nőstények esetében, hogy kooperálnak egymással a kölykök születésekor, így könnyebben védelmezik meg őket, ellentétben például a magányos gepárd anyákkal, amelyek gyakran elveszítik kölykeiket a ragadozók miatt (Stander 1992, Scheel és Packer 1991, Durant és mtsai 2004).

Az oroszlánok, csak úgy, mint a hiénák képesek optimális csoportmérettel vadászni. Egy varacskos disznó leterítéséhez egyetlen nőstény is elegendő, ugyanakkor nagyobb vadra már kooperatívan vadásznak. A nőstény oroszlánok között nincs kialakított hierarchia a csoporton belül, épp ezért a táplálékhoz egyforma mértékben férnek hozzá. A hím oroszlánok hozzáférése az elejtett prédához kétszer akkora, mint a nőstényeké, annak ellenére, hogy a hímek a leghajlamosabbak „csalni" a vadászat során. Ezért érdemes a nőstényeknek kevert stratégiát alkalmazni a vadászat során, tehát egyik alkalommal kooperálni, máskor pedig csalni (Schaller 1972, Scheel és Packer 1991, Boesch 1994).

A Scheel és Packer által meghatározott tartózkodás lényege az volt, hogy az egyed egyáltalán nem, vagy csak nagyon csekély mértékben vesz részt az üldözésben, viszont később csatlakozik a többiek által elejtett préda elfogyasztásához. Ez a magatartási minta ilyen formában csalás. A Stander által vizsgált szerepeket tekintve egyértelmű, hogy a különböző szerepekben az egyedek hosszabb vagy rövidebb távolságokat tesznek meg. A centerek lényegesen kisebb távolságokat tesznek meg a vadászat során, azonban ettől még aktívan részt vesznek a vadászatban, hiszen ők terítik le a prédát, ami komoly energia befektetéssel járhat, tehát a rövidebb távolság megtétele itt a szerep sajátossága és nem egy csaló magatartásforma része (Scheel és Packer 1991, Stander 1992).

Az a tény, hogy a hímek hajlamosabbak csalni, feltételezhetően nem függ össze azzal, hogy gyengébb képességű vadászok lennének, a csalás lehetősége a nőstények jelenlétéből adódhat (Scheel és Packer 1991).

Amíg a Scheel és Packer által vizsgált falka tagjai között a csalás egyértelműen kimutatható, addig az ő vizsgálatuk nem adott nyilvánvaló bizonyítékot a szerepek létezésére a vadászat során. Stander által vizsgált oroszlán populáció lényegesen kooperatívabbnak mutatkozott és egyértelműen felvázolhatóak voltak az egyes szerepkörök, ami következhet abból is, hogy a Stander által vizsgált populáció az Etosha

Nemzeti Parkban lényegesen rosszabb környezeti körülmények között él, a magányos egyedek kevésbé sikeresek a vadászatban, ezért a szinergisztikus hatás jobban érvényesül, a kooperációra való hajlam erősebb, míg a csalás valószínűsége kisebb lesz. Ezt jól alátámasztja a tény, hogy a sikeres vadászatok nagyjából háromnegyedében a zsákmányt lesben állva a centerek terítették le (Scheel és Packer 1991, Stander 1992).

A gepárdok vizsgálatával kapcsolatban, ahol a hím koalíciók esetében megfigyelhető a kooperatív vadászat mindkét előnye, a nagyobb méretű préda leterítésének képessége és a tetem megvédése egyaránt, mivel a foltos hiénák kevésbé merik megközelíteni a gepárdcsoportokat. A megfigyelések szerint igen alacsony túlélési aránnyal jellemezhető hímekre pozitív hatással van az együttélés, a csoporton belül nyilvánvalóan jelenlévő hímek közötti agresszió ellenére is. A serdülőkori ideiglenes csoportok és a későbbi hím koalíciók is növelik a hímek túlélési esélyeit, de csak abban az esetben, ha több hím koalíció is jelen van az adott területen. A hímek közötti versengés a territórium foglalás tekintetében nagyon erős, ebből következik a túlélés kapcsolata a koalíciók számával és méretével, vagyis ha kevés a koalíció, kevésbé erős a kompetíció a territóriumokért, akkor a magányos hímek is képesek territóriumot fenntartani és jobbak lesznek a túlélési esélyeik, mint a koalícióban lévő hímeknek. Tehát a kooperatív vadászat nyilvánvaló előnyei ellenére a gepárdok esetében a territorialitással kapcsolatos szempontok lesznek döntőek (Durant és mtsai 2004).

A foltos hiéna klánok esetében szintén megnyilvánul a kooperatív vadászat mindkét alapvető előnye. Bizonyos, jól megválasztott prédaállatokra, amelyek átmenetileg nagy mennyiségben érhetők el közösen vadásznak, ezek rendszerint nagytestű, veszélyes vagy nehezen elejthető patások, illetve a leterített zsákmány megőrzése is fontos szempont a klán életében. Ugyanakkor a klánon belüli merev szociális rangsor azt eredményezi, hogy bizonyos egyedeknek jobban megéri magányosan vadászni, mint csoportban vagy akár párban. A csimpánzoknál tapasztaltakkal éles ellentétben a foltos hiénák esetében nem a vadászatban való részvétel az elsődleges szempont a táplálék elosztásakor, hanem a dominancia viszonyok (Boesch 1994). Ha egy egyed magányosan vadászik, akkor is nagy valószínűséggel a többiek észlelik a sikeres vadászatot és csatlakoznak a zsákmány elfogyasztásához, ami egy kompetitív helyzetet teremt. Ebben a helyzetben a magasabb rangú nőstények győzedelmeskednek, akik tulajdonképpen csalónak tekinthetők. Ebből kifolyólag az alacsonyabb rangú nőstényeknek érdemes magányosan vadászni és minél gyorsabban minél többet enni a tetemből mielőtt a többiek megérkeznek (Holekamp és mtsai 1997).

Tekintetbe véve, hogy a felnőtt nőstények rangtól függetlenül egyformán jó vadászok, feltételezhető, hogy az alacsonyabb rangú nőstények azért vadásznak többet, mert a legtöbb zsákmányukat nem tudják megtartani maguknak és ez a dominancia hierarchia uralta táplálékelosztás jó magyarázat arra, miért sokkal gyakoribb a magányos vadászat a klánon belül, mint a csoportos. A fiatal és szerény vadászati képességekkel bíró egyedek szempontjából fontos, hogy hozzáférjenek a többiek által elejtett zsákmányhoz, még ha csak kis mértékben is, viszont így a fiatal egyedek is csalónak tekinthetők (Holekamp és mtsai, 1997).

A foltos hiéna klánokra tehát leginkább az „átmenetileg kialakuló vadászó csoportok" tűnnek jellemzőnek, amelyek indokolt esetben összeállnak a kiszemelt zsákmány megszerzésének érdekében (MacDonald 1983: 381).

A csoportos élet több fontos előnye is megjelenik a foltos hiéna klánok életében, úgymint territórium és zsákmányvédelem, valamint ezeken túl a zsákmány megszerzése más ragadozóktól. A foltos hiénák hajlamosak elrabolni a magányos gepárdok, a kisebb vadkutyacsoportok prédáját egyaránt, a vadkutyákkal szemben kifejezetten erős a kompetíció (Creel és Creel 1995).

Az afrikai vadkutyák csoportos életének legsarkalatosabb pontja az átlagosan 10 kölyköt tartalmazó almok felnevelése. A szaporodó pár nagyon erősen rá van utalva a falkára, a többiek segítő magatartása elengedhetetlen egy ilyen nagyméretű alom sikeres túléléséhez. Ezzel az „obligát kooperatív szaporodással" (Courchamp 2001: 169) kapcsoltan válik fontossá a csoportméret és a kooperatív vadászat. Az előbbi érték minimálisan 5 felnőtt egyedet jelent, az utóbbi átlagosan 7 – 10 egyed esetében ideális. A farkasokhoz hasonlóan a vadkutyák is etetik a várandós nőstényt és a kölyköket, nagyjából 3 hónapos korukig, amikor is már képesek követni a felnőtteket a vadászat során. Az afrikai vadkutyák közös vadászata növeli a vadászat sikerét, lehetővé téve a többféle prédára való vadászatot. A nagyobb csoportok számára kevesebb erőfeszítésbe kerül a vadászat, mert rövidebb hajszát követően tudják leteríteni a kiszemelt vadat és, mivel a vadkutyák kisebb testű ragadozók, fontos, hogy a csoportméret növekedésével csekély sérülési kockázat mellett tudnak nagytestű prédát leteríteni. A nagyobb testű prédát gyorsabban tépik szét és fogyasztják el, emellett nem hagynak „maradékot" a versenytársaknak. Ezen túlmenően lényeges, hogy a nagyobb vadkutyafalkák sikeresen tudják megvédeni zsákmányukat a foltos hiénákkal és az oroszlánokkal szemben, valamint a kölyköket, amíg azok a zsákmányból fogyasztanak. Tehát összességében egy ideális csoportméret mellett a kooperatív vadászat minden lehetséges előnye érvényesül a

vadkutyák számára. Nyilvánvalónak látszik, hogy kisebb testű, legfeljebb 25 kg-os ragadozók lévén nagyobb csoportban még hatékonyabbak, annak ellenére is, hogy a kooperatív vadászatukat nem jellemzi sokféle stratégia vagy szereposztás az egyes egyedekre nézve, inkább a többség ereje érvényesül (Creel és Creel 1995, Courchamp 2001).

A falka életében fontos a kölykök megóvás, különösen akkor, amikor a kölykök még nem tudnak a falkával tartani a vadászatok során. Ha a szaporodó nőstény, aki McNutt és Rasmussen megfigyelései szerint gyakran „vezeti a vadászó csoportokat" (Courchamp 2001: 171), már nem marad az üregben a kölykeivel, akkor is marad a kölykök mellett néhány egyed a falkából, hogy megóvja őket a ragadozóktól. Ez a feladatmegosztás költséges a vadkutyák számára, mert így kisebb méretű lesz a vadászó csoport, ami egyrészt azzal jár, hogy kevesebb táplálékot tudnak visszahozni a kölyköknek, másrészt táplálékot kell hozniuk a falka azon tagjainak is, amelyek nem vettek részt a vadászatban. Az ideális csoportméret tehát attól is függ, hogy az optimális méretű vadászó csoport a kölykök mellett a nem vadászó egyedeit is el tudja látni a falkának. Emellett jellemző a vadkutyára, hogy a falka tagjai toleránsak a kevésbé hatékony vadászokkal szemben, amilyenek az idősebb vagy sérült egyedek. Ennek egyrészt az lehet a magyarázata, hogy a vadászat során kevésbé hatékony egyed is képes hazavinni a zsákmányból és etetni a kölyköket, ezzel megnövelve a hazavihető húsmennyiséget, másrészt ezek az egyedek, bár a vadászatban kevésbé hatékonyak, de alkalmasak lehetnek a ragadozók távoltartására. Ez összefüggésbe hozható a Cheney feltételezésével, miszerint a vadászatban csaló egyed a csoportos élet más területén aktív (Cheney 2011, Courchamp 2001).

A farkasoknál megfigyeltekkel ellentétben a vadkutyák dominanciaviszonyai lényegesen szigorúbbak és sokkal agresszívabbak az alárendeltekkel szemben, amit nem old meg olyan egyértelműen a fiatal ivarérett egyedek elvándorlása. Egy nagyobb falkából kiléphet egy nagyobb elvándorló csoport, ami jó alapot ad egy új falka létrejöttéhez, de csupán néhány elvándorló egyedből ritkán alakul ki sikeresen egy új falka, mert sem vadászat sem szaporodás szempontjából nem lesz megfelelő a csoport mérete (Packrad 2010, Courchamp és MacDonald 2001).

Összefoglalva a kooperatív vadászat lehet egy „mellékes jelenség", egy a körülményektől függően előnyös cselekvés és teljesen elengedhetetlen is egy populáció életében.

A gepárd esetében a szinergisztikus hatás megfelelően érvényesül és a forrásfelosztás sem okoz problémát, mivel legfeljebb három egyed kooperációjáról beszélhetünk, mégsem éri meg minden esetben a teljes kooperáció számukra.

A csimpánzoknál és az oroszlánoknál látottak alapján a környezet jelentősen befolyásolja a kooperáció mértékét, mivel az egyéni siker növekedése lecsökkentheti a szinergisztikus hatást és ezzel rontja az együttműködése való hajlandóságot.

A foltos hiénánál az egyenlőtlen forráselosztást okozó szociális mechanizmus rombolja a kooperációt, míg az afrikai vadkutyánál a kooperáció egy kényszerű cselekvés a csoport teljes életére nézve nem csupán a vadászatra, míg a farkas esetében a családi falka működésének része a közös vadászat.

Összefoglaló

Az együttélés és a kooperáció elterjedt jelenség az állatok világában. A rokon és nem rokon egyedeket egyaránt tartalmazó szociális csoportok együttműködését elősegíti, ha az egyedek egymást segítő, támogató cselekedete szinergisztikusan hat, azaz a hatékonyságnövekedés nagyobb, mint az egyed saját hatékonysága. A körülmények azonban gyakran befolyásolják ennek a szinergisztikus hatásnak a mértékét, ezzel elősegítve vagy éppen gátolva a kooperáció létrejöttét. Az egyes egyedeknek nem feltétlenül az együttműködés lesz az evolúciósan stabil stratégia, az együttműködő egyedek mellett jelen vannak a szociális csoportban a csalók is. A teljes kooperáció létrejöttéhez a szinergisztikus hatásnak és egy megfelelő szociális mechanizmusnak együttesen kell megjelennie.

Mindez kiválóan bemutatható a hótorlasz játékkal és megvizsgálható számos Carnivora faj esetében. Jelen szakdolgozatban a farkas, az afrikai vadkutya, az oroszlán, a foltos hiéna és a gepárd közös vadászatát elemzem. Minden esetben kitérek a szociális struktúra leírására. A közös vadászat ott figyelhető meg, ahol stabil csoportok vadásznak egy-egy egyed által nehezen vagy egyáltalán nem elejthető zsákmányra vadászva.

SUMMARY

There are ample examples of gregarious and cooperative animals. Individuals in groups consisting of kin and non-kin individuals exhibit higher propensity to cooperate if their supporting, helping action act synergistically, i.e. the enhancement of group efficiency is greater than what their individual contribution would suggest. The presence and the magnitude of this synergistic effect can be influenced by a number of circumstances, and thus enabling or hindering cooperation. For an individual, it usually pays to exploit others, and cheating is observed even in highly social animal societies. Social mechanisms and synergistic effects together facilitate the emergence of fully cooperative groups.

Cooperative hunting is a prime example of such group behaviour, which I describe here in conjunction with game theoretical description of the situation by the Snowdrift Game. The social organisation and group hunting behaviour of the wolf, the lion, the cheetah, the African wild-dog and the spotted hyena is discussed. We can conlude that cooperative hunting is prevalent in stable groups hunting for prey that individuals cannot handle alone.

Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretnék hálás köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Kun Ádámnak, aki szakértelmével, hasznos ötleteivel és jó tanácsaival hozzájárult szakdolgozatom elkészüléséhez.
Köszönöm továbbá a családomnak, akik támogattak tanulmányaim során.

Felhasznált ábrák:

1. ábra: Dugatkin, L.A., 1997. *Cooperation among animals: an evolutionary perspective*
2. ábra: Kun, Á., Boza, G., Scheuring, I., 2006. *Asynchronous snowdrift game with synergistic effect as a model of cooperation.* Behav. Ecol. **17**: 633 – 641.
3. ábra: Kun, Á., Boza, G., Scheuring, I., 2006. *Asynchronous snowdrift game with synergistic effect as a model of cooperation.* Behav. Ecol. **17**: 633 – 641.
4. ábra: Bradshaw, J.W.S., Blackwell, E.J., Casey, R.A., 2009. *Dominance in domestic dog – useful construct or bad habit* J. of Vet. Behav. **4**: 135 – 144.
5. ábra: Stander, P.E., 1992. *Cooperative hunting in lions: the role of the individual* Behav. Ecol. **29**: 445 – 454.
6. ábra: Stander, P.E., 1992. *Cooperative hunting in lions: the role of the individual* Behav. Ecol. **29**: 445 – 454.

A felhasznált képek forrása: Wikipédia, A szabad enciklopédia

1. kép: „Wolf (*Canis lupus*)" készítette Bernard Landgraf (2005)
2. kép: „African Wild Dog (*Lycaon pictus*)" készítette Philip Gabrielsen (2006)
3. kép: „Hyena" készítette Emmanuel Faivre (2006)
4. kép: „Lioness at Okonjima Lodge, Namibia" készítette Falense (2006)
5. kép: „Lion (*Panthera leo*) lying down in Namibia" készítette Kevin Pluck (2004)
6. kép: „Cheetah standing on looking point at Whipsnade Zoo, Dunstable" készetette William Warby (2008)

Felhasznált irodalom:

Boesch, C., 1994. *Cooperative hunting in wild chimpanzees* Anim. Behav. **48**: 653 – 667.

Cheney, D.L., 2011. *Extent and limits of cooperation in animals* PNAS **108**(2): 10902-10909

Courchamp, F., Macdonald, D.W., 2001. *Crucial importance of pack size in the African wild dog Lycaon pictus* Animal conservation **4**: 169 – 174.

Creel, S., Creel, N.M., 1995. *Communal hunting and pack size in African wild dog, Lycaon pictus* Anim. Behav. **50**: 1325 – 1339.

Creel, S., Creel, N.M., Mills, M.G.L., Monfort, S.L., 1996. *Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates.* Behav. Ecol. **8**(3): 298 - 306.

Dugatkin, L.A., 1997. *Cooperation among animals: an evolutionary perspective.* New York: Oxford University Press.

(Chapter 1: Historical perspectives on cooperative behavior: 3 – 13.)

(Chapter 2: Theoretical perspectives on the evolution of cooperation: 14- 44.)

(Chapter 5: Cooperation in Mammals I: Nonprimates: 90 – 115.)

(Chapter 6: Cooperation in Mammals II: Nonhuman primates: 116 – 140.)

Durant, S.M., Kelly, M., Caro T.M., 2004. *Factors affecting life and death in Serengeti cheetahs: environment, age and sociality* Behav. Ecol. **15**(1): 11-22.

Frank, L.G., 1986a. *Social organization of spotted hyaena Crocuta crocuta. I. Demography.* Anim. Behav. **34**: 1500 - 1509.

Frank, L.G., 1986b. *Social organization of the spotted hyaena Crocuta crocuta. II. Dominance and reproduction.* Anim. Behav. **34**: 1510 - 1527.

Hauert, C., Doebeli, M., 2004. *Spatial structure often inhibits the evolution of cooperation in the snowdrift game.* Nature **428**: 643 – 646.

Holekamp, K.E., Cooper, S.M., Smale L., Berg R., 1997. *Hunting rates and hunting success in spotted hyena (Crocuta crocuta)* J. Zool., **242**: 1 – 15.

Kun Á., Boza G., Scheuring I., 2006. *Asynchronous snowdrift game with synergistic effect as a model of cooperation.* Behav. Ecol. **17**: 633 – 641.

MacDonald, D.W., 1983. *The ecology of carnivore social behaviour.* Nature **301**: 379 - 384.

MacNulty, D.R., Tallian, A., Stahler, D.R., Smith, D.W., 2014. *Influence of Group Size on the Success of Wolves Hunting Bison* PLoS ONE **9**(11): 112884

Mech, L.D., Boitani, L., *Wolves: Behavior, ecology and conservation* 2007. University of Chicago Press

(Packrad, J.M., Chapter 2: Wolf Behavior: Reproductive, Social, and Intelligent)

(Peterson, R.O., Ciucci, P., Chapter 4: The Wolf as a Carnivore)

Packer, C., Ruttan, L., 1998. *The evolution of cooperative hunting* Am. Nat. **132**. 159 – 198.

Schaller, G.B., 1972. *The Serengeti Lion: a Study of Predator-Prey Relations.* University of Chicago Press, 28 – 39. oldal

(Chapter 3: Study Methods és Chapter 4: Group Structure and Movements)

Scheel, D., Packer, C., 1991. *Group hunting behavior of lions: a search for cooperation* Anim. Behav. **41**: 697 – 709.

Stander, P.E., 1992. *Cooperative hunting in lions: the role of the individual* Behav. Ecol. **29**: 445 – 454.

Trivers, R.L., 1971. *The evolution of reciprocal altruism.* Q Rev. Biol. **46**: 35 - 57.

NYILATKOZAT

Név: Král Adrienn

Neptun azonosító: DHPXMH

ELTE Természettudományi Kar, **biológia alapszak**

Szakdolgozat címe: Állati együttműködés: Elmélet és megfigyelések;
Ragadozók közös vadászata

A szakdolgozat szerzőjeként fegyelmi felelősségem tudatában kijelentem, hogy a dolgozatom önálló munkám eredménye, saját szellemi termékem, abban a hivatkozások és idézések standard szabályait következetesen alkalmaztam.

Tudomásul veszem, hogy plágiumnak számít:
- szó szerinti idézet közlése idézőjel és hivatkozás megjelölése nélkül;
- tartalmi hivatkozás a forrás megjelölése nélkül;
- más személy publikált gondolatainak saját gondolatként való feltüntetése.

Kijelentem továbbá, hogy a szakdolgozat leadott nyomtatott példányai és elektronikus változata szövegükben, tartalmukban megegyeznek.

Budapest, 2015. május 14.

Král Adrienn

a hallgató aláírása