

Hogyan befolyásolja az időjárás a házi verebek (*Passer domesticus*) fiókaetetési viselkedését?

PIPOLY IVETT¹, BÓKONY VERONIKA² és LIKER ANDRÁS²

¹Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Ökológia Tanszék, H-1400, Budapest, Pf. 2.,
E-mail: pipoly.ivett@gmail.com

²Pannon Egyetem, Mérnöki Kar, Limnológia Tanszék, H-8201 Veszprém, Pf. 158.

Összefoglalás. A környezeti körülmények hatással vannak az állatok viselkedésére, azonban egyelőre keveset tudunk arról, hogy az egyes időjárási tényezők hogyan befolyásolják a madarak utódgondozó viselkedését. Jelen vizsgálat az aktuális időjárási körülmények és a fiókák etetésének intenzitása közötti kapcsolatot keresi házi verebeknél. A szülők fiókaetetési rátáját félórás megfigyelések során mértük fészekaljanként 2–3 alkalommal. A hímek és a tojók etetési rátája egyedi konzisztenciát mutatott egy költési epizódon belül. A tojók etetési aktivitása a fiókák számával és a fészekalj korával nőtt, viszont a vizsgált környezeti változókkal nem találtunk összefüggést. A hímek etetési aktivitása jelentősen függött a meteorológiai tényezőktől: a szélerősség, a páratartalom és trendszerűen a légnyomás negatívan befolyásolta; ezen kívül a napszak során növekedett, az emberi zavarás erősödésével pedig tendenciaszerűen csökkent a hím etetési ráta. A kedvezőtlen időjárási körülmények tehát a hímeket erősebben befolyásolják, míg a tojók érzékenyebben reagálnak fiókáik igényeire. Eredményeink arra utalnak, hogy az időjárási szélsőségek negatív hatással lehetnek a házi verebek utódgondozására és ezen keresztül a szaporodási sikerre.

Kulcsszavak. meteorológiai tényezők, fiókaetetési ráta, etetés ismételtetősége, madarak

Bevezetés

Földünk átlaghőmérséklete emelkedik, és ez a folyamat az utóbbi 50 évben erőteljesen felgyorsult. A klímaváltozás prediktív modelljei szerint a globális melegedés mellett hosszú aszályos időszakok és hirtelen ömlő nagy mennyiségű csapadék, a szelek átlagsebességének lassulása és a pusztító tájfunok, szélviharok gyakoribbá válása várható, ami valamennyi élőlényre hatással lehet (PARMESAN 2006). A Kárpát-medencére vonatkoztatott klímaszcenáriók a 21. század végére térségünkben is az átlaghőmérséklet emelkedését (főleg a nyári hónapokban), valamint a hőhullámok gyakoribbá válását jósolják. Emellett a tavaszi és nyári időszakban csökkenő, a téli hónapokban pedig emelkedő csapadékmennyiség, valamint a hirtelen viharok és az egyszerre érkező csapadékhullás intenzívebbé válása várható (FARAGÓ et al. 2010).

Mára számos vizsgálat igazolta, hogy a klíma melegedésével párhuzamosan sok madárfaj migrációjának ideje, illetve szaporodási időszakának évenkénti kezdete egyre előbbre tolódik (GORDO 2007). A fenológiai változások mellett az egyes fajok elterjedési területe, demográfiai és morfológiai jellemzői is módosulhatnak (pl. CRICK 2004, YOM-TOV et al.

2006, LAVERGNE et al. 2010, KOVÁCS et al. 2011). Az, hogy az egyes fajok milyen mértékben képesek alkalmazkodni a klíma változásához, számos ökológiai és életmenet tényezőtől függ (VÉGVÁRI et al. 2010).

Az időjárási tényezők élővilágra gyakorolt hatásainak széleskörű és alapos ismerete lehetővé tenné, hogy a klímaváltozás eddigi és további várható hatásait akár lokális időjárásra vonatkoztatva is megérthessük és előre jelezhessük az egyes fajok esetében. Ehhez a hosszú távú fenológiai monitoring (pl. CRICK & SPARKS 2006, CSÖRGŐ et al. 2009, NAGY et al. 2009) mellett szükségesek olyan vizsgálatok is, amelyek segítenek feltárni, hogy a klimatikus hatások hogyan „fordítódnak le” populációs vagy egyedi szintű válaszokra, azaz az aktuális időjárási körülmények hogyan hatnak az egyedek viselkedésére és rátermettségére (fitnessére). Madaraknál az időjárási változókat (többnyire a hőmérsékletet és a csapadékmennyiséget) gyakran tanulmányozzák a szaporodási siker vizsgálataiban, elsősorban a költési időszakban (pl. kelési aszinkronia; ARDIA et al. 2006, LONDONO et al. 2008), gyakran azonban csak zavaró vagy háttérváltozóként (pl. PEACH et al. 2008). Ráadásul az időjárás többféle módon is befolyásolhatja a szaporodó egyedek rátermettségét: hathat közvetlenül az utódok fejlődésére (pl. hőstressz, kihűlés), illetve közvetetten a szülők kondíciójára és a táplálékeloszlásra gyakorolt hatásokon keresztül (pl. csökkent utódgondozási ráta; DAWSON et al. 2005, ARDIA et al. 2006, LIFJELD et al. 2002). Egyelőre azonban keveset tudunk arról, hogy egyes fajok utódgondozási viselkedése mennyire érzékeny a lokális időjárási változásokra.

Vizsgálatunkban egy házi veréb (*Passer domesticus*) populációban tanulmányoztuk az időjárási tényezők hatását az utódgondozó viselkedésre, melyet a fiókaetelési rátával jellemeztünk. A házi veréb a kétszülős utódgondozás egyik kedvelt modellfaja (SCHWAGMAYER et al. 2002, MOCK et al. 2009, NAKAGAWA et al. 2007, RINGSBY et al. 2009, LENDVAI et al. 2009), ugyanakkor az időjárási körülményekre való érzékenysége kevésbé kutatott (PEACH et al. 2008). Az utóbbi néhány évtizedben állománya a világ számos pontján fogyatkozni kezdett, elsősorban Nyugat-Európában (DE LAET & SUMMERS-SMITH, 2007, PEACH et al. 2008), egyelőre tisztázatlan okokból. A csökkenő állománytrend az utóbbi évtizedben Magyarországon is kimutatható (SZÉP TIBOR, Magyar Madártani Egyesület, Mindennapi Madaraink Monitoringja Program; szóbeli közlés), a faj vizsgálata tehát természetvédelmi szempontból is aktuális.

Anyag és módszerek

A vizsgálatot 2006-ban végeztük a veszprémi Kittenberger Kálmán Növény- és Vadaspark területén, ahol a házi verebek mesterséges odúban fészkelnek, többnyire fatörzseken, a talajtól 3–6 m magasságban. A szaporodási időszakban (áprilistól augusztusig) hetente kétszer ellenőriztük az odúkat a költések nyomon követésére. A fiókák 4–14 napos kora között fészekaljanként három (a 38 költésből 7 esetben csak kettő) 30 perces megfigyelést végeztünk teleszkóppal, melynek során feljegyeztük, hogy az egyes szülők hány-szor látogattak az odúba táplálékkal (az összesen regisztrált 803 odúlátogatás 65,4%-a) illetve táplálék nélkül (5,1%). Az etetések 29,5%-ában nem lehetett biztosan megállapítani, hogy vitt-e a szülő táplálékot, ilyenkor valószínűleg apró méretű táplálék szállítása történt,

amelynek egyértelmű megállapítását a madarak gyors mozgása nem tette lehetővé. A megfigyelések során rögzítettük továbbá a levegő hőmérsékletét (°C), a szél erősségét (nincs / gyenge / erős szél), a csapadék hullást (nincs / van), és az odú napsütésnek való kitettségét (végig napsütésben / részben napsütésben / végig árnyékban), valamint a megfigyelés dátumát, kezdetének időpontját (óra:perc), az odú környékének zavartságát (extrém zavaró körülmény volt / nem volt), az odú környékén jelen levő emberek (állatkerti dolgozók vagy látogatók) számát (nincs ember a környéken / 1–10 között / 10–100 között), a fél óra alatt szállított táplálék jellemző méretét (a szülő csőrénél kisebb / megegyező / nagyobb méretű), a fiókák számát és korát. Összesen 105 megfigyelést végeztünk 26 odúnál, 38 fészekaljrról (bizonyos odúkban egymás után több költés is történt).

Az állatkertben mért meteorológiai változókat ellenőriztük és kiegészítettük egy közeli amatőr meteorológiai állomás adataival, mely az állatkerttől légvonalban kb. 2800 méterre található (Veszprém, Alkotmány utca, TAKÁCS LAJOS mérései). Az állomáson naponta háromszor (6:00, 14:00, és 22:00 órakor) rögzítették a hőmérséklet (°C), szél erősség (km/h), csapadékmennyiség (mm), relatív páratartalom (%), és légnyomás (hPa) értékét. Ezekből az adatokból az adott állatkerti megfigyelés napjára vonatkozó első két mérés átlagát vettük, mert az etetési megfigyelések kivétel nélkül mind ebben az időintervallumban (7:00 és 13:00 között) történtek. Az időjárási változók hitelesítése érdekében összehasonlítottuk az állatkertben és a meteorológiai állomáson mért adatokat. A hőmérséklet esetében az állatkertben adott napon végzett megfigyelések során mért értékek átlagát korreláltattuk a meteorológiai állomás által ugyanazon a napon mért átlagos hőmérséklettel. Az állatkertben rögzített szél erősség-kategóriák és a meteorológiai állomáson mért szélességértékek összefüggését lineáris kevert modellel vizsgáltuk úgy, hogy a megfigyelés napját random faktorként vettük figyelembe, ugyanis adott napon több megfigyelés során is mértük a szél erősségét. Az állomás által mért napi csapadékmennyiségek eloszlása néhány kiugróan magas érték miatt erősen jobbra ferde volt, ezért az elemzésekhez kétszintes faktorrá alakítottuk (nincs / van csapadék hullás). A napi csapadékadatok (van vagy nincs) egyezését a két helyszín között khi-négyzet próbával teszteltük. Az általunk az állatkertben, a megfigyelések helyszínén és időpontjában mért időjárási változók összhangban voltak a meteorológiai állomás napi adataival. A hőmérséklet erősen korrelált a kétféle mérés között (Pearson-korreláció, $r = 0,857$, $p < 0,0001$, $n = 25$). Az állomáson mért átlagos szél erősség a szélmentes állatkerti megfigyelések esetében $4,46 \pm 2,46$ (SD) km/h, „gyenge szél” esetében $7,33 \pm 3,18$ km/h, „erős szél” esetében $19,6 \pm 10,1$ km/h volt (lineáris kevert modell, $F_{2,102} = 22,0$, $p < 0,001$). A 105 megfigyelésből 24 esetben nem egyezett a meteorológiai állomás csapadékadata az állatkertben regisztrált adattal ($\chi^2_1 = 10,2$, $p = 0,001$), ezekben az esetekben a megfigyelés során nem, de a nap során esett eső (1,5–16,5 mm, medián: 3 mm, alsó kvartilis: 1,5 mm, felső kvartilis: 3,5 mm).

Az elemzésekben a hím és a tojó utódgondozó viselkedését a fiókaetetési gyakorisággal jellemeztük, azaz a 30 perc alatti odúlátogatások összes számával, kivéve azokat a látogatásokat, amikor a szülő biztosan nem vitt táplálékot. A bizonytalan etetéseket nem zártuk ki, mivel ez az etetési ráták ismételtetésének – lásd alább – jelentős csökkenését eredményezi, tehát a biztos és bizonytalan etetések összege konzisztensebben jellemzi az egyedeket, mint csak a biztos etetések száma. Annak validálására, hogy a 30 perces megfigyelések során gyűjtött adatok jól jellemzik az egyedek viselkedését, megvizsgáltuk, hogy mennyire ismételtető (azaz konzisztens) a szülők fészeklátogatási rátája az egyes költéseken belül

illetve azok között. Ezt kétféle módszerrel teszteltük. Az „intra-class correlation coefficient” (ICC) a megfigyelési egységeken belüli és azok közötti változatosság viszonyát fejezi ki, az ANOVA négyzetösszeg-felbontása alapján (LESSELLS & BOAG 1987). Ezt az elemzést több más, házi verebeken végzett vizsgálatban is alkalmazták (SCHWAGMEYER et al. 2002, SCHWAGMEYER & MOCK 2003, NAKAGAWA et al. 2007, RINGSBY et al. 2009). Azonban a fészeklátogatási ráta diszkrét eloszlású változó, ráadásul az egyedi konzisztenciája nem feltétlenül az értékek pontos egyezésében nyilvánul meg, jelentheti pusztán az egyedek közötti „rangsor” állandóságát. Például a fiókák növekedésével emelkedhet a szülők fészeklátogatási rátája, így az egymás utáni megfigyelések között nagy változatosság lehet, egyedi konzisztencia esetén viszont várható, hogy a kisebb aktivitású egyedek a fiókák bármely korában ritkábban etessenek, mint a nagyobb aktivitású egyedek. Ezért az egyedeken belüli konzisztenciát nemparaméteres módszerrel, Kendall-korrelációval is megvizsgáltuk (LEGENDRE 2005). A szülők egy költésen belüli fészeklátogatási rátájának ismételtetését úgy teszteltük, hogy a 3 megfigyeléssel rendelkező fészekaljakra esetében csak az első 2 megfigyelést használtuk ($n=38$ költés). Azonban minőségileg azonos eredményeket kaptunk akkor is, ha csak azokat a fészekaljakat elemeztük, amelyekről 3 megfigyelésünk volt ($n=33$), illetve ha a potenciális pszeudoreplikáció kiküszöbölésére az olyan fészkek közül, ahol a gyűrűkódok alapján ugyanaz a pár költött kétszer egymás után, az egyik költést random sorsolással kihagytuk az elemzésből ($n=27$ költés). A szülők két költési epizód közötti fészeklátogatási rátájának ismételtetését azoknál a fészkeknél vizsgáltuk, amelyeknél ugyanaz a pár költött kétszer egymás után (ezt a madarak lábára korábban felhelyezett, egy fém és három színes műanyag gyűrűből álló egyedi azonosító alapján tudtuk megállapítani a fészkek egy részénél; 8 hímre és 5 tojóra volt ilyen adatunk).

Az időjárási tényezők hatását a verébszülők fészeklátogatási rátájára általánosított lineáris modellekkel vizsgáltuk, melyben Poisson-eloszlású hibátagot használtunk a függő változók diszkrét eloszlása miatt. A modellekbe random faktorként minden esetben bevettük a költés azonosítóját, mivel az egy költésen belüli 2 vagy 3 megfigyelés nem tekinthető egymástól függetlennek. A kezdeti modellekbe bekerült minden olyan potenciális magyarázó változó, amelyet a megfigyelés alkalmával rögzítettünk (lásd fent), valamint a partner fészeklátogatási gyakorisága. Ebből a kezdeti, legbővebb modellből kiindulva egyenkénti kihagyásos („stepwise selection”) módszerrel választottuk ki a végső modellt, amely már csak szignifikáns ($p<0,05$) vagy marginálisan nem-szignifikáns ($p<0,10$, a tendenciaszerű összefüggések figyelembevétele érdekében) hatásokat tartalmazott (minden lépésben a legnagyobb p -értékű változót hagytuk ki). Külön modellsorozatot készítettünk az állatkertben és a meteorológiai állomáson mért adatokkal. Külön modelleztük az időjárás hatását a két ivarra; a közleményben a végső modelleket mutatjuk be. A modellekben a multikollinearitás nem volt jelentős, mivel a VIF (variancia inflációs faktor) értékek mind 2 alattiak voltak, ezért a magyarázó változók közötti esetleges korrelációk nem okozhattak hamis eredményeket a modellszelekció során. Az elemzéseket R 2.8.0. programcsomaggal végeztük, az „nlme” és „MASS” csomagokkal (PINHEIRO et al. 2009).

Eredmények

Mind a paraméteres „intra-class correlation coefficient” módszerrel, mind pedig a nem-paraméteres Kendall-féle tesztekkel azt találtuk, hogy a verébszülők fészeklátogatási rátája egy fészkelési epizódon belül szignifikánsan ismételhető, azaz egyedi konzisztenciát mutat (1. táblázat). A két egymás utáni költés között a fészeklátogatási rátában nem volt jelentős ismételhetőség egyik ivar esetében sem (1. táblázat), azonban ezek az eredmények a kis mintaelemszám miatt kevésbé megbízhatók.

1. táblázat. Házi veréb szülők fészeklátogatási rátájának ismételhetősége „intra-class” korrelációs koefficiens (ICC; 95%-os konfidencia-intervallummal) és Kendall-féle korrelációs koefficiens (τ) alapján.

Table 1. Repeatability of House Sparrow parents’ nest-visitation rates by intra-class correlation coefficient (ICC, with 95% confidence interval) and Kendall’s correlation coefficient (τ) within and between nesting episodes (upper and lower panes, respectively).

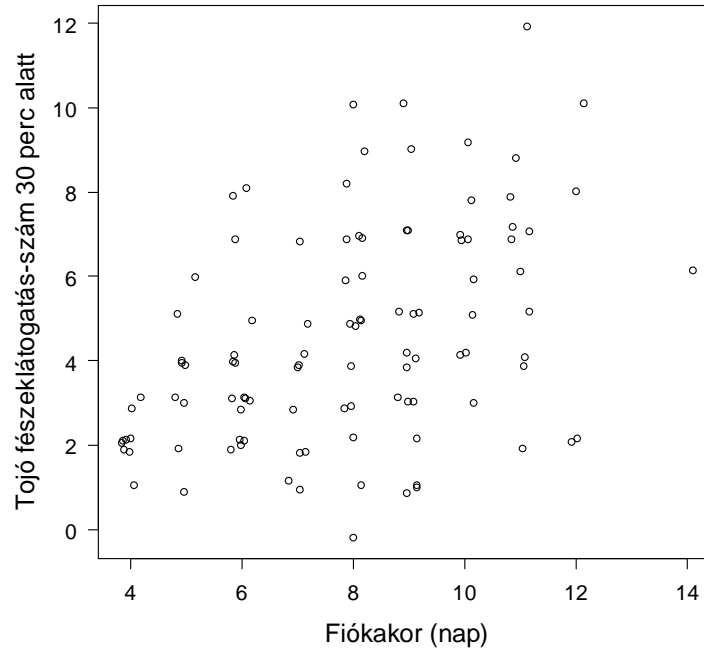
	„Intra-class correlation coefficient”			Kendall-korreláció	
	ICC (konf. int.)	F (df)	p	τ	p
Fészkelésen belül					
♂	0.54 (0.28; 0.73)	3.39 (37, 38)	<0.001	0.31	0.015
♀	0.36 (0.05; 0.60)	2.10 (37, 38)	0.025	0.4	0.001
Fészkelések között					
♂	-0.60 (-0.91; 0.04)	0.219 (7, 8)	>0.999	-0.519	0.078
♀	0.24 (-0.64; 0.88)	1.61 (4, 5)	0.607	<0.001	>0.999

A tojók fészeklátogatási rátája 0 és 12 között változott egy félórás megfigyelés alatt, míg a hímeknél 0–9 táplálékbevitelt figyeltünk meg. A fészeklátogatások átlagos gyakorisága a tojóknál szignifikánsan magasabb volt (4,50 látogatás \pm 2,54), mint a hímeknél (2,75 látogatás \pm 2,19; lineáris kevert modell: $b \pm SE = 0,49 \pm 0,08$, $t_{104} = 5,90$, $p < 0,001$). Tojók esetében az általunk vizsgált változók közül a fiókák kora, valamint a fiókák száma volt szignifikáns hatással a fészeklátogatási gyakoriságra: idősebb illetve több fióka esetén a tojók gyakrabban látogatták az odút (2. táblázat, 1. és 2. ábra). Az időjárás tényezők és egyéb környezeti változók hatása nem bizonyult szignifikánsnak a tojók fészeklátogatási rátájára sem az állatkertben rögzített, sem a meteorológiai állomáson mért adatokat használva (2. táblázat).

2. táblázat. Házi veréb tojók fészeklátogatási rátájának végső modellje (kevert lineáris modell Poisson-eloszlású hibataggal; $n = 105$ megfigyelés $n = 38$ fészkelési epizódból).

Table 2. Final model of nest-visitation rates in female House Sparrows (mixed linear model with Poisson error distribution; $n = 105$ observations for 38 nesting episodes).

	$b \pm SE$	p
Főátlag (intercept)	0.27 \pm 0.25	0.280
Fiókakor	0.10 \pm 0.02	<0.001
Fiókaszám	0.13 \pm 0.05	0.015

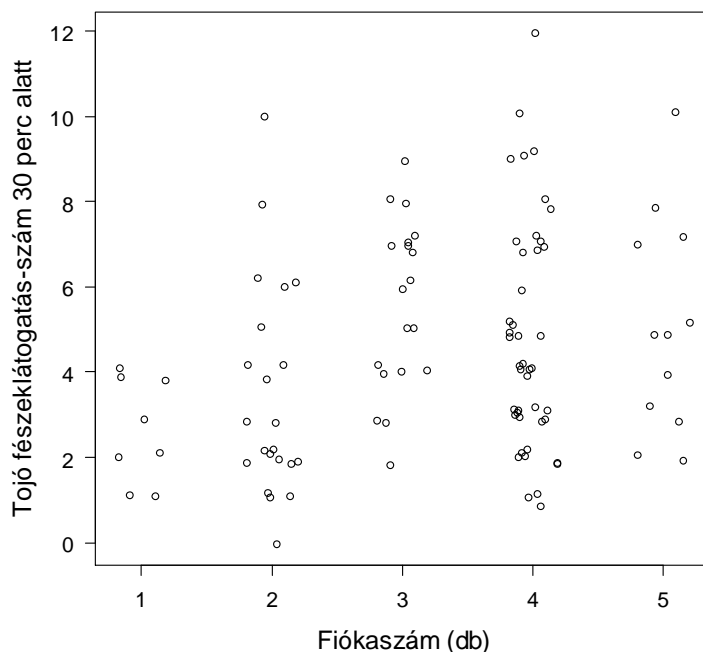


1. ábra. A házi veréb tojók fészeklátogatási rátája a fióka kor függvényében (n=105 megfigyelés). Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében az X és Y tengely adataihoz csekély mértékű random zajt adtunk hozzá (R szoftver, jitter függvény).

Figure 1. Nest-visitation rates of House Sparrow females in relation to the age of the nestlings (n=105 observations). To display overlapping data points, we added a small amount of random noise to the values on both axes (R software, function 'jitter').

A hímek fészeklátogatási aktivitását a meteorológiai állomás adataival kapott végső modell szerint a csapadékhullás, a szél erősség (3. ábra), a relatív páratartalom (4. ábra), és trendszerűen a légnyomás (5. ábra) befolyásolta (3. táblázat). A szél erősség hatását az állatkertben rögzített időjárási adatokkal kapott végső modell is igazolta (3. táblázat), az egyéb környezeti változók közül pedig a megfigyelés időpontjának és trendszerűen a látogatók számának volt hatása a hímek fészeklátogatási rátájára (6. ábra; 3. táblázat). A szél erősödésével, valamint a páratartalom és a légnyomás emelkedésével tehát csökkent a hímek fészeklátogatási aktivitása. Meglepő módon a meteorológiai állomás adataival készült modell szerint a hímek esős időben többet etetnek, mint csapadékmentes napokon, itt azonban fontos megjegyezni, hogy a megfigyelések kb. egynegyedében a meteorológiai állomás adata nem egyezett a megfigyelés helyszínén és időpontjában rögzített adattal. A napszak és a zavarás feltehetőleg együttesen hatottak a hímekre: (6. ábra): a nap folyamán növekszik a hímek fészeklátogatási aktivitása, de reggeltől kora délutánig nő az állatkerti látogatók száma is, így a legtöbb hím fészeklátogatás a nem túl korai órákban, de nem is túl nagy látogatószám mellett figyelhető meg.

A hőmérséklet, az odú napsütésnek való kitettsége, a megfigyelés dátuma, a szülők által vitt táplálék jellemző mérete, valamint a partner odúlátogatásainak száma egyik ivar fészeklátogatási rátájára sem volt statisztikailag szignifikáns hatással.



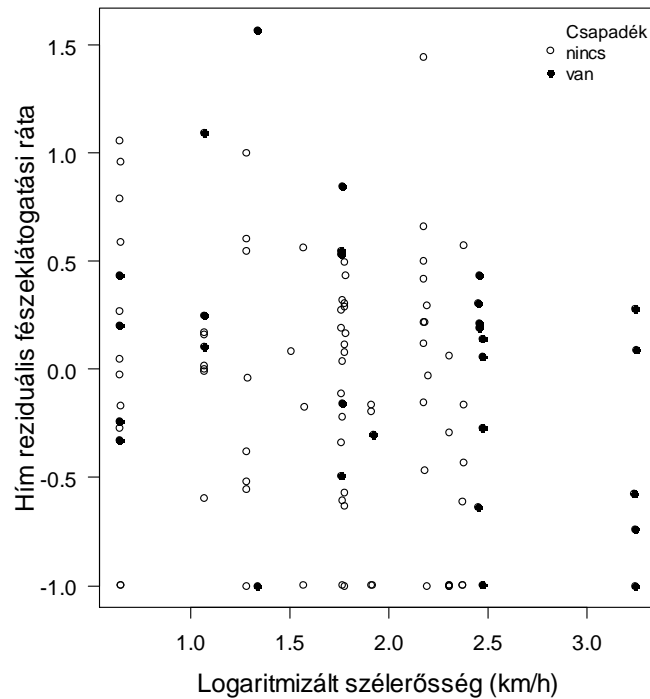
2. ábra. A házi veréb tojók fészeklátogatási rátája a fiókák számának függvényében (n=105 megfigyelés). Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében az X és Y tengely adataihoz csekély mértékű random zajt adtunk hozzá (R szoftver, jitter függvény).

Figure 2. Nest-visitation rates of House Sparrow females in relation to the number of nestlings (n=105 observations). To display overlapping data points, we added a small amount of random noise to the values on both axes (R software, function 'jitter').

Értékelés

Vizsgálatunk a korábbi tanulmányok eredményeivel összhangban azt mutatta, hogy a házi veréb szülők fészeklátogatási rátája konzisztens egyedi tulajdonság, melynek ismételtetősége megfelel a viselkedési jellegeknél általában tapasztalható, átlagosan 36%-os értéknek (BELL et al. 2009). Eredményünk egybecseng egy amerikai házi veréb populációról közöltekkel (SCHWAGMEYER et al. 2002), amelyben mind a hímek, mind a tojók fiókaetetési viselkedése konzisztens volt egy fészkelési perióduson belül. Más, jóval nagyobb mintaszámmal dolgozó vizsgálatok az egymás utáni költések között is szignifikáns ismételtetőséget találtak házi verebeknél (SCHWAGMEYER & MOCK 2003; NAKAGAWA et al. 2007), ami hasonló nagyságrendű, mint a veszprémi populációban a költésen belüli ismételtetőség

(a hímek etetési rátája 40–60%-ban, a tojóké 0–30%-ban volt ismételhető). A fiókaetetési ráta tehát jól jellemezhető viszonylag rövid megfigyelések alapján is, a kb. 40%-os ismételhetőség azonban egyúttal azt is jelenti, hogy az egyes egyedek viselkedése is viszonylag nagy változatosságot mutat. Ez a változatosság részben az általunk vizsgált környezeti tényezők hatásának is tulajdonítható. Eredményeink szerint az időjárás változók a hímek utódgondozási viselkedésére erősebb hatást gyakorolnak, mint a tojókra. Míg a tojók mindkét végső modell szerint csak a fiókák számához és korához igazították fészeklátogatási rátájukat, a hímek aktivitását a fiókák igényei helyett inkább a környezeti körülmények befolyásolták: az időjárás, az emberi zavarás mértéke és a napszak.



2. ábra. A házi veréb hímek fészeklátogatási rátája a szélereősség függvényében, esős és száraz napokon (n=105 megfigyelés). A reziduális etetési rátát a 3b. táblázatban szereplő végső modellből számoltuk, a szélereősség és a csapadék kihagyásával. Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettünk be (R szoftver, jitter függvény).
Figure 3. Nest-visit rates of male House Sparrows in relation to wind velocity, on days with and without rain (filled and open symbols, respectively; n=105 observations). Residual feeding rates were calculated from the final model shown in Table 3b, excluding wind velocity and rainfall. To display overlapping data points, we added a small amount of random noise to the values on both axes (R software, function 'jitter').

A hímek és nőstények eltérő utódgondozó viselkedését házi verebeknél már több vizsgálat igazolta. Bár a faj utódgondozása kétszülős, és a nemek átlagosan kb. egyforma mértékben járulnak hozzá a fiókák etetéséhez, a hím és a tojó közti munkamegosztás jelentősen

különbözhet párok és populációk között, illetve a fiókák korával is többféleképpen változhat (ANDERSON 2006; HOI et al. 2003; CHASTEL & KERSTEN 2002). A veszprémi állatkertben a táplálék nagy mennyiségben áll a felnőtt madarak rendelkezésére pl. az állatkerti állatoknak kihelyezett táplálékból, ami egyúttal a fiókák számára is gyűjthető. Ezáltal lehetséges, hogy a szülőknek nem kell jelentős befektetést tenni saját kondíciójuk fenntartásához és/vagy a fiókatáplálék összegyűjtéséhez, ami azt eredményezheti, hogy a hímek kevésbé reagálnak fiókáik igényeire. Mivel a házi verebeknél esetenként egyetlen szülő is képes felnevelni a fiókákat (ANDERSON 2006), elképzelhető, hogy táplálékbőség esetén az az ivar, amelyik számára a fiókaetetés kevésbé megtérülő, csökkenti a befektetését. A házi verebeknél nem ritka a páron kívüli megtermékenyítés (extra-pár fertilizáció: EPF; ANDERSON 2006), ezért a hímek kevésbé lehetnek biztosak abban, hogy a fiókák tőlük származnak, mint a tojók. Az általunk vizsgált populációban nem ismert az EPF mértéke, azonban a bécsi állatkerti populációban azt találták, hogy 35 költésből 10 esetben volt extra-pár utód a fészekaljban, és az összes fióka 10–12%-ának nem a tojó szociális párja volt a genetikai apja (VÁCLAV & HOI 2007). Mivel a házi verebek ivararánya a hímek felé eltolt (ANDERSON 2006), valószínű, hogy egyes hímek csak az EPF útján növelhetik szaporodási sikerüket.

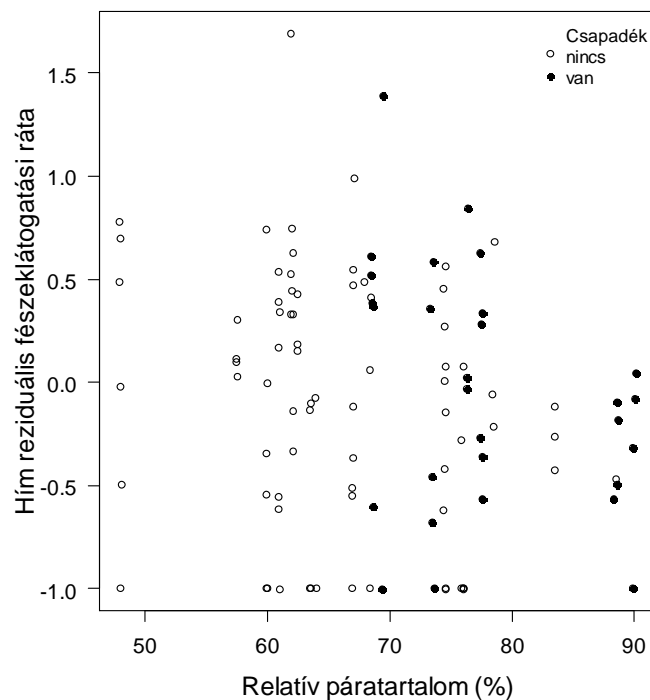
3. táblázat. Házi veréb hímek fészeklátogatási rátájának végső modellje (kevert lineáris modell Poisson-eloszlású hibataggal; $n = 105$ megfigyelés $n = 38$ fészkelési epizódból).

Table 3. Final model of nest-visitation rates in male House Sparrows (mixed linear model with Poisson error distribution; $n = 105$ observations for 38 nesting episodes).

		b ± SE	p
Időjárási adatok forrása			
(a) Állatkert	Főátlag (intercept)	-0.52 ± 0.64	0.421
	Szél erősség (=gyenge)	-0.35 ± 0.17	0.046
	Szél erősség (=erős)	-0.35 ± 0.34	0.310
	Napszakos időpont	0.003 ± 0.001	0.016
	Látogatószám (=1–10)	0.30 ± 0.17	0.086
	Látogatószám (=10–100)	-0.22 ± 0.21	0.288
(b) Meteorológiai állomás	Főátlag (intercept)	50.01 ± 23.49	0.037
	Csapadék (=van)	0.53 ± 0.22	0.018
	Szél erősség	-0.47 ± 0.14	0.002
	Relatív páratartalom	-0.03 ± 0.01	0.001
	Légnyomás	-0.05 ± 0.02	0.051

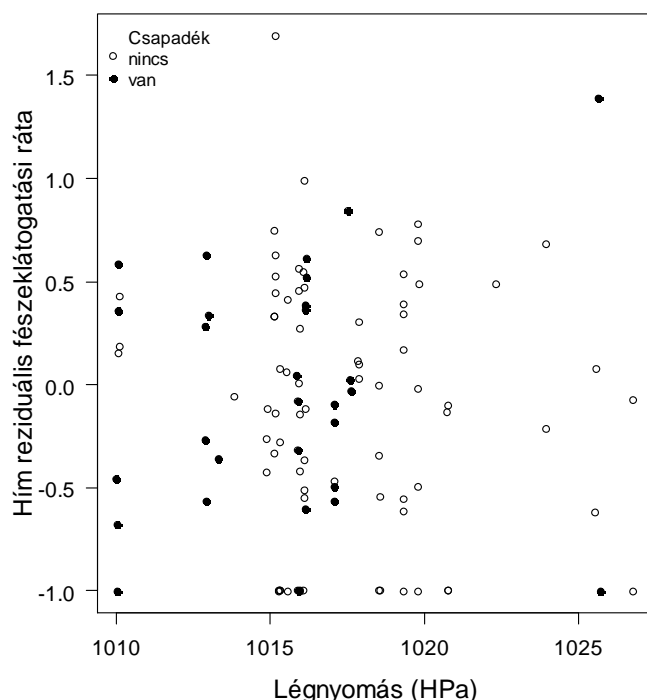
Vizsgálatunk azt mutatja, hogy a hímek szülői befektetését az aktuális környezeti körülmények, köztük az időjárási viszonyok jelentősen befolyásolják. Mindkét végső modellünk szerint a hímek erősebb szélben csökkentették fészeklátogatási aktivitásukat. A szél erőssége és iránya bizonyítottan hatással van a madarak repülési költségére (RICHARDSON 1990; SINELSKHIKOVA et al. 2007), továbbá lehetséges, hogy a fiókák táplálékai, a rovarok is nehezebben elérhetők szeles időben. A rovarok repülését egy vizsgálat szerint a környezeti hőmérséklet befolyásolja (STEVENSON & JOSEPHSON 1990), a szél pedig erősségétől függően hűti a környezetet a hő elvezetésével, így könnyen elképzelhető, hogy erősebb szélben a ve-

rébszülők nehezebben tudnak rovartáplálékot gyűjteni fiókáiknak. Eredményeink szerint az erős szél mellett a magas páratartalom és légnyomás is negatív hatással van a hímek fészeklátogatási gyakoriságára, érdekes módon azonban a hőmérséklet és a napsütöttség egyik ivar esetében sem bizonyult szignifikáns hatásúnak. Az egyes meteorológiai tényezők hatásának szétválasztása azonban korrelatív vizsgálatokkal nem lehetséges, mivel az időjárást alakító változók egymástól nem függetlenek, például alacsony légnyomás esetén magasabb lehet a relatív páratartalom, ami pedig csapadék kialakulásához vezethet. Egy további nehézség, hogy az időjárás nem csak a madarak aktuális viselkedését befolyásolhatja: elképzelhető például, hogy a szülők esőben nem tudnak táplálékot gyűjteni, ezért az eső elmúltával nagyobb etetési aktivitással kell kompenzálniuk. Vizsgálatunkban több olyan eset is előfordult, amikor a megfigyelés során az állatkertben nem volt eső, de a délelőtt folyamán (6:00 és 14:00 között) hullott csapadék – talán emiatt állhatott elő az az eredmény, hogy a hím verebek csapadékos napokon többet etetnek a meteorológiai állomás adatai szerint, az aktuális csapadékhullás tekintetében pontosabb helyszíni mérések alapján viszont nem.



4. ábra. A házi veréb hímek fészeklátogatási rátája a páratartalom függvényében, esős és száraz napokon (n=105 megfigyelés). A reziduális etetési rátát a 3b. táblázatban szereplő végső modelltől számoltuk, a páratartalom és a csapadék kihagyásával. Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettünk be (R szoftver, jitter függvény).

Figure 4. Nest-visitation rates of male House Sparrows in relation to air humidity, on days with and without rain (filled and open symbols, respectively; n=105 observations). Residual feeding rates were calculated from the final model shown in Table 3b, excluding air humidity and rainfall. To display overlapping data points, we added a small amount of random noise to the values on both axes (R software, function 'jitter').



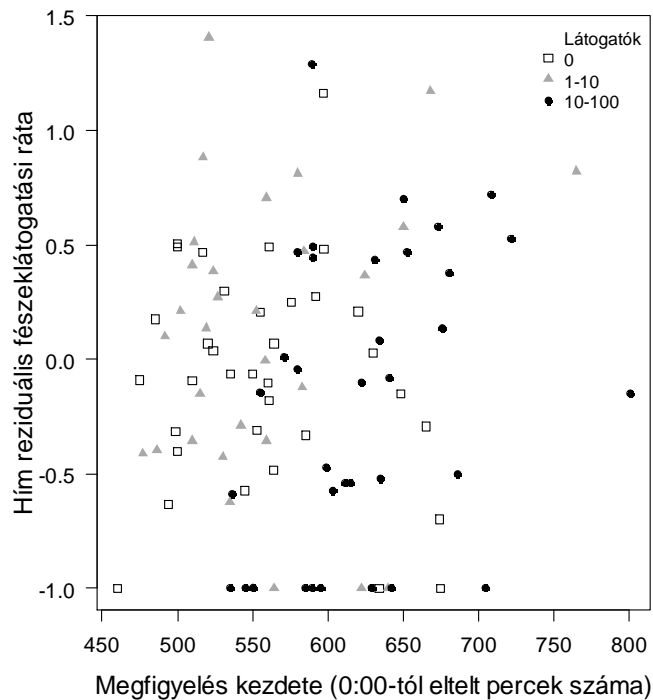
5. ábra. A házi veréb hímek fészeklátogatási rátája a légnyomás függvényében, esős és száraz napokon (n=105 megfigyelés). A reziduális etetési rátát a 3b. táblázatban szereplő végső modellből számoltuk, a légnyomás és a csapadék kihagyásával. Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettünk be (R szoftver, jitter függvény).

Figure 5. Nest-visitation rates of male House Sparrows in relation to atmospheric pressure, on days with and without rain (filled and open symbols, respectively; n=105 observations). Residual feeding rates were calculated from the final model shown in Table 3b, excluding atmospheric pressure and rainfall. To display overlapping data points, we added a small amount of random noise to the values on both axes (R software, function 'jitter').

Összességében azonban elmondható, hogy a hímek szeles, párás nyári napokon kevesebbszer etetik a fiókáikat. Az ivarak közötti különbség oka az lehet, hogy a hímek érzékenyebben reagálnak a lokális időjárás miatti táplálékszerzési nehézségekre amiatt, hogy az utódgondozás számukra kevésbé megtérülő (lásd fent). Egy alternatív magyarázat lehet az, hogy a két szülő eltérő zsákmánnyal etet, és a hímek prédaállatai érzékenyebbek a szeles időjárásra; ennek az elképzelésnek az alátámasztására azonban nem ismerünk adatot.

Az időjárás mellett a megfigyelés kezdetének időpontja, valamint tendenciaszerűen az állatkerti látogatók száma hatott a vizsgálatunkban a hímek fészeklátogatási viselkedésére. A legnagyobb fészeklátogatási aktivitás közepes látogatószám mellett volt megfigyelhető, ezt az eredményt valószínűleg az okozta, hogy a nap folyamán növekszik mind a hímek fészeklátogatási aktivitása, mind az állatkerti látogatók száma. Kora reggel az állatkerti dolgozók kívül kevés látogató van a vadsparkban, így a madarakra kevés zavarás hat. Vi-

szont ekkor a hímek még kisebb aktivitással gyűjtik a táplálékot, mint a nap későbbi időszakában, amire az lehet a magyarázat, hogy a hűvösebb, kevésbé napos reggeli órákban a rovarok még nem aktívak. A kora délutáni órákra viszont akár sok százra nőhet a látogatók száma (a tavaszi-nyári hónapokban az átlagos látogatószám naponta kb. 700–2000), ami a látogatói útvonalakhoz közel eső odúknál zavaró tényező lehetett a madarak számára és visszafoghatta a hímek aktivitását.



3. ábra. A házi veréb hímek fészeklátogatási rátája a napszak és az emberi zavarás függvényében (n=105 megfigyelés). Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettünk be (R szoftver, jitter függvény).

Figure 6. Nest-visitation rates of male House Sparrows in relation to the time of day and human disturbance (n=105 observations). To display overlapping data points, we added a small amount of random noise to the values on both axes (R software, function 'jitter').

A hím hozzájárulása az utódgondozáshoz erősen befolyásolhatja a pár szaporodási sikerét, különösen akkor, ha a környezeti körülmények (pl. táplálék-ellátottság) kedvezőtlenek (HOI et al. 2003, ANDERSON 2006). Vizsgálatunk szerint a hímek szeles időben lecsökkent utódgondozási aktivitását a párjuk nem kompenzálja, mivel az egyedek saját etetési viselkedését (tojókét és hímekét egyaránt) nem befolyásolta a partnerük etetési viselkedése; ami megegyezik más, házi verebeken végzett kutatások következtetéseivel (SCHWAGMEYER et al. 2002, SCHWAGMEYER & MOCK 2003). Ezért az időjárási szélsőségek (pl. szélviharok)

gyakoribbá válása negatív hatással lehet a házi verebek rátermettségére, ami akár a faj állományainak fogyatkozásához is hozzájárulhat. Ezzel összhangban egy angliai tanulmány (PEACH et al. 2008) kimutatta, hogy egy csökkenő házi veréb populációban a szaporodási sikert leginkább a hőmérséklet és a csapadékmennyiség határozta meg (egyéb meteorológiai tényezők hatását nem vizsgálták): extrém hideg (< kb. 16°C) és esős (> kb. 7 mm) időben drasztikusan csökkent a kiröptetett fiókák száma. Nem világos azonban, hogy PEACH és munkatársai vizsgálatában az időjárás a szülők gondozási viselkedésének megváltozásán át vagy más módon, például a táplálék elérhetőségének vagy a fiókák táplálékigényének változásán keresztül hatott a verebek szaporodási sikerére. Az időjárás következményeinek pontosabb megértéséhez és prediktálásához további vizsgálatok szükségesek a házi veréb és más fajok esetében is.

Köszönetnyilvánítás. Szeretnénk köszönetet mondani KULCSÁR ANNÁNAK, SZÓRÁDI ALEXNEK és NAGY SZILÁRDNAK, akik hozzájárultak az adatok gyűjtéséhez, valamint TAKÁCS LAJOSNAK a rendelkezésünkre bocsátott meteorológiai adatokért. Köszönjük a segítséget a SZIE-ÁOTK Biológiai Intézetből Dr. KIS JÁNOSNAK és SZABÓ KRISZTIÁNNAK, akik konzulensként támogatták P.I. munkáját. Ugyancsak köszönet illeti a Kittenberger Kálmán Növény- és Vadaspark vezetőit és dolgozóit, hogy munkánkat lehetővé tették. A kutatást az OTKA T47256 és K72827 sz. pályázatainak támogatásával végeztük.

Irodalomjegyzék

- ANDERSON, T. R. (2006): *Biology of the ubiquitous House Sparrow*. Oxford University Press, Oxford, 546 pp.
- ARDIA, D. R., COOPER, C. B. & DHONDT, A. A. (2006): Warm temperatures lead to early onset of incubation, shorter incubation periods and greater hatching asynchrony on tree swallows *Tachycineta bicolor* at the extremes of their range. *Journal of Avian Biology* 37: 137–142
- BELL, A. M., HANKISON, S.J. & LASKOWSKI, K.L. (2009): The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour* 77: 771–783
- CHASTEL, O. & KERSTEN, M. (2002): Brood size and body condition in the House Sparrow *Passer domesticus*: the influence of brooding behaviour. *Ibis* 144: 284–292
- CRICK, H. Q. P. & SPARKS, T. H. (2006): Changes in the phenology of breeding and migration in relation to global climate change. *Acta Zoologica Sinica* 52: 154–157
- CRICK, H. Q. P. (2004): The impact of climate change on birds. *Ibis* 146: 48–56.
- CSÖRGŐ T., HARNOS A., KOVÁCS SZ. & NAGY K. (2009): A klímaváltozás hatásainak vizsgálata hosszútávú madárgyűrűzési adatsorok elemzésével, *Természetvédelmi Közlemények* 15: 1–12.
- DAWSON, R. D., LAWRIE, C. C. & O'BRIAN, E. L. (2005). The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine, *Oecologia* 144: 499–507.
- DE LAET, J. & SUMMERS-SMITH, J. D. (2007): The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review. *Journal of Ornithology* 148: 275–278.
- FARAGÓ, T., LÁNG, I. & CSETE, L. (ed.) (2010): Climate change and Hungary: mitigating the hazard and preparing for the impacts (the „VAHAVA Report”). MTA, Budapest, 126 pp.
- GORDO, O. (2007): Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research* 35: 37–58.

- HOI, H., VÁCLAV, R. & SLOBODOVÁ, D. (2003): Postmating sexual selection in house sparrows: can females estimate “good fathers” according to their early paternal effort? *Folia Zoologica* 52: 299–308.
- KOVÁCS, SZ., CSÖRGÖ, T., HARNOS, A., FEHÉRVÁRI P. & NAGY, K. (2011): Change in migration phenology and biometrics of two conspecific *Sylvia* species in Hungary, *Journal of Ornithology* 152: 365–373.
- LAVERGNE, S., MOUQUET, N., THUILLER, W. & RONCE, O. (2010): Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 321–350.
- LEGENDRE, P. (2005): Species Associations: The Kendall Coefficient of Concordance revisited. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 10: 226–245.
- LENDVAI, Á.Z., BARTA, Z. & CHASTEL, O. (2009): Conflict over parental care in house sparrows: do females use a negotiation rule? *Behavioral Ecology* 20: 651–656.
- LESSELS, C. M. & BOAG, P. T. (1987): Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104: 116–121.
- LIFJELD, J. A., DUNN, P. O. & WHITTINGHAM, L. A. (2002): Short-term fluctuations in cellular immunity of tree swallows feeding nestlings. *Oecologia* 130: 185–190.
- LONDONO, G.A., LEVEY, D.J. & ROBINSON, S.K. (2008): Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Animal Behaviour* 76: 669–677.
- MOCK, D. W., SCHWAGMEYER, P. L. & DUGAS, M.B. (2009): Parental provisioning and nestling mortality in house sparrows. *Animal Behaviour* 78: 677–684.
- NAGY K., CSÖRGÖ T., HARNOS A. & KOVÁCS SZ. (2009): A cserregő és az énekes nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) vonulásának fenológiai változásai. *Természetvédelmi Közlemények* 15: 434–445.
- NAKAGAWA, S., GILLESPIE, D.O.S., HATCHWELL, B.J. & BURKE, T. (2007): Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1674–1681.
- PARMESAN, C. (2006): Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Reviews of Ecology Evolution and Systematics* 37: 637–669.
- PEACH, W. J., VINCENT, K. E., FOWLER, J. A. & GRICE, P. V. (2008): Reproductive success of house sparrows along an urban gradient. *Animal Conservation* 11: 493–503.
- PINHEIRO, J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR, D. & THE R CORE TEAM (2009): nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. *R package version 3*: 1–96.
- RICHARDSON, W. J. (1990): Wind and orientation in migrating birds: A review. *Cellular and Molecular Life Sciences* 46: 416–425.
- RINGSBY, T.H., BERGE, T., SAETHER, B.E. & JENSEN, H. (2009): Reproductive success and individual variation in feeding frequency of House Sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Ornithology* 150: 469–481.
- SCHWAGMEYER, P.L. & MOCK, D.W. (2003): How consistently are good parents good parents? Repeatability of parental care in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Ethology* 109: 303–313.
- SCHWAGMEYER, P.L., MOCK, D.W. & PARKER, G. A. (2002): Biparental care in house sparrows: negotiation or sealed bid? *Behavioral Ecology* 13: 713–721.
- SINELSCHIKOVA, A., KOSAREV, V., PANOV, I. & BAUSHEV, A.N. (2007): The influence of wind conditions in Europe on the advance in timing of the spring migration of the song thrush (*Turdus philomelos*) in the south-east Baltic region. *Journal of Biometeorology*, 51: 431–440.
- STEVENSON, R. D. & JOSEPHSON, R. K. (1990): Effects of operating frequency and temperature on mechanical power output from moth flight muscle. *Journal of Experimental Biology* 149: 61–78.
- VÁCLAV, R. & HOI, H. (2007): Experimental manipulation of timing of breeding suggests laying order instead of breeding synchrony affects extra-pair paternity in house sparrows. *Journal of Ornithology* 148: 395–400.

VÉGVÁRI, ZS., BÓKONY, V., BARTA, Z. & KOVÁCS, G. (2010): Life history predicts advancement of avian spring migration in response to climate change. *Global Change Biology* 16: 1–11.

YOM-TOV, Y., YOM-TOV S., WRIGHT J., DU FEU, T. & DU FEU, R. (2006): Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds. *Oikos* 112: 91–101.

How do weather conditions influence the chick-feeding behaviour of House Sparrows (*Passer domesticus*)?

IVETT PIPOLY, VERONIKA BÓKONY & ANDRÁS LIKER

¹Szent István University, Faculty of Veterinary Sciences, Department of Ecology, H-1400, Budapest, P. O. Box 2.,
E-mail: pipoly.ivett@gmail.com

²University of Pannonia, Department of Limnology, H-8201 Veszprém, P. O. Box 158.

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2011) 96(1–2): 97–111.

Abstract. The effects of environmental circumstances on various behaviors of animals have been documented, but there is little information about how weather conditions influence parental care in birds. In this study we investigated the relationship between the ambient weather conditions and the intensity of feeding the nestlings in House Sparrows. Parents' chick-feeding rates were recorded in 30-minute observations 2–3 times at each nest. We found that both males and females showed individual consistency in chick-feeding rates within breeding attempts. Female feeding rate correlated positively with nestling age and brood size, but not with any environmental variable studied. Male feeding rate was negatively influenced by wind velocity, relative humidity and atmospheric pressure, increased during the day and decreased tendentially with increasing human disturbance near the nest. These results suggest that males are more sensitive to adverse weather conditions whereas females are more responsive to their offspring's needs. Thus, meteorological extremities that are predicted to become more frequent with global climate change may negatively affect parental care and thereby reproductive success in the House Sparrow.

Keywords. weather conditions, nestling feeding, consistency of feeding behaviour, passerines.