

טבלת קיצורים

ANOVA R.M.	ANOVA with Repeated Measures
BS	Band sharing
EP	Extra-pair
EPC	Extra-pair copulation
EPF	Extra-pair fertilization
EPP	Extra-pair paternity
TAB	Time activity budget
Paired t test	T test with Repeated Measures

טבלת מושגים אנגלית-עברית

Assortative mating	העדפת בן-זוג (תכונה)
Continuous partnership	קשר זוגי רציף
Cuckolded	זכר מוטפל
Ejaculation	מירוק
Extra-pair	מחוץ לקשר הזוגי
Fertility stage	שלב הפוריות
Fertilization	הפריה
Fitness	כשירות
Habitat	בית גידול
Insemination	הזרעה
Mate guarding	שמירת נקבה
Post-fertility stage	שלב אחרי-הפוריות
Pre-fertility stage	שלב לפני-הפוריות
Sexual monogamy	מונוגמיה זוויגית
Sexual selection	ברירה זוויגית
Sperm competition	תחרות זרע

מבוא

Extra-pair paternity

Extra-pair paternity (EPP) היא אבהות של זכר אחד או מספר זכרים לגוזלים המואכלים על-ידי הזכר בעל הטריטוריה, בן-זוגה החברתי של הנקבה. הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי היא תופעה נפוצה בציפורים במינים מונוגמיים. המשמעות האדפטיבית של אבהות מחוץ לקשר הזוגי לגבי הזכר ברורה יחסית, והיא העלאת הסיכוי להגדלת מספר הצאצאים. לגבי הנקבה, נמצא במינים רבים, שהיא נוטה להזדווגות מחוץ לקשר הזוגי (Extra-pair copulation - EPC) עם זכרים בעלי תכונה מסוימת. תכונות אלה משתנות בין המינים, אך רוב המחקרים מציעים שהנקבות מעדיפות זכרים איכותיים יותר כשותפים להזדווגות מחוץ לקשר הזוגי. אין עדויות לרווח ישיר לנקבה מהזדווגות מחוץ לקשר הזוגי, כגון הבטחת הפריה, קבלת מזון, טיפול אבהי ושינוי בן-זוג לזכר עמו הזדווגה. לכן, נקבות מרוויחות כנראה רווח עקיף, כלומר גנים לאטרקטיביות, הגדלת כשירות או וריאביליות גנטית לצאצאיהן (Birkhead 1998a,b; Birkhead & Moller 1998). מן הרווח העקיף נובע, שהמשמעות של אבהות מחוץ לקשר הזוגי לנקבה היא לרוב האפשרות לשינוי הבחירה הראשונית של הפרטנר החברתי, ובחירה מחודשת של האב הגנטי לצאצאים, באמצעות תחרות זרע. אפשרות זו פירושה המשך הבחירה הזוויגית, מעבר לבחירה הראשונית של בן-הזוג (Birkhead 1998). אפשרות נוספת לשינוי בחירה ראשונית היא "גירושים" - החלפת בן-הזוג (Enns et al. 1996).

עד שנות ה-70 מקובלת היתה ההנחה, שברירה זוויגית נפסקת עם בחירת פרטנר, לאחר תחרות בין-זכרים או באמצעות בחירת נקבה (Andersson 1994). ממחקר בחרקים בתחילת שנות ה-70 הניח G. A. Parker (1970) את היסודות להבנה, כי סלקציה זוויגית עשויה להימשך מעבר להזדווגות עם בן-הזוג החברתי-טריטוריאלי. הסלקציה בוררת זכרים בעלי תכונות המאפשרות להם להפרות נקבות שכבר הוזרעו, אך גם בוררת זכרים בעלי תכונות אשר ימנעו מבת-זוגם להיות מוזרעת או מופרית על-ידי זכרים אחרים (Parker 1970). הבחירה הזוויגית מתרחשת בתחרות בין-זכרים על הגישה להזדווגות עם נקבה ועל הבלעדיות בהפריית הביצים (Andersson 1994; Moller 1994, 1998). תוצאותיה ניכרות כאשר השונות בהצלחת רבייה של זכרים אינה אקראית (Andersson 1994).

השפעה משמעותית היתה להזדווגיות מחוץ לקשר הזוגי על ההגדרות האקולוגיות המוסכמות הנוגעות למערכות הרבייה, כגון אלה של Verner and Willson (1966) ו- Emlen and Oring (1977). מאחר שרוב מיני הציפורים הם מונוגמים מבחינה חברתית (Lack 1968), ההנחה היתה, שמערכת הרבייה הנצפית משקפת בדיוק את האבהות בצאצאים. עם המידע המצטבר על ציפורים מטובעות בשנות ה-50 וה-60, הראו תצפיות, כי הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי לא היו נדירות, אך ההתייחסות הראשונית היתה שהן חסרות חשיבות (Birkhead & Moller 1992a). בשנות ה-70 בעקבות פיתוח שיטות זיהוי גנטיות, הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי קיבלו משמעות חדשה: זכרים שהשיגו Extra-pair fertilization (EPF), יצרו יותר צאצאים מאשר זכרים שלא היו מעורבים בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Trivers 1972).

התופעה של אבהות מחוץ לקשר הזוגי אפשרה להגדיר מחדש את המונוגמיה ולהבדיל בין שני היבטים: מונוגמיה חברתית, שבה בני הזוג הנמצאים בקשר זוגי, מחזיקים בטריטוריה ומגדלים יחד גוזלים, לעומת מונוגמיה גנטית או זוויגית (Gowaty 1996), שבה בוחרת הנקבה זכר נוסף או אחר ליצירת הצאצאים. ולכן, יש רק חפיפה חלקית בין מונוגמיה חברתית לבין מונוגמיה זוויגית. כדי להבין את משמעות המשך הברירה הזוויגית, יש להבין מהם התכונות והמאפיינים של הזכר הנבחר להיות בן-זוג חברתי, לעומת הזכר הנבחר להפרות את הביצים, ומהם התנאים המאפשרים או המונעים הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי.

תחרות זרע

נקבה המזדווגת עם יותר מזכר אחד בזמן מחזור רבייה אחד, יוצרת תנאים לתחרות זרע (Birkhead & Moller 1992a; Westneat & Webster 1994). תחרות זרע היא תחרות בין תאי זרע של זכרים שונים על הפריית ביצים של נקבה מסוימת. כיום, מורחבת ההגדרה של תחרות הזרע (Birkhead 1994, 1998a; Birkhead & Moller 1998) והיא כוללת גם את המורפולוגיה, הפיסיולוגיה, וההתנהגויות הנלוות המשפיעות על סיכויי ההצלחה בהפריה מצד הזכר וגם מצד הנקבה, כגון שמירת נקבה, תדירות ההזדווגויות גבוהה, שמירת טריטוריה וקריאות אזהרה (Birkhead & Moller 1992a, 1998; Parker 1970).

האינטרסים של כל אחד מבני הזוג החברתיים בקביעת האבהות במונוגמיה עשויים לעמוד בסתירה זה לזה: זכרים מנסים להבטיח את אבהותם בצאצאים של בת-זוגם, אך נקבות עשויות להרוויח אם חלק מביציהן יופרו על-ידי זכר אחר. עקב המחיר הגבוה של חוסר נאמנות הנקבה, יש לזכרים אדפטציות לשמירת אבהותם. ההתנהגויות העיקריות הן שמירת הנקבה (Beecher & Beecher 1979), הגנה על טריטוריה (Moller 1990), והזדווגויות מרובות בין בני הזוג (Birkhead *et al.* 1987; Briskie 1992). הצלחת מאמצי הזכר להבטיח את אבהותו מושפעות גם מדגמי ההתנהגות של בת-זוגו, האם היא יוזמת (Moller 1988; Smith 1988; Birkhead *et al.* 1989) או מתנגדת להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Moller 1988; Bjorklund *et al.* 1992).

המבנה האנטומי של מערכת הרבייה בנקבות והפיסיוולוגיה שלה מותאמים לתחרות זרע. לנקבות יש תקופת פוריות ממושכת, אשר בה הזרעה עשויה להצליח בהפריית הביצים. בצינור הביצים, בצומת uterovaginal, יש כמה מאות עד כמה אלפים של תעלות אחסון זרע. תאי זרע עשויים להיות מאוחסנים בדרך-כלל יום אחרי יום, למספר ימים עד שבועות לפני ההפריה של כל ביצה בנפרד (Etches 1996). פרק זמן זה מכונה שלב הפוריות (Birkhead & Moller 1992a,b). נקבות מדגימות התנהגויות מורכבות המאפשרות להן להתחמק מהשמירה של בן-זוגן, כדי להשיג בחשאי הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Kempnaers *et al.* 1992).

אחת ההתאמות המורפולוגיות הנפוצות של זכרים לתחרות זרע היא גודל האשכים. מסת האשכים בציפורים היא מידה אלומטרית יחסית למסת הגוף בחזקה של 0.67. אך במינים שבהם לחץ תחרות הזרע הוא חזק, מסת האשכים גדולה יחסית למסת הגוף (Moller 1991). אשכים גדולים מאפשרים לזכר ליצור כמות גדולה של תאי זרע, המגבירה את סיכויי ההצלחה בהפריה. הזרע עשוי להתחלק ל'מנות' מירוק קטנות ורבות או 'מנות' בודדות וגדולות. על מספר תאי הזרע שמעביר הזכר לנקבה ידוע מעט יחסית, ובאמצעות בובת נקבה ניתן לאסוף מידע זה (Birkhead *et al.* 1995a). נמצא, שמורפולוגיה של הזרע - גודל וסטרוקטורה - מושפעת אף היא מתחרות הזרע. יש שונות גדולה באורך תאי הזרע במינים השונים של ציפורי השיר, בתחום של 50-300 μm , ובמינים שבהם שיעור האבהות מחוץ לקשר הזוגי הוא גבוה, תאי הזרע ארוכים יחסית (Briskie *et al.* 1997). נראה כי האורך נותן יתרון כלשהו גם לזכר בן-הזוג וגם לזכר המתחרה בתחרות זרע אינטנסיבית, אך לא ברור עדיין מהותו של יתרון זה.

זכרים עם בנות-זוג מציגים מספר התנהגויות כאמצעי להבטחת אבהות, כאמצעי להקטנת הסיכון להיות מוטפל, ועל-מנת להימנע מהמחיר האנרגטי של גידול צאצא מזכר אחר, על-חשבון צאצא ישיר. בציפורי השיר, אופייני לזכרים מעקב אחר כל צעד של בת-הזוג הפורייה, התנהגות הידועה בשם שמירת נקבה (Mate guarding). מחקרים, בהם סולק זמנית הזכר השומר, הראו, כי ההסתברות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי גבוהה יותר ללא נוכחות הזכר השומר (סקירה ב- Birkhead & Moller 1992a). בעופות מושבתיים ודורסים, שבהם אחד מבני הזוג נותר בקן לשמור עליו, שמירה אינה אפשרית. במקום זאת, יש הזדווגויות זוגיות בתדירות גבוהה, המאפשרות הקטנת ההסתברות להיות מוטפל על-ידי הזרען יותר תאי זרע, וכך להגדיל את הסיכוי של בן הזוג להפריה בתנאי תחרות זרע (Birkhead & Moller 1992a). אם הברירה הזוויגית תעדיף זכרים שמקטינים את הסיכון להיות מוטפלים, היא גם תעדיף בו-זמנית זכרים שיתגברו על אמצעי שמירה אלה. דרך אחת היא התנהגות של התגנבות, ומחקרים על הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Birkhead 1998) מדווחים על אסטרטגיות התנהגות זו בזכרים, כדי להתקרב אל הנקבה עד כדי השגת הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי, בלי להתגלות על-ידי בן-הזוג.

תוצאת תחרות הזרע נקבעת על-ידי המספר היחסי של תאי הזרע של הזכרים השונים, הנוכחים באתר ההפריה בזמן ההפריה (Birkhead *et al.* 1995a; Colegrave *et al.* 1995). גורם זה מוכתב על-ידי מספר מרכיבים שונים, וביניהם: 1. כמות הזרע שמייצרים הזכרים השונים. 2. מרווח הזמנים בין ההזרעות של הזכרים הנ"ל או בין ההזדווגויות. 3. הכמות היחסית של הזרע הנשמרת אצל הנקבה מכל מירוק. הכמות היחסית של זרע שמחזיקה הנקבה מושפעת מהתזמון של ההזרעה יחסית להטלה, ובמצב של תחרות זרע, הזרעות קרוב למועד ההטלה הן יחסית לא מוצלחות (Birkhead *et al.* 1995a), בניגוד לרושם שנוצר מעבודתו של Cheng *et al.* (1983) על "חלון ההזרעה".

שלושה מודלים מתמטיים מנסים להסביר את תופעת קדימות הזרע של האחרון המזריע: שיכוב; איבוד פאסיבי של זרע; וחילוף במיקום (Lesslls & Birkhead 1990). הוכחה מחקרית על-ידי Birkhead *et al.* (1995b) תאמה את תחזיות המודל הפאסיבי לאיבוד זרע. המודל מציע, כי תאי זרע אובדים מצינור הביצים של הנקבה בשיעור קבוע, וככול שמרווח הזמן בין שתי הזרעות גדול יותר, כך יגדל אפקט קדימות הזכר האחרון; זאת מפני שבזמן ההפריה, יהיו נוכחים פחות תאי זרע מן הזכר הראשון (Lesslls & Birkhead 1990; Birkhead & Biggins 1998). ניתן לומר, כי המנגנון העיקרי היוצר את תופעת קדימות הזרע של האחרון המזריע, הוא מנגנון של איבוד זרע פאסיבי.

פיענוח המנגנון של תחרות הזרע מאפשר לחזות אסטרטגיות אופטימליות של המשתתפים בהזדווגות. תוצאת הזרעה ב"חלון הזרעה" היא מעט זרע והקטנת ההסתברות להפריה, בהשוואה להזרעות במועדים אחרים. לכן, אין יתרון לזוג להזדווג במועד זה, בניגוד למקובל עד כה לפי ממצאי Cheng *et al.* (1983). ואם לזוג יש אפשרות להזדווג במועד אחר, יהיה זה יתרון להימנע מלהזווג ב"חלון הזרעה", אפילו לגבי הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. חשוב להדגיש, כי גורמים אחרים, מלבד מרווח הזמן בין מועדי ההזרעות, משפיעים על תוצאות תחרות הזרע, ושתוצאת קדימות הזרע של האחרון אינה אוטומטית. גורמים אחרים הם: תזמון ההזרעה יחסית להטלה (Compton *et al.* 1978), כושר הפריה דיפרנציאלי של הזכרים (Birkhead *et al.* 1995b) וההשפעה הנקבית על כושר זה (Zen & Zen 1996), ומספר תאי הזרע בהזרעה.

התחרות בין הצדדים באבהות מחוץ לקשר הזוגי

ארבעה צדדים מעורבים באבהות מחוץ לקשר הזוגי. באופן ישיר, אלה הם בת-הזוג והזכר המתחרה, ובאופן עקיף, הזכר בן הזוג החברתי של הנקבה, והנקבה בת-הזוג של הזכר המתחרה (Petrie & Kempenaers 1998). ברוב מיני הציפורים, סביר להניח, כי הנקבה המעורבת בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, היא זו השולטת בהצלחת ניסיון ההזדווגות והעברת הזרע (Petrie & Kempenaers 1998). מן ההנחה, כי לנקבה המזווגת ולזכר הנוסף יש אינטרס משותף להגדיל את מספר הצאצאים, ניתן לשער מהו התזמון המוצלח להזדווגות, בהתחשב במנגנוני תחרות הזרע:

1. **מבחינת הנקבה**, המועד האופטימלי להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי הוא בסמוך להתחלת הטלת הביצים. הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי הן בעלות הסתברות נמוכה להצלחה לפני הטלת הביצים, משום שסביר להניח שהן מתחרות עם הזדווגויות בין בני הזוג, וכתוצאה מאיבוד פאסיבי של זרע, הזדווגויות מוקדמות מחוץ לקשר הזוגי יותירו מעט זרע בסמוך למועד ההפריה. להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי מיד אחרי התחלת ההטלה יש יתרון בכך שהן מתחרות עם מעט הזדווגויות בין בני הזוג, שתדירותן יורדת אחרי תחילת ההטלה. אך היתרון נפגע במידה מסוימת עם הירידה במספר הביצים הזמינות להפריה ככול שההזדווגות מאוחרת יותר. הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי נצפות בתדירות נמוכה בדרך-כלל בטבע, כנראה משום שאופיין חשאי, כך שיש מעט נתונים המאפשרים לקבוע אם נקבות נוקטות הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי במועד אופטימלי (לקראת התחלת הטלת התטולה).

במידה מסוימת, התאמה קרובה בין התצפיות לבין התחזית עשויה להפגיע, משום שהתנהגות השמירה של הזכר מגבילה כנראה את בת-זוגו ואת הזכר הנוסף. הצלחת הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי תושפע גם ממספר ההזדווגויות עם בן-הזוג ותזמון. ככול שגדול יותר המרחק מההזדווגות האחרונה עם בן-זוגה לבין ההזדווגויות שמחוץ לקשר הזוגי, כך עולים סיכויי ההפריה שמחוץ לקשר הזוגי. נקודה זו עשויה להסביר למה במינים רבים נקבות מפסיקות להזדווג עם בן-זוגן או מקטינות את תדירות ההזדווגויות אחרי תחילת ההטלה - כמה ימים לפני שמסתיימת תקופת הפוריות שלהן. דגם זה של התנהגות מבטיח לנקבה מספיק זרע להפריית התטולה, ומגדיל את הסיכוי של ההפריה מחוץ לקשר הזוגי - אם הנקבה תמצא זכר מתאים לה (Birkhead & Moller 1993a,b).

2. **מבחינת הזכר המתחרה**, התזמון של הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי יחסית להזדווגות שלו עם בת-זוגו בתקופת הפוריות שלה ובתקופת ההזדווגויות שלה הוא משמעותי בקביעת עתודות הספקת הזרע שלו וגודל המירוק. למספר תאי הזרע יש כנראה השפעה על סיכויי להפריה. לכן, בציפורי-שיר זכרים אינם נוטים, כנראה, לחפש הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי בזמן תקופת ההזדווגויות שלהם עצמם (Birkhead & Moller 1992a). על-ידי המתנה עד לתקופת הדגירה של בת-זוגם, הם עשויים לצבור הרבה יותר תאי זרע להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, כאשר ההזדמנות מופיעה.

3. **מבחינת הזכר החברתי של בת-הזוג**, מטרתו היא להקטין את הסיכון להיות מוטפל, ולהגדיל את הסתברותו להיות אב לצאצאים. שני אמצעי שמירת האבהות העיקריים בציפורים הם שמירת הנקבה והזדווגויות מרובות בין בני-הזוג (Birkhead & Moller 1992a; Birkhead 1998). הזדווגויות בתוך הקשר הזוגי אמורות להגדיל את האבהות של הזכר בן-הזוג, משום שהסתברות ההפריה נמצאת ביחס ישר לכמות הזרע הנוסף למאגר הזרע בעל פוטנציאל ההפריה בנקבה (סקירה ב-Birkhead & Moller 1992a). שמירת הנקבה, המורכבת ממעקב צמוד של זכר אחרי בת-זוגו בשלב הפוריות, אמורה להקטין את ההזדמנויות של נקבות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, כפי שהודגם על-ידי סילוק זמני של הזכר (סקירה ב-Birkhead & Moller 1992a). נראה שלרוב אין הנקבה מעורבת בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי בנוכחות בן-זוגה. העובדה, כי שמירת הנקבה אינה מופיעה במידה שווה במשך כל תקופת הפוריות של הנקבה, מצביעה על-כך שיש לשמירה מחיר אנרגטי. היחס שבין אבהות ושמירת הנקבה מעניין, כי הוא עשוי לספק הערכות על המחיר הגבוה שהזכרים, המחויבים לשמירת אבהות, משלמים לכאורה.

4. מנקודת מבטה של הנקבה בת-זוגו של הזכר המתחרה, יש עניין שהזכר ישקיע בקשר הזוגי ובצאצאים. ואם הוא אטרקטיבי יחסית, שיישמרו עתודות הזרע שלו להפריית הביצים שלה, ולא יבזבזו על נקבות אחרות.

DNA fingerprinting ווריאציות בשיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי

פריצת דרך משמעותית במחקר של אבהות מחוץ לקשר הזוגי הופיעה באמצע שנות ה-80 עם גילוי DNA fingerprinting כאמצעי לבדיקת אבהות; לפני-כן, היה שימוש באללואזימים בשלילת אבהות (Westneat & Webster 1994). קבוצת הציפורים היתה הראשונה אשר פותחה עבורה המתודולוגיה של DNA fingerprinting, ולכן עברה מהפכה בתחום המחקר של תחרות זרע (Burke *et al.* 1989). כיום, השיטה היעילה והנפוצה ביותר להערכת אבהות בציפורים היא Multilocus DNA fingerprinting (Burke & Bruford 1987; Wetton *et al.* 1987). לטכניקה זו יש יתרון בזיהוי אבהות לאינדיבידואלים, כאשר מספר הזכרים הפוטנציאליים הוא מוגבל יחסית (שכנים טריטוריאליים). כאשר מספר האבות הפוטנציאליים מחוץ לקשר הזוגי גבוה, השיטה היא Single-locus fingerprints from cloned minisatellites (Dixon *et al.* 1994; Wetton *et al.* 1995).

מאז גילוי DNA fingerprinting, מחקרי בדיקות אבהות נערכו בכ-120 מיני ציפורים, והשיטה נמצאה יעילה כדי להעריך את שיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי. במינים שאינם ציפורי-שיר, כגון עופות-ים, חסידות-אנפות ודורסים, דרגת האבהות מחוץ לקשר הזוגי נמוכה (0%-5% מן הצאצאים). בסידרת ציפורי השיר, האבהות מחוץ לקשר הזוגי נפוצה יותר, לרוב 10%-20%, וגם עד 70% מכל הצאצאים (Birkhead & Moller 1992a; Westneat & Webster 1994). בסדרת ציפורי השיר, תדירות האבהות מחוץ לקשר הזוגי וריאבילית בין מינים שונים, שהינם מונוגמים חברתית, וגם וריאבילית בתוך אוכלוסיות של מין זהה (Petrie & Kempenaers 1998).

הגורמים המשפיעים על האבהות

שני המרכיבים העיקריים בהבטחת האבהות בציפורים הם: 1. שמירת בת-הזוג על-ידי מעקב צמוד; 2. הזדווגויות מרובות (Birkhead *et al.* 1987; Birkhead & Moller 1992a). מרכיבים נוספים בשמירת אבהות הם: 3. טריטוריאליות - שירה ותוקפנות, בעיקר. 4. הטעה בקריאות אזעקה (Birkhead & Moller 1992a). זכרים שומרים על בת-זוגם כאשר היא פורייה. תקופת הפוריות משתנה בין המינים, ותלויה במשך זמן האחסון של זרע חיוני. ברוב המינים, מתחילה תקופת הפוריות (Fertility stage) כעשרה ימים לפני הטלת הביצה הראשונה, ומסתיימת כאשר מופרית ביצה אחרונה בתטולה (Birkhead & Moller 1992b). העובדה, שזכרים אינם שומרים על הנקבה במשך כל פרק הזמן של פוריות הנקבה, מציעה שהשמירה יקרה מבחינה אנרגטית לזכרים, ושהמאמצים מרוכזים במועדים בהם סיכוני הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי גבוהים. התנהגות הנקבה הרבה יותר נסתרת מזו של הזכר, גם במינים שבהם עוזבת את הטריטוריה בחיפוש אחרי זכרים מתחרים (לדוגמה; Kempnaers *et al.* 1992; Otter *et al.* 1994; Gray 1996). ברוב מיני הציפורים, נקבות מעורבות בהזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, בזמן שבן-זוגן נעדר, עובדה המציינת כי יש מחיר לנקבה אילו היה בן-זוגה עד להזדווגות שלה מחוץ לקשר הזוגי. בנוסף לכך, היעלמות הנקבה מקשה על המעקב אחריה ועל הערכת שיעורי ההזדווגויות שמחוץ לקשר הזוגי (Dunn & Lifjeld 1994; Birkhead & Moller 1995).

מספר גורמים פנוטיפיים ואקולוגיים הוצעו כמשפיעים על אבהות. מהם נמצאו מספר מתאמים עם האבהות מחוץ לקשר הזוגי (סקירה ב- Moller & Ninni 1998), אך חלקם הגדול שנוי עדיין במחלוקת. ניתן למיין את הגורמים לארבע קבוצות:

1. אקולוגיה

קורלציות אקולוגיות עם האבהות מחוץ לקשר הזוגי הן מועטות. תזונה/דיאטה, חברתיות ובית הגידול (habitat) משפיעים כנראה על שיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי. מחקרים השוואתיים חדשים ומחקרים התנהגותיים מפורטים מציעים, כי גורמים, כגון צפיפות המקננים ושונוות גנטית באוכלוסייה, תורמים לשיעורים המשתנים של אבהות מחוץ לקשר הזוגי בין אוכלוסיות ובין מינים.

צפיפות באוכלוסייה - לחיים בחברה יש מחיר עבור פרטים מסוימים, ורווח עבור אחרים, עקב עלייה בטפילות הורית (Alexander 1974; Birkhead 1978; Birkhead et al. 1987; Moller & Birkhead 1993; Wagner 1993). ישנן עדויות מהן ניתן להציע, כי האבהות מחוץ לקשר הזוגי נפוצה יותר במינים מושבתיים (Hoi & Hoi-Leitner 1997).

סינכרוניזציה בין פרטים - צפיפות אוכלוסייה אינה יכולה להימדד רק על-ידי מספר הזוגות המקננים ליחידת שטח, בלי להביא בחשבון את מרכיב הסינכרוניזציה ברבייה. סינכרוניזציה בקינון עשויה להקטין (Birkhead & Biggins 1987) או להגדיל את ההזדמנויות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי ומכאן לאבהות מחוץ לקשר הזוגי (Stutchbury & Morton 1995). Moller & Ninni (1998) מצאו, כי שיעורי האבהות של הזכר הטריטוריאלי ירדו עם העלייה בצפיפות האוכלוסייה ועם העלייה באי-סינכרוניזציה בקינון. **סינכרוניזציה בעונה** – היבט נוסף לתזמון בקינון הוא התזמון של הפרט יחסית לעונה. תזמון זה הוא כנראה גורם קובע החשוב להצלחת הרבייה באורגניזמים רבים (סקירה ב- Stearns 1992; Roff 1992). התזמון האופטימלי לרבייה, שתלוי כנראה באיכות הפנוטיפית של הנקבות, מביא לכך שנקבות באיכות גבוהה יתרבו מוקדם יותר מאשר נקבות ממוצעות באוכלוסייה (Fisher 1930). אם קיימת העדפת בן-זוג בהתייחס לאיכות פנוטיפית (Assortative mating), ניתן לצפות, שנקבות מאיכות נמוכה שיצרו קשר זוגי עם זכרים נחותים יחסית פנוטיפית, יתרבו מאוחר יותר יחסית. ההסתברות שנקבות נחותות אלה יזדווגו מחוץ לקשר הזוגי עשויה להיות גבוהה, אם הזכרים באוכלוסייה יהיו שונים זה מזה באיכות הגנטית. שכן נקבות נחותות יחסית, מנועות מלהתחבר לזכרים בעלי איכות גבוהה, שכבר מוקדם יותר בעונה יצרו קשר זוגי עם בנות זוג איכותיות (Moller 1988; 1992a).

2. איכות הזכר

דימורפיזם זוויגי - נמצא שיש קשר בין האבהות מחוץ לקשר הזוגי ודימורפיזם זוויגי. דימורפיזם זוויגי זה אינו בלתי צפוי במינים פוליגיניים, כגון בתרנגולאים, אך במינים מונוגמיים היה בלתי ברור. בהשוואה (מוצלבת) בין המינים, הראו Birkhead & Moller (1994), שמידת האבהות מחוץ לקשר הזוגי נמצאת בקורלציה חיובית עם עוצמת הדימורפיזם הזוויגי. עובדה זו מצביעה על-כך שניצוי מבריק בזכרים התפתח כנראה משום שהוא מגדיל את ההסתברות של זכרים כאלה להשיג הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. זכרים בעלי יותר תכונות זוויגיות משניות אקסטראווגנטיות היו אבות גנטיים ליותר גוזלים בקינם מאשר זכרים פחות מושכים (Moller & Ninni 1998).

גיל וגודל הזכר - קיימת הנחה, שברירה זוויגית מעדיפה זכרים גדולים יותר, כפי שהראו מחקרים רבים (Andersson 1994). אפקט זה עשוי להופיע משום שלזכרים גדולים יש יתרון בתחרות בין זכרים, או משום שנקבות מעדיפות כבן-זוג זכרים גדולים. באנליזה של מינים רבים נמצא, שגודל גוף של זכרים (לפי אורך כנף ושרשכף) היה במתאם חיובי חלש עם שיעור אבהותם בקינם (Moller & Ninni 1998). במודלים של ברירה זוויגית, מניחים, כי גיל הוא פונקציה של איכות גנטית, כלומר פרטים מבוגרים הם בעלי איכות גנטית גבוהה יותר, משום שהם מייצגים פרטים שהוכיחו את איכותם על-ידי הישרדותם. מספר מודלים תיאורטיים מציעים שזהו מנגנון אפשרי (Manning 1985; Hansen & Price 1995; Kokko 1997).

3. שמירת הטריטוריה

רוב מיני הציפורים מגינים על טריטוריה בשלב מסוים במשך חייהם, ומאפיינים רבים של הטריטוריה עשויים להשפיע על הצלחת הרבייה של הנקבה (דוגמאות ב- Andersson 1994), ועל החלטותיה לגבי אבהות לצאצאים. התנהגות טריטוריאלית בעלת חשיבות בעיקר בעונת הקינון, וזכרים שאינם טריטוריאליים מסתכנים בחוסר יכולת להתרבות (Dhondt & Schillemans 1978). לעומת זאת, רק מספר מועט של מינים מחזיקים בטריטוריה זהה כל השנה כולל מחוץ לעונת הקינון (Brook & Birkhead 1991).

מספר תיאוריות הוצעו כדי להסביר את הגורמים המשפיעים על ההתנהגות הטריטוריאלית (Hind 1994; Stamps 1956). הצורך במשאבי מזון, אתרי קינון, ומחסה נחשבו גורמים עיקריים לטריטוריאליות (Brown & Orians 1970; Davies 1980). התפישה המקובלת היתה, שטריטוריה משמשת לזכרים אמצעי למשוך נקבות, אשר בוחרות על בסיס איכות הטריטוריה או הזכר עצמו (Andersson 1994). השינוי בתפישה זו בא בעקבות (Wesolowski 1987), שהראה, כי נקבות בונות את קינן מחוץ לטריטוריה של זכר (במיני *Phylloscopus*). Davies (1992) הראה דגם דומה בנקבות סתרי (Dunnoch, *Prunella modularis*), והציע רעיון שנמצא נפוץ בציפורים, שנקבות מתחרות על בית גידול בלבד והזכרים מתחרים על הנקבות. Moller (1990) הציע, שזכרים מתאימים את גודל הטריטוריה לפי שלב הפוריות של הנקבה, על-מנת להימנע מפלישות זכרים, הבאים להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. רעיון זה נמצא שאינו תקף (Rodrigues 1998).

ווקאליות - ווקאליות היא אמצעי רב-תכליתי בציפורים בכלל (Nottebohm 1975) ובצופיות בפרט, בעיקר כאשר אחד מבתי הגידול המועדפים שלהם הוא סבך (Westneat & Sherman 1997). השירה של

הזכר קשורה מצד אחד לפרסום עצמי ומשיכת בנות-זוג, ומצד שני לשמירת טריטוריה ודחיית זכרים מתחרים (Catchpole & Slater 1995).

פולשים - בשלבי הפוריות השונים של הנקבות יש תנועה משתנה של נוכחות זרים בטריטוריות. ההתייחסות בספרות לפולשים טריטוריאליים היא לרוב לזכרים ולא לנקבות. נמצא, כי בשלב הפוריות של הנקבה יש יותר פלישות לטריטוריות, שתוצאותיהן הן שיעור גבוה יותר של אבהות מחוץ לקשר הזוגי (Krokene et al. 1996). זכרים, בני זוג, מגבירים את השמירה על הנקבה על ידי קרבה פיזית גבוהה יותר, כאשר המרחק שלהם לזכרים שכנים מצטמצם (Dickinson & Leonard 1997).

4. שמירת הנקבה

הקרבה הפיזית הגבוהה של הזכר לנקבה בעונת הקינון, והמעקב אחרי תנועותיה בשטח, מוגדרים כאמור במושג שמירת נקבה (Mate guarding). הפונקציונליות של שמירת הנקבה לגבי הזכר היא להימנע מלהיות מוטפל (Cuckolded) כתוצאה מהתקרבות זכרים מתחרים לנקבה הפורייה, או כתוצאה מיוזמת נקבות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי.

הפרט השולט בהזדווגות - ברוב מיני הציפורים סביר להניח, כי הנקבה היא זו השולטת בהצלחת ניסיון ההזדווגות ובהעברת הזרע (Petrie & Kempenaers 1998). אם זה המצב, החלק היחסי של תטולות עם צאצאי EPP יהיה גבוה יותר באוכלוסייה כאשר משתלם יותר לנקבות לשנות את האבהות בתטולה. לכן, כדי להבין את הגורמים הקובעים את שיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי, יש להסביר למה משתלם יותר או פחות לנקבה לחפש הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. לפי Petrie & Kempenaers (1998), ניתן להבין שונות בשיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי על-ידי התייחסות לווריאציות ברווח שיש לנקבה מ-EPP, או לווריאציות במחיר, ובמגבלות של הבחירה הנעשית על-ידי הנקבה. Moller & Ninni (1998) מצאו, שהעוצמה של הבטחת האבהות, כגון שמירת נקבה, לא היו במתאם עם אבהות מחוץ לקשר הזוגי.

משך הקשר הזוגי - מרכיב עיקרי בהצלחת רבייה במינים בעלי קשר זוגי רציף הוא משך הזמן בו שוהים בני הזוג יחד. ברוב המינים מסדרת האווזאיים שומרים בני הזוג על מרחק קצר זה מזה במשך כל היום ויומיום. הצלחת הרבייה במינים אלה עולה ככול שמתמשך הזמן שבו בני הזוג יחד, ויורדת (זמנית לרוב) כאשר מתרחשת תחלופה של אחד מבני הזוג (Blue duck, *Hymenolaimus malacorbynchos*, Williams & McKinney 1996; Brantle goose, *Branta leucopsis*, Black et al. 1996; Bewick's, Whooper and Mute swan, *Cygnus columbianus bewickii*, C. *Cygnus*, C. *olor*, Rees et al. 1996; Florida scrub jay, *Aphelocoma coerulescens*, Marzluff et al. 1996). לעומת מינים אלה,

יש מינים אחרים, שבהם נפרדים בני הזוג זה מזה במשך השנה: במין Pinyon jay (*Gymnorhinus cyanocephalus*) מבלים בני הזוג באותה להקה בחורף, אך נעים בשטח home-range גם בנפרד (Marzluff et al. 1996); במין Splendid fairy-wren (*Malurus splendens*), בני הזוג עוזבים מדי פעם את הפרטנר ואת הטריטוריה לביקור בטריטוריות שכנות להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Russell & Rowley 1996). תופעות אלה עשויות להסביר את העובדה, שהצלחת הרבייה אינה עולה עם העלייה במשך זמן הזוגיות, ושאינן הצלחת הרבייה יורדת בעקבות החלפת בני זוג במינים אלה. הדרגה, שבה שומרים בני הזוג על קרבה פיזית זה לזה במשך השנה כולה, משפיעה כנראה של הצלחת הקינון (Rowley 1983).

הצופית הארץ-ישראלית

הצופית היא מין בעל תכונות מובהקות של דימורפיזם זוויגי - הזכר גדול מהנקבה בכ- 10% במימדי גופו והוא בעל ניצוי מבריק לעומת הנקבה, שהיא אפורה-שחורה (Zilberman 1988/1989). צפוי היה שתכונות אלה יתפתחו בעקבות הברירה הזוויגית, כלומר על-ידי תחרות בין זכרים ובחירתה של הנקבה. אבהות מחוץ לקשר הזוגי בכמחצית מן הזוגות (Zilberman et al. 1999) עשויה להציע, שנקבות יכולות לתקן את הבחירה של בן-זוג חברתי שאינו מועדף, על-ידי הזדווגות עם זכר או זכרים אחרים להעמדת הצאצאים. הקשר בין בחירת בן-הזוג על ידי הנקבה לבין מידת השקעה של הזכר בקשר הזוגי ברור פחות מהקשר שבין הבחירה לבין מאפיינים פנוטיפיים (Moller 1994). במחקר קודם (Zilberman et al. 1999) לא נמצאו הבדלים מורפולוגיים ולא הבדלים של הצלחת רבייה בין פרטים, על-פי מידת מעורבותם בהזדווגויות ובהעמדת צאצאים מחוץ לקשר הזוגי. בין המחקרים העוסקים במתאמים שבין אבהות מחוץ לקשר הזוגי לבין תכונות פנוטיפיות, מספר המחקרים שלא מצאו מתאמים כאלה גדול ממספר המחקרים המצביעים על קשר בין תכונות פנוטיפיות לבין אבהות מחוץ לקשר הזוגי. למעשה, רוב המחקרים העוסקים באבהות מחוץ לקשר הזוגי ובמידת ההשקעה של הזכר החברתי בקשר הזוגי, מתייחסים לנושא השקעת הזכר בגידול הצאצאים, ובשמירת הנקבה מפני הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, ולא בהשקעתו של הזכר בקשר הזוגי השנתי ובטריטוריאליות.

מטרות העבודה

כמחצית מן הזוגות בצופית מגדלים גוזל שהוא תוצאה של אבהות מחוץ לקשר הזוגי (Zilberman et al. 1999). עובדה זו עשויה להצביע על כך שנקבות יכולות לתקן את הבחירה של בן-זוג חברתי שאינו מועדף, על-ידי הזדווגות עם זכר או זכרים אחרים להעמדת הצאצאים. על רקע הממצאים בצופיות, עולה השאלה במה שונים הזכרים הנבחרים לאבהות מחוץ לקשר הזוגי מהזכרים החברתיים, בני-הזוג הטריטוריאליים המגדלים את הצאצאים. כלומר, מהו הרווח של הנקבה בכך שהיא משנה את הבחירה הראשונית שלה בזכר החברתי. הקשר הזוגי בצופיות מוגדר בעבודה זו כקשר זוגי רציף. קשר זוגי רציף (Continuous partnership) מתייחס ליחסים קרובים בין בני הזוג הנמשכים משך השנה כולה, כולל מחוץ לעונת הקינון (Ens 1996).

שמירת הנקבה הוגדרה עד-כה בספרות על-ידי המרחק שבין בני הזוג ומידת המעקב של הזכר אחרי תנועות הנקבה בשטח. אולם בעבודה זו נבדקים מדדים התנהגותיים אחרים, העשויים להיות משמעותיים בהגדרת התנהגות שמירת הנקבה, ועשויים להשפיע על הבנת התפקיד של שמירת הנקבה מנקודת מבטו של הזכר ומנקודת מבטה של הנקבה. ההנחה בעבודה זו היא, שהנקבה בצופיות עשויה להחליט על הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי על בסיס ההשקעה של בן-זוגה בקשר הזוגי ובטריטוריאליות. מטרת מחקר זה היו לבחון את מידת ההשקעה של זכרים ונקבות בטריטוריאליות ובקשר הזוגי, על מנת לבדוק את השפעתה על בחירת הנקבה ביצירת הצאצאים, כלומר האבהות מחוץ לקשר הזוגי. וכן לנסות לזהות מאפיינים התנהגותיים הקשורים לאבהות מחוץ לקשר הזוגי.

העבודה התמקדה באיסוף נתונים התנהגותיים על שני בני הזוג: על מידת ההשקעה היומיומית של הזכר במונוגמיה - שמירת הטריטוריה ושמירת הנקבה בשלבי הפוריות השונים, בעונת הקינון וגם מחוץ לעונת הקינון; ועל הטריטוריאליות של הנקבה, ותגובותיה בעת היעדרותו של בן זוגה בעונת הקינון. המאפיינים ההתנהגותיים בהקשר של טריטוריאליות וזוגיות נבדקו באמצעות: (1) מעקב שנתי על התנהגות ופעילות טריטוריאליית והקשר הזוגי, בעונת הרבייה ומחוץ לעונת הקינון, בשיטת Time Activity Budget. (2) בחינת הקשר הזוגי והטריטוריאליות של בני הזוג בהשפעה של נוכחות זכר "פולש"

(בכלוב) בטריטוריה, בסתו, מחוץ לעונת הקינון ; ובהשפעה של היעדרות זמנית של הזכר הטריטוריאלי
בסמוך להטלה, בעקבות סילוקו הזמני בעונת הקינון.

שיטות וחומרים

הצופית הארץ-ישראלית *Nectarinia osea osea*

הצופית שייכת למשפחת הצופיתיים (Nectarinidae), שבסדרת ציפורי-השיר (Passeriformes). תפוצת המשפחה נרחבת באיזור הפלאוטרופי, והצופית הארץ-ישראלית היא המין הצפוני ביותר בסוג ובמשפחתו. תת-המין הצפוני *Nectarinia osea osea* אנדמי בתפוצתו ומוגבל לשני אזורים: מערב חצי-האי-ערב ותימן, ואזור ישראל, לבנון ודרום-סוריה (Skead 1967). הצופית בארץ יציבה, ומאכלסת מגוון מקומות חיות. באזורי יישוב עשירים בצמחי-צוף הפכה הצופית למקננת נפוצה (Nahari 1980). דו-צורתיות זוויגית קיימת בצופית הן בצבע והן בגודל-גוף: הניצוי של הזכר שחור עם ברק מתכתי ושני כתמים של כתום-צהוב בצדי החזה תחת הכנף, המובלטים בזמן חיזור; הנקבה, גופה אפור וזנבה שחור. משקל הזכר ומידות גופו (אורך מקור, כנף, זנב) גדולים ב-9% בממוצע מאלה של הנקבה (Zilberman 1988/1989). הביולוגיה של הצופית נחקרה בארץ על-ידי גולדשטיין (Goldstein & Yom-Tov 1988), Zilberman (1988/1989), Zilberman (1991), Markman et al. (1996), Sidis et al. (1994), ו-Zilberman et al. (1999).

מערכת הרבייה בצופית היא מונוגמית מבחינה חברתית, ומעבודה קודמת נמצא כי מבחינה גנטית, יש אבהות מחוץ לקשר הזוג בשיעור של 23% מהגוזלים, ב-36% מהתטולות, ב-48% מהזוגות המקננים. האב הגנטי הוא לרוב שכן במרחק $1.3 (\pm 0.5 \text{ SD})$ טריטוריות (Zilberman et al. 1999). הקשר הזוגי נמשך רוב השנה, בטריטוריה המוחזקת לרוב במשך כל השנה (זילברמן 1991). בעונת הקינון, החלה מפברואר עד ספטמבר, נעשים מספר ניסיונות קינון. עד שלושה מחזורי-קינון מוצלחים מגיעים לשלב של הפרחת גוזלים. גודל התטולה הוא שתיים או שלוש ביצים, בממוצע $(\pm 0.43 \text{ S.D.})$ 2.8 ביצים לתטולה. בניית הקן והדגירה נעשים רק על-ידי הנקבה, והזכר משתתף בהאכלת הגוזלים (Markman et al. 1996). בתקופת הפוריות, מתקיימת שמירת נקבה. בזמן בניית הקן ועד להטלת הביצים, מופיעים זכרים הפולשים לטריטוריה ומתקהלים סביב הנקבה בניסיון להזדווג עמה (Goldstein & Yom-Tov 1988). הרג-צעירים על-ידי זכר נצפה כאשר נעלם הזכר הטריטוריאלי בשלב של גוזלים בקן (Goldstein et al. 1986). הבוגרים מאריכי-חיים, 3-10 שנים, זמן ארוך מן הצפוי מבחינה אלומטרית למין במשקל זה (Zilberman et al. 2000, in press).

שטח המחקר ואוכלוסיית הצופיות

אזור המחקר הוא שכונת מגורים בצפון תל-אביב, רמת-אביב הירוקה (הוותיקה), שטח של כ- 1.5 קמ"ר ($32^{\circ}05'N$, $34^{\circ}47'E$), המאופיין בגינות וצמחי-צוף רבים יחסית. בשלוש עונות הרבייה, 1995-1993, אותרו בכל עונה 30 עד 50 זוגות טריטוריאליים בשטח המחקר. השינוי בצפיפות האוכלוסייה היה מלווה בשינוי גודל הטריטוריות: בשנה שבה מקננים כחמישים זוגות בשטח, גודל הטריטוריות נע בין 3 ל- 15 דונם; בשנה של צמצום מספר הזוגות למחצית בערך, הוכפל שטח הטריטוריות. הטריטוריות שכונות זו לזו ובעלות גבולות משותפים, היוצרים רצף של טריטוריות בשטח המחקר (איור 1). אוכלוסייה זו נמצאת במעקב וטיבוע החל מעונת הקינון של 1986. מיפוי הגבולות של הטריטוריות נעשה לפי התנהגויות טריטוריאליות אופייניות לזכר, כגון עמדות של שירה מלאה ומיקום אינטראקציות בין זכרים שכנים, שתוחמות את גבולות הטריטוריה (Rodrigues 1996).

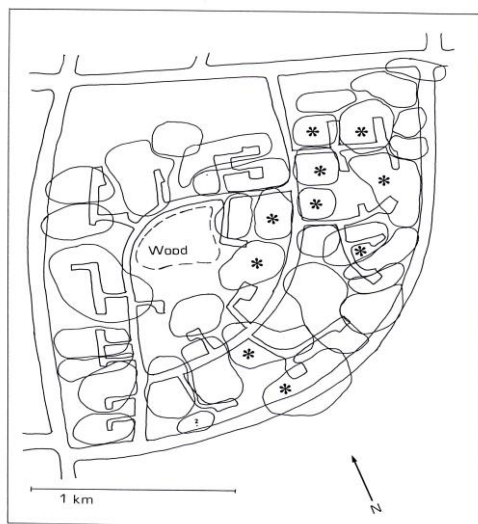
לכידה, טיבוע ודיגום דם

טיבוע הצופיות מאפשר זיהוי אינדיבידואלי לפי צירוף הצבעים האישי של הטבעות עבור כל צופית. דיגום דם נעשה להפקת DNA ליצירת DNA Fingerprints של כל פרט לבדיקות קרבה גנטית באוכלוסייה, בדיקת אבהות במסגרת הזוגית, וחיפוש אב גנטי במקרים של אבהות מחוץ לקשר הזוגי. הלכידות נערכו לפני עונת הקינון, או במשך עונת הקינון במועדים מסוימים אשר אינם עשויים להשפיע על קביעת האבהות: זכרים נלכדו לאחר תקופת הפוריות של בת-זוגם (שלבי דגירה ו/או גוזלים); נקבות נלכדו בעיקר בלילה בקן, בשלב שבו הגוזלים מנוצים, והוחזרו ללינה בקן או הוחזקו עם הפרחונים עד לבוקר למחרת (בשלב בניית הקן, החזקת הנקבה בזמן הלכידה עשויה להשפיע על התנהגות הזכר; ניסיון לכידה בזמן הדגירה גרם לנקבה לנטוש את הקן ולהתחיל לבנות מחדש); גוזלים טובעו לקראת פריחה מהקן; פרחונים נלכדו בלילה, והוחזקו בשקית הטיבוע בבית ושחררו עם שחר בסמוך לקן (כדי למנוע טריפתם, זאת משום שנמצא כי עם החזרתם לקן, הם נוטים לקפוץ ממנו ולהשמיע קריאות ללא יכולת לחזור). הטיבוע האינדיבידואלי נעשה על-ידי צירוף צבעים שונה של ארבע טבעות, שתיים על כל רגל, הכולל טבעת אלומיניום ממוספרת (מידה Z) ושלוש טבעות פלסטיק צבעוני מתוצרת A. C. Huges (England). L.T.D. הצבע האדום לא הוכנס לשימוש משום שבמינים אחרים נמצא שעשויה להיות לו השפעה על כשירות הפרט ובחירת בני-זוג (Wilson 1988: Beletsky and Orians 1989). מדידות שנלקחו הן: משקל (דיוק עד 0.25 ג'), אורך מקור (מבסיס הגולגולת לקצהו, ומבסיס הנחירים לקצהו), אורך זנב וכנף (ללא יישור אברות) ואורך הנוצות של

כתמי החזה בזכרים (אורך במ"מ עם דיוק עד 0.5 מ"מ). בעונת הקינון, רושתו חלק מן הקינים ברשת תיל צפופה בשלב הדגירה, כדי להגן עליהם מטריפה על-ידי עורבנים.

שיטות הלכידה: גוזלים - נלכדו בקן, בהיותם בני 8-12 ימים, או לאחר פריחה בזמן לינה בקן (ראה לגבי נקבות), או בשעות היום בעזרת רשת חרקים ארוכת-ידידת המרושתת ברשת ערפל. נקבות נלכדו בקן בשעות הלילה, בשלב שבו היו הגוזלים בניצוי מלא, בעזרת רשת ערפל על-גבי מסגרת, בדומה לרשת פרפרים. פרחונים נתפשו גם הם בלילה בשיטה זו, או בשעות הבוקר המוקדמות, לפני היציאה מהלינה בקן. שיטה נוספת ללכידת הנקבות היא ב"פיתיון" בדומה לזכרים. זכרים - השיטה מבוססת על תוקפנות הזכר הטריטוריאלי כלפי זכרים אחרים בתחום הטריטוריה. הצבת כלוב עם זכר-צופית (פיתיון) בטריטוריה מסוימת, מושכת לרוב את הזכר הטריטוריאלי בלבד. עם נחיתת הזכר על הכלוב, סוגרת עליו רשת עדינה. גם נקבות נלכדות בשיטה זו, אך במידה פחותה. יתרונה של שיטה זו הוא שהיא מכוונת לזכר טריטוריאלי מסוים במועד הרצוי, ויעילותה הגבוהה יחסית לשיטות אחרות. שיטות הלכידה לא גרמו לנטישות קינון כלשהן (ניסיון של לכידת נקבה דוגרת הסתיים בנטישת הקן).

איור 1: מפת הטריטוריות בשטח המחקר בשנים 1992-1995.



מקרא: הטריטוריות מסומנות בקווים מעוגלים סגורים. הגבולות נקבעו לפי התנהגות טריטוריאלי של הזכרים – עמדות השירה המלאה (song post), ואינטראקציות של תוקפנות בין זכרים. עשר הטריטוריות המסומנות בכוכב הן הקבוצה שנבחרה למעקב מפורט הכולל תצפיות TAB כביקורת, וניסויי חשיפה לזכר "פולש" (בכלוב) מחוץ לעונת הקינון. ניסויי סילוק זכר בעונת הקינון נערכו ברוב הטריטוריות.

דם נלקח מווריד הזרוע (Brachial vein) על-ידי דיקור במחט טבולה בהפארין, ושאיבת טיפת-הדם לתוך קפילארית זכוכית מצופה הפארין. הדם (5-100µl) הועבר מיידית למבחנת אפנדורף, המכילה Freezing Medium (20% fetal calf serum, 5% DMSO in Dulbeccois modified Eagle's medium) הנמצאת ב-4°C. שימור דגימות הדם נעשה בהקפאה הדרגתית: שלב ראשון ב-20°C לשעתיים לפחות, והעברה ל-70°C לשימור לטווח ארוך עד להפקת ה-DNA. תנאים אלה הבטיחו את חיוניות התאים ושלמות ה-DNA עד לשלב ההפקה. דיגום הדם לא גרם לפגיעה או לתמותה של צופיות.

תצפיות וניסויים התנהגותיים

דיגום נתונים בשיטת TAB - Time Activity Budget

במטרה לנתח באופן כמותי ואיכותי את ההתנהגות הטריטוריאלי והקשר הזוגי בצופיות, נעשה שימוש בשיטת TAB (Sheldon 1994). שיטה זו מאפשרת איסוף מגוון של מרכיבים התנהגותיים ליחידת זמן. התוצאות המוצגות בעיבוד הנתונים בעבודה זו הן בעיקר ביחידות של אחוזים, כך שניתן לקבל תמונת מצב לגבי כל פרמטר, ומתאפשרת השוואה פשוטה וקליטה של המרכיבים השונים בין זכר לנקבה, בין העונות ובין שלבי הפוריות. בנוסף, משמשות התצפיות הטבעיות בסיס להשוואה לתצפיות ניסוי. השוואות אלה יאפשרו למצוא הבדלים התנהגותיים בין פרטים וזוגות לפי תוצאות האבהות של צאצאיהם.

בשיטה זו נערך רישום רציף של נתוני התצפית כל חצי דקה. מספר יחידות ה-TAB הן מספר הפעמים של רישום נתונים. הביקור בטריטוריות נערך מנקודת התחלה קבועה ובמסלול קבוע. 10 דקות הוקצבו לאיתור הצופיות בעלות הטריטוריה. אם לא אותרו צופיות בפרק זמן זה, נסתיימה התצפית לגבי הזוג הטריטוריאלי, והמשך התצפית נעשה בטריטוריה הבאה. אם אותרו צופיות בפרק זמן זה, נערך רישום נתוני מיקום והתנהגות, כל חצי דקה למשך 10 דקות נוספות, ובסך-הכול רישום של 21 יחידות TAB לתצפית אחת, בטריטוריה אחת. הנתונים נרשמים עבור כל הנוכחים בו-זמנית בטריטוריה - הזכר והנקבה החברתיים וצופיות אחרות - הם כדלקמן: משך הזמן לאיתור צופיות בשניות, אמצעי האיתור (ווקאלי/וויזואלי), נוכחות/היעדרות בעלי הטריטוריה וזרים, זהות הפרטים, מיקום יחסי בטריטוריה, עמדה במרחב הטריטוריה, ווקאליות, תנועתיות במרחב הטריטוריה, מרחק בין הפרטים, אינטראקציות התנהגותיות כולל חיזור והזדווגות, מגע, ותנועתיות של הפרטים, זמן האינטראקציה, מרחק מהקן ומבעלי הטריטוריה לגבי זרים, סך כל הזכרים והנקבות הזרים שנוכחים בטריטוריה. עבור כל תצפית

נרשמה זהות הטריטוריה, תאריך, שעת התחלה וסיום, ושלב הקינון המדויק. לניסויים ההתנהגותיים נוספו המרכיבים הבאים: קביעת זמן התגובה לזכר ה"פולש" (בכלוב) שמוכנס לטריטוריה (בשניות), המרחק של הצופית שבמעקב מן הזכר ה"פולש", ונתוני האינטראקציה ההתנהגותית עם הפולש ובין בני-הזוג. מתוך סך-הכול 9,835 יחידות TAB, נרשמו במסגרת התצפיות שמחוץ לעונת הקינון 4,200 יחידות TAB, ובעונות הרבייה נרשמו 5,635 יחידות TAB.

תצפיות וניסויים מחוץ לעונת הקינון

בתקופה המוגדרת מחוץ לעונת הקינון (ספטמבר עד דצמבר), נערך מעקב יומיומי אחרי נוכחות הזוגות הטריטוריאליים. בחודש נובמבר, המייצג את תקופה זו, נערך גם איסוף הנתונים ההתנהגותיים בשיטת Time Activity Budget בתצפיות טבעיות (ביקורת) ובתצפיות של ניסויי חשיפה לזכר זר בטריטוריה. במשך עשרים יום בנובמבר 1993, נערכו תצפיות וניסויי חשיפה לזכר בעשר טריטוריות נבחרות מבין הטריטוריות שבשטח המחקר (איור 1). הביקור בטריטוריות נערך בסבב אקראי: ביקור בחמש טריטוריות בין השעות 06:00-08:00 am, וביקור בחמש נוספות בין השעות 10:00 am-12:00 pm. לכל סבב נקבעה אחת משתי צורות תצפית, באופן אקראי: קבוצת ביקורת, הכוללת תצפית במתכונת הנ"ל; וקבוצת ניסוי, הכוללת תצפיות בנוכחות מלאכותית של זכר זר.

מחוץ לעונת הקינון, ידוע היה כי יש באופן כללי ירידה בפעילות הצופיות בטריטוריות (Zilberman 1998/1989). מטרת ניסוי זה היתה לבחון את מידת התגובה התוקפנית של בעלי הטריטוריה כלפי זר מחוץ לעונת הקינון. התגובה התוקפנית של הזכרים עשויה לשמש מדד לעוצמת הטריטוריאליות בתקופה זו, ולמידת השמירה של הזכר את בת-זוגו מחוץ לעונת הקינון. מידת התגובה של הנקבות עשויה לשמש כמדד למידת העניין בזכרים אחרים.

מהלך הניסויים שכללו נוכחות של זכר "פולש" בטריטוריה (בכלוב), היה זהה במבנהו לתצפית ביקורת. הכלוב נחשף מכיסויו בתחילת התצפית בטריטוריה, והועמד על הקרקע במרחק קבוע של כ- 10 מטרים מצופית שאותרה. אם התרחקה צופית שאותרה, כלל המשך התצפית הזאת הכלוב בעקבותיה ומיקומו מחדש, במרחק של 10 מטרים ממנה. עקב הצורך בניידות גבוהה תוך כדי התצפית, הונח הכלוב על הקרקע. התגובה לזכר בכלוב והמשיכה אליו היתה בדרך כלל בעקבות הווקאליות שלו, לכן מיקומו של הכלוב על הקרקע לא מנע מצופיות לנחות עליו.

תצפיות וניסויים בעונת הקינון

בשלוש עונות הרבייה (ינואר-פברואר עד אוגוסט-ספטמבר (בשנים 1993-1995) נערכו:

1. מעקב יומיומי אחר הזוגות ואתרי הקינון של כל זוג, וכן טיבוע ודיגום דם של צאצאים ובוגרים, בהתחשב בשלבי הקינון. בדיקה יומית של הקינים, לקראת סיום בנייתם, אפשרה לקבוע את תאריך ההטלה המדויק, ואת שלבי הפוריות בהתאם לכך. נאספו נתונים על מועדי בניית קינים, הטלה, בקיעה, פריחה, כישלונות קינון; גודל תטולה, מספר הבוקעים והפורחים מהקן; תחומי הטריטוריות, תחומי שוטטות של פרטים מחוץ לגבולות הטריטוריה והרכב הזוגות.
2. איסוף נתונים התנהגותיים בשיטת Time Activity Budget, בשלבי הקינון השונים (פירוט למעלה).
3. ניסוי של סילוק זמני של הזכר הטריטוריאלי (מפורט להלן).

מהלך ניסוי סילוק זמני של הזכר

ניסוי זה נערך מזמן סיום בניית הקן (סיום ריפוד) ועד לפני ההטלה, בשעות הבוקר המוקדמות (06:00). במקורו היה הניסוי מיועד להתרחש בבוקר שלפני הטלת ביצה ראשונה בתטולה. אך בניסיונות הרבים שנערכו בעונת הקינון 1993, לא נלכד הזכר במועד זה (הזכר היה מלווה צמוד לנקבה, ולא הגיב לזכר הזר שהוצב בכלוב מטרים בודדים מהקן ומהזוג). הזכר הטריטוריאלי נלכד בשלבי בניית הקן. לכידת הזכר נערכה בעזרת זכר פיתיון בכלוב, כפי שפורט קודם לכן. הזכר שנלכד הוחזק לשעה אחת בכלוב בכלי-רכב מחוץ לטריטוריה, ושחרר לאחר מכן במקום הלכידה. תצפית בשיטת Time Activity Budget נערכה במשך שעה לאחר סילוק הזכר, תוך התמקדות בנקבה ובתנועותיה בטריטוריה ומחוצה לה, ואינטראקציות עם זכרים אחרים במידה שהופיעו. בסיום שעה זו שוחרר הזכר, והתצפית נמשכה שעה נוספת. פרקי זמן אלה נבחרו על-מנת לגלות שינויים התנהגותיים מעבר לשינויים המתרחשים בדקות הראשונות לשחרור בעל הטריטוריה. ניסויים שבהם הזכר לא התקרב למלכודת ולא נלכד, נמשכו בתצפית בנוכחות הזכר הזר שבכלוב, במבנה זהה לניסוי. אלה נחשבים כחלק מניסויי הצגת זכר זר (ללא סילוקו). במשך עונת הרבייה 1993 ו-1994 נערכו כ-150 ימי ניסיונות לסלק זכר טריטוריאלי. 18 מתוכם הצליחו - הזכר סולק, וב-33 ניסויים לא סולק הזכר הטריטוריאלי אך הצגת ה"פולש" בכלוב נמשכה. 51 ניסויים אלה נערכו בעונת הקינון 1994. בשאר הניסיונות הופסק מהלך הניסוי מסיבות טכניות שונות. יש לציין שסילוק זכרים הצליח במאות מקרים אחרים, למטרות טיבוע, בתקופה שמחוץ לעונת הקינון ובשלב של אחרי-הפוריות.

בחינת ההשפעה של ניסויי סילוק זכר על המרכיבים ההתנהגותיים של בני זוג

הנתונים על המרכיבים ההתנהגותיים שנצפו בזמן ניסויי סילוק זכר מחולקים לשני מצבים: 1. מיד אחרי סילוק הזכר, כאשר הנקבה שוהה בטריטוריה ללא בן-זוגה; 2. מיד אחרי שחרור הזכר חזרה לטריטוריה. המרכיבים ההתנהגותיים שנבחנו זהים לאלה שנבחנו לגבי התנהגות טריטוריאלית והקשר הזוגי: נוכחות בטריטוריה; מיקום בטריטוריה; ווקאליות; עמדה בטריטוריה; זמן איתור בעלי הטריטוריה; מרחק בין בני-הזוג; זרים נוכחים בטריטוריה. על אלה נוספו מבחנים הקשורים לניסוי עצמו במצבים אלה: מצב סילוק הזכר; מצב שחרור הזכר; השוואה של מצב סילוק הזכר לעומת מצב שחרור זכר; השוואה של מצב סילוק הזכר לעומת הביקורת; השוואה של מצב שחרור הזכר לעומת הביקורת. הביקורת למצבים הנ"ל היא התצפיות השוטפות בשלב הפוריות, בזמן שבו נערכו הניסויים הנ"ל.

בחינת ההשפעה של ניסויי סילוק זכר על הצלחת הרבייה של בני זוג

מאפיינים של הצלחת רבייה לכאורה, לעומת הצלחת הרבייה הגנטית נבדקו באמצעות איסוף נתוני קינון של 48 זוגות חברתיים שונים בשטח המחקר, לעומת תוצאות בדיקות האבהות על-ידי DNA Fingerprinting.

הגדרת המרכיבים באיסוף וניתוח הנתונים

*** מיקום בטריטוריה של בני הזוג**

עמדות השירה בשולי הטריטוריה מגדירות את גבולותיה בעונת הקינון, ומאפשרות לזכר פירסום אצל הנקבות השכנות. יתכן ויש להמצאות בשוליים יתרון בהגדרת גבולות השטח גם מחוץ לעונת הקינון. המיקום בטריטוריה הוא ביחס לגבול הטריטוריה. גבול הטריטוריה הוגדר לפי עמדות השירה המלאה (song post) של הזכרים ומיקום האינטראקציות התוקפניות עם זכרים טריטוריאלים שכנים. השטח שכלול בתוך אוסף הנקודות הנ"ל עבור כל זכר הוגדר כטריטוריה (נתונים אלה אינם מוצגים בעבודה זו). המיקום בטריטוריה מוין לשלושה מצבים:

שולי טריטוריה - מגבול הטריטוריה ועד 5 מטרים פנימה, כולל עמדות שירה שבהיקף גבול הטריטוריה, ושטח גוש הצמחיה שבו הן ממוקמות.

מרכז טריטוריה - מרחב הטריטוריה פנימה לשוליים הנ"ל.

מחוץ לטריטוריה - צופית שאינה מאותרת נרשמת כ'לא נוכחת', אלא אם נצפתה בוודאות מחוץ לגבולות הטריטוריה (בניתוח הנתונים אוחדה קבוצה זו עם 'לא נוכחים', עקב מיעוט הנתונים של צופיות שנצפו מחוץ לטריטוריות).

* מהירות איתור של בעלי הטריטוריה

מהירות איתור צופיות מבטאת את מידת הנוכחות בטריטוריה ומידת התוקפנות הטריטוריאלית. לכן, ניתן להתייחס למהירות איתור בעלי הטריטוריה כמדד נוסף לתוקפנות ולשמירה על הטריטוריה. איתור הצופיות על-ידי הצופה מתבסס בעיקרו על שמיעת קול ולאחר מכן הבחנה בראיה. נובע מכך שזמן איתור צופית מהווה גם מדד למידת הווקאליות של הצופית בשטח כלפי בן-הזוג, פרטים טריטוריאליים שכנים, משוטטים, פולשים ואחרים.

* הווקאליות של הזכר והנקבה

ווקאליות היא אמצעי רב תכליתי בציפורים בכלל (Nottebohm 1975) ובצופיות בפרט, בעיקר כאשר אחד מבתי הגידול המועדפים שלהם הוא סבך (Westneat & Sherman 1997). צופיות שוהות במרחב הטריטוריה בעמדות חשופות לקשר עין, ובעמדות בסבך, שבהן רק אמצעי ווקאלי מאפשר שמירת קשר בין הפרטים. צופיות שוהות במרחב הטריטוריה בעמדות חשופות לקשר עין, ובעמדות בסבך, שבהן רק אמצעי ווקאלי מאפשר שמירת קשר בין הפרטים. בזמן תצפית נרשמו מגוון הקריאות והשירה. לניתוח הנתונים, קובץ רפרטואר הקולות של הזכר לשלוש קבוצות ווקאליות: שיר מלא; ווקאליות אחרת (כל מגוון הקריאות מלבד שירה מלאה); ללא השמעת קול - חרישי. עבור הנקבה, קובצו הנתונים לשתי קבוצות ווקאליות: ווקאליות כללית (כל מגוון הקריאות); ללא השמעת קול. לשם השוואה של מידת הווקאליות של הנקבה לעומת הזכר, קובץ כל רפרטואר הקולות של הזכר לשתי קבוצות בדומה לנקבה: מצב ווקאליות כללית, לעומת מצב של ללא השמעת קול.

קריאה (Call) - קול פשוט, קצר, בעל תו או שניים. לדוגמא: 'צייק', 'עלוית', המופיע פעם אחת בלבד - מכונה בדיד. כשהוא חוזר על עצמו מספר פעמים הוא מכונה רציף. קריאה אופיינית נוספת - בזוז (מופיעה לרוב כשהזכר מתקרב סמוך לנקבה).

שיר מלא (Full song) - אוסף קריאות מורכב ונמשך כשנייה אחת ויותר (נעם לידר - מידע אישי), ומושמע על-ידי הזכר בעונת הרבייה בדרך-כלל. לדוגמא: השירה המלאה בהקשר טריטוריאלי; שירה בהקשר חיזור; תת-שיר (Sub-song).

* עמדה בטריטוריה

היעדרות מהטריטוריה - בהיעדר בעלי הטריטוריה, צוינה היעדרות. בנוכחותם, צוינו שני מצבים של עמדה במרחב הטריטוריה:

עמדה חשופה - עמדה גבוהה, בולטת מעל פני השטח או הצמחיה, וגלויה לעין הצופה; מעוף בשטח פתוח,

ועוד. רוב עמדות השירה המלאה (song post) של הזכר ממוקמות בעמדה חשופה.

עמדה בסבך - ההיפך מעמדה חשופה, כולל את רוב החלל של נוף הצמחיה, מלבד ראשי צמרות ונקודות

בולטות אחרות המהוות תחנות שירה מלאה של הזכר; כולל נוכחות בקן ובסביבתו.

בניסויי חשיפה לזכר זר נוספו מצבים של: עמדה על הכלוב; עמדה בסמוך לכלוב עד 2 מטרים.

*** פעילות יומית - מוקדמת לעומת מאוחרת**

התצפיות נערכו בשעות הבוקר המוקדם (6-8am), והבוקר המאוחר (10-12am). בעונת הקינון, יש הבדל

מובהק בין הפעילות של הבוקר המוקדם לעומת הבוקר המאוחר. בבוקר המוקדם מתרחשת לרוב הטלת

הביצים, וגם הזדווגויות בין בני הזוג (Birkhead & Moller 1992a). המטרה למצוא הבדלים, כמותיים

ואיכותיים גם מחוץ לעונת הקינון, בהתנהגות בין פעילות בוקר מוקדם לבין הבוקר.

*** זרים בטריטוריה**

מספר הזרים מחושב ליחידת ביקור בטריטוריה ולא לפי יחידות TAB. מספר הזרים בטריטוריה עשוי

לבטא את מידת תוקפנות הטריטוריאליה מצד אחד, ומצד שני את מידת האטרקטיביות של בעלי

הטריטוריה לשכנים ומשוטטים. ערך זה מאפשר לחשב את יחס הזוויגים באוכלוסייה בעונת הקינון

ומחוצה לה.

*** שלבי הפוריות (לפי בת-הזוג):**

עונת הקינון אצל הצופיות נמשכת מפברואר ועד אוגוסט. בעבודה זו, נתוני הקינון נאספו בחודשים מרץ

עד יולי. שלבי הפוריות הם יחסיים לשלב הרבייה בו נמצא כל זוג. פרק הזמן עבור כל שלב הוגדר לפי

הידוע ממיני עופות אחרים (Birkhead & Moller 1992a):

1. שלב לפני-הפוריות - פרק הזמן מוגדר מסיום מחזור קינון קודם (פריחת גוזלים בקינון מוצלח) ועד

התחלת בניית קן חדש, עם או בלי פרחונים מקינון קודם. הסיכוי לשמירת זרע חיוני משלב זה ועד

ההטלה נחשב אפסי, מן המעט שנבדק במינים אחרים.

2. שלב הפוריות - פרק הזמן מוגדר מתחילת בניית הקן ועד להטלת הביצה שלפני-אחרונה. בפרק זמן זה

מופרות הביצים זו אחרי זו בסמוך להטלה. פרק זמן זה מתייחס לשמירת זרע ולסיכוי הגבוה לתחרות

זרע על הפריית הביצים, אם מזדווגת הנקבה עם זכרים מתחרים לבן-זוגה. בצופיות לא ידועה התקופה

המדוייקת של שמירת זרע, אך ניתן להעריך שזהו פרק זמן ארוך יותר מחמישה ימים, שזהו משך הזמן הקצר ביותר הידוע באגירת זרע לפני ההטלה.

3. שלב אחרי-הפוריות - פרק הזמן מוגדר מהטלת ביצה אחרונה ועד להפרחת גוזלים, בקינון מוצלח, או התחלת קינון חדש. תקופה זו כוללת דגירה של הנקבה, והאכלת גוזלים על-ידי שני בני הזוג. בשלב זה הזדווגות היא חסרת סיכוי מבחינת יצירה של צאצאים.

4. התקופה שמחוץ לעונת הקינון - פרק הזמן מוגדר מספטמבר עד דצמבר. בתקופה זו תתכן השפעה של מידת הטריטוריאליות של הזכר על החלטות הנקבה בקביעת אבהות לגוזלים.

*** הצלחת רבייה חברתית**

הצלחת רבייה אקולוגית - של בני הזוג המגדלים יחד צאצאים (לעומת הצלחת רבייה גנטית בה ידועה הזהות הגנטית של ההורים) נמדדה על-פי נתונים שנאספו בשדה מ - 48 זוגות שונים המקננים בשנת 1994: מספר ניסיונות קינון, ממוצע גודל תטולה, בריכה (brood), גוזלים, פרחונים וצעירים. הערכים שחושבו הם ממוצעים עבור כל מרכיב, וממוצע יחסית למספר ניסיונות קינון או מספר הביצים של כל זוג טריטוריאלי. התוצאות חושבו לפי כל ניסיונות קינון כולל הכישלונות, ולפי ניסיונות קינון שבהם היתה לפחות הצלחה בהטלת תטולה. טווח הצלחת הקינון נע החל מאפס ניסיונות קינון לזוג ועד מספר מחזורי קינון לזוג, בשלבים שונים של העמדת צאצאים.

*** שיעור ההשרדות**

שיעור ההשרדות באוכלוסיית הצופיות חושב באמצעות שתי שיטות (Zilberman *et al.* 1999): 1. לפי Lack (1943); 2. לפי Yom-Tov *et al.* (1992). שיטה נוספת חדשה יחסית של Leberton *et al.* (1992) לא התאימה לניתוח נתוני הצופיות, מאחר שהנתונים אינם עונים על התנאים הנדרשים על-ידי השיטה.

מערך בחינת הנתונים

מרכיבי התנהגות הצופיות, בדיקות האבהות ותכונות נוספות מיוצגים על-ידי 48 זוגות טריטוריאליים שונים. מתוכם נבחרו עשרה זוגות קבועים לתצפיות TAB טבעיות ולניסויים. יחידת הדגימה בנתונים ההתנהגותיים היא הזוג הטריטוריאלי או הטריטוריה. ההשוואות הבסיסיות הן בין ממוצעי הערכים שנמדדו לגבי כל זוג בנפרד, למשל בחודשים השונים. לכן, עבור כל תכונה התנהגותית או תכונה אחרת, נבחנו עשרה ערכים המייצגים את עשרת הזוגות ו/או הטריטוריות שלהם, או את עשרת הזכרים והנקבות הטריטוריאליים. כל ערך הנ"ל הוא ממוצע של התכונה הנבדקת ליחידת הזמן הנבדקת (חודש או שלב פוריות) של פרט או של זוג טריטוריאלי.

המבחנים הסטטיסטיים בוצעו על ערכי הנתונים המקוריים, או לפי הצורך על ערכי הטרנספורמציה. השוואות התנהגותיות ואחרות נערכו בין התקופות הבאות: 1. השוואה של חודשי עונת הקינון זה לזה, ולעומת התקופה שמחוץ לעונת הקינון. 2. השוואה של שלושת שלבי הפוריות זה לזה (לפני-הפוריות של הנקבה, בפוריות הנקבה, ואחרי-הפוריות), וגם לעומת התקופה שמחוץ לעונת הקינון. 3. השוואות התנהגות טבעית בזמן תצפית, המהווה ביקורת, לעומת התנהגות בזמן ניסוי.

המבחנים הסטטיסטיים שבוצעו הם:

- one-way ANOVA R.M. (ANOVA with Repeated Measures) - לבחינת שונות לתכונה אחת כגון: ערכי Band sharing בתת-קבוצות באוכלוסייה (טבלה 1.1).
- two-way ANOVA R.M. לבחינת שונות לשתי תכונות כגון: מרכיב התנהגותי לפי חודשים ולפי הזוויג.
- three-way ANOVA R.M. לבחינת שונות לשלוש תכונות כגון: מרכיב התנהגותי לפי חודשים, לפי הזוויג, ולפי ניסויי וביקורת.
- ANOVA R.M. עם grouping factor להשוות קבוצות שונות של בני זוג או זוגות זה לזה, לפי תוצאות האבהות על-ידי DNA fingerprinting (1: קבוצת EPP - הכוללת לפחות גוזל EPP אחד לכל זוג. 2) קבוצה ללא EPP - בה לא נמצאו כלל גוזלי EPP בזוגות המקננים. 3) האוכלוסייה - קבוצה בה לא נבדקה אבהות הגוזלים.
- מבחני ANOVA (Rodrigues 1998) אלה מאפשרים לבחון בו-זמנית שונות בין הגורמים הנבדקים ובעקבות לגבי אותם זוגות. לניתוחים סטטיסטיים אלה בוצעה טרנספורמציה של $\text{Arcsin}(\sqrt{P})$ (Proportion=P) עבור יחידות TAB, לצורך קירוב להתפלגות נורמלית. ניתוח סטטיסטי בוצע על הנתונים

המקוריים במקרים של מרחק, זמן, וכדומה. במקרים בהם האינטראקציה בין הגורמים הנבדקים היא מובהקת, יש לכך משמעות של השפעה ייחודית של גורם אחד על הגורם האחר.

- Paired t test - לממוצעי תכונות של הזוגות כגון: ערכי BS של כל גוזל עם הנקבה החברתית לעומת ערכי BS של אותו גוזל עם הזכר החברתי (טבלה 1.1 - טור 3,4); משך זמן טריטוריאליות ואורך חיים של זכרים ונקבות בני זוג (טבלה 3.1).
- T Test for independent samples - לממוצעי תכונות בהשוואת זוגות השונים זה מזה לפי נוכחות אבהות מחוץ לקשר הזוגי, כגון הצלחת רבייה של הזוגות (טבלה 1.6).

תיקון בונפרוני

תיקון בונפרוני למובהקות בוצע כאשר מספר המבחנים הסטטיסטיים לתכונה היה גדול משלושה. P החדש הנדרש הוא: מספר המבחנים / 0.05 (0.05 הוא P סטנדרטי). לדוגמה ראה נספח 1 להצלחת רבייה, נספח 2 לניסוי סילוק זכר, נספח 4 למורפולוגיה.

הצגת התוצאות

האנליזה של הנתונים נערכה על הנתונים המקוריים עצמם או על הטרנספורמציה שנדרשה כפי שמצויין למעלה. הערכים ביחידות TAB בטקסט, בטבלאות ובאיורים בגוף העבודה מוצגים בדרך-כלל בפרופורציה של המרכיבים ההתנהגותיים (באחוזים). 100% הוא ערך יחסי עבור כל זוג או פרט, ולא ערך מוחלט לפי ערך מקסימלי של אחד מהזוגות. תוצאות המבחנים הסטטיסטיים מציינות האם יש הבדל מובהק בין הקבוצות הנבחנות, ואם יש אינטראקציה, כלומר אם יש השפעה של גורם או גורמים אחדים על ההבדלים המתקבלים במשתנה התלוי. משמעות השפעתו של הגורמים הובאה בפירוט הממצאים. במבחנים למרכיבים התנהגותיים, מוצגות התוצאות לפי החודשים כפי שנבחנו, אך אם אין הבדל מובהק בין החודשים לתכונה מסוימת, הם קובצו לעונה – עונת הקינון לעומת מחוץ לעונת הקינון.

DNA Fingerprinting

טכניקת DNA Fingerprinting עם multilocus probes התבססה על השיטה של Burke & Bruford (1987), בוואריציה שפותחה לצופיות (זילברמן 1991). במשך שלוש עונות הקינון 1992-1994, נלכדו 299

צופיות ונלקחו מהן דגימות דם. מן הדגימות הופק DNA גנומי (פירוט להלן) בכמויות של 10-500µg לדגימה.

מהלך העבודה

DNA גנומי הופק על-ידי השקעת גרעינים ועיכול חלבונים: דגימות דם הופשרו קלות משימור ב-70°C, הורחפו במדיום DMEM שחומם מראש ל-37°C. כדוריות הדם האדומות הופרדו על-ידי סירכוז בצנטרפוגה קלינית ל-5 דקות, והורחפו ב-1 X SSC. הגרעינים הופרדו על-ידי סירכוז 5 דקות בצנטרפוגה קלינית, הורחפו בבופר עיכול בתוספת Proteinase K, והודגרו עד שהנוזל נעשה צלול. הרחקת חלבונים נעשתה על-ידי סדרת מיצויים בפנול-כלורופורם-איזואמיל 1:1 עד להיעלמות פאזה הביניים. DNA הושקע באתנול קר (2.5 נפחים) ו-0.3M NaAc למשך הלילה ב-20°C. DNA נשטף באתנול 70%, יובש והומס ב-TE (10mM Tris, pH=8, 1 mM EDTA) חיתוך ה-DNA הגנומי נעשה על-ידי אנזים רסטריקציה Hinf I בהדגרה ב-37°C למשך לילה. להרצת הגיל-אגרוז, נלקחו 10µg DNA חתוך מכל דגימה. בסיום ההרצה האלקטרופורטית, הועבר ה-DNA מהגיל לממברנת -ניילון Hybond N+ בשיטת Southern Blot (Maniatis et al. 1982). היברידיזציה נעשתה עם פרוב P³² dCTP minisatellite R.18 (מתבסס על הפרוב 33.6, Jeffreys 1985a,b), התקבל מפרופי יוסי הלל, הפקולטה לחקלאות, רחובות) בנוכחות DNA מתחרה וגם בלעדיו. הפרוב סומן בשיטת Multiprime DNA Labeling (Amersham kit) (Feiberg & Vogelstein 1983). פילם X Ray נחשף לממברנות-ניילון Hybond N+ בטמפרטורת -70°C למשך פרקי זמן שונים, ליצירת דרגות שונות של השחרה, על-מנת לקבל את מירב הפסים. גילים הורצו בתנאים זהים, אך לא נעשו השוואות של דגם הפסים האלקטרופורטי בין הגילים. בכל גיל הורצו דגימות DNA של זוג חברתי וצאצאיהם מתטולות שונות, ושל DNA של זכרים שכנים וזרים פולשים לתחומי הטריטוריה.

פיענוח דגם הפסים האלקטרופורטי

שלילת אבהות התבססה על נוכחות פסים חדשים בדגם הגוזלים. שיעור הדמיון של דגם הפסים של גוזל לכל אחד מהוריו החברתיים (Band Sharing (BS), או בין פרטים אחרים, שימש לבחינת מגמות בלבד של מידת הקרבה או הריחוק הגנטיים.

הגדרת הורה חברתי לעומת הורה גנטי

ההורים החברתיים הם בני הזוג הנצפים ביחד בטריטוריה, ומאכילים את הגוזלים בעונת הקינון. בבדיקות אבהות, נבדקת מידת הקרבה הגנטית של הורים אלה לגוזלים שהאכילו. במקרה של שלילת אבהות של הזכר החברתי לגבי גוזל מסוים, ומציאת זכר אחר שתואם גנטית לגוזל זה, מוגדר הזכר האחר האב הגנטי.

שלב א'

השוואת דגם הפסים של כל גוזל לזכר ולנקבה החברתיים. פסים שנמצאו בדגם הגוזל, אך לא נמצאו בדגם הזכר ולא בדגם הנקבה החברתיים, הוגדרו כפסים חדשים. פס חדש עשוי להימצא כתוצאה ממוטציה, שגיאה בזיהוי פסים, או מכך שההורה החברתי אינו ההורה הגנטי, כתוצאה מטפילות תוך-מינית (Yom-Tov 1980), או הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי (Birkhead & Moller 1992a). שגיאות סריקה של הפסים צומצמו על-ידי תיכנון מוקדם של צירוף הדגימות בגיל: מתצפיות על הרכב הזוגות המקננים, ותנועת הפרטים הטריטוריאליים בטריטוריות, וזכרים פולשים בתקופה קריטית להפריה, הורכבו צירופים, שכל אחד מהם כלל משפחה חברתית, זכרים שכנים ופולשים. צירופים אלה עברו הרצה אלקטרופורטית בתנאים דומים. הורים חברתיים (המאכילים את גוזליהם) שובצו מספר פעמים סמוך לגוזליהם, על-מנת לאפשר השוואה קרובה ויעילה של דגמי הפסים המתקבלים. שיעור מוטציה ב- minisatellite loci מוערך ב- 11×10^{-3} - 2×10^{-3} (Westneat 1990). לכן, מוטציה יכולה להסביר מספר נמוך של פסים חדשים, אך רק 5 מתוך כל 1000 פסים נסרקים (Jeffreys et al. 1985ab; Burke & Bruford 1987; Westneat 1990). אבהות מחוץ לקשר הזוגי עשויה ליצור מספר גבוה יותר של פסים חדשים מאשר ניתן להסביר על בסיס מוטציה בלבד (Westneat 1990). מידת ההופעה של מספר פסים חדשים תלוי גם במידת הקרבה הגנטית והדמיון ב- DNA בתוך אוכלוסיית המקור שאליה שייכים ההורים.

שלב ב'

ערכי BS חושבו בין צמדים של גוזל והזכר החברתי שלו, וגוזל והנקבה החברתית, ובין צמדי בוגרים אקראיים, שכנראה אינם קרובים, זכרים ונקבות. הנוסחה לחישוב Band Sharing היא :

$$BS = 2N_{AB} / (N_A + N_B)$$

BS הוא מדד הדמיון בין שני דגמי פסים אלקטרופורטים, N_A הוא מספר הפסים של פרט A, N_B הוא מספר הפסים של פרט B, N_{AB} הוא מספר הפסים המשותפים בין שני הפרטים A, ו-B (Wetton et al. 1987; Lansman et al. 1981). Band Sharing עבור הורה גנטי-גוזל שווה ל-0.5, תאורטית, ויגיע לערך 1.0 בין תאומים זהים. אם יש קרבה גנטית קודמת באוכלוסייה כגון בעקבות Inbreeding, יהיה הערך עבור הצמד גוזל-הורה גנטי גבוה יותר מ-0.5. באוכלוסייה טבעית, BS בין הורה גנטי-גוזל אמור להיות גבוה יותר מאשר בין צמד פרטים אקראי (Westneat 1990). באופן תיאורטי, מידת הדמיון הגנטי של הורה חברתי, שאינו הורה גנטי, לצאצא, תהיה דומה לזה שבין צמד בוגרים אקראיים באוכלוסייה.

חישוב BS בין גוזל לזכר החברתי ובין גוזל לנקבה החברתית, עשוי לתרום להבחנה מי מההורים הוא מקור הפסים החדשים, הזכר במקרי אבהות מחוץ לקשר הזוגי, או הנקבה במקרי טפילות תוך-מינית.

שלב ג'

במקרים שבהם נתגלו בדגם הגוזל פסים חדשים ונשללה אבהותו של הזכר החברתי, נעשו חיפושים אחר האב הגנטי האפשרי, אשר שובץ על-גבי אותו גיל בהרצה, על בסיס תצפיות מהשדה, כגון קרבה טריטוריאלי, ביקורים בטריטוריה, או משוטטים. החיפוש נעשה על-ידי המרכיב ההכרחי - דגם הפסים של זכר כאב גנטי אפשרי, חייב להסביר את הפסים החדשים בגוזל.

מרכיב נוסף שעשוי היה להיות בשימוש לזיהוי אב גנטי הוא שערך ה-BS בין הזכר הנ"ל והגוזל אמור להיות בעל ערך דומה לזה שבין הורים לגוזלים באוכלוסייה. אך בעבודה זו נמצא שקיימת וריאביליות גבוהה של BS באוכלוסייה. בהנחה שכל הזכרים הם אבות פוטנציאליים לגוזל נתון, מידת הדמיון שלהם עם גוזל נתון היא וריאבילית גם-כן. לכן גם אם הזכר אינו אב גנטי, עשוי להתקבל ערך BS נמוך או גבוה. לדוגמא, BS של גוזל עם זכר שאינו אב גנטי עשוי להיות גבוה יחסית וגם כולל מספר פסים חדשים. לכן, לא ניתן היה להתייחס בעבודה זו לערכי BS כמדד לקרבה גנטית, כלומר לשלילה או אימות של אבהות, כפי שצפוי היה באופן תיאורטי.

תוצאות

פרק 1: אבהות מחוץ לקשר הזוגי והצלחת רבייה

בפרק זה מוצגות תוצאות בדיקת האבהות לגוזלים של הזוגות החברתיים לפי DNA fingerprinting. תוצאות בדיקות אבהות אלה מהוות בסיס למיון הנתונים ההתנהגותיים, המורפולוגיים והאחרים שבפרקים 2, 3, שנאספו מאוכלוסייה של 48 זוגות טריטוריאליים. מיון הנתונים הוא לפי נוכחות או היעדר גוזל EPP אחד לפחות מבין הצאצאים של כל זוג. כמו-כן, נערכת כאן השוואה בין קבוצות אלה לגבי הצלחת הרבייה החברתית, על-מנת למצוא יתרון לאסטרטגית האבהות מחוץ לקשר הזוגי, ולמצוא הבדלים בין זוגות ופרטים לפי מעורבותם באבהות מחוץ לקשר הזוגי.

1.1 אבהות גנטית ואבהות מחוץ לקשר הזוגי

DNA Fingerprinting

מתוך 299 צופיות שנלכדו ונדגמו, 187 היו גוזלים. ניתן היה לבחון אבהות בשיטת DNA Fingerprinting, עם פרוב multilocus R.18, עבור 73 פרטים, מהם 41 גוזלים. בדגם הפסים האלקטרופורטי שהתקבל, מספר הפסים הממוצע הוא 20.4 ± 3.5 (N=73) Band sharing (BS) - מידת הדמיון של דגם הפסים, בין צמדי פרטים אקראיים באוכלוסייה הוא 0.42 ± 0.12 (N=120). בהשוואה של BS בין בוגרים, בהנחה שאינם קרובים גנטית, לא נמצא הבדל מובהק בין בני-זוג טריטוריאליים לבין צמדים של פרטים אקראיים, זכרים בלבד, או זכר-נקבה באוכלוסייה ($F_{(2,37)}=0.399$, $P=0.674$) (one-way ANOVA, (טבלה 1.1).

טבלה 1.1: ערכי Band sharing באוכלוסייה¹⁻⁸ (בלי קשר לפסים החדשים בדגמי הגוזלים).

הצירופים ל - BS	זכר-נקבה ⁸	זכר-זכר ⁷	בני-זוג ⁶	ז-ז בעלי טריטוריה ⁵	גוזל - זכר ⁴	גוזל - נקבה ³	אוכלוסייה בוגרים ²	אוכלוסייה כללית ¹
Avg.	0.35	0.31	0.34	0.34	0.44	0.58	0.33	0.42
S.D.	0.11	0.11	0.11	0.13	0.13	0.09	0.11	0.12
N	12	17	11	3	38	24	44	120

- 1 - אוכלוסייה כללית - באוכלוסייה, כולל את הפירוט של הצירופים המפורטים כאן
- 2 - אוכלוסייה - בוגרים - כנייל ללא צירופים עם גוזלים
- 3 - גוזל-נקבה - עם הנקבה החברתית
- 4 - גוזל-זכר - עם הזכר החברתי
- 5 - זכר-זכר בעלי טריטוריה - טריטוריאליים בזה אחרי זה באותה טריטוריה.
- 6 - בני-זוג - החברתיים-טריטוריאליים
- 7 - זכר-זכר - אקראיים באוכלוסייה
- 8 - זכר-נקבה - אקראיים באוכלוסייה

קביעת האבהות הגנטית

בבחינת BS, מידת הדמיון של דגמי הפסים האלקטרופורטיים, תוך הפרדה של הצמידים גוזל-הורה חברתי לפי מספר הפסים החדשים (טבלה 1.2), נמצא כי בערכי BS של גוזל-נקבה, אין הבדל מובהק בין גוזלים ללא פסים חדשים לבין אלה עם פס אחד, שניים, ועד חמישה פסים חדשים (one-way ANOVA, $F_{(5,18)}=1.499$, $P=0.239$). כמו-כן, לא נמצא הבדל בערכי BS, במיון הגוזלים לשתי קבוצות של 0-1 פסים חדשים לעומת 2-5, וגם במיון לפי 0 עד 2 לעומת 3 עד 5 פסים חדשים (one-way ANOVA, $F_{(1,22)}=0.404$, $P=0.532$; $F_{(1,22)}=0.682$, $P=0.418$). בהתאמה).

בבחינת ערכי BS של גוזל-זכר, לפי מיון לקבוצות של 0, 1, 2, 3, 4, 5 פסים החדשים, בניגוד לצפוי לא נמצאו במקרים של אבהות מחוץ לקשר הזוגי, הבדלים בין ערכי הקבוצות האלה (one-way ANOVA, $F_{(5,18)}=2.624$, $P=0.060$). וכן, לא נמצאו הבדלים מובהקים בערכי BS, במיון הגוזלים לשתי קבוצות של 0-1 פסים חדשים לעומת 2-5, וגם במיון לפי 0 עד 2 לעומת 3 עד 5 פסים חדשים (one-way ANOVA, $F_{(1,22)}=3.012$, $P=0.097$; $F_{(1,22)}=0.821$, $P=0.375$). בהתאמה).

לעומת זאת, יש הבדל מובהק בין הערך הממוצע של BS בצמידים של גוזל-נקבה חברתית (0.58 ± 0.09), לבין הערך הממוצע של BS בצמידים של גוזל-זכר חברתי (0.44 ± 0.13) (Paired $t=5.003$, $df=23$, $P=0.0001$). (טבלה 1.1). הבדל זה מאשר את העובדה שהנקבות החברתיות הן אכן האמהות הגנטיות לצאצאים, ושמקור הפסים החדשים הוא תוצאה של אבהות מחוץ לקשר הזוגי.

מתוצאות אלה של BS בין גוזל לזכר, נראה כי מספר הפסים החדשים המופיעים בדגם הגוזל אינו משפיע באופן משמעותי על ערך BS (פירוט ראה בשיטות; טבלה 1.2).

טבלה 1.2: ערכי BS בין גוזלים להוריהם החברתיים, לפי מספר הפסים החדשים בדגמי הגוזלים.

	מספר הפסים החדשים						הצירופים גוזל-נקבה
	5	4	3	2	1	0	
	0.53	0.52	0.58	0.59	0.68	0.56	Avg.
	-	0.02	0.07	0.19	0.11	0.07	S.D.
	1	2	2	2	4	13	N
*	5	4	3	2	1	0	גוזל-זכר
	0.46	0.21	0.48	0.37	0.32	0.37	Avg.
	0.15	-	0.06	0.09	0.10	0.07	S.D.
	14	1	2	2	2	4	N

* ערכי BS בין גוזל לזכר חברתי, ללא דגם DNA של הנקבה להשוואה ולמציאת פסים חדשים.

ניתן לקבוע כי המדד לשלילת אבהות הוא מספר הפסים החדשים המופיעים בדגם הגוזל, שאינם מופיעים בדגם הפסים של האב החברתי. פס אחד חדש, המופיע בדגם הגוזל מוסבר על-ידי מוטציה. ההסתברות להופעת פס חדש אחד היא $0.235 = 4/17$ מס. הגוזלים בעלי 0-1 פסים חדשים/מס. הגוזלים בעלי פס חדש אחד). שני פסים חדשים עשויים גם-כן להופיע באקראי בהסתברות נמוכה $0.055 = 0.235^2$ (0.235), אך ההסתברות להופעת שלושה פסים חדשים היא נמוכה מאוד, $0.013 = 0.235^3$ (ראה גם Zilberman et al. 1999). לכן ההבחנה היא: הופעה של עד שני פסים חדשים בדגם הגוזל - זהו הצאצא הגנטי לאב החברתי; הופעה של שלושה פסים חדשים ויותר בדגם הגוזל - זוהי שלילת אבהות לזכר החברתי. מכאן ניתן להסיק שאיתור והערכת מספר המקרים של שלילת אבהות עשויים להיות נמוכים מן המצוי, וזאת בגלל וריאביליות גבוהה של ערכי BS בין פרטים באוכלוסייה, וערך ממוצע גבוה של BS באוכלוסייה. כתוצאה מכך, יש מיעוט בהופעת פסים חדשים בדגמי הגוזלים של EPP, ודמיון גבוה של BS בין גוזלים לזכרים המאכילים, זכרים שאינם בהכרח האבות הגנטיים. עקב תכונות אלה של דגמי הפסים האלקטרופורטיים בצופיות, לא ניתן היה בעבודה זו לזהות אבות גנטיים לגוזלים מחוץ לקשר הזוגי.

שיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי באוכלוסייה

מתוך 24 גוזלים שנבדקו יחסית להוריהם החברתיים, משבע טריטוריות, נמצא כי לחמישה גוזלים יש 5-3 פסים חדשים שאינם מוסברים על-ידי הזכר החברתי, בדגם הפסים האלקטרופורטי. לפי הקריטריונים הנ"ל, אלה גוזלי EPP, המהווים 20% מכלל הגוזלים, ומופיעים ב- 27% מהתטולות שנבדקו. 57% מהזוגות גידלו לפחות גוזל EPP אחד (טבלה 1.3).

טבלה 1.3: שיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי באוכלוסייה.

גוזלים		תטולות		טריטוריות		
N	%	N	%	N	%	
5	21%	4	27%	4	57%	יש EPP
19	79%	11	73%	3	43%	אין EPP
24	100%	15	100%	7	100%	סה"כ

מ-5 טריטוריות נוספות, נבדקו 14 גוזלים בהשוואה לזכר החברתי בלבד (ללא נקבה להשוואה). ערכי BS נעים מ-0.19 עד 0.7. מהם, עבור 5 גוזלים, ערכי BS עם הזכר החברתי הוא נמוך בתחום 0.19-0.36. לא ניתן היה לזהות פסים חדשים בדגמי הגוזלים הללו, בגלל חוסר של דגמי הנקבות. הערכים הנמוכים של BS רק עשויים לרמוז שגם גוזלים אלה הם כתוצאה מאבהות מחוץ לקשר הזוגי. בבחינת פיזור האבהות מחוץ לקשר הזוגי לפי סדר מחזורי הקינון של כל זוג (טבלה 1.4), נמצא כי הסיכוי לאבהות מחוץ לקשר הזוגי דומה בין המחזוריים השונים (המדגם קטן למבחן סטטיסטי). פיזור האבהות מחוץ לקשר הזוגי לפי גודל תטולה (טבלה 1.5) מראה כי אין הבדל משמעותי בין תטולה של שתיים לשלוש ביצים, בהופעת גוזל מחוץ לקשר הזוגי (Fisher exact test, P=1).

טבלה 1.4 : אבהות מחוץ לקשר הזוגי בתטולות לפי סדר מחזורי הקינון.

סה"כ %	סה"כ N	ניסיונות קינון					
		חמישי	רביעי	שלישי	שני	ראשון	
20%	5	2	1	0	0	2	יש EPP (N)
80%	20	5	4	6	3	2	אין EPP (N)
100%	25	7	5	6	3	4	סה"כ (N)
20%		8%	4%	0%	0%	8%	% EPP

טבלה 1.5 : פיזור אבהות מחוץ לקשר הזוגי לפי גודל תטולה.

גודל תטולה				סה"כ	
3	2	לא ידוע	סה"כ		
2	1	1	4	יש EPP	
6	4	1	11	אין EPP	
8	5	2	15	סה"כ	

1.11 הצלחת רבייה חברתית ואבהות מחוץ לקשר הזוגי

הצלחת רבייה חברתית, שמוערכת לפי ממצאים מן השדה, מתייחסת ל - 48 זוגות מקננים. לצאצאי הזוגות נבדקה האבהות הגנטית ע"י DNA fingerprinting, ולפי התוצאות מוינו הזוגות לקבוצות הבאות: קבוצה 1 - האוכלוסייה, שבה לא נבדקה אבהות (N=24-34); קבוצה 2, כוללת לפחות גוזל EPP אחד לכל זוג (N=4); קבוצה 3, שבה נבדקה האבהות, ולא נמצאו כלל גוזלי EPP לזוגות (N=2).

נמצא שהצלחת הרבייה גבוהה יותר באופן מובהק עבור הזוגות שגידלו גוזלי EPP, לעומת זוגות ללא גוזלי EPP, ולעומת ממוצע האוכלוסייה (טבלה 1.6): גודל התטולה הממוצע לזוגות עם גוזלי EPP הוא 1.85 ± 0.45 , לעומת 1.18 ± 0.92 באוכלוסייה ($t = -3.234$, $df = 32$, $P = 0.005$); מספר הגוזלים הממוצע (בריכה) עבור הזוגות עם גוזלי EPP הוא 0.84 ± 0.58 , לעומת 0.38 עבור הזוגות ללא גוזלי EPP ($t = 6.584$, $df = 4$, $P = 0.003$); ערך זה של 0.38 גוזלים עבור הזוגות ללא גוזלי EPP הוא נמוך באופן מובהק מהערך הממוצע באוכלוסייה שהוא 0.81 ± 0.72 ($t = 7.043$, $df = 31$, $P = 0.0001$). אך יש לקחת בחשבון כי גודל המדגם במבחנים אלה הוא קטן יחסית.

טבלה 1.6: הצלחת רבייה חברתית*

מס. ניסיונות קינון	גודל תטולה	מס. ביצים שלא בקעו	מס. גוזלים/ניסיונות קינון	מס. פרחונים/ניסיונות קינון	מס. צעירים/ניסיונות קינון	מס. פרטים שהגיעו לבגרות**	מס. גוזלים/ביצים	מס. פרחונים/ביצים	מס. צעירים/ביצים	
										1. אוכלוסייה
3.62	1.18	0.13	0.81	0.65	0.15	0.02	0.65	0.49	0.14	Avg.
1.71	0.92	0.34	0.72	0.59	0.23	0.06	0.36	0.36	0.16	SD
34	30	24	32	32	32	32	24	24	24	N
										2. יש EPP
4.5	1.85	0.25	0.84	0.78	0.44	0.16	0.43	0.45	0.26	Avg.
0.58	0.45	0.50	0.58	0.53	0.28	0.20	0.32	0.32	0.19	SD
4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	N
										3. אין EPP
3	1.88	0	0.38	0.38	0.38	0.13	0.14	0.14	0.14	Avg.
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	SD
2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	N
										סה"כ
3.68	1.29	0.14	0.79	0.64	0.19	0.04	0.46	0.59	0.16	Avg.
1.62	0.91	0.35	0.69	0.57	0.26	0.10	0.35	0.37	0.17	SD
40	36	29	38	38	38	38	30	30	30	N

● ערכים השונים זה מזה באופן מובהק, בכל טור.
 * הצלחת הקינון כוללת ניסיונות קינון שלא הגיעו לשלב ההטלה.
 ** מס. פרטים שהגיעו לבגרות - פרטים שנראו בסיום עונת הקינון, בסתו ו/או בעונת הקינון הבאה.

טבלה 1.7: הצלחת קינון חברתית (רק מקינונים בהם היתה לפחות הטלה).

צעירים	פרחונים	גוזלים	בריכה	תטולה		
1.4	1.9	2.1	2.3	2.5	Avg.	קבוצה 1
0.6	0.7	0.6	0.4	0.4	SD	אוכלוסייה*
12	25	27	21	24	N	
1.5	1.8	1.8	2.2	2.5	Avg.	קבוצה 2
0.6	0.6	0.6	0.3	0.4	SD	יש EPP
4	4	4	4	4	N	
3	3	3	-	2.4	Avg.	קבוצה 3
-	-	-	-	0.5	SD	אין EPP
1	1	1	0	2	N	
1.5	1.9	2.1	2.3	2.5	Avg.	כלל
0.7	0.7	0.6	0.4	0.4	SD	האוכלוסייה
17	30	32	25	30	N	

קבוצה 1 אוכלוסייה* - לא כוללת שתי הקבוצות 2,3.

בבחינת המדדים הנ"ל להצלחת קינון, לפי מקרים בהם לפחות הוטלו ביצים (טבלה 1.7), נמצא שאין

הבדלים מובהקים בין שלוש הקבוצות לפי נוכחות גוזלי EPP והאוכלוסייה בממוצע.

פרק 2: מרכיבים התנהגותיים של הקשר הזוגי וטריטוריאליות

הנוכחות בטריטוריה משמשת למספר תיפקודים - שמירת טריטוריה, שמירת קשר זוגי, משיכת בני-זוג אחרים להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי (Stamps 1994), או היכרות מוקדמת לשם החלפת פרטנר בעתיד (Zilberman et al. 1999). השקעה בנוכחות בטריטוריה עשויה לתרום גם לקשר הזוגי. אנו מניחים שנקבה עשויה לבחור בזכר, בן-זוגה או אחר - להיות אב גנטי לצאצאיה, על בסיס ההשקעה שלו בטריטוריאליות ובקשר הזוגי. במטרה למצוא מהם ההבדלים ההתנהגותיים בין זכרים שמועדפים על-ידי נקבות לאבהות מחוץ לקשר הזוגי, לעומת בני הזוג החברתיים, נבדקה מידת ההשקעה של בני הזוג בטריטוריאליות וזוגיות. למעשה, קשה להפריד וליצור הבחנה בין התנהגות טריטוריאליה לבין השקעה בקשר הזוגי, מאחר שהצופיות שומרות על קביעות שנתית רציפה בטריטוריה וגם נמצאות בקשר עם בני-זוגם משנה לשנה. לכן מרכיבים התנהגותיים זהים משמשים בעבודה זו הן לבחינת טריטוריאליות והן לבחינת הקשר הזוגי. ההבדל בין שתי צורות השקעה אלה, תת-פרק 2.1 טריטוריאליות לעומת תת-פרק 2.2 זוגיות, הוא בדרך של ניתוח שונה של המרכיבים ההתנהגותיים: השוואה עונתית משמשת לבחינת טריטוריאליות, והשוואה בין שלבי הפוריות בעונת הקינון, משמשת לבחינת הקשר הזוגי.

מדדים עיקריים שנבחרו להערכת טריטוריאליות וזוגיות, בשיטת Time Activity Budget (TAB) הם (פירוט ההגדרות ראה בפרק "שיטות"): הזמן הדרוש לאיתור בעלי הטריטוריה על-ידי הצופה; מידת הנוכחות בטריטוריה - שני היבטים: מצד אחד הצופיות, מידת נוכחות הפרט הטריטוריאלי, ומצד שני ההתייחסות לטריטוריה - מידת רציפות הנוכחות בה; המיקום בה (שוליים, מרכז טריטוריה); העמדה (סבך, עמדה חשופה); הווקאליות של הזכר (שירה מלאה, שאינו משמיע קול, ווקאליות כללית); הווקאליות של בני הזוג (ווקאליות כללית לעומת ללא השמעת קול); ומספר הזרים בטריטוריה.

2.1 התנהגות טריטוראלית

בצופיות, לא היתה ברורה מידת הטריטוראליות בתקופה שמחוץ לעונת הקינון (סתו-חורף). בעבודה זו נבדקת מידת הטריטוראליות כולל מחוץ לעונת הקינון, על-מנת לבחון מהי משמעותה לגבי נאמנות הנקבה - מהי השפעתה על העיקביות בשמירת הקשר הזוגי, ושיעורי האבהות הגנטית בעונת הקינון העוקבת. על-מנת לבחון הבדלים בטריטוראליות בין עונת הקינון לבין התקופה שמחוץ לעונת הקינון, התמקד ניתוח הנתונים בתת-פרק זה, בהשוואה בין שתי עונות אלה ובהשוואה בין זכרים ונקבות שהינם בני זוג. מאחר וברוב התוצאות הנבחנות כאן אין הבדל מובהק בין החודשים השונים של עונת הקינון (ממרץ ועד יולי), מוצגים ערכי הנתונים בממוצעים לעונת הקינון, לעומת הממוצע של נובמבר שמייצג את התקופה שמחוץ לעונת הקינון.

2.1 א' נוכחות ומיקום עונתיים בטריטוריה

הנוכחות העונתית בטריטוריה מתייחסת לשני היבטים - מצד אחד, מידת נוכחות הפרט הטריטוריאלי בטריטוריה, ומצד אחר, מידת רציפות הנוכחות בטריטוריה של פרט אחד מבני הזוג הטריטוריאלי, של שני בני הזוג בו-זמנית, או אף לא אחד מהם. גודל המדגם בסעיף זה הוא ביחידות Time Activity Budget (יחידות TAB הן מספר הפעמים של רישום נתונים כל חצי דקה) עבור כל זווית לחודש: מחוץ לעונת הקינון - נובמבר - 718; עונת הקינון בחודשים: מרץ - 691, אפריל - 947, מאי - 862, יוני - 1215, יולי - 333.

נוכחות עונתית של פרט טריטוריאלי

מידת הנוכחות של הזכר והנקבה בטריטוריה, משיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי זווית (לבדס ועם בני-הזוג); 2. לפי חודשים (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

- יש הבדל מובהק בין הזוויות בנוכחות ($F_{(1,9)}=13.409, P=0.005$): בממוצע שנתי, זכר נוכח $55\% \pm 15\%$ מהזמן, לעומת נקבה, הנוכחת $36\% \pm 25\%$ מהזמן.
- יש הבדל מובהק בין החודשים בנוכחות בטריטוריה ($F_{(5,45)}=9.134, P=0.0001$): בעונת הקינון זכר נוכח $62\% \pm 14\%$ מהזמן, לעומת $22\% \pm 20.6\%$ מהזמן מחוץ לעונת הקינון; הנקבה נוכחת בקינון $41\% \pm 27\%$ מהזמן, לעומת $11\% \pm 11\%$ מחוץ לעונת הקינון.

רצף הנוכחות העונתית בטריטוריה

מידת רצף הנוכחות בטריטוריה, מידת הנוכחות בהרכבים שונים של בני הזוג, או היעדרות ממנה, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי צירופי הזוג; 2. לפי חודשים (טבלה 2.1, איור 2.1); two-way ANOVA R.M. נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בנוכחות בטריטוריה בין הצירופים האפשריים במסגרת הזוגית ($F_{(3,24)}=9.476$, $P=0.0001$): בממוצע שנתי, שני בני הזוג נעדרים בו-זמנית מהטריטוריה $34\% \pm 17\%$ מהזמן; שני בני הזוג נוכחים $26\% \pm 18\%$; הזכר לבדו נוכח $29\% \pm 20\%$; הנקבה לבדה $11\% \pm 13\%$; ונוכחות אחד מבני הזוג היא $40\% \pm 17\%$.

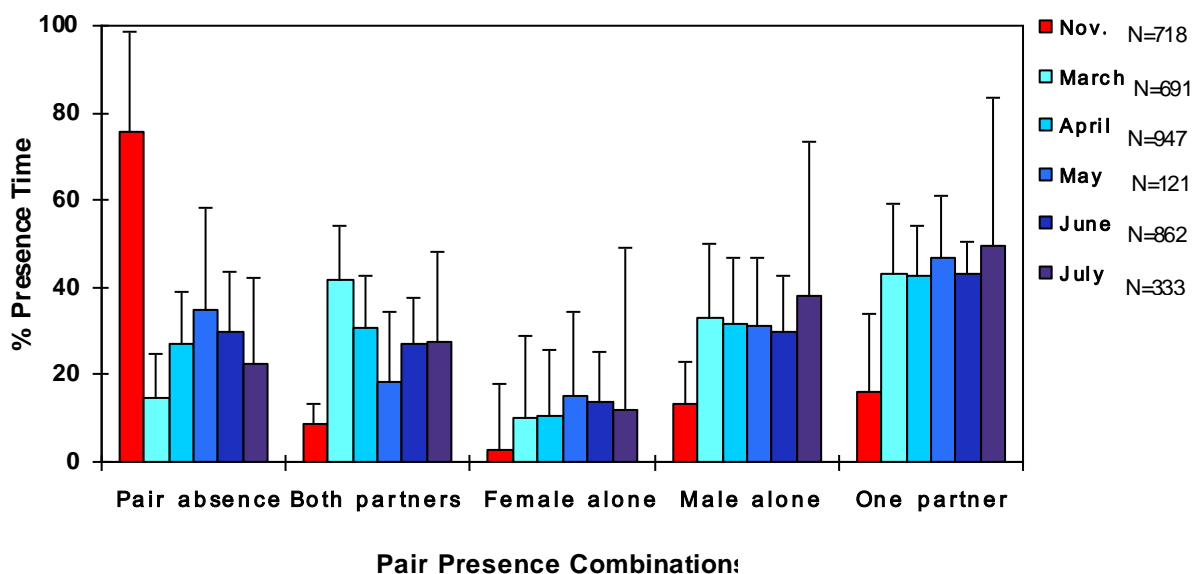
2. לחודש יש השפעה מובהקת על ההבדלים בנוכחות ($F_{(12,96)}=4.302$, $P=0.0001$): הזוג נעדר $75.6\% \pm 22.8\%$ מהזמן מחוץ לעונת הקינון, לעומת $26\% \pm 16\%$ בממוצע בעונת הקינון; הזוג נוכח $8.5\% \pm 9.5\%$ מחוץ לעונת הקינון, לעומת $29\% \pm 19\%$ בממוצע בקינון; רק הזכר נוכח בטריטוריה $13.3\% \pm 15.5\%$ מהזמן מחוץ לעונת הקינון, לעומת $33\% \pm 20\%$ בממוצע בקינון; רק הנקבה נוכחת $2.6\% \pm 4.9\%$ מחוץ לעונת הקינון, לעומת $13\% \pm 14\%$ בממוצע בקינון; אחד מבני-הזוג נוכח $15.8\% \pm 18.2\%$ מחוץ לעונת הקינון, לעומת $45\% \pm 17\%$ בממוצע בעונת הקינון.

טבלה 2.1: הנוכחות של בני הזוג בממוצע עונתי ושנתי בטריטוריה (ממוצע, SD).

עונה	% צירופים בנוכחות בטריטוריה			
	הזוג נעדר	זכר נעדר	זכר נוכח	הזוג נוכח
מחוץ לקינון	75.6	2.6	13.3	8.5
SD	22.8	4.9	15.5	9.5
עונת הקינון	26	12	33	29
SD	16	14	20	19
ממוצע שנתי	34	11	29	26
SD	17	13	20	18

* % נוכחות בן-זוג בודד - הערך הוא סכום של % נוכחות זכר בלבד + % נוכחות נקבה בלבד.

איור 2.1: שיעורי הנוכחות העונתית בטריטוריה בצירופים השונים של בני הזוג (ממוצע, SD).



מיקום עונתי של פרט טריטוריאלי

חלוקת הזמן של בעלי הטריטוריה במרחב הטריטוריה בין מרכזה לעומת שוליה, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשלוש רמות: 1. לפי מיקום; 2. לפי זווית; 3. לפי חודשים (three-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק במיקום הצפיות בטריטוריה ($F_{(1,9)}=112.286, P=0.0001$): בממוצע שנתי, הנוכחות במרכז הטריטוריה רבה יותר מאשר בשוליים באופן מובהק - הזכר מבלה $47\% \pm 17\%$ מהזמן במרכז הטריטוריה, והנקבה $35\% \pm 22\%$. ואילו בשוליים הם נוכחים $8\% \pm 10\%$ מהזמן הזכר, והנקבה $1\% \pm 3\%$ מהזמן.

2. יש הבדל מובהק בין הזווית במיקום בטריטוריה ($F_{(1,9)}=20.859, P=0.001$), ויש לזווית השפעה מובהקת על ההבדלים במיקום בטריטוריה (ANOVA, $F_{(2,18)}=12.971, P=0.001$): כאשר נתוני המיקום המהווים 100% (לא כולל ההיעדרויות), בממוצע שנתי, שוהה הזכר בשוליים 18% לעומת 7% הנקבה, ו- 82% מהזמן הזכר במרכז הטריטוריה לעומת 93% מהזמן הנקבה.

3. יש הבדל מובהק בין החודשים במיקום בטריטוריה ($F_{(5,45)}=8.884, P=0.0001$), וכן, לחודש יש השפעה מובהקת על ההבדלים במיקום בטריטוריה (ANOVA, $F_{(5,45)}=6.487, P=0.0001$): מתוך נתוני המיקום (שמחושבים כ- 100% לא כולל ההיעדרויות), מחוץ לעונת הקינון, שוהה הזכר בשוליים $32.02\% \pm 29.34\%$ מהזמן והנקבה $16.67\% \pm 40.82\%$, לעומת $9.5\% \pm 10.3\%$ מהזמן בממוצע הזכר ו-

2.6%±3.3% הנקבה בעונת הקינון. מחוץ לעונת הקינון, שוהה הזכר 67.98%±29.34% מהזמן במרכז הטריטוריה, והנקבה 83.33%±40.82% מהזמן, לעומת 90.5%±10.3% מהזמן בממוצע הזכר ו - 97.8%±3.3% הנקבה בקינון.

מהירות איתור עונתית של בעלי הטריטוריה

משך הזמן הדרוש לאיתור פרט טריטוריאלי נבחן בשתי רמות: 1. לפי זווית; 2. לפי חודשים (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בזמן איתור בין זכרים לנקבות ($F_{(1,9)}=47.946$, $P=0.0001$): זכרים מאותרים בממוצע שנתי תוך 125.5±110.9 שניות, פי 3-6 מהר יותר מאשר נקבות, המאותרות תוך 310.5±198.2 שניות בממוצע שנתי.

2. יש הבדל מובהק בין החודשים בזמן האיתור ($F_{(5,45)}=5.902$, $P=0.0001$): מחוץ לעונת הקינון, הזמן לאיתור זכר הוא 387.5±272.5 שניות, גדול פי 5 בממוצע (ועד פי 8) מאשר בעונת הקינון, בה הממוצע הוא 73.1±78.5 ש'. נקבה מחוץ לעונת הקינון מאותרת תוך 457±244.4 שניות, זמן כפול בממוצע מאשר בעונת הקינון, שהוא 270.4±188.9 ש'.

גודל המדגם עבור כל זווית (נקבה; זכר) לחודש (ביחידות של מספר הביקורים בטריטוריה בתצפיות TAB): נובמבר - 9; 13, מרץ - 27; 29, אפריל - 20; 45, מאי - 20; 37, יוני - 36; 57, יולי - 6; 15.

1.2.1' ווקאליות ועמדה עונתיים והמרחק בין בני הזוג בטריטוריה

על-מנת לבחון את הווקאליות כאמצעי ליצירת קשר תוך-זוגי וחוף-זוגי, נבחנת במקביל העמדה בטריטוריה - חשופה, לעומת נסתרת בסבך.

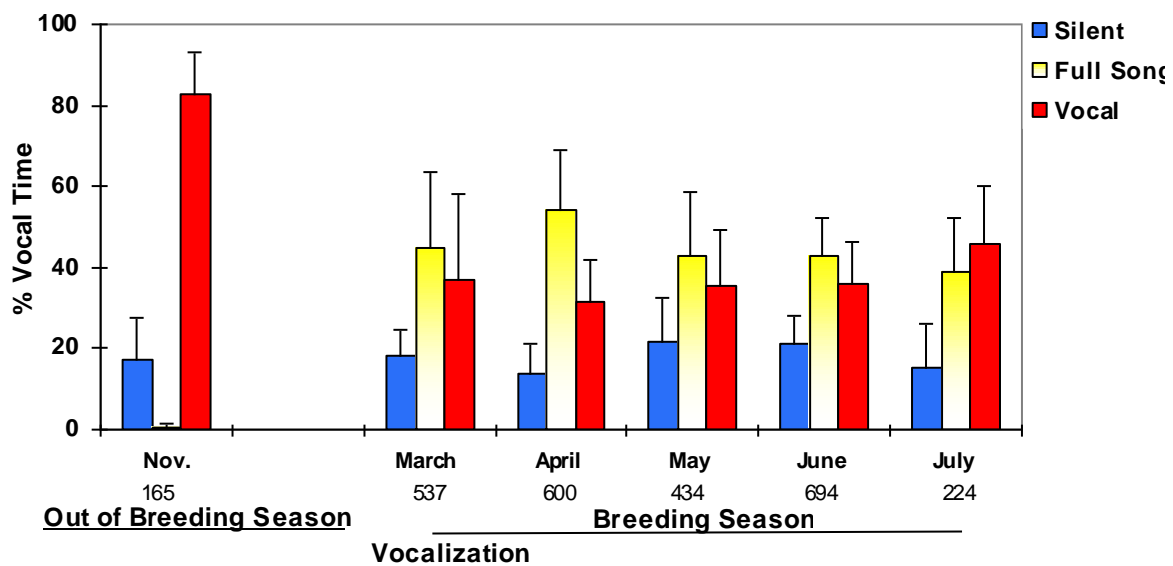
ווקאליות עונתית של זכרים

חלוקת הזמן לפי השמעת סוגי הווקאליות של הזכר הטריטוריאלי, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי סוגי הווקאליות (שיר מלא; חרישי; ווקאליות אחרת - כל שאר הקריאות מלבד שני הסיווגים הנ"ל); 2. לפי חודשים (איור 2.2; two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בתדירות שלושת סוגי הווקאליות של הזכר ($F_{(1,6)}=28.386, P=0.002$): השירה המלאה מושמעת $37\% \pm 12\%$ מהזמן בו נמצא הזכר בטריטוריה, הווקאליות האחרת מהווה $45\% \pm 13\%$ מהזמן, והזכר חרישי $18\% \pm 9\%$ מהזמן, בממוצע שנתי.

2. יש הבדל מובהק בזמן בין סוגי הווקאליות של הזכר במשך השנה ($F_{(5,30)}=19.049, P=0.0001$), ויש לחודש השפעה מובהקת על סוגי הבדלים אלו בווקאליות ($F_{(5,30)}=10.805, P=0.0001$): מחוץ לעונת הקינון, השירה המלאה כמעט שאינה מושמעת ($0.4 \pm 0.9\%$), אך נשמרת הווקאליות הכללית של 83% מהזמן (סכום שירה מלאה + ווקאליות אחרת) בדומה לזו שבעונת הקינון. בעונת הקינון, הווקאליות הכללית מורכבת מ- $45\% \pm 14\%$ מהזמן שירה מלאה ו- $37\% \pm 14\%$ ווקאליות אחרת, ו- $18\% (\pm 9\%)$ מהזמן הזכר חרישי.

איור 2.2: הווקאליות העונתית של הזכר הטריטוריאלי (ממוצע, SD).



ווקאליות עונתית של בני הזוג

כל מגוון הקריאות של הזכר והנקבה אוחדו למצב אחד, המכונה ווקאליות כללית, לעומת מצב 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 זוויג; 2. לפי

חודשים (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין זכרים לנקבות בווקאליות הכללית בחודשי הקינון ($F_{(1,4)}=66.443, P=0.001$), וכן לזוויג יש השפעה מובהקת על ההבדלים בשינויים העונתיים בווקאליות בקינון ($F_{(3,24)}=4.633, P=0.011$): הזכר ווקאלי $82.0\% \pm 8.5\%$ מהזמן במוצע, פי 2-4 יותר מאשר הנקבה, אשר ווקאלית $29.5\% \pm 23.8\%$ מהזמן.

2. יש הבדל מובהק בווקאליות הכללית של הצופיות בחודשי הקינון (במבחן ללא החודש שמחוץ לקינון) ($F_{(4,24)}=3.692, P=0.018$): במוצע שנתי, הזכר ווקאלי $82.1\% \pm 8.8\%$ מהזמן, והנקבה $32.7\% \pm 25.2\%$ מהזמן. סטיית-התקן בזכרים נמוכה יחסית ואחידה 9% במוצע (6%-11%), לעומת סטיית-תקן גבוהה של 25% במוצע בנקבות (12%-32%), המעידה על שונות גבוהה ביניהן. בנקבות, יש שונות בין העונות והחודשים - ווקאליות מירבית מופיעה מחוץ לעונת הקינון ובחודש מרץ, 49%-50% מהזמן בהתאמה, ואחרי-כן, ניכרת ירידה לכמחצית מהווקאליות המירבית הנ"ל (19%-36% מהזמן).

גודל המדגם עבור כל זוויג (זכר: נקבה) לחודש (ביחידות TAB): נובמבר - 165: 86 מרץ - 537: 395, אפריל - 600: 379, מאי - 434: 242, יוני - 694: 489, יולי - 224: 103.

עמדה עונתית בטריטוריה

חלוקת הזמן של בעלי הטריטוריה בין עמדה חשופה, במרחב הטריטוריה, לבין עמדה בסבך, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשלוש רמות: 1. לפי עמדה (חשופה לעומת סבך, פירוט בשיטות); 2. לפי זוויג; 3. לפי חודשים (three-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין העמדות השונות (זכר נמצא בעמדה חשופה) ($F_{(1,4)}=23.951, P=0.008$): זכר נמצא בעמדה חשופה $65.7\% \pm 16.1\%$ מהזמן במוצע שנתי, לעומת $34.3\% \pm 16.1\%$ מהזמן בסבך; נקבה נמצאת $9.2\% \pm 12.9\%$ מהזמן בעמדה חשופה, לעומת $90.8\% \pm 12.9\%$ מהזמן בסבך.

2. יש הבדל מובהק בין זכרים לנקבות בעמדה ($F_{(1,4)}=11.694, P=0.027$), וכן, לזוויג יש השפעה מובהקת על ההבדלים בעמדה ($F_{(1,4)}=20.036, P=0.0001$): בעונת הקינון, מבלה זכר $26\% \pm 15\%$ מהזמן במוצע בסבך, לעומת $90\% \pm 14\%$ מהזמן במוצע בנקבות.

3. לחודש יש השפעה מובהקת על ההבדלים בעמדה ($F_{(5,20)}=4.223, P=0.009$): מחוץ לעונת הקינון, נמצא הזכר במוצע $73.6\% \pm 20\%$ מהזמן בסבך, לעומת $26\% \pm 15\%$ מהזמן במוצע בקינון; נקבה

נוכחת בסבך בממוצע שנתי $90.8 \pm 12.9\%$ מהזמן, בפיזור דומה במשך כל החודשים (בין 81% ל - 95%, עם סטיות תקן של 6%-27%).

גודל המדגם עבור כל זווית (זכר: נקבה) לחודש (ביחידות TAB): נובמבר - 86: 165 - מרץ - 395: 537, אפריל - 379: 600, מאי - 242: 434, יוני - 489: 694, יולי - 103: 224.

המרחק העונתי בין בני הזוג

המרחק בין בני הזוג אינו שונה באופן מובהק בין החודשים (one-way ANOVA R.M., $F_{(3,21)}=1.351$), $P=0.285$). השונות בין יחידות TAB בתצפית היא גבוהה: המרחק בין זכר לבת זוגו נע מאפס (מגע, ביוזמת הזכר לרוב) ועד 100-70 מטר שבטווח הראיה.

1.2 ג' פעילות יומית עונתית - מוקדמת לעומת מאוחרת

התצפיות נערכו בשעות הבוקר המוקדם (6-8am), והבוקר המאוחר (10-12am). כל המרכיבים ההתנהגותיים, מהנתונים בשיטת TAB, שנבחנו ופורטו עד כה, נבחנו בסעיף זה.

נוכחות ומיקום עונתיים: נתוני היעדרות של בעלי הטריטוריה, ובמקרים של נוכחות - נתוני המיקום

בטריטוריה (מרכז לעומת שוליים), מהנתונים בשיטת TAB, נבחנו בשלוש רמות: 1. לפי פעילות; 2. לפי

חודשים 3. לפי זווית (three-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. אין הבדל מובהק בנוכחות ומיקום בטריטוריה בהשוואה בין בוקר מוקדם למאוחר ($F_{(1,2)}=2.341$), $P=0.266$.

2. אין הבדל מובהק בין החודשים, בנוכחות ובמיקום, בהשוואה בין בוקר מוקדם למאוחר ($F_{(3,6)}=1.356$), $P=0.342$.

3. בדומה לממצאים מהביקורת (סעיף א' - מיקום פרט טריטוריאלי), נמצאו הבדלים מובהקים בין היעדרות לנוכחות בטריטוריה, ובמקרים של נוכחות, יש הבדל מובהק במיקום בין המרכז לשוליים; נמצאו הבדלים בין הזווית; ונמצאה השפעה של הזווית על ההבדלים במיקום.

1.2 ד' זרים בטריטוריה - נוכחות עונתית

הנוכחות של זכרים ונקבות זרים בטריטוריה, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנו בשתי רמות: 1. לפי זווית; 2.

לפי חודש (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין הזוויגים ($F_{(1,9)}=74.506, P=0.0001$): בממוצע שנתי, מופיעים 0.6 ± 0.4 זכרים זרים בטריטוריות, לעומת 0.1 ± 0.2 נקבות. כלומר יחס הזוויגים של פרטים הפולשים לטריטוריות הוא 1: 5-6.

2. יש הבדל מובהק בין החודשים ($F_{(5,45)}=9.696, P=0.0001$): מחוץ לעונת הקינון, מופיעים 1.7 ± 0.6 זכרים זרים, פי 5-6 יותר מאשר 0.3 ± 0.2 נקבות. בעונת הקינון, מופיעים 0.4 ± 0.4 זכרים זרים, פי 4 יותר לעומת 0.1 ± 0.2 נקבות.

גודל המדגם ביחידות של מספר הביקורים בחודש לטריטוריה עבור כל זווית בחודשים: נובמבר - 34, מרץ - 30, אפריל - 45, מאי - 41, יוני - 58, יולי - 16.

השהייה של זרים בטריטוריה נבדקה לפי יחידות TAB לטריטוריה, כלומר נוכחות בתצפית. משך זמן השהייה לא בא לידי ביטוי בהצגת נתונים זו. הזרים כוללים צופיות לא מטובעות, שעבורן קשה לחשב זמן שהייה, וכן שכנים מטובעים, שנצפו החל מתדירות גבוהה בטריטוריה ועד לביקורים חטופים.

1.2.ה' ניסויי חשיפה לזכר פולש - מחוץ לעונת הקינון

ההשפעה הצפויה מנוכחות של זכר זר בטריטוריה, בניסוי, כאשר קיימת שמירת טריטוריה היא: הקטנת זמן איתור בעלי הטריטוריה, עלייה בנוכחות בטריטוריה, הגדלת ווקאליות, עמדה חשופה יותר, הקטנת מרחק בין בני הזוג, עלייה במספר הזרים בטריטוריה. הנתונים בסעיפים ה. 1-7 מתייחסים לתקופה שמחוץ לעונת הקינון. בהשוואות, מהוות התצפיות ללא זכר בכלוב את הביקורת לתצפיות בניסוי חשיפה לזכר. גודל המדגמים לסעיפים 1-2, 4 (ביחידות TAB) הוא: ניסויי חשיפה - 1238, ביקורת - 928.

1.2.ה.1 א'. השפעת הפולש על מיקום והיעדרות בטריטוריה

נתוני היעדרות (המשלימים עם נתוני הנוכחות ל-100%) של בעלי הטריטוריה, בשיטת TAB, נבחנו בשתי רמות: 1. לפי זווית (בניסוי וביקורת); 2. לפי ניסוי וביקורת (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי: 1. יש הבדל מובהק בין הזוויגים ($F_{(1,9)}=12.097, P=0.007$), כפי שנמצא בביקורת (סעיף א' - נוכחות פרט טריטוריאלי).

2. לא נמצאו הבדלים בין ביקורת לניסוי, לגבי היעדרות מחוץ לעונת הקינון ($F_{(1,9)}=2.717, P=0.134$).

נתוני המיקום של בעלי הטריטוריה, במרכז הטריטוריה או בשוליה, נבחנו בשלוש רמות: 1. לפי זווית; 2. לפי מיקום; 3. לפי ביקורת וניסוי (three-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין הזוויות $(F_{(1,9)}=15.463, P=0.003)$, כפי שנמצא בביקורת (סעיף א' - מיקום פרט טריטוריאלי).

2. יש הבדלים מובהקים בין המיקומים של הצופיות $(F_{(1,9)}=16.158, P=0.003)$, כפי שנמצא בביקורת (סעיף א' - מיקום פרט טריטוריאלי).

3. לא נמצא הבדל בין ביקורת לניסוי, לגבי מיקום בעלי-הטריטוריה מחוץ לעונת הקינון $(F_{(1,9)}=3.405, P=0.098)$.

עקב הדמיון של תוצאות המבחנים לממצאים בסעיף א' - מיקום פרט טריטוריאלי, לא מוצגים כאן הנתונים.

1.1.2 ה.1 ב'. השפעת הפולש על מיקום והיעדרות בבוקר מוקדם לעומת מאוחר

על-מנת לבחון את השפעת הזכר הפולש על מיקום ועל היעדרות, בבוקר המוקדם (6-8am) לעומת המאוחר (10-12am), בנתונים משיטת TAB, נבחנו הממצאים בארבע רמות: 1. לפי שעות פעילות; 2. לפי זווית; 3. לפי מיקום ונוכחות; 4. לפי ביקורת וניסוי (טבלה 2.2; four-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. לזמן הפעילות יש השפעה מובהקת על ההבדלים במיקום ועל היעדרות בטריטוריה $(F_{(2,18)}=3.954, P=0.038)$: בביקורת, בבוקר המוקדם נמצא הזכר בשוליים פי 2 יותר מאשר בבוקר מאוחר $(14.3\% \pm 30\%, 8\% \pm 16.6\%)$, ולהיפך לגבי מרכז הטריטוריה $(8.1\% \pm 13.3\%, 19.8\% \pm 20.6\%)$ בהתאמה). הנקבה, בביקורת, בדומה לזכר, נוכחת במרכז הטריטוריה $4.8\% \pm 10.3\%$ מהזמן בבוקר המוקדם, ובבוקר המאוחר פי 2-3 יותר במרכז $(13.2\% \pm 15.4\%)$. גם בזמן הניסוי, שוהים בני הזוג כפול מהזמן בשוליים בבוקר המוקדם, לעומת מרכז הטריטוריה - הזכר שוהה במרכז $23.1\% \pm 34.4\%$ מהזמן מוקדם בבוקר, ומאוחר יותר $38.3\% \pm 28.1\%$ מהזמן; הנקבה שוהה במרכז $12.9\% \pm 19.6\%$ מהזמן מוקדם, ומאוחר יותר $20.6\% \pm 21.0\%$ מהזמן.

2. לזווית יש השפעה מובהקת על ההבדלים במיקום והיעדרות $(F_{(2,18)}=10.523, P=0.001)$ כפי שנמצא בביקורת (סעיף א' - מיקום פרט טריטוריאלי).

3. יש הבדל מובהק במיקום והיעדרות $(F_{(2,18)}=65.235, P=0.0001)$ כפי שנמצא בביקורת (סעיף א' - מיקום פרט טריטוריאלי).

4. אין הבדל בין הניסוי לביקורת, במיקום והיעדרות בטריטוריה ($F_{(1,9)}=1.224, P=0.297$).

טבלה 2.2: מיקום זכר ונקבה בטריטוריה, מתוך נתוני נוכחות בלבד, בניסוי חשיפה לזכר פולש ובביקורת.

מיקום		מנתוני נוכחות		בלבד	
		זכר		נקבה	
ניסוי	% שוליים	% מרכז	% שוליים	% מרכז	% שוליים
6-8 am	27.4	72.6	12.8	87.2	12.8
10-12 am	12.7	87.3	3.7	96.3	3.7
ביקורת	% שוליים	% מרכז	% שוליים	% מרכז	% שוליים
6-8 am	63.8	36.2	33.3	66.7	33.3
10-12 am	28.6	71.5	4.1	95.9	4.1

1.2. ה.2. השפעת הפולש על רצף הנוכחות בטריטוריה

מידת רצף הנוכחות בטריטוריה בניסוי ובביקורת, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי צירופי נוכחות; 2. לפי ביקורת וניסוי (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. אין הבדל בין הניסוי לביקורת, בנוכחות של בעלי הטריטוריה, בצירופים הבאים: שני בני הזוג נוכחים בו-זמנית, שניהם נעדרים בו-זמנית, רק הזכר נוכח, רק הנקבה נוכחת, ואחד מבני הזוג נוכח ($F_{(1,9)}=1.260, P=0.291$).

2. יש הבדל מובהק בין הצירופים הנ"ל כפי שנמצא בביקורת (סעיף א' - רצף הנוכחות בטריטוריה) ($F_{(3,27)}=28.331, P=0.0001$).

1.2. ה.3. א'. השפעת הפולש על עמדה

חלוקת הזמן בין עמדה חשופה לעמדה בסבך, בניסוי ובביקורת, מהנתונים בשיטת TAB, נבחנה בשלוש רמות (טבלה 2.3): 1. לפי עמדה; 2. לפי זווית; 3. לפי ביקורת וניסוי (three-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

1. יש הבדל מובהק בין העמדה החשופה לעומת העמדה בסבך ($F_{(1,6)}=84.694, P=0.0001$), כפי שנמצא בביקורת (סעיף ב' - עמדה בטריטוריה).

2. יש הבדל מובהק בין הזוויגים ($F_{(1,6)}=30.287, P=0.002$), וכן, לזוויג יש השפעה מובהקת על ההבדלים בין ביקורת לניסוי (ANOVA, $F_{(1,6)}=30.287, P=0.002$), כפי שנמצא בביקורת עבור שני ממצאים אלה (סעיף ב' - עמדה בטריטוריה).

3. יש הבדל מובהק בעמדת הצופיות בין ביקורת לניסוי החשיפה לזכר זר ($F_{(1,6)}=35.259, P=0.001$), וכן, לניסוי ולביקורת יש השפעה מובהקת על ההבדלים בעמדה ($F_{(1,6)}=35.072, P=0.001$) (טבלה 2.3): בנוכחות זכר זר, נמצאים הזכר והנקבה בעמדה חשופה, יותר זמן מאשר בביקורת. ההבדל גדול יותר לגבי הנקבה, אשר בביקורת נמצאת $4.4\% \pm 7.7\%$ מהזמן בעמדה חשופה, ובניסוי $12.1\% \pm 10\%$ מהזמן.

4. יש השפעה של שלושת הגורמים, עמדה, זוויג וניסוי/ביקורת, זה על זה ($F_{(1,6)}=11.67, P=0.014$).

1.2. ה. 3. ב'. השפעת הפולש על ההתקרבות לזכר הזר

מידת ההתקרבות של בני הזוג הטריטוריאליים אל הזכר הפולש (בכלוב) עד כדי עמידה על הכלוב שלו, משיטת TAB, נבחנה כאן (טבלה 2.3). וכן נבדקה באיזו מידה היה שינוי בעמדה של סבך לעומת עמדה חשופה. לא נמצאו הבדלים בין זכר לנקבה בתדירות העמידה על הכלוב (T test for paired samples, $t=-$) $(0.197, df=9, P=0.848)$: גם הזכר וגם הנקבה נעמדו על הכלוב של הזכר בשיעור דומה של 18% מהזמן בממוצע. זאת בניגוד לעונת הקינון, שבה הנקבה מתקרבת בשיעור נמוך מאוד, ולרוב אינה נעמדת על הכלוב, למרות התנאים הדומים של ניסוי הסילוק הזמני של הזכר, לפני מועד ההטלה. בנוכחות הזכר הזר, נמצאת הנקבה בעמדה חשופה 12% מהזמן, לעומת 4.4% מהזמן בביקורת. לגבי הזכר, בניגוד לצפוי, לא היה הבדל מובהק בעמדה בין הניסוי לביקורת.

טבלה 2.3: עמדת זכר ונקבה בניסוי חשיפה לפולש ובביקורת, בתקופה שמחוץ לעונת הקינון.

% על הכלוב* זכר נקבה	% עמדה חשופה		% עמדה בסבך		N		עמדה זוויג
	זכר	נקבה	זכר	נקבה	זכר	נקבה	
-	4.4	21.4	95.7	78.6	132	253	ביקורת
-	7.7	16.5	7.7	16.5			SD
15.9	12.1	23.9	77.9	74.4	213	439	ניסוי זר-פולש
11.4	10	15.2	28.8	15.6			SD

* % על הכלוב - עמידה של הזכר והנקבה על הכלוב של הזכר הזר בזמן הניסוי.

1.2. ה.4. השפעת הפולש על הווקאליות

חלוקת הזמן לפי מצב של ווקאליות כללית לעומת מצב חרישי, משיטת TAB, נבחנה בשתי רמות: 1. לפי זווית; 2. לפי ביקורת וניסוי (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

- יש הבדל מובהק בין הזוויתים בווקאליות ($F_{(1,6)}=9.697, P=0.021$), כפי שנמצא בביקורת (סעיף ב' - ווקאליות הזוג).
- לא נמצא הבדל מובהק בין הביקורת לניסוי חשיפה לזכר, בווקאליות של הזכר והנקבה ($F_{(1,6)}=0.000, P=0.996$).

1.2. ה.5. השפעת הפולש על מהירות איתור בעלי-הטריטוריה

פרקי הזמן הדרושים לאיתור בעלי הטריטוריה, משיטת TAB נבחנו בשתי רמות: 1. לפי זווית; 2. לפי ביקורת וניסוי (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:

- יש הבדל מובהק בין הזוויתים ($F_{(1,9)}=9.659, P=0.013$): איתור זכר מהיר יותר מאשר איתור נקבה. בביקורת, זכר מאותר ב - 87% מהזמן הדרוש לאיתור נקבה. בניסוי, לאיתור זכר דרוש 60% מהזמן שדרוש לאיתור נקבה.
- יש הבדל מובהק בזמן איתור הצופיות בין ביקורת לבין הניסוי ($F_{(1,9)}=5.851, P=0.039$): הזמן לאיתור הזכרים מתקצר ל 50% עם החשיפה לפולש, מ - 288 ± 250 שניות ל - 141 ± 59 ש'. הזמן לאיתור נקבה בניסוי מצטמצם בכרבע לעומת הביקורת, מ - 330 ± 240 שניות ל - 240 ± 94 ש'.

1.2. ה.6. השפעת הפולש על המרחק בין בני הזוג

אין הבדל מובהק במרחק שבין זכר לנקבה בביקורת לעומת הניסוי (T test for paired samples, t=-) ($0.762, df=6, P=0.475$). כלומר, לא היה שינוי במרחק בין בני הזוג בנוכחות של זכר זר בכלוב בטריטוריה.

1.2. ה.7. השפעת הפולש על מספר הצופיות הזרות בטריטוריה

- מספר הפרטים הזרים בטריטוריה בזמן ניסוי וביקורת, משיטת TAB, נבחן בשתי רמות: 1. לפי זויג; 2.
- לפי ניסוי וביקורת (two-way ANOVA R.M.). נמצא כי:
1. יש הבדל מובהק בין הזויגים ($F_{(1,9)}=47.753, P=0.0001$): יש פי 4-5 יותר זכרים זרים (1.5-1.7 בממוצע) בטריטוריות מאשר נקבות (0.3-0.4 בממוצע).
 2. אין הבדל מובהק בין הביקורת לניסוי במספר הזרים בטריטוריה ($F_{(1,9)}=0.014, P=0.909$).