

## 2.11 הקשר הזוגי

המרכיבים ההתנהגותיים שנבחרו לבחינת הקשר הזוגי כוללים את רוב אלה שנבדקו לגבי התנהגות טריטוריאלי. אך מיון הנתונים לבחינה סטטיסטית שונה. בעונת קינון אחת בצופיות יש עד כשש התחלות קינון, מתוכן עד שלושה מחזורי רבייה מוצלחים, שמסתיימים בהפרחת גוזלים. כל מחזור רבייה כולל שלושה שלבי פוריות - לפני-הפוריות; הפוריות; אחרי-הפוריות (הגדרות בשיטות). ניתוח נתוני המרכיבים ההתנהגותיים והאחרים בתת-פרק זה נעשה לפי שלבי פוריות אלה של בת הזוג של כל זוג מקנן, ללא קשר לתאריך בעונה, והשוואה לתקופה שמחוץ לעונת הקינון. זאת בניגוד להשוואה העונתית של הנתונים בתת-פרק 2.1 על טריטוריאליות. בנוסף, נערכו ניסויים של סילוק זמני של הזכר לפני ההטלה, במטרה לבחון התנהגות הנקבה ללא שמירת בן-זוגה, ומידת היוזמה שלה בגישה לזכרים אחרים, ולבחון את השפעת סילוקו של הזכר החברתי על האבהות הגנטית של גוזליו. המרכיבים ההתנהגותיים שנאספו בניסויים הושו לביקורת, שהיא התצפיות השוטפות בשלב הפוריות בלבד, השלב שבו סולק הזכר.

ההבדלים בין תת-פרק 2.1 על טריטוריאליות לבין תת-פרק 2.11 על זוגיות, באים לידי ביטוי כאמור, באופן מלאכותי, בניתוח השונה של נתוני המרכיבים ההתנהגותיים: לבחינת הטריטוריאליות נערכה השוואה עונתית בין החודשים, ולבחינת הזוגיות נערכה השוואה בין שלושת שלבי הפוריות בעונת הקינון והתקופה שמחוץ לעונת הקינון (ארבעה שלבים סה"כ).

## 2.11 א' נוכחות ומיקום בטריטוריה לפי שלבי הפוריות

### נוכחות בני הזוג הטריטוריאליים לפי שלבי הפוריות

מידת הנוכחות של הזכר והנקבה בטריטוריה, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי זווית; 2. לפי שלבי פוריות ומחוץ לעונת הקינון (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין הזכר לנקבה בהיעדרות מן הטריטוריה ( $F_{(1,9)}=29.248, P=0.0001$ ), וכן, לזווית יש השפעה מובהקת על ההבדלים בהיעדרות מן הטריטוריה ( $F_{(2,18)}=17.194, P=0.0001$ ): בממוצע שנתי, זכר נעדר  $17.1\% \pm 45\%$  מהזמן, פחות מאשר נעדרת הנקבה,  $19.4\% \pm 63.4\%$  מהזמן.

2. יש הבדל מובהק בין ארבעת שלבי הפוריות בהיעדרות הזוג מן הטריטוריה ( $F_{(3,27)}=5.27, P=0.005$ ), וכן, לשלב הפוריות יש השפעה מובהקת על ההבדלים בהיעדרות מן הטריטוריה ( $F_{(6,54)}=11.109$ ),

(P=0.0001): בתקופה שמחוץ לעונת הקינון, זמן ההיעדרות מהטריטוריה ממושך אצל שני בני הזוג -  $75.3\% \pm 22.3\%$  מהזמן נעדר הזכר,  $87.9\% \pm 12.9\%$  מהזמן נעדרת הנקבה. בעונת הקינון, הזכר נעדר בשלב של לפני-הפוריות ( $23.7\% \pm 18.3\%$ ) כמחצית מהזמן מאשר בשלב הפוריות ובשלב אחרי-הפוריות ( $40\%$  במוצע). הנקבה נעדרת בשלבים לפני-הפוריות ובשלב הפוריות ( $65\%$  במוצע) כפול זמן מאשר בשלב של אחרי-הפוריות ( $34\%$ ).

3. יש השפעה מובהקת של הזוויג וארבעת שלבי הפוריות זה על זה, ועל ההבדלים בהיעדרות ( $F_{(6,54)}=11.278, P=0.0001$ ).

גודל המדגם לשלבים (יחידות TAB): לפני-הפוריות - 377; בשלב הפוריות - 1009; אחרי-הפוריות - 1672; בסתו - 928.

### רצף הנוכחות בטריטוריה לפי שלבי הפוריות

מידת רצף הנוכחות בטריטוריה של אחד מבני הזוג לבדו וביחד בו-זמנית, מהנתונים בשיטת TAB, נבחה בשתי רמות: 1. לפי צירופי הזוג - שני בני-הזוג נעדרים בו-זמנית, רק הנקבה נוכחת, רק הזכר, נוכחות הזוג בו-זמנית, אחד מבני הזוג נוכח; 2. לפי שלבי פוריות ומחוץ לעונת הקינון (איור 2.3); two-way ANOVA R.M. נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין צירופי הנוכחות בטריטוריה ( $F_{(3,27)}=14.735, P=0.0001$ ): שני בני הזוג נוכחים יחד  $32.8\% \pm 18.2\%$  מהזמן במוצע בשלושת שלבי הפוריות,  $9.3\% \pm 11.2\%$  מהזמן מחוץ לעונת הקינון. שני בני הזוג נעדרים מהטריטוריה  $23.0\% \pm 16.9\%$  מהזמן במוצע בשלושת שלבי הפוריות,  $72.6\% \pm 24.9\%$  מהזמן מחוץ לעונת הקינון. הנקבה נוכחת לבדה  $11.4\% \pm 8.3\%$  מהזמן במוצע בשלושת שלבי הפוריות,  $2.6\% \pm 4.5\%$  מהזמן מחוץ לעונת הקינון. הזכר נוכח לבדו  $32.8\% \pm 15.9\%$  מהזמן במוצע בשלושת שלבי הפוריות, ומחוץ לעונת הקינון  $15.3\% \pm 15.6\%$  מהזמן. נוכחות של אחד מבני הזוג, זכר או נקבה, היא  $44.3\% \pm 14.9\%$  מהזמן במוצע בשלושת שלבי הפוריות; ומחוץ לעונת הקינון  $17.9\% \pm 18.5\%$  מהזמן במוצע. צירופי הנוכחות מהווים  $100\%$ , לכן יש תלות בין הצירופים.

2. יש הבדל מובהק בין שלבי הפוריות לגבי צירופי הנוכחות בטריטוריה ( $F_{(3,27)}=4.784, P=0.008$ ), וכן לשלבי הפוריות יש השפעה מובהקת על ההבדלים בצירופי הנוכחות ( $F_{(9,81)}=13.033, P=0.0001$ ):

- היעדרות שני בני הזוג בו-זמנית מהטריטוריה - ההיעדרות בשלב הפוריות היא פי 2 (34.2%) מהזמן לעומת השלבים לפני ואחרי-הפוריות (16.5%, 18.3%). נוכחות שני בני הזוג בו-זמנית - 31% מהזמן לפני-הפוריות, 26% בשלב הפוריות, ו- 42% מהזמן אחרי-הפוריות.

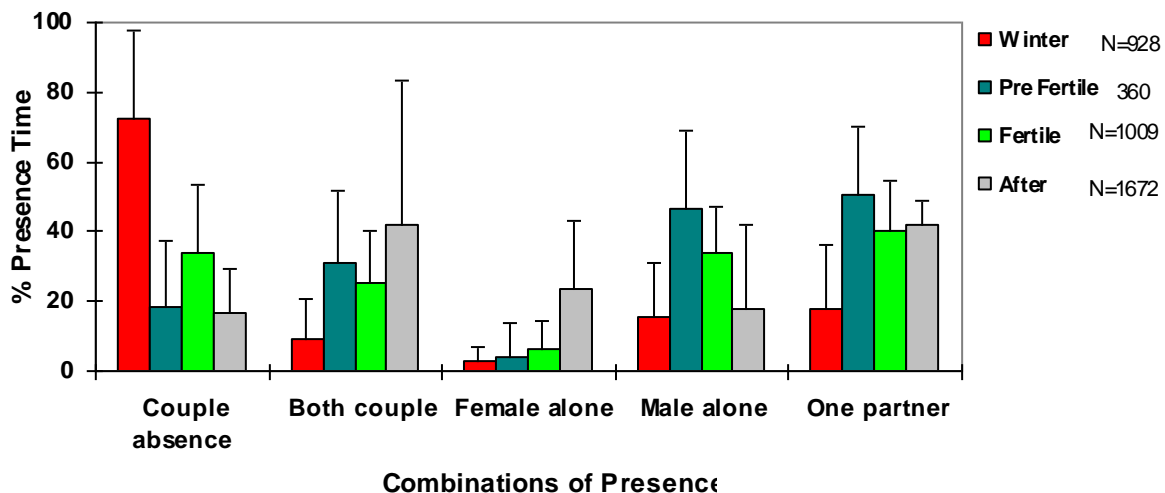
- רק הנקבה נוכחת – לפני-הפוריות ובשלב הפוריות הנקבה נוכחת לבדה 3.3%-6.4 מהזמן, בדומה לתקופה שמחוץ לעונת הקינון (2.6%), ואילו אחרי הפוריות היא נוכחת 24% מהזמן ללא בן-זוג בטריטוריה.

- הזכר נוכח לבדו - לפני-הפוריות 46.5% מהזמן, בשלב הפוריות 34% מהזמן, ואחרי-הפוריות 18% מהזמן, בדומה לתקופה שמחוץ לעונת הקינון (15.3%).

- בן-זוג כלשהו נוכח בטריטוריה - לפני-הפוריות 51% מהזמן, ובשלב הפוריות ואחריה 40-42% מהזמן. בתקופה שמחוץ לעונת הקינון, נוכח אחד מבני הזוג 18% מהזמן.

גודל המדגם לשלבים (יחידות TAB): לפני-הפוריות - 377 ; בשלב הפוריות - 1009 ; אחרי-הפוריות - 1672 ; בסתו - 928.

איור 2.3: הנוכחות בטריטוריה בצירופים השונים של בני הזוג, לפי שלבי הפוריות (ממוצע, SD).



**מיקום הזכר והנקבה בטריטוריה לפי שלבי הפוריות**

חלוקת הזמן של בעלי הטריטוריה בין מרכז הטריטוריה לעומת שוליה, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשלוש רמות: 1. לפי מיקום; 2. לפי זווית; 3. לפי שלבי פוריות ומחוץ לעונת הקינון (three-way ANOVA (R.M. נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק במיקומים ( $F_{(1,9)}=421.372, P=0.0001$ ): הצופיות שוהות רוב הזמן במרכז הטריטוריה. הזכר שוהה במרכז  $85\% \pm 15\%$  מהזמן, והנקבה  $95\% \pm 13\%$  מהזמן בממוצע שנתי, (בהתייחס לנתוני הנוכחות בלבד כ- 100%, לא כולל היעדרות).

2. יש הבדל מובהק בין הזוויגים ( $F_{(1,9)}=27.490, P=0.001$ ), וכן לזוויג יש השפעה מובהקת על ההבדלים במיקום בין שלבי הפוריות ( $F_{(3,27)}=6.988, P=0.001$ ): בממוצע לעונת הקינון, שוהה הזכר  $59.2\% \pm 15.9\%$  מהזמן במרכז, לעומת  $43.9\% \pm 21.1\%$  מהזמן הנקבה. בממוצע שנתי, שוהה הזכר במרכז  $48.6\% \pm 16.3\%$  מהזמן, לעומת  $35.7\% \pm 19.0\%$  מהזמן הנקבה (נתוני מיקום כולל היעדרות מהווים 100%).

3. יש הבדל מובהק בין שלבי הפוריות ( $F_{(3,27)}=11.574, P=0.0001$ ), וכן לשלבי הפוריות יש השפעה מובהקת על ההבדלים במיקום ( $F_{(3,27)}=9.888, P=0.0001$ ): מיקום הזכר בשוליים עולה משלב לשלב – לפני-הפוריות  $2.3\% \pm 5.3\%$  מהזמן שוהה הזכר בשוליים, בשלב הפוריות  $11.2\% \pm 16.7\%$  מהזמן, ובשלב אחרי-הפוריות  $14.9\% \pm 8.8\%$  מהזמן. בממוצע לעונת הקינון נמצא הזכר בשוליים  $9.5\% \pm 10.3\%$  (מחוץ לעונת הקינון  $32.0\% \pm 29.3\%$  הזמן). הנקבה שוהה בשוליים בשלב הפוריות  $4.1\%$  מהזמן, פי 4 לעומת שלב לפני-הפוריות (1%), ובמחצית יותר מאשר אחרי-הפוריות (2.6%), ובממוצע לעונת הקינון  $2.6\% \pm 3.3\%$ . מחוץ לעונת הקינון, שוהה הנקבה בשוליים  $16.7\% \pm 40.8\%$  מהזמן (בהתייחס לנתוני הנוכחות בלבד כ- 100%, לא כולל היעדרות).

בהתייחס לנתוני מיקום כולל היעדרות (שמהווים 100% מהזמן) בעונת הקינון, נמצא הזכר במרכז הטריטוריה בשלב לפני-פוריות  $71.4\% \pm 18.8\%$  מהזמן, וניכרת ירידה בשלב הפוריות ( $55.4\% \pm 19.2\%$ ) ואחרי-הפוריות ל-  $50.7\% \pm 9.6\%$  מהזמן. הנקבה נמצאת במרכז  $37\% \pm 24\%$  מהזמן לפני-הפוריות, ו-  $30.5\% \pm 18\%$  בפוריות, ואחרי-הפוריות ניכרת עלייה ל-  $64.2\% \pm 21.4\%$  מהזמן בממוצע.

4. יש השפעה מובהקת של שלושת הגורמים זה על זה ( $F_{(3,27)}=12.144, P=0.0001$ ).

גודל המדגם (יחידות TAB) לכל שלב: לפני-הפוריות - 377; בשלב הפוריות - 1009; אחרי-הפוריות - 1672; בסתו - 928.

### מהירות איתור בעלי הטריטוריה לפי שלבי הפוריות

משך הזמן הדרוש לאתר פרט טריטוריאלי נבחן בשתי רמות: 1. לפי זוויג; 2. לפי שלבי פוריות ומחוץ לעונת הקינון (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין הזוויגים בטריטוריה ( $F_{(1,9)}=21.902, P=0.001$ ): הזמן לאיתור נקבה הוא עד פי 3 מזמן איתור הזכר. ממוצע שנתי לאיתור זכר הוא  $141\pm 100$  שניות, ולנקבה  $269\pm 169$  שניות.

2. יש הבדל מובהק בזמן איתור זכר ונקבה בעלי הטריטוריה בין שלבי הפוריות ( $F_{(3,27)}=8.279$ ), מחוץ לעונת הקינון דרוש פי 6 זמן לאתר זכר ( $381.4\pm 253.6$  ש') לעומת הזמן הדרוש בעונת הקינון ( $60\pm 49$  ש'). לאיתור נקבה מחוץ לעונת הקינון דרוש פי 2 לערך זמן ( $411\pm 235.2$  ש') מאשר דרוש בקינון ( $222\pm 146$  ש'). בעונת הקינון לא נמצא הבדל משמעותי בין שלבי הפוריות בזמן איתור זכר או נקבה.

גודל המדגם (זכר: נקבה) (ביחידות של מספר ביקורים בטריטוריה): לפני-הפוריות - 14: 18, פוריות - 38: 47, אחרי-הפוריות - 39: 76, סתו - 12: 19.

## **2.11. ב' הווקאליות והעמדה בטריטוריה לפי שלבי הפוריות**

על-מנת לבדוק את ההקשרים של השירה המלאה של הזכר בצופיות, מוצג כאן ניתוח השוואתי של הזכר לבדו, של בני הזוג, וזמן השהות בעמדה חשופה או בסבך במרחב הטריטוריה. הווקאליות של הזכר מאופיינת בשירה מלאה, מגוון קולי שמוגדר כאן כווקאליות אחרת, ומצב שקט, בו הזכר אינו משמיע קול. כדי להשוות בין הזכר לנקבה, קובצו כל המאפיינים הווקאליים של כל אחד מהזוויגים לקבוצה אחת - המכונה כאן ווקאליות כללית, כנגד המצב השקט.

## **הווקאליות של הזכר לפי שלבי הפוריות**

חלוקת הזמן לפי השמעת סוגי הווקאליות של הזכר הטריטוריאלי, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי סוגי הווקאליות; 2. לפי שלבי הפוריות ומחוץ לעונת הקינון (איור 2.4); two-way ANOVA (R.M.). נמצא כי:

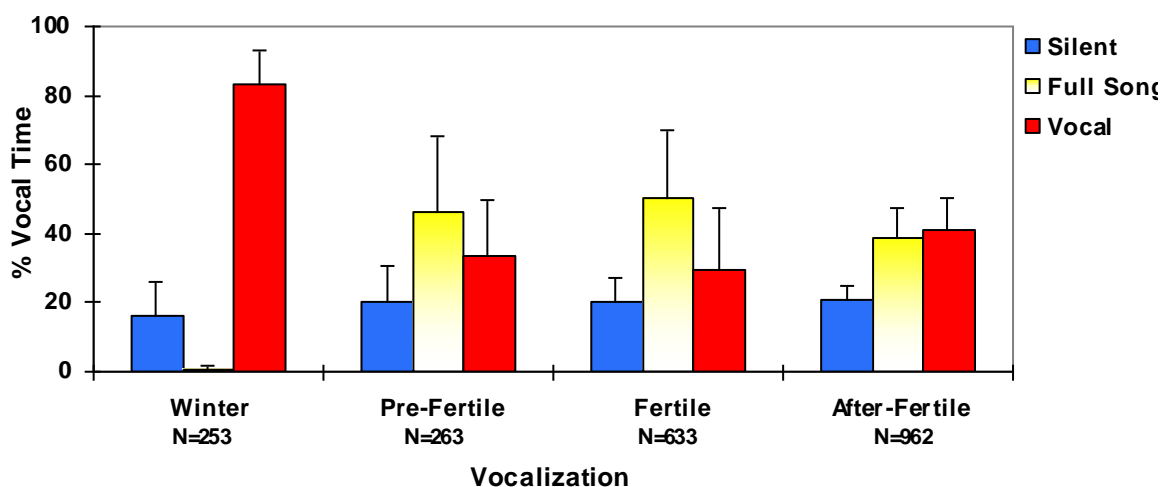
1. יש הבדל מובהק בין סוגי הווקאליות ( $F_{(2,12)}=21.663, P=0.001$ ): בממוצע שנתי, הזכר שקט  $19\pm 8\%$  מהזמן; השירה המלאה מופיעה  $34\pm 13\%$  מהזמן; הווקאליות  $47\pm 14\%$  מהזמן בממוצע, בדומה לנמצא לפי עונתיות בפרק I. ב'.

2. יש הבדל מובהק במידת הווקאליות בין שלבי הפוריות ( $F_{(3,18)}=53.719, P=0.0001$ ), וכן, לשלבי הפוריות יש השפעה על ההבדלים בווקאליות ( $F_{(6,36)}=21.413, P=0.001$ ): זמן השירה המלאה הוא מקסימאלי בשלבים לפני-הפוריות,  $46\pm 22\%$  מהזמן, ובפוריות  $50\pm 20\%$  מהזמן, ויורד יחסית בשלב

אחרי-הפוריות ל -  $39\pm 9\%$  מהזמן. מחוץ לעונת הקינון, השירה מופיעה באחוז נמוך מאוד ( $0.7\pm 1\%$ ), אך הווקאליות הכללית (סכום זמן שירה מלאה + ווקאליות אחרת) נשמרת על  $83\pm 10.2\%$  מהזמן, בדומה לממוצע של  $80\pm 7\%$  מהזמן בעונת הקינון.

גודל המדגם (יחידות TAB): לפני-פוריות - 263, פוריות - 633, אחרי-הפוריות - 962, סתו - 253.

איור 2.4: הווקאליות של הזכר הטריטוריאלי לפי שלבי הפוריות (ממוצע, SD).



### הווקאליות של בני הזוג לפי שלבי הפוריות

כל מגוון הקריאות של הזכר והנקבה אוחדו למצב אחד, המכונה ווקאליות כללית, לעומת מצב ללא השמעת קול/חרישי, על-מנת להשוות בין מידת הווקאליות של הנקבה לעומת הזכר. חלוקת הזמן לפי ווקאליות כללית לעומת המצב החרישי של בעלי הטריטוריה, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי זווית; 2. לפי שלבי פוריות ומחוץ לעונת הקינון (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין הזוויגים ( $F_{(1,6)}=55.319, P=0.001$ ): בממוצע שנתי, זכר ווקאלי  $81\pm 8\%$  מהזמן, פי 2 לעומת  $35\pm 22\%$  מהזמן הנקבה, בדומה לממצאים לפי עונתיות בפרק א.ב' - ווקאליות הזוג.

2. יש הבדל מובהק בין שלבי הפוריות השונים בווקאליות של הזוג ( $F_{(3,18)}=3.211, P=0.048$ ) כולל מחוץ לעונת הקינון; בלי הסתו ( $P=0.039$ ), וכך, לזווית יש השפעה מובהקת על ההבדלים בווקאליות בין שלבי הפוריות השונים ( $F_{(2,18)}=7.116, P=0.005$ ): בזכר, שיעור הווקאליות הכללי דומה בשלבי הפוריות

השוניים ובתקופה שמחוץ לעונת הקינון, בממוצע של  $81\pm 8\%$  מהזמן. לעומת זאת, הנקבה בשיא הווקאליות מחוץ לעונת הקינון -  $50\pm 32\%$  מהזמן, ובעונת הקינון, בשלבים לפני-הפוריות  $38.5\pm 28.8\%$  מהזמן, ובפוריות  $42.5\pm 21.4\%$  מהזמן. יש ירידה בווקאליות הנקבה בשלב אחרי-הפוריות ל-  $10.5\pm 7.1\%$  מהזמן.

גודל המדגם (זכר : נקבה) (יחידות TAB): לפני-הפוריות - 122: 263, פוריות - 354: 633, אחרי-הפוריות - 971: 962, סתו - 132: 253.

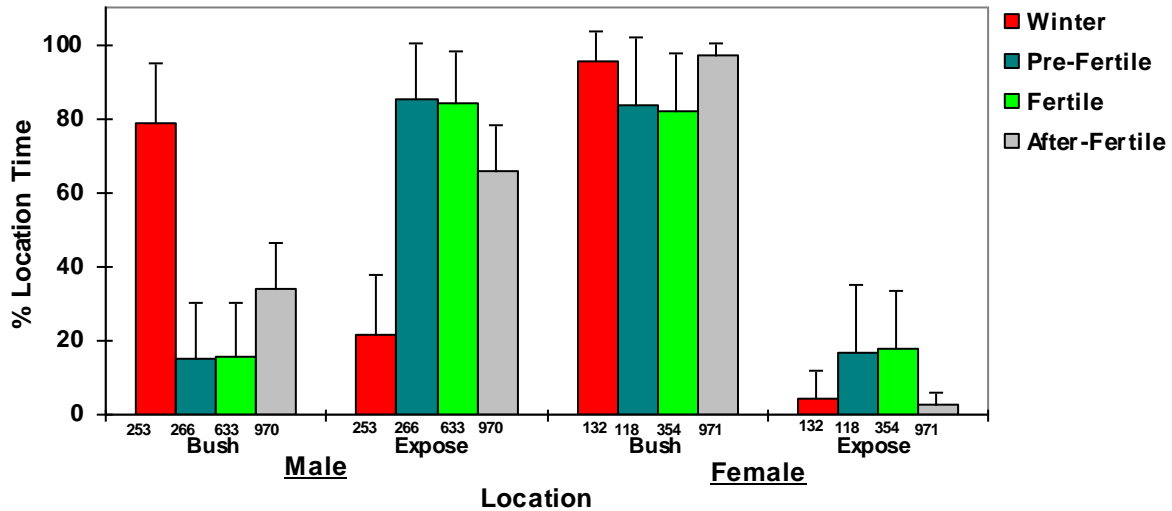
### העמדה בטריטוריה לפי שלבי הפוריות

חלוקת הזמן של בעלי הטריטוריה בין עמדה חשופה, במרחב הטריטוריה, לבין עמדה בסבך, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשלוש רמות: 1. לפי עמדה; 2. לפי זווית; 3. לפי שלבי פוריות ומחוץ לעונת הקינון (איור 2.5; three-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

- יש הבדל מובהק בין העמדות בטריטוריה ( $F_{(1,5)}=57.032, P=0.001$ ) כפי שיפורט להלן.
  - לזווית יש השפעה מובהקת על ההבדלים בעמדה בטריטוריה ( $F_{(1,5)}=431.715, P=0.0001$ ): ממוצע לעונת הקינון, שוהה הזכר  $22\pm 14\%$  מהזמן בסבך, ואילו הנקבה  $88\pm 12\%$  מהזמן; בעמדה חשופה שוהה הזכר  $78\pm 14\%$  מהזמן, והנקבה  $12\pm 12\%$  מהזמן. מחוץ לעונת הקינון, בדומה לנמצא לפי עונתיות בפרק I.ב', שוהה הזכר בסבך  $36\pm 15\%$  מהזמן, והנקבה  $90\pm 11\%$  מהזמן.
  - לשלבי הפוריות יש השפעה מובהקת על ההבדלים בעמדות ( $F_{(3,15)}=21.132, P=0.0001$ ): הזכר שוהה בסבך  $15\%-16\%$  ( $\pm 15$ ) מהזמן לפני-הפוריות ובשלב הפוריות, מחצית מהזמן לעומת שלב אחרי-הפוריות, שבו שוהה הזכר בסבך  $12\pm 34\%$  מהזמן. בעמדה חשופה שוהה הזכר יותר זמן לפני-הפוריות ובפוריות,  $84\%-85\%$  ( $\pm 15$ ) מהזמן, ואחרי-הפוריות  $66\pm 12\%$  מהזמן. הנקבה שוהה בעמדה חשופה  $17\%-18\%$  ( $\pm 15.5-18.4$ ) לפני-הפוריות ובפוריות, פי 5-6 מאשר שלב אחרי-הפוריות, בו רק  $3\pm 3\%$  מהזמן שוהה הנקבה בעמדה חשופה, בדומה לזמן שמחוץ לעונת הקינון. בסבך, שוהה הנקבה בשלבים לפני-הפוריות ובפוריות  $82\%-83\%$  ( $\pm 15.5-18.4$ ) מהזמן, ובשלב אחרי-הפוריות שוהה הנקבה יותר בסבך,  $97\%$  ( $\pm 3.2$ ) מהזמן, בדומה לתקופה שמחוץ לעונת הקינון.
- גודל המדגם לשלבים (יחידות TAB): לפני-הפוריות - זכר - 266, נקבה - 118; בשלב הפוריות - זכר - 633, נקבה - 354; אחרי-הפוריות - זכר - 970, נקבה - 971; בסתו - זכר - 253, נקבה - 132.

איור 2.5: העמדה של בני הזוג בטריטוריה, לפי שלבי הפוריות (ממוצע, SD).

(גודל המדגם מופיע תחת כל עמודה, ביחידות TAB).



### ג.ii.2 המרחק בין בני הזוג לפי שלבי הפוריות

ממוצעי המרחק בין הזכר לנקבה, מהנתונים בשיטת TAB, אינם שונים באופן מובהק בשלבי הפוריות השונים (one-way ANOVA R.M.,  $F_{(3,12)}=0.360$ ,  $P=0.783$ ).

### ד.ii.2 נוכחות זרים בטריטוריה לפי שלבי הפוריות

הנוכחות של זרים, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי זוויג; 2. לפי שלבי פוריות ומחוץ לעונת הקינון (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

- יש הבדל מובהק בין נוכחות זכרים לנקבות ( $F_{(1,9)}=172.788$ ,  $P=0.0001$ ) כפי שיפורט להלן.
- יש הבדל מובהק בין שלבי הפוריות ( $F_{(3,27)}=31.411$ ,  $P=0.0001$ ), וכן, לזוויג יש השפעה על ההבדלים בין שלבי הפוריות ( $F_{(3,27)}=16.849$ ,  $P=0.0001$ ): בשלבי הפוריות השונים, מספר הנקבות הזרות הוא



אפסי, ומחוץ לעונת הקינון נוכחות  $0.3 \pm 0.2$  נקבות בממוצע. לגבי זכרים זרים, יש בממוצע  $0.4 \pm 0.4$  זכרים זרים בטריטוריות בעונת הקינון, לעומת פי 4 לערך מחוץ לעונת הקינון,  $1.8 \pm 0.6$  זכרים בממוצע.

## **II.2. ה' ניסוי סילוק זכר בשלב הפוריות**

הזכר בצופיות שומר על בת-זוגו בשלב הפוריות, אך למרות זאת מופיעה אבהות מחוץ לקשר הזוגי בכמחצית מן הזוגות (Zilberman *et al.* 1999). בעבודה זו, נבחנו עד כה מידת ההשקעה של הזכר בטריטוריאליות ובקשר הזוגי, בעונת הקינון ומחוץ לעונת הקינון. התנהגות הנקבה בטריטוריאליות וזוגיות נבחנה גם כן, ותגובותיה לנוכחות פולש המתחרה בן-זוגה, מחוץ לעונת הקינון. כעת בסעיף זה, נבחנו על-ידי ניסוי סילוק הזכר בסמוך למועד ההטלה: השפעת היעדרותו הזמנית של הזכר, ביום הקרוב למועד ההטלה, על האבהות מחוץ לקשר הזוגי; והתנהגות הבחירה של הנקבה, ללא שמירת הזכר - אם להשאר בטריטוריה ולהבטיח את אבהות בן-זוגה - או להיות מעורבת בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. התוצאה הצפויה היא עלייה בשיעור האבהות מחוץ לקשר הזוגי. לתוצאה זו יש מספר הסברים (Macadougall-Shackleton *et al.* 1996). תוצאות הבחירה של הנקבה, לאחר ניסוי הסילוק, נבדקו על-ידי DNA fingerprinting והובאו בפרק 1. כל המרכיבים ההתנהגותיים שהוצגו עד כה, נבחנו כאן תוך השוואה בין המצבים הבאים: סילוק הזכר לעומת שחרור הזכר; סילוק הזכר לעומת הביקורת; ושחרור הזכר לעומת הביקורת.

### **השפעת סילוק זכר על המרכיבים ההתנהגותיים של בני זוג**

לא נמצאו הבדלים מובהקים במרכיבים ההתנהגותיים של הזוגות הטריטוריאליים הנבחנו (נוכחות בטריטוריה; מיקום בטריטוריה; ווקאליות; עמדה בטריטוריה; זמן איתור בעלי הטריטוריה; מרחק בין בני-הזוג) בהשוואה של כל המצבים: מצב סילוק הזכר לעומת מצב שחרור הזכר; מצב סילוק הזכר לעומת ביקורת; ובמצב שחרור הזכר לעומת ביקורת. כמו-כן, לא נמצאה השפעה מובהקת של מצבי הניסוי השונים על המרכיבים ההתנהגותיים.

### **נוכחות זרים בטריטוריה בסילוק הזכר**

הבדלים מובהקים נמצאו לגבי מספר הזכרים והנקבות הזרים שנוכחים בטריטוריה בזמן הניסויים, במצבים של סילוק לעומת שחרור, ולעומת הביקורת, בשלב הפוריות (טבלה 2.4):

השוואת מצב סילוק לעומת מצב שחרור הזכר

יש הבדל מובהק בין נוכחות זכרים לבין נקבות זרות בטריטוריה, בין שני המצבים, סילוק לעומת שחרור (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,13)}=64.618$ ,  $P=0.0001$ ): יש פי 5-6 זכרים זרים מאשר נקבות במצב סילוק זכר. במצב שחרור הזכר, מספר הנקבות הזרות אפסי, ומספר הזכרים נותר דומה למצב הסילוק.

אך למצבי הניסוי, סילוק ושחרור, אין השפעה על נוכחות זכרים ונקבות זרים (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,13)}=0.188$ ,  $P=0.671$ ), וכן אין הבדל מובהק בין סילוק לשחרור (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,13)}=3.736$ ,  $P=0.075$ ).

השוואת מצב סילוק זכר לעומת הביקורת

יש הבדל מובהק בזוויג לגבי נוכחות זרים בטריטוריה (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,22)}=37.170$ ,  $P=0.0001$ ).

יש השפעה מובהקת לניסוי סילוק לעומת ביקורת, על נוכחות זכרים ונקבות זרים (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,22)}=16.467$ ,  $P=0.001$ ): יש פי 5-6 זכרים זרים בטריטוריה במצב סילוק הזכר לעומת הביקורת, וגם מספר הנקבות עולה פי 10 לערך.

השוואת מצב שחרור זכר לעומת הביקורת

יש הבדל מובהק בזוויג לגבי נוכחות זרים בטריטוריה (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,22)}=46.811$ ,  $P=0.0001$ ).

יש השפעה מובהקת למצב שחרור לעומת הביקורת, על נוכחות זכרים ונקבות זרים (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,22)}=19.391$ ,  $P=0.0001$ ): יש פי 4.5 זכרים בזמן שחרור הזכר לעומת זמן ביקורת, ונקבות פי 3 לערך.

טבלה 2.4: נוכחות פרטים זרים בטריטוריה בניסויי סילוק זכר, שחרור, ובביקורת (מספר פרטים בממוצע לניסוי).

המצבים		ביקורת		ניסוי סילוק		לאחר שחרור הזכר	
		זכר	נקבה	זכר	נקבה	זכר	נקבה
Avg.		0.4	0.03	2.3	0.4	1.9	0.07
SD		0.3	0.05	1.3	0.6	0.9	0.3

16	16	16	16	47	47	N*
----	----	----	----	----	----	----

N\* – גודל המדגם הוא מספר הניסויים.

### **2.III. מתאמים של התנהגות עם אבהות מחוץ לקשר הזוגי**

המרכיבים ההתנהגותיים של זכר ונקבה, שפורטו בשני הפרקים טריטוריאליות וזוגיות, לא היו שונים באופן מובהק בין הזוגות המגדלים לפחות גוזל EPP אחד לעומת שאר האוכלוסייה. לא ניתן היה להשוות בין הזוגות המגדלים גוזל EPP לבין הזוגות המגדלים צאצאים גנטיים שלהם, עקב גודל מדגם קטן של האחרונים (N=2).

### **פרק 3: מרכיבים מורפולוגיים/אקולוגיים של טריטוריאליות וזוגיות**

בפרק זה נבחנים הישרדות באוכלוסייה; ותק של בני הזוג בקשר הזוגי ובנוכחות בטריטוריה, ומורפולוגיה, לפי נוכחות האבהות מחוץ לקשר הזוגי. אמנם במחקר קודם (Zilberman *et al.* 1999) לא נמצאו מתאמים בין המורפולוגיה של בוגרים לבין נוכחות גוזלים מחוץ לקשר הזוגי, אך בדיון יוצג ניתוח חוזר על מדגם גדול יותר, שמאחד את נתוני שני המחקרים הנ"ל ועבודה זו, על-מנת לחזק או לסתור את הידוע עד כה בצופיות לגבי תכונות אלה. המרכיבים הם: מימדי גוף של בני הזוג; הישרדות באוכלוסייה (הנתונים מן השנים 1988-1995); משך זמן של טריטוריאליות; משך זמן של רווקות לעומת זוגיות; תחלופה בהרכב הזוגות. לגבי זכרים טריטוריאליים רווקים נעשית כאן הבחנה בין רווקים אמיתיים לבין רווקים לכאורה.

#### **3.1 הישרדות באוכלוסייה**

נמצא מתאם המראה כי לגיל הזכר היתה השפעה חלשה חיובית על שיעור אבהותו בקינו, והישרדות זכר היתה במתאם חיובי עם שיעור אבהותו בקינו (Moller & Ninni 1998). שיעור ההישרדות בצופיות חושב מנתונים של לכידות חוזרות ובעיקר תצפיות חוזרות של פרטים מטובעים, עבור השנים 1988-1995 בהן היתה האוכלוסייה במעקב. מתוך 762 צופיות שטובעו נמצא כי (Zilberman *et al.* 2000): 539 לא נצפו לאחר הטיבוע (מתוכם 66 זכרים, 20 נקבות, 16 צעירים, והשאר גוזלים), 52 נצפו עד חצי שנה לאחר הטיבוע, 154 נראו יותר מחצי שנה לאחר הטיבוע (70 זכרים; 57 נקבות; 19 גוזלים - שבבגרותם 10 נצפו כזכרים, 4 כנקבות, וחמישה פרטים שלא זוהה עבורם הזויג), 8 צעירים (3 זכרים, 3 נקבות, 2 בעלי זויג לא מזוהה), ו-17 שנתונים לא אמינים.

שיעור ההישרדות לפי Lack (1943):  $67.5\% \pm 25.4\%$ , ללא הבדל מובהק בין זכרים ( $63.9\% \pm 30.3\%$ ) לבין נקבות ( $70.7\% \pm 21.8\%$ ); שיעור ההישרדות לפי Yom-Tov *et al.* (1992):  $68.6\% \pm 45.0\%$  עבור זכרים,  $73.2\% \pm 45.6\%$  עבור נקבות. אורך החיים הממוצע לפי Lack (1943) הוא  $2.6 \pm 0.45$  שנים, ולפי Yom-Tov *et al.* (1992) הוא  $2.96 \pm 0.45$  שנים. פרקי הזמן הארוכים ביותר מתאריך הטיבוע ועד לתצפית

אחרונה הם 6.8 שנים לזכר ו- 6.9 שנים לנקבה, שטובעו כבוגרים, כך שהם היו כבני 8 שנים לפחות (הנקבה טובעה שנתיים קודם לכן בטבעות צבעוניות בלבד, כך שהיא היתה בת עשר שנים לפחות).

### **3.11 ותק ותחלופה בטריטוריות ובזוגות**

ותק בטריטוריות ובזוגות נבחנו יחסית להופעת אבהות מחוץ לקשר הזוגי בין פרטים, ובין הזוגות המקננים. בחלק זה מוצגות השוואות של פרקי זמן בטריטוריות, אורך חיים, וזוגיות לעומת רווקות עבור הזכרים והנקבות. זכר רווק הוא זכר טריטוריאלי ללא בת-זוג. הקשר הזוגי בצופיות הוא רציף ורב-שנתי, ונמצא כי ניתן למיין את פרקי הזמן של הרווקות לפי היעדר נקבה ולהגדירם כך:

**רווק אמיתי:** זכר טריטוריאלי אשר בת-זוגו נעלמה משטח המחקר, מעונת קינון קודמת או במשך עונת הקינון הנוכחית, ולא נוכחת כל נקבה אחרת בטריטוריה אשר הזכר מתייחס אליה בעקביות. בנקודת זמן כלשהי בסתו או בעונת הקינון, מופיעה נקבה חדשה שנעשית בת-זוגו. אם זהו פרט מקנן מעונה קודמת ניתן להגדיר את פירוק הקשר הזוגי בדרך זו, בה הנקבה מתחלפת, כ"גירושים". גם לגבי נקבות מופיעה תחלופה בין בני-זוג, אם כי בתדירות מאוד נמוכה.

**רווק לכאורה:** זכר טריטוריאלי אשר בת-זוגו מעונת קינון קודמת אינה נמצאת צמוד לו ואינה נוכחת בטריטוריה בסתו, ואשר חוזרת בתחילת עונת הקינון הבאה. מאחר שאלה בני זוג זהים, שנפרדים לתקופה קצרה מחוץ לעונת הקינון, וחוזרים להיות זוג בקינון, ניתן לכנות מצב זה "גירושים זמניים". **נקבה רווקה** היא אירוע נדיר. עם היעלמות זכר טריטוריאלי, מופיע תוך זמן קצר, של שעות עד יום-יומיים, זכר חדש שמתנהג כבר כבן-זוג. לעיתים יש חפיפה בנוכחות בין הזכר הוותיק לזכרים חדשים שאחד מהם יהיה בן-הזוג החדש.

זמן מירבי של טריטוריות שנתית חושב מאוקטובר עד אוגוסט (1994), סה"כ 304 יום. תקופה זו נבחרה להגדרת זמן שנתית, משום שהתצפיות בה נערכו בשיטת TAB, ובתדירות גבוהה. הזמן באחוזים חושב מהזמן המירבי הנ"ל בימים.

### 3.11 א' הזוגות המקננים - אורך חיים ומשך זמן טריטוריאליות

למדגם של זוגות מקננים, אשר היו לגביהם נתונים גם על משך זמן טריטוריאליות וגם אורך חיים, נערכו מבחנים סטטיסטיים לבדיקת שונות בין הקבוצות לפי נוכחות של אבהות מחוץ לקשר הזוגי, ולעומת שאר האוכלוסייה. המרכיבים הם אורך-חיים וטריטוריאליות לכל זוויג והשוואה של הצמדים (Paired). נמצא כי אין הבדלים מובהקים בין הקבוצות באורך חיים ומשך זמן טריטוריאליות של הזכר ושל הנקבה - בממוצע שנתי (מתוך 304 ימים), הזכר טריטוריאלי 80% מהזמן (243±85 ימים), והנקבה 60% מהזמן (191±90 ימים); אורך חיים ממוצע לזכר הוא 2.7 שנים, ו- 2 שנים לנקבה (ראה נספח 3). שרידות של זכרים ונקבות, שמהווים בני-זוג, אינה שונה זו מזו באופן מובהק (t=-2.085, df=11, Paired t test P=0.061) (טבלה 3.1).

טבלה 3.1 : אורך-חיים ומשך זמן טריטוריאליות של בני-זוג, לפי אבהות מחוץ לקשר הזוגי.

בני-הזוג						הקבוצות
זכרים			נקבות			
אורך חיים (שנים)	אורך חיים (ימים)	טריטו* (ימים)	אורך חיים (שנים)	אורך חיים (ימים)	טריטו* (ימים)	
828.3	2.3	76.7%	753.4	2.1	68.4%	**% .1
335.1		233.3	788.2		207.9	Avg. באוכלוסייה
6		110	7		104.6	SD
					7	N
1210	3.3	79.3%	494.2	1.4	56%	**% .2
624.6		241.2	148.5		170	Avg. עם EPP
4		61.4	5		50	SD
		5			5	N
856	2.3	100%	1294.5	3.5	60.2%	**% .3
-		304	714.9		183	Avg. ללא EPP
1		-	2		157	SD
		1			2	N
969.6	2.7	79.8%	738.1	2.0	62.5%	**%
457.8		242.5	635.2		190.7	Avg. ממוצע כללי
11		85.2	14		90	SD
		12			14	N

\* טריטו' - משך זמן טריטוריאליות, בימים. \*\* % מחושב לפי 100% = 304 ימים.

**טריטוריאליות של הזוגות:** המדגם מטבלה 3.1 הוא קטן יחסית, עקב הדרישה לצימוד של זכר ונקבה בני זוג בנתונים גם של טריטוריאליות וגם של אורך חיים. בבחינת משך זמן טריטוריאליות בלבד, כולל נוכחות טריטוריאליית לימים בודדים בממוצע של 7±7 ימים (N=7), גדל גודל המדגם של הזוגות בקבוצות

לפי האבהות. נמצא כי לאבהות יש השפעה מובהקת על הזויג במשך זמן טריטוריאליות ( three-way ANOVA R.M.,  $F_{(2,57)}=4.838$ ,  $P=0.011$  ):

1. זכרים מוטפלים (מגדלים גוזל EPP) טריטוריאליים 74% מהזמן ( $228.3 \pm 63.3$ ,  $N=6$ ) ימים). ערך זה גדול בכ- 50% יותר באופן מובהק מאשר זכרים שאינם מוטפלים, שהם טריטוריאליים 48% מהזמן ( $147.3 \pm 135.7$ ,  $N=3$ ) ימים).

2. נקבות טריטוריאליות 47%-49% מהשנה ( $154.9 \pm 97.7$  ימים;  $N=6$  עם EPP;  $N=3$  ללא EPP), ואין הבדלים מובהקים לפי האבהות מחוץ לקשר הזוגי. משך זמן הטריטוריאליות בנקבות כולל היעדרות מדומה שלהן מחוץ לעונת הקינון, כלומר היעדרות מן הטריטוריה, אך נוכחות בשטח המחקר. לכן בפועל, הטריטוריה תפוסה על-ידי הנקבה פרק זמן ארוך יותר מזה הנצפה ומוצג כאן.

3. משך זמן טריטוריאליות הממוצע לאוכלוסייה כולה (כולל כל הזוגות) הוא 49% מהזמן בנקבות ( $155 \pm 98$ ,  $N=60$ ) ימים, ו- 46% מהזמן בזכרים בני זוגן של הנקבות ( $145 \pm 103$ ,  $N=60$ ) ימים).

### 3.11 ב' זכרים טריטוריאליים - "רווקים" לעומת "נשואים"

מבין הזכרים המטובעים, קובצו נתוני שהייה בטריטוריה של כל הזכרים הטריטוריאליים ששוהים בטריטוריה ללא בת-זוג - "רווקים". זכרים אלה נמצאים 20% מהזמן בשנה במעמד של רווקים ( $59.4 \pm 51.7$ ,  $N=34$ ) ימים). לא נמצא הבדל מובהק בין הקבוצות לפי נוכחות האבהות מחוץ לקשר הזוגי בצירופים השונים (זכרים מוטפלים לעומת לא מוטפלים -  $t=-6.0$ ,  $df=2$ ,  $P=0.609$ ; זכרים מוטפלים לעומת שאר האוכלוסייה -  $t=-2.80$ ,  $df=30$ ,  $P=0.781$ ; זכרים לא מוטפלים לעומת שאר האוכלוסייה -  $t=-0.789$ ,  $df=30$ ,  $P=0.437$ ).

לגבי זכרים טריטוריאליים שהיו רווקים וגם עם בת-זוג - "נשואים", נמצא כי:

1. יש הבדל בין משך זמן הרווקות (אמיתית ומדומה) למשך זמן הזוגיות (paired samples t test,  $t=2.8$ ,  $df=15$ ,  $P=0.013$ ). הזכר נמצא 53%±31% מהזמן בשנה עם בת-זוג ( $162.3 \pm 95.5$ ,  $N=16$ ) ימים), זמן כפול לערך מ- 23% שזהו משך הזמן שבו נמצא הזכר בטריטוריה במעמד של רווק ( $71.3 \pm 55$ ,  $N=16$ ) ימים).

2. אין הבדל מובהק בין זכרים מוטפלים (שגידלו גוזל EPP) לבין שאר האוכלוסייה, במשך זמן הרווקות בטריטוריה, ( $t=-2.23$ ,  $df=14$ ,  $P=0.051$ ). הזמן הממוצע ללא בת-זוג הוא 23%±18% מהזמן.

3. אין הבדל מובהק במשך הזמן במעמד של נשוי (עם בת-זוג בטריטוריה), בין זכרים שגידלו גוזל EPP (N=3), לבין שאר הזכרים באוכלוסייה (N=13), והממוצע למעמד נשוי הוא  $53\% \pm 31\%$  מהזמן בשנה. לא ניתן היה לבחון את ההבדלים בין זכרים עם גוזל EPP לבין אלה עם גוזלים גנטיים בלבד, עקב גודל מדגם קטן.

### זכרים טריטוריאליים - רווקים אמיתיים לעומת רווקים לכאורה

בעבודה זו נמצא שניתן למיין את הזכרים הטריטוריאליים לשתי קבוצות לפי אופי תקופת הרווקות: רווקים אמיתיים, שאין להם בת-זוג בפרק זמן מסוים בשנה, לעומת רווקים לכאורה, שיש להם בת-זוג, אך היא נעדרת מן הטריטוריה מחוץ לעונת הקינון, וחוזרת ומופיעה לתחילת הקינון. נמצא כי: - יש הבדל מובהק בין הרווקים האמיתיים (N=11) לבין הרווקים לכאורה (N=5). רווקים אמיתיים טריטוריאליים 65% מהשנה, פחות זמן מאשר הרווקים לכאורה, שטריטוריאליים כל השנה (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,15)}=7.98$ ,  $P=0.013$ ).

- לאופי הרווקות יש השפעה מובהקת על משך זמן הזוגיות/רווקות (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,14)}=14.85$ ,  $P=0.002$ ). רווקים אמיתיים נמצאים עם בת-זוג  $38.5\% \pm 25\%$  מהשנה בממוצע, מחצית הזמן מאשר הרווקים לכאורה, שהם  $86.5\% \pm 14\%$  מהזמן בשנה עם בת-זוג בממוצע. משך זמן הרווקות הממוצע של רווקים אמיתיים הוא  $26.3\% \pm 20\%$  מהזמן בשנה, אינו שונה משל הרווקים לכאורה, שהם  $20\% \pm 14\%$  מהזמן בשנה ללא בת-זוג.

- לנוכחות גוזלים מחוץ לקשר הזוגי אין השפעה על משך זמן הרווקות/זוגיות לגבי כל הזכרים (two-way ANOVA R.M.,  $F_{(1,14)}=0.004$ ,  $P=0.948$ ). מבין הרווקים לכאורה, יש הבדל קל, מבחינת מובהקות, בין זכרים מוטפלים לבין שאר האוכלוסייה ( $F_{(1,6)}=5.1$ ,  $P=0.065$ ). בזכרים המוטפלים, זמן הזוגיות קצר במעט יחסית לשאר האוכלוסייה ( $199.3\% \pm 31.2\%$  לעומת  $267.6\% \pm 45.8$ ), וזמן הרווקות ארוך במעט יחסית לשאר האוכלוסייה ( $103.3\% \pm 30\%$  לעומת  $35.2\% \pm 45.8$ ) (רווקים לכאורה, ועם בת זוג N=8).

**נקבות טריטוריאליות – רווקות:** נמצא רק מקרה אחד בו נקבה שהתה בטריטוריה לבדה ללא בן-זוג, בעונת הקינון (18 ימים שמהווים 6% מהשנה). טריטוריה זו התבססה בין טריטוריות ותיקות, והיתה קצרת ימים עם מחזור קינון מוצלח (56 ימים – 18.4% מהשנה). נקבות נותרו בודדות בטריטוריה למספר



שעות או יום-יומיים עד לשמופיע זכר חדש, ולרוב היתה חפיפה בין הזכרים המתחלפים, כך שהנקבה נמצאת עם בן-זוג קרוב ל- 100% מהזמן.

### 3.11 ג' תחלופה בטריטוריות ובהרכב הזוגות

בתחלופת הצופיות באוכלוסייה, ניתן למיין פרטים לוותיקים לעומת החדשים: פרט ותיק - צופית מטובעת מעונת קינון קודמת, שנמצאת בטריטוריה גם בסתו 10-11/1993. פרט חדש - פרט שמופיע אחרי סיום עונת קינון קודמת, החל מהסתו (10-11/1993). במעבר מעונת הקינון 1993 לעונת הקינון 1994, מתוך 48 זוגות טריטוריאליים של שנת 1994, נמצא כי: 19% מן הפרטים הוותיקים (מעונת הקינון 1993) ממשיכים גם לעונת 1994 - 10 נקבות, מתוך 53 נקבות, ו- 11 זכרים מתוך 58 זכרים. 15% מהנקבות (N=8), ו- 17% מהזכרים (N=10) גם נוכחים בסיום עונת הקינון 94. מהפרטים הנ"ל יש הרכב של 6 זוגות ותיקים, 12.5% מהזוגות, שגם מסיימים את הקינון בקיץ 94. אין הבדל בין זכרים לנקבות במספר הפרטים הוותיקים לעומת החדשים שמופיעים בתחילת שנה (המבחן המדויק של פישר  $P=1$ ).

ההרכב הנפוץ במונוגמיה החברתית באוכלוסיית הצופיות היה של זכר אחד ונקבה אחת. מלבד זאת היתה גם מונוגמיה סדרתית, שבה היתה תחלופה של אחד מבני הזוג או שניהם: בשלוש טריטוריות (6%) היו זכר אחד ונקבה שהתחלפה, וסכ"ה היו עם זכר זהה שתי נקבות זו אחרי זו. מביניהם, שני זוגות גידלו גוזלי EPP. בחמש טריטוריות (10%) היתה נקבה אחת עם שני זכרים זה אחרי זה. מביניהם, בטריטוריה אחת היתה הנקבה קבועה כל השנה, והזכר התחלף שלוש פעמים (סה"כ היו ארבע זכרים זה אחרי זה עם אותה הנקבה). בטריטוריה אחת היתה תחלופה גם של הזכר וגם של הנקבה במשך השנה. בטריטוריה זו היו הגוזלים צאצאים גנטיים לבני הזוג החברתיים. בנוסף למונוגמיה, הרכב זוגי אחד היה של פוליאנדריה חלקית, של נקבה עם שני זכרים בו-זמנית במשך חודש יולי-אוגוסט. הנקבה סיימה לגדל גוזלים, שפרחו מהקן והאכלו גם על-ידי הזכר בטריטוריה אחת, ובטריטוריה שנייה הצמודה לה, החלה הנקבה לבנות קן עם הזכר השכן כבן-זוג נוסף.

### 3.III מורפולוגיה של בני-הזוג

על-מנת למצוא תכונות מורפולוגיות המאפיינות צופיות המעורבות בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, נלקחו מדידות גוף שונות (ראה שיטות). נמצא כי בבחינת מימדי גוף (משקל גוף, אורך כנף, זנב, מקור) אין הבדל מובהק בין הקבוצות לפי שיעורי האבהות בגוזלים, לגבי זכרים ולגבי נקבות (נספח 3). בצופיות קיים דימורפיזם זוויגי, בו הזכר גדול מהנקבה בכ- 9% בממוצע (Zilberman 1998/1989). לכן נבדק גם הפרש המדידות בין נקבה לזכר, בתוך כל זוג. נמצא כי גם בהשוואת נקבות, יחסית לבני-זוגן (באחוזים מהערך הנמדד של הזכר), אין הבדל מובהק בקבוצות לפי נוכחות של אבהות מחוץ לקשר הזוגי בגוזלים (ראה נספח 3).

## דיון

מונוגמיה נחשבת למערכת רבייה הנפוצה ב- 90% ממיני הציפורים (Lack 1968), אם כי קשר זוגי ארוך טווח מתקיים במספר קטן יחסית של מינים: בכמחצית מבין 28 הסדרות בעופות, ובכחמישית מבין 159 המשפחות. מספר דרכים לשמירת הקשר הזוגי נצפו במינים בעלי קשר זוגי רציף. הקשר הזוגי עשוי להישמר על-ידי התנהגויות הדדיות כגון: קריאות קשר, דואטים, נגיעות מקור, ניקוי נוצות הדדי, ריקוד או טקס אחר, הגנה של הזכר על הנקבה מפני זכרים וטורפים, או האכלתה (סקירה ב- Black 1996b). ההשקעה בהתנהגויות אלה היא כנראה בעלת מחיר יקר. התדירות שבה שומרים בני הזוג על קרבה פיזית במשך השנה כולה, משפיעה כנראה על הצלחת הרבייה, אך לא ביחס ישיר (Rowley 1983). לקשר הזוגי ניתנה עד כה חשיבות כאמצעי לגישה בלעדית של הזכר לנקבה. אך יש גם פרשנות אחרת לזוגיות, המייחסת חשיבות לכושרם של בני הזוג להחזיק במשאבים לקינון ולהשרדות, כלומר מייחסת חשיבות לטריטוריה (Black 1996b).

### טריטוריאליות מחוץ לעונת הקינון

בעבודה זו נמצא, כי ההשקעה בהחזקת הטריטוריה היא על בסיס שנתי, וכי זכרים, וגם נקבות, ממשיכים בהתנהגות טריטוריאליה גם מחוץ לעונת הקינון. ממצאי עבודה זו עולה, כי ניתן לצרף את הצופית הארץ-ישראלית למספר המועט של מינים השומרים על אותה הטריטוריה גם מחוץ לעונת הקינון, בדומה למין עקעק *(Gymnorhina tibicen)* Australian Magpie, ובדומה למין לילית מצויה *(Strix aluco)* Tawny Owl (Brooke & Birkhead 1991). הטריטוריה מחוץ לעונת הקינון בצופיות זהה במיקומה לזו שבעונת הקינון, והיא אינה טריטוריה לתזונה בלבד, כפי שנמצא אצל אדום החזה *(Erithacus rubecula)* European Robin, הנחילאלי *(Motacilla alba)* Pied Wagtail, מיני חנקן *(Lanius)* Shrikes, מיני קוליברי *(Nectarinia)* Hummingbirds, ומיני צופיות (Brooke & Birkhead 1991).

במינים רבים, מגיעה ההתנהגות הטריטוריאליה של הזכר לשיאה בזמן פוריות הנקבה, ומצביעה על כך שתוקפנות טריטוריאליה עשויה לשמש להבטחת אבהות (Birkhead 1979; Moller 1987b; Langmore 1996). ניסויי סילוק של זכרים במין *(Agelaius phoeniceus)* Red-winged blackbird הראו, כי

נוכחותם בטריטוריה הקטינה את מספר ניסיונות הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי (Westneat 1994). Moller (1990a) מצא, כי גודל הטריטוריה בסנונית רפתות (*Barn swallow, Hirundo rustica*) ובגבתון צהוב (*Yellowhammer, Emberiza citrinella*) השתנה, והיה מקסימלי בתקופת הפוריות. מכאן הציע, כי וריאציה בגודל הטריטוריה היא חלק משמירת הנקבה (אך גם נמצא שאין זה כך - Dunn 1992; Moller 1992). במין סתרי (*Prunella modularis*) Dunnock הראה Langmore (1996), שטריטוריית הקינון משמשת בלעדית להגנת הנקבה.

רוב המחקרים לבחינת רמת התוקפנות הטריטוריאלית של הזכר על-ידי הצבת פוחלץ של פולש, נערכו בעונת הקינון (Birkhead & Moller 1992a). בעבודה זו נבדקה התוקפנות גם מחוץ לעונת הקינון, ונראה כי רמת התוקפנות של הנקבה בעונה זו נשמרה גבוהה יותר לעומת הזכר. שיעור הווקאליות הכללית של בני הזוג היה גבוה – אצל הזכר היה שיעור הווקאליות דומה לזה שבעונת הקינון (83% מהזמן), ואצל הנקבה קרוב לפי שניים יותר (50% מהזמן) מאשר בעונת הקינון. בעניין הווקאליות עולות מספר שאלות: האם הנקבה ווקאלית במידה דומה גם מחוץ לטריטוריה, כשנמצא שהיא נעדרת כ- 90% מהזמן מהטריטוריה? למי פונה או על מי משפיעה ווקאליות הזכר והנקבה - שמירת קשר עם הפרטנר החברתי, משיכת פרטנרים פוטנציאליים חברתיים או להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי בעתיד, או דחיית פולשים. התשובה לשאלה זו עשויה להתקבל בעזרת ניסוי של סילוק נקבה או זכר טריטוריאלים, לסירוגין, מחוץ לעונת הקינון.

היעדרות הנקבות מהטריטוריה כפולה מזו של זכרים. בהתחשב בעובדה שנקבות לרוב סמויות, ניתן לשער, כי נוכחות הנקבות בשטח גבוהה מזו שידועה מן התצפיות. הניסוי של הכנסת פולש לטריטוריה לא הגדיל את שיעורי הנוכחות של בעלי הטריטוריה כפי שהיה צפוי לעומת הביקורת, אלא רק את מהירות איתורם. בכך מאשר הניסוי את אמינות הנתונים שנאספו על נוכחות שני בני הזוג בטריטוריה, כי הערכת הנוכחות היתה דומה למצוי.

יחס הזוויגים שנמצא בעבודה זו מחוץ לעונת הקינון היה 1 נקבה : 5-6 זכרים. יחס זוויגים זה מצביע על כך שנקבות הן גורם מגביל במציאת פרטנר לקינון. ואכן נמצא, שזכרים טריטוריאלים רווקים נוכחים גם בעונת הקינון וגם מחוצה לה. ולעומת זאת, נקבה טריטוריאלית רווקה היא תופעה נדירה, שנצפתה רק במקרה אחד. נמצא, שניתן למיין את מעמד הרווקים לפי אופי היעדרות הנקבה: רווקים אמיתיים, שאין

להם בת-זוג בפרק זמן מסוים בשנה, לעומת רווקים לכאורה, שיש להם בת-זוג אך היא נעדרת מהטריטוריה פרק זמן כלשהו מחוץ לעונת הקינון, וחוזרת ומופיעה לתחילת הקינון.

בעבודה זו נמצא כי ההשקעה בנוכחות בטריטוריה מחוץ לעונת הקינון קטנה באופן מובהק לעומת עונת הקינון, לגבי כל אחד מבני הזוג לחוד ויחד בו-זמנית, אך שיעור הווקאליות היה גבוה. למרות הנוכחות הנמוכה, 20% מהפרטים עקביים בהחזקת טריטוריה זהה ובהרכב זוגי זהה מעונת קינון קודמת לעונת קינון עוקבת. השונות הגבוהה במרכיב הנוכחות, מחוץ לעונת הקינון, מבטאת את השוני האינדיבידואלי בהשקעה בשמירת הטריטוריה. התוקפנות הטריטוריאלית באה לידי ביטוי בניסוי החשיפה לפולש, שגרם לקיצור זמן איתור בעלי הטריטוריה. על מידת הקרבה של בני הזוג לפולש, פועלים גם גורמים מגבילים, המשתנים במשך השנה ובין הזוגות, כגון מידת שמירת הנקבה. כך שמידת הקרבה לפולש לא משקפת בהכרח יחס ישר לתוקפנות הטריטוריאלית.

קיים קושי להבחין בין נאמנות לבן-זוג ולבין נאמנות לטריטוריה, כאשר האחד עשוי להיות תופעת לוואי של השני (Choudhury 1995; Ens et al. 1996). יתכן שטריטוריאליות מחוץ לעונת הקינון בצופיות היא אמצעי להשקעה בשמירת הקשר הזוגי, כך שיתקיים גם בעונת הקינון.

### שמירת הנקבה

שמירת נקבה ברוב המינים מורכבת מנוכחות של הזכר בקרבת בת-זוגו הפורייה, ומתנועה שלו בעקבות תנועותיה. נוכחותו בקרבתה מאפשרת לו למנוע מזכרים מתחרים גישה אליה, ולמנוע מן הנקבה גישה לזכרים. במינים רבים, הזכר ששומר נוכח במרחק של 5-10 מטרים מהנקבה במשך רוב תקופת הפוריות (לדוגמה Davies 1992). אך יש גיוון רב באינטנסיביות השמירה. יש מינים שבהם השמירה רופפת, כגון *Emberiza citrinella*; Indigo bunting (*Passerina cyanea*); *Agelaius phoeniceus* (Sundberg 1992; Westneat 1987a, 1993). ובקיצוניות האחרת יש מינים שבהם השמירה הדוקה, כגון *Pica pica*, Birkhead 1979) Magpies, ו- *Columba livia* Feral pigeon, שבו שומר הזכר בכל עשרת הימים של הפוריות על מרחק קבוע של כ- 60 ס"מ (Lovell-Mansbridge 1995). יש שני מינים שבהם השמירה קיצונית עוד יותר, על-ידי מגע פיזי רציף עם בת הזוג. במינים רבים, מגיעה שמירת הנקבה לשיאה בזמן פוריות הנקבה (Birkhead 1979; Moller 1987b; Langmore 1996). בסנונית

רפתות (*Hirundo rustica*) במושבות שבהן הסיכוי להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי גבוה יותר, נקבות נטו להיות תחת שמירה הדוקה יותר מאשר אלה שקיננו בזוגות סוליטארים (Moller 1987a).

ידוע, כי בנוכחותו של בן-הזוג, לרוב לא יזמו נקבות הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי (Birkhead 1998a,b; Birkhead & Moller 1998). לכן רק עם סילוקו עשוי להתאפשר שינוי התנהגותי של הנקבה. במטרה לבדוק את השפעת ההיעדרות הזמנית של בן-הזוג על התנהגות הנקבה והחלטותיה לגבי אבהות, סולקו זכרים בעבודה זו לשעה בסמוך למועד ההטלה. ההשפעה הצפויה של סילוק זמני של הזכר בסמוך למועד ההטלה מורכבת. עלייה בשיעור האבהות מחוץ לקשר הזוגי עשויה לבטא מספר אפשרויות בחירה של הנקבה (MacDougall-Shackleton et al. 1996). בנוסף לכך, סילוק הזכר עשוי להיות חסר השפעה על התנהגות ואבהות, אם קיים מחיר כבד לנקבה בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי.

מעט מחקרים מציגים פירוט התנהגותי למרכיביו, אשר ניתן להשוות אליהם את הממצאים מעבודה זו. לרוב מציינים בהם אם הנקבה יצאה מן הטריטוריה בזמן סילוק הזכר ויזמה הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, או אם דחתה או קיבלה את ניסיונות ההזדווגות מזכרים שביקרו אותה בטריטוריה המקורית. אחד המחקרים המפרט מרכיבים התנהגותיים הוא של McElroy & Ritchison (1996) בניסוי סילוק זכר של Northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*). McElroy & Ritchison (1996) מצאו, בדומה לממצאים בעבודה זו, שלסילוק הזכר לא היתה השפעה על התנהגות הנקבה. המרכיבים שהם בדקו היו: שיעור הווקאליות של הנקבה, התנועות לייחודת זמן, והמרחקים שעברה הנקבה לייחודת זמן. מסקנתם היתה, כי הווקאליות של הנקבה אינה משמשת למשיכת בני-זוג חדשים, וכי הנקבה אינה אקטיבית בחיפוש בני-זוג חדשים. במחקר נוסף של Klatt & Ritchison (1994), על Eastern screech-owls (*Otus asio*) נבדקו שיעורי התנועה בטריטוריה והשירה של נקבות וזכרים, לאחר סילוקם לסירוגין. הם מצאו, שסילוק זמני של אחד מבני-הזוג בתקופה שלפני הקינון גרם להעלאת שיעורי השירה והתנועה אצל הבן-זוג הנותר. עלייה זו הוסברה כחיפוש אחרי בן-הזוג הנעדר, או במשיכת בן-זוג חדש. זכרים שרו ונעו בטריטוריה יותר מנקבות. מסקנתם היתה, כי יתכן שסדר העדיפויות של זכרים שונה משל נקבות, או שהם יותר אקטיבים בחיפוש בת-זוג חדשה. בניסויי סילוק זכר בעלויות חורף (*Phylloscopus collybita*), נקבות לא עזבו את הטריטוריות, ודחו ניסיונות של הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Rodrigues 1998). במחקרים נוספים, סולק הזכר במועד "חלון ההזרעה", ולא נמצאו שינויים התנהגותיים גם-כן.

הזדווגויות בין בני הזוג והזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי ב- Northern fulmar (*Fulmarus glacialis*), ירדו בתדירותם 20 יום לפני ההטלה, והגיעו למינימום 9 ימים לפני מועד ההטלה (Hunter 1998).

בעבודה זו נמצא, כי הנקבה נוכחת לבדה בטריטוריה (ללא בן-זוגה) רק 4%-6.3% מהזמן בשלב של לפני-הפוריות ובשלב הפוריות. לעומת זאת, בשלב של אחרי-הפוריות היא לבדה פי 4-5 יותר (24% מהזמן). המרחק הפיזי בין זכר לבת זוג אינו שונה באופן מובהק בין שלבי הפוריות ומחוץ לעונת הקינון, בניגוד לממצאים על שמירת נקבה במינים אחרים (סקירה ב- Birkhead & Moller 1998). אך בפועל, צמוד הזכר לנקבה, וכאשר הנקבה יוזמת תנועה במרחב הטריטוריה, נע הזכר בעקבותיה. תנועה של הזכר שלא בעקבות הנקבה, מופיעה בגיחות לשירה מלאה, בסילוק פולשים, ובאינטראקציות תוך-זוגיות שביוזמת הזכר, כגון חיזור, מרדף, חילוף מקומות ובדיקת אתרי קינון. המרחק המוחלט, כפי שנמדד בעבודה זו בין בני-הזוג, אינו מדד לשמירת הנקבה בצופיות. לצופיות אופיינית תנועת מעקב מקבילה של הזכר אחרי הנקבה - בשני מישורים במרחב - הזכר נע בין נקודות גבוהות יחסית בנוף, והנקבה נעה בחלק הנמוך של הנוף. לכן, נראה, כי מדידה של מרחק ההיטלים של בני הזוג זה מזה עשויה היתה לשקף טוב יותר את השינויים במרחק בין הזכר לנקבה, מאשר מרחק מוחלט ביניהם.

זכרים במינים רבים שרים על-מנת למנוע פלישות טריטוריאליות. השירה מופיעה לרוב כאשר הנקבות קרובות למועד ההטלה, וגם בבוקר המוקדם, שני מועדים שבהם הנקבות פוריות. כיום ברור, כי "חלון ההזרעה" אינו אופטימלי להפריה (Birkhead et al. 1996). Moller (1991b) הציע, שלשירת הזכר תפקיד בשמירת אבהות: בהנחה שלשירה יש מחיר, מפרסמים זכרים את כשירותם הכוללת באמצעות שירה כלפי זכרים אחרים. ובהנחה ששירה היא סיגנאל אזהרה לא להשיג גבול, ישתלם לשיר בתדירות גבוהה כדי להקטין פלישות. לרעיון זה מעט תמיכה עובדתית, ומסתבר שלמעשה יורדת תדירות השירה במשך תקופת פוריות הנקבה (Westneat 1993a,b; Sheldon 1994; Rodrigues 1996). לעומת זאת הוכח, כי השירה משמשת אמצעי להבטחת אבהות בסתרי צוקים *Alpine accentor* (*Prunella collaris*) ובסתרי מצוי *Prunella modularis* (Langmore 1996).

בעבודה זו נמצא, כי שיעור השירה המלאה (40%-50% מהזמן) והווקאליות הכללית (83% מהזמן) של הזכר דומים בכל שלבי הפוריות. הנקבה ווקאלית 40%-43% מהזמן בשלב לפני-הפוריות ובשלב הפוריות, ובשלב אחרי-הפוריות - 11% מהזמן בלבד. למרות שנוכחות הנקבה סמויה רוב הזמן בסבך, היא עשויה להיות מאותרת על-ידי הזכר על-ידי השמעת קולה. הווקאליות מאפשרת איתור של בן הזוג ושמירת

קשר, ומשיכת זכרים אחרים. מתצפיות נראה, כי נקבה שאינה משמיעה קול יכולה "להיעלם" לבן-זוגה השווה בתחום קרוב אליה. שתיקתה של הנקבה היא כנראה האמצעי שלה להיעלם מהשגחת בן זוגה, ומתחום הטריטוריה. זאת עלה בעקבות תצפיות בהן נקבה שהתה בסבך ללא השמעת קול, בזמן שבן-זוגה חיפש אחריה בתנועה ובקריאה הלוך ושוב, בתחום בו היה עימה לאחרונה בקשר ווקאלי, ללא הצלחה באיתורה, עד ששוב השמיעה קול. נקבה שקטה אינה מאותרת גם על-ידי זכרים אחרים.

המרכיבים ההתנהגותיים של הנקבה בזמן היעדרות בן-זוגה בניסוי סילוקו בעבודה זו, והמרכיבים ההתנהגותיים של שני בני הזוג לאחר שחרורו של הזכר, לא נמצאו שונים באופן מובהק לעומת הביקורת בניגוד לצפוי. המרכיבים הם: נוכחות, מיקום, עמדה, ווקאליות, ומרחק בין בני הזוג לאחר שחרור הזכר. ניתן לומר, שהווקאליות של הנקבה לא היתה אמצעי למשיכת זכרים מתחרים, למרות העלייה הגבוהה במספרם בטריטוריה. לכן נראה שהווקאליות של הזכר היא זו שמנעה מפולשים להיכנס. בטריטוריה הופיעו פי 5-6 זכרים, ונקבות פי 10, לעומת הביקורת. הופעת הזכרים היתה צפויה יותר מאשר הופעת הנקבות. בהיעדר הזכר, יתכן שקל יותר לנקבות פולשות לסלק את הנקבה הטריטוריאלית ולתפוש את מקומה. יתכן, שפרטים שהוגדרו כנקבות, הם זכרים צעירים לפני ניצוי בוגר. חיזור וניסיונות הזדווגות בין בני-הזוג נצפו מיד עם שחרורו של הזכר לאחר סילוקו לשעה. מתוך כ-150 ניסיונות לסלק זכר, אלה שנערכו במועד שלאחר סיום בניית הקן, כלומר סמוך מאוד לתחילת ההטלה, לא הביאו ללכידה, עקב צמידות של הזכר לנקבה והתעלמותו מהזכר הפולש (בכלוב). ניסיונות אלה מראים, כי בתקופה זו שמירת הנקבה היא בשיאה. זאת בניגוד להצלחת לכידות של זכרים, מחוץ לעונת הקינון ובשלב של אחרי-הפוריות, לשם טיבוע.

מן התוצאות של ניסויי סילוק זכר בעבודה זו, לא נמצא קריטריון ישיר המצביע על הנקבות כיוזמות הזדווגיות מחוץ לקשר הזוגי. אי-הופעת שינוי התנהגותי בנקבה תואמת את הידוע על "חלון ההזרעה" – אין הוא מועד אופטימלי להצלחה של הפריה, כולל הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי (Birkhead et al. 1996); כמו-כן, לא נצפו שינויים התנהגותיים של בני הזוג בשמירת נקבה והזדווגויות במועד זה (Birkhead & Moller 1992a). המסקנה מניסוי הסילוק תואמת את הממצאים לגבי "חלונות EPC" – ההזדמנויות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי מתקיימות כנראה על פני תקופה רחבה יותר מאשר הימים הסמוכים להטלה. אי-שינוי התנהגותי בניסוי במרכיבים אלה מצביע על-כך שנקבות אינן עוזבות את הטריטוריה מיד עם סילוק בן-זוגן, כאשר הן משוחררות משמירת הזכר. אך נתוני הנוכחות הטבעית של הנקבה



מראים, כי נקבות נעדרות זמן ניכר מהטריטוריה, והמסקנה האפשרית מכך היא, כי הנקבה יוזמת הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי.

למעשה לא נצפתה בפועל הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי בעבודה זו, אך נצפו חיזורים של זכרים שכנים בטריטוריה של הנקבה, לאחר שסולק בן-זוגה במסגרת הניסויים. היוזמה בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי מיוחסת בדרך-כלל לנקבה (Wagner 1991). מלבד זאת קיימת בספרות גישה מקובלת, שהנקבה היא זו ששולטת במהלך ההזדווגות מבחינה התנהגותית (Birkeah & Moller 1992, 1998), ועקב המבנה האנטומי של אברי הרבייה בעופות. הזדווגות מוצלחת מחייבת הצמדת קלואקות (מלבד סדרת האווזאים) רק אם הנקבה תאפשר זאת לזכר (Wagner 1991).

יש מעט מאוד הוכחות לתיאוריות האלטרנטיביות לתיאוריית הבטחת האבהות, המסבירות את הקרבה הפיזית בין בני הזוג. התיאוריות הן: הגישה להזדווגויות, חיזוק הקשר הזוגי, הקטנת סיכוני טריפה של הנקבה, הקלה על חיזורי האכלה, הקטנת הטרדות של הנקבה על-ידי זכרים, ותופעת לוואי מהקטנת מרחקי תנועה של הנקבה (Lumpkin et al. 1982; Gowaty & Pilssner 1987; Birkhead & ) (Moller 1992a; Dickinson & Leonard 1997). Birkhead & Moller (1998) טוענים, שההוכחות לתיאוריית הבטחת האבהות לגבי שמירת הנקבה הן עקביות. אך Dickinson & Leonard (1997) טוענים, שקשה לבחון את תיאוריית הבטחת האבהות לגבי שמירת הנקבה, ושניסויי סילוק זכר בסמוך להטלה אינם מבהירים את תפקיד שמירת הנקבה. בדומה לכך, Gowaty & Plissner (1987), ו-Petrie (1992) טוענים, כי חשיבות שמירת הנקבה במניעת הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי נתונה לויכוח, משום שיתכן שתפקודים אחרים קיימים לדגמי ההתנהגות הנצפים בשמירת הנקבה.

בעבודה זו נמצא, כי הזכר שומר על בת-זוגו בשלב של לפני-הפוריות ובשלב הפוריות של בת-זוגו, אך יחד עם השמירה, משולבת האפשרות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. למעשה קשה להפריד בין שני תפקודים אלה ולציין באיזה מן השלבים בפוריות קיימת באופן מובהק שמירת הנקבה ובאיזה מהם יש הזדמנות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. בצופיות, נמשכת שמירת הנקבה לאחר סיום תקופת הפוריות גם מחוץ לעונת הקינון - הנקבה נותרת בטריטוריה ללא בן-זוגה 2.6% מהזמן - ממצא זה רומז על תפקיד אחר או נוסף שיש לשמירת הנקבה. מאחר שלשמור על הנקבה זו השקעה אנרגטית, שבאה על חשבון פעילויות חיוניות אחרות כתזונה, היא עשויה לשקף את כשירותו הכוללת של הזכר (כגון לגבי תכונות אטרקטיביות ליצירת צאצאים, וכושר גידול צאצאים). תפקוד בן-הזוג בהאכלת הצאצאים נחשב

כאמצעי עבור הנקבה למדוד את יכולת ההשקעה של הזכר (Mock & Fujioka 1996). בדומה למדד האכלת גוזלים, עולה הצעה חדשה לתפקידה של שמירת הנקבה בצופיות - שהיא אינה רק המניע להבטחת האבהות - אלא אמצעי של הנקבה לבחון את איכות-כשירות הזכר. נקבה עשויה לבחון את בן-זוגה באמצעות תיפקודו בשמירה עליה, מבחן שתוצאותיו יהוו החלטה על האבהות לצאצאיהם.

### ”חלונות EPC” - ההזדמנות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי

שמירת הנקבה מהווה אמצעי להבטחת אבהות במינים מונוגמים רבים. השונות התוך-מינית והבין-מינית בשמירת הנקבה עשויה להיות תוצאה של מחיר ורווח יחסיים. הרווח הוא הירידה בהסתברות להיות מוטפל (Cuckolded); המחיר כולל עלייה בצרכים אנרגטיים של הזכר וירידה ביעילות חיפוש מזון (Davies 1985; Lamprecht 1989; Moller 1987a; Westneat 1994), וכנראה גם חשיפה גבוהה יותר לטורפים (Birkhead & Moller 1998). יתכן גם, שהזכר אינו עוזב את השמירה על בת-זוגו ואינו מחפש הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, כדי לשמור על מאגרי הזרע שלו לבת-זוגו (Birkhead 1998). מחיר נוסף לשמירת הנקבה הוא ירידה בהזדמנויות של הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי ( Grafen 1980; Moller 1985; Brodsky 1988).

מבחינה תיאורטית, עם סיום תקופת הפוריות של בת-זוגו משוחרר הזכר ממגבלות השמירה והסיכון לאיבוד אבהות, והוא עשוי להשקיע יותר בפעילויות אחרות, כולל הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. ברוב המינים יש לשמירת הנקבה קדימות על חיפוש הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, ושתי הפעילויות לרוב נפרדות זו מזו בזמן (Birkhead & Moller 1992a). לדוגמה, בסולה (Blue-footed booby ) *Sula nebouxii* זכרים מזדווגים עם נקבות שכנות לפני שבנות זוגן פוריות, והנקבות מזדווגות עם זכרים אחרים לפני שלב הפוריות שלהן ובשלב הפוריות עד סמוך להטלת הביצים ( Osorio-Beristain & Drummond 1998).

בעבודה זו נמצא, כי ההיעדרות הגבוהה של שותף או שותפה לקינון באחד משלבי הפוריות עשויה להצביע על פרק זמן המנוצל להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, ושהרווח מכך עולה כנראה על המחיר. ”חלונות EPC” עשויים להיות לשני בני הזוג כלהלן :

א. **לזכר** - "חלונות EPC" הם בשלב הפוריות של בת-זוגו ובשלב של אחרי-הפוריות, שהם שונים באופן מובהק מהשלב של לפני-הפוריות, במרכיבים הבאים: 1. היעדרות הזכר היא 24% בשלב שלפני-הפוריות, אך בשלב הפוריות ואחרי-הפוריות ההיעדרות עולה ל- 40% (הנקבה נשארת בלעדיו בטריטוריה בשלב אחרי-הפוריות פי 4 לערך [24%] מהזמן מאשר בשלב הפוריות והשלב של לפני-הפוריות); 2. הזכר משמיע שירה מלאה בכמצית מהזמן בשלב הפוריות ולפני-הפוריות, לעומת כשליש מהזמן בשלב של אחרי-הפוריות; 3. הזכר נמצא בעמדה חשופה 85% מהזמן בשלב הפוריות ולפני-כן, לעומת 66% בשלב אחרי-הפוריות; 4. הזכר נמצא בשוליים 11% מהזמן בשלב הפוריות ו- 15% בשלב של אחרי-הפוריות, המהווים פי 4-6 יותר מהשלב של לפני-הפוריות (2.3%).

ב. **לנקבה** - "חלונות EPC" הם בשלב של לפני-הפוריות ובשלב הפוריות עצמו, שהם שונים באופן מובהק מהשלב של אחרי-הפוריות, במרכיבים הבאים: 1. בשלב של לפני-הפוריות ובשלב הפוריות היעדרות הנקבה מהטריטוריה כפולה בזמן (65%) מאשר אחרי-הפוריות (34%) (הזכר נמצא לבדו בטריטוריה בשלב לפני-הפוריות ובשלב הפוריות כשליש עד מחצית מהזמן, לעומת חמישית הזמן אחרי-הפוריות); 2. הנקבה ווקאלית 40% מהזמן בשלבים לפני-פוריות ובפוריות, בדומה לתקופה שמחוץ לעונת הקינון (50%), לעומת כ- 10% מהזמן בשלב אחרי-הפוריות; 3. הנקבה נמצאת בשולי הטריטוריה 4% מהזמן בשלב הפוריות, ואחרי-הפוריות 2.6% מהזמן; 4. הנקבה נמצאת בשלב של לפני-הפוריות ובשלב הפוריות בעמדה חשופה 17% מהזמן, לעומת 3% בשלב של אחרי-הפוריות.

"חלון" נוסף לנקבה להיכרות עם שכנים הוא מחוץ לעונת הקינון: 1. נוכחות הנקבה בטריטוריה נמוכה (11%), עובדה הרומזת שנקבות משוטטות מחוץ לטריטוריה, כנראה כדי להכיר את הזכרים השכנים; 2. הנקבה ווקאלית ביותר, כמחצית מהזמן, בדומה לשלב הפוריות; 3. הנקבה נמצאת בשולי הטריטוריה 17% מהזמן; 4. הנקבה ניגשת ל"פולש" בניסוי, למרות ההפרעות של בן-זוגה, בשיעור דומה לזה שניגש בן-זוגה; בעונת הקינון נמנעת הנקבה מלגשת לכלוב ה"פולש".

מבחינת העקביות של החזקת הטריטוריה, צופיות-נקבות, יותר מאשר זכרים, עשויות להישאר באותה הטריטוריה לעונת הקינון העוקבת - 48% מהנקבות, לעומת 33% מהזכרים (Zilberman et al. 1999). מאחר שנקבות נוטות יותר מזכרים להיות קבועות בהחזקת טריטוריה, הן עשויות להיות מוגבלות יותר בבחירת בן-הזוג החברתי. פרטים שמחזיקים באותה טריטוריה בשנה העוקבת, הופכים להיות שכנים מוכרים. הזכרים המעורבים בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי בצופיות היו לרוב שכנים טריטוריאליים

(Zilberman *et al.* 1999). רוב המחקרים מציינים, שזכרים שכנים הם אלה האבות לגוזלים מחוץ לקשר הזוגי, יותר מאשר פרטים משוטטים (Johnson & Bjorklund & Westman 1983; Moller 1985; Weatherhead *et al.* 1994; Kermott 1989; Lifjeld *et al.* 1993; Stutchbury *et al.* 1994). לכן, ניתן לומר, כי מציאת בן-זוג חדש בעונה העוקבת עשויה להיות עם זכר, שנערכה עמו היכרות ב"חלון" ההזדמנות מחוץ לעונת הקינון.

### תדירות האבהות מחוץ לקשר הזוגי באוכלוסייה

בעבודה זו נמצא, כי האבהות מחוץ לקשר הזוגי בצופיות מופיעה בשיעור גבוה - 57% מהזוגות גידלו לפחות גוזל EPP אחד. שיעור זה אינו שונה באופן מובהק מזה שנמצא במחקר הקודם, המדווח על 48% (Zilberman *et al.* 1999). שיעור גבוה של אבהות מחוץ לקשר הזוגי בדומה לצופיות מדווח גם במינים אחרים בסדרת ציפורי השיר, שנבדקו באמצעות DNA fingerprinting (Sherman and Morton 1988; Gibbs *et al.* 1990; Morton *et al.* 1990; Lifjeld *et al.* 1993; Westneat 1990, 1993; Dixon *et al.* 1994; Stutchbury *et al.* 1994). טפילות תוך-מינית (intra-specific brood parasitism) לא אותרה בעבודה זו, אך הופיעה בשיעור נמוך מאוד במחקר הקודם, בדומה לממצאים מאוכלוסיית Tree swallows (*Tachycinata bicolor*, Lifjeld *et al.* 1993).

קשה להסיק מסקנה אם היה לניסוי סילוק זכר השפעה על שיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי באוכלוסייה, בגלל שגודל המדגם הסופי של בדיקות האבהות היה נמוך, עקב תקלות טכניות. השפעת סילוק זכר על שיעור האבהות מחוץ לקשר הזוגי מגוונת במינים השונים: לא היה שינוי בשיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי בעקבות סילוק זכר ביום הטלת הביצה הראשונה בעלוית אפורה Willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) (Bjornstad & Lifjeld 1997), בדומה לעבודה זו. בסנונית ערים House martin (*Delichon urbica*) (Riley *et al.* 1995) נמצא, שרק בחלק מן המקרים השפיע סילוק זכר על האבהות הגנטית. ניסויי סילוק זכר למשך יומיים במין Eastern bluebirds (*Sialia sialis*), גרמו לעלייה באבהות מחוץ לקשר הזוגי (MacDougall-Shackleton *et al.* 1996). למעשה, ניסויי סילוק זכר, ותוצאותיהם אינם מספקים תשובה חד-משמעית. Macdougall-Shackleton *et al.* (1996) מציעים שלושה הסברים אפשריים לעלייה באבהות מחוץ לקשר הזוגי בעקבות סילוק זמני של הזכר בזמן הטלה:

תיאוריית משיכת זכר ממלא-מקום ; תיאוריית השחרור משמירת הזכר להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי ; תיאוריית ההפסד של בן-הזוג בתחרות הזרע לזכר מתחרה בגלל ירידה בכמות הזרע.

### הדמיון הגנטי באוכלוסייה

מידת הדמיון הגנטי שנמצא באוכלוסיית הצופיות בעבודה זו היא גבוהה יחסית, בממוצע של  $BS=0.42$ . הדמיון הגבוה של BS באוכלוסייה זו עשוי לנבוע מקרבה גנטית בין פרטים. התפוצה של חלק מהצעירים, שמוצאם מטריטוריות בשטח העבודה, היא קצרת טווח. פרטים אלה נצפו תופשים טריטוריה שכנה לקינון. ערך גבוה של BS עשוי להיות תוצאה של תופעת המייסדים של אוכלוסיות הצופיות בארץ. הצופית, שנתגלתה לראשונה בארץ על-ידי טריסטרם (1884), נצפתה בזמנו באזורים מוגבלים ביותר. כיום, הצופית נפוצה יחסית ברוב הארץ, באזורים שיש בהם צמחי צוף המתאימים לתזונתה. כנראה שפרטים בודדים, אשר התבססו באזורים חדשים, יצרו את האוכלוסיות הקיימות כיום ואת "אפקט המייסדים".

### שלילת אבהות

איתור והערכה של מספר המקרים של שלילת אבהות עשוי להיות נמוך מן המצוי, וזאת בגלל וריאביליות גבוהה של ערכי BS בין פרטים באוכלוסייה, וממוצע גבוה של BS באוכלוסייה. כתוצאה מכך, יש מיעוט בהופעת פסים אלקטרופורטיים חדשים בדגמי הגוזלים שאבהותם מחוץ לקשר הזוגי, ודמיון גבוה של BS בין גוזלים לזכרים החברתיים שמאכילים, זכרים שאינם בהכרח האבות הגנטיים. במחקרים בהם BS היה נמוך יחסית לזה שבצופיות, בממוצע 0.23-0.32, מספר הפסים החדשים בדגמי הגוזלים היה גבוה יותר (Westneat 1990; 1993b; Stutchbury *et al.* 1994).

מאחר שערכי BS בין גוזל לזכר החברתי היו מושפעים מעט ממספר הפסים החדשים בדגם הגוזל, לא ניתן היה להסתמך על BS בלבד לשלילת אבהות. שלילת האבהות בעבודה זו התבססה על הופעת שלושה פסים חדשים או יותר בדגם של גוזל. הסתברותם של שלושה פסים חדשים להופיע בו-זמנית כמוטציות אקראיות היא אפסית, בניגוד לפס אחד עד שני פסים, היכולים להופיע בהסתברות נמוכה כתוצאה ממוטציות אקראיות. הנחות דומות נעשו במחקרים נוספים (Westneat 1990; Stutchbury *et al.* 1994; Weatherhead *et al.* 1994; MacDougall-Shackleton *et al.* 1996).

## אבהות מחוץ לקשר הזוגי וקינן סינכרוני

שיעור האבהות מחוץ לקשר הזוגי נמצא בקורלציה עם סינכרוניזציה בקינן במחקר קודם ( Zilberman et al. 1999 ), כפי שחזו Stutchbury and Morton (1995), וכפי שנמצא גם ב- Blue tit ( Parus caeruleus; Kempenaras et al. 1997 ). מתופעה זו ניתן להניח, כי שמירת הנקבה אינה יעילה כאשר הנקבות הן אלה היוזמות הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Kempenaras et al., 1997). Moller & Ninni (1998) מציינים, שסינכרוניזציה בקינן עשויה להיות גורם מרכזי ביצירת הזדמנויות לתחרות זרע - קינן סינכרוני יוצר בבת-אחת עלייה במספר הנקבות הפוריות. שתי גישות נפוצות ומנוגדות מתייחסות לכך :

**גישה 1 :** ההזדמנויות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי מוקטנות, כי קינן סינכרוני מגדיל את יחס הזוויגים האופרטיבי, ולכן מונע זכרים מלחפש הזדווגויות בגלל החפיפה הזמנית עם שמירת הנקבה (Birkhead & Biggins 1987). אפקט נוסף לקינן סינכרוני הוא, שמאמצי הפעילות להזדווגות מחוץ לקשר הזוגי של הזכר "נמהלים" בין יותר נקבות, והתוצאה היא פחות הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי על כל נקבה (Birkhead & Biggins 1987). מודל זה מתבסס על ההנחה, שזכרים מחפשים הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי.

**גישה 2 :** מציעה את ההיפך מהראשונה - קינן סינכרוני אמור לספק יותר הזדמנויות לתחרות זרע, מפני שקינן סינכרוני מספק לזכרים הזדמנות להזדווג עם יותר מנקבה אחת, בהנחה שנקבות מחפשות הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי כדי לתקן את בחירת בני-הזוג שלהן (Stutchbury & Morton 1994). גישה זו נתמכת כנראה על-ידי שיעור גבוה יותר של EPF במינים שמקננים סינכרונית ( Stutchbury & Morton 1995 ).

סינכרוניזציה קשורה ישירות לצפיפות הקינן. עבודה המציגה נתונים התנהגותיים בדומה לשיטת TAB המוצגת כאן, נעשתה בשתי צפיפויות קינן שונות במין Hooded warbler ( Wilsonia citrina, Tarof et al. 1998 ). נמצא, שהתנהגויות הזכר והנקבה היו דומות בשתי הצפיפויות. המסקנה שעלתה לגבי מין זה היא, שהקשר בין אבהות מחוץ לקשר הזוגי לבין צפיפות אינו קשר ישר ופשוט, כפי שמציינים זאת בסקירתם גם Westneat & Sherman (1997).

## בחירת הנקבה

לפי Westneat *et al.* (1990), סדר העדיפויות של נקבה בין טריטוריה לבן-זוג הוא: בעדיפות ראשונה נמצאת הטריטוריה הנבחרת על בסיס איכותה; העדפה שנייה היא של הזכר החברתי, כלומר הבטחת ההשקעה האבהית; והעדפה שלישית היא העדפת ותק וניסיון קודם - בקינון בטריטוריה ותיקה, או בקשר עם בן-זוג ותיק במינים ארוכי-קשר. בבחינת הפער שבין המצוי לרצוי, ניתן לחזות מתי ינקטו נקבות בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, אם אין התאמה בין הטריטוריה הנבחרת לבין הבחירה של הזכר ואיכותו.

בין המחקרים העוסקים במתאמים שבין אבהות מחוץ לקשר הזוגי לבין תכונות פנוטיפיות, מספר המחקרים שלא מצאו מתאמים אלה גדול מאלה המצביעים על קשר בין תכונות פנוטיפיות לבין אבהות מחוץ לקשר הזוגי. לא נמצאו מתאמים בין אבהות ומאפייני ניצוי במחקרים של Hill *et al.* (1994); Ratti (1995); Weatherhead & Boag (1995); et al. (1995); ולגבי תכונות זיווג אחרות לא נמצאו מתאמים עם אבהות ב- Weatherhead & Boag (1995); Wetton *et al.* (1995). בנוסף לכך, יש מחקרים אשר לא מצאו הבדלים בין זכרי EPP לבין האבות לכאורה, שגידלו את גוזלי EPP של הראשונים (Lifjeld *et al.* 1994; Dunn *et al.* 1993). המחקרים יוצאי הדופן הם אלה המצביעים על מתאם חיובי בין תכונות הזכרים לבין אבהות מחוץ לקשר הזוגי. התכונות של הזכרים הם: שירה, בקנית אירופית Great reed warbler (Hasselquist *et al.* 1996) *Acrocephalus arundinaceus*; וניצוי מבריק בזכר וגיל, בגבתון צהוב *Emberiza citrinella* (Sundberg & Dixon 1996); ניצוי וגודל גוף של הזכר, במין Yellow warbler (Yezerinac & Weatherhead 1997a) *Dendroica petechia*. במחקרים על בחירת בני-זוג במין צופית אחר (Evans 1991; 1993) *Scarlet-tufted malachite sunbird (Nectarinia johnstoni)*, נמצא, כי נקבות עשויות להעדיף זכרים בעלי זנב מוארך, בצורה מלאכותית.

Moller & Ninni (1998) מצאו בניחוח נתונים ממינים רבים, כי הביטוי של תכונות זוויות משניות היה ביחס חיובי עם אבהות, כלומר זכרים אטרקטיביים יותר איבדו פחות מהצלחת הרבייה בתחרות הזרע, מאשר זכרים עם תכונות מופחתות. בחלק מהמחקרים נמצא, כי יש לזכרים גם רווח בהצלחת רבייה בקינים אחרים (Saino *et al.* 1997; Yezerinac *et al.* 1996; Hasselquist *et al.* 1996). שני מחקרים ניסויים נעשו: הארכת זנב בסנונית רפתות *Hirundo rustica* (Saino *et al.* 1988; Moller 1988);

1997) ומניפולציות בטבעות צבעוניות בפינקים Zebra finch במעבדה (Burley et al. 1996). המסקנה משני הניסויים הייתה שיש קשר בין תכונות זוויג משניות להצלחת הפריה של הזכר.

בעבודה זו נמצא, כי בהשוואה בין הזוגות המגדלים גוזלים שאבהותם מחוץ לקשר הזוגי, לבין אלה המגדלים גוזלים גנטיים, ההבדל המובהק היחיד הוא במשך זמן הטריטוריאליות, בין הזכרים החברתיים המוטפלים (מגדלים גוזל EPP) לבין הזכרים החברתיים שאינם מוטפלים (כל גוזליהם הם צאצאיהם הגנטיים) - זכרים מוטפלים הינם טריטוריאליים 75% מהשנה, לעומת זכרים שאינם מוטפלים, שהם טריטוריאליים כ- 50% מהשנה. לא נמצא הבדל מובהק בין פרטים וזוגות לפי האבהות מחוץ לקשר הזוגי, במרכיבים הבאים:

1. מימדי הגוף של זכרים ונקבות מקננים, גם בהשוואת נקבות יחסית לבני זוגן - השוני נובע מדימורפיזם זוויגי, שבו ההפרש בין מימדי הזכר לנקבה הקטנה ממנו הוא 9%. על-מנת להגדיל את המדגם הנבחר, אוחדו נתונים של עבודה זו עם נתוני מחקר קודם (1999). לא נמצאו הבדלים מובהקים בין הקבוצות הנ"ל, בדומה לממצאים מכל אחת מהעבודות בנפרד (ראה נספח 4).
2. הצלחת הרבייה החברתית (מספר ניסיונות קינון, גודל תטולה, מספר גוזלים, פרחונים, צעירים, ופרטים שהגיעו לבגרות).
3. אורך החיים של הפרטים הטריטוריאליים - 2.7 שנים בממוצע לזכר, 2 שנים לנקבה.
4. תקופת הרווקות בזכרים - בממוצע הם נמצאים 20%-23% מהשנה ללא בת-זוג. נמצא רק מקרה אחד של נקבה רווקה.
5. משך זמן הטריטוריאליות של נקבות - הן טריטוריאליות 60% מהזמן בשנה - משך זמן זה כולל גם היעדרות מדומה שלהן מהטריטוריה, לכן בפועל הטריטוריה תפוסה על-ידי הנקבה פרק זמן ארוך יותר מזה המחושב.
6. המרכיבים ההתנהגותיים של בני הזוג לא היו שונים באופן מובהק בין זוגות המגדלים לפחות גוזל EPP אחד לעומת ממוצע האוכלוסייה. לא ניתן היה להשוות בין הזוגות המגדלים גוזל EPP לבין הזוגות המגדלים צאצאים גנטיים שלהם, עקב גודל מדגם קטן של האחרונים.

במחקר קודם (Zilberman et al. 1999) נמצא, שזכרי EPP היו בעלי כנף קצרה יחסית לזכרים עליהם נטפלו, אך לא היו שונים מהם במדדי גוף אחרים. מתוך שבעה זכרי EPP שזוהו, שניים היו בעצמם כאלו המגדלים גוזלי EPP. לא היו הבדלים בין זכרים מוטפלים ללא מוטפלים בהפרשי מידות גוף יחסית



לבנות זוגם. כמו-כן, לא היו הבדלים בין הנקבות לפי נוכחות גוזלי EPP, במימדי הגוף. בצופיות, זכר משוטט אחד בלבד נמצא, שהצליח ליצור צאצא מחוץ לקשר הזוגי, מתוך שבעה שזוהו, כל האחרים היו טריטוריאליים (Zilberman et al. 1999). תופעה זו עשויה לנבוע מהימנעותן של נקבות מלהזדווג עם זכרים משוטטים שאינם מוכרים כפי שמוכרים הזכרים השכנים. יתכן גם שלזכרים משוטטים הגישה לנקבות קשה יותר עקב התחרות עם הזכרים הטריטוריאליים.

האיכות היחסית של הזכר עשויה להיבחן היטב כאשר מספר זכרים מתחרים בו-זמנית ביניהם, תחת אותם תנאים הפועלים עליהם (Stutchbury and Morton 1995). הנחה זו יכולה להסביר את התופעה של התגודדות זכרים סביב צופית-נקבה, ומרדפים אחריה, לפני מועד ההטלה ולמרות נוכחות בן-זוגה השומר עליה (Goldstein & Yom-Tov 1988; Seiler & Prys-Jones 1989 for the Cape sugarbird, *Promerops cafer*). בעבודה זו נערכה שלילת אבהות של הזכרים החברתיים, או אישורה, אך לא זוהו אבות לגוזלי EPP. במחקר קודם (Zilberman et al. 1999) זוהו מקרי אבהות לגוזלי EPP, ונמצא כי רוב הזכרים היו שכנים. בצופיות, נצפו נקבות יוצאות מהטריטוריה ביום הטלת הביצה הראשונה בתטולה. במצבים אלה, על-סמך מידע קודם על את איכות הפרטנרים השכנים הפוטנציאליים, יכולות נקבות לנקוט הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי.

הצלחת הקינון של נקבות הצופית לא נפגעה למרות האבהות מחוץ לקשר הזוגי בצאצאים, בניגוד ל-*Agelaius phoeniceus* (Weatherhead et al. 1994). בצופיות, לא ידוע כיצד הזכרים מעריכים את הוודאות של אבהותם או ירידה בוודאות זו, ואיך הם מגיבים לכך. חוסר מתאם בין הצלחת רבייה לאבהות מחוץ לקשר הזוגי, עשוי להציע, כי נקבות אינן סובלות ממחיר הירידה בהצלחת הרבייה, של בני הזוג, בעקבות הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. נקבות עשויות להרוויח רווח חומרי מהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, כגון גישה למזון בטריטוריה שכנה או הגנה מטורפים על-ידי הזכרים המתחרים, כפי שנמצא ב-*Agelaius phoeniceus* (Gray 1996;1997). למרות שאפקט זה לא דווח באוכלוסיות מזרחיות של מין זה (Westneat 1992). מחקרים אחרים מראים, כי הנקבה כנראה משלמת בהגדלת ההשקעה ההורית כתוצאה מאבהות מחוץ לקשר הזוגי (Dixon et al. 1994; Moller & Tegelstrom 1997). הסיכון הפוטנציאלי של הרג גוזלים מופיע במקרים בהם שכנים פולשים לטריטוריה ומצליחים להפוך לבעלים בזמן גידול הגוזלים. הרג צעירים או ניסיון לכך תועד בצופיות (Goldstein & Yom-Tov 1988).

בסנונית רפתות (*Hirundo rustica*), הימנעות מהרג צעירים הוצע כהסבר להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Crook and Shields 1985).

בעבודה זו לא נמצאו הבדלים מובהקים בין פרטים לפי נוכחות גוזלים מחוץ לקשר הזוגי בתטולות. לכן, לא ניתן עדיין לענות על השאלה מהו היתרון שמשגיגות נקבות בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי.

לפי המודל הכללי של השפעת הפרט על קביעת האבהות בצאצאים (Birkhead & Birkhead 1998a,b; Moller 1998), נמצא בעבודה זו, כי האמצעים המשוערים שבעזרתם מכתיבים הנקבה והזכר את "כללי המשחק" בתחרות הזרע (Eberhard 1998) הם בשלב שלפני ההזדווגות: א. היכרות מקדימה עם השכנים מחוץ לעונת הקינון כפרטנרים פוטנציאלים לאבהות; ב. מוצע לראשונה בעבודה זו - שמירת הנקבה כאמצעי של הנקבה לבחון את כשירות הזכר לקבלת החלטות על הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. בנוסף לכך, בשלב הפוריות נוכחים בטריטוריה מספר רב יותר של זכרים באופן מובהק מאשר בשלב של לפני-הפוריות או אחרי-הפוריות. זכרים אלה רודפים אחרי הנקבה. הנקבה עשויה להשתמש במעופי-מרדף אלה לסלקציה בין הזכרים המתחרים (Hoi 1997). Eberhard (1998) מציע גם, כי הנקבה עשויה להכתיב תחרות נוספת על-ידי פרסום ההתרחשות של ההזדווגות על-ידי מעוף-מרדף עם בן-זוגה והמתחרים האחרים. התופעה שעשויה להתאים לכך בצופיות היא של המעוף בו הזכר אוחז במקורו בזנב הנקבה וכך עפים שניהם למשך כחצי דקה ועד יותר מדקה, בשלבי בניית הקן. המעוף מסתיים בשירה של הזכר ויתכן גם בהזדווגות (תצפיות אישיות, זילברמן ר.).

לסיכום, בעבודה זו נמצא, כי:

● שלב הפוריות הוא השלב שבו היעדרות שני בני הזוג גבוהה, לכן יש חפיפה ב"חלון EPC" עבור שניהם, למרות היות שלב זה המכריע בקביעת האבהות של בן-הזוג החברתי. בנוסף לשלב זה, יש לזכר "חלון EPC" בשלב של אחרי-הפוריות של בת-זוג, ולנקבה יש בשלב של לפני-הפוריות. שיעורי ההיעדרות הגבוהים של הנקבה הם ממצא עקיף לכך שהנקבה עוזבת את הטריטוריה וכנראה יוזמת הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. יתכן שמשך ההיעדרות הגבוה יחסית בתקופה זו מצביע על מרחק שוטטות גדול יחסית לשלב של אחרי-הפוריות. נראה ששמירת הנקבה על-ידי בן-זוגה אינה גורם שמגביל את הנקבה, משום שגם כאשר סולק הזכר בניסוי, לא יצאה הנקבה מהטריטוריה, כנראה מסיבות אחרות. "חלון" נוסף להיכרות עם שכנים, עבור הנקבה הוא בתקופה שמחוץ לעונת הקינון.

● מאפיינים התנהגותיים שונים בין בני הזוג החברתיים המוטפלים לעומת אלה שלא הוטפלו, לא נמצאו, מלבד משך זמן טריטוריאליות - זכרים שהינם טריטוריאליים זמן רב יותר, היו אלה שהוטפלו. לכן, לא ניתן עדיין לענות על השאלה מהו היתרון לנקבה בצופיות לשנות את הבחירה הראשונית שלה בזכר חברתי. אך ניתן לומר, כי השיעור הגבוה של אבהות מחוץ לקשר הזוגי בצופיות עשוי לשקף את היותו אמצעי משמעותי, עבור הנקבה, לתיקון הבחירה של בן-זוג חברתי.

● זכרים משקיעים בטריטוריאליות ובשמירת הנקבה גם מחוץ לעונת הקינון. מחוץ לעונת הקינון, גם הנקבה טריטוריאליית. איכות מרכיביהן של ההתנהגות הטריטוריאליית והזוגיות מחוץ לעונת הקינון קטנים באופן מובהק לעומת עונת הקינון. אך למרות זאת, מבין 48 הזוגות, 20% ממשיכים להחזיק בקביעות באותה חלקת שטח מעונת קינון אחת לשנייה, ובהרכב זוגי מלא, שהיה זהה לזה מעונת הקינון הקודמת. השונות הגבוהה, שנמצאה במרכיבים ההתנהגותיים מחוץ לעונת הקינון, עשויה לבטא את השוני האינדיבידואלי בהשקעה בשמירת הטריטוריה והזוגיות על-ידי שני בני הזוג. שוני זה של השקעת הזכר עשוי להיות הבסיס לשינויים בבחירת הנקבה בעונת הקינון העוקבת - האם לשמור על הבחירה הראשונית, כך שהזכר החברתי יהיה גם האב הגנטי לצאצאיה, או לתקן בחירה זו על-ידי הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי.

שמירת הנקבה כנראה אינה המניע היחיד להבטחת אבהות. בעבודה זו מוצעת ההשערה, כי הנקבה בוחנת את איכות בן-זוגה וכשירותו בתקופה שמחוץ לעונת הקינון. הצעה זו עולה באופן עקיף מן הממצאים.