

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar
Biológiai Intézet, Ökológia Tanszék

**A fiókatáplálék mennyisége, minősége és szezonalitása városi és
erdei széncinege (*Parus major*) populációkban**



Készítette: Sinkovics Borsika Csenge

Témavezető:

Dr. Bókony Veronika
tudományos főmunkatárs

MTA Agrártudományi Kutatóközpont Növényvédelmi Intézet
Lendület Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport

Belső konzulens:

Dr. Fülöp Dávid
Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Kar
Biológiai Intézet, Ökológia Tanszék

Budapest

2014

Tartalom

1. Bevezetés	3
1.1. Az urbanizáció hatása az élővilágra	3
1.2. A madárfiókák táplálékának mennyisége, minősége és szezonalitása	5
1.3. Célkitűzések	8
1.3.1. Fiókatáplálék mennyisége és összetétele (2012).....	8
1.3.2. Hernyók mennyisége és szezonalitása (2013).....	8
1.3.3. Szülők költéskezdeté és szaporodási sikere (2012, 2013)	8
2. Módszerek	9
2.1. Vizsgált faj.....	9
2.2. A vizsgált helyszínek.....	11
2.3. Adatgyűjtés	11
2.3.1. Fiókatáplálék mennyisége és összetétele (2012).....	11
2.3.2. Hernyók mennyisége és szezonalitása (2013).....	13
2.3.3. Szülők költéskezdeté és szaporodási sikere (2012, 2013)	15
2.4. Adatelemzés.....	16
2.4.1. Fiókatáplálék mennyisége és összetétele (2012).....	16
2.4.2. Hernyók mennyisége és szezonalitása (2013).....	17
2.4.3. Szülők költéskezdeté és szaporodási sikere (2012, 2013)	17
3. Eredmények	19
3.1. Fiókatáplálék mennyisége és összetétele (2012).....	19
3.2. Hernyók mennyisége és szezonalitása (2013)	25
3.3. Szülők költéskezdeté és szaporodási sikere (2012, 2013).....	28
3.3.1. A 2012-es költési időszak	28
3.3.2. A 2013-as költési időszak	32
4. Diskusszió.....	35
4.1. A fiókák táplálék-ellátottsága és a szaporodási siker	35
4.2. A hernyócsúcs és a szaporodás időzítése	37
4.3. Összegzés és további tervek	39
5. Összefoglaló	40
6. Summary.....	41
7. Irodalomjegyzék	42
8. Köszönetnyilvánítás	46

1. Bevezetés

1.1. Az urbanizáció hatása az élővilágra

Míg az 1900-as évek elején Földünk lakossága 1.6 milliárd fő volt, addig 2014-re már elérte a 7.2 milliárdot. A népesség növekedésével a városok száma és kiterjedése folyamatosan növekszik. Az 1800-as évek hajnalán a népességnek még csupán a 2.5 %-a élt városban, az 1900-as évekre ez 10%-ra gyarapodott, a 2000-es évekre pedig már 50%-ra ugrott ez az arány (Takács-Sánta 2008).

A városi környezet számos paraméterben különbözik a természetestől, ezek közül csak néhányat említenék meg. A közlekedési eszközök és a fosszilis tüzelőanyagok égetése jelentősen rontja a városi levegő minőségét (Chan & Yao 2008), nagy mennyiségben található a szén-monoxid, a kén-dioxid, a nitrogén-oxidok és a légköri aeroszolok. Ezt nagyon jól mutatja, hogy városokban ritkán látunk zuzmót a fákon, hiszen ezek az élőlény-együttesek fokozottan érzékenyek a légszennyezésre, különösen a kén-dioxidra. A nagyvárosok hőmérséklete is magasabb, mint a környező területeké, ez az ún. hősziget-effektus (Grimmond 2007). Ennek számos oka van, többek között a légszennyezettség, a zöldfelületek hiánya, illetve a felszínt borító mesterséges anyagok, melyek nagy arányban nyelik el a napsugárzást (Grimmond 2007). A közlekedési és technikai eszközök okozta zajszennyezés, illetve a lámpák okozta fényszennyezés is jelentős a városi környezetben (Naguib et al. 2013, Longcore & Rich 2004). Viszonylag újonnan felfedezett jelenség az ún. poláros fényszennyezés. Számos rovar nem a vízről visszavert fény intenzitása vagy színe alapján keresi a vizet, hanem a vízfelületről tükröződő vízszintesen poláros fény segítségével (Gál & Horváth 1998, Horváth 1995). Természetes környezetben többnyire csak a víz ver vissza erősen és vízszintesen poláros fényt. Azonban a városokban számos olyan mesterséges felület van (üvegpaloták, napelemtáblák, gépkocsik karosszériája), melynek optikai tulajdonságai hasonlóak a vízéhez, így ezek a felületek magukhoz vonzzák a vízi rovarokat, ami leggyakrabban a pusztulásukhoz vezet (Malik et al. 2008, Kriska et al. 2008, Sinkovics et al. 2012).

Mindezekhez a megváltozott környezeti tényezőkhöz az élőlények vagy adaptálódnak, vagy kiszorulnak az urbanizált élőhelyekről, így a városi közösségek összetétele jelentősen eltérhet a természetes élőhelyekétől. Reis és munkatársai például különböző urbanizáltságú városrészek madárfajgazdagságát hasonlították össze egy brazil városban. Eredményük

szerint az átlagos madárfajgazdagság csökkent az urbanizáltság mértékének növekedésével (Reis et al., 2012).

Az urbanizáció azonban nem csak a közösségek összetételére hathat, hanem a közösséget alkotó populációk demográfiai tulajdonságaira is. Chamberlain és munkatársai egy meta-analízisben azt vizsgálták, hogy a különböző madárpopulációk demográfiai tulajdonságaira (évenkénti költéskezdet, fészekaljméret, fiókák tömege, éves és költésenkénti produktivitás) milyen hatással van az urbanizáció (Chamberlain et al. 2009). Összességében azt találták, hogy a városi madarakra a korábbi költéskezdet, az alacsonyabb tojákszám fészkenként, az alacsonyabb fiókaszám, és a kisebb fiókatömeg jellemző a természetes élőhelyen élő fajtársaikhoz képest. Hogy mi lehet ennek az oka, arra számos, egymást nem kizáró hipotézis létezik. Az egyik elmélet szerint városokban különbözik a fészekpredáció mértéke. Az eredmények ellentmondóak, néhányan azt találták, hogy a városi területeken nagyobb a fészekpredációs ráta, néhányan épp az ellenkezőjét, vagy éppen azt, hogy nincs különbség a két élőhelytípus között (Chamberlain et al., 2009). Mások szerint az élőhely struktúrájának lehet fontos szerepe. A városi környezet gyakran jóval fragmentáltabb, mint a természetes, ez például a barnafejű gulyajáró (*Molothrus ater*) esetében növelheti a fészekparazitizmus intenzitását (Burhans & Thompson 2006). Remes a barátposztáták (*Sylvia atricapilla*) fészkelési sikerét vizsgálta egzotikus növényekkel borított és őshonos vegetációban. Azt találta, hogy az egzotikus vegetációban szignifikánsan kisebb volt a fészkelési siker, mint az őshonos vegetációban (Remes 2003). További tényezők is csökkenthetik a városi madarak szaporodási sikerét. Eeva és munkatársai például szignifikánsan nagyobb mennyiségű tyúkbolhát (*Ceratophyllus gallinae*) találtak szennyezett területeken lévő kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) fészkekben (Eeva et al. 1994). A városokban állandóan jelenlévő zaj is káros lehet a madarakra. Naguib és munkatársai szécinegékénél kísérletesen kimutatták, hogy a szülők ritkábban látogatták a fészket zajszennyezett élőhelyen, mint a természetes, kontroll területen, és a fiókák kéregető viselkedését is befolyásolta a zaj (Naguib et al. 2013).

Mindezek mellett azonban a legvalószínűbb elmélet szerint a különbségek fő oka a két élőhelytípus különböző táplálék-ellátottságában rejlik: különbözhet a táplálék minősége, mennyisége és szezonálisitása (Chamberlain et al. 2009). A fenti hipotézisek természetesen nem zárják ki egymást, valószínűleg számos tényező közrejátsszik a városi közösségek és populációs tulajdonságaik kialakulásában.

1.2. A madárfiókák táplálékának mennyisége, minősége és szezonalitása

A rovarvő madaraknál a fiókakori táplálkozásban gyakran igen fontos szerepe van a hernyóknak, például széncinegék (*Parus major*) esetén – habár van némi variáció területek és periódusok között –, a fiókák táplálékát legnagyobb mennyiségben a hernyók teszik ki (Pagani–Núñez et al. 2011, Török 1985). A hernyók mellett más ízeltlábúak is szerepelnek a széncinege-fiókák étlapján, többek között egyenesszárnyúak, lepkék és botsáskák (Pagani–Núñez et al. 2011). Érdekes, hogy a pókok aránya igen magas a fiatal fiókák étrendjében (Pagani–Núñez et al. 2011, Török 1985). Ez a jelenség független az élőhelytől és az időponttól, tehát úgy tűnik, hogy a széncinegeszülők ebben az időszakban inkább a pókokat részesítik előnyben. Ennek egyik oka lehet, hogy a pókokban található fehérjéknek magas a kéntartalmú aminosav tartalma (például a cisztein), aminek fontos szerepe lehet a gyors tollnövekedésben. Emellett a pókokban található sok taurin is fontos szerepet játszik a fiókák fejlődésében (Ramsay & Houston 2003). Ez a pókpreferencia más, hasonló fajoknál is megjelenik, többek között a kékcinegékénél (*Parus caeruleus*), kis légykapóknál (*Ficedula parva*) és a kormos légykapóknál (*Ficedula hypoleuca*) is (Pagani–Núñez et al. 2011).

Sok taxonnál a szaporodási sikert meghatározó fő tényező az elérhető préda mennyisége (Visser 2006). Van Noordwijk és munkatársai szignifikáns pozitív korrelációt tapasztaltak a széncinegék tojásrakásának időzítése és a hernyók megjelenésének időzítése között (van Noordwijk 1995). Török pedig azt találta, hogy a költés előrehaladtával és a fiókák fejlődésével együtt a hernyómennyiség aránya is nőtt a fiókatáplálékban (Török 1985). Ebből úgy tűnik, hogy természetes környezetben a fiókák étrendjében a hernyóknak jóval fontosabb szerepe lehet, mint a többi ízeltlábúnak. Mindemellett számos kutatás rávilágított a hernyókban lévő nagy karotinoidtartalomra (Eeva et al. 2010, Isaksson & Andersson 2007). A madarakban pedig különösen fontos szerepe van ennek a vegyületcsoportnak: az A-vitamin prekursora, emellett fontos antioxidáns, stimulálóan hat az immunrendszerre is, és a tollazat színezetének kialakításában is sok faj használja. A tollazat színe azért lényeges, mert minőségjelzőként funkcionálhat a szexuális szelekcióban, pl. a nőtények párválasztásában (Hill & McGraw 2006). A halvány karotinoid-alapú tollszínezet gyakran kapcsolatban áll az egyed ekto- és endoparazitáltságának mértékével (Thompson et al. 1997, Hőrak et al. 2001) és az egyed leromlott egészségi állapotával (Hőrak et al. 2001). A karotinoidokat azonban csak növények, gombák és mikroorganizmusok képesek *de novo* szintetizálni, az állatoknak táplálékukkal kell felvenniük a szükséges mennyiséget. Viszont a különböző ízeltlábúaknak más a karotinoidtartalma. Eeva és munkatársai megmérték néhány nagyobb ízeltlábú-csoport

karotinoidkoncentrációját. Eredményük szerint magasan a legtöbb karotinoid a hernyókban és a kifejlett lepkékben volt (Eeva et al. 2010). Ez is lehet az oka annak, hogy természetes körülmények között a fiókák táplálékát főként ezek a karotinoidokban gazdag hernyók teszik ki.

A fentiek alapján egy adott élőhelyen a költési időszakban előforduló hernyók mennyisége meghatározó lehet a fiókák fejlődése és túlélése szempontjából. Azonban városi környezetben a hernyók mennyisége több okból is kevesebb lehet, mint a természetes élőhelyeken, így a szülők rászorulhatnak arra, hogy rosszabb minőségű táplálékot hordjanak fiókáiknak. Egyrészt a városokban lévő gyéresebb zöldfelületben kevesebb hernyó élhet. Azonban nemcsak a növényzet mennyisége, hanem a városi vegetáció fajösszetétele is hathat az ízeltlábúak denzitására, ugyanis az egzotikus vagy örökzöld növények ízeltlábú-faunája gyakran szegényesebb, mint az őshonos fajoké (Southwood 1961). A környezetszennyezés pedig kedvezőtlenül hathat a városi ízeltlábúak minőségére a madarak szempontjából. Például Dauwe és munkatársai a nehézfém-szennyezettséget mérték hernyókban különböző mértékben szennyezett területeken. Azt találták, hogy azokban a növényekben és a rajtuk táplálkozó hernyókban, amelyeket a szennyeződés forrásához közel gyűjtöttek, sokkal magasabb volt a nehézfémek koncentrációja, mint azokban, amelyeket a forrástól távolabb mintáztak. Ez közvetetten hatott a szécinegékre is, ugyanis azoknak a fiókáknak a tollaiban és salakanyagában, akik közelebb voltak a szennyező forráshoz, szignifikánsan magasabb volt az ezüst, arzén, higany és ólom koncentrációja (Dauwe et al. 2006). Isaksson és Andersson (2007) pedig szignifikánsan alacsonyabb karotinoid-koncentrációt talált a városi hernyókban, mint természetes erdőkben. De nemcsak a hernyók mennyisége és minősége, hanem a mérete is fontos lehet a fiókák táplálkozásában. Egy 2012-es tanulmány például házi veréb párok fiókáetelési viselkedését vizsgálta városi és vidéki élőhelyen. Eredményül azt kapták, hogy a városi szülők kevesebb „óriás-prédát” vittek fiókáiknak (ez a kb. 2 cm-nél nagyobb hernyókat és más rovarokat jelenti), és a városi szülők szaporodási sikere szignifikánsan elmaradt a természetközeli élőhelyen élő madarakétól (Seress et al., 2012).

A hernyók szezonális elterjedése pedig azért fontos, mert az énekesmadarak a szaporodási sikerük maximalizálása érdekében a tojásrakást úgy próbálják időzíteni, hogy a lokális hernyócsúcs idejére keljenek ki fiókáik (Van Noordwijk et al., 1995). Úgy tűnik, hogy az urbanizált területen élő rovarévi madarak korábban kezdenek költeni, mint természetes élőhelyükön (Chamberlain et al. 2009). A szakirodalom szerint ennek egyik oka lehet, hogy a tavaszi lombfakadás is korábban kezdődik városokban, mint a környező, nem urbanizált

területeken (Neil & Wu, 2006). Ez a városokban létrejövő „hősziget effektusból” következhet, azaz hogy a beépített városokban magasabb a hőmérséklet, mint a környező területeken (Neil & Wu, 2006). Mivel városban előbb kezdenek el lombosodni a növények, előbb jelenhetnek meg az ezeken táplálkozó állatok, így a hernyók is. A hernyók korábbi megjelenésével a hernyók abundanciájának csúcsa is korábbra tolódhat, ezért a rovarévó madarak korábban kezdenek el költeni, mint a természetes élőhelyeken élő társaik. Azonban a jelenséget más tényezők is magyarázhatják. Egy alternatív hipotézis szerint például a városokban telelő madarak az emberek által felkínált táplálék (pl. madáretetők, hulladék) elérhetősége miatt jobb kondíciót tudnak fenntartani, és ezáltal hamarabb tudják elérni a szaporodás megkezdéséhez szükséges élettani állapotot (Fleischer et al. 2003). Egy másik elmélet szerint az urbanizált területeken a fényszennyezés miatt korábban indukálódnak a madarakban azok az élettani folyamatok, amelyek a fotoperiódus szezonális változására reagálva elindítják a szaporodást (Partecke et al. 2005). Az alternatívák teszteléséhez szükséges lenne összehasonlítani a hernyócsúcs időzítését városi és természetes élőhelyek között, azonban tudomásom szerint eddig egyetlen ilyen tanulmány sem jelent meg.

1.3. Célkitűzések

1.3.1. Fiókatáplálék mennyisége és összetétele (2012)

Dolgozatom első részében arra a kérdésre kerestem a választ, hogy különbözik-e a fiókatáplálék mennyisége és összetétele városi és természetes, erdei környezetben. Azt várom, hogy városi élőhelyen a kevesebb zöldfelület miatt a fiókák kevesebb hernyót kapnak, mint erdei társaik, illetve táplálékuk jelentős hányadát számukra kevésbé ideális zsákmány, például emberi hulladék vagy mag fogja alkotni. Ennek kiderítése érdekében városi és erdei szécinegepárok etetési viselkedéséről készítettünk videofelvételeket odúra helyezhető minikamerákkal.

1.3.2. Hernyók mennyisége és szezonaritása (2013)

Dolgozatom második részében azt a kérdést tettem fel, hogy különbözik-e a hernyók abundanciája és annak szezonaritása városban és természetes, erdei környezetben. Azt várom, hogy városi környezetben a kevesebb zöldfelület miatt kevesebb lesz a hernyók abundanciája, továbbá mennyiségük időben előbb fogja elérni a maximumot. Ennek vizsgálatához fára akasztható hernyóürülék-csapdák segítségével becsültük a hernyóabundanciát városi és erdei élőhelyeken.

1.3.3. Szülők költéskezdeté és szaporodási sikere (2012, 2013)

Dolgozatom harmadik részében arra a kérdésre kerestem a választ, hogy különbözik-e a szülők szaporodási sikere és a költéskezdet időzítése városi és természetes élőhelyen. Azt várom, hogy városi élőhelyen a szülők korábban időzítik a költés kezdetét, és a fiókák testmérete, tömege és kirepülési sikere kisebb lesz, mint az erdei élőhelyen. Ennek vizsgálatához megmértük városi és erdei szécinegepárok fiókáinak rátermettségi jellemzőit (tömeg, csüd hossz, szárnyhossz), és ugyanezen párok fészkeinél rögzítettük az első tojás lerakásának, illetve az első fióka kikelésének dátumát.

2. Módszerek

2.1. Vizsgált faj

A széncinege a verébalakúak rendjébe (*Passeriformes*), azon belül a cinegefélék (*Paridae*) családjába tartozó faj. Európában széleskörűen elterjedt, hazánkban egyaránt költ lakott területeken (pl. kertekben, városi parkokban) és természetes erdőkben. 13-15 cm hosszú, súlya 18-20 gramm, feje fekete, pofája fehér. A nemek hasonlóak, de a hím alsó teste sárgább, a fekete sáv szélesebb és összefüggő foltot alkot, ezzel szemben a tojó alsó teste gyakran fakó sárga, a fekete sáv pedig szakadozott. A juvenilis egyedek pofafoltja sárgás színű és alul nem teljesen zárt.

A széncinege állandó fészkelőnk, a nagyobb távú vonulás nem jellemző rá, inkább a fiatal egyedek kóborolhatnak. Rovarevők, gyakori táplálékuk a lepkék és hernyók, bogarak, pókok, tetvek, poloskák, de az ínséges időkben különböző magokat fogyasztanak.

Kora tavasszal a hím territóriumot foglal, majd a tojóval közösen nevelik fiókáikat. A széncinegék csak szociálisan monogámok, gyakori az extrapár kopuláció, azaz a hímnek több fészkekben is lehetnek utódai. Tipikusan odúlakó madár, természetes körülmények között fészket kisebb faüregekbe rakja, de a mesterséges odúkba is szívesen beköltözik. Fészkének alapja leggyakrabban moha, amit később fűszálakkal és emlősök szőrével bélel. A tojó általában 7-15 tojást rak, melyek fehér alapon barnásan pettyezettek. Míg a tojó a tojásokon kotlik, addig a hím szorgosan eteti párját. A fiókák a tojásrakást követően körülbelül a második hét elteltével kelnek ki, majd 18-20 naposan hagyják el a fészket. Ezután még a szülők néhány napig vezetgetik őket, majd végleg felhagynak a gondoskodással. Az első fészkealj kirepülés után bizonyos években illetve területeken egy második fészkealjat (másodköltést) is felnevelhet a pár.

A széncinege védett madarunk, természetvédelmi értéke 10 000 forint. Jó alkalmazkodóképessége miatt hazai állománya nem veszélyeztetett, 1999-2012 között mérsékelten növekvő trendet mutatott (Magyar Madártani Egyesület, Mindennapi Madaraink Monitoringja program, <http://mmm.mme.hu/charts/trends>); gyakorisága miatt pedig a vizsgálatunkhoz kitűnő modellfaj.



1. ábra: Tojásokon kotló tojó széncinege



2. ábra: Néhány napos széncinege-fiókák

2.2. A vizsgált helyszínek

A terepi vizsgálatokat a Pannon Egyetem Ornitológiai Csoportjával végeztem. 2011-ben egy városi (Veszprém) és két erdei (Hárskút, Vilmapusztá) helyszínen telepítettünk ki B típusú mesterséges odúkat. Veszprémbe az odúkat olyan kisebb-nagyobb parkokba helyeztük ki, ahol jellemző a járókelők gyakori jelenléte (emberi zavarás) és a járműforgalom közelsége (zaj és levegőszennyezés): a Pannon Egyetem területeire, a Színház kertbe, az Alsóvárosi temetőbe és az Erzsébet ligetbe. Ezzel szemben az erdei helyszíneken az emberi jelenlét és a járműforgalom igen ritka, természetes élőhelynek tekinthetők. Az odúkat a talajtól 2-5 méter magasan helyeztük el, legtöbbször vastag faágakon.

A vilmapusztai erdő faösszetételét tekintve molyhos-tölgyes (*Quercus pubescens*), kisebb számban csertölgy (*Quercus cerris*) és virágos kőris (*Fraxinus ornus*) található még itt, Hárskúton, a falu határán kívül egy öreg gyümölcsösbe tettük ki az odúkat. Veszprémbe a vizsgált területeken több mint 40 fafaj fordul elő, leggyakrabban vadgesztenye (*Aesculus hippocastanum*), korai juhar (*Acer platanoides*) és ezüsthárs (*Tilia tomentosa*).

2013-ban két városi (Veszprém, Balatonfüred) és két erdei (Vilmapusztá, Szentgál) helyszínen vizsgáltuk a széncinegék szaporodási sikerét és a hernyók abundanciáját. A Szentgál melletti erdő jellemző fafajai az európai bükk (*Fagus sylvatica*) és a közönséges gyertyán (*Carpinus betulus*). Balatonürden a „kiserdő”-nek is nevezett Fenyves Parkban igen sokféle fafaj található; a leggyakoribbnak a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*), a korai juhar és a kislevelű hárs (*Tilia cordata*) bizonyult.

2.3. Adatgyűjtés

2012-ben és 2013-ban a fészekrakást követően hetente kétszer ellenőriztük az odúkat, ennek során minden odút egyesével leemeltünk a fáról és feljegyeztük a tojások, fiókák számát és a fiókák korát. A fiókákat 15 ± 1 naponan meggyűrűztük a későbbi azonosításhoz, a szülőket pedig odúcsapdázással fogtuk meg a gyűrűzéshez (az egyik szülőt a fiókák 6-7 napos korában, a másikat a fiókák gyűrűzésekor). Az egyedi azonosítót egy alumínium és három színes műanyag gyűrű alkotta.

2.3.1. Fiókatáplálék mennyisége és összetétele (2012)

Ahhoz, hogy a fiókatáplálék mennyiségét és összetételét vizsgálni tudjuk, a fiókák 6-16 napos kora között fészkenként 1-3 darab 30 perces videofelvételt készítettünk az odúra helyezett minikamerával. A felvételek készítésekor feljegyeztük a kezdés időpontját, a levegő

hőmérsékletét és a szél erősségét (Beaufort skála szerint becsülve). A felvételek elemzésekor minden etetési eseménynél az alábbi adatokat jegyeztem fel:

- i) A szülő neme a gyűrűkód alapján
- ii) Prédátípus: A szülők által hozott préda kinézetéről a lehető legtöbb adatot feljegyeztem. Az elemzéshez 3 kategóriát alakítottam ki: hernyó, más ízeltlábú, egyéb. Az egyéb kategóriába került minden, amit nem tudtam besorolni a másik kettőbe, ezek általában különféle magok voltak.
- iii) Prédaméret: A hozott táplálék méretét a számítógép képernyőjén vonalzóval mértem le (*táplálék képernyőn mért mérete*). Az odú egy ismert hosszúságú részét (a bejárati nyílás elé helyezett „platni” vastagsága vagy szélessége) is lemértem a képernyőn (*platni képernyőn mért mérete*), így az alábbi képlettel kaptam meg a hozott táplálék valós méretét (mm-ben):

$$\text{Táplálék valós mérete} = \frac{\text{Platni valós mérete}}{\text{Platni képernyőn mért mérete}} * \text{Táplálék képernyőn mért mérete}$$

Ezekon kívül minden felvételhez feljegyeztem az etetési gyakoriságot, azaz hogy 30 perc alatt hány alkalommal etettek a szülők. Összesen 45 felvételt elemeztem ki.



3. ábra: Az odúra szerelt kamera „rejtő doboza” és egy felvételen elkapott etetési esemény (a zöld vonal a prédaméret mérését mutatja)

Kétféleképpen ellenőriztem, hogy a videófelvételtől történő mérés megbízható-e. A táplálék méret mérésének ismételhetőségét az „intra-class correlation” koefficienssel (ICC) jellemeztem. Az ICC azt fejezi ki, hogy mennyivel nagyobb a megfigyelési egységek közötti variabilitás (jelen esetben a különböző prédák között) a megfigyelési egységek belüli variabilitáshoz (jelen esetben a mérési hibához) képest. Értéke 0 és 1 között változhat, minél nagyobb, annál jobb az egyezés az ismételt mérések közt. Az ismételt méréshez 20 préda méretét mértem le újra. A 20 prédát rétegzett random mintavétellel jelöltem ki. Eszerint az etetési eseményeket prédaméret szerint növekvő sorrendbe állítottam, majd 5 hasonló mintaelemszámú kategóriába csoportosítottam őket. Minden kategóriából randomszám-generátor segítségével választottam ki 4 etetési eseményt, ezeket mértem újra. Ezeket a prédákat egy független személy is lemérte, aki nem ismerte a vizsgálatom célját. Így a saját méréseim közötti (személyen belüli) ismételhetőség mellett a személyek közötti ismételhetőséget is vizsgálni tudtam.

2.3.2. Hernyók mennyisége és szezonálitása (2013)

A hernyóabundancia becslése hernyóürülék-csapdákkal történt (Tinbergen 1960). A csapda fő szerkezeti eleme egy vászonból kialakított tölcser volt, amit egy 50*50 cm-es fakeretbe rögzítettünk, aljára pedig egy követ helyeztünk nehezékként (4.ábra). 2013-ban összesen 58 fára került csapda az egyes helyszínek domináns fafajai közül: Veszprémben 6 gesztenyefa, 6 juharfa és 6 hársfa, Balatonfüreden 6 tölgyfa, 6 juharfa és 6 hársfa, Vilmapusztán 10 tölgyfa, Szentgálon pedig 6 bükkfa és 6 gyertyán volt mintázva, és minden fának egyedi azonosítót adtunk. A csapdák kihelyezésének időpontját úgy határoztuk meg, hogy a kijelölt fák tavasz elején rendszeresen végignéztük a lombrügyeket és rügyezési stádiumokba soroltuk (1: nyugalmi, 2: a rügy kevesebb, mint 50%-a zöld, 3: a rügy legalább 50%-a zöld, 4: a rügyek hegye párhuzamos vagy elkezd kihajlani, 5: a rügyek hegye kihajlik, így a levelek felső része láthatóvá válik, 6: a külső levelek nyíltak, a középsők is nyílni kezdenek, 7: minden levél nyílt, kezdenek szétterülni). Abban az esetben, ha az adott fa elérte a 6-os stádiumot (azaz a rügyek 50%-a ilyen állapotú volt), felakasztottuk a csapdát. A kihelyezésnél fontos szempont volt, hogy az adott fa lombjából minél nagyobb rész kerüljön a csapda fölé, illetve hogy másik fa lombja ne nyúljon át (minimum 5 méter más fa lombjától).

Minden csapdát hetente 2-3 alkalommal ürítettünk az időjárástól függően. A csapdák kihelyezésének és ürítésének pontos időpontját feljegyeztük a későbbi számolásokhoz. Az ürítés során kémcsövekbe sepertük a csapda tartalmát, majd a mintákat a válogatásig

szobahőmérsékleten tároltuk. Összesen 1319 mintát gyűjtöttünk 2013. április 22. és június 29. között.

A begyűjtött mintákból kézzel kiválogattam a hernyóürüléket a növényi törmelék és egyéb szennyezések közül. Ennek során 3-féle méretű szűrőt használtam, ezek lyukátmérői körülbelül 2, 1, illetve 0.5 mm volt. Első lépésként a 2 mm-es szűrőn átszítáltam a mintát egy Petri-csészébe. A szűrőn fennakadt darabokat ecsettel üveglapra sepertem. Ebből kézzel válogattam ki a hernyóürülék-darabokat, majd ezeket visszasöpörtem az eredeti kémcsőbe. Ezután a Petri-csészében maradt mintát a közepes lyukátmérőjű szűrőn szitáltam át egy másik Petri-csészébe. A közepes szűrőn fennmaradt frakciót újfent az üveglapra sepertem ecsettel, majd kézzel kiválogattam a hernyóürülék-darabokat és ezeket is az eredeti kémcsőbe sepertem. Ha a minta sok apró növényi részt tartalmazott, akkor a folyamatot megismételtem a legkisebb lyukátmérőjű szűrővel is. A legvégén a Petri-csészében maradt frakció olyan apró volt, hogy sem szabad szemmel, sem pedig nagyítóval nem lehetett megkülönböztetni a hernyóürüléket más részekről - például porszemcséktől -, így ezt a frakciót egy az egyben visszasepertem a kémcsőbe. A megtisztított hernyóürüléket analitikai mérleggel mértük le 4 tizedesjegy pontossággal, majd az ürülék tömegéből az alábbi képlettel számoltam ki a becsült hernyó-biomasszát:

$$\text{Óránkénti hernyóbiomassza} \left(\frac{\text{mg}}{\text{h}} \right) = \frac{(24.38 * F) - (0.767 * F * T)}{t}$$

ahol F a hernyóürülék tömege mg-ban és T a mérés helyszínének hőmérséklete °C-ban, t pedig a gyűjtés időtartama órában. A hőmérséklet adatokat helyszínenként 1-1 loggerrel gyűjtöttük (óránként 1 mérés a vizsgálat teljes időtartama alatt).



4. ábra: Fára kihelyezett hernyóürülék-csapda

2.3.3. Szülők költéskezdeté és szaporodási sikere (2012, 2013)

A költéskezdetet az első tojás lerakásának és a fiókák kikelésének dátumával jellemeztem. A rendszeres odúellenőrzések során feljegyeztük az utolsó tojás lerakásának dátumát, és mivel a tojó naponta egyetlen tojást rak, a fészekben talált maximális tojásszámból meg tudtuk állapítani az első tojás lerakásának dátumát. A fiókák kikelésének dátumát a fiókák mérete és fejlettsége alapján becsültük, mivel az egyes odúellenőrzések között legfeljebb 3 nap telt el, és az 1, 2 illetve 3 napos fiókák jól megkülönböztethetőek. A színcinegére jellemző a kelési aszinkronia, azaz hogy a fiókák nem mind egy napon kelnek, hanem egy vagy néhány fióka a többinél 1-2 nappal később kel, ezért a költéskezdet elemzéséhez a legidősebb fiókák kelési dátumát használtam.

A szaporodási sikert a fiókanevelés sikerességével mértük, ami a fiókák méretével (testtömeg, szárnyhossz, csüd hossz) és a kirepülési sikerrel jellemezhető. A fiókák tömegét 15 ± 1 naposan mértük le rugós erőmérővel, csüd hosszukat tolómérővel, szárny hosszukat pedig vonalzóval határoztuk meg. A kirepülési siker a keléstől a kirepülésig életben maradt fiókák aránya. Ezt úgy vizsgáltuk, hogy az odúellenőrzések során feljegyeztük a fészkekben lévő aktuális fiókaszámot. A kirepült fiókák számának becslésére a gyűrűzéskor életben levő fiókák számát használtuk, mivel az ennél későbbi fészkelőellenőrzéssel a fiókák túl korai kirepülését kockáztattuk volna.

2.4. Adatelemzés

Az adatok statisztikai elemzéséhez az R statisztikai programot használtam, ezen belül az nlmeODE, az irr és a lattice csomagot. Lineáris kevert modelleket alkalmaztam a városi és erdei fészkek összehasonlítására, figyelembe véve a lehetséges zavaró változók hatását is. A modellszelekciót minden esetben egyenkénti kiléptetéssel végeztem: minden lépésben a legnagyobb p értékű magyarázó változót léptettem ki, amíg csak szignifikáns ($p < 0.05$) változók maradtak a végső modellben.

2.4.1. Fiókatáplálék mennyisége és összetétele (2012)

A) Prédaméret és B) Prédátípus

Ezekben a modellekben a megfigyelési egységek a videókon megfigyelt etetési események, a függő változó pedig a hozott préda mérete, illetve típusa (hernyó vagy nem hernyó). A prédátípus modelljeiben binomiális hibtagot használtam, tehát azt elemeztem, hogy a hozott prédák hányad részét teszik ki a hernyók. Mindegyik függő változó esetében a kiindulási modell a következő magyarázó változókat tartalmazta: élőhely (város vagy erdő), fiókakor, fiókaszám, szülő neme, megfigyelés dátuma, megfigyelés időpontja, hőmérséklet, szélereősség. A modellekben random faktorként szerepelt a költés azonosítója, ezzel vettem figyelembe, hogy az egy szülőpár által hozott prédák nem függetlenek egymástól.

C) Etetési ráta

Ezekben a modellekben a megfigyelési egységek a videófelvevételek, tehát a 30 perces megfigyelések. A függő változó az etetési ráta, azaz az egy fiókára eső etetésszám, amit úgy számoltam ki, hogy a 30 perc alatti etetésszámot elosztottam a fiókák számával. Külön számoltam a hím és a tojó etetési rátáját az ivarok közti különbség vizsgálatához, és az odú azonosítóját random faktorként használva vettem figyelembe azt, hogy az egy párba tartozó hím és tojó viselkedése nem független egymástól. A kiindulási modellben magyarázó változóként szerepelt az élőhely (város vagy erdő), fiókakor, fiókaszám, szülő neme, megfigyelés dátuma, valamint az átlagos prédaméret.

2.4.2. Hernyók mennyisége és szezonalitása (2013)

Kevert modellt alkalmaztam annak elemzésére, hogy a városi és erdei élőhelyeken különbözik-e az óránkénti hernyóbiomassza mennyisége. A megfigyelési egységek az egyes fák (n=58), a függő változó az óránkénti hernyóbiomassza 10-es alapú logaritmus (a biomassa erősen ferde eloszlása miatt), a magyarázó változók pedig az élőhelytípus, valamint a gyűjtés dátuma és annak négyzete voltak (a dátummal való kvadratikus összefüggés tesztelésére, mivel a hernyó-abundancia időbeli lefutásában csúcsot vártunk). Random faktorként a fafaj és a faegyed azonosítóját használtam egymásba ágyazva (hierarchikus kevert modell).

2.4.3. Szülők költéskezdetek és szaporodási sikere (2012, 2013)

Az alábbi elemzéseket a 2 évre külön végeztem el, hogy az egyes eredmények összevethetőek legyenek a 2 évben végzett különböző, táplálékkínálattal kapcsolatos elemzésekkel.

A) Költéskezdet

Az első tojás lerakásának és a fiókák kikelésének dátumát mindkét évben csak az első költési hullámban vizsgáltam, mivel ez felel meg a költés kezdetének. Random faktor bevitelére így nem volt szükség, ezért kétmintás t-próbával (Welch-teszttel) hasonlítottam össze a városi és erdei élőhelyek között a költések időzítését. Mivel a madarak nagy része a fészkelés kezdetén még nem volt egyedi azonosító gyűrűkkel ellátva, nem tudhattuk, hogy egy adott fészkalj a pár első- avagy már másodköltése. Ezért az elemzésekben azokat a fészkaljakat tekintettem első költésnek, ahol a fiókák még június előtt keltek ki, mivel a tojások lerakása, kikeltése, a fiókák felnevelése, majd egy második fészkalj lerakása és kikeltése legalább 2 hónapot tesz ki (lásd 2.1-es pont), és mindkét évben április elején kezdtek tojást rakni a színcinegék.

B) Fiókaméret

Ezekben a modellekben a megfigyelési egységek az egyes fiókák, függő változó pedig a csüd hossz, a szárnyhossz, illetve a testtömeg. A kiindulási modell magyarázó változói az élőhely (város vagy erdő), a fióka lemérésének dátuma és időpontja, valamint a mérést végző személy azonosítója. Random faktorként a pár és azon belül a fészkalj azonosítója szerepelt, ezzel vettem figyelembe azt, hogy egy pár egymás utáni költései, illetve egy fészkaljon belül a testvérek nem függetlenek egymástól.

C) Kirepülési siker

Ezekben a modellekben a megfigyelési egységek az egyes fészekaljok (költések), a függő változó pedig a felnevelt fiókák aránya a kikelt fiókák közül (binomiális hibatag). A kiindulási modell magyarázó változói az élőhely (város vagy erdő), a kelés dátuma és a kikelt fiókák száma. A párazonosító mint random faktor biztosította azt, hogy egy pár egymás utáni költései nem függetlenek egymástól.

2012-ben csak városban találtunk másodköltést (10 fészekalj kelt júniusban, közülük 8 az első költésben meggyűrűzött pároké volt, 2 pedig ismeretlen pároké), ezzel szemben 2013-ban mind a 4 helyszínen. Ez azért fontos, mert sok madárfajnál a kései fészkek szaporodási sikere kisebb, mint a korai fészkeké; ez a széncinegék bizonyos populációiban is így van (Perrins 1998). Ez egyrészt lehet amiatt, hogy már kevés a táplálék, másrészt amiatt, hogy a kései utódokba már kevesebb energiát fektetnek a szülők, mert ezeknek az utódoknak kisebb a kirepülés utáni túlélési esélyük. Ezért a 2012-es évi szaporodási siker elemzése során a modelleket felállítottam a másodköltések nélkül is, hogy a két élőhelyet azonos költési időszakon belül is összehasonlíthassam, így a másodköltések ne torzíthassák az élőhelyek közti különbségeket (ekkor már nem használtam random faktorként a párazonosítót, mivel minden párnak csak egy első költése volt). A vizsgálat videoelemzéses részénél erre azért nem volt szükség, mert másodköltésről nagyon kevés felvétel készült (2 videó 1 fészekaljról; az összes etetési esemény 0.9%-a). A 2013-as költési időszakban közel ugyanannyi másodköltés volt a két élőhelytípusban - 18 városi és 19 erdei fészekalj -, így ebben az esetben a másodköltések adataival együtt végeztem el a szaporodási siker elemzéseit.

3. Eredmények

3.1. Fiókatáplálék mennyisége és összetétele (2012)

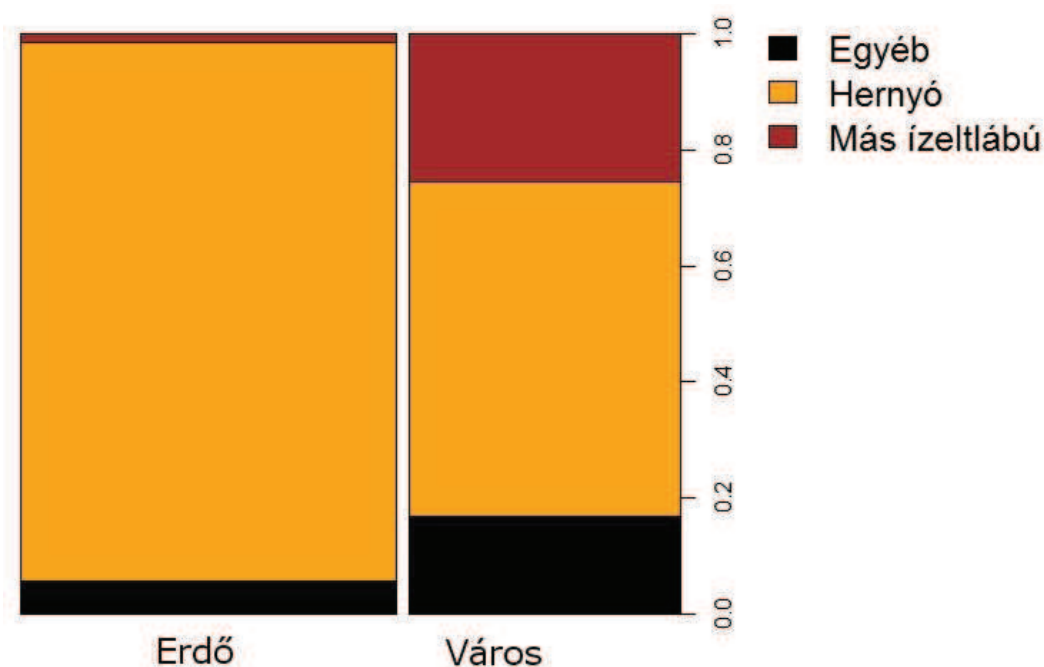
Mind a szülők által hozott táplálék összetétele és mérete, mind pedig az etetési gyakoriság jelentősen különbözött a két élőhely típus között.

A) Prédátípus

A préda típusát befolyásoló változók végső modellünkben az élőhely és a szülő neme került bele. Eszerint a városi szülők kisebb valószínűséggel vittek a fókáknak hernyót, mint az erdei szülők (1. táblázat, 5. ábra), a tojók pedig több hernyót vittek, mint a hímek (1. táblázat).

1. táblázat: A prédátípus végső modellje

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő, hím)	-2.36	0.37	199	-6.38	<0.001
Habitat (város)	2.57	0.44	31	5.85	<0.001
Szülő neme (tojó)	-1.28	0.44	199	-2.94	0.004

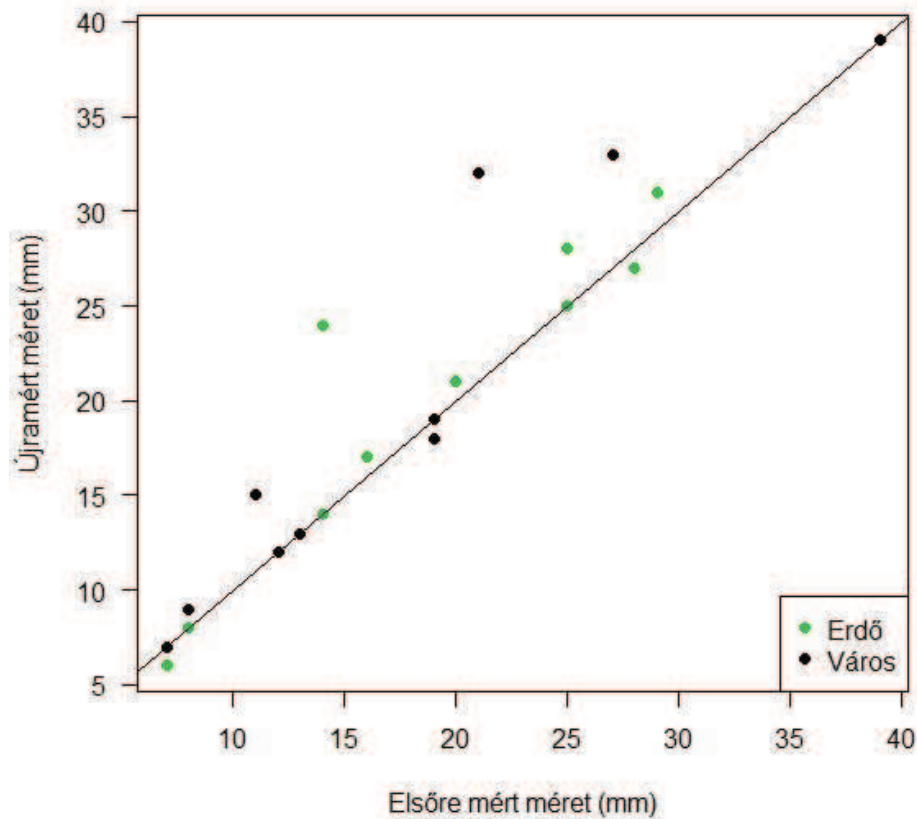


5. ábra: Prédátípus megoszlása élőhely szerint

B) Prédaméret

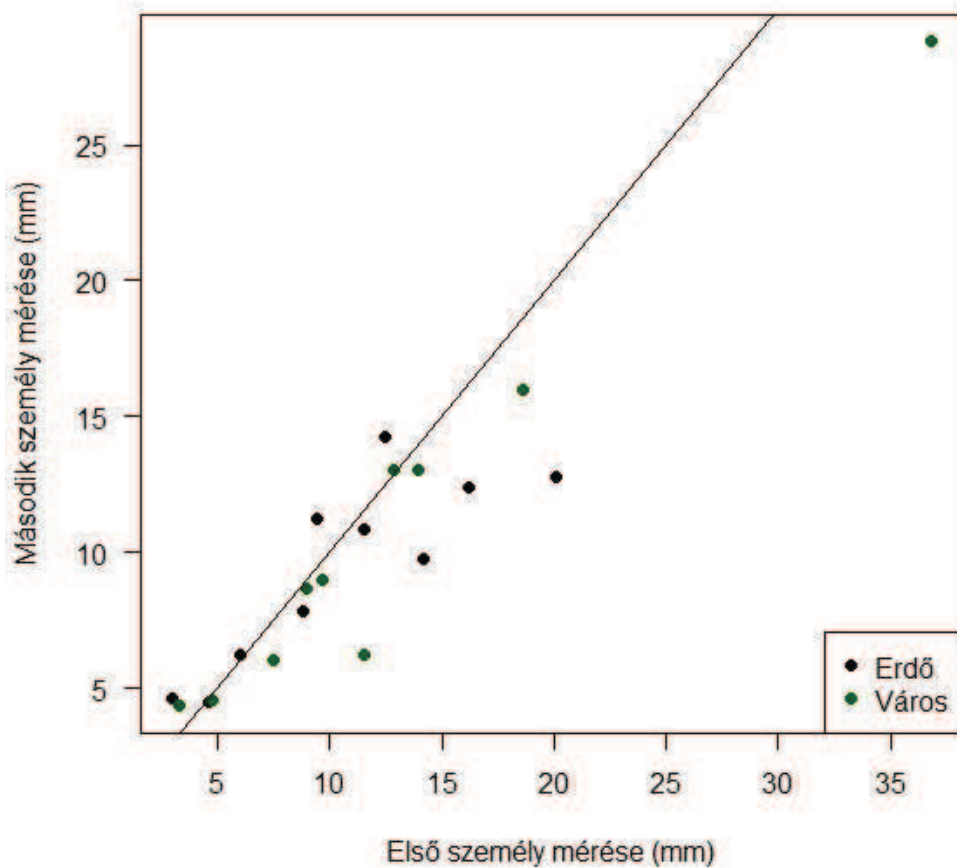
Az ismételhetőségi vizsgálat szerint az ismételt méréseim közötti egyezés kiváló: az ICC 95%-os konfidencia-intervalluma: 0.80 - 0.97, az ICC értéke 0.91, $p < 0.001$ (6. ábra).

A személyek közötti ismételhetőség is kellően magasnak bizonyult: az ICC 95%-os konfidencia-intervalluma: $0.75 < ICC < 0.95$, az ICC értéke 0.89, $p < 0.001$ (7. ábra).



6. ábra: Prédaméret személyen belüli ismételhetősége.

Az ábrán a 45°-os egyenes jelenti a tökéletes egyezést, azaz az elsőre mért méret megegyezik a másodjára mért mérettel. Minél jobban illeszkednek a pontok az egyenesre, annál jobb az ismételhetőség.



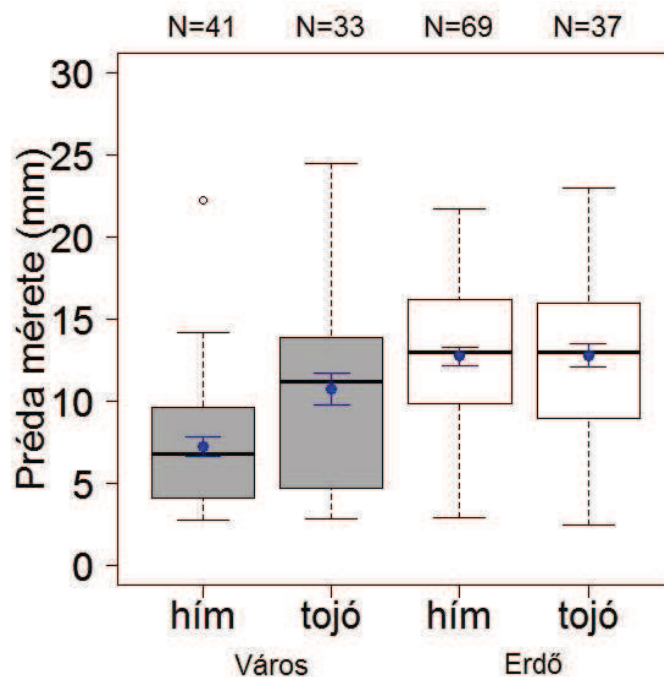
7. ábra: Prédaméret személyek közötti ismételhetsége.

Az ábrán a 45°-os egyenes jelenti a tökéletes egyezést, azaz az egyik személy által mért méret megegyezik a másik személy által mért mérettel. Minél jobban illeszkednek a pontok az egyenesre, annál jobb az ismételhetség.

Az összes prédát nézve a végső modell (2. táblázat) szerint minél idősebbek a fiókák, annál nagyobb prédát visznek a szülők, és szignifikáns interakciót találtunk az élőhely és a szülő neme között: míg erdőben a két szülő hasonló méretű táplálékot visz, addig városban a hímek által hozott préda mérete a tojóké alatt marad (8. ábra). Ezzel együtt az erdei madarak összességében átlagosan kb. 3 mm-rel nagyobb prédát hordanak a fiókáknak, mint a városiak (9. ábra).

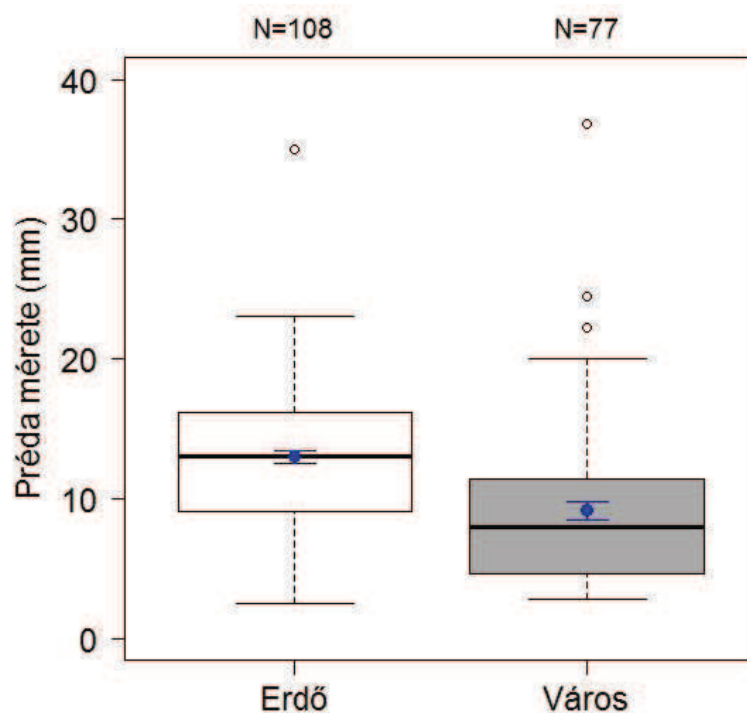
2. táblázat: A prédaméret végső modellje az összes prédára

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő, hím)	4.23	4.06	148	1.04	0.299
Habitat (város)	-2.38	1.83	27	-1.3	0.203
Szülő neme (tojó)	1.34	0.9	148	1.49	0.139
Fiókakor	0.77	0.35	27	2.16	0.04
Habitat:Szülő neme (város, tojó)	2.74	1.31	148	2.09	0.038



8. ábra: Prédaméret élőhelytípus és ivar szerint.

A dolgozatban a boxplot ábrák az adatok eloszlását mutatják (a középső vastag vonal a medián, a doboz az interkvartilis terjedelem, a bajuszok a kilógó értékek nélküli adattartomány), az errorbar-ok pedig az átlagot és a standard hibát



9. ábra: Préda mérete erdei és városi fészkekben

A prédaméret azonban függhet a préda típusától, azaz például egy mag átlagos mérete kisebb, mint egy hernyóé. Adatsorunkban a hozott hernyók szignifikánsan hosszabbak voltak (12.54 ± 0.41 mm, $N=149$), mint a többi táplálék (6.59 ± 0.95 mm, $N=36$; kétmintás t-teszt: $p < 0.001$). Emiatt a modellszelekciót külön elvégeztem csak a hernyó prédákra. Ebben a végső modellben a prédaméretet befolyásoló változók az élőhely típusa és a szülő neme volt (3. táblázat), de az interakciójuk nem volt szignifikáns. Tehát mindkét szülő átlagosan kb. 3 mm-rel kisebb hernyókat hozott városban, mint erdőben, és mindkét élőhelyen a tojók átlagosan kb. másfélszer akkora hernyókat hoztak, mint a hímek (3. táblázat).

3. táblázat: A prédaméret végső modellje a hernyóprédákra

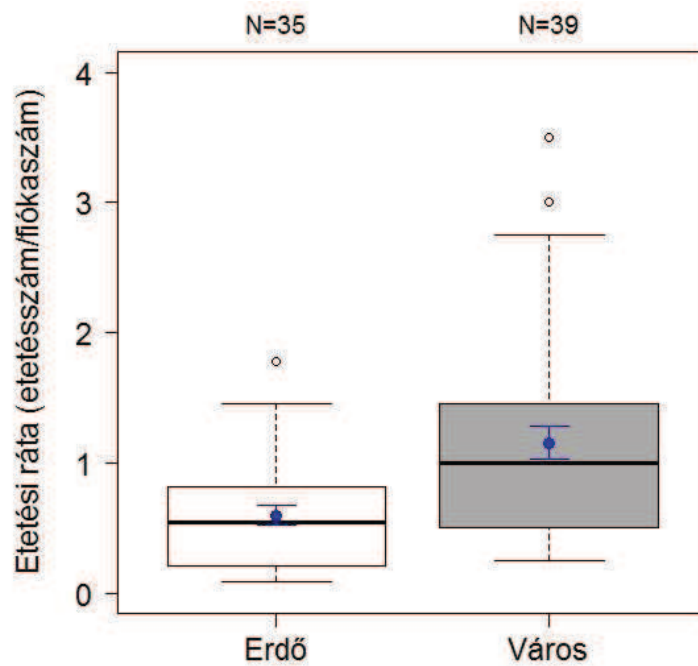
	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő, hím)	13.34	0.82	115	16.33	<0.001
Habitat (város)	-3.23	1.33	27	-2.42	0.023
Szülő neme (tojó)	1.57	0.73	115	2.16	0.033

C) Etetési ráta

Az egy fiókára jutó etetésszám, azaz az etetési ráta is jelentősen különbözött a két élőhelytípus között. A végső modellünkben ez az egyetlen befolyásoló tényező maradt: a városi szülők közel kétszer olyan gyakran etették fiókáikat, mint az erdeiek (4. táblázat, 10. ábra).

4. táblázat: Az etetési ráta végső modellje

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő)	0.60	0.11	47	5.39	<0.001
Habitat (város)	0.56	0.15	25	3.66	0.001



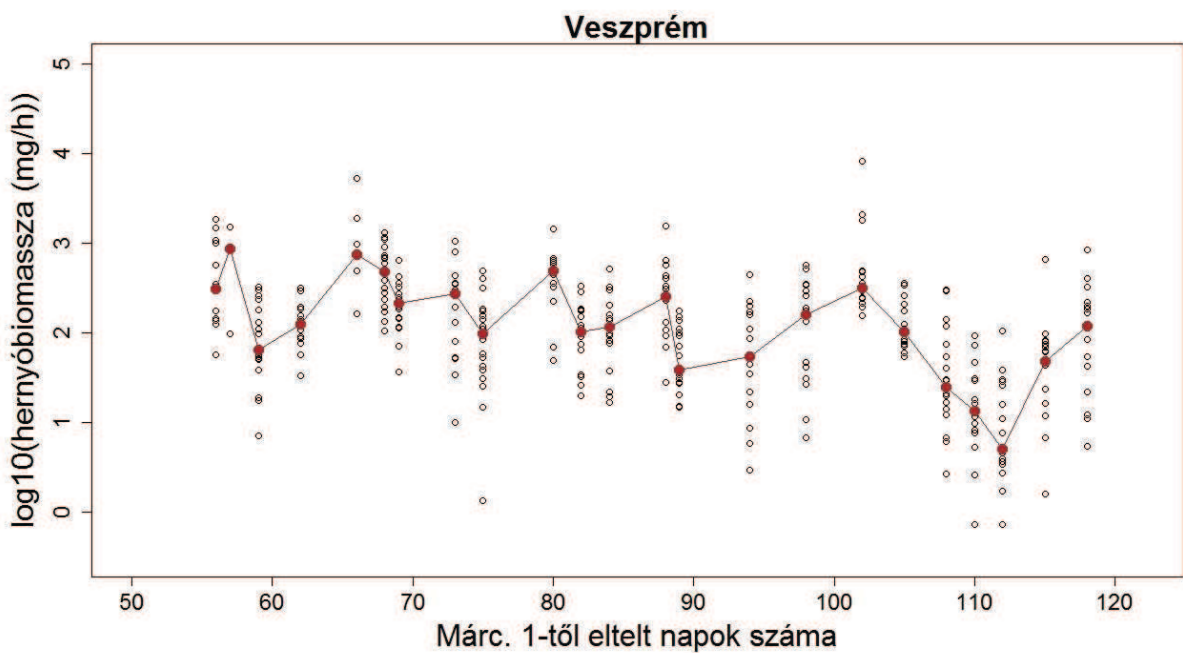
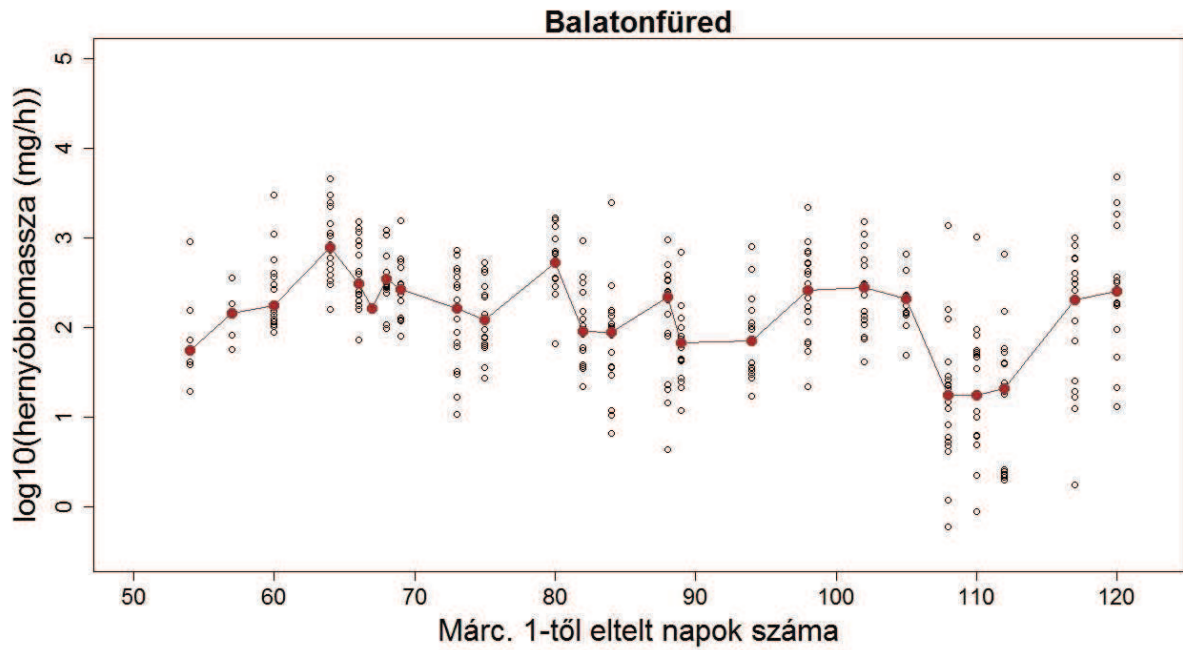
10. ábra: Etetési ráta 30 perc alatt erdei és városi fészkekben

3.2. Hernyók mennyisége és szezonalitása (2013)

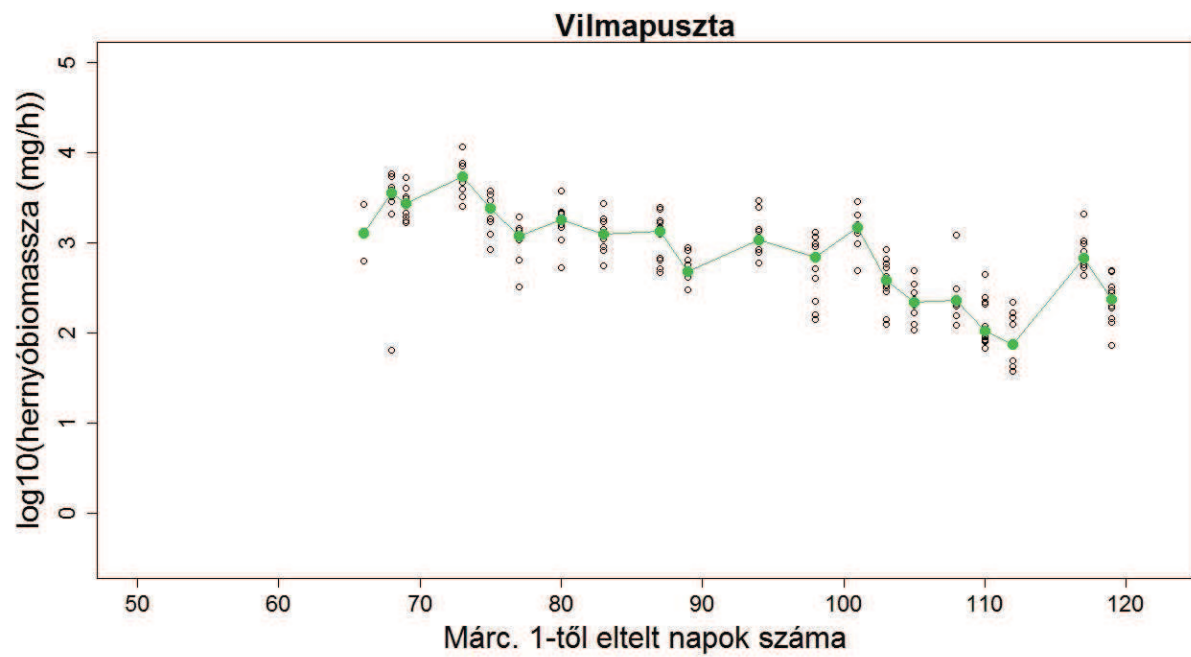
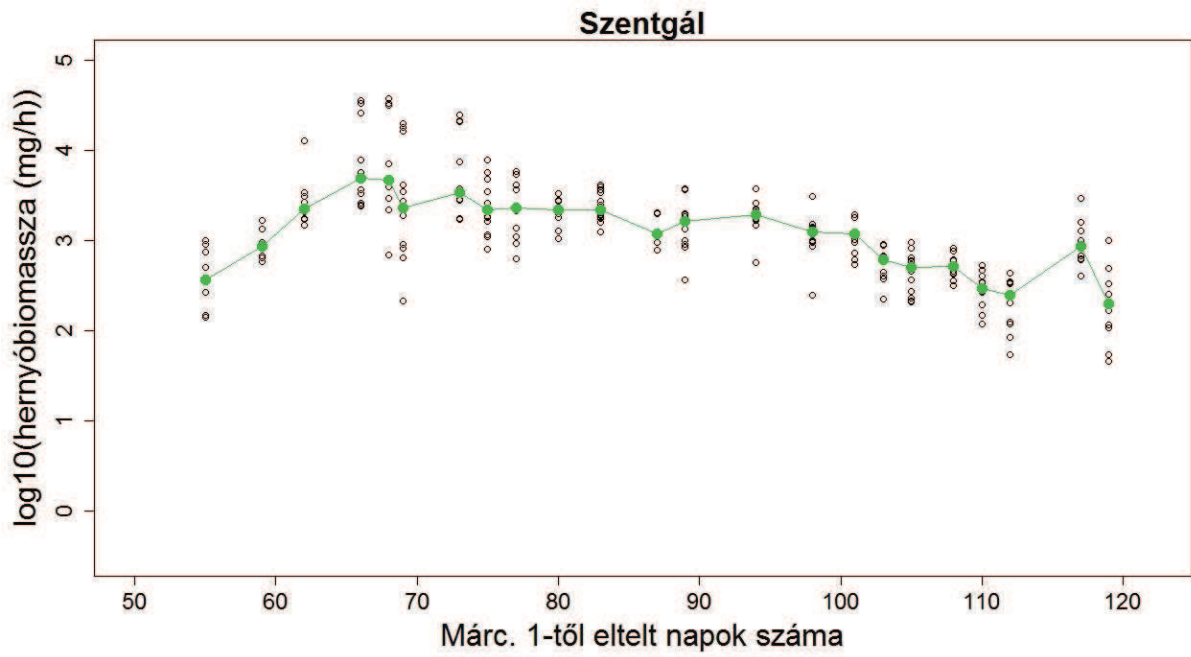
Mind a hernyók mennyisége, mind a szezonalitása különbözött a két élőhelytípusban. Erdőben átlagosan kb. tízszer annyi volt a hernyóbiomassza, mint városban (5. táblázat: a habitatok közötti különbség $10^{0.99}$ -szeres). A kvadratikus dátumhatás is szignifikáns lett, azaz valóban volt időbeli csúcsa a hernyóbiomasszának (5. táblázat, 11. és 12. ábra). A hernyócsúcs dátumának megállapításához minden egyes gyűjtési alkalomra kiszámoltam a hernyóbiomassza mediánját mind a négy élőhelyen, és ezek közül a maximális értékhez tartozó dátumot vettem hernyócsúcsnak az adott helyszínen. Eszerint Veszprémben április 27-én, Balatonfüreden május 4-én, Szentgálon május 6-án, Vilmapusztán pedig május 13-án volt a hernyócsúcs. Tehát átlagosan 9 nappal előrébb jelent meg a városi hernyómennyiség maximuma, mint az erdeié. Az ábrákról az is látható, hogy a kvadratikus időbeli lefutás egyértelműbben jellemző volt a két erdőben, míg a két városban (különösen Veszprémben) kevésbé volt megfigyelhető kifejezett biomassa-maximum (11. és 12. ábra).

5. táblázat: Hernyóbiomassza 10-es alapú logaritmusának végső modellje

	b	SE	DF	t	p
Főátló (erdő)	2.98	0.39	1111	7.58	<0.001
Habitat (város)	-0.99	0.1	7	-9.82	<0.001
Gyűjtés dátuma	0.02	0.01	1111	2.03	0.04
(Gyűjtés dátuma) ²	-0.0002	0.00005	1111	-3.8	<0.001



11. ábra: Hernyóbiomassa szezonális változása a két városi élőhelyen. Az adatpontok az egyes hernyócsapdákból gyűjtött hernyóürülék alapján becsült hernyóabundanciát mutatják, a vonallal összekötött barna pontok pedig az adott napon gyűjtött minták mediánját.

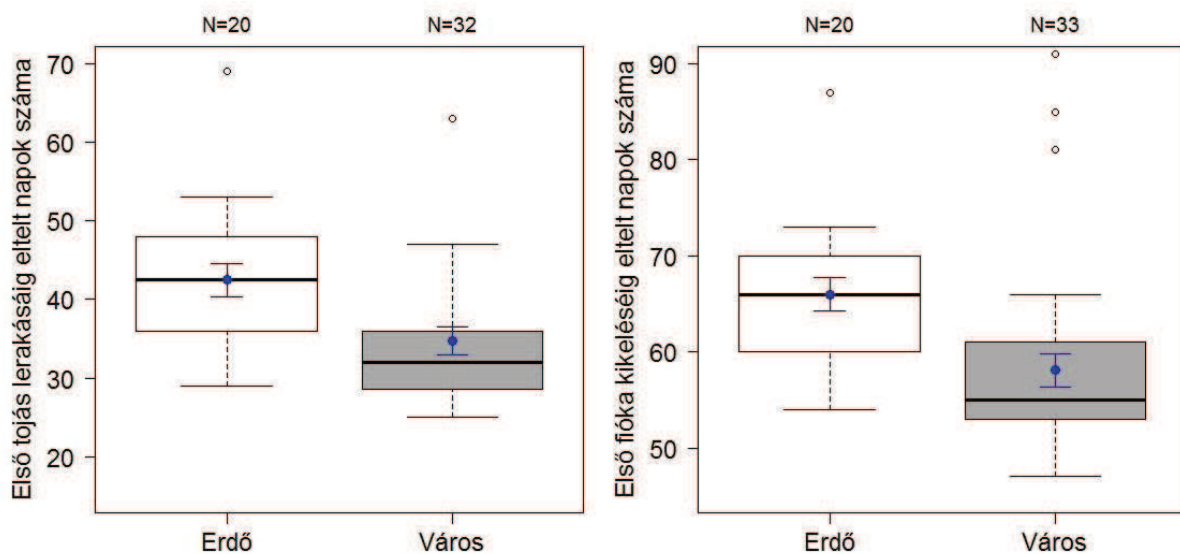


12. ábra: Hernyóbiomassa szezonális változása a két erdei élőhelyen. Az adatpontok az egyes hernyócsapdákból gyűjtött hernyóürülék alapján becsült hernyóabundanciát mutatják, a vonallal összekötött zöld pontok pedig az adott napon gyűjtött minták mediánját.

3.3. Szülők költéskezdeté és szaporodási sikere (2012, 2013)

3.3.1. A 2012-es költési időszak

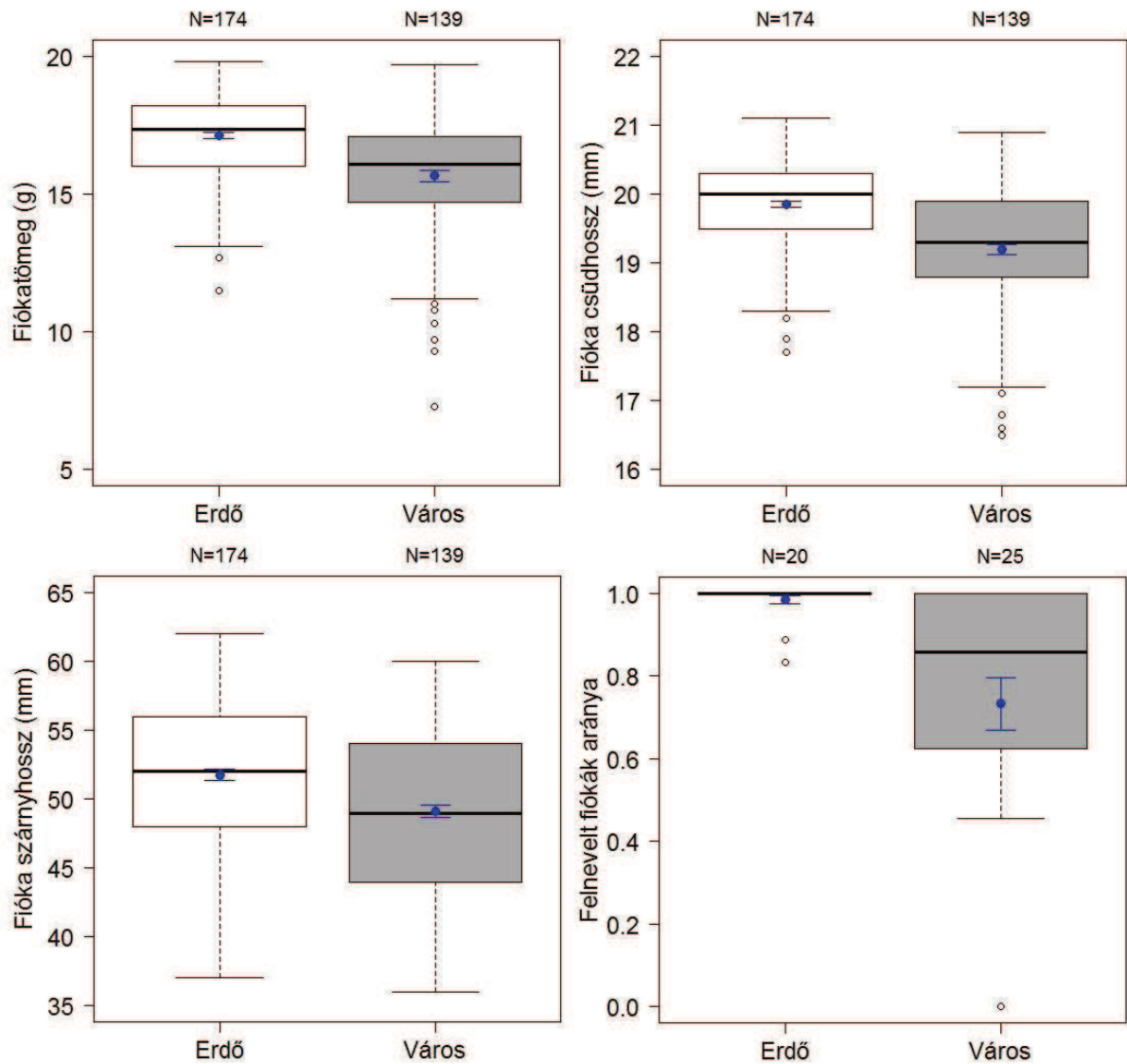
Az első tojás lerakásának dátuma átlagosan 7.8 nappal, a fiókák kelésének dátuma átlagosan 7.9 nappal esett korábbra a városi (veszprémi), mint az erdei (zömmel vilmapusztai) fészkekben (t-teszt, tojásrakás: $t=2.78$, $p=0.008$; kelés: $t=3.22$, $p=0.002$; 13. ábra).



13. ábra: Költéskezdet időzítése 2012-ben az erdei és városi fészkekben.

Az y tengely a március 1-jétől eltelt napok számát mutatja.

A szülők szaporodási sikerében is megjelent az élőhelybeli különbség. A városi fiókák mindhárom mérete (testtömeg, csüd hossz, szárnyhossz) szignifikánsan kisebb volt, mint erdei társaiké (6. táblázat). A kirepült fiókák aránya is kisebb volt városban, mint erdőben (6. táblázat). Ezek az eredmények minőségileg változatlanok maradtak akkor is, ha az elemzéseket a másodköltések adatai nélkül végeztem el (7. táblázat, 14. ábra).



14. ábra: Fiókaméret és kirepülési siker erdőben és városban, a június előtt kelt fészekaljokban 2012-ben

6. táblázat: A szaporodási siker végső modelljei az összes költésre a 2012-es költési időszakban

a) Fiókák testtömege

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő)	16.15	0.5	297	32.23	<0.001
Habitat (város)	-1.74	0.44	42	-3.95	<0.001
Mérés időpontja	0.003	0.001	297	2.71	0.007

b) Fiókák csüdhossza

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő)	19.86	0.15	300	135.32	<0.001
Habitat (város)	-0.66	0.19	42	-3.4	0.002

c) Fiókák szárnyhossza

	b	SE	DF	t	p
Főátló (erdő)	51.72	1.03	300	50.28	<0.001
Habitat (város)	-3.05	1.36	42	-2.24	0.031

d) Kirepült fiókák aránya

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő)	18.37	2.19	46	8.41	<0.001
Habitat (város)	-7.85	1.26	46	-6.22	<0.001
Kikelés dátuma	-0.04	0.01	4	-6.04	0.004
Kikelt fiókák száma	-1.02	0.17	4	-5.9	0.004

7. táblázat: A 2012-es költési időszak szaporodási sikerének végső modelljei a másodköltések nélkül

a) Fiókák testtömege

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő)	16.29	0.55	268	29.87	<0.001
Habitat (város)	-1.65	0.48	41	-3.4	0.002
Mérés időpontja	0.003	0.001	268	2.10	0.037

b) Fiókák csüdhossza

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő)	19.86	0.15	270	136.32	<0.001
Habitat (város)	-0.71	0.20	41	-3.56	0.001

c) Fiókák szárnyhossza

	b	SE	DF	t	p
Főátló (erdő)	51.72	1.09	270	47.5	<0.001
Habitat (város)	-2.84	1.49	41	-1.9	0.065

d) Kirepült fiókák aránya

	b	SE	DF	t	p
Főátlag (erdő)	4.07	0.94	46	4.33	<0.001
Habitat (város)	-3.1	0.97	46	-3.18	0.003

3.3.2. A 2013-as költési időszak

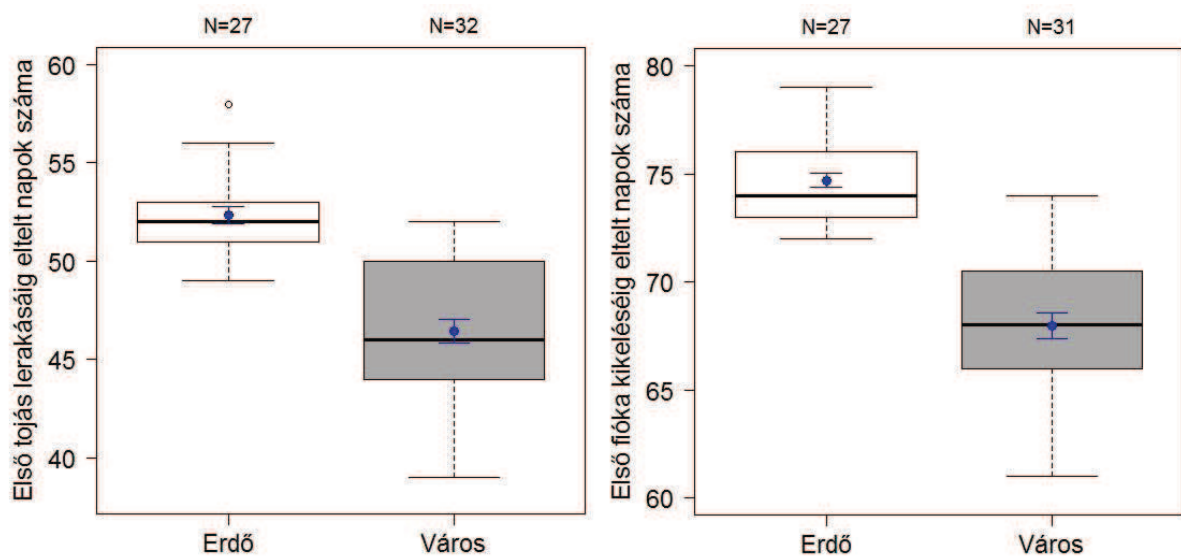
Az első tojás lerakásának dátuma átlagosan 5.9 nappal, a fiókák kelésének dátuma átlagosan 6.8 nappal esett korábbra a városi, mint az erdei fészkekben (t-teszt, tojásrakás: $t=7.96$, $p<0.001$; kelés: $t=9.73$, $p<0.001$; 8-9. táblázat, 15. ábra).

8. táblázat: Március elsejétől az első tojás lerakásáig eltelt napok száma helyszínenként

	Átlag	Szórás	Mintaszám
Balatonfüred	46.2	2.68	5
Veszprém	46.48	3.6	27
Szentgál	52.35	2.46	20
Vilmapusza	52.29	1.38	7

9. táblázat: Március 1-jétől az első fióka kikeléséig eltelt napok száma helyszínenként

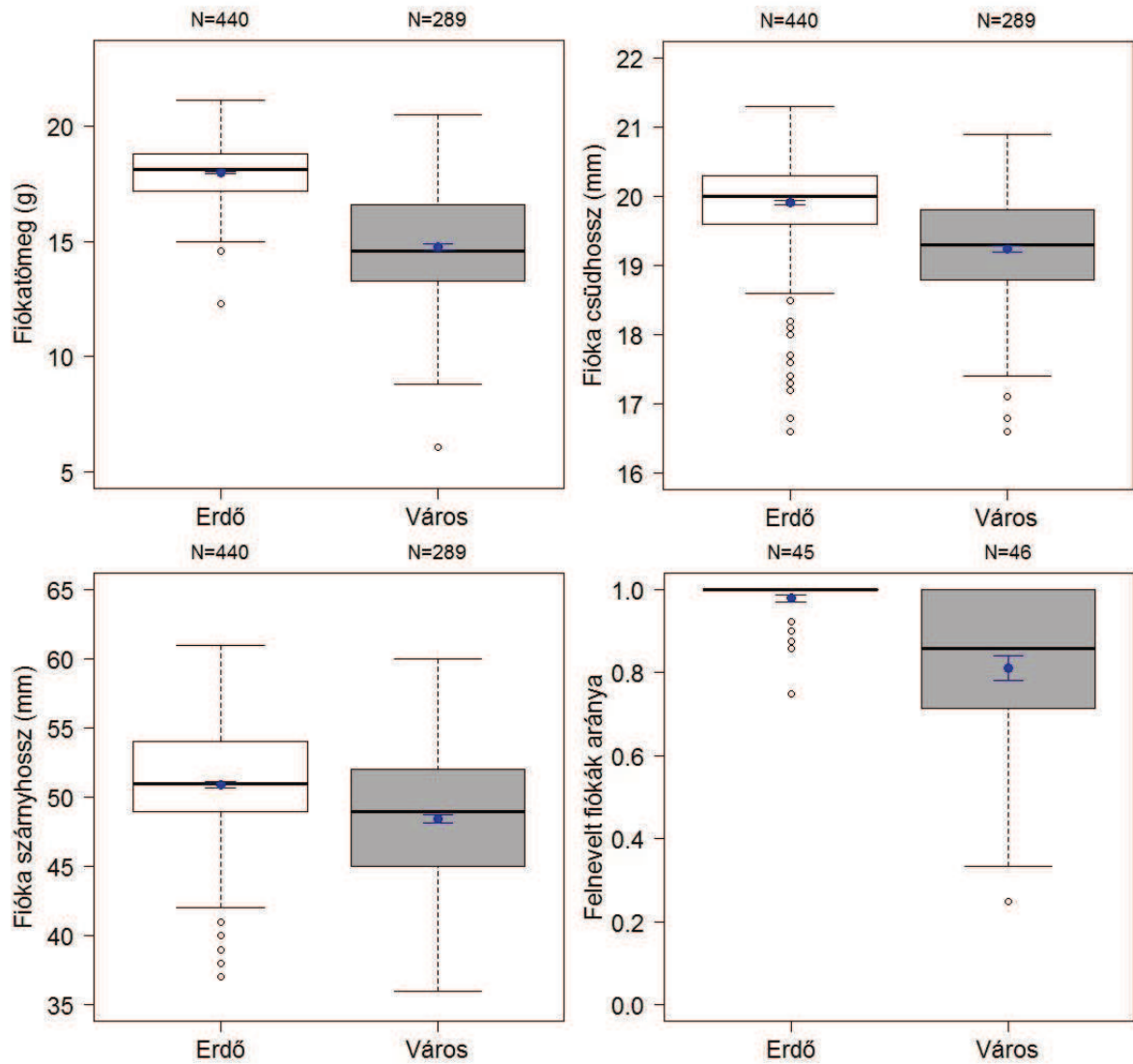
	Átlag	Szórás	Mintaszám
Balatonfüred	67.6	3.91	5
Veszprém	68.04	3.39	26
Szentgál	74.9	1.83	20
Vilmapusza	74.14	1.57	7



15. ábra: Költéskezdet időzítése 2013-ban az erdei és városi fészkekben.

Az y tengely a március 1-jétől eltelt napok számát mutatja.

A 2013-as költési szezon során is megjelent az élőhelybeli különbség a szülők szaporodási sikerében. Hasonlóan a korábbi évben kapott eredményekhez, a fiókák mind méretükben (testtömeg, csüd hossz, szárnyhossz), mind pedig a kirepülési sikerben alulmaradtak az erdei fiókákhoz képest (16. ábra, 10.táblázat).



16. ábra: Fiókaméret és kirepülési siker erdőben és városban 2013-ban

10. táblázat A 2013-as költési időszak szaporodási sikerének végső modelljei

a) Fiókák testtömege

	b	SE	DF	t	p
Főátló(erdő)	19.18	0.94	638	20.41	<0.001
Habitat (város)	-3.11	0.37	67	-8.41	<0.001
Mérés dátuma	-0.01	0.01	638	-2.4	0.017
Mérés időpontja	0.002	0.001	638	3	0.003

b) Fiókák csüdhossza

	b	SE	DF	t	p
Főátló (erdő)	19.91	0.09	640	227.27	<0.001
Habitat (város)	-0.67	0.12	67	-5.46	<0.001

c) Fiókák szárnyhossza

	b	SE	DF	t	p
Főátló (erdő)	63.73	2.42	639	26.39	<0.001
Habitat (város)	-3.14	0.84	67	-3.75	<0.001
Mérés dátuma	-0.08	0.01	639	-5.53	<0.001

d) Kirepült fiókák aránya

	b	SE	DF	t	p
Főátló (erdő)	6.27	0.51	65	12.24	<0.001
Habitat (város)	-2.59	0.53	65	-4.84	<0.001
Kelés dátuma	-0.03	0.005	24	-7.02	<0.001

4. Diskusszió

4.1. A fiókák táplálék-ellátottsága és a szaporodási siker

A 2012-es megfigyeléseink szerint mind a városi, mind az erdei fiókák táplálékának jelentős részét tették ki hernyók. Ez az eredmény egyezik több, korábbi kutatás eredményeivel (Török 1985, Wilkin et al. 2009). Például Cowie és Hinsley a mi kutatásunkhoz hasonlóan, kamerák segítségével figyelték, hogy a szülők milyen táplálékot visznek fiókáiknak angliai szuburbán kertekben. Eredményeik azt mutatták, hogy a fiókák étrendjében magasan a legnagyobb arányban a Lepidoptera képviseltették magukat, azon belül is a hernyók, az imágó és báb állapotú táplálék ritkább volt (Cowie & Hinsley 1988). Barba és Gil-Delgado fészkelő széncinegék fiókaetelési viselkedését vizsgálták egy spanyol narancsültetvényben. Azt találták, hogy fiókáikat főként kifejlett lepkékkel etetik a szülők, és a hernyó táplálék csak a fiókák fiatal korában jelentős. Az itt lévő párok fészekaljmérete azonban körülbelül két tojással kisebb volt, mint amennyit a többi európai populációkban találtak (Barba & Gil-Delgado, 1990).

Az az eredményünk, hogy városban kevesebb mennyiségű és kisebb méretű táplálékot kapnak a fiókák, kontrasztban áll Isaksson és munkatársai eredményével, akik Svédországban felmérték városi és erdei környezetben a hernyók mennyiségét és tömegét. Városban szignifikánsan több és nagyobb tömegű hernyót találtak, mint erdőben (Isaksson & Andersson 2007). Azonban kutatásukban a városi és vidéki mintavételezés ugyanazon a napon történt, így lehetséges, hogy a két élőhely eltérő fenológiája okozta az eltérést, azaz hogy városban a korábbi lombfakadás miatt a hernyók mennyisége több, mérete pedig nagyobb lehet egy adott időpontban, mint természetes környezetben. Cikkük diszkussziójában a szerzők is alaposabb mintavételezést javasolnak. A táplálék minőségére vonatkozó eredményünk, azaz hogy a városi fiókák kisebb arányban kapnak megfelelő táplálékot (hernyót), egyezik azzal, amit Cowie és Hinsley tapasztaltak. Eredményük szerint a szuburbán szülők nagy arányban vittek ember által kitett táplálékot a fiókáiknak, néhány pár esetében ez elérte a 30%-ot. Azonban amennyiben számukra elérhetővé váltak a rovarok a fészkek környékén, táplálékot váltottak és azokat hordták a fiókáknak (Cowie & Hinsley 1988).

A 2013-as hernyóabundancia-vizsgálatunk eredménye alátámasztotta a 2012-es videós megfigyeléseket: a két városban körülbelül tizedannyi volt a hernyóbiomassza, mint a két erdőben. Ez megerősíti azt a következtetésünket, hogy a hernyók kisebb mérete és aránya a városi fiókák táplálékában nem a szülőmadarak prédaválasztása miatt állt elő, hanem egy

környezeti kényszerként volt jelen a városi élőhelyeken. Magát a hernyócsapdás mérési módszert már számos kutatás során alkalmazták a hernyómennyiség évek közötti összehasonlítására és a hernyócsúcs idejének megállapítására (Visser et al. 2006, Naef-Daenzer & Keller 1999, Török et al. 2004), azonban különböző urbanizáltságú élőhelyeket összehasonlító vizsgálat tudomásom szerint még nem készült, így ez egy különösen érdekes, új eredmény.

A 2012-es videófelvételek elemzéséből kiderült, hogy a városi szülők közel kétszer olyan gyakran etették fiókáikat, mint erdei fajtársaik. Ez összhangban van Isaksson és Andersson (2007) eredményével, akik hasonló arányt tapasztaltak. Egy japán vizsgálat negatív kapcsolatot talált a préda mérete és az etetési gyakoriság között, azaz minél kisebb a préda mérete, annál gyakrabban etetnek a szülők (Royama 1966). A mi elemzéseinkben az átlagos prédaméret kiesett az etetési ráta végső modelljéből, de az élőhelyek szintjén mi is negatív összefüggést találtunk, hiszen a városi megfigyelésekben a prédaméret kisebb, az etetési ráta pedig nagyobb volt, mint az erdőkben. Ezek az eredményeink arra utalnak, hogy az urbanizált területeken fészkelő párok a nagy hernyók hiányát gyakoribb etetéssel igyekeznek kompenzálni. Azonban mindkét évben azt találtuk, hogy a szaporodási siker, azaz a fiókák mérete és kirepülési sikere kisebb volt városi környezetben, mint az erdei élőhelyen. Ezt széncinegén kívül számos fajnál megfigyelték már (Chamberlain et al. 2009), például házi verébnél (Seress et al. 2012) és rövidcsőrű varjúnál (*Corvus brachyrhynchos*) is (Heiss et al. 2009). Chamberlain és munkatársai egy meta-analízisben foglalták össze a városi és a természetes élőhelyeken élő madarak szaporodási sikeréről szóló vizsgálatok eredményeit. Széncinegék fészkaljmérete esetén akár az összes, akár csak a sikeres költésenkénti fészkaljméretéről szóló tanulmányokat nézték, mind azt mutatták, hogy városban kisebb a fészkaljméret, mint erdei élőhelyen (4 tanulmányból 1 szignifikáns különbséget mutatott, 1-nél nem volt szignifikáns a különbség, 1-nél pedig nem végeztek szignifikanciatesztet). A fiókatömeg esetén egy vizsgálat eredményét mutatta be a cikk, ahol szignifikánsan kisebb volt a fiókák tömege városban, mint természetes környezetben (Chamberlain et al. 2009). Ez összhangban van az általunk kapott eredményekkel. Isaksson és Andersson azonban sem a fészkaljméret, sem a fiókanövekedés tekintetében nem talált szignifikáns különbséget a különböző mértékben urbanizált élőhelyek között (Isaksson & Andersson 2007). Elképzelhető, hogy az általuk vizsgált helyszínek nem reprezentálták jól a városi és/vagy az erdei élőhelyeket, pl. a kelési dátumban sem volt különbség annak ellenére, hogy a legtöbb

más vizsgálat szerint a városi madárpopulációkra a korábbi költéskezdet jellemző (Chamberlain et al. 2009).

Úgy tűnik tehát, hogy a házi verebeknél végzett megfigyelésekhez hasonlóan (Seress et al. 2012) a széncinegék esetében is a fiókatáplálék csökkent mennyiségének és rosszabb minőségének tulajdonítható a városi környezetben tapasztalható csökkent szaporodási siker, ami a hernyóspecialista széncinegék esetében a városok alacsony hernyóbiomasszájából adódhat. Ahhoz azonban, hogy az alacsonyabb szaporodási sikert a csökkent mennyiségű és rosszabb minőségű fiókatáplálék számlájára írassuk, kísérletes vizsgálatra lenne szükség. Ilyen kísérletes vizsgálatot végeztek Seress és munkatársai, akik városi és természetes élőhelyről fogtak be házi verebeket, majd a két élőhelytípus szerint szeparálva várták a költési időszakot ad libitum táplálék-és vízmennyiséggel illetve fészekanyaggal ellátva a madarakat. Eredményük szerint sem a fiókák száma, sem mérete (testtömeg, csüd hossz, szárnyhossz) nem különbözött szignifikánsan a két élőhelytípusból befogott párok között (Seress et al. 2012). Egy másik kísérletben pedig magukat a fiókákat cserélték ki a természetes fészkekben, azaz a városi párok fészkeiből a fiókák felét áttették vidéki párok fészkeibe, onnan pedig ugyanannyit visszatettek a városiba. Eredményül egyrészt azt kapták, hogy függetlenül a fiókák kelési helyétől, a városban fejlődő fiókák kisebbre nőttek, mint a vidékiek. Másrészt azok a fiókák, akik különböző élőhelyről származtak, de azonos élőhelyen nőttek fel, nem mutattak különbséget egyik méretükben sem (Seress et al. 2012).

4.2. A hernyócsúcs és a szaporodás időzítése

Vizsgálatunkban az erdei élőhelyeken jól észlelhető hernyóbiomassza csúcsot detektáltunk; a hernyóbiomassza ilyen irányú időbeli változása egyezik más vizsgálatok eredményeivel (Naef-Daenzer & Keller 1999). Érdekes módon a városi helyeken kevésbé volt jellemző ez a parabolyszerű lefutás, inkább több kisebb csúcsot figyelhettünk meg. Ennek magyarázatához további vizsgálatokra lesz szükség. Lehetséges, hogy a fák fajgazdagsága áll a háttérben, mivel a városokban sokkal többféle fa fordul elő, mint az általunk vizsgált erdőkben, és a különböző fafajok különbözhetnek a lombfakadás időzítésében és a lombjukat rágó hernyók fajösszetételében is.

A hernyócsúcsot az adott élőhelyen gyűjtött minták mediánjának legnagyobb értékeként definiálva azt találtuk, hogy a hernyóbiomassza korábban érte el maximumát városban, mint erdőben. A legnagyobb különbséget (16 nap) a vilmapusztai molyhos tölgyes erdő és a tőle néhány kilométerre található, viszonylag kevés vegetációval rendelkező

Veszprém között találtuk, míg a szentgáli gyertyános-bükkös és a balatonfüredi botanikus kert között csak 2 nap eltérés volt. Egyelőre nem tudjuk, hogy ezeknek a különbségeknek a kialakításában mekkora szerepet játszik az élőhelyek hőmérséklete és fajösszetétele; ennek tisztázásához egyrészt több éves hernyóbiomassza és hőmérséklet monitoringra van szükség, másrészt arra, hogy ugyanazokat a fajokot vizsgáljuk a különböző élőhelyeken. Ez utóbbira a 2013-as évben nem került sor, mivel a 4 helyen más és más fajok voltak dominánsak.

Mindkét vizsgált évben azt az eredményt kaptuk, hogy városi környezetben kb. egy héttel korábban kezdenek el költeni a széncinege párok. Ez a jelenség számos madárfajnál ismert (Chamberlain et al. 2009). Négy korábbi, széncinegét vizsgáló tanulmány is erre az eredményre jutott, ebből kettő szignifikáns különbséget talált, a másik két esetben nem végeztek szignifikanciatesztet (Chamberlain et al. 2009). Dhondt és munkatársai azt vizsgálták, hogyan hat az élőhely a széncinegék költéskezdetére, ezért 19 év költési adatait elemezték 9 élőhelyen Gentben. Ők is egyértelmű gradienst találtak: a városítól a természetes élőhelytípus felé egyre későbbre esett a szaporodás időzítése (Dhondt et al. 1984). Floridai bozótzajkóknál (*Aphelocoma coerulescens*) azt találták, hogy a szuburbán környezetben élő madarak az emberek által folyamatosan biztosított táplálék miatt kezdhették korábban a tojásrakást (Fleischer et al. 2003). Egy kékcinegéken (*Parus caeruleus*) végzett vizsgálatban a fényszennyezésnek kitett territóriumokon átlagosan másfél nappal korábban kezdődött a tojásrakás (Kempnaers et al. 2010). Az ember által kínált extra táplálék (pl. téli madáretetés) és a fényszennyezés a széncinegék esetében is hozzájárulhat a városi madarak korábbi költéskezdetéhez, azonban a dolgozatomban kapott eredmények arra utalnak, hogy a korábbi hernyócsúcsnak fontos szerepe van. Hogyan képesek a madarak a fiókák kelését a hernyócsúcsához igazítani? Széncinegéken végzett kísérletek azt mutatják, hogy nem a környezetben található vizuális jelekre (falevelek és hernyók megjelenése) reagálnak a madarak, hanem a hőmérsékletre, amely a lombfakadást és a hernyók előbujását is befolyásolja (Schaper et al. 2011). Ezek és a dolgozatomban bemutatott eredmények alapján úgy tűnik, hogy a városokra jellemző „hősziget effektus” vizsgálata segítene jobban megérteni az urbanizáció fenológiai hatásait.

4.3. Összegzés és további tervek

Eredményeink szerint városban a szécinege szülők által hozott préda mérete kisebb volt, mint erdőben. Ez a különbség akkor is megmaradt, ha csak a hernyó prédákat vettük figyelembe, tehát városban kisebb méretű hernyókat vittek a szülők, mint erdőben. Emellett városban kisebb arányban kaptak hernyót a fiókák, mint a természetes, erdei élőhelyen, ehelyett a városi fiókák táplálékának nagyobb részét tette ki fejlődésük szempontjából kevésbé megfelelő zsákmány (pl. magok). Ezzel összhangban a hernyóbiomassza vizsgálatában is azt találtuk, hogy a városokban kisebb volt a hernyók abundanciája, mint a természetes erdőkben. Adatainkból úgy tűnik, a préda csökkent mennyiségét és minőségét a városi szülők gyakoribb etetéssel próbálták ellensúlyozni. Ennek ellenére mind a két évben a városi szülők szaporodási sikere, azaz fiókáik mérete és túlélése alacsonyabb volt az erdei párokéhoz képest. Kimutattuk továbbá, hogy a hernyóabundancia a tavasz során korábban éri el maximumát a városokban, és ezzel párhuzamosan a városi környezetben a madarak költésének időzítése is előrébb tolódott a természetes erdőkhöz képest.

A dolgozatomban bemutatott eredmények alapján a vizsgálatot több irányban kiterjesztve szeretném folytatni. Egyrészt a fiókaetetési viselkedés megfigyelésének folytatásával több évből és több helyszínről is érdemes lenne adatot gyűjteni, hogy megállapíthassuk, mennyire következetes az élőhelytípusok közötti különbség évek között, illetve különböző városok és erdők között. Ennek érdekében a 2013-as évben 4 helyszínen minden fészekaljrról több, standardizált időpontban készítettünk videófelvételeket. Ezek elemzésével lehetőség lesz annak vizsgálatára is, hogy az élőhelyek közötti különbségek változnak-e a fiókák korával. Az egyik érdekes kérdés itt az, hogy a különösen a fiatal fiókák számára fontos pókok eltérő arányban szerepelnek-e a városi és erdei érendben. Másrészt érdekes lenne a hernyóbiomassza vizsgálatot több évre is elvégezni, hogy az élőhelyek közti különbségek okairól még árnyaltabb képet kaphassunk. A hernyóürülék-csapdázást a 2014-es évben is folytatjuk, így két erősen eltérő időjárású évben fogjuk tudni összehasonlítani a városi és erdei élőhelyek hernyócsúcsának időzítését.

5. Összefoglaló

Az emberi népesség növekedésével a városok száma és kiterjedése folyamatosan növekszik. A városi környezet hatással van az ott élő állatokra, például a városi madarakat a természetes élőhelyeken élő társaikhoz képest a korábbi költéskezdet, az alacsonyabb fészkenkénti tojákszám, a kisebb fiókatömeg és az alacsonyabb kiröptetett fiókaszám jellemzi. Az egyik lehetséges magyarázat az, hogy a két élőhelytípusban különbözik a fiókák számára elérhető táplálék mennyisége, minősége és szezonalitása. Ennek az elképzelésnek a tesztelésére városi és természetes erdei élőhelyeken vizsgáltuk a szülők fiókaetelési viselkedését széncinegénél (*Parus major*), illetve a hernyók mennyiségét és szezonálisát. A fiókatáplálék összetételének és mennyiségének meghatározásához 2012-ben odúra rögzített kamerával videofelvételeket készítettünk a fiókák 5-15 napos kora között. A felvételekről mértük a szülők etetési gyakoriságát, a hozott táplálék típusát (hernyó, más ízeltlábú, egyéb), és a táplálék méretét, mely jól ismételtető volt személyen belül és személyek között is. A hernyók mennyiségének becsléséhez és a hernyócsúcs időzítésének megállapításához a 2013-as költési szezonban fára rögzíthető hernyóürülékcsapdákat helyeztünk ki városi és erdei helyszíneken. A minták begyűjtése, válogatása után tömegük lemérésével becsültük az óránkénti hernyóbiomasszát. Mindkét évben monitoroztuk a madarak költéskezdetének időzítését és szaporodási sikerét mesterséges fészkekben.

Eredményeink azt mutatják, hogy a városi szülők által hozott préda mérete kisebb volt, mint az erdeié. Emellett városban kevesebb hernyót kaptak a fiókák, mint a természetes, erdei környezetben, ehelyett a városi fiókák táplálékának jelentős részét tette ki a fiókák fejlődése számára kevésbé ideális zsákmány (pl. magok). Ezt támasztotta alá a hernyók abundanciájának elemzése is: a városokban kevesebb volt a hernyók mennyisége és időben egyenletesebben oszlott el, míg az erdőkben magas hernyócsúcsot tapasztaltunk, melynek időzítése átlagosan kb. 9 nappal későbbre esett, mint a városi fákon. A városi párok átlagosan kb. 6 nappal korábban kezdték a tojásrakást, mint az erdei, és az első fióka kikelése is átlagosan kb. 7 nappal korábbra esett. A préda csökkent méretét és minőségét a városi szülők gyakoribb etetéssel próbálták kompenzálni, azonban fiókáik mérete és túlélése így is jelentősen elmaradt az erdei párokétól.

Ezek az eredmények azt mutatják, hogy városokban a széncinegék a korábbi hernyócsúcsokhoz igazodva hamarabb kezdik a szaporodást, azonban a kevés elérhető zöldfelület miatt fiókáik számára nem tudják a megfelelő mennyiségű és minőségű hernyótáplálékot biztosítani.

6. Summary

As human population is growing, the number and extent of cities are also increasing. Urban environment has manifold effects on the wild animals living there, for example urban songbirds usually have lower clutch size, lower nestling weight, lower nestling survival and they lay earlier than in natural environments. One of the possible explanations is that urban and natural environments differ in the timing and availability of good-quality food for nestlings. In order to test this hypothesis we studied great tits' (*Parus major*) chick-feeding behaviour and their timing and success of breeding, and the abundance and phenology of caterpillars in urban and natural environments. In 2012 we used minicameras on nest-boxes to measure the feeding frequency of the parents and the type and size of nestling food they delivered when the nestlings were 5-15 days old. Prey size measurement was highly repeatable within and between observers. In 2013 we estimated caterpillar abundance and determined the date of its peak at two urban sites and two natural forests by collecting frass fallen from trees. After sorting and measuring the frass samples' mass, we calculated the caterpillar biomass per hour. Both in 2012 and 2013 we monitored the birds' laying dates and reproductive success in artificial nest-boxes.

We found that urban parents brought smaller prey items to their nestlings, and these prey contained smaller proportion of caterpillars than in natural forests; instead, urban nestlings got lower quality food such as seeds more frequently. Our estimates of caterpillar abundance corroborated the latter results: caterpillar biomass was by one order of magnitude less in urban areas and its distribution was less peaked over time, whereas in both forests we found high abundance peak that occurred about 9 days later than in the cities. On average, urban pairs began egg-laying about 6 days earlier and their first nestling hatched about 7 days earlier than in natural habitats. Although urban pairs fed their nestlings more frequently, the survival and size of their fledglings were lower than in the forests.

These results suggest that in urban areas the great tit parents time their breeding according to the earlier peak of the caterpillar abundance but due to the low availability of vegetation for caterpillars they cannot provide their nestlings the sufficient quality and quantity of food.

7. Irodalomjegyzék

BARBA, E., GIL-DELGADO, J.A. 1990: Seasonal variation in nestling diet of the great tit *Parus major* in orange groves in eastern Spain. *Ornis scandinavica*, 21(4), p. 296-298.

BURHANS, D.E., THOMPSON, F. R. III 2006: Songbird abundance and parasitism differ between urban and rural shrublands. *Ecological Applications*, 16(1), p. 394–405.

CHAMBERLAIN, D.E., CANNON, A.R., TOMS, M.P., LEECH, D.I., HATCHWELL, B.J., GASTON, K.J. 2009: Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Ibis*, 151(1), p. 1-18.

CHAN, C.K., YAO, X. 2008: Air pollution in mega cities in China. *Atmospheric Environment*, 42(1), p. 1-42.

COWIE, R. J., HINSLEY, S. A., 1988: Feeding ecology of great tits (*Parus major*) and blue tits (*Parus caeruleus*), breeding in suburban gardens. *Journal of Animal Ecology*, 57(2), p. 611-626.

DAUWE, T., JANSSENS, E., BERVOETS, L., BLUST, R., EENS, M. 2006: Relationships between metal concentrations in great tit nestlings and their environment and food. *Environmental Pollution*, 131(3), p. 373-380.

DHONDT, A. A., EYCKERMAN, R., MOERMANS, R., HUBLÉ, J. 1984: Habitat and laying date of Great and Blue Tit *Parus major* and *P. caeruleus*. *Ibis*, 126(3), p. 388–397.

EEVA, T., HELLE, S., SALMINEN, J.-P., HAKKARAINEN, H. 2010: Carotenoid composition of invertebrates consumed by two insectivorous bird species. *Journal of Chemical Ecology*, 36(6), p. 608-613.

EEVA, T., LEHIKONEN, E., NURMI, J. 1994: Effects of ectoparasites on breeding success of Great Tits (*Parus major*) and Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 72(4), p. 624-635.

FLEISCHER JR., A.L., BOWMAN, R., WOOLFENDEN, G.E. 2003: Variation of foraging behavior, diet and time of breeding of Florida scrub-jays in suburban and wildland habitats. *The Condor*, 105(3), p. 515-527.

GÁL J., HORVÁTH G. 1998: Sarkított világ. A vízi rovarok vízkeresése. *Élet és Tudomány* 53, p. 884-885.

GRIMMOND, S. 2007: Urbanization and global environmental change: local effects of urban warming. *The Geographical Journal*, 173(1), p. 83-88.

HEISS, R. S., CLARK, A. B., MCGOWAN, K.J. 2009: Growth and nutritional state of American Crow nestlings vary between urban and rural habitats. *Ecological Applications*, 19(4), p. 829-839.

HILL, G.E., MCGRAW, K.J. (EDS.) 2006. Bird coloration. II. Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge.

HŐRAK, P., OTS, I., VELLAU, H., SPOTTISWOODDE, C., MØLLER, A.P. 2001: Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia*, 126(2), p. 166-173.

HORVÁTH G. 1995: How do water insects find their aquatic habitat? *World of Nature (Természet Világa special issue)*, 125, p. 44-49.

ISAKSSON, C., ANDERSSON, S. 2007: Carotenoid diet and nestling provisioning in urban and rural great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 38(5), p. 564-572.

KEMPENAERS, B., BORGSTRÖM, P., LOËS, P., SCHLICHT, E., VALCU, M. 2010: Artificial night lighting affects dawn song, extra-pair siring success, and lay date in songbirds. *Current Biology*, 20(19), p. 1735-1739.

KRISKA GY., SZIVÁK I., HORVÁTH G. 2008: Üvegpáloták mint ökológiai csapdák. I. rész: Tegzesek tömegrajzása. *Élet és Tudomány* 63, p. 908-910 + címlap.

LONGCORE, T., RICH, C. 2004: Ecological light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(4), p. 191-198.

MALIK P., HEGEDÜS R., HORVÁTH G., KRISKA GY. 2008: Üvegpáloták mint ökológiai csapdák. II. rész: Vonzó fénypolarizáló üvegfelületek. *Élet és Tudomány*, 63, p. 980-982.

NAEF-DAENZER, B., KELLER, L.F. 1999: The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. ceruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for

nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology*, 68(4), p. 708-718.

NAGUIB, M., VAN OERS, K., BRAAKHUIS, A., GRIFFIOEN, M., DE GOEDE, P., WAAS, J. R. 2013: Noise annoys: effects of noise on breeding great tits depend on personality but not on noise characteristics. *Animal Behaviour*, 85(5), 949-956.

NEIL, K., WU, J. 2006: Effects of urbanization on plant flowering phenology: A review. *Urban Ecosyst*, 9(3), p. 243–257.

PAGANI-NÚÑEZ, E., RUIZ, Í., QUESADA, J., NEGRO, J. J., SENAR, J. C. 2011: The diet of Great Tit *Parus major* nestlings in a Mediterranean Iberian forest: the important role of spiders. *Animal Biodiversity and Conservation*, 34(2), p. 355–361.

PARTECKE, J., VAN'T HOF, T.J., GWINNER, E. 2005: Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology*, 36(4), p. 295-305.

PERRINS, C. (ed.) 1998: The complete birds of the Western Palearctic on CD-ROM, v1. Oxford University Press.

RAMSAY, S. L. AND HOUSTON, D. C. 2003: Amino acid composition of some woodland arthropods and its implications for breeding tits and other passerines. *Ibis*, 145(2), p. 227–232.

REIS, E., LÓPEZ-IBORRA, G.M., PINHEIRO, R.T. 2012: Changes in bird species richness through different levels of urbanization: Implications for biodiversity conservation and garden design in Central Brazil. *Landscape and urban planning*, 107(1), p. 31-42.

REMES, V., 2003: Effects of exotic habitat on nesting success, territory density, and settlement patterns in the Blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Conservation Biology*, 17(4), p. 1127 – 1133.

ROYAMA, T. R. 1966: Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits *Parus major*. *Ibis*, 108(3), p. 313–347.

SERESS G., BÓKONY V., PIPOLY I., SZÉP T., NAGY K., LIKER A. 2012: Urbanization, nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population. *Journal of Avian Biology*, 43(5), p. 103-414.

SINKOVICS C., GÁL J., BERNÁTH B., KRISKA G., HORVÁTH G. 2012: Épületek poláros fényszennyezése és annak kiküszöbölése. In: Világítástechnikai Évkönyv 2012-2013: A fény és élettani hatásai. p. 146-156. (szerk.: Barkóczi, G.; Bolváry, G.; Szabó, F), Magyar Elektrotechnikai Egyesület Világítástechnikáért Társasága és Magyar Világítástechnikáért Alapítvány, Budapest.

SCHAPER, S. V., RUEDA, C., SHARP, P. J., DAWSON, A., VISSER, M.E. 2011: Spring phenology does not affect timing of reproduction in the great tit (*Parus major*). *Journal of Experimental Biology*, 214(21), p. 3664-3671.

SOUTHWOOD, T. R. E. 1961: The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology*, 30(1), p. 1–8.

THOMPSON, C. W., HILLGARTH, N., LEU, M., MCCLURE, H.E. 1997: High parasite load in house finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *American Naturalist*, 149(2), p. 270-294.

TAKÁCS-SÁNTA A.: Tömeges urbanizáció. In: TAKÁCS-SÁNTA A.,: Bioszféra-átalakításunk nagy ugrásai. Budapest: L'Harmattan Kiadó, 2008. p. 54-55.

TÖRÖK J. 1985: The diet niche relationships of the great tit (*Parus major*) and blue tit (*Parus caeruleus*) nestlings in an oak forest. *Opuscula Zoologica (Budapest)*, 19-20 (1), p. 99-108.

TÖRÖK J., HEGYI G., TÓTH L., KÖNCZEY R. 2004: Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia*, 141(3), p. 432-443.

VAN NOORDWIJK, A. J., MCCLEERY, R.H., PERRINS, C.M. 1995: Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology*, 64(4), p. 451-458.

VISSER, M. E., HOLLEMANN, L. J. M., GIENAPP P. 2006: Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia*, 147(1), p. 164-172.

WILKIN, T. A., KING, L. E., SHELDON, B. C. 2009: Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, 40(2), p. 135–145.

8. Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek Dr. Bókony Veronikának a munkám során nyújtott rengeteg segítségért mind szakmai területen, mind pedig terepi munkában. Külön szeretném megköszönni neki a statisztikai elemzésekben szerzett tapasztalatokat.

Továbbá szeretném megköszönni a Pannon Egyetem Ornitológiai Csoport minden tagjának, akik a terepi adatokat gyűjtötték. Külön köszönöm Pipoly Ivettnek, Vincze Ernőnek, Papp Sándornak és Preiszner Bálintnak a terepen nyújtott tapasztalatokat.

Ezen felül szeretném még megköszönni belső konzulensemnek, Dr. Fülöp Dávidnak a segítő javaslatokat.

Szeretném megköszönni családom minden tagjának a támogatást és a lelkesítést amivel nagyban hozzájárultak tanulmányaim elvégzéséhez. Külön köszönettel tartozom szüleimnek a szövegszerkesztésben való segítségükért.

A kutatást az OTKA (K84132) és a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0064 támogatta.

