

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

**Hogyan befolyásolják a klimatikus tényezők a házi verebek
(*Passer domesticus*) fiókaetetési viselkedését?**



Készítette: Pipoly Ivett

Témavezetők:

Dr. Bókony Veronika
tudományos segédmunkatárs
Pannon Egyetem, Mérnöki Kar

Dr. Liker András
egyetemi docens
Pannon Egyetem, Mérnöki Kar

Konzulensek:

Dr. Kis János
tudományos munkatárs
Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar

Szabó Krisztián
biológus
Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar

*Budapest
2010*

Tartalomjegyzék

Bevezetés és irodalmi áttekintés.....	3
Anyag és módszerek.....	7
A vizsgált faj.....	7
A vizsgálat helyszíne és a vizsgált populáció.....	9
Adatgyűjtés.....	10
Az adatok elemzése.....	12
Ismételhetőségi vizsgálat.....	12
Időjárási változók vizsgálata.....	14
Eredmények.....	16
Az etetési ráták ismételhetősége.....	16
Időjárási változók vizsgálata.....	18
Értékelés.....	27
A fiókaetetés ismételhetősége.....	27
Időjárási tényezők hatása a fiókaetetésre.....	28
Összefoglaló.....	33
Summary.....	34
Irodalomjegyzék.....	35
Köszönetnyilvánítás.....	39
Mellékletek.....	40
Ábrajegyzék.....	40
Táblázat jegyzék.....	40
Nyilatkozat.....	41

Bevezetés és irodalmi áttekintés

Földünk átlaghőmérséklete emelkedik, és ez a folyamat az utóbbi 50 évben erőteljesen felgyorsult. Emellett 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).

Magyarországon is megfigyelhetőek a fenti jelenségeket alátámasztó változások. Ezek az árvíz- és aszálykockázat növekedése, az új kórokozók megjelenése, a hőhullámok gyakoribbá válása, de a fafajok elterjedésének változására is utalnak jelek. A csapadék évi mennyisége csökken, azonban az egyszerre érkező csapadékhullás intenzívebbé vált a Kárpát-medencében (VAHAVA projekt 2005).

A klímaváltozás hatásairól madarak vonatkozásában végzett vizsgálatok egy része a vándorlás idejének és útvonalának, a vándorló egyedek viselkedésének változását kutatja (Gordo 2007; Sinelschikova et al. 2007; Lusk et al. 2001). Mind a vonulásra, mind a szaporodási időszakra elmondható, hogy az időjárási változókra adott biológiai válaszok egy komplex optimalizációs stratégia részei lehetnek (Rappole-Warner 1976). Mára számos vizsgálat igazolta, hogy a globális melegedéssel párhuzamosan sok madárfaj migrációjának ideje, illetve szaporodási időszakának évenkénti kezdete egyre előbbre tolódik (Gordo 2007). Az időjárási tényezők hatással vannak egyrészt a vonulás előtti kondíció elérésére, másrészt útközben a kedvezőtlen viszonyok nehezítik a haladást, kimerítik a tartalékaikat, így kényszeríthetik leszállásra az egyedeket. A vonulás közben eltöltött pihenők ideje az ottani ökológiai viszonyoktól és az időjárástól függ (Gordo 2007). Például énekes rigók (*Turdus philomelos*) tavaszi migrációjának kezdetét vizsgálták a telelő területről a Balti-tenger északi részén levő fészkelő terület felé, 40 éven keresztül gyűjtött adatokon. Azt találták, hogy a hőmérséklet és a szél iránya szignifikáns hatással van az indulási időre. A hátszél sebessége emelkedett az évek folyamán, ez hatással van a madarak indulására, korábbra tolódik. Mivel az átlaghőmérséklet is emelkedik, az egyedek hamarabb tudnak megfelelő kondíciót elérni a vonulás megkezdéséhez, így az utóbbi 40 évben szignifikánsan korábban indulnak vissza a telelő területről az énekes rigók (Sinelschikova et al. 2007).

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. Madaraknál az időjárási változók közül leginkább kutatott a szél hatása a tömegvesztésre illetve az energiaháztartásra (ún. szélcsatornás vizsgálatok, pl. Pennycuick 1968; Akesson & Hederström

2000), valamint a hőmérséklet hatása a szaporodási sikerre, elsősorban a kotlási időszakban (pl. kelési aszinkronia; Ardia et al. 2006; Londono et al. 2008; Szegedi 2009), más időjárási változók (szélerősség, csapadékmennyiség stb.) vizsgálatával az utódgondozás vonatkozásában újonnan kezdtek el foglalkozni (pl. Nagy 2008, Peach et al. 2008). O'Connor és Morgan 1982-ben megjelent cikkében kijelenti, hogy az időjárási tényezők madarak költésére való befolyásának irodalma meglepően szegényes (kivételnek, és külön témakörnek vették az arktikus madarakat, ahol az időjárás hatása a szaporodási sikerre viszonylag régről állandó tárgya a vizsgálatoknak).

A legtöbb madárfajnál létezik utódgondozó viselkedés, a szülők az utódgondozással igyekeznek növelni fitnessüket, és az időjárás a szülők kondíciójára, az utódok növekedésére és a táplálék-eloszlásra is hathat. Például énekes gezerigón (*Mimus polyglottos*) vizsgálták kontrollált kísérletben a hőmérséklet és a táplálék-mennyiség hatását a kotlásra. Ha a táplálék-elérhetőséget növelték, a tojó több időt töltött a fészken, és önellátásra is több ideje volt. Ha a hőmérsékletet növelték, a tojó kevesebb időt töltött kotlással, az embrió-tömeg pedig kisebb volt, mint nem fűtött fészkekben, valószínűleg a hőstressz miatt. Ha mind a hőmérsékletet, mind a táplálék-elérhetőséget növelik, nem tapasztalható változás a tojó viselkedésében (Londono et al. 2008).

Egy odúfecskeken (*Tachycineta bicolor*) végzett kutatás szerint a fűtött fészkekben felnőtt fiókák sikeresebbek, nagyobb tömegűek, bár a szülők etetési viselkedése nem változik. A legnagyobb fiókamortalitást a kedvezőtlen időjárású időszakban regisztrálták. Valószínűleg a fűtött fészkekben lévő fiókák előnyben voltak, ilyenkor nem hültek ki (Dawson et al. 2005). Egy másik kutatócsoport ugyanezen a fajon kimutatta, hogy magasabb hőmérséklet esetén (26°C fölötti) az odúfecske tojó megkezdi a kotlást, mielőtt az utolsó tojást is lerakta volna, ami kelési rendellenességekhez vezethet. Másik következményként a korai költéskezdés rövidebb költési időszakot eredményezett (Ardia et al. 2006). Egy harmadik vizsgálatban szintén odúfecskeken a fiókát nevelő szülők sejtes immunitását tesztelték változó időjárási körülmények között. A madarak szárnybőre alá phytohaemagglutinin (PHA) injekciót adtak, mely lokális duzzanatot vált ki, ezáltal a duzzanat méretéből mérhető a T-sejtes immunválasz. A fiókaszám és az immunválasz erőssége között negatív kapcsolatot találtak, tehát a szülői befektetés gyengítheti az immunválaszt. A sejtes immunválasz erősségét ezen kívül még a környező hőmérséklet és a táplálék-eloszlás (repülő rovarok mennyisége) befolyásolta. Azok a szülők, akik a PHA injekciót hideg időben, alacsony táplálék-ellátottság esetében kapták, szupresszált immunválaszt, nagyobb arányú tömegcsökkenést mutattak, és fiókáik is kisebb ütemben növekedtek, mint a kedvezőbb magas hőmérséklet és bőséges táplálék-előfordulás

idején injekciózott madarak. A 39 vizsgált párból 3 esetben a szülők az injekció beadása után elhagyták a fészekaljkat – ez minden esetben akkor történt, mikor a környező hőmérséklet alacsonyabb volt, mint 13 °C. A vizsgálat konklúziója szerint az időjárási tényezők felülírhatják a szülői befektetésben megfigyelhető természetes varianciát (Lifjeld et al. 2002).

Látható tehát, hogy az időjárási körülmények mind közvetlenül (pl. kihűlés, hőstressz), mind a szülők viselkedésén keresztül (pl. alacsonyabb fiókaetetési ráta) befolyásolhatják a madarak szaporodási sikerét, ezáltal fitnessét. Egyelőre azonban keveset tudunk arról, hogy egyes fajok utódgondozási viselkedése mennyire érzékeny a lokális időjárási változásokra.

Jelen dolgozatban egy házi veréb (*Passer domesticus*) populációban vizsgálom időjárási tényezők hatását az utódgondozó viselkedésre, melyet az etetési rátával jellemez. A házi verebet modellállatként számos esetben vizsgálták, például Peach és munkatársai 2008-as cikkükben a szaporodási sikert tanulmányozták egy urbanizációs grádiens mentén, Angliában egy csökkenő házi veréb populáción. Azt találták, hogy több környezeti változó közül (pl. a táplálékgyűjtő terület vegetációja, légszennyezettség) legerősebben a hőmérséklet és a csapadékmennyiség határozza meg a szaporodási sikert, valamint nagy szerepe van a levegőben lévő nitrogén-dioxid szennyezésnek is. Feltételezhető tehát, hogy az időjárási körülmények a verébszülők viselkedését is befolyásolják. Ennek tesztelése mellett a fiókaetetési ráta változatosságának egyéb lehetséges forrásait és az egyedek konzisztenciáját (az etetési viselkedés ismételhetőségét) is vizsgálom.

Az etetési viselkedés variabilitását többen vizsgálták házi verebeken (Schwagmayer et al. 2002; Schwagmayer & Mock 2003, 2008; Mock et al. 2005; Nakagawa et al. 2007; Ringsby et al. 2009). Vizsgálataik eredményei szerint a házi verebek rendkívül konzisztensen etetik fiókáikat, például Schwagmayer et al. (2002) kimutatta, hogy akkor sem változtatnak viselkedésükön, ha a partnerük viselkedését kísérletesen manipulálták (apró ólomsúlyokat rögzítettek a hátukon, így hátráltatva őket). Ez az eredmény a konstans erőfeszítés (“sealed bid”) hipotézist támasztja alá, mely szerint a környezet megváltozására nem változtatják meg szignifikánsan viselkedésüket (Schwagmayer et al. 2002). Ugyanezen szerzők eredményei szerint a szülők akkor sem csökkentik etetési rátájukat, ha a fészekalj csökken, így több táplálék jut az életben maradt fiókáknak. Ezáltal a fiókamortalitás előnyös is lehet egy-egy fészekalj sikerességét nézve, hiszen egy fiókára több táplálék jut, így nagyobb a valószínűsége, hogy az életben maradt fiókák sikeresebbek lesznek (Schwagmayer & Mock 2008). Azt is megfigyelték, több más madárfajhoz hasonlóan, hogy a fiókák sikeressége, kondíciója a költési szezon előrehaladtával csökken. Mindkét szülőnél csökken az egy főre jutó etetések száma a költési időszak végére. Ennek legvalószínűbb oka a fellelhető táplálék

csökkenése (Schwagmayer & Mock 2003). Egy másik vizsgálatban ugyanez a kutatócsoport meghatározott élelem-kiegészítést adott a fiókáknak, és vizsgálták a szülők etetési viselkedését. Azt találták, hogy a mesterségesen támogatott fiókákat etető hímek szignifikánsan többször vittek táplálékot fiókáiknak, mint a kontroll fészkek hímjei (az etetés növekedése 17 %-os volt). A tojóknál nem mutatható ki változás az etetési viselkedésben. Valószínűleg azért hat ez a beavatkozás erősebben a hímekre, mert a gyorsan növvő, életképesebb fiókák biztosabban növelik a fitnesszt, ezért esetükben érdekesebb a szülői befektetésre fordítani az energiát, mint más, alternatív hím tevékenységekre, pl. másik pár keresésére (Mock et al. 2005).

Egy másik kutatásban, Norvégiában is a nemek között figyeltek meg eltéréseket. A tojó többet etet, mint a hím, valamint a hímekre erősebben hat a szaporodási szezonban való előrehaladás, illetve a nagyobb begyftó hímek etetési rátája kisebb. A tojót szignifikánsan befolyásolja partnere viselkedése, illetve mindkét nem etetési viselkedése pozitívan korrelál a fiókaszámmal, a szülők érzékenyek a fiókaszám-változásra (Ringsby et al. 2009). Ezek az eredmények némely állításukban ellentmondanak Schwagmayer és munkatársai (2002) korábbi eredményeinek, akik vizsgálataikat Észak-Amerikában végzik.

Az utóbbi néhány évtizedben a házi veréb állománya a világ számos pontján fogyatkozni kezdett, elsősorban Nyugat-Európában, ahol a legnagyobb mértékű populációcsökkenéseket nagyvárosokban tapasztalták (De Laet & Summers-Smith, 2007) ennek oka még nem ismert. A csökkenő állománytrend az utóbbi években Magyarországon is kimutatható (Szép Tibor, Magyar Madártani Egyesület, Mindennapi Madaraink Monitoringja Program; szóbeli közlés). A faj ismeretlen okból történő létszámcsökkenése, valamint a klímaváltozás mindenre kiterjedő hatása, továbbá az etetési viselkedést befolyásoló tényezőkre vonatkozó eddigi nem teljesen egyértelmű eredmények tették aktuálissá és érdekessé számomra a házi veréb utódgondozásának vizsgálatát az időjárás függvényében.

Anyag és módszerek

A vizsgált faj

A házi veréb a verébalakúak rendjébe (Passeriformes), azon belül a verébfélék családjába (Passeridae) tartozó faj. Testtömege 25-30 g, testhossza 15 cm. Ivari dimorfizmus jellemzi, a nemek könnyen azonosíthatók (1-2. ábra). Mindkét nem háta feketével sávozott barnás, hasoldala piszkosfehér. A hím fejtetője szürke, a fej oldala gesztenyebarna. Fekete torokfoltja és szemsávja van. A tojó feje barnás, világos szemöldöksávval.

Mind városokban, mind vidéken az embert követi, ezért gyakran találkozhatunk velük. Nem vonuló, jellegzetesen társas madarak, még a költés idején is csapatokban táplálkoznak. Táplálékuk nagyrészt magokból, kis részben bogókból és rovarokból áll.

Kora tavasszal a hímek fészkelőhelyet foglalnak, és hangos énekkel igyekeznek párt szerezni. A többnyire 3-6 tojásból álló fészkekaljon a szülők felváltva, 11-14 napig kotlanak. A fiókákat főleg rovarokkal, hernyókkal etetik újabb 11-14 napig, majd a kirepülés után további egy-két hétig. A kirepült fiatalok gyakran alig távolodnak el szülőhelyük közeléből, és többnyire igen kis területen belül élik le életüket. A párok általában együtt maradnak a költési időszakban, így nyár végéig akár három-négy fészkekaljat is felnevelhetnek.

Kérdéseink vizsgálatához a házi veréb ideális modellállat, mert mindkét szülő gondozza a fiókákat, ezt a gondozási viselkedést az egyedeknél az ivari dimorfizmus miatt megfogás nélkül is meg lehet figyelni, valamint a párok általában egy szezonon belül azonosak, így egyes egyedeknél egymás utáni fészkekaljakról is van információnk. Ezen kívül a házi veréb az emberi létesítményekhez kötődik, így vizsgálatuk egyszerűbb, mint más, emberkerülő, rejtett életmódú, vagy ritkább előfordulású madárfajoké.

A házi veréb 2001. május 9. óta védett Magyarországon, mint az Európai Unióban természetvédelmi szempontból jelentős faj.



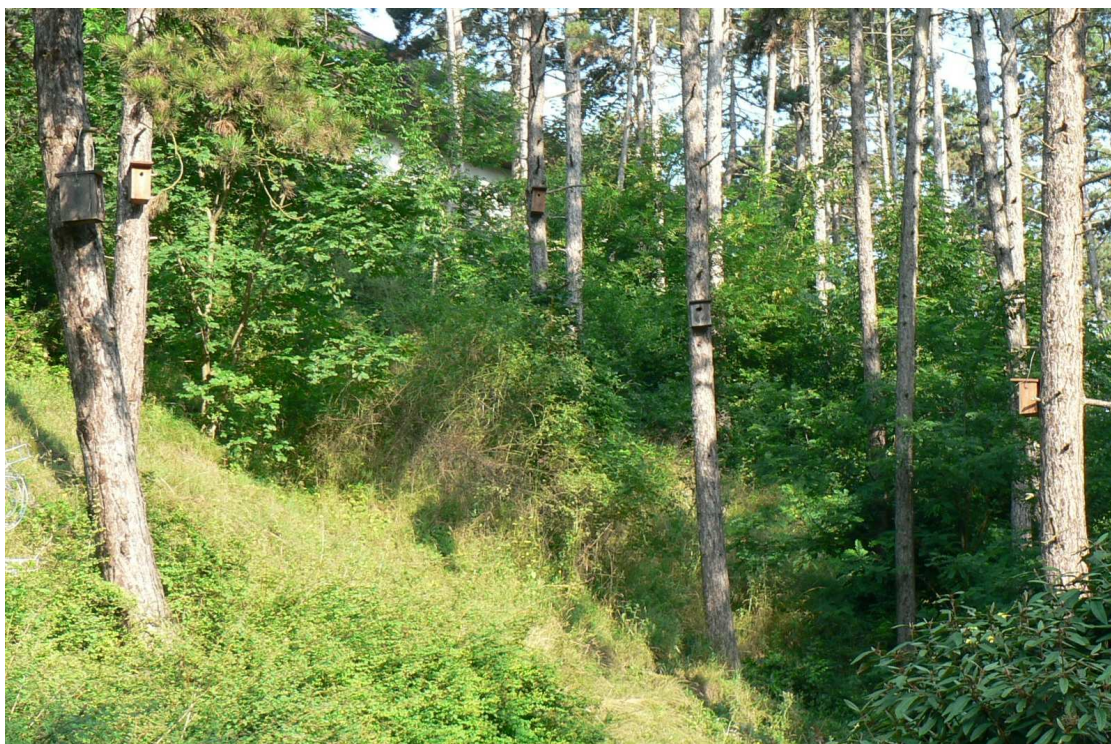
1. ábra. Színes gyűrűs házi veréb tojó (Fotó: Dr. Liker András)



2. ábra. Színes gyűrűs házi veréb hím (Fotó: Dr. Liker András)

A vizsgálat helyszíne és a vizsgált populáció

A vizsgálat helyszíne a veszprémi Kittenberger Kálmán Növény- és Vadaspark volt, ahol a házi verebek mesterséges odúkból fészkelnek, és 2004 őszétől napjainkig folynak kutatások a fajjal. Az odúk a talajtól 3-6 m magasságban vannak elhelyezve, többnyire fatörzseken. Az itt fészkelő egyedek nagy része gyűrűzött – egy alumínium és három színes műanyag gyűrű alkot egyedi kombinációt minden madáron –, így azonosításuk megfogásuk nélkül is lehetséges. A közel száz fészekodúban évente 50-60 költést lehet nyomon követni.



3. ábra. Az odútelep részlete a vizsgálati helyszínen (Fotó: Dr. Bókony Veronika)

Adatgyűjtés

A vizsgálatot a 2006-ban gyűjtött fészkelési adatokkal végeztem. A verebek etetési viselkedését teleszkópos megfigyeléssel követtük, 30 perces megfigyeléseket végezve. A megfigyelések a fiókák 4-14 napos korában történtek. Egy költésről 3 megfigyelés készült, bizonyos fészkeknél azonban (a 38 költésből 7 esetben) csak 2 megfigyelést sikerült végezni egy adott költési perióduson belül. A félórás megfigyelés alatt rögzítésre került, melyik szülő hányszor ment be az odúba, és fel lett jegyezve az is, hogy táplálék bevitelével („biztos etetések”) vagy anélkül, vagy nem lehetett biztosan megállapítani, hogy vitt-e a szülő táplálékot („bizonytalan etetések”). Az összesen regisztrált 803 odúlátogatás 65.4%-a biztosan táplálék bevitellel történt, a táplálék nélküli odúlátogatások az esetek 5.1%-át tették ki, és 29.5% volt bizonytalan. A bizonytalan etetések jó része valószínűleg kis méretű táplálék szállítását jelenti, mivel a verébszülők a fiókák gondozása idején idejük nagy részét az élelem szállításával töltik, ritkán van tehát olyan eset, amikor táplálék nélkül térnek vissza egy útról. Az összes táplálékszállítás 61.3%-át a tojók, 38.7%-át a hímek végezték.

Az etetési megfigyelések során kerültek mérésre a helyszínen az időjárási adatok is:

- a levegő hőmérséklete (°C),
- a szél erőssége (nincs szél, gyenge szél, erős szél),
- a csapadékhullás (nincs csapadékhullás, van csapadékhullás),
- az odú napsütésnek való kitettsége (végig napsütésben, részben napsütésben, végig árnyékban).

Egyéb adatokat is rögzítettünk a megfigyelések során:

- a megfigyelés dátumát,
- a megfigyelés 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 közötti ember az odú környékén, 10-100 közötti ember az odú környékén),
- a fél óra alatt szállított táplálék jellemző méretét (a szülő csőrénél kisebb/ megegyező/ nagyobb méretű)

Ezen kívül heti kétszeri odúellenőrzés során gyűjtöttünk információt a fiókák számáról, koráról. Ezen alkalmak során minden odút leemeltünk és feljegyeztük az odúban levő tojások, fiókák számát és a fiókák korát.

Az állatkertben mért meteorológiai változókat kiegészítettük és ellenőriztük egy közeli amatőr meteorológiai állomás adataival, mely az állatkerttől légvonalban kb. 2800 méterre található (Veszprém, Alkotmány utca, Takács Lajos amatőr meteorológus; 4. ábra). Az állomáson naponta háromszor rögzítették az adatokat az időjárási változókról (6:00, 14:00, és 22:00). Ezekből az adatokból az adott állatkerti megfigyelés napjára vonatkozó első két mérés átlagát vettem, mert az etetési megfigyelések kivétel nélkül mind ebben az időintervallumban (7:00 és 13:00 között) történtek.

A meteorológiai állomáson mért adatok a következők voltak:

- hőmérséklet (°C),
- szélereősség (km/h),
- csapadékmennyiség (mm),
- relatív páratartalom (%),
- légnyomás (HPa).



4. ábra. Az időjárás adatok forrásai és helyszínek

Az adatok elemzése

Összesen 105 megfigyelés adataival rendelkeztem, amelyeket 26 odúnál gyűjtöttünk, és 38 költésről nyújtanak információt. Az elemzésekben a hím és a tojó etetési viselkedését az etetési gyakorisággal jellemeztem (30 perc alatti odúlátogatások száma). Eszerint a szülők etetési viselkedéséről az alábbi változókat használtam:

- Tojók biztos etetéseinek száma 30 perc alatt
- Tojók biztos + bizonytalan etetések száma 30 perc alatt
- Hímek biztos etetéseinek száma 30 perc alatt
- Hímek biztos + bizonytalan etetések száma 30 perc alatt

Ismételhetőségi vizsgálat

Elsőnek azt vizsgáltam, hogy mennyire ismételhető (konzisztens) a hímek és tojók utódgondozó viselkedése az egyes költéseken belül illetve azok között. Így előzetes képet kaphatunk arról, mennyire befolyásolhatják külső tényezők a verebek utódgondozó viselkedését.

A madarak viselkedésének ismételhetőségét kétféle módszerrel: „intraclass correlation” koefficiensek számításával és Kendall-féle konkordancia teszttel illetve Kendall-féle korrelációval vizsgáltam.

Az „intraclass correlation” koefficiens (ICC) a megfigyelési egységeken belüli és azok közötti változatosság viszonyát fejezi ki, azaz azt méri, hogy a vizsgált változó varianciájának hányad része tulajdonítható az egyedek *közötti* változatosságnak (Lessells & Boag 1987). Számolása paraméteres módszerrel, az ANOVA négyzetösszeg-felbontása alapján történik. Ezt az elemzést több más, házi verebeken végzett vizsgálatban is alkalmazták (Schwagmeyer et al. 2002; Schwagmeyer & Mock 2003; Nakagawa et al. 2007; Schwagmeyer & Mock 2008; Ringsby et al. 2009), az összevethetőség érdekében alkalmaztam ezt a vizsgálatot. Azonban az adataim nem minden esetben felelnek meg az ICC módszer statisztikai feltételeinek, ezért az elemzéseket nemparaméteres módszerekkel is elvégeztem. Ez utóbbi azért is indokolt, mert az etetési viselkedés konzisztenciája nem feltétlenül az értékek pontos egyezésében nyilvánul meg, jelentheti pusztán az egyedek közötti „rangsor” állandóságát. Például a fiókák növekedésével emelkedhet a szülők etetési rátája, így nem várható, hogy az egymás utáni megfigyeléseik során változatlan gyakorisággal látogassák a fészket, egyedi konzisztencia esetén viszont várható, hogy a kisebb etetési aktivitású egyedek a fiókák bármely korában ritkábban etessenek, mint a nagyobb etetési aktivitású egyedek.

Az egyedeken belüli konzisztencia vagy korreláció vizsgálatára Kendall-féle tesztekkel használtam nemparaméteres módszerként. A Kendall-féle rang-korrelációs teszttel számolt konkordancia-együttható (tau; τ) a konkordáns párok (amelyekre igaz, hogy nagyobb X-hez nagyobb Y, kisebb X-hez kisebb Y tartozik) számát fejezi ki az összes lehetséges XY értékpár számához képest. A Kendall-féle konkordancia-tesztet eredetileg közösségi ökológiai vizsgálatokra, fajok közötti asszociációk detektálására fejlesztették ki, de már mások is alkalmazták egyedi viselkedési változók közötti összefüggések vizsgálatára (Legendre 2005). Konkordancia-tesztet azokban az esetekben használtam, ahol 3 egymás utáni megfigyelés volt az egyedekről, míg 2 változó összevetése esetén Kendall-féle korrelációt alkalmaztam.

Az ismételhetőség vizsgálatát többféle módon is elvégeztem:

1. A szülők egy költésen belüli etetési rátájának ismételhetőségét megvizsgáltam

1.1, azokban a fészkekben, amelyekhez mindhárom megfigyelés rendelkezésre áll (n=33 költés);

1.2, minden vizsgált fészkekben, ahol legalább 2 megfigyelés lett végezve – a 3 megfigyeléssel rendelkező fészkekénél itt csak az első 2 megfigyelést használtam (n=38 költés);

1.3, a pszeudoreplikáció kiküszöbölésére az olyan fészkek közül, ahol a gyűrűkódok alapján ugyanaz a pár költött kétszer egymás után, az egyik költést random sorsolással kihagytam az elemzésből (n=27 költés).

2. A szülők két költési epizód közötti etetési rátájának ismételhetőségét megvizsgáltam

2.1, azoknál a fészkekénél, amelyeknél a gyűrűkódok alapján nagy valószínűséggel ugyanaz a pár költött kétszer egymás után (8 hímre és 5 tojóra volt erről biztos adatunk);

2.2, az összes olyan fészkekénél, amelyek egymás után ugyanabban az odúban voltak, mivel a veretek helyhűsége miatt a gyűrűkódok ismeretének hiányában feltételezhető, hogy egy adott fészkelőhelyet egy szezonon belül nagy valószínűséggel ugyanaz a pár használt újra (n=12 odú).

Minden elemzést kétféleképpen végeztem el: csak a biztos etetéseket használva, illetve a biztos és bizonytalan etetések összegét használva.

Időjárási változók vizsgálata

Az időjárási változók esetében a szülők biztos és bizonytalan etetéseinek összegét használtam, mivel az ismételhetőségi vizsgálat során kiderült, hogy ez a változó konzisztensebben jellemzi az egyedeket, mint a biztos etetések (lásd Eredmények). Ennek valószínűleg az az oka, hogy a bizonytalan megfigyelések túlnyomó része valójában etetés lehetett, csak a táplálék kis mérete és/vagy a madár gyors mozgása nem tette lehetővé ennek egyértelmű megállapítását. A két ivar viselkedését külön vizsgáltam, így a függő változóim a tojók etetési rátája és a hímek etetési rátája voltak (etetések száma / 30 perc).

Az adatok eloszlásának javítása, és a statisztikai elemzések megbízhatóbb használhatósága érdekében a meteorológiai állomás által mért csapadékmennyiséget kétszintes faktorrá alakítottam (a faktor szintjei: nincs csapadékhullás, van csapadékhullás). Erre azért volt szükség, mert a csapadékmennyiség eloszlása néhány kiugróan magas érték miatt erősen jobbra ferde volt.

Az időjárási változók validálása érdekében összehasonlítottam az állatkertben és a meteorológiai állomáson mért adatokat. A hőmérséklet adatainál ehhez az állatkertben adott napon végzett megfigyelések hőmérsékletének átlagát vettem, és ennek korrelációját vizsgáltam a meteorológiai állomás adott napi hőmérséklet-aadataival (n=25 nap). Az állatkertben rögzített szélerősség-kategóriák (nincs, gyenge, erős) között ANOVA-val hasonlítottam össze a meteorológiai állomás szélerősség-aadatait, a csapadék-adatok (van/nincs) egyezését a két helyszín között pedig khi-négyzet próbával teszteltem (n=105 megfigyelés).

Az időjárási tényezők hatását a verébszülőkre általánosított lineáris modellel vizsgáltam, melyben Poisson eloszlású hibtagot használtam (R 2.8.0 program, nlme és MASS csomag; Pinheiro et al. 2009; Brown & Prescott 1999). Erre azért volt szükség, mert a függő változóim (etetésszámok) nem folytonos, hanem diszkrét eloszlást követnek, amely Poisson eloszlásnak felel meg (gyakorisági adatok nem rögzített számú megfigyelésből; az eloszlás egyetlen paramétere a vizsgált jelenségre jellemző átlagos gyakoriság). A modellekbe random faktorként minden esetben bevettem a költés azonosítószámát, mivel az egy költésen belüli megfigyelések nem tekinthetők egymástól függetlennek (38 költési epizódról van költésenként 2 illetve 3 megfigyelés, minden költési epizódhoz tartozik egy azonosítószám). Minden esetben a mintaelemszám n=105, az etetési megfigyelések száma.

A statisztikai elemzések során a kezdeti modellekbe az időjárási változók mellett zavaró változóként bekerült a fiókák kora és száma, a megfigyelés dátuma és kezdetének

időpontja, az odú környékének zavartsága, az odú környékén jelen levő emberek száma, a szállított táplálék mérete, és a partner etetési gyakorisága. Ebből a kezdeti, legbővebb modellből kiindulva egyenkénti kihagyásos („stepwise selection”) módszerrel kerestem meg a végső modellt, amely már csak szignifikáns hatásokat tartalmazott (minden lépésben a legnagyobb p-értékű változót hagytam ki). Külön modellsorozatot készítettem az állatkertben és a meteorológiai állomáson mért adatokkal, külön a hímekre és tojókra. Így tehát 4 végső modellt kaptam.

Az elemzéseket R 2.8.0. programcsomaggal végeztem. A szignifikancia-szintet $p=0.05$ -nek választottam. A 0.1 alatti p-értékeket marginálisan nem-szignifikánsnak tekintjük.

Eredmények

Az etetési ráták ismételhetősége

Az ismételhetőségi vizsgálatoknak mind a paraméteres „intra-class correlation coefficient” módszerrel, mind pedig a nemparaméteres Kendall-féle tesztekkel hasonló az eredményei. A hímek és tojók etetési viselkedésének költsésen belüli ismételhetőségére minden esetben szignifikáns (egyetlen esetben marginálisan nem-szignifikáns) eredményt kaptam az ICC módszerrel (1. táblázat), tehát az egyedek közötti eltérés jelentősebb volt, mint az egyed saját etetési aktivitásának variabilitása. A hímek és tojók etetési viselkedése hasonló mértékű, kb. 40%-os (az elemzésektől függően 17-54% közötti) ismételhetőséget mutatott. Ezzel összhangban a nemparaméteres elemzésekben átlagosan 0.4 volt az egymás utáni megfigyelésekben mért etetésszámok közötti korreláció erőssége, ami a 12 tesztből 8 esetben szignifikáns volt (1. táblázat). A biztos és bizonytalan etetések összege szinte minden esetben konzisztensebbnek tűnik, mint a csak biztos etetések száma (magasabb ICC illetve konkordancia-együttható értékek).

A két költsés közötti etetési rátában nem mutatható ki ismételhetőség (1. táblázat), egyedül a tojóknál a biztos etetésekkel kaptam szignifikáns ICC értéket, ha csak a két költsésben biztosan azonos tojókat vizsgáltam. A hímeknél szintén csak a biztos etetésekre kaptam egy szignifikáns korrelációt az első és második költsésben mutatott etetési aktivitásuk között, azonban meglepő módon ez az összefüggés negatív (1. táblázat). Ezek az eredmények viszont a kis mintaelemszám (5 tojó, 8 hím) miatt kevésbé megbízhatók.

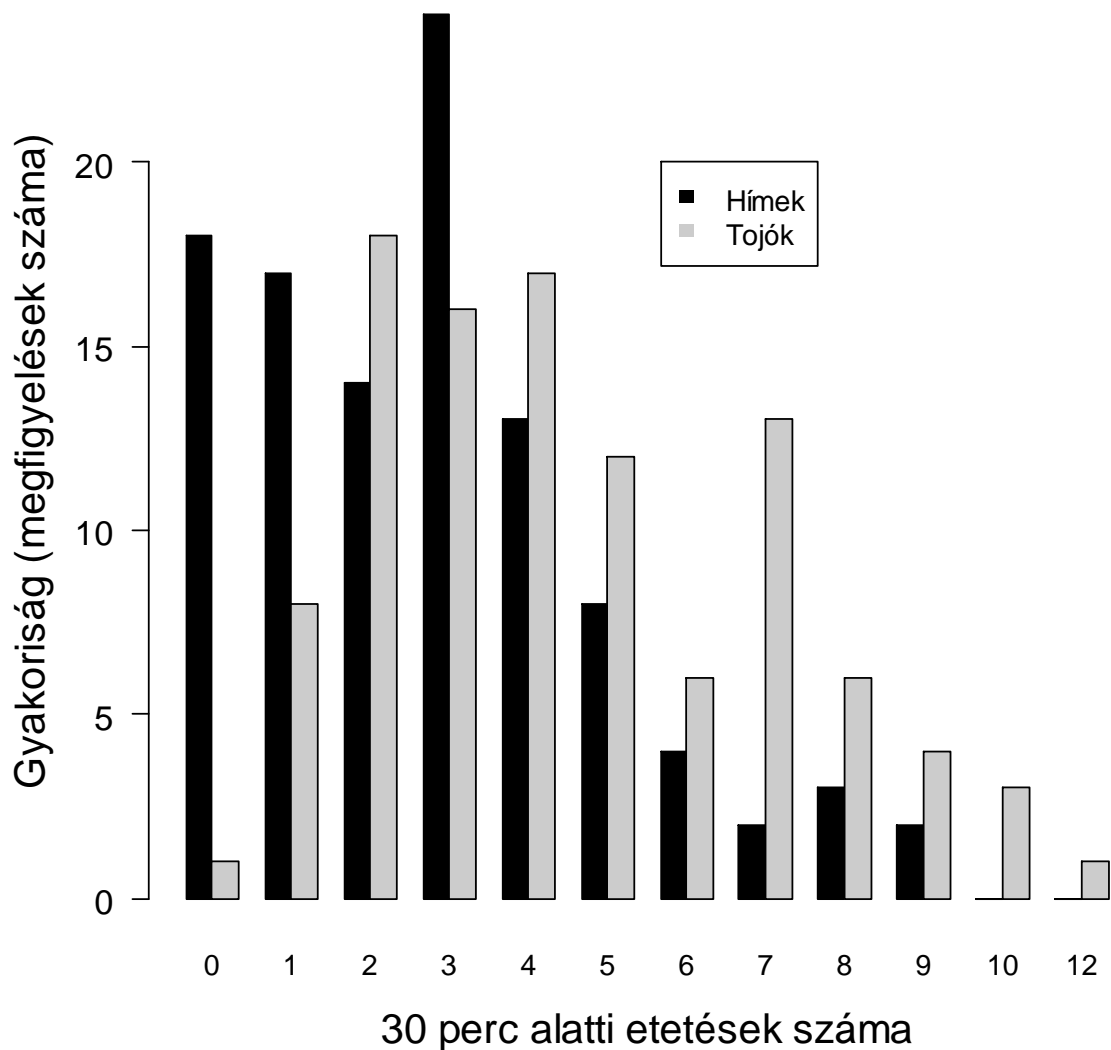
1. Táblázat. Házi veréb szülők fiókaetelési rátájának ismételtetősége. Az egyes elemzések: 1.1) költések 3 megfigyeléssel, n=33, 1.2) költések 2 megfigyeléssel, n=38, 1.3) azonos verébpárok másodköltésének kihagyásával, n=27, 2.1) gyűrűkódok alapján ugyanazok a párok két egymás utáni költésben, 5 tojó, 8 hím, 2.2) odú alapján párok két egymás utáni költésben (bővebben lásd Az adatok elemzése résznél). ICC=intraclass correlation coefficient; CI=konfidencia-intervallum

Elemzés:	Etetési viselkedés	„Intraclass correlation coefficient”				Kendall-féle tesztek		
		ICC	F (df)	p	95%-os CI	Teszt típusa	W vagy τ	p
Fészkelésen belül								
1.1)	hím, biztos	0.316	2.39 (32,66)	0.003	0.103<ICC<0.54	konkordancia	0.44	0.056
	hím, biztos+bizonytalan	0.379	2.83 (32,66)	<0.001	0.165<ICC<0.592	konkordancia	0.42	0.078
	tojó, biztos	0.172	1.62 (32,66)	0.098	-0.029<ICC<0.409	konkordancia	0.32	0.578
	tojó, biztos+bizonytalan	0.427	3.23 (32,66)	<0.001	0.215<ICC<0.63	konkordancia	0.63	0.002
1.2)	hím, biztos	0.520	3.17 (37,38)	0.001	0.247<ICC<0.717	korreláció	0.26	0.044
	hím, biztos+bizonytalan	0.544	3.39 (37,38)	<0.001	0.278<ICC<0.733	korreláció	0.31	0.015
	tojó, biztos	0.411	2.39 (37,38)	0.009	0.112<ICC<0.642	korreláció	0.17	0.173
	tojó, biztos+bizonytalan	0.356	2.10 (37,38)	0.025	0.047<ICC<0.603	korreláció	0.40	0.001
1.3)	hím, biztos	0.317	2.39 (23,48)	0.011	0.069<ICC<0.579	konkordancia	0.43	0.107
	hím, biztos+bizonytalan	0.419	3.16 (24,50)	0.001	0.175<ICC<0.653	konkordancia	0.51	0.016
	tojó, biztos	0.368	2.75 (23,48)	0.003	0.119<ICC<0.62	konkordancia	0.40	0.180
	tojó, biztos+bizonytalan	0.515	4.19 (24,50)	<0.001	0.28<ICC<0.723	konkordancia	0.57	0.002
Fészkelések között								
2.1)	hím, biztos	-0.676	0.193 (7,8)	>0.99	-0.918<ICC<-0.027	korreláció	-0.62	0.039
	hím, biztos+bizonytalan	-0.640	0.219 (7,8)	>0.99	-0.908<ICC<0.036	korreláció	-0.519	0.078
	tojó, biztos	0.792	8.63 (4,5)	0.036	0.078<ICC<0.976	korreláció	0.4	0.483
	tojó, biztos+bizonytalan	0.235	1.61 (4,5)	0.607	-0.642<ICC<0.876	korreláció	<0.001	>0.99
2.2)	hím, biztos	0.161	1.38 (11,12)	0.585	-0.412 < ICC < 0.652	korreláció	-0.24	0.295
	hím, biztos+bizonytalan	-0.022	1.05 (11,12)	0.934	-0.521 < ICC < 0.564	korreláció	-0.17	0.448
	tojó, biztos	0.501	3.01 (11,12)	0.071	-0.049 < ICC < 0.823	korreláció	0.19	0.403
	tojó, biztos+bizonytalan	0.098	1.22 (11,12)	0.737	-0.463 < ICC < 0.614	korreláció	-0.06	0.780

Időjárási változók vizsgálata

Az általunk az állatkertben, a megfigyelések helyszínén és időpontjában mért időjárási változók jó egyezést mutattak a meteorológiai állomás napi adataival (*hőmérséklet*: Pearson korreláció, $r = 0.857$, $p < 0.0001$, $n = 25$, *szélerősség*: lineáris kevert modell $F_{2,102} = 22.0$, $p < 0.001$, *csapadék*: $\chi^2_1 = 10.2$, $p = 0.001$). Az állomáson mért átlagos szélerősség a szélmentes állatkerti megfigyelések esetében 4.46 ± 2.46 (SD) km/h, „gyenge szél” esetében 7.33 ± 3.18 km/h, „erős szél” esetében 19.6 ± 10.1 km/h volt. A 105 megfigyelésből 24 esetben nem egyezett a meteorológiai állomás csapadék-adata az állatkertben regisztrált adattal (ezekben az esetekben a megfigyelés során nem, de a nap során esett kis mennyiségű, 1.5–16.5 mm eső). Ezek alapján az állatkertben rögzített időjárási adatokat megbízhatónak tekinthetem.

A tojók etetési rátája 0 és 12 között mozgott egy félórás megfigyelés alatt, míg a hímeknél 0–9 táplálékbevitelt figyeltünk meg. Az etetések átlagos gyakorisága a tojóknál szignifikánsan magasabb volt (4.50 etetés ± 2.54 / 30 perc), mint a hímeknél (2.75 etetés ± 2.19 / 30 perc); páros t-próba, $t_{104} = 5.49$, $p < 0.001$ (5. ábra).

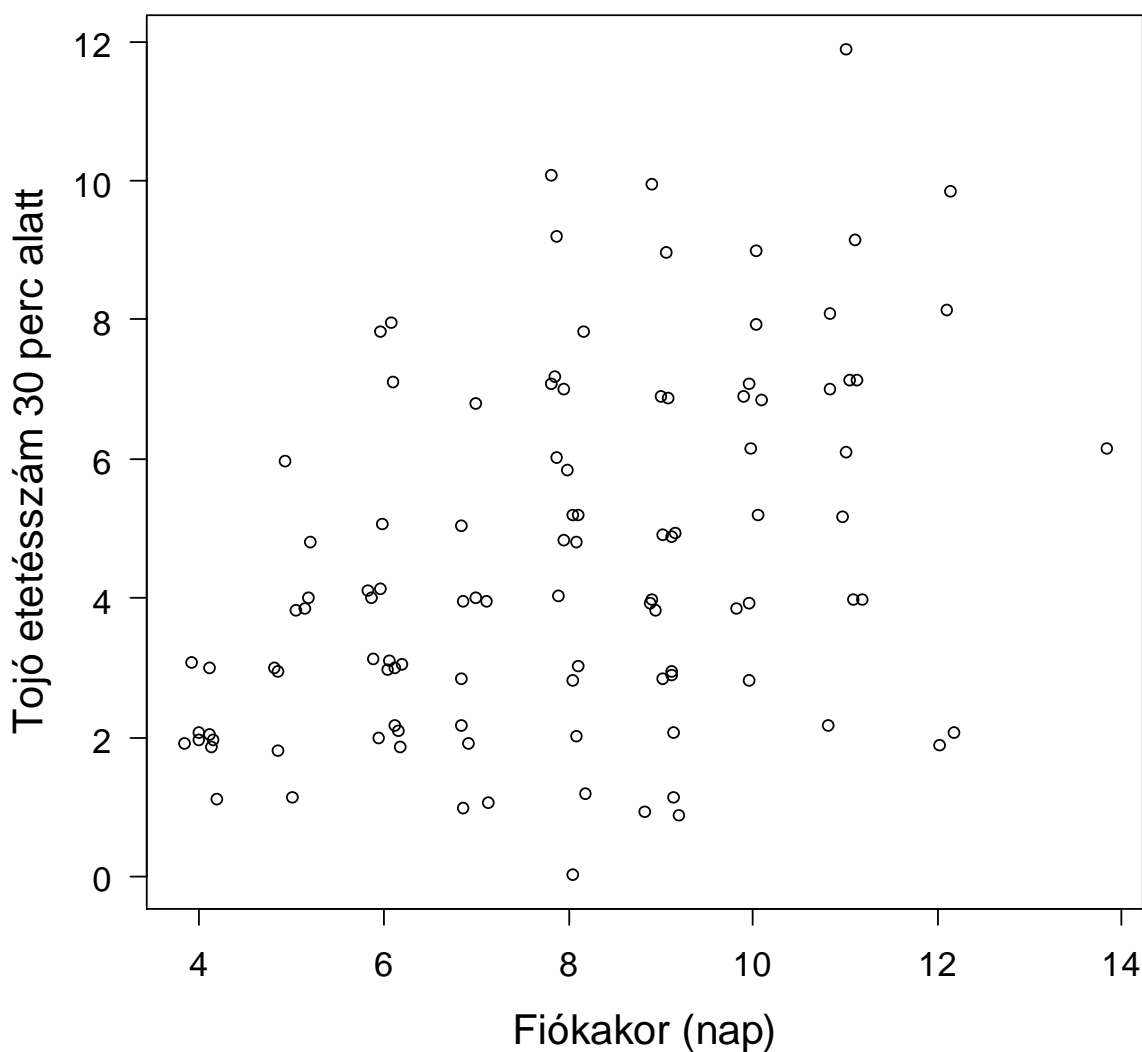


5. ábra: A verébszülők fiókaetetési rátájának eloszlása a vizsgált 105 megfigyelésben

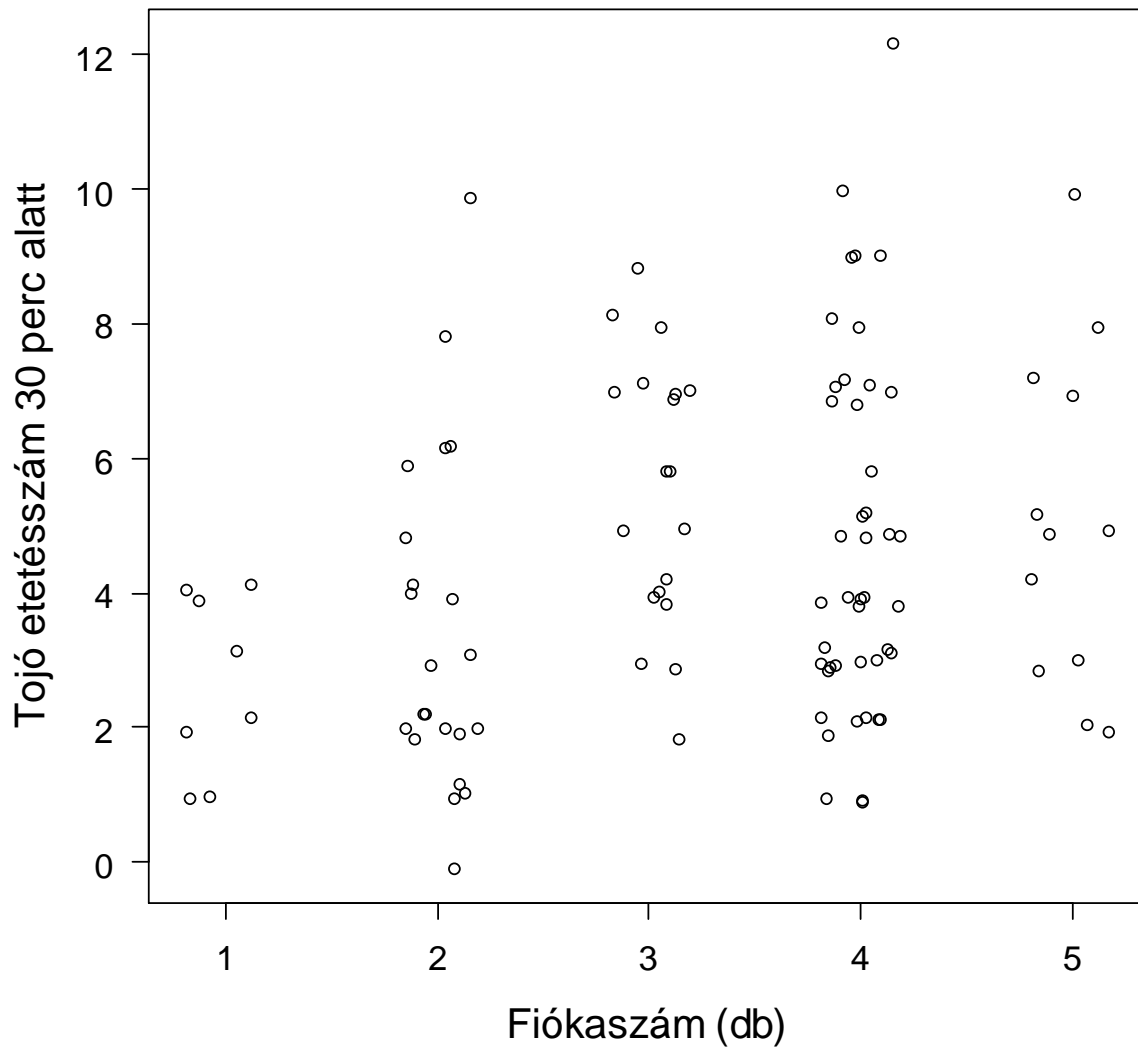
Tojók esetében az általunk vizsgált változók közül a fiókák kora, valamint a fiókák száma volt szignifikáns hatással a fiókaetetési gyakoriságra (2. táblázat, 6. és 7. ábra). A fiókák korának előrehaladtával a verébtójtók egyre többször etetik a fiókáikat, valamint nagyobb fészekalj esetén nagyobb az etetési befektetés is. Az időjárási tényezők és egyéb zavaró változók hatása nem bizonyult szignifikánsnak a tojók etetési viselkedésére sem az állatkertben, sem a meteorológiai állomáson mért adatokat használva.

2. Táblázat: A házi veréb tojók fiókaetetési rátájának végső modellje
 (β=paraméterbecslés a kevert lineáris modellben, r=parciális korrelációs koefficiens)

	$\beta \pm SE$	dF	r	p
Főátlag (intercept)	0.268 ± 0.246	65	–	0.2796
Fiókakor	0.095 ± 0.019	65	0.45	<0.0001
Fiókaszám	0.128 ± 0.051	65	0.24	0.0147



6. ábra: A házi veréb tojók fiókaetetési rátája a fiókakor függvényében.
 Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében a jitter() függvény segítségével az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építtem be (n= 105 megfigyelés).



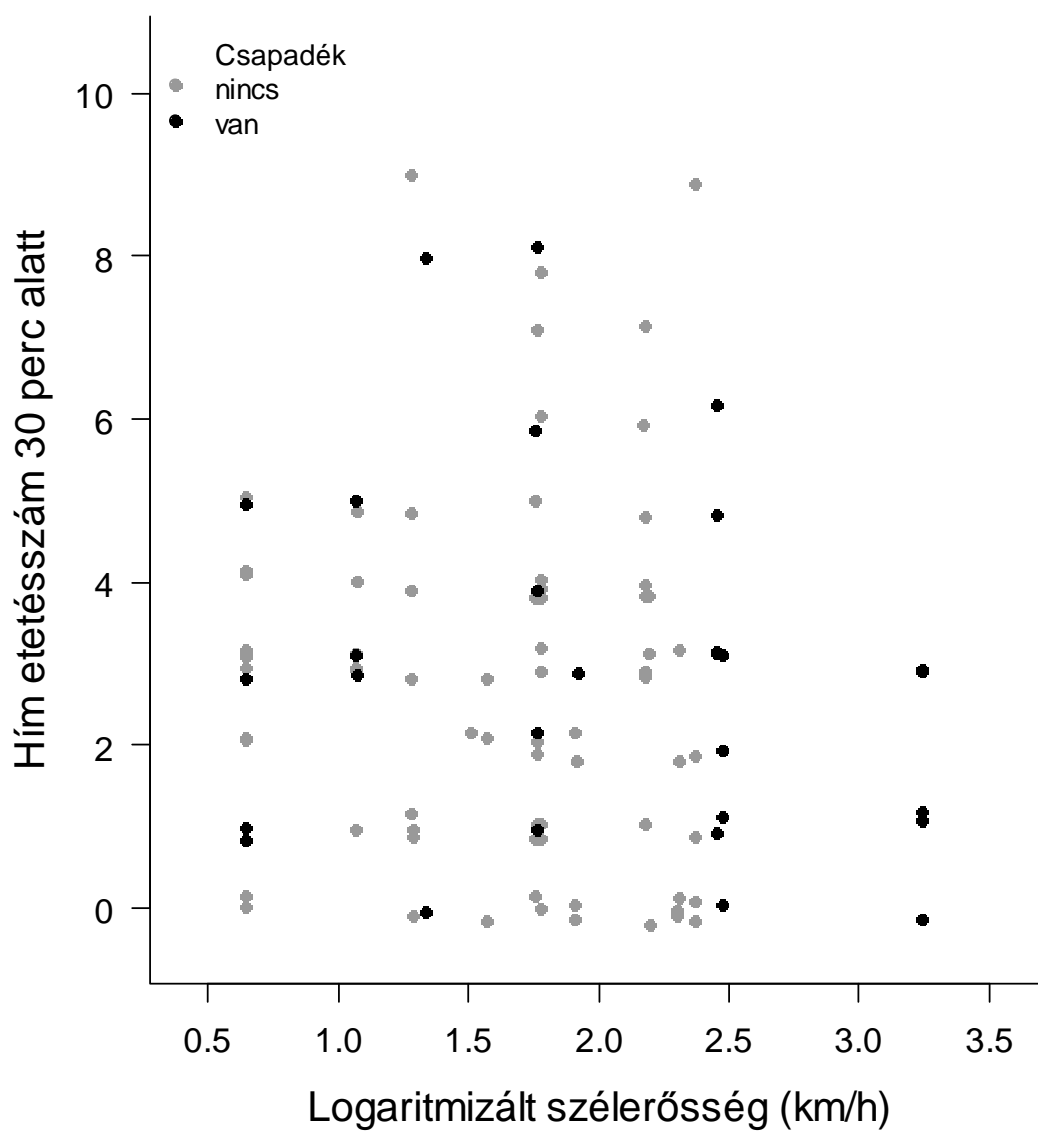
7. ábra: A házi veréb tojók fiókaetelési rátája a fiókaszám függvényében. Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében a jitter() függvény segítségével az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettem be (n= 105 megfigyelés).

A hímek etetési aktivitását a meteorológiai állomás adataival kapott végső modell szerint a csapadékhullás, a szél erőssége (8. ábra), a relatív páratartalom (9. ábra), és trendszerűen a légnyomás (10. ábra) befolyásolta. A szél erőssége hatását az állatkertben rögzített időjárási adatokkal kapott végső modell is igazolta (3. táblázat), az egyéb változók közül pedig a megfigyelés időpontjának és trendszerűen a látogatók számának volt hatása a hímek etetési viselkedésére (11. ábra; 3. táblázat). Látható, hogy a szél esetében a kapcsolat negatív, tehát a szél erősödésével a hímek egyre kevesebbszer visznek táplálékot fiókáiknak. A páratartalom és a légnyomás emelkedésével szintén csökken a hímek aktivitása. Meglepő módon a modell szerint a hímek esős időben többet etetnek, mint csapadékmentes napokon, de az ábrák alapján valószínűsíthető, hogy ez az eredmény több változó együttes hatását mutatja, az esős napokon ugyanis erősebb a szél, magasabb a páratartalom, és alacsonyabb a légnyomás (8-10. ábra). Hasonlóan értelmezhető a zavaró változók hatása is (11. ábra): a nap folyamán növekszik a hímek etetési aktivitása, de reggeltől kora délutánig nő az állatkerti látogatók száma is, így a legtöbb hím etetés a nem túl korai órákban, de nem is túl nagy látogatószám mellett figyelhető meg.

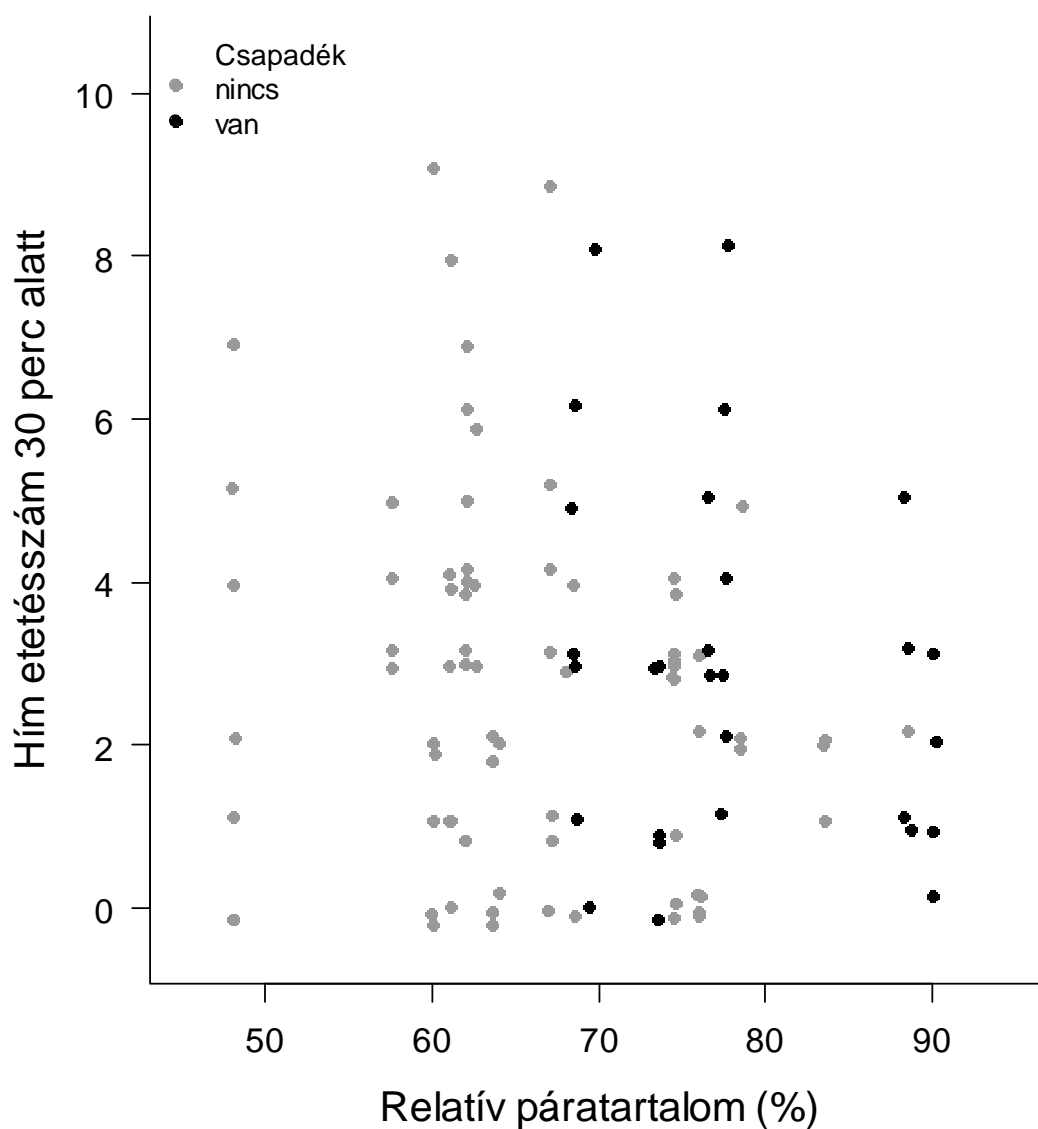
A végső modellben a multikollinearitás nem volt jelentős, ezért a magyarázó változók korrelációja nem okozhatott hamis eredményeket a modellszelekció során, mivel a VIF (variance inflation factor) értékek mind 2 alattiak voltak.

3. Táblázat: A házi veréb hímek fiókaetetésének végső modellje (β=paraméterbecslés a kevert lineáris modellben, r=parciális korrelációs koefficiens)

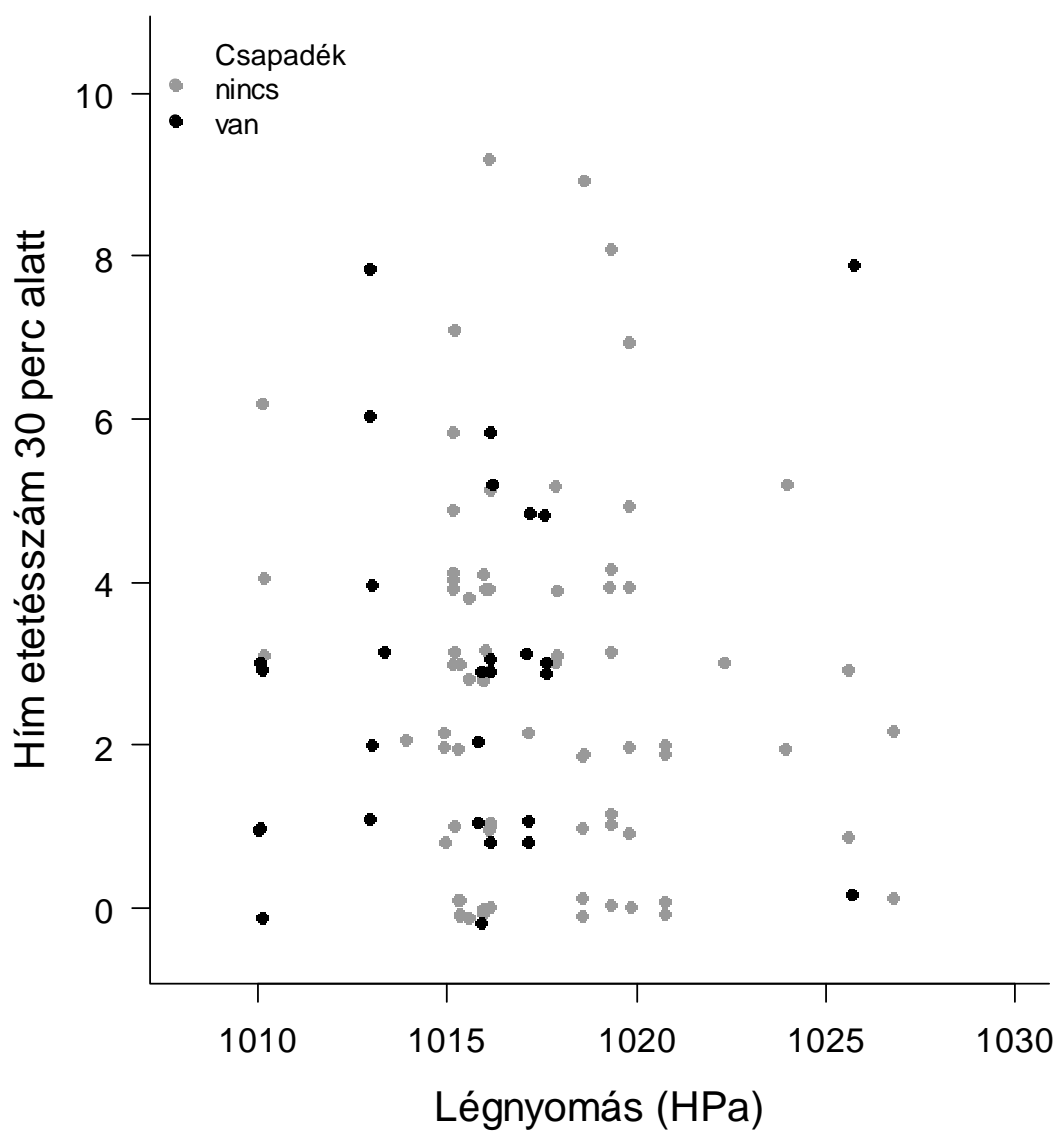
Időjárási adatok forrása		$\beta \pm SE$	dF	r	p
Állatkert	Főátlag (intercept)	-0.516 ± 0.636	59	–	0.4210
	szél erőssége (=gyenge)	-0.348 ± 0.171	59	–	0.0463
	szél erőssége (=erős)	-0.351 ± 0.342	59	–	0.3098
	kezdés ideje	0.003 ± 0.001	59	–	0.0162
	látogatók (=1-10)	0.299 ± 0.172	59	–	0.0863
	látogatók (=10-100)	-0.220 ± 0.205	59	–	0.2877
Meteorológiai Állomás	Főátlag (intercept)	50.006 ± 23.492	63	–	0.0372
	csapadék (=van)	0.531 ± 0.218	63	–	0.0180
	szél erőssége	-0.465 ± 0.141	63	-0.31	0.0016
	relatív páratartalom	-0.034 ± 0.010	63	-0.33	0.0008
	légnyomás	-0.045 ± 0.023	63	-0.20	0.0508



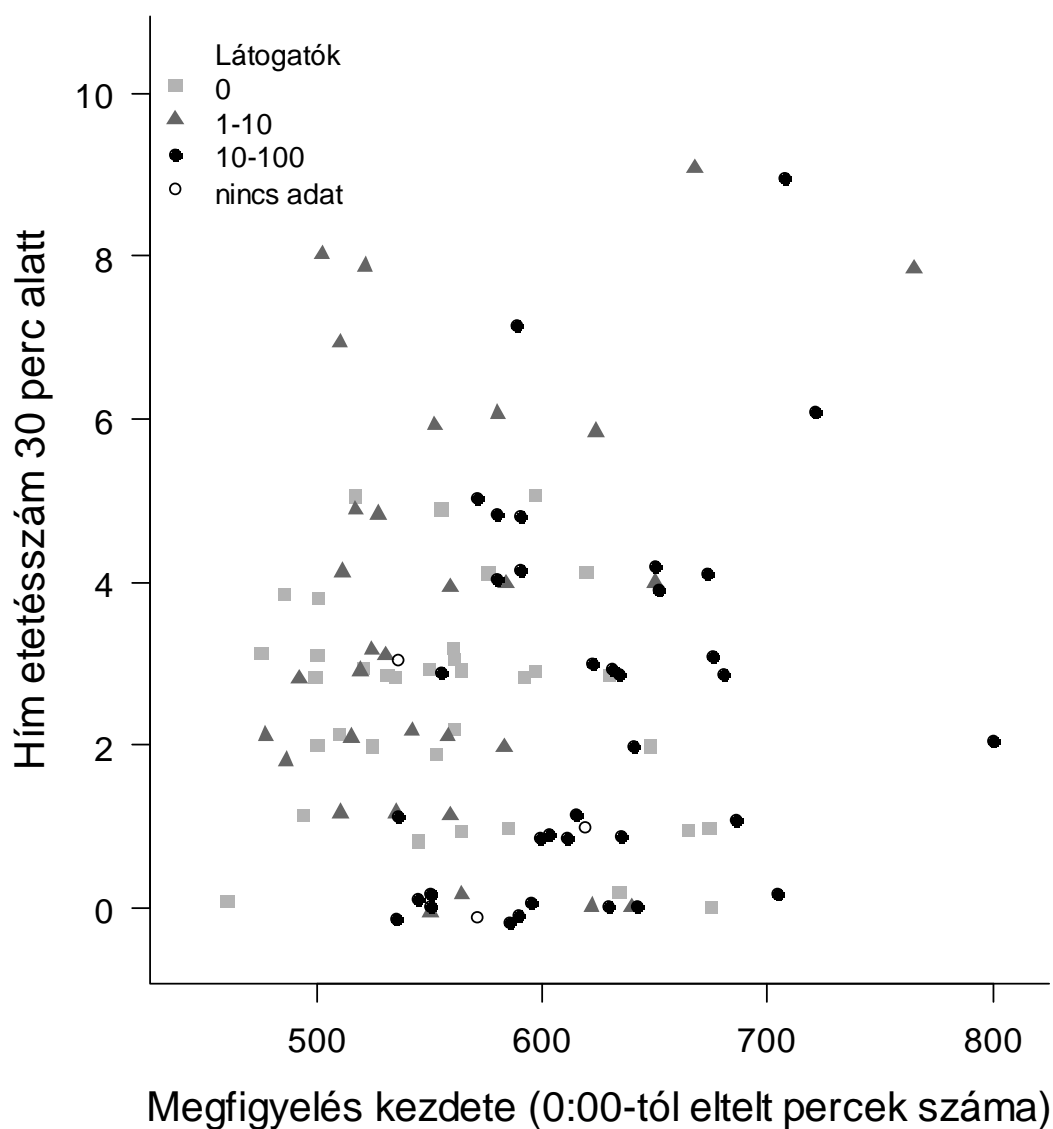
8. ábra: A házi veréb hímek fiókaetelési rátája a szélerősség függvényében, esős és száraz napokon. Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében a jitter() függvény segítségével az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettem be.



9. ábra: A házi veréb hímek fiókaetelési rátája a relatív páratartalom függvényében, esős és száraz napokon. Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében a jitter() függvény segítségével az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettem be.



10. ábra: A házi veréb hímek fiókaetetési rátája a légnyomás függvényében, esős és száraz napokon. Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében a jitter() függvény segítségével az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettem be.



11. ábra: A házi veréb hímek fiókaetelési rátája a megfigyelés kezdetének és a látogatók számának függvényében. Az átfedő adatpontok megjelenítése érdekében a jitter() függvény segítségével az X és Y tengely adataiba csekély mértékű random zajt építettem be.

Értékelés

A fiókaetetés ismételhetősége

Eredményeim szerint adott költésen belül a házi veréb szülők etetési rátája jól ismételhető, konzisztens egyedi viselkedés. Mind az ICC („intraclass correlation coefficient”), mind a Kendall-féle konkordancia-együtthatók átlagos értéke 0.4 körüli volt, ami megfelel a viselkedési jellegeknél általában tapasztalható aránynak a korábbi vizsgálatok alapján. Bell és munkatársai meta-analízisükben 114 viselkedési jellegekre irányuló kutatásból származó 759 ismételhetőségi eredményt dolgoztak fel, melyet 98 fajon mértek. Az átlagos ismételhetőség 0.36 volt a vizsgálatukban (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 (ebben a vizsgálatban azonban nem ismételhetőség-tesztekből vonták le ezt a következtetést, hanem abból, hogy a madarak nem változtatták meg a viselkedésüket sem a párjuk etetési viselkedésének megváltozásának hatására, sem az után, hogy ólomsúlyokat rögzítettek a farktollaikra). Továbbá a veszprémi populációban kapott eredmény alátámasztja az adataink megfelelőségét a vizsgált egyedek jellemzésére, tehát a félórás megfigyelések során gyűjtött etetési változók megbízhatóan mérik az egyes egyedek utódgondozó viselkedését az adott költési epizódban, így további elemzések végezhetőek velük például a meteorológiai változók hatásának tesztelésére.

A költések között nem találtam ismételhetőséget a verébszülők etetési rátájában. Ez ellentmond két másik vizsgálat eredményének, amelyek egy amerikai (Schwagmeyer & Mock 2003) és egy angliai (Nakagawa et al. 2007) populációban szignifikáns ismételhetőséget találtak a hímek etetési rátájában egymás utáni költések között (sőt még évek között is). Az ellentmondás oka az lehet, hogy ezek a vizsgálatok jóval nagyobb mintaszámmal dolgoztak (20-60 egyeddel tesztenként). Érdekes módon az általuk talált, költések illetve évek közötti ismételhetőség hasonló nagyságrendet mutatott, mint a mi populációnkban a költésen belüli ismételhetőség (a hímek etetési rátája 40-60%-ban, a tojóké 0-30%-ban volt ismételhető). Eredményeim alapján nem zárhatjuk ki, hogy a veszprémi populációban is létezik konzisztencia a szülők viselkedésében egy adott költési epizódon túl is, de ezen tesztjeim kis mintaszáma miatt ezt igazolni sem tudjuk. Mivel a költések között nem találtunk szignifikáns korrelációt az egyedek etetési rátájában, ezért nem okozhatott számottevő pszeudoreplikációt a későbbi elemzéseimben az, hogy az egyes költéseket egymástól független adatpontokként

kezeltem akkor is, ha feltehetőleg (12 odú) vagy bizonyosan (8 hím, 5 tojó) egy adott egyed vagy pár egymás utáni költségei voltak (az odúk többségénél sajnos nem állt rendelkezésünkre információ a szülők „személyazonosságáról”).

Időjárási tényezők hatása a fiókaetésre

Eredményeim szerint az időjárási 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 etetési rátájukat, a hímek aktivitását a fiókák igényei helyett inkább a környezeti körülmények befolyásolták: az időjárás, az emberi zavarás mértéke és a napszak.

A hímek és nőtények eltérő utódgondozó viselkedését házi verebeknél már több vizsgálat igazolta. Például Hoi és munkatársai szintén házi verebeken végzett kutatásuk során azt találták, hogy a hímek befektetése egy fészekalj felnevelésébe aszimmetrikus. A fészeképítésben túlnyomóan a hímek tevékenykednek, de a befektetésük a kotlásba és a fiókanevelésbe szignifikánsan kisebb, mint a tojóké. Mégis, a hímek etetési aktivitása a fiókák kirepülési korának közeledtével megnő az addigi etetéseikhez képest. Ebből arra következtettek, hogy a hímek hozzájárulása szükséges ahhoz, hogy a verebek maximalizálni tudják szaporodási sikerüket, bár szinte mindig elmarad a tojó befektetésének mértékétől (Hoi et al. 2003). Hasonló megállapításokat tett Chastel és Kersten korábban, ők a szülők kondíciójának változását mérték a szaporodási időszakban úgy, hogy a fészekalj méretét manipulálták – tojások számának növelésével illetve csökkentésével. Azt találták, hogy a hímek kondíciójára nem hat a fészekalj mérete, stabil marad. A tojók kb. háromszor több időt töltenek kotlással, mint a hím, kondíció-csökkenésük mértékét befolyásolja a fiókák száma, így azt a következtetést vonták le, hogy a tojók nagyobb elkötelezettséggel nevelik fiókáikat, hogy maximalizálják szaporodási sikerüket (Chastel & Kersten 2002).

Eredményeim szerint minél idősebbek lesznek a fiókák, a tojók annál többet etetnek, míg a hímekre nincs szignifikáns hatással a fiókák kora. Ebben a témakörben vizsgálatonként más-más eredmények születtek. Például Seel kutatása 1969-ből azt az eredményt adta, hogy a hímek a fiókák kikelése utáni 7 napban többször etették a fiókákat a tojóknál, majd ez a befektetés csökkent, és a kirepülés előtti 4-5 napban a tojók etették szignifikánsan többször az utódokat (Anderson 2006). Hasonló következtetést vont le North is, kutatása szerint a tojók az egész etetési periódusban egyenletesen növelték az etetések számát, míg a hímek a fiókák 1-9 napos koráig etettek, ezután az etetési rátájuk erősen lecsökkent (Anderson 2006). Hegner és

Wingfield, akik vizsgálatukat New Yorkban végezték és 1986-ban publikálták, szintén azt találták, hogy a hímek a kelést követő 10 napban etették a fiókákat, ezután hirtelen a negyedére csökkent etetési befektetésük a kirepülésig hátralevő 5 napban (Anderson 2006). Hoi és munkatársai szintén állatkerti körülmények között vizsgálták a házi verebeket, az ő eredményeik szerint a hímek megnövelik befektetésüket a fiókák kirepülési korának közeledtével (Hoi et al. 2003). Ez a vizsgálat némileg ellentmond az előzőeknek, melyeket Anderson gyűjtött össze. A mi eredményünk is az előzőekkel egyezik (Seel 1969; North 1980; Hegner & Wingfield 1986), és bár a helyszín hasonló Hoi et al. kutatásával annyiban, hogy ők is egy vadsparkban kutattak, az ő vizsgálatukkal némiképp ellentmondó eredményt kaptunk.

Korábbi vizsgálatok szerint a házi veréb szülők érzékenyek a fészekalj-méret változására (Schwagmayer & Mock 2003), illetve mindkét szülő etetési rátája pozitívan korrelál a fiókaszámmal (Ringsby et al. 2009). Vizsgálatomban a tojóknál megfigyelhető a fiókaszám erős pozitív irányú hatása, míg hímeknél nem mutatható ki a fészekalj méretének hatása az etetési viselkedésre. Eredményünk inkább Chastel & Kersten 2002-es megállapításával egyezik, tehát úgy tűnik a tojókat jobban befolyásolják fiókák igényei, mint a hímeket. A veszprémi vadsparkban, ahol a verebeket vizsgáltuk, a táplálék nagy mennyiségben áll a felnőtt madarak rendelkezésére (pl. az állatkerti állatoknak kihelyezett táplálékból). Lehetséges, hogy ez az előny, amely abból adódik, hogy a szülőknek nem kell akkora befektetéseket tenni saját kondíciójuk fenntartásához, azt eredményezi, hogy a hímek nem feltétlenül reagálnak olyan mértékben fiókáik igényeire, mint egy táplálék-hiányos területen. Ráadásul az állatkerti állatok elé kihelyezett táplálék a fiókák számára is gyűjthető plusz táplálékot is jelenthet.

Úgy tűnik, a hímeket az aktuális környezet könnyebben befolyásolja, alacsonyabb az a küszöb, amelynél úgy döntenek, hogy saját energiatartalékaikat mentik, nem vállalnak olyan nagy költségű befektetéseket, mint a tojók. Mindkét végső modellem szerint a hímek erősebb szélben csökkentették etetési aktivitásukat. A szél erőssége és iránya bizonyítottan hatással van a repülés költségére madaraknál (Richardson 1990; Sinelschikova et al. 2007), fontos tényező a madarak vonulásában (Gordo 2007) és a költési periódusban is. Az észak-amerikai koronás verébsármányok (*Zonotrichia leucophrys*) vizsgálatokor kiderült, hogy a fészkeik elhelyezkedése nem random, összefüggésbe hozható a széljárással és a napsütöttséggel (Zebra & Morton 1983). Ezen kívül 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 verébszülők nehezebben tudnak rovarláplálékot gyűjteni fiókáiknak.

A szél a légnyomásviszonyoktól függően alakul ki, ugyanis a légtömegek a magas légnyomású területek felől az alacsony nyomású területek felé áramlanak. Ezt módosíthatja a domborzat és a Coriolis-erők, így alakulnak ki a szelek. Alacsony légnyomás esetén magasabb lehet a relatív páratartalom, ami a levegő vízgőztartalmát adja meg úgy, hogy az aktuális hőmérsékleten a levegő által maximálisan befogadni képes vízmennyiséghez (a telített levegőhöz) viszonyítja azt. Magas relatív páratartalom pedig nagyobb valószínűséggel vezet csapadék kialakulásához is, hiszen több a vízpára a levegőben (Wikipedia 2010), így látható, hogy az időjárást alakító változók egymással összefügghetnek. Vizsgálatomban a meteorológiai változók vizsgálatának korrelatív jellege miatt az egyes meteorológiai hatásokat nem tudjuk elválasztani egymástól, így nem lehet pontosan megmondani, hogy a szélerősség, páratartalom, légnyomás vagy csapadékhullás közül melyek azok, melyek valóban hatnak a hímekre.

A meteorológiai állomás adataival elvégzett modellezés eredménye szerint a hím verebek csapadékos napokon többet etetnek. Ez a hatás azért állhatott elő, mert 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 kis mennyiségű csapadék. Előfordulhat, hogy az ilyen napokon a szülők esőben nem tudtak etetni, így nem tudtak elegendő táplálékot vinni fiókáiknak, ezért amikor éppen nem esett az eső, próbálták behozni a lemaradást. Lehetséges, hogy ilyenkor az eső elvonulása után többet etettek, mint egy olyan napon, amikor egész nap csapadékmentes idő volt, és a megfigyelés során ezt az időszakot regisztráltuk. Emiatt az eső hatásáról nem tudunk biztos következtetést levonni.

Eredményeim szerint elmondható, hogy a hímek „rossz időben”, tehát szeles, párás, alacsonyabb légnyomású napokon kevesebbszer etetik a fiókáikat, míg a napsütöttség és a hőmérséklet nincs hatással a házi veréb szülők etetési viselkedésére. A hőmérsékleti értékek 10.0 °C és 33.5 °C között változtak a megfigyelések során, a napsütöttség értékei a faktor három szintjén kiegyenlítettek voltak, így valószínűleg nem a változatosság hiánya miatt nem volt kimutatható hatásuk a házi verebek etetési gyakoriságára.

A megfigyelés kezdetének időpontja, valamint a látogatók száma hatott a zavaró változók közül a hímek etetési viselkedésére. A legnagyobb etetési aktivitás közepes látogatószám mellett volt megfigyelhető, ezt az eredményt valószínűleg az okozta, hogy a nap folyamán növekszik mind a hímek etetési aktivitása, mind az állatkerti látogatók száma. Kora reggel még az állatkerti dolgozókon kívül kevés látogató van a vadsparkban, így a madarakra

kevés zavarás hat, de ekkor a hímek még kisebb aktivitással gyűjtik a táplálékot, mint a nap későbbi időszakában, amire a szél hatásához hasonlóan az lehet a magyarázat, hogy a hűvösebb, kevésbé napos reggeli órákban a rovarok nehezebben elérhetők. A kora délutáni órákra viszont akár sok százra nőhet a látogatók száma, ami a látogatói útvonalakhoz közel eső odúknál erős zavaró tényező lehetett a madarak számára és visszafoghatta a hímek etetését.

A házi verebeknél - mint sok más madárfajnál - nem ritka a páron kívüli párosodás és megtermékenyítés (extra-pár fertilizáció; EPF) (Anderson 2006), ezért a hímek soha nem lehetnek olyan biztosak abban, hogy a fiókák tőlük származnak, mint a tojók. Ez is egy oka lehet annak, hogy a hímek kevesebbet etetik a fiókáikat, kevésbé érzékenyek azok igényeire, tehát "kevésbé elkötelezettek". Ezt alátámaszthatja, hogy Mock és munkatársai kimutatták, hogy a mesterséges élelem-kiegészítéssel előnyhöz juttatott fiókákat gondozó hímek szignifikánsan többször etettek, valószínűleg azért, mert biztosabbnak látták a fiókák sikerét, ezáltal saját fitnessük növelését, így hajlandóak voltak nagyobb befektetésre (Mock et al. 2005). Az általunk vizsgált populációban nem ismert az EPF mértéke, azonban van adat egy szomszédos, szintén állatkerti populációról. A bécsi állatkertben mikroszatellita módszerrel vizsgálták az egyedek rokonsági fokát 35 költésnél, és azt találták, hogy a 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). Azt is megállapították, hogy a házi verebek ivararánya a hímek felé eltolt (metaanalízis Amerika és Európa populációinak vizsgálatáról, átlagosan 54.76 % a hímek aránya; Anderson 2006, 333 p.), így valószínű, hogy egyes hímek csak az EPF útján növelhetik szaporodási sikerüket.

A partner viselkedése egyes vizsgálatok szerint nem befolyásolja az egyedet az etetési viselkedésben (Schwagmayer & Mock 2003), más kutatások kimutatták, hogy a tojókra pozitív hatással van a partner etetési viselkedése, tehát minél többet etet a hím, a tojó is annál többször visz táplálékot a fiókáknak (Ringsby et al. 2009). Az általunk vizsgált házi veréb populációban a partner viselkedése nem befolyásolta az egyedet saját viselkedésében, ami inkább Schwagmayer & Mock ismételtetőségi vizsgálatának eredményével egyezik. (A partner etetési viselkedését zavaró változóként teszteltem az időjárás modellekben.)

Vizsgálatomban a madarak a költési időszak előrehaladtával (tehát tavasztól nyár végéig) nem csökkentették szignifikánsan fiókaetetési befektetésüket, bár ilyen jelenséget több más vizsgálatban leírtak (O'Connor & Morgan 1982; Moreno-Rueda 2004; Mock et al. 2009; Ringsby et al. 2009). Dawson (2008) a „date hypothesis”-t javasolta, amely szerint a költési időszak előrehaladtával a szülők gyengébb fészekaljakat nevelnek, a későbbi fiókák

nem olyan sikeresek, mint a szaporodási időszak kezdetén kikelt fiókák. Ugyanakkor a veszprémi populációban a verébszülők etetési viselkedése nem hozható összefüggésbe a költési szezon haladásával. A „date hypothesis” legvalószínűbb okaként az elérhető táplálék-mennyiség csökkenését szokták említeni, ám ez a vizsgálati helyszínünkön nem feltétlenül áll fenn, hiszen a vadasparkban a verébszülők az állatkerti állatoknak kihelyezett táplálékból is etethetik a fiókáikat.

Összességében elmondható, hogy a házi verebek utódgondozása változatos környezeti viszonyok között konzisztensnek tekinthető. A vizsgált populációban az időjárási tényezők a hímekre erősebb hatással vannak, a páratartalom és a szélerősség a legmeghatározóbb befolyásoló tényezők, míg a tojók érzékenyen reagálnak a fiókák igényeire, mind a fészekalj méretét, mind a fiókák korát tekintve. A két ivar etetési viselkedésének egyedi konzisztenciája hasonló mértékű, de a hímeket jobban visszafogják a kedvezőtlen környezeti körülmények, és nem mutatnak olyan mértékű „elkötelezettséget” fiókáik etetésére, mint párjaik.

Összefoglaló

A napjainkban zajló klímaváltozás igazoltan hatással van az állatok viselkedésére, azonban egyelőre keveset tudunk arról, hogy egyes időjárási tényezők hogyan befolyásolják a madarak utódgondozó viselkedését.

Jelen vizsgálat az aktuális időjárási körülmények és az utódgondozó viselkedés közötti kapcsolatot keresi házi verebeknél. Az adatgyűjtést 2006-ban, a Veszprémi Állatkertben mesterséges odútelepen fészkelő madarakon végeztük. A verebek szaporodási időszakában (áprilistól augusztusig) minden fiókás odúnál három félórás megfigyelés során mértük a szülők fiókaetetési aktivitását. A megfigyelések során mért tényezők: hőmérséklet, szélerősség, csapadék, napsütöttség; az adatokat egy közeli amatőr meteorológiai állomás méréseivel is kiegészítettük és ellenőriztük, így a relatív páratartalmat és a légnyomást is tudtuk vizsgálni.

Eredményeink szerint mind a hímek, mind a tojók etetési rátája egyedi konzisztenciát mutat egy-egy költési epizódon belül. A tojók etetési aktivitása a fiókák számával és a fészekalj korával mutatott pozitív összefüggést, a vizsgált környezeti változókkal nem. A hímek etetési gyakoriságával korrelált a szél erőssége, a csapadékhullás, a relatív páratartalom és a légnyomás: rossz időben csökkent hím aktivitást figyeltünk meg. Ezen kívül a napszak során növekedett, az emberi zavarás mértékével (látogatók számával) pedig csökkent a hím etetési ráta. A hőmérséklet, az odú napsütésnek való kitettsége, a megfigyelés dátuma, és a partner etetési viselkedése nem befolyásolták jelentősen egyik szülő viselkedését sem.

Eredményeink szerint a verébszülők viszonylag széles környezeti tartományban képesek konzisztens rátával etetni fiókáikat, azok korának és számának megfelelően, ugyanakkor a környezeti feltételek, köztük a kedvezőtlen időjárási körülmények a hímeket erősebben befolyásolják, mint a tojókat. A tojók érzékenyebben reagálnak fiókáik igényeire, és nagyobb befektetést vállalnak egy-egy fészekalj túlélése érdekében, ami valószínűleg a nemek közötti eltérő reprodukciós stratégiáknak köszönhető.

Summary

The effects of climatic changes 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 parental care, measured as the feeding rates of nestlings by their parents, in House Sparrows. The studied sparrow population breeds in a nest-box colony, in the Zoo Veszprém. We monitored the activity of the parents by observing their feeding visits to the nest-boxes, three times during the nestling period, with each observation taking 30 minutes. We gathered the following weather data during each observation: air temperature, wind velocity, rainfall, sunlight. These data were checked and expanded by additional data from a nearby meteorological station to include data on relative humidity and atmospheric pressure.

I found that both males and females show 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 correlated with wind velocity, rainfall, relative humidity and atmospheric pressure: males reduced their chick-feeding activity in bad weather. Furthermore, male feeding rate increased during the day and decreased with increasing human disturbance (number of zoo visitors). Neither parents' feeding rates were related to air temperature, length of sunny periods, the date of the observations, and the feeding rate of their mate.

These results suggest that House Sparrow parents can feed their nestlings at a relatively constant rate within a wide range of environmental conditions, according to the age and number of nestlings; however, unfavorable environmental conditions such as bad weather have stronger effect on males than on females. Females seem more responsive to the needs of the nestlings and invest more into their survival, which is likely due to the different reproductive strategies of the sexes.

Irodalomjegyzék

1. AKESSON, S., HEDENSTRÖM, A. 2000: Wind selectivity of migratory flight departures in birds, In: Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 47, 140-144 p.
2. ANDERSON, T. R. 2006: Biology of the Ubiquitous House Sparrow, Oxford University Press, 546 p.
3. 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, vol. 37, 137-142 p.
URL: http://apps.wosportal.om.hu/summary.do?product=WOS&search_mode=GeneralSearch&doc=1&qid=1&SID=W2jJdnie96N@p29Cn6A Letöltés ideje: 2009. 09. 12.
4. BELL, A. M., HANKISON, S.J., LASKOWSKI, K.L., 2009: The repeatability of behaviour: a meta-analysis, In: Animal Behaviour, vol. 77, 771-783 p.
5. CHASTEL, O., KERSTEN, M. 2002: Brood size and body condition in the House Sparrow *Passer domesticus*: the influence of brooding behaviour, In: Ibis, vol. 144, 284-292 p.
6. DAWSON, R.D., 2008: Timing of breeding and environmental afctors as determinants of reproductive performance of tree swallows, In: Canadian Journal of Zoology, vol. 86, 843-850 p.
URL: <http://web.unbc.ca/~dawsonr/pubs.htm> Letöltés ideje: 2009. 09. 08.
7. 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, In: Oecologia, vol. 144, 499-507 p.
URL: <http://www.springerlink.com/content/120v753p51m81552/> Letöltés ideje: 2009. 09. 08.
8. DE LAET J., SUMMERS-SMITH, J. D. 2007. The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe: a review, In: Journal of Ornithology, vol. 148, 275–278 p.

9. GORDO, O., 2007: Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology, In: *Climate Research*, vol. 35, 37-58 p.
URL: http://www.int-res.com/articles/cr_oa/c035p037.pdf Letöltés ideje: 2009. 09. 26.
10. HOI, H., VÁCLAV, R., SLOBODOVÁ, D., 2003: Postmating sexual selection in house sparrows: can females estimate “good fathers” according to their early paternal effort?, In: *Folia Zool.*, vol 52, no. 3, 299-308 p.
URL: <http://www.ivb.cz/folia/52/3/299-308.pdf> Letöltés ideje: 2009. 07. 28.
11. JOHNSON, E. J., BEST, L. B. 1982: Factors affecting feeding and brooding of gray catbird nestlings, In: *The Auk*, vol. 99, 148-156 p.
12. LEGENDRE, P. 2005: Species Associations: The Kendall Coefficient of Concordance revisited, In: *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, vol. 10, no. 2, 226–245 p.
13. LESSELS, C. M., Boag, P. T. 1987: Unrepeatable repeatabilities: a common mistake, In: *The Auk*, vol. 104, 116–121 p.
14. LIFJELD, J. A., DUNN, P. O., WHITTINGHAM, L. A. 2002: Short-term fluctuations in cellular immunity of tree swallows feeding nestlings, In: *Oecologia*, vol. 130, 185-190 p.
15. LONDONO, G.A., LEVEY, D.J., ROBINSON, S.K., 2008: Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*, In: *Animal Behaviour*, vol. 76, 669-677 p.
16. LUSK, J. J., GUTHERY, F. S., DEMASO, S. J. 2001: Northern bobwhite (*Colinus virginianus*) abundance in relation to yearly weather and long-term climate patterns, In: *Ecological Modelling*, vol. 146, 3-15 p.
17. MOCK, D. W., SCHWAGMEYER, P. L, PARKER, G. A. 2005: Male house sparrows deliver more food to experimentally subsidized offspring, In: *Animal Behaviour*, vol. 70, 225-236 p.
18. MOCK, D. W., SCHWAGMEYER, P. L, DUGAS, M.B., 2009: Parental provisioning and nestling mortality in house sparrows, In: *Animal Behaviour*, vol. 78, 677-684 p.

19. MORENO-RUEDA, G. 2004: Reduced parental effort in relation to laying date in house sparrows (*Passer domesticus*): a study under controlled conditions, In: Behavioural Processes, vol. 67, 295-302 p.
20. MULLARNEY, K., SVENSSON, L., ZETTERSTRÖM, D., GRANT, P.J., 2007: Madárhatározó, Budapest: Park Könyvkiadó, 400 o., 4. kiadás, (magyar szerk.: Karádi I., Putnoky I.)
21. 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, In: Evolutional Biology, vol. 20, 1674–1681 p.
22. O'CONNOR, R. J. AND MORGAN, R. A. (1982) 'Some effects of weather conditions on the breeding of the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* in Britain', In: Bird Study, vol. 29, 41-48 p.
URL: <http://dx.doi.org/10.1080/00063658209476736> Letöltés ideje: 2010. 03. 26.
23. PARMESAN, C. 2006: Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change, In: The Annual Reviews of Ecol. Evol. Syst., vol. 37, 637-669 p.
24. PEACH, W. J., VINCENT, K. E., FOWLER, J. A., GRICE, P. V. 2008: Reproductive success of house sparrows along an urban gradient, In: Animal Conservation, vol. 11, 493-503 p.
25. PENNYCUICK, C. J. 1968: A wind-tunnel study of gliding flight in the pigeon *Columba livia*, In: Journal of Exp. Biology, vol. 49, 509-526 p.
26. RAPPOLE, J.H, WARNER, D.W., 1976: Relationships between Behavior, Physiology and Weather in Avian Transients at a Migration Stopover Site, in: Oecologia, vol. 26, 193-212 p.
URL: <http://www.springerlink.com/content/j3468473825w7728/> Letöltés ideje: 2009.09.08.
27. RICHARDSON, W. J. 1990: Wind and orientation in migrating birds: A review, In: Experientia, vol. 46, 416-425 p.
28. RINGSBY, T.H., BERGE, T., SAETHER, B.E., JENSEN, H., 2009: Reproductive success and individual variation in feeding frequency of House Sparrows (*Passer*

domesticus), In: Ornithologen-Gesellschaft, no. 150, 469-481 p.

URL: <http://www.springerlink.com/content/y132k4313124j333/> Letöltés ideje: 2009. 08. 16.

29. SCHWAGMEYER, P.L., MOCK, D.W., 2003: How Consistently are Good Parents Good Parents? Repeatability of Parental Care in the House Sparrow, *Passer domesticus*, In: *Ethology*, vol. 109, 303-313 p.

30. SCHWAGMEYER, P.L., MOCK, D.W. 2008: Parental provisioning and offspring fitness: size matters, In: *Animal Behaviour*, vol. 75, 291-298 p.

31. SCHWAGMEYER, P.L., MOCK, D.W., PARKER, G.A., 2002: Biparental care in house sparrows: negotiation or sealed bid?, In: *Behavioral Ecology*, vol. 13, no. 5, 713–721 p.

32. 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, In: *Journal of Biometeorology*, vol 51, 431-440 p.

URL: <http://www.springerlink.com/content/81pm186632860w13> Letöltés ideje: 2009. 09. 12.

33. STEVENSON, R. D., JOSEPHSON, R. K. 1990: Effects of operating frequency and temperature on mechanical power output from moth flight muscle, In: *Journal of Experimental Biology*, vol. 149, 61-78 p.

34. 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, In: *Journal of Ornithology*, vol. 148, 395-400 p.

35. ZEBRA, E., MORTON, M.L. 1983: Dynamics of incubation in Mountain White-crowned Sparrows, In: *Condor*, vol. 85, no. 1, 1-11 p.

36. VAHAVA Projekt:
<http://www.origo.hu/tudomany/fold/20050214klimavaltozas.html>

37. <http://www.allatkertveszprem.hu/Verebek.html>

38. <http://hu.wikipedia.org/wiki/Légnyomás>

Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőimnek, Dr. Bókony Veronikának a szakmai témában és a statisztikai elemzésekben nyújtott segítségért; Dr. Liker Andrásnak a témáért, a szakmai segítségért és egyéb rendezvényeken való részvételi lehetőségekért; Seress Gábornak a terepi munkában szerzett tapasztalatokért; Takács Lajosnak a rendelkezésemre bocsátott meteorológiai adatokért; valamint minden résztvevőnek, aki hozzájárult a 2006-os adatok gyűjtéséhez: Kulcsár Annának, Szórádi Alexnek, Nagy Szilárdnak. Köszönöm a segítséget a SZIE-ÁOTK Biológiai Intézetből Dr. Kis Jánosnak és Szabó Krisztiánnak, akik konzulensként támogattak. Ugyancsak köszönet illeti a Kittenberger Kálmán Növény- és Vadaspark vezetőit és dolgozóit, hogy munkánkat lehetővé tették, és mindenben segítettek.



Mellékletek

Ábrajegyzék

1. ábra. Színes gyűrűs házi veréb tojó (Fotó: Dr. Liker András).....	8
2. ábra. Színes gyűrűs házi veréb hím (Fotó: Dr. Liker András).....	8
3. ábra. Az odútelep részlete a vizsgálati helyszínen (Fotó: Dr. Bókony Veronika).....	9
4. ábra. Az időjárási adatok forrásai és helyszínek.....	11
5. ábra: A verébszülők fiókaetetési rátájának eloszlása a vizsgált 105 megfigyelésben.....	19
6. ábra: A házi veréb tojók fiókaetetési rátája a fiókakor függvényében.	20
7. ábra: A házi veréb tojók fiókaetetési rátája a fiókaszám függvényében.	21
8. ábra: A házi veréb hímek fiókaetetési rátája a szélerősség függvényében, esős és száraz napokon.	23
9. ábra: A házi veréb hímek fiókaetetési rátája a relatív páratartalom függvényében, esős és száraz napokon.	24
10. ábra: A házi veréb hímek fiókaetetési rátája a légnyomás függvényében, esős és száraz napokon.	25
11. ábra: A házi veréb hímek fiókaetetési rátája a megfigyelés kezdetének és a látogatók számának függvényében.....	26

Táblázat jegyzék

1. Táblázat. Házi veréb szülők fiókaetetési rátájának ismételhetsége.....	17
2. Táblázat: A házi veréb tojók fiókaetetési rátájának végső modellje	20
3. Táblázat: A házi veréb hímek fiókaetetési rátájának végső modellje	22

NYILATKOZAT

a szakdolgozatról

Alulírott(név)
.....(évf., szak megnevezése)

kijelentem, hogy

.....
.....
.....
című szakdolgozatom saját kutató munkám eredménye. Hozzájárulok, hogy a szerzői jogok tiszteletben tartása mellett a SZIE Állatorvos-tudományi Könyvtárban és az egyetemi adattárban elhelyezett nyomtatott és elektronikus példányokat az érdeklődők felhasználják az alábbi feltételekkel: (Kérjük aláhúzással jelölni)

Nyomtatott másolható: részben / egészben

Elektronikus megjeleníthető: belső hálózaton / szabad hozzáféréssel, interneten

aláírás

Budapest, 2010. április 27.