

# AZ ÉLET JÁTÉKAI: STRATÉGIÁK A TÁPLÁLKOZÁSBAN ÉS A PÁRSZERZÉSBEN

Liker András

tudományos munkatárs, Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Kar Ökológiai Tanszék  
aliker@univet.hu

Barta Zoltán

egyetemi adjunktus, Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék –  
zbarta@delfin.klte.hu

Székely Tamás

egyetemi docens, Department of Biology and Biochemistry, University of Bath – T.Szekely@bath.ac.uk

## *A viselkedés egyedi változatossága*

Gyakori jelenség, hogy az élőlények egy problémát többféle módon oldanak meg. A ragadozók például elkerülhetők rejtőzködéssel, meneküléssel vagy mérgező anyagok termelésével, esetleg egy rosszízű préda utánzása (mimikri) is elég lehet az életben maradáshoz. Evolúciós időskálán vizsgálódva sok példát találhatunk az alternatív problémamegoldásokra az állat- és növényfajok morfológiai, életmenetbeli vagy viselkedési különbségeinek összehasonlítása során. Az egyedi élet időskáláján hasonló plaszticitást képvisel a viselkedés változatossága. Egy populáció különböző egyedei, vagy akár ugyanaz az egyed életének különböző szakaszaiban más és más viselkedési válaszokat használhat egy adott probléma megoldására (Barta et al., 2002). A viselkedésnek ez a plaszticitása teszi lehetővé, hogy az egyedek gyorsan alkalmazkodhassanak környezetük változásaihoz vagy a saját állapotukban bekövetkező változásokhoz, és a lehető leghatékonyabb módon használják ki lehetőségeiket a táplálkozás, a párválasztás vagy az utódgondozás során.

A viselkedés egyedi változatossága egyes esetekben jól elkülöníthető alternatívák formájában nyilvánul meg, amelyeket viselkedési stratégiáknak is szokás nevezni. Madaraknál például két alternatív szaporodási stratégia az utódok gondozása és az utódok elhagyása (Székely et al., 1996). Hasonló viselkedési/döntési stratégiákat ismerünk az állati kommunikációban (Liker, 2002) és a csapatos táplálkozási viselkedésben (Barta, 2002). Fontos megjegyezni, hogy a stratégia kifejezés a viselkedésbiológiában nem jelenti annak feltételezését, hogy az egyedek valamilyen tudatos döntési folyamatban választják ki a számukra leelőnyösebb viselkedési válaszokat. A stratégia pusztán egy rövidített kifejezése annak, hogy az eltérő megoldások egymástól lényegesen különböző döntéseket és viselkedési akciókat foglalnak magukba, amelyeknek egy adott környezetben lényegesen különböző költségei és nyereségei lehetnek.

Mitől függ, hogy az egyed milyen viselkedési stratégiát követ egy adott helyzetben? Abban az esetben, amikor a viselkedési

döntés következménye nem függ társak viselkedésétől, viszonylag egyszerű elméleti modellek segítségével meghatározható, hogy az adott környezetben milyen viselkedés maximalizálja az egyed szaporodási sikerét (ún. optimális viselkedés). A helyzet bonyolultabb akkor, ha az egyed nyeresége a populáció többi tagjának viselkedésétől is függ. Gyakran alakulnak ki ilyen szituációk a csapatos táplálkozás, a párválasztás és utódgondozás során. Például, ha az utódait gondozó hím az utódok elhagyására készül, nem mindegy számára, hogy mit csinál a populáció többi tagja. Ha mindenki más gondoz, akkor a dezertáló hím nem talál új párt, vagyis jobban teszi, ha tovább gondozza az utódait. Ha viszont a nőstények nagy része szintén a dezertálás mellett dönt, akkor példabeli hímünk nagy eséllyel fog új párt találni, így érdemes lesz dezertálnia.

Az ilyen jellegű problémák (az ún. evolúciós játékok) kezelésére fejlesztették ki az evolúciós játékelméletet. A játékelméleti modellekben az egyed viselkedését stratégiákkal (viselkedési alternatívákkal) reprezentálják, és azt a stratégiát keresik, amit elterjedése után már semmilyen más stratégia nem szoríthat ki a populációból (ún. evolúciósan stabil stratégiák, ESS). A játékok megoldása során gyakori, hogy nem egyetlen stratégia a stabil, hanem a stratégiák egy bizonyos keveréke. Így ezek a modellek sokszor jó alapot biztosítanak a természetben fellelhető egyedi viselkedési variációk elméleti vizsgálatára.

A következőkben bemutatjuk azokat a vizsgálatainkat, amelyek a viselkedés egyedi változatosságának megértésére irányulnak. Munkánkban a madarak táplálkozási és szaporodási viselkedését kutatjuk, és elsősorban arra keressük a választ, hogy milyen adaptív értéke lehet az egyed számára egyik vagy másik viselkedési alternatíva követésének egy adott szociális vagy ökológiai környezetben. Munkánk során igyekszünk ötvözni a

gyakran külön utakon haladó elméleti-mo-dellező és empirikus-experimentális kutatási stratégiákat: specifikus modelleket készítünk a problémák leírására, amelyeket azután valós biológiai rendszerekben igyekszünk tesztelni.

### *Kereső és potyázó viselkedés*

A szociális élet velejárója, hogy az egyedek egy része kihasználhatja mások erőfeszítéseit saját sikerességének növelésére. Az ilyenfajta kihasználás szembetűnő módon jelenik meg a madarak táplálkozó viselkedésében. A csapatosan táplálkozó magevő madaraknál gyakori jelenség, hogy az egyedek egy része maga keresi a táplálékszemet rejtő raktárakat, magcsomókat (ők az ún. „keresők”), míg az egyedek másik része nem tölti idejét a táplálékfeltok felkutatásával, hanem a mások által már felfedezett feltokból igyekszik táplálkozni („potyázók”). E madarak táplálkozásában tehát két stratégia van jelen, és a potyázó stratégiát követő egyedek megtakaríthatják a táplálék felkutatásának költségét, ha a közelükben vannak kereső egyedek.

A csapatos táplálkozás elméleti vizsgálata megmutatta, hogy e két stratégia stabilan fennmarad a csapatban, ha a potyázás sikere negatív frekvenciafüggést mutat: azaz ha a potyázó egyedek sikeresen táplálkoznak sok kereső között, de sikerük a keresők táplálkozási sikere alá csökken, ha számuk túlságosan megnő a keresőkéhez képest. Az eddigi kísérletek igazolták ezt az elképzelést és a modellek több más perdikcióját is. Így a csapatos táplálkozás néhány általános sajátossága jól érthető a korábbi kutatások alapján, a stratégiák sikerességének ismeretében például prediktálható a potyázók egyensúlyi aránya. Jóval kevesebbet tudunk azonban azokról a tényezőkről, amelyek meghatározzák, hogy egy adott egyed milyen stratégiát követ a csapatban, különösen akkor, ha a csapattagok valamilyen szempontból külön-

böznök egymástól. Ki fog keresni, és kiből lesznek potyázók?

A stratégiaválasztást befolyásolhatja például az egyedek kompetíciós képességeinek különbözősége: a madárcsapatokban gyakran alakul ki dominancia-hierarchia, és a hierarchiában elfoglalt rang jól prediktálja a táplálékhoz való hozzáférést. A probléma részletes vizsgálatára konstruált modellünk azt mutatja, hogy dominancia-hierarchiában elsősorban a domináns egyedeknek éri meg a potyázó stratégiát alkalmazni, mivel számukra jelentős mennyiségű táplálék szerezhető meg a keresők által talált forrásokból is (Barta – Giraldeau, 1998). Az, hogy az egyedek mennyire specializálódnak egy-egy stratégia használatára, a kompetíciós különbségek nagyságától függ, azaz attól, hogy két szomszédos rangú egyed között mekkora az átlagos különbség a versengési képességben. Ha ezen különbség kicsi, a rangnak nincs hatása az egyedek stratégiaválasztására; ezzel szemben nagy kompetíciós különbségeknél a dominánsok kizárólag potyáznak, míg a szubordináns egyedek kizárólag keresgélnek. Közepes kompetíciós különbségek esetében a modell nem prediktál szigorúan elkülönülő stratégiahasználatot (minden egyed használhatja mindkét táplálékszerzési módot), azonban a dominancia-rang növekedésével az egyedek gyakrabban használják a potyázó stratégiát.

Egy állapotfüggő dinamikus modellben azt vizsgáltuk meg, hogy miként befolyásolja az egyedek energiatartaléka (kondíciója) a potyázó stratégia használatának gyakoriságát (Barta – Giraldeau, 2000). Az egyed energiatartalékainak mértéke várhatóan akkor van jelentős hatással az egyed döntésére, ha a két stratégia révén nem egyforma biztonsággal szerezhető meg az életben maradáshoz szükséges táplálék. Egy korábbi modell azt mutatta, hogy valóban ez a helyzet: a potyázással nagyobb eséllyel lehet legalább minimális mennyiségű táplálékhoz jutni,

mint kereséssel, azonban a felvett táplálék átlagos mennyisége a kereséssel talált foltok esetében nagyobb. A dinamikus modell ennek megfelelően azt prediktálja, hogy a rossz kondícióban lévő egyedek nagyobb gyakorisággal használják a potyázást, mint a jobb kondíciójúak, mivel így nagyobb eséllyel szerezhetnek meg legalább annyi táplálékot, ami az életben maradáshoz minimálisan szükséges. Ezzel szemben a jó kondícióban lévők inkább keresgélnek, mert elegendő tartalékkal rendelkeznek az éhenhalás elkerüléséhez, és így képesek „kivárni” a kereséssel várhatóan megszerezhető nagyobb mennyiségű táplálékot. A modell emellett a potyázás gyakoriságának napszakos változására és a predációs kockázat hatására is tesztelhető predikciókat ad.

Mennyire jól használhatók ezek az elméleti eredmények a táplálkozás viselkedés egyedi különbségeinek megértésére? A modellek predikcióit házi és mezei verebek (*Passer domesticus*, *P. montanus*) csapatos táplálkozásának vizsgálatával teszteljük, részben szabadon élő madarakon, részben pedig laboratóriumi csapatokon végzett kísérletek során. A verebek jó modellrendszernek bizonyultak a probléma kutatásában, mivel telelő csapatainkban az egyedek jól definiált dominancia-hierarchiát alakítanak ki (Liker – Barta, 2001), és mindkét stratégia elég gyakran előfordul a táplálék keresése során ahhoz, hogy a jelenséget hatékonyan vizsgálhassuk. Eddigi eredményeink azt mutatják, hogy a legtöbb egyed mindkét taktikát használja, azonban nagy egyedi változottság van a potyázás gyakoriságában. A dominancia-rang jelentősen befolyásolja a stratégiahasználatot: a dominánsok többet potyáznak az alacsonyabb rangúaknál, és a potyázás gyakorisága fokozatosan emelkedik az egyedek rangjának növekedésével (Liker – Barta, 2002). A dominancia-rang, a kondíció és a predációs veszély kísérletes manipulációjával jelenleg teszteljük, hogy a

verebek mennyire plasztikusan alakítják táplálkozási viselkedésüket a környezet és belső állapotuk által szabott feltételekhez. Szabadon élő mezei verebekkel végzett kísérleteink eredményei például arra utalnak, hogy a madarak a dinamikus modellben prediktált módon reagálnak a predációs veszély megváltozására (Barta et al., 2003). Kísérletünkben a predációs kockázat növelésével (a menedéket nyújtó bokroktól való távolság növekedésével) a potyázási gyakoriság emelkedett. Mivel a nagyobb predációs veszély csökkentheti a táplálkozásra rendelkezésre álló időt, az egyedek valószínűleg megpróbálják a biztonságosabb stratégiát használni: a potyázást választják, amely kevesebb, de biztosabb táplálékot jelent a rövidebb táplálkozási próbálkozások alatt, mint a rizikósabb keresgélés.

### *Szexuális konfliktus*

A nemek evolúciós érdeke gyakran különbözik (szexuális konfliktus). A konfliktus származhat abból, hogy a hímek és a nőstények nyeresége eltér a párválasztásban (pre-zigotális konfliktus), vagy abból, hogy az utódok gondozása költséges, és mindkét szülő nyerne, ha a másik szülő fektetne többet az utódok gondozásába (poszt-zigotális konfliktus). Az utódgondozás csökkenti a táplálkozásra fordítható időt, növelheti annak kockázatát, hogy a szülő a ragadozók zsákmánya lesz, valamint csökkentheti annak az esélyét, hogy az egyed új partnert találjon és azzal újabb szaporodásba kezdjen. Ezért várható, hogy evolúciós időskálán mindkét nem igyekszik saját utódgondozási erőfeszítését csökkenteni, és az utódok gondozásának nagyobb részét vagy egészét a másik nem egyedeire hagyni. Madaraknál a szexuális konfliktus egyik szembetűnő megnyilvánulási módja az utódok elhagyása, amikor az egyik (ritkábban mindkét) szülő a tojások lerakása vagy a fiókák kikelése után befejezi a gondozást, és új pár szerzésével próbál-

kozik (amint azt számos partimadár teszi), vagy pedig egyszerűen abbahagyja a szaporodást (például a vadrécék hímjei; Székely et al., 1996). A szexuális konfliktussal kapcsolatos vizsgálataink során elsősorban arra keressük a választ, hogy milyen ökológiai tényezők határozzák meg a nemek gondozási stratégiáit: mikor gondoznak a hímek és mikor a tojók?

Mivel az egyedek utódgondozási döntéseinek (gondozás versus dezertálás) költsége és nyeresége a partner viselkedésétől is függ, a játékelméleti modellek a szexuális konfliktus elméleti vizsgálatára is jól használhatók. Számos modell született, amely a nemek dezertáló viselkedését az utódgondozás értéke (mennyire növeli az utódok túlélését?), valamint a szülők párszerzési esélyének függvényében vizsgálta (áttekintés: Székely et al., 1996). Habár e modellek túlságosan leegyszerűsített leírását adják a problémának ahhoz, hogy közvetlenül tesztelhetőek legyenek, továbbá specifikus korlátokkal rendelkeznek, néhány általános predikció mégis származtatható belőlük. Egyrészt várható, hogy az a szülő fogja gondozni az utódokat, amelyiknek nagy nyeresége származik a gondozásból (például hatékonyan képes táplálni vagy védeni a fiókákat), míg a kevésbé jól gondozó ivar egyedei inkább dezertálnak. Másrészt, annak a szülőnek éri meg dezertálni, amelyik könnyen talál új párt és gyorsan új szaporodásba kezdhet. Az utódgondozást az állapotfüggő dinamikus játékelmélet eszközeivel vizsgáló modellünk e mellett az energiatartalékok fontosságára hívja fel a figyelmet (Barta et al., 2002): a modell szerint például a tojók energiatartalékaik stratégiai szabályozásával manipulálhatják a hímek dezertálási döntéseit. Az elméleti vizsgálatok fenti predikcióit két madárfaj, a széki lile (*Charadrius alexandrinus*) és a függőcinege (*Remiz pendulinus*) szaporodási viselkedésének vizsgálatával teszteljük.

Mindkét madárfaj szaporodási rendszerének érdekes vonása az, hogy mind a hímek, mind pedig a tojók dezertálhatnak a szaporodási ciklus valamelyik fázisában. A széki lilék kis termetű partimadarak. Ennél a fajnál mindkét szülő részt vesz a kotlásban, azonban a fiókák kikelését követően valamelyik szülő általában dezertál: leggyakrabban a hím gondozza a fiókákat, ritkábban előfordulnak kétszülős vagy tojó gondozású családok is. A fiókák gondozása a kelés után négy-öt hétig folytatódik, tehát jelentős befektetést jelent a gondozó szülő(k) számára. A dezertáló egyedek egy része új párt keres, és rövid időn belül újabb fészkelésbe kezd. Miért a tojók dezertálása gyakoribb ennél a fajnál? Két kísérletben teszteltük a modellek predikcióit. Az első kísérletben a fiókák kelése után véletlenszerűen eltávolítottuk valamelyik szülőt a családból, majd a figyeltük a szülők utódgondozó viselkedését, és mértük a fiókák túlélését (Székely – Cuthill, 1999). A hím és tojó gondozta családok összehasonlítása megmutatta, hogy a szülői képességek különbsége nem magyarázhatja a tojó lilék gyakori dezertálását (első predikció): a kísérleti családokban nem különbözött az egyedül gondozó hímek és tojók szülői viselkedése, és ami különösen fontos, nem különbözött a fiókáik túlélése sem. Genetikai markerekkel vizsgáltuk a szülők és utódaik közötti rokonságot, de úgy tűnik, hogy a páron kívüli fertilizáció és intraspecifikus fészekparazitizmus ritka, csupán a családok 8 %-ában fordul elő (Blomqvist et al., 2002). Egy másik kísérletben a párszerzési esély jelentőségét teszteltük: kotlás alatt eltávolítottuk néhány hím és nőstény lile párját, valamint fészekalját, majd mértük az új pár szerzéséhez szükséges időt (Székely et al., 1999). A kísérlet megmutatta, hogy a nemek újrapárosodási idejében jelentős különbségek vannak (második predikció). Míg a tojók általában néhány nap alatt új párt kaptak, addig a hímeknél ez átlagosan tizenkét napig tartott;

a tojóknak tehát jelentősen jobb párszerzési esélyeik voltak a „dezertálást” követően, mint a hímeknek. E két kísérlet volt az egyik első olyan vizsgálatsorozat, amelyben a párelhagyási modellek mindkét alapvető predikcióját egy fajon belül tesztelték, és eredményeik egyértelműen az újrapárosodási esély jelentőségét hangsúlyozták. Jelenleg vizsgáljuk, hogy a hímekhez képest miért találunk ennyire könnyen új párt a tojó lilék. A megfigyelések arra utalnak, hogy a legtöbb lilepopulációban a hímek aránya nagyobb a tojókéénál, ami magyarázhatja az újrapárosodási különbségeket. A fiókák molekuláris szexálásán alapuló eredmények azt mutatják, hogy a hím túlsúlyos ivararányt nem a hím fiókák nagyobb kelési aránya okozza. A nőstények és hímek túlélésének vizsgálatából az derült ki, hogy amíg az öreg madarak túlélésében nincs a nemek között különbség, addig a hím fiókák túlélési esélye jobb, mint a nőstény fiókáké (Székely et al., publikálatlan adatok). Egyelőre nem világos, hogy milyen ökológiai tényezők felelősek az eltérő nemű fiókák különböző túléléseért. További vizsgálatok szükségesek ahhoz is, hogy összehasonlítsuk a hím és a tojó lilék szaporodóképes élettartamát: lehetséges, hogy az eltolt ivararányt az okozza, hogy a hímek hosszabb ideig képesek szaporodni, mint a tojók.

A függőcinegék szaporodási rendszere még a széki lilékénél is komplikáltabb. Ennél a fajnál a hím két hetet is eltölt a fészek megépítésével. A szexuális konfliktus következményei már a tojásrakás alatt megmutatkoznak: egyes hímek új fészkek építésébe kezdenek, a tojók egy része pedig új hímek territóriumait keresi fel, még mielőtt az első fészekalj teljes lenne. A tojásrakás befejezése után az egyik szülő általában dezertál, így a legtöbb fészekaljat csak egy szülő gondozza. A folyamat azonban nem áll meg ezen a ponton: az eddig vizsgált populációk mindegyikében (Ausztria, Magyarország, Svédország)

a fészekaljok 30 %-át a második szülő is elhagyja, amelyek ezt követően elpusztulnak. Hogyan maradhat fenn ez a látszólag paradox szaporodási rendszer, amelyben mindkét szülő jelentős erőfeszítése (tojásrakás, fészeképítés) vesz el a kétszülős dezertálás következtében? A probléma kutatására indított terepvizsgálatunk első eredményei arra utalnak, hogy a párszerzési esélyek a cinegék dezertálási viselkedését is jelentősen befolyásolhatják. Úgy tűnik, hogy a hímek leginkább a fészkelési időszak azon részében dezertálnak, amikor párszerzésük leggyorsabb, míg a kétszülős dezertálás akkor a leggyakoribb, amikor a tojók párszerzési kilátásai is jók lehetnek (Szentirmai István, Székely Tamás és Liker András, publikálatlan adatok). A következő években olyan kísérlet sorozat elvégzését tervezzük, amely pontosabb képet adhat a párszerzési esély, valamint az egyedek más tulajdonságainak (például kondíció, tollazat, ének bonyolultsága) szerepéről a függőcinegék párválasztási és utódgondozási döntésében.

### *Jövöbeli kutatási irányok*

A madarak táplálkozási és szaporodási stratégiáinak kutatása számos izgalmas, felderítésre váró problémát tartogat. Mindkét kutatási irány esetében fontosnak látjuk folytatni az

egyedi változatosság mögött meghúzódó állapotfüggő döntések vizsgálatát, amilyen például a kondíció hatása a potyázásra (Barta – Giraldeau, 2000) vagy a dezertálásra (Barta et al., 2002). Mivel a táplálkozási stratégiákat eddig főleg laboratóriumi körülmények között kutatták, fontosnak tartjuk a terepi vizsgálatok kiterjesztését. Különösen érdekes lehet a különböző stratégiát követő egyedek túlélési és szaporodási sikerének összehasonlítása, amit eddig egyetlen faj esetében sem vizsgáltak természetes körülmények között. A függőcinegék szaporodási rendszerének vizsgálatában az ökológiai tényezők mellett szeretnénk bepillantást nyerni a stratégiák genetikai hátterébe is, amit laboratóriumi kísérletek segítségével tervezünk megvalósítani.

---

Kulcsszavak: *viselkedési stratégiák, evolúciósan stabil stratégia, potyázó viselkedés, szexuális konfliktus, széki ille, függőcinege, házi veréb*

---

Köszönetnyilvánítás:

Vizsgálatainkat az OTKA T030434 (BZ), F026595 (LA), T031706 (SzT) pályázatai, valamint az FKFP-0470/2000 (BZ és SzT) pályázata támogatták. Barta Zoltán és Liker András munkáját a Békésy György posztdoktori ösztöndíj támogatta.

### **IRODALOM**

- Barta Zoltán (2002): Optimális táplálkozás és csapatos élet. In: Barta Zoltán – Liker András – Székely Tamás (eds.) *Viselkedésökológia: modern irányzatok*. Osiris, Budapest
- Barta Zoltán – Giraldeau, Luc-Alain (1998): The Effect of Dominance Hierarchy on the Use of Alternative Foraging Tactics: A Phenotype-Limited Producing-Scrounging Game. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 217-223.
- Barta Zoltán – Giraldeau, Luc-Alain (2000): Daily Patterns of Optimal Producer and Scrounger Use under Predation Hazard: A State-dependent Dynamic Game Analysis. *The American Naturalist*, **155**, 570-582.
- Barta Zoltán – Liker András – Mónus Ferenc (2003): The Effects of Predation Hazard on the Use of Social Foraging Tactics. *Animal Behaviour*. (megjelenés alatt).
- Barta Zoltán – Liker András – Székely Tamás (eds.) (2002): *Viselkedésökológia: modern irányzatok*. Osiris, Budapest
- Barta Zoltán – Houston, A. I. – McNamara, J. M. – Székely T. (2002): Sexual Conflict about Parental Care: The Role of Reserves. *The American Naturalist*, **159**, 687-705.
- Blomqvist, Donald – Andersson, M. – Küpper, C. – Cuthill, I. C. – Kis J. – Lanctot, R. B. – Sandercock, B. K. – Székely T. – Wallander, J. – Kempenaers, B. (2002): Genetic Similarity between Mates Explains Extra-pair Parentage in Three Species of Waders. *Nature*, **419**, 613-615.
- Liker András (2002): Az állatok jelzésrendszerének evolúciója. In: Barta Zoltán – Liker András –

- Székely Tamás (eds.): *Viselkedéskológia: modern irányzatok*. Osiris, Budapest
- Liker András – Barta Zoltán (2001): Male Badge Size Predicts Dominance against Females in House Sparrows. *Condor*. **103**, 151-157.
- Liker András – Barta Zoltán (2002): The Effects of Dominance on Social Foraging Tactic Use in House Sparrows. *Behaviour*. **139**, 1061-1076.
- Székely Tamás – Cuthill, Innes C. (1999): Brood Desertion in Kentish Plover: The Value of Parental Care. *Behavioral Ecology*. **10**, 185-190.
- Székely Tamás – Cuthill, Innes C. – Kis János (1999): Brood Desertion in Kentish Plover: Sex Differences in Remating Opportunities. *Behavioral Ecology*. **10**, 191-197.
- Székely Tamás – Webb, J. N. – Houston, A. I. – McNamara, J. M. (1996): An Evolutionary Approach to Offspring Desertion in Birds. In: Nolan, Val Jr. – Ketterson, Ellen D. (eds.) *Current Ornithology*. Vol. 13, Chapter 6, Kluwer Academic Publishers. 271-330.

