

Ornis Hungarica 15-16: 7-17. 2008

Fészekhűtés hatása széncinege (*Parus major*) tojók viselkedésére és testtömegére a melegengetési időszakban

Benkő Zsuzsanna, Farkas Roland, Tóth Zoltán és Pásztor Erzsébet

Benkő, Zs., Farkas, R., Tóth, Z. and Pásztor, E. 2008. Effects of experimental nest cooling on the behaviour and body mass of female Great Tits (*Parus major*) during the brooding period. – Ornis Hung. 15-16: 7-17.

We cooled the nests of brooding Great Tits for 6 mornings, and examined which method the females choose to compensate and whether the greater energy need is reflected in the body mass changes over the week following hatching. In cooled nests the females brooded in shorter bouts, however their nest attentiveness did not decrease. Visit rates were 1.6 higher compared to the control group, so females with cooled nests had shorter foraging time. According to the adaptive mass loss hypothesis, females loose mass after hatching to reduce the energy costs of flight and to decrease the risk of being predated while feeding the nestlings. The stress hypothesis emphasizes that brooding is energy-demanding and that's why females loose mass. Females with cooled nests lost 0.75 gram more mass than the controls over the first week. An incubating female with cooled nest of eggs plus a single nestling also lost mass in this period, however in a smaller extent. Based on these results we think that females always loose mass after hatching, but its timing and degree is influenced by the environmental conditions over the breeding period and the energy need of brooding.

A fiókamelengetési periódusban a fészkek hatnapos korareggeli hűtésével azt vizsgáltuk, hogy a tojók a rendelkezésre álló kompenzációs lehetőségekből melyiket választják, s az energiaigény növelése megmutatkozik-e a testsúlyváltozásaikban a kelés utáni héten. A hűtött fészkekben a tojók rövidebb futamokban melegengettek, az összes melegengetés viszont nem volt kevesebb. A kontrollcsoporthoz képest a látogatásszám 1,6-szorosára növekedett, tehát a hűtött fészku tojók táplálékkeresési ideje két látogatás közt lerövidült. Az adaptív súlyvesztés hipotézise szerint a súlyvesztés magyarázata, hogy a kisebb testsúly egyaránt csökkenti a repülés energia költségét és a prédává válás kockázatát. A stressz-hipotézis szerint a fiókák melegengetésének idő- és energiaigényessége és a táplálkozási lehetőségek limitált volta magyarázza a súlyvesztést. A hűtött fészku tojók 0,75 grammal több tömeget veszítenek, mint a kontroll tojók a fiókák kelését követő héten. Egy tojásokon kotló, egyetlen fiókéval rendelkező, hűtött fészku tojó is veszített testtömegéből ebben a szakaszban. Eredményeink alapján úgy gondoljuk, hogy a testtömegvesztés mindenképpen, még egy fióka kikelése esetén is bekövetkezik, de mértékét, időzítését befolyásolják a fiókanevelés körülményei, a melegengetés energiaszükséglete is.

Kulcsszavak: környezet manipulációs kísérlet, adaptív testtömeg csökkenés, *Parus major*, automatizált tömegmérés

Benkő Zs., ELTE Biológiai Intézet, 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c, e-mail: awenhai@freemail.hu. Farkas R., Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, 3758 Jósvafő, Tengersizem oldal 1, e-mail: farkasro@yahoo.com. Tóth Z., ELTE Biológiai Intézet, 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c, e-mail: z.vandor@yahoo.com. Pásztor E., ELTE Biológiai Intézet, 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c, e-mail: lizp@falco.elte.hu

1. Bevezetés

A madarak utódgondozási stratégiáinak környezetfüggése ökológiai, etológiai és fiziológiai kutatások tárgya. A fészkelés

bármely szakasza kritikussá válhat a környezeti változásokhoz történő adaptáció során. A fiókák kelését követő u.n. melegengetési periódus a kotlásnál és a csúcsetetési időszaknál ritkábban vizsgált szakasza a

fészkelésnek. Hosszútávú megfigyelések (Greno *et al.* 2008) és egy sor fészek hőmérséklet manipulációs terepkísérlet bizonyítja, hogy a környezet hőmérséklete nagymértékben befolyásolhatja a költés sikerességét (Bryan & Bryant 1999, Reid *et al.* 1999, 2000, Dawson *et al.* 2005). Míg a Földközi-tenger környékén a költés sikeressége csökken a forróság növekedésével, a hűvösebb klímán végzett terepkísérletek azt mutatják, hogy a fészek melegítése a kotlási ill. fiókamelengetési periódusban segítik a fiókák növekedését és növelik a kirepülési sikert.

Vizsgálatai alanyaink, a széncinegék számára is sok szempontból lényeges, hogy a költési időszakban a környezet hőmérsékleti viszonyai milyenek (Weathers & Sullivan 1989). A hőmérsékletjárás hat a fiókák fejlődésének sebességére (Keller 1991), a tojók anyagcseréjére (Conway & Martin 2000), a kotlási dinamikára (Haftorn 1988, Haftorn & Reinertsen 1990) és az elérhető táplálék bőségén keresztül a felnevelhető fiókák számára (van Noordwijk *et al.* 1995) is. A hőmérséklet hatása sokféle léptékben vizsgálható, egy-egy beülés során tapasztalható anyagcsere és testhőmérséklet változások részletes elemzésétől (Haftorn 1988, Haftorn & Reinersten 1982, 1985, 1990) kezdve a meteorológiai adatbázisokon alapuló korszakos elemzésekig. Winkel és Hudde (1997) például azt találták, hogy a huszadik század utolsó negyedében a széncinegék egyre korábban kezdtek költeni, és egyre több fiókát röptettek ki, miközben a márciusi és áprilisi átlaghőmérséklet növekedett.

A fészek hőmérséklet hatásának terepi, kísérletes vizsgálata a melengetési dinamikára, fiókabetetésre és a tojó kondíciójára ökológiai, etológiai és fiziológiai szem-

pontból egyaránt érdekes. Fő megfigyelési eszközünk az automatizált fészektömegmérés volt az erre a célra fejlesztett "NestBug" programmal (©Tóth 1990, 2000; Szép *et al.* 1995, Tóth & Pásztor 1997, Halpern 1998, Farkas 2000, Antal 2001, Balázs 2001, Botár 2001). Tudomásunk szerint a mi hűtéses kísérletünk az első, amiben a kotlási dinamikát és az etetési aktivitást egyaránt nyomon követik és a testtömegre gyakorolt hatást is folyamatosan detektálják.

Ebben a cikkben azt vizsgáljuk, hogy a fészkek reggeli hűtésének hatására hogyan változik a tojók időbeosztása, az általuk a fészekbe hordott táplálék és testtömegük a fiókák kelése utáni héten. Hasonlóan hat-e a fészek hőmérsékletének csökkenése a tojások és a fiókák inkubációja alatt? Kompenzálják-e a hűtés hatását (lassabb fiókánövekedés) a tojók, mekkora a kompenzáció költsége (nagyobb testtömeg csökkenés)? Míg kotlás alatt a széncinege tojók, sok más madárfajhoz hasonlóan, magas testtömeget tartanak fenn, a fiókák kelése után testtömegük mintegy 10%-át elvesztik (Norberg 1981, Halpern *et al.* 1997, Woodburn & Perrins 1997). A szakirodalomban eltérő hipotézisek szerint értelmezik a tojók melengetés alatti tömegvesztését. Az **adaptív tömegvesztési hipotézis** szerint a tömegvesztés az intenzív etetésre való felkészülést és a predációs kockázat csökkentését szolgálja. A tömegvesztés az etetés energiaigényét csökkenti, hiszen a repülés kevesebb energiát igényel, a ragadozó előli menekülés esélyét pedig növeli, mert kisebb tömeggel gyorsabban lehet irányt váltani, manőverezni (Norberg 1981, Sanz & Moreno 1995).

A **stressz-hipotézis** szerint viszont a tojó tömegvesztése kondíciójának romlását jelzi mind a korai, mind a késői etetési

időszakban. A kelés utáni időszak is lehet a tojó számára energetikailag kritikus (Chastel & Kersten 2002). A melengetés energiaigénye ugyanis magas, miközben a tojó táplálkozási lehetősége limitált, és a fiókákat is eteti. Tehát a tojó tömegvesztése a nagyobb igénybevétel eredménye is lehet (Drent & Daan 1980). Egyes fészkek-alj-manipulációs kísérletek kimutatták, hogy a megnövelt fészkek-aljat nevelő szülők testtömege kisebb, élettartamuk pedig lerövidülhet (Stearns 1992). Amennyiben az adaptív tömegvesztés hipotézis az érvényes, akkor a kontroll és a hűtött fészkek tojók testtömege várhatóan azonos mértékben csökken, mert a pillanatnyi külső környezettől független, "előre programozott" a tojó testtömeg vesztese. Ha viszont a stressz hipotézis érvényes, akkor a fészkek hőmérséklet csökkenése, a megnövekedett energiaigényen keresztül, nagyobb mértékű tömegvesztéshez vezet a hűtött fészkek tojóknál.

2. Módszerek

A kísérletet 1999-ben az ELTE Biológiai Állomásán és a BME szomszédos mérőállomásán végeztük. A terület leírását lásd Halpern *et al.* 1997. A kísérletben résztvevő fészkeket két csoportba osztottuk oly módon, hogy egyszerre két, hasonló időben (max. két nap különbséggel) melengetni kezdő szencinegepár egyike a kontroll, másik a hűtött csoportba került. Így három első- és két másodköltés szerepelt mindkét csoportban. Az elemzett fészkek szülői közt nem volt átfedés. A hűtéshez fél hét és hét óra között kihelyezett, lefagyasztott jégakkukat használtunk. A jégakkukat a fészkek mögé, az odú hátsó oldalán kialakított külön kamrába állítottuk,

közvetlenül nem érintkeztek a fészkekkel. A hűtés előtt, valamint 9 és 12 óra körül leolvastuk az odú hőmérsékletét az előre kihelyezett digitális hőmérőről. A hűtés 4-5 °C fokkal csökkentette a fészkek hőmérsékletét a jégakku behelyezése utáni 3-4 órában. A jégakkuk hőmérsékletcsökkentő hatása a mérőhelyek árnyékoltságán is múlt, mérőhelyenként eltért. A hűtőhatás vizsgálatára azt a délelőtti időszakot választottuk ki, amikor a hűtött fészkek hőmérséklete bizonyosan alacsonyabb a kontroll fészkek hőmérsékleténél. Így az elemzett időszak kezdetét hét órára, végét 11 órára tettük, a 12 órakor mért hőmérséklet-adatok alapján feltételezve, hogy a hűtőhatás legalább tizenegy óráig tartott. A melengetést és etetést jellemző változók a délután 2 és 6 óra közötti időszakban is vizsgáltuk, amikor a lehűtött jégakkuk hőmérséklete már nem különbözött környezetük hőmérsékletétől.

Hogy a vizsgálat során valóban a hűtés hatását vizsgáljuk, a kontroll csoport fészkeibe hűtetlen jégakkukat helyeztünk, ami a fészkek hőmérsékletét nem változtatta meg, viszont így a zavarás mértékében a két csoport nem különbözött. A hűtést a fiókák kelése utáni első napon kezdtük, és a hatodik napon fejeztük be. A kelés napján azért nem hűtöttük a fészkeket, hogy ebben a különösen érzékeny periódusban a madarak ne hagyják el a fiókáikat a zavarás hatására. A mérés 8 napig a fészkek többségénél folyamatos volt, két fészknél áramszünetek miatt adatot veszítettünk.

Egy fészkek adatait külön elemeztük, egy fészket pedig kizártunk a vizsgálatból. Az egyik hűtött fészkekben csak egy fióka kelt ki, és a tojó a kísérleti héten is folytatta a kotlást, ezért külön kezeltük, és összehasonlítottuk a hűtött csoporttal. A másik kizárt fészkek a kontroll csoportba tartozott.

Ebben a fészkekben több mérési napon megszakadt a mérés. Így végül négy-négy fészkek adatait elemeztük. E fészkek kizárása miatt a fiókakelés időpontja eltért a kontroll és a kezelt csoportban, ezért az elemzésekben kováltozóként szerepel a kelés dátuma. A kelés időpontjának szignifikáns hatása volt a vizsgált változókra. A délelőtti és délutáni 4-4 órás időszak elemzését az összehasonlíthatóság miatt ugyanazokra a napokra végeztük, ezért a 6. nap délutánján végzett fiókamérés miatt a délutáni elemzések 4 nap adatain alapulnak.

Az adatgyűjtés és az adatok előkészítése a statisztikai elemzésekre a The Visitor programcsomag moduljaival történt (©Tóth Zoltán 1991, 2000). A statisztikai elemzésekhez az SPSS 9.0 - 13.0 változatát használtuk. A hűtött és a kontroll csoport tojóinak viselkedését és testsúlyváltozásait ismételt méréses ANOVÁ-val hasonlítottuk össze. Ezeket a vizsgálatokat a második és a hatodik nap közötti adatokon végeztük el, mivel a kísérlet első napján három fészkekben megszakadt a mérés, az ismételt méréses ANOVA viszont teljes mérési sorozatokat igényel. Ezekben az elemzésekben egy-egy fészkek a minta egy-egy eleme. 5 délelőtt ill. 4 délután voltak minden fészken elemezhető méréseink. Ezek az ismétlések. Ennek megfelelően az alanyon belüli faktor a fiókák kora (5 szint délelőtt, 4 szint délután). Az alanyok közt különböző fix faktor volt a kezelés, két szinttel: hűtött, kontroll. Kováltozóként minden modellben a kelés napját adtuk meg. Ezek a modellek a változók értékeit a kelés átlagos időpontjára korrigálják. Szignifikáns interakció a fiókák kora és a kezelés közt azt jelenti, hogy a vizsgált függő változó a kísérleti és kontroll csoportban másképp változik a fiókák korával. A kezeléshatás azt adja meg, hogy a

függőváltozó ismételt mért értékeinek átlaga közt van-e szignifikáns különbség a két csoport között. Az alanyon belüli faktor lineáris kontrasztjának szignifikanciája azt mutatja, hogy az ismételt méréseknek növekvő vagy csökkenő trendje van, ami a magasabb fokú szignifikáns kontrasztok hiánya esetén azt jelenti, hogy az ismételt mérések eredményei egy egyenesre esnek (Hand & Taylor 1987). Modell szelekció nem történt, mivel a kis mintaelemszám miatt eleve minimális számú független változót tartalmazó modelltől indultunk.

Vizsgált változóink a következők voltak. A melengetési idő (perc), azaz a három percnél hosszabb beülések átlagos hossza; a kotlásintenzitás (attentiveness; perc), azaz az összes melengetés időtartama óránként; a látogatásszám, azaz a tojó látogatásainak száma a vizsgált periódusban (4-4 óra); a kinntöltött idő (perc), azaz a fészektől távol töltött időtartam átlagos hossza; a prédatömeg (cg), azaz egy madár által egy-egy látogatáskor a fészkekbe vitt préda átlagos tömege; összes prédatömeg (g) azaz egy madár által a vizsgált periódusban (4-4 óra) a fészkekbe hordott összes préda tömege; a tojók délelőtti tömege (g), azaz a tojók átlagos testtömege a délelőtti periódusban.

A kezelés potenciális hatását a fiókák tömegére egyváltozós lineáris modellel vizsgáltuk, ahol a fix faktor a kezelés volt, két szinttel: hűtött és kontroll, a fészkek pedig random faktorként szerepelt, a hiba normális eloszlású. Ez az elrendezés számításba veszi azt, hogy a különböző fészkekben különböző számú fióka volt és az azonos fészkekből származó fiókák tömege nem független egymástól.

Nem a teljes eredmény táblákat közöljük, hanem az egyes állításokhoz tartozó részeredményeket.

3. Eredmények

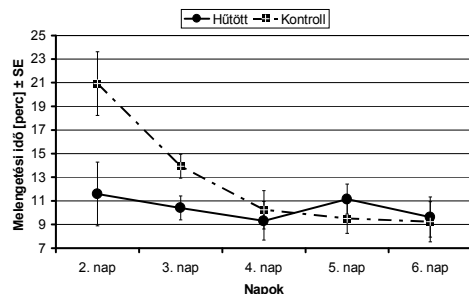
3.1. Melengetés

A hűtés alatti kotlások átlagos hossza a hűtött csoportban az egész hét során tíz perc körül volt, míg a kontroll fészkekben a második és a harmadik napon kétszer, illetve másfélszer hosszabb időre ültek be a tojók (1. ábra, *Fiókakor* × *Kezelés* interakció: $F_{4,20}=4,21$, $p=0,012$; lineáris kontraszt: $F_{1,5}=11,54$, $p=0,019$). A kotlásintenzitásban nem volt hasonló különbség (2. ábra, *Fiókakor* × *Kezelés* interakció: $F_{4,20}=0,38$, $p=0,82$), miközben a hét folyamán az átlagos kotlásintenzitás mindkét csoportban 40 percről 20 percre csökkent óránként (*Fiókakor*: $F_{4,20}=6,59$, $p<0,001$).

3.2. Etetés

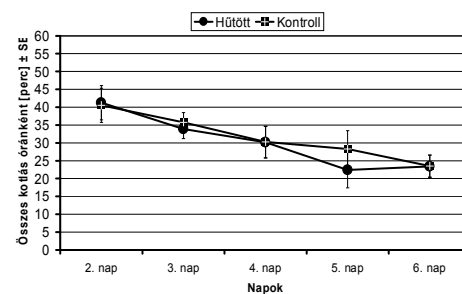
A hűtött fészkeket 1,6-szor többször látog

gatta a tojó, a különbség közel szignifikáns, (3. ábra, csoportok közötti különbség, *Kezelés* hatás: $F_{1,5}=5,776$, $p=0,061$). Két etetés között a hűtött fészkező tojók átlagosan feleannyi időt töltöttek távol, mint a kontroll tojók (4. ábra, *Kezelés* hatás: $F_{1,5}=28,79$, $p<0,0031$). Az átlagosan kinntöltött idő a fiókák korával nem változik (*Fiókakor* hatás: $F_{4,20}=1,41$, $p<0,27$) heti lefutására nem hat a kezelés (*Fiókakor* × *Kezelés* interakció: $F_{4,20}=0,022$, $p=0,998$). Az átlagosan hozott prédasúly nem különbözött szignifikánsan a két csoport közt (5. ábra, *Fiókakor* × *Kezelés* interakció: $F_{4,20}=1,54$, $p=0,23$, *Kezelés* hatás: $F_{1,5}=1,662$, $p=0,25$). A tojó által hozott összes táplálék tekintetében sem találtunk szignifikáns különbséget a két csoport közt (*Fiókakor* × *Kezelés* interakció: $F_{4,20}=5,77$, $p=0,153$, *Kezelés* hatás: $F_{1,5}=1,23$, $p=0,318$), noha a hűtött fészkező tojók számszerűen átlagosan 50%-kal nagyobb mennyiségű táplálékot hoztak.



1. ábra. A három percnél hosszabb beülések átlagos hossza (perc) a hűtött (folytonos vonal) és a kontroll fészkekben (szaggatott vonal) a fiókák kelése utáni 2. naptól a 6. napig a délelőtti 4 órás megfigyelési időszakban, a kelések átlagos dátumára korrigálva.

Fig. 1. The mean length (min) of visits longer than 180 sec in the cooled (solid line) and the experimental nests (staggered line) between the 2nd and 6th day after hatching in the morning observation period (4 hour). Estimations are corrected for the average laying date.

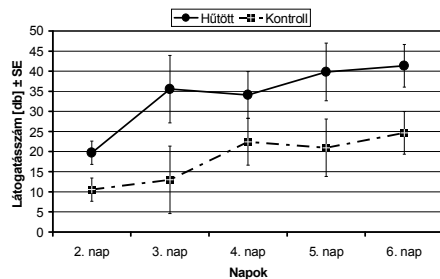


2. ábra. Az összes melengetés időtartama óránként (perc) a hűtött (folytonos vonal) és a kontroll fészkekben (szaggatott vonal) a fiókák kelése utáni 2. naptól a 6. napig a délelőtti 4 órás megfigyelési időszakban, a kelések átlagos dátumára korrigálva.

Fig. 2. Attentiveness (min/hour) in the cooled (solid line) and the experimental nests (staggered line) between the 2nd and 6th day after hatching in the morning observation period (4 hour). Estimations are corrected for the average laying date.

3.3. Testtömeg

Összehasonlítottuk a szülők átlagos délelőtti testtömegét a fiókák kelésének időpontjában a kísérlet utolsó délelőttjén mért testtömegével. Azt találtuk, hogy a tojók $1,65 \pm 0,17$ g-mal könnyebbek lettek (páros t-teszt, $t_7=9,87$, $p<0,001$) a melengetési periódus alatt. A fiókákat hűtött fészkekben melengető tojók testtömege $0,75 \pm 0,19$ grammal többet csökkent, mint a kontrollcsoport tagjainak testtömege. Ez a különbség szignifikáns (t-teszt, $t_6=-3,95$, $p=0,008$). Általában a fiókák egyszerre kelnek ki, a tojó pedig az első héten erősen csökkenő mértékben melenget. Egy első költésből származó fészeknél nem így történt, a tojások közül csak egy fióka kelt ki és tojó folyamatosan kotlott az első naptól hűtött tojásokon, alig hagyva el a fészket a hét folyamán. A hatodik napra ez a tojó is jelentősen veszít a testtömegéből (Testtömegváltozás: $-1,28$ g, Hűtött tojók: $-1,96 \pm 0,31$ g SE).



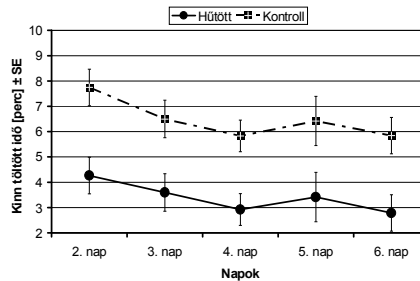
3. ábra. A tojó látogatásainak száma a hűtött (folytonos vonal) és a kontroll fészkekben (szaggatott vonal) a fiókák kelése utáni 2. naptól a 6. napig a délelőtti 4 órás megfigyelési időszakban, a kelések átlagos dátumára korrigálva. Fig. 3. Visit rate of the females in the cooled (solid line) and the experimental nests (staggered line) between the 2nd and 6th day after hatching in the morning observation period (4 hour). Estimations are corrected for the average laying date.

A hímek szintén veszítettek a testtömegükből ebben az időszakban: $0,65 \pm 0,13$ g (páros t-teszt, $t_7=4,995$, $p=0,002$), de náluk a két kísérleti csoport közt a tömegvesztés mértéke nem különbözött (t-teszt, $t_6=1,73$, $p=0,134$).

Bár a fiókák tömege fészkenként szignifikánsan különbözött egymástól a hatodik napon (fészkek, random hatás: $F_{5,45}=33,51$, $p=0,000$), a kísérleti csoportok közt nem volt különbség (kezelés, fix hatás: $F_{1,5,003}=1,155$, $p=0,332$).

3.4. Délutáni adatok

A melengetési idő átlagos hosszának heti lefutásában és átlagában délután nem volt különbség a két csoport között (Fiókakor \times Kezelés interakció: $F_{4,16}=0,11$, $p<0,98$; Kezelés hatás $F_{1,4}=2,40$, $p<0,81$). A délutáni időszakban a kezelt és kontroll tojók táplálékkeresési ideje közti különbség számszerűen kisebb, mint délelőtt, de vál-



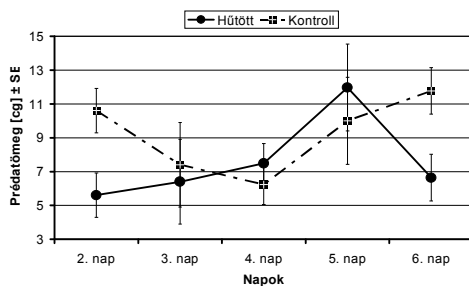
4. ábra. A fészektől távol töltött időtartam átlagos hossza (min) a hűtött (folytonos vonal) és a kontroll fészkekben (szaggatott vonal) a fiókák kelése utáni 2. naptól a 6. napig a délelőtti 4 órás megfigyelési időszakban, a kelések átlagos dátumára korrigálva.

Fig. 4. The mean length (min) of out bouts in the cooled (solid line) and the experimental nests (staggered line) between the 2nd and 6th day after hatching in the morning observation period (4 hour). Estimations are corrected for the average laying date.

tozatlanul szignifikáns (*Kezelés* hatás: $F_{1,4}=8,77$, $p=0,041$). A tojó által a fészkekbe hordott prédák átlagos tömege közötti különbség a kezelt és a kontroll csoport között közel szignifikáns (*Kezelés* hatás: $F_{1,4}=7,27$, $p=0,054$). A kezelt csoport átlagosan kisebb prédákat szállít.

4. Értékelés

Vizsgálatunk eredményei kiegészítik a fiókás fészkek melegítésekor kapott korábbi eredményeket: az odú hőmérséklete jelentősen befolyásolja a tojó melegítési és táplálékkeresési stratégiáját (Bryan & Bryant 1999, Reid *et al.* 1999, 2000) és a fiókák kelése utáni testtömegvesztését. A hűtött és a kontroll fészkek tojóinak időbeosztása között a hűtés időtartama alatt és után olyan robusztus különbségek vannak, amik a fészkek alacsony száma ellenére is szignifikánsnak bizonyultak.



5. ábra. A tojó által egy-egy látogatáskor a fészkekbe vitt préda átlagos tömege (cg) a hűtött (folytonos vonal) és a kontroll fészkekben (szaggatott vonal) a fiókák kelése utáni 2. naptól a 6. napig a délelőtti 4 órás megfigyelési időszakban, a kelések átlagos dátumára korrigálva. Fig. 5. Mean load mass (cg) provisioned by the females in the cooled (solid line) and the experimental nests (staggered line) between the 2nd and 6th day after hatching in the morning observation period (4 hour). Estimations are corrected for the average laying date.

Eredményeinket a fiókák növekedésének és termoregulációjának illetve a tojók viselkedésének, feladatainak és testtömegváltozásának szempontjából értékeljük. Mind a fészekhagyó, mind a fészeklakó fiókák ektotermek keléskor, testhőmérsékletük szabályozásának képessége fokozatosan alakul ki (Mertens 1977). Az egyre növekvő anyagcsere rátájú, rendszeresen táplálkozó, magukra hagyva összebújó fiókák melegen tartásának feladata különbözik az alacsonyabb anyagcsere rátával rendelkező, szülők által nem táplált, csak a hőmérsékletkülönbség és a fészekszigetelés által meghatározott dinamikával hűlő embriók melegen tartásától. Mertens (1977) különböző korú, méretű és fejlettségű szécinege fészkealjakon végzett, rövidtávú hőmérséklet manipulációs kísérletei azt mutatják, hogy a termoregulációval egyáltalán nem rendelkező fiókák testhőmérséklete csak késéssel követi a külső hőmérsékletet és a 8 grammnál nehezebb fiókák anyagcsere rátája már növekszik a külső hőmérséklet csökkentésének közvetlen hatására. Hasonló kritikus testtömegértéket találtak kékcinkék (Thomas *et al.* 2001) vizsgálatokor is. A csupasz, rossz hőszigetelésű fiókák összebújással is védekeznek a lehüléssel szemben, amivel a felület/tömeg arányt csökkentik. Az egész fészkealjat a mohából és szőrből álló fészkek szigeteli alulról és oldalról. Mind a külső hőmérséklet követésének latenciája, mind a tolerált hőmérséklettartomány nagysága növekszik a fiókák testtömegének növekedésével. A tömeg/felület arány javulása és a hőszigetelést javító pihetollak megjelenése után a szécinege fiókák a költés 8-9 napjára széles hőmérséklet tartományban képessé válnak testhőmérsékletük fenntartására (Mertens 1977, Perrins 1979).

Mind a tojások, mind a fiókák melegen tartásának energiaigénye függ a külső hőmérséklettől. A lehülés sebessége a környezet és a tojások (fiókák) hőmérséklete közti különbséggel növekszik, és a visszamelegítés energiaigényes (Drent 1975, Haftorn & Reinertsen 1985), amit fiókák melengetésekor is elsősorban a tojó fedez (Pearson 1994, Ricklefs & Williams 2003). A széncinege tojók hűtött fészkekben 50%-al hosszabb futamban kotlanak és ritkábban hagyják magukra a tojásokat (Botár 2001). Egy-két fészkek hosszabb időtartamú hűtésekor Haftorn (1988) szintén azt találta, hogy a hűtés hatására a tojók beüléseinek hossza növekszik. Hűvösebb költési időszak is hosszabb futamú kotláshoz és az energia szükséglet emelkedéséhez vezet (Haftorn & Reinertsen 1985). Ez a tojók részéről energetikai szempontból igen hatékony stratégia: a hosszú beülések az energiaigényes visszamelegítések gyakoriságát csökkentik. A beülések alatt a tojó belső energiaraktáira támaszkodik, átlagos testtömege hidegben csökken (Botár 2001). A fiókás fészkek kotlási dinamikájáról csak elszórtan találunk adatokat (Sanz & Tinbergen 1999). Ezek azt mutatják, hogy ugyan egyre csökkenő mértékben, de a kelést követő héten a tojók idejük nagyobb részét még a fészken töltik és a melengetési futamok hossza a nap és a szezon folyamán csökken a hőmérséklettel (Sanz & Tinbergen 1999). Eredményeink annyiban egyeznek Sanz és Tinbergen eredményeivel, hogy a kotlásintenzitás eleve alacsonyabb a fiókás fészkekben, mint a tojásokat tartalmazókban, és a hét folyamán felére csökken mind a hűtött, mind a kontroll fészkekben, valamint délután alacsonyabb, mint délelőtt. A tojók kotlásintenzitását a hűtés nem befolyásolta, ellenében a tojásokon kotló tojókéval.

A hűtött fészkü tojók a fiókák korától függetlenül, fészekhűtés alatt rövidebb, átlagosan 12 perces futamokban melengettek, míg a kontroll csoportban a kezdetben átlagosan húsz perces beülési idő csökkent a 6. napra tizenkét percre. Délután rövidebb futamokban melengetik a fiókáikat a tojók. A délutáni adatokban nem találtunk a melengetési futamok átlagos hossza közt különbséget, ami azt valószínűsíti, hogy a két csoport tagjai nem követnek a hűtéstől függetlenül két különböző melengetési stratégiát. Ezek az eredményeink ellentmondásban vannak Sanznak és Tinbergennek (1999) azokkal az eredményeivel miszerint a melengetési futamok hossza, az inkubációs periódusban mutatott viselkedéshez hasonlóan növekszik a hőmérséklet csökkenésével. Fészkek alj-méret manipulációs kísérletükben azonban nem kontrolláltak napszakra, a napszak és a hőmérséklet hatását az elemzésekben sem választották szét.

A hűtés ideje alatt a tojók a kelés utáni napokban rövidebb futamokban kotlanak, az egész vizsgált időszakban rövidebb a táplálékkeresési idejük, ugyanakkor a fiókáknak hordott táplálék mennyiségét is legalább a kontroll tojókéval azonos szinten tartják. A hűtött fészkü tojók két látogatás között kevesebb időt töltenek táplálékkereséssel, mint a kontroll-csoport tagjai, ennek megfelelően gyakrabban de kisebb táplálékot vittek a fiókáiknak. Ez a két fészkecsoport között az egész vizsgált időtartamára, a délelőtti és délutáni időszakban egyaránt meglévő három perces különbség, (4. ábra) adódhat a táplálékkínálat csoportok közti, hűtéstől független különbségéből és a hűtés hatására megváltozott prédaválasztásból is. Amennyiben a territóriumok különbségéből adódik a prédák eltérése, akkor a kontroll és a hűtött

fészkü hímek által hordott táplálék mérete és látogatásszáma közt is hasonló különbséget várnánk, de nem kapunk (Benkő *et al.* kézirat).

A rövidebb melengetési futamoknak és gyakoribb etetésnek alapvetően két, egymást nem kizáró oka lehet. A magukra hagyott fiókák testhőmérséklete lassabban csökken, mint a tojásoké, ráadásul etetéssel hőtermelésük jelentős mértékben növelhető (Cappell *et al.* 1997, Hohtola 2003, Marjoniemi 2002, Chastel & Kersten 2002).

Míg a tojásokon kotló tojók energiafelhasználást minimalizáló egyetlen stratégiája a kotlás ritka megszakítása, amit a beülések hosszának megnövelésével érnek el, addig a fiókákat melengető tojók gyakoribb etetéssel is biztosíthatják a fiókák testhőmérsékletének fenntartásához szükséges megnövekedett energiamennyiséget. A táplálkozással járó hőtermelést (HIF: Heat increment of feeding) madarak és emlősök körében a kilencvenes évek végétől kezdték vizsgálni (Hohtola 2002). Mind ökörszem (*Troglodytes aedon*, Chappell *et al.* 1997), mind japán fűrj (*Coturnix coturnix japonica*, Marjoniemi 2002), mind ektoterm mind endoterm fiókákat vizsgálva jelentős hőképződést mértek. Endoterm fiókák és felnőtt madarak körében a fehérjedús táplálás csökkenti az energetikailag kedvezőtlenebb, aktív - izommozgásból (didergésből) adódó - hőtermelést. Nyitott kérdés, hogy míg az időbeosztás részletei nagyban eltérnek, a kotlásintenzitást magát proximálisan milyen mechanizmusok szabályozzák ugyanarra az értékre a hűtött és a kontroll csoportban.

A melengetés és etetés dinamikája megváltozhat a tojók szükségletei miatt is.

A melengetés gyakoribb megszakítása

a tojó számára (is) gyakoribb táplálkozási lehetőséget biztosít. Az irodalmi adatokkal összhangban minden tojó tömege jelentősen csökkent a fiókák kelése utáni héten. A hűtött fészkü tojók jóval nagyobb tömegvesztése a fiókák kelése utáni héten azt mutatja, hogy a tojók nem tudják tömegvesztés nélkül kompenzálni a hűtés hatását. A kisebb testtömeg energetikailag kedvezőbb a gyakrabban etető hűtött fészkü tojóknak, emellett a zsír és protein tartalékok felhasználásából származó energiatöbblet a melengetési futamok hosszának további rövidülése ellen hathat.

A fiókák melegen tartásának megnövekedett energiaigénye tehát közvetve és közvetlenül is nagyobb mértékű tömegvesztéshez vezethet. Azonban a testtömegvesztés ebben az időszakban is költséges. Előfordul, hogy rossz kondíciójú tojók hideg időjárás vagy fészkekhűtés esetén testtömeg-csökkenéssel nem tudván kompenzálni a körülmények romlását, a fiókák kelése után elhagyják fészkeiket. Vizsgálataink során találtunk erre utaló példát (Mészáros *et al.* 2006). A kikeletlen tojásokon kotló tojó esete viszont azt mutatja, hogy az átlagoshoz hasonló testtömeg-csökkenést már egy fióka kikelése mellett is lehetséges. Ez esetben a megnövekedett látogatásszám se közvetve (adaptív súlyvesztés) se közvetlenül (stressz hipotézis) nem magyarázza a tömegcsökkenést, hisz ez a tojó jóval kevesebbet etetett társainál. Mindent összevetve a tojók testtömegváltozására vonatkozó eredményeink azt a hipotézist támasztják alá, hogy a fiókák kelése a tojók tömegvesztését feltétel nélkül kiváltja. Valószínűleg a tömegvesztés felét jelentő vízvesztés (Woodburn & Perrins 1997) mindjárt a fiókák kelése után, idegi szabályozás révén, elkerülhetetlenül bekövetkezik, vi-

szont a zsír és proteinvesztésből adódó tömegvesztés egy része a körülmények függvénye szerinti időzítésben és mértékben történik. Korábbi, széncinegére vonatkozó saját (Tóth *et al.*, 2001 kézirat) és mások (Woodburn 1997, PhD thesis, Oxford) publikálatlan eredményei alapján nem vártuk, a hímek kezeléstől független, kisebb mértékű testtömegcsökkenését. A széncinege hímek általában tartják a tömegüket a költés alatt (Haftorn 1989). Tömegvesztésük táplálékhiányra, rossz költési körülményekre utal.

Köszönetnyilvánítás. Köszönjük az OTKA 2222, az OTKA F006246, az OTKA T 029767, az FKFP 0602/1999 és a Pro Renovanda Cultura Hungariae Alapítvány támogatását. Egyik névtelen bírálónk alapos, szakszerű és részletes bírálata sokat segített a kézirat minőségének javításában. Köszönjük.

Irodalomjegyzék

- Antal, K. 2001. Fészekpredátor jelenlétének hatása fiókáikat etető széncinege szülők viselkedésére. – ELTE TTK, szakdolgozat.
- Balázs, A. 2001. Fészekpredátor hatása széncinege szülők testsúlyára és a fiókáknak hordott táplálék mennyiségére a középső etetési periódusban. – ELTE TTK, szakdolgozat.
- Botár, A. 2001. Odűhűtés hatása széncinege szülők viselkedésére és kondíciójára a költés alatt. – ELTE TTK szakdolgozat
- Bryan, S. M. & D. M. Bryant 1999. Heating nest-boxes reveals an energetic constraint on incubation behaviour in great tits, *Parus major*. – Proc. R. Soc. Lond. B 266: 157-162.
- Chappell, M. A., Bachman, G. C. & K. A. Hammond 1997. The heat increment of feeding in house wren chicks: magnitude, duration, and substitution for thermostatic costs. – J. Comp. Physiol. B. 167: 313-318.
- Chastel, O. & M. Kersten 2002. Brood size and body condition in the House Sparrow *Passer domesticus*: the influence of brooding behaviour. – Ibis 144: 284-292.
- Conway, C. J. & T. E. Martin 2000. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. – Behav. Ecol. 11: 178-188.
- Dawson, R. D., Lawrie, C. C. & E. L. O'Brien 2005. The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. – Oecologia 144: 499-507.
- Drent, R. H. 1975. Incubation, Pp. 333-420. In: Farner, D. S. & King, J. R. (eds.), Avian biology V. - Academic Press, New York.
- Drent, R. H. & S. Daan 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. – Ardea 68: 225-252.
- Farkas, R. 2000. Széncinege szülők aktivitása a korai és a középső etetési szakaszban. – ELTE TTK, szakdolgozat
- Greno, J. L., Belda, E. J., & E. Barba, 2008. Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. – J. Avian Biol. 39: 41-49
- Haftorn, S. 1988. Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the 'physiological zero temperature' during the absences from the nest. – Ornis Scand. 19: 97-110.
- Haftorn, S. 1989. Seasonal and diurnal body-weight variations in titmice, based on analyses of individual birds – Wilson Bull. 101: 217-235.
- Haftorn, S. & R. E. Reinertsen 1982. Regulation of body temperature and heat transfer to eggs during incubation. – Ornis Scand. 13: 1-10.
- Haftorn, S. & R. E. Reinertsen 1985. The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit (*Parus caeruleus*). – Auk 102: 470-478.
- Haftorn, S. & R. E. Reinertsen 1990. Thermoregulatory and behavioral responses during incubation of free-living female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. – Ornis Scand. 21: 255-264
- Halpern, B., Tóth, Z. & L. Pásztor 1997. Weight change patterns in breeding Great Tits (*Parus major*). – Ornis Hung. 7: 1-17.
- Hand, D. J. & C. C. Taylor 1987. Multivariate Analysis of Variance and Repeated Measures - A practical approach for behavioural scientists. – Chapman & Hall, London.
- Hohtola E. 2002. Facultative and obligatory thermogenesis in young birds: a cautionary note. – Comp. Biochem. Phys. A. 131: 733-739
- Keller, L. F. & A. J. van Noordwijk 1994. Effects of local environmental-conditions on nestling growth in the Great Tit *Parus major* L. – Ardea 82: 349-362.
- Marjoniemi K. 2000. The effect of short-term fasting on shivering thermogenesis in Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix japonica*): indications for a significant role of diet-induced/growth related thermogenesis. – J. Therm. Biol. 25: 459-465.

- Mertens, J. A. L. 1977. Thermal conditions for successful breeding in great tits (*Parus major* L.). 1. Relation of growth and development of temperature regulating in nestling great tits. – *Oecologia* 28: 1-29.
- Mészáros, A., Tóth, Z. & L. Pásztor 2006. Body mass of female great tits (*Parus major*) at egg laying. – *J. Ornithol.* 147: 414-418.
- van Noordwijk, A. J., McCleery, R. H. & C. M. Perrins 1995. Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. – *J. Anim. Ecol.* 64: 451-458.
- Norberg, R. A. 1981. Temporary weight decrease in breeding birds may result in more fledged young. – *Am. Nat.* 118: 838-850.
- Pearson, J. T. 1994. Oxygen consumption rates of adults and chicks during brooding in king quail (*Coturnix chinensis*). – *J. Comp. Physiol. B.* 164: 415-424.
- Perrins, C. M. 1979. *British Tits*. - Collins, London.
- Reid, J. M., Monaghan, P. & G. D. Ruxton 1999. The effect of clutch cooling rate on starling, *Sturnus vulgaris*, incubation strategy – *Anim. Behav.* 58: 1161-1167.
- Reid, J. M., Monaghan, P. & G. D. Ruxton 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. – *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267: 37-41.
- Ricklefs, R. E. & J. B. Williams 2003. Metabolic responses of shorebird chicks to cold stress: hysteresis of cooling and warming phases. – *J. Exp. Biol.* 206: 2883-2893.
- Sanz, J. S. & J. Moreno 1995. Mass loss in brooding female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: no evidence of reproductive stress. – *J. Avian Biol.* 26: 313-320.
- Sanz, J. J. & J. M. Tinbergen 1999. Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the great tit *Parus major*. – *Behav. Ecol.* 10: 598-606.
- SPSS Inc. 1998. *SPSS/PC+ Statistics 9.0 for the IBM PC and PS/2*. – SPSS Inc., Gorichem, The Netherlands.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. – Oxford University Press, Oxford.
- Szép, T., Barta, Z., Tóth, Z. & Z. Sívári 1995. Use of an electronic balance with bank swallow nests: a new field technique. – *J. Field Ornithol.* 231: 1-11.
- Thomas, D.W., Blondel, J. & P. Perret 2001. Physiological ecology of Mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*) 1. A test for inter-population differences in resting metabolic rate and thermal conductance as a response to hot climates. – *Zool. Anal. Complex Sy.* 104: 33-40.
- Tóth, Z. & L. Pásztor 1997. Behaviour can be studied by weighing. – *Adv. Ethology* 32: 302-304.
- Tóth, Z., Farkas, R. & L. Pásztor 2000. Does body mass show the quality of parenting in birds? (kézirat)
- Weathers, W. W. & K. A. Sullivan 1989. Nest attentiveness and egg temperature in the Yellow-Eyed Junco. – *Condor* 91: 628-633
- Winkel, W. & H. Hudde 1997. Long-term trends in reproductive traits of tits (*Parus major*, *P. caeruleus*) and Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. – *J. Avian Biol.* 28: 187-190.
- Woodburn, J. R. V. & C. M. Perrins 1997. Weight change and the body reserves of female blue tits *Parus caeruleus* during the brooding season. – *J. Zool.* 243: 789-802.

