

Az etetési aktivitás jellemzőinek vizsgálata széncinegéken (*Parus major*)

MÉSZÁROS ANITA¹ - MUNKÁCSY GYÖNGYI¹, TÓTH ZOLTÁN ÉS PÁSZTOR ERZSÉBET



Mészáros, A., Munkácsy, G., Tóth, Z. and Pásztor, E. 2009. Characterisation of nestling provisioning in great tits (*Parus major*) – Ornis Hung. 17-18: 46-53.

Abstract We characterized the reproductive effort of great tits (*Parus major*) feeding their nestlings by a food allocation index and analysed its within- and between-individual, day to day variations with automated weighing of their nests under natural conditions (Tóth *et al.* 1991). We selected eight nests by random sampling from the nests weighted automatically over the feeding period at the nestbox site of the Biological Station of the Eötvös University within 1993-2003. The broods differ in a great extent in the profiles of the visit rate, mean prey mass and nestling provisioning. However, neither the average visit number per day nor the mean prey mass of the broods changes significantly while the daily amount of food per nestling slightly and significantly increases with the age of the nestlings. The allocation index does not differ significantly between the observed periods. The parent birds eat 29% of the collected food at least and give 71 % to the nestlings while the amount of the collected food varies in a wide range. In agreement with the model of (van Noordwijk & de Jong 1986) this leads to positive relation between the amount of food eaten by parents and given to the nestlings.

Key words: food allocation, automated-weighing, body mass, load size, visit rate

Összefoglaló Fiókáikat etető széncinegék (*Parus major*) szaporodási befektetését egy táplálék allokációs indexszel jellemeztük és ennek az indexnek az egyeden belüli és egyedek közti variációját vizsgáltuk természetes körülmények között automatizált fészektömeg-mérés alapján (Tóth *et al.* 1991). A vizsgálathoz véletlenszerűen választottunk ki nyolc fészket az ELTE Gödi Biológiai Állomásán, 1993-2003 időszakban, automatizált súlyméréssel követett fészkelések közül. A fészkek nagymértékben különböznek egymástól abban, hogy a vizsgált periódusban hogyan alakul a látogatásszám, az átlagos prédátömeg és a fiókáknak hordott összes táplálék mennyisége. Ha azonban az összes fészkek átlagát nézzük, se az átlagos látogatásszám, se az átlagos prédátömeg, nem változik szignifikánsan a fiókák korával (9-16 napos fiókákat vizsgálva), míg az egy fiókára jutó táplálék mennyisége enyhe növekedést mutat. Hasonlóképpen, míg az egyes egyedek táplálékallokációs indexe szignifikánsan különbözhet egymástól, addig a tojók és a hímek átlagos allokációs indexe közt nincs szignifikáns különbség. Az allokációs index nem mutatott szignifikáns stádiumfüggést sem (két blokkot különítve el: 6-10 napos, ill. 11-16 napos fiókák esetében). A madarak átlagosan maximum az összes talált táplálék ~71%-át adják a fiókáiknak, minimálisan ~29%-át pedig maguk eszik meg. Eközben a fiókáknak hordott táplálék mennyisége nagymértékben variált a fészkek között. (van Noordwijk & de Jong 1986) modelljével összhangban mindez pozitív összefüggést eredményez az etető madarak által elfogyasztott és a fiókáknak hordott táplálék napi mennyisége között.

Kulcsszavak: táplálék-allokáció, automata súlymérés, testtömeg, táplálék tömeg, etetés-szám

ELTE Genetikai Tanszék, Populációbiológiai Csoport, 1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c. Mészáros, A., e-mail: meszianita@gmail.com; Pásztor, E., e-mail: lipz@falco.elte.hu

1. Bevezetés

A madarak viselkedésokológiai kutatásának klasszikus problémája, hogy hogyan hat a megszerezhető táplálék mennyisége a szülők és a fiókák közti táplálékmegosz-

tásra (acquisition and allocation problem). van Noordwijk & de Jong (1986) megmutatták, hogy amennyiben egyes territóriumok között nagyok a különbségek a fellelhető prédák mennyiségét tekintve (vannak „gazdag-” és „szegény-családok”), viszont

¹ megosztott első szerzők

a fiókákat etető szülők nem különböznek nagymértékben abban, hogy a prédák hányad részét vigyék a fészekbe, azaz az allokációs arány csak kismértékben variál, akkor pozitív korrelációt várunk a szülők és a fiókák által elfogyasztott táplálék mennyisége között. A gazdagabb táplálék-ellátottságú területtel rendelkező madaraknál a szülők is többet esznek és a fiókáknak is többet adnak. Fordított helyzetben: ha a területek táplálékellátottságában nincsenek nagy különbségek, viszont a családok más-más arányban osztják meg a talált táplálékot maguk és fiókáik között, akkor negatív összefüggést várunk a szülők által megevett táplálék és a fészekbe hordott táplálék között. Az elmélet tesztelésére azonban csak speciális esetekben van lehetőség pl. Brown (2003). Mivel nehezen mérhető, hogy a szülőmadarak mennyi táplálékot fogyasztanak két látogatás között, így nem találtunk olyan cikket, melyben természetes populációkban táplálék-allokációt vizsgálnak szülők és fiókák között. Az etetési aktivitás három fontos jellemzőjét viszont, a látogatásszámot, a fiókáknak hordott táplálék minőségét és mennyiségét a *Parus* genus különböző fajainál (*P. major*, *P. caeruleus*, *P. gambeli*, *P. montanus*) közvetlen megfigyeléssel többször is meghatározták. Royama (1966) vörösfenyő-erdőben élő széncinegéken végzett kutatása során egyértelmű negatív kapcsolatot talált a látogatásszám és az átlagos prédatömeg között. van Balen (1973) megállapította, hogy a széncinegeszülők a fiókák 7 napos kora után többet látogatnak, ha az átlagos prédatömeg kisebb. Woodburn (1997) látogatásszámlálók adatain, automatizált fészektömeg-méréseken és fotózáson alapuló kutatásai pedig bizonyítják, hogy széncinegéknek a látogatásszámok telítődnek a fiókák 9-16. napja között, s ebben az etetési időszakban legnagyobb

az átlagos prédatömeg és az összes hozott táplálék mennyisége is.

Kacelnik (1984) seregélyeken (*Sturnus vulgaris*) végzett táplálék-manipulációs kísérlete szerint a fiókaszám és az időegység alatt begyűjthető táplálék mennyiségének növekedésével a táplálék-allokációs arány is nő. Későbbi kísérletükben (Kacelnik & Cuthill 1990) etetőre szoktatott seregélyek táplálékfogyasztását és táplálékkelvitelét nézték. A kísérletben változtatták az etető fészektől való távolságát, valamint megnövelt és a lecsökkentett fészekaljakat hoztak létre. Azt az eredményt kapták, hogy a táplálékallokáció (azaz, hogy a fiókák hányad részét kapják az összegyűjtött tápláléknak) mértéke a megnövelt fészekaljban nagyobb, mint a csökkentettben, és ez az arány mindkét fészekaljban magasabb a közelebbi etető mellett, amikor nagyobb az időegység alatt elérhető táplálék mennyisége. Martins és Wright (1993) sarlósfecskék (*Apus apus*) fiókaszám-manipulációs kísérletében közvetetten becsülték a táplálék-allokációs arányt: a megnövelt 3-fiókás fészekben a hozott préda összes tömegében növekedést tapasztaltak, bár az egy fiókára jutó táplálék mennyiség csökkent; a szülők ugyanakkor kevesebb táplálékot fogyasztottak, mint a manipulálatlan fészekben.

Az általunk alkalmazott nagy pontosságú (0,01 g) automatizált fészektömeg-mérés és a folyamatos adatrögzítés lehetővé teszi, hogy egy minimum-becslést adjunk a szülő madár által elfogyasztott táplálék mennyiségéről két fészek-látogatás között az esetek többségében. Így meg tudjuk becsülni, hogy a fiókák, a szülők által összesen gyűjtött táplálékból maximálisan hányad részt kapnak. Korábbi, nem publikált eredményeink (10 fészek vizsgálata, a fiókák 3, 7, 11 és 15 napos korában mérve) azt mutatják, hogy amíg a látogatásszámban és a fészekbe hor-

dott táplálék mennyiségében nagyok a különbségek (min.: 21 g, max.: 55 g), addig a fiókáknak adott táplálék mennyisége és a tojók testtömege közt erős, pozitív összefüggés áll fent. A nagyobb testtömegű tojók több táplálékot hordtak a fiókáknak. A tojók által elfogyasztott táplálék mennyisége feltételezhetően növekszik a testtömegükkel, hisz mind az alapanyagcsere ráta, mind a repülés energiaköltsége növekszik a testtömeggel. Ez alapján azt vártuk, hogy az elfogyasztott és a fiókáknak adott táplálék mennyisége is pozitív összefüggésben van. Ez egyben azt is jelenti, hogy az elérhető táplálék mennyiségének függvényében kevéssé változik, hogy a fiókák a táplálék hány százalékát kapják, vagyis az egyedek között nagyobb a különbség abban, hogy mennyi táplálékot találnak, mint abban, hogy ennek hányad részét adják a fiókáknak.

2. Anyag és módszer

A vizsgálathoz szükséges adatokat az ELTE Gödi Biológiai Állomásán kialakított odútelepen fészkelő széncinegék (*Parus major*) fészkeinek mérésével nyertük. Vizsgálataink helyszínén a kicsiny, 6-9 tojásos széncinege-fészkek aljak jellemzőek, amire a terület park jellegéből adódó alacsonyabb táplálékellátottság lehet a magyarázat.

A gödi odútelepen 1993 és 2003 között folyt adatgyűjtés a Tóth Zoltán által kifejlesztett számítógépes tömegmérő rendszer és szoftver segítségével (Tóth *et al.* 1991). E rendszer részeként speciális odúkat használtunk, melyek lehetővé teszik a természetes populációban zajló események folyamatos, zavartalan nyomon követését (részletes leírást ld. Botár 2001, Halpern *et al.* 1997). Az adatrögzítést és az adatok előzetes feldolgozását a „*The Visitor*” nevű számítógé-

pes programcsomag teszi lehetővé (Cuthill *et al.* 2000, Halpern *et al.* 1997, Krebs *et al.* 1999, Krebs & Magrath 2000, Rands & Cuthill 2001, Woodburn & Perrins 1997, Szép *et al.* 1995).

A vizsgálat két lépcsőben történt. Először véletlenszerűen kiválasztottunk 8 fészket az 1993-2003 között mért 30 gödi fészkek közül. Az adatelemzés eredetileg a fiókák 9-16 napos kora közötti időszakra vonatkozott. Később ezt kiegészítettük a 6-8 napos fiókákat etető madarak adataival. Két fészeknél nem volt mérés a vizsgált időszak valamely intervallumában: az egyiket csak a 9. naptól, a másikat a 8. naptól mértük.

Előfordult, hogy egy-egy napnál (az esetek 6,5 %-ban) nem volt teljes a mérés, néhány óra (pl. áramszünet miatt) kimaradt, ilyenkor a látogatásszámokat korrigáltuk, hogy megkapjuk a teljes (becsült) napi értéket. A korrigálást a fiókák 9-16 napos kora között úgy végeztük, hogy a hiányzó intervallumot a fészkek többi napjának ugyanazon időbe eső látogatásszámainak átlagához arányosítottuk, mert ebben az időszakban, a látogatásszámban telítődést tapasztaltunk. A feldolgozás során a program szétválasztotta a tojó- és hím látogatásokat, ahol ezt a két madár közti testtömeg különbség lehetővé tette. A korai időszakban a tojó a fészkekben éjszakázik, így a reggel kirepülő madár biztosan a tojó. A szülők közt lévő testtömeg-különbség a kelés utáni 10. nap után már nem változik jelentős mértékben, s ez általában lehetővé teszi, hogy azokon a napokon is meghatározzuk a látogató madarak nemét, amikor a tojó nem éjszakázik a fészkekben. Ha túl közel volt egymáshoz a két madár tömege, akkor egyes napokon vagy egy-egy napszakaszban nem lehetett megmondani, hogy a látogatás a hím vagy a tojó madaré volt-e. A tojók testtömege az első héten 10 %-kal csökken, ezért vannak

olyan fészkek, amikben az etetés első és utolsó szakaszában jól elkülönül testtömeg alapján a két madár, a középső egy-két napon viszont nem.

A táplálék-allokáció vizsgálatához szükség volt a két nem szétválasztására, hiszen precíz tömegváltozások kellettek. A madarak távozási tömegeiből megkaptuk a madár átlagos tömegét, a pozitív fészektömeg-változásokból a napi átlagos prédátömeget, a két látogatás közti testtömeg-növekedésből pedig annak átlagait, mindegyiket nemenként. Végso lépésben a napi adatokat egy látogatásrekordba rendeztük, melyből nemenként kiszámoltuk az összes bevitt zsákmány tömegét (a):

$$a = \bar{p} * v \quad (1)$$

ahol ($\bar{p}$), az átlagos prédátömeg, (v) pedig a napi látogatásszám;
a napi összes testtömeg-növekedést (b):

$$b = (z / n) * \bar{m} * v \quad (2)$$

ahol (z) a testtömeg-növekedéses kinn létek napi száma. (n) a mérhető testtömeg változással (növekedő, csökkenő, változatlan testtömeg) járó kinn létek száma. (v) a napi látogatásszám (ebben bent vannak azok a látogatások is, amikor nem lehetett mérni, hogy mennyit evett, mert pl. fiókaürüléket vitt ki a fészkekből), és ($\bar{m}$) a kinn létek alatti testtömeg-növekedés napi átlagát adja meg; majd ezek ismeretében a táplálék-allokációt:

$$e = a / (a + b) \quad (3)$$

ahol (a) a fészkekbe hordott zsákmány tömege és (b) a madár napi összes testtömeg-növekedése.

A fenti paramétereket használva, az ($a+b$) összeg megadja az egy nap *minimálisan*

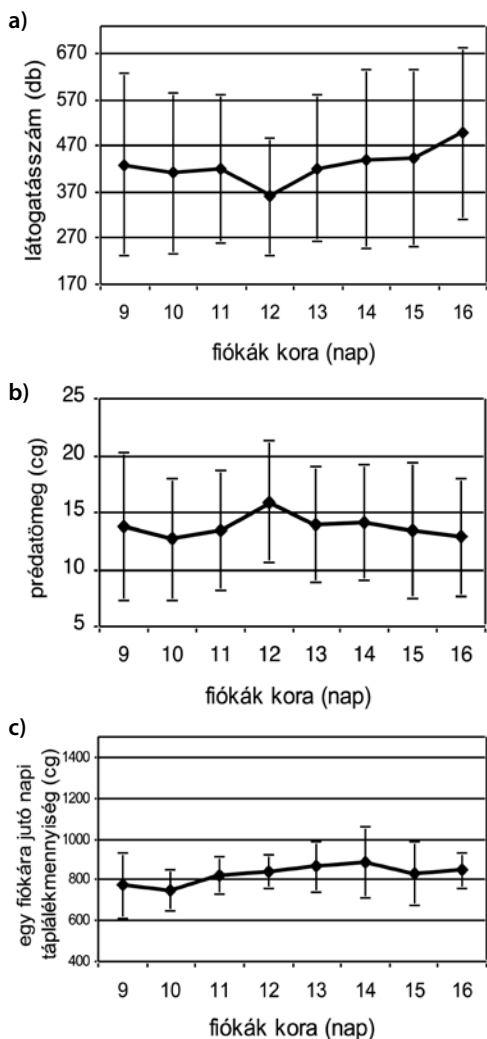
gyűjtött táplálék mennyiségét. A (b) valószínűségét ugyanis alábecsüljük a számításaink során: a szabadon mozgó madár, repülés, ugrálás közben az elfogyasztott táplálék egy részét energiaként azonnal hasznosítja, melynek mennyiségéről mi nem kapunk információt a mérés folyamán.

Minden fészken belül lineáris regressziót végeztünk a fiókák korával a látogatásszámmra, az átlagos prédátömegekre és az összes fészkekbe hordott táplálék mennyiségére.

Az allokációs-index vizsgálatához kevert általános lineáris modelleket alkalmaztunk (GLM: General Linear Modell), melyekben a fészkek random faktorként szerepel. A szülő ill. fióka által evett táplálék mennyisége közti összefüggés megállapításához random tényezős GLM-ben független változóként a szülő által elfogyasztott táplálék mennyiségét, koválozóként pedig az összes hozott préda mennyiségét használtuk. A statisztikai elemzéseket az SPSS (10.0) segítségével végeztük.

3. Eredmények

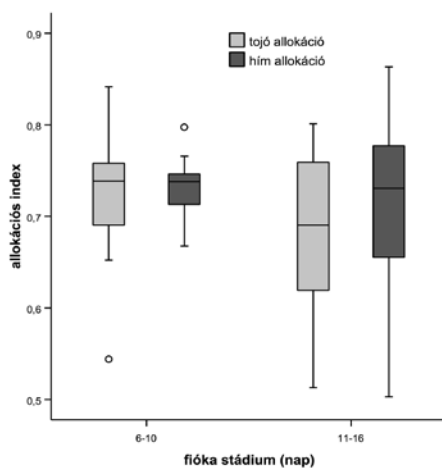
A látogatásszám két fészkekben szignifikánsan csökkent, négyben pedig szignifikánsan növekedett a fiókák korával. A fészkek napi átlagos látogatásszámában viszont nincs sem növekedés, sem csökkenés ($F_{1,6} = 2,86$, $p = 0,14$; 1a. ábra). Az átlagos prédátömeget illetően öt fészkekben volt szignifikáns változás. Három fészkeknél szignifikánsan nőtt, kettőnél pedig szignifikánsan csökkent a prédák átlagos tömege. A fészkekbe hordott prédák napi átlagos tömegében azonban nem volt megfigyelhető trend ($F_{1,6} = 0,02$, $p = 0,91$; 1b. ábra). A fiókáknak hordott táplálék mennyisége egy fészkekben szignifikánsan csökkent, két fészkekben szignifikánsan nőtt. Az egy fiókára jutó táplálék mennyi-



1. ábra A látogatásszám (a), az átlagos prédátömeg (b) és az egy fiókára jutó táplálék (c) átlaga és szórása a fiókák 9-16 napos kora között. Az egy fiókára jutó táplálék mennyiségének napi átlaga szignifikáns növekedést mutat.

ségének napi átlaga enyhe, de szignifikáns növekedést ($F_{1,6} = 8,41$, $p = 0,027$) mutat (1c. ábra).

A **táplálékallokációs-index** variálásának elemzésébe azt a hat fészket vontuk be, amelyekben a nemek elkülöníthetők voltak. Tojók esetében az átlag $0,70 \pm 0,014$ SE,



2. ábra Stádiumfüggés vizsgálata abban az 5 fészekben, amelyekben mindkét stádiumból voltak adatok. A hímek (első stádiumban 17 adat, másodikban összesen 22) és a tojók (első stádiumban 21, másodikban összesen 29 adat) allokációs indexeinek „boxplot”-jai az etetési időszak két stádiumában.

hímeknél az átlagos allokáció $0,72 \pm 0,12$ SE. A két nem átlagos allokációja $0,71 \pm 0,007$ SE, ami azt jelenti, hogy a madarak az egy nap alatt talált tápláléknak maximum ~71%-át a fiókáiknak adják, a maradék ~29%-t maguk eszik meg. Megvizsgáltuk, vajon függ-e ez az arány a fiókák korától. A **stádiumfüggés** vizsgálatának érdekében két blokkot különítettünk el: 6-10 napos, ill. 11-16 napos fiókákat etető szülők allokációját hasonlítottuk össze abban az 5 fészekben, amelyekben mindkét stádiumból voltak adatok (2. ábra). Az allokációs-index nem mutatott szignifikáns stádiumfüggést sem a hímek ($F_{1,5,43} = 0,151$; $p = 0,71$), sem a tojók esetében ($F_{1,5,49} = 4,07$; $p = 0,09$). Hímek esetében a varianciák szignifikánsan különböznek (Levene-teszt: $p < 0,001$). A stádiumhatást ezért Welch próbával is megvizsgáltuk, s változatlanul úgy találtuk, hogy a két stádium átlagos allokációs indexe

között nincs szignifikáns különbség (Welch statisztika: 1,327, $d.f. = 1, 38,8$, $p = 0,256$). A 2. ábra jól mutatja, hogy míg az allokációs arány varianciája a 11-16 napig tartó időszakban jóval nagyobb a hímek esetén, mint azt megelőzően, a két stádiumban az allokációs arány mediánjai megegyeznek.

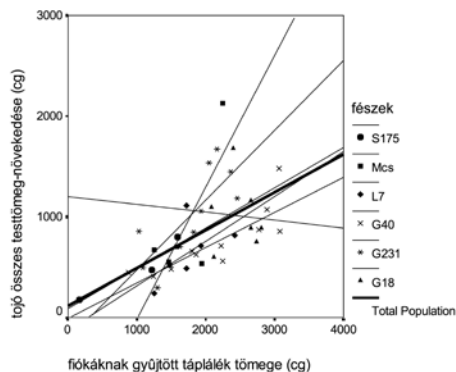
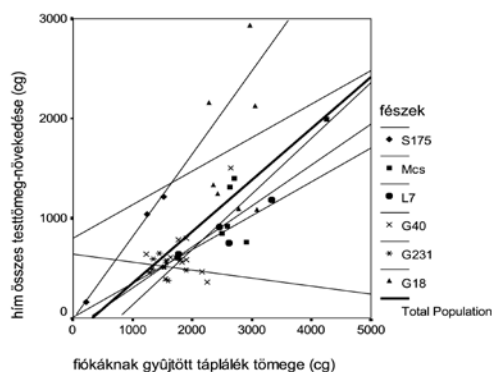
Az egyes **madarak közti** különbség megállapításához 6 fészek adatai álltak a rendelkezésünkre. Egyváltozós, egyetlen random faktort (egyed) tartalmazó GLM-modellben szignifikáns egyedhatást kapunk mind a hímek ($F_{5,36} = 8,404$; $p < 0,001$), mind a tojók esetében ($F_{5,36} = 2,53$; $p = 0,046$). Tojók között az allokációs index varianciájában nincs szignifikáns különbség (Levene-teszt: $p > 0,05$). Post-hoc tesztben Bonferroni korrekció mellett is azt találtuk, hogy a hímek közül egy egyed mindegyik másiktól, egy másik hím, pedig 2 egyed kivételével mind egyiktől szignifikánsan különbözik. Bonferroni korrekció mellett viszont egyik tojópár átlagos allokációs indexe közt sincs szignifikáns különbség. Mivel a hím-allokáció varianciája fészkek közt is különbözik (Levene-teszt: $p < 0,05$), többféle nem-paraméteres tesztet is végeztünk, amik egyöntetűen ugyanazt az eredményt adták, hogy hímek-

nél az allokációs index eloszlása egyedenként különbözik (pl. Kruskal Wallis teszt: $\chi^2_5 = 24,76$, $p < 0,0001$).

Az egyeden belüli összefüggések vizsgálata igazolta a fiókáknak hordott (a) és szülőik által evett (b) táplálék mennyisége közti pozitív korrelációt. Tojók és hímek esetében is erős szignifikáns összefüggést kaptunk a két változó átlaga között (tojók: $F_{1,35} = 22,58$; $p < 0,001$; hímek: $F_{1,35} = 12,594$; $p < 0,001$) (3.a és 3.b ábra). A hímek és a tojók esetében is azonban egy-egy madár (nem ugyanaz a fészek) eltér az átlagos trendtől.

4. Értékelés

A klasszikus etetési jellemzők vizsgálatával kapott eredményeink megegyeztek az irodalmi adatokkal, miszerint egy-egy populációban az átlagos látogatásszám és átlagos prédátömeg csekély mértékben ingadozik a fiókák 9 és 16 napos kora között (Woodburn 1997). Míg a viselkedésetológiában az egyedek átlagos viselkedését vizsgálják tulajdonságaik és a környezeti változók függvényében (Barta *et al.* 2002), addig az etológusok az egyedi viselkedést meghatározó



3. ábra A fiókáknak gyűjtött és a hímek (a) illetve tojók (b) által minimálisan megevett táplálék összefüggése a vizsgált 6 fészekben. A vastag egyenes tartozik az átlagos értékekhez, az azonos jelű pontok és a rájuk illesztett vékony egyenesek tartoznak egy-egy egyedhez.

mechanizmusokra kíváncsiak. Az egyedek jellemzőire és az átlagos viselkedésre vonatkozó eredményeink azonban arra figyelmeztetnek, hogy az átlagos viselkedésből nem lehet közvetlenül az egyes egyedek viselkedéséről információt szerezni. Az átlag mögött az egyedek igen változatos történetei rejlenek. A prédaméret, a látogatásszám, a hordott táplálék mennyiségének szezonon belüli pályái szignifikánsan és jelentős mértékben különbözhetnek. Ez azzal magyarázható, hogy napról napra sok, fészkenként különböző tényező határozza meg az egyes változók értékét, amelyek azonban összességükben nem változnak a fészkelés során. Ez azonban nem zárja ki, hogy a különböző fészkek egyedi jellemzői különböző mértékben és irányban akár tendenciózusan változzanak.

Miközben a fészkekbe hordott táplálék mennyisége egyedről-egyedre nagymértékben variál, az egyedek átlagos táplálék allokációját jellemző index csak kismértékben változik. Az allokációs arány kismértékű különbségei és a táplálékellátottság nagymértékű ingadozása a van Noordwijk & de Jong (1986) modell alapján várt pozitív összefüggést eredményezi a szülő által elfogyasztott táplálék és a fiókáknak hordott táplálék napi mennyisége között (3. ábra). A több táplálékot hordó madarak arányo-

san több táplálékot is fogyasztanak. Míg az eddigi, kísérleti vizsgálatok, azaz Kacelnik & Cuthill seregélyeken végzett etetéses kísérlete (1990), valamint Martins & Wright sarlófecske fiókaszámanipulációs kísérlete (1993) az allokációs arány megváltozását eredményezték, addig mintánkban az allokáció értékének fészkenkénti átlaga 0,71 körül mozog, vagyis a szülők az összes talált táplálékmennyiségből maximálisan 71%-t adnak a fiókáknak és minimálisan 29%-t eszik meg. A kísérleti és a terepi megfigyelésen alapuló eredmények közti különbségnek az lehet a magyarázata, hogy az allokációs arányt meghatározó tényezők átlagos hatása természetes körülmények között kiegyenlítődik, míg a kísérletek alapján egy-egy tényező hatása mutatható ki.

Köszönetnyilvánítás

Az adatgyűjtés a következő pályázatok segítségével valósult meg: OTKA T2222, F006246, T029767, FKFP 0602/1999. Külön köszönetet szeretnénk mondani Horváth Veronikának, valamint köszönet illet minden előttünk szakdolgozó hallgatót, akik az adatfelvétel, terepi jegyzőkönyvek vezetése és a gödi telep karbantartása révén hozzájárultak munkánk elkészüléséhez.

Irodalomjegyzék

- Barta, Z., Liker, A. & Székely, T. 2002. Viselkedés-ökológia: modern irányzatok. – Osiris, Budapest.
- Botár, A. 2001. Odúhűtés hatása széncinege szülők viselkedésére és kondíciójára a kotlás alatt. – szakdolgozat, ELTE TTK Genetika Tsz.
- van Balen, J. H. 1973. A comparative study of the breeding ecology of the great tit (*Parus major*) in different habitats. – *Ardea* 61: 1-93.
- Brown, C. A. 2003. Offspring size-number trade-offs in scorpions: an empirical test of the van Noordwijk and de Jong model. – *Evolution* 57: 2184-2190.
- Cresswell, W. & McCleary, R. 2003. How great tit maintain synchronisation of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. – *J. Anim. Ecol.* 72: 356-366.
- Cuthill, I. C., Maddocks, S.A., Weall, C.V. & Jones, E.K.M. 2000. Body mass regulation in response to changes in feeding predictability and overnight energy expenditure. – *Behav. Ecol.* 11: 189-195.
- Halpern, B., Tóth, Z. & Pásztor, E. 1997. Weight Change patterns in breeding Great tits. – *Ornis Hung.* 7: 1-17.

- Kacelnik, A. 1984. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. – J. Anim. Ecol. 53: 283-299.
- Kacelnik, A. & Cuthill, I. 1990. Central place foraging in starlings (*Sturnus vulgaris*). II. Food allocation to chicks. – J. Anim. Ecol. 59: 655-674.
- Krebs, E. A., Cunningham, R. B. & Donnelly, C. F. 1999. Complex patterns of food allocation in asynchronously hatching broods of Crimson Rosellas. – Anim. Behav. 57: 753-763.
- Krebs, E. A. & Magrath, R. D. 2000. Food allocation in Crimson Rosella broods: parents differ in their responses to chick hunger. – Anim. Behav. 59: 739-751.
- Martins, T. L. F. & Wright, J. 1993. Cost of reproduction and allocation of food between parent and young in the swift (*Apus apus*). – Behav. Ecol. 4: 213-223.
- Martins, T. L. F. & Wright, J. 1993. Brood reduction in response to manipulated brood sizes in the common swift (*Apus apus*). – Behav. Ecol. 32: 61-70.
- van Noordwijk, A. J. & de Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. – Am. Nat. 1: 137-142.
- Pásztor, E., Tóth, Z. & Farkas, R. 1999. Does body mass show the quality of parenting in birds? – publikálatlan kézirat.
- Rands, S.A., Cuthill, I.C. 2001. Separating the effects of predation risk and interrupted foraging upon mass changes in the Blue Tit *Parus caeruleus*. – Proc. R. Soc. Lond. B. 268: 1783-1790.
- Royama, T. 1966. Factors governing feeding rate, food requirements and brood size of nestling great tits (*Parus major*). – Ibis 108: 313-347.
- Szép, T., Barta, Z., Tóth, Z. & Sívári, Z. 1995. Use of an electronic balance with Bank Swallow nests – a new field technique. – J. Field Ornithol. 66: 1-11.
- Woodburn, J. W. 1997. Breeding ecology of the blue tit and great tit and possible effects of climate change. – PhD Thesis, Edward Grey Institute of Field Ornithology, University of Oxford.
- Woodburn, R. J. W. & Perrins, C. M. 1997. Weight change and the body reserves of female Blue Tits *Parus caeruleus*, during the breeding season. – J. Zool. 243: 789-802.

