

**Pipoly Ivett – Preiszner Bálint – Seress Gábor –
Vincze Ernő – Liker András**

Pannon Egyetem, Limnológia Intézeti Tanszék, Ornitológiai Kutatócsoport

Éghajlatváltozás erdőn, mezőn: a vadon élő állatok kutatásának tanulságai

Az élőlények környezetének klimatikus viszonyai a legfontosabb ökológiai tényezők közé tartoznak, amelyek meghatározzák az állatok és növények éves életciklusát, befolyásolják a populációkat alkotó egyedek szaporodási és túlélési sikerét, és hosszútávon az életmódban, viselkedési és morfológiai tulajdonságokban megfigyelhető evolúciós változásokat indukálhatnak.

Az utóbbi évtizedekben zajló, antropogén eredetű klímaváltozás ökológiai hatásait világszerte intenzíven kutatják. Mára fontos ismeretek halmozódtak fel az átlaghőmérséklet emelkedésének, a csapadékviszonyok megváltozásának és más, hasonló klimatikus változásoknak állatpopulációkra gyakorolt hatásairól. Az utóbbi években az is nyilvánvalóvá vált, hogy nem csupán az átlagos klimatikus viszonyok, hanem a klíma kiszámíthatósága is változik: az újabb modellek és a klimatikus adatsorok elemzése egyaránt azt mutatják, hogy a szélsőséges időjárási események (például a forró napok, hirtelen lehűlések, özvízszzerű esők) gyakorisága várhatóan emelkedni fog a jövőben. Tehát a természetes ökológiai rendszerekben élő állatok és növények is egyre gyakrabban lesznek kitéve ezen szélsőséges meteorológiai események hatásainak, és ma még nyitott kérdés, hogy a korábbi, kiszámíthatóbb klimatikus viszonyokhoz alkalmazkodott populációkat mennyire befolyásolják ezek a változások, esetleg veszélyeztetik-e hosszútávú fennmaradásukat. Egyelőre világviszonylatban is kevés olyan kutatás látott napvilágot, amelyekben a klímaváltozáshoz kapcsolódó szélsőségek hatásait elemezték vadonélő állatpopulációkban.

Kutatócsoportunk néhány éve kezdett ilyen vizsgálatokba. Ennek keretében madarak, pontosabban odúban fészkelő, rovarévő énekesmadarak szaporodási sikerét és utódgondozó viselkedését vizsgáljuk. Az általunk vizsgált fajok, amilyen a házi veréb (*Passer domesticus*) és a széncinege (*Parus major*), tipikus és gyakori elemei a hazai természetes (például erdei) és különböző mértékben antropogén hatás alatt álló (például tanyasi, nagyvárosi) élőhelyeknek, tehát jól tükrözhetik a jelenleg zajló változásokat az életközösségek egy viszonylag széles skáláján. Emellett, mivel ezek a madárfajok időszaksos rovarfogyasztók is, nem csak a klímaváltozás közvetlen (például élettani) hatásait mutatják, hanem a környezetüket érő szélesebbkörű hatásokat integrálhatnak, amilyenek például a vegetációs periódus megváltozásának továbbgyűrűző következményei. E fajokat viszonylag könnyű vizsgálni, például mesterséges odútelepek monitorozása révén, így megfelelő mennyiségű információ gyűjthető egy-egy populáció életéről egyszerű módszerekkel, akár több évtizeden keresztül is.

A következőkben egy rövid áttekintést adunk azokról az ismeretekről, amelyek az utóbbi évek kutatásainak eredményeként láttak napvilágot a klímaváltozás állatpopulációkra gyakorolt hatásairól. E kutatások eredményei alapvető fontosságúak annak meg-

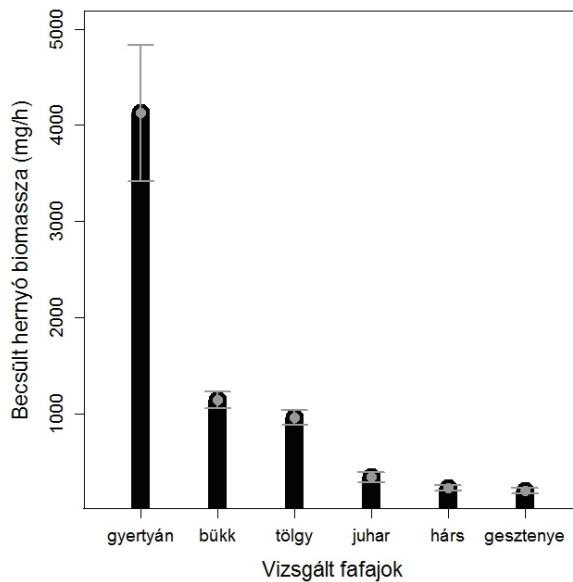
értéséhez, hogy a klímaváltozás veszélyezteti-e, és ha igen, mennyire, a körülöttünk élő állatfajokat és az életközösségeket, amelyeknek részét képezik. Az ilyen vizsgálatokból kapunk egyre részletesebb képet arról, hogy milyen ökológiai vagy evolúciós válaszokat adhatnak az állatok természetes környezetük fokozatos felmelegedésére, szárazabbá válására, vagy éppen a gyakoribbá váló, gyorsan kialakuló árvizekre. Ennek tükrében lehetséges felmérni például, hogy mik lehetnek a következő évtizedekben a természetvédelem legfontosabb feladatai, illetve hogy mire számítsunk a mezőgazdasági kártevőként jelentkező állatpopulációk nagyságát és földrajzi elterjedését illetően. Az áttekintés keretében bemutatjuk kutatócsoportunk legfrissebb eredményeit és néhány jelenleg folyó vizsgálatunkat is, amelyek révén elsősorban a szélsőséges időjárási események következményeit próbáljuk alaposabban megismerni.

A klímaváltozás hatása az állatok szaporodására

A klímaváltozás hatására jelentős változások indultak meg a növények és az állatok szezonális élettani és ökológiai tulajdonságaiban, ezek vizsgálata napjaink egyik fontos kutatási területévé vált. A klíma-szenáriók a 21. század végére mind globálisan, mind pedig térségünkben is az átlaghőmérséklet emelkedését, valamint a hőhullámok gyakoribbá válását jósolják, főként a nyári hónapokban. A tavaszi és nyári időszakban csökkenő, a téli hónapokban pedig emelkedő csapadékmennyiség várható, a hirtelen viharokra és az egyszerre érkező, intenzívebbé váló csapadékhullásra pedig egész évben gyakrabban számíthatunk (*Lakatos, Szépszó, Bihari, Krüzselyi, Szabó, Bartholy, Pongrácz, Pieczka és Torma, 2012*). Mivel a rendkívüli időjárási események gyakorisága éppen az állatok szaporodási időszakában, tehát tavasszal és nyáron növekszik majd leginkább, ezért fontos, hogy az időjárási tényezőknek az állatok szaporodási viselkedésére és sikerére gyakorolt hatásait széleskörűen és alaposan megismerjük. Ráadásul az időjárás többféle módon is befolyásolhatja az egyedek szaporodási sikerességét. Egyfelől, például hőstressz vagy kihülés révén, közvetlenül hathat az utódok fejlődésére és túlélésére. Ilyen hatásra szolgáltat példát az a tanulmány, amely egy észak-amerikai varangyfaj (*Bufo boreas*) esetében kimutatta, hogy a változékony csapadékmennyiség következtében sekélyebb vizekben fejlődő ebihalak sokkal inkább ki vannak téve az UV-B sugárzás egészségkárosító hatásainak, ez pedig fokozottan érzékennyé teszi őket különböző végtelen gombás megbetegedésekkel szemben (*Kiesecker, Blaustein és Belden, 2001*). Az efféle, gombák okozta fertőzések aránya a sekély vizekben nagyon megemelkedik, drámai módon növelve az ebihalak pusztulását, ami viszont szerte a világon számos kétlábú faj populációinak teljes összeomlásához vezet. Másfelől az időjárás közvetett úton is befolyásolja az egyedek szaporodási sikerét azzal, hogy hatással van a szülők kondíciójára, ami viszont a felnevelt utódszámot vagy az utódgondozás intenzitását befolyásolja. Ezen túl az uralkodó időjárás meghatározó szerepű az állatok környezetének táplálék-ellátottságában is, ami csökkentheti az utódok számára rendelkezésre álló élelem mennyiségét (*Ardia és Cooper, 2006; Dawson, Lawrie és O'Brien, 2005*).

A téli időjárás enyhébbé válása és a korábbra tolódó tavaszi felmelegedés jelentős és összetett hatással van az életközösségekre. Az eddigi kutatások világszerte arra utalnak, hogy a melegebb tavaszok hatására a fák lombfakadásának és virágzásának ideje egyre korábbra tolódik. Ez a jelenség kimutathatóan befolyásolja a rovarok egy részét, például a lepkehernyókat, amelyek a korábbi lombosodás miatt előbb jelennek meg tavasszal, és hamarabb alakulnak át kifejlett lepkékké (*Visser, Noordwijk, Tinbergen és Lessells, 1998*). A hernyók korai megjelenése pedig hatással lehet egyes rovarevő énekesmadarak populációira, hiszen a fiókáik legfőbb tápláléka sok esetben éppen a lepkehernyó. Az eddigi kutatások azt mutatják, hogy a különböző madárpopulációk eltérő módon rea-

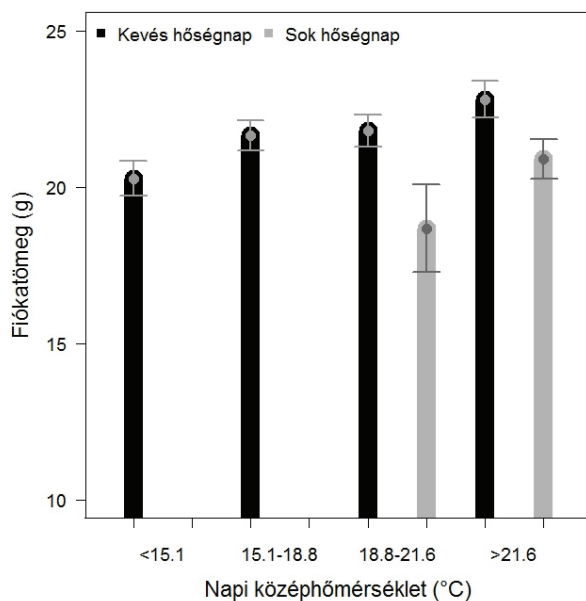
gálnak a tavaszi rovartáplálék időzítésének megváltozására. Egyrészt kimutatható, hogy számos énekesmadár faj is egyre korábban kezd költeni az utóbbi évtizedekben (Møller, Fiedler és Berthold, 2010), így a fiókák nevelési ideje követheti a táplálékban bőséges időszak korábbra tolódását. Másrészt vannak olyan populációk (például egyes szén-cinege és kormos légykapó – *Ficedula hypoleuca* – állományok), ahol a madaraknak nem sikerül lépést tartani a hernyók korábbra tolódó megjelenésével, azaz megszűnik az időbeli szinkronizáltság a táplálék mennyiségi csúcsa és a fiókák kikelési és nevelkedési ideje között. Márpedig a táplálékkelérhetőség az egyik legfőbb limitáló környezeti tényező a madarak szaporodásában, a rovarevő madarak pedig a táplálék bőség egy rövid periódusára támaszkodnak a fiókáik etetése során (García-Navas és Sanz, 2011). Nem meglepő tehát, hogy a klíma melegedéséhez köthető, lecsökkent szinkronizáció a madarak fészkelése és táplálékuk mennyisége között az ilyen populációkban alacsony szaporodási sikerhez és esetenként a populációk egyedszámának tartós csökkenéséhez vezet (Both és Visser, 2001). Egyelőre nem tudni, hogy mennyire általános a madarak (és más rovarevő állatok) esetében a szaporodás és a táplálék közötti szinkronizáció fenti forgatókönyv szerinti sérülése. Kutatócsoportunk jelenleg vizsgálja, hogy a szélsőséges időjárási események hogyan befolyásolják a tavaszi táplálék időzítését és mennyiségét, valamint hogy ez kapcsolatban van-e szén-cinegék esetében a szaporodás sikerességével. Eddigi eredményeink arra utalnak, hogy a hernyók előfordulása és mennyisége eltérő lehet a különböző fafajokon (1. ábra; Somogyi, Pipoly és Liker, 2014); így elképzelhető tehát, hogy eltérő élőhelyeken a különböző fafajokon táplálkozó hernyók életmenete is eltérő mértékben változik.



1. ábra. A lepkehernyók becsült mennyisége különböző vizsgált fafajokon. Az oszlopok az egyes fafajokon mért hernyó-biomasza átlagait mutatják. Szürke errorbarok = átlag ± standard hiba

A klímaváltozás egy adott életközösségben egyidejűleg több ökológiai kapcsolatot is átalakíthat. A megváltozó viszonyok komplexitására jó példát szolgáltat egy csehországi vizsgálat (Adamik és Král, 2008), amely kimutatta, hogy az enyhe tavaszi idő következtében bőséges makktermés a nagy pelék (*Glis glis*) populációjának növekedését okozta, amely aztán közvetve az énekesmadarak populációjára is kihatott. Ugyanis egyfelől a pelék, ezek az éjjel aktív rágcsálók, a nappalokat faodvakban töltik, ily módon versenyhátrányos az odúban fészkelő énekesmadaraknak (például cinegéknek, légykapóknak), másfelől pedig szívesen egészítik ki növényi termésekből, makkokból álló táplálékukat madártojásokkal és fiókákkal. Így a melegebb tavaszokon egyrészt a madarak nehezebben találnak fészkelőhelyet, másrészt pedig fiókáik könnyebben esnek zsákmányul. Ha ehhez még hozzávesszük a fiókatáplálék időzítésének fentebb bemutatott megváltozását, az jól szemlélteti, hogy a klimatikus viszonyok átalakulása milyen komplex módon érinti az erdei életközösségeket.

Az eddig végzett kisszámú kutatás eredményei arra utalnak, hogy az időjárási szélsőségek befolyásolják a szülők, valamint az utódok túlélését és sikerességét is. Például a 2003-as nyugat-európai hőhullám az emberek mellett az állatokra is drasztikus hatással volt: egyes lepkék és szitakötők populációi nagy mértékben lecsökkentek, néhány madárfajnál a felnőttkori túlélés egyharmadára csökkent az átlagos évekéhez képest, míg a fészkeljének pusztulása 50 százalékkal emelkedett (Moreno és Møller, 2011). Madaraknál a szaporodás sikerességét több szinten is lehet vizsgálni; egy ilyen elemzést végeztünk el házi verebek 6 éven át gyűjtött adatsorának felhasználásával. Ennek keretében a veszprémi állatkertben költő, évente 50–60 fészkeljüket felnevelő verébpopulációban feljegyeztük a lerakott és kikelt tojások számát, valamint a fészkek elhagyása előtt a fiókák tömegét és számát. Ezután a szaporodási siker ezen jellemzőit vetettük össze az egyes fészkeljének fiókanevelési körülményeivel, például az átlagos meteorológiai viszonyokkal, valamint a szélsőséges időjárási események gyakoriságával. Alacsony hőmérséklet esetén a szülők nehezebben tudják biztosítani a tojások kiköltéséhez szükséges optimális hőmérsékletet, és a fiatal fiókák is hamar kihűlhetnek (Elkins, 2004). Ezzel összhangban eredményeink azt mutatták, hogy a kelési sikernek kedvez, ha a madarak költési időszakában több meleg nap fordul elő (napi maximum hőmérséklet $> 30\text{ }^{\circ}\text{C}$). Kiderült azonban, hogy a fiókanövekedés időszakában már hátrányos a „túl meleg” időjárás: a fiókák kisebb méretűek és tömegűek lesznek akkor, ha olyan időszakban nevelkednek, amikor gyakoriak a $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ -nál melegebb napok (2. ábra; Pipoly, Bókony, Seress, Szabó és Liker, 2013), a kisebb testméret pedig ronthatja későbbi túlélési esélyeiket. A házi verebek esetében tehát a szélsőségesen meleg időszakok hatása attól függ, hogy a költési ciklus melyik részét (költést vagy fiókanevelést) érinti, és úgy tűnik, hogy még ennél a nagyon tág tűrésű, ezernyi különböző életterhez alkalmazkodott fajnál is negatív hatásuk van a fiókák fejlődésére.



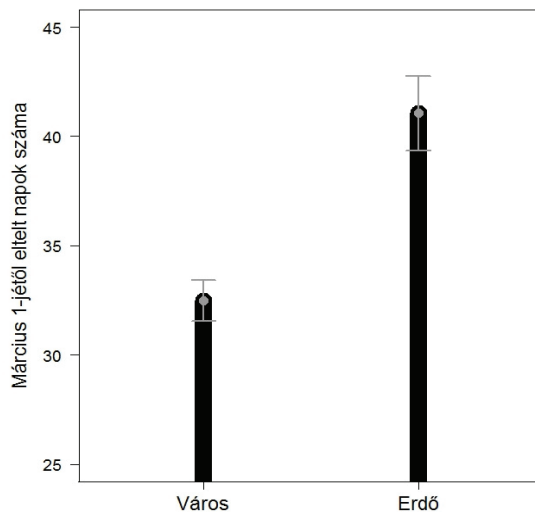
2. ábra. A házi veréb fiókák tömegének alakulása különböző átlaghőmérsékleteknél, kevés, illetve sok hőségnap mellett. A fekete oszlopok mutatják, hogy kevés hőségnap esetén nagyobb középhőmérséklet esetén nagyobb a fiókatömeg. A világosszürke oszlopok a sok hőségnap esetén fejlődő fiókák tömegét mutatja, ami alacsonyabb a kevés hőségnap mellett fejlődő fiókákénál. Szürke errorbarok = átlag \pm standard hiba

Egyelőre nem ismerjük, hogy pontosan milyen mechanizmuson keresztül hátráltatja a szélsőséges meleg a verébfiókák fejlődését: az időjárás hathat a táplálék-elérhetőségre, de megváltoztathatja a madárszülők utódgondozási viselkedését is. A házi veréb esetében a fiókákat mindkét szülő gondozza, csak így képesek felnevelni kirepülésig az utódokat. Egy korábbi vizsgálatunkban kimutattuk, hogy a hím szülők fiókaetetési aktivitását befolyásolja a kedvezőtlen időjárás: szeles és párás időben ritkábban visznek táplálékot fiókáiknak (Pipoly, Bókony és Liker, 2011), ami miatt szaporodási sikerességük csökkenhet. Elképzelhető, hogy a szélsőségesen meleg időjárás hasonló hatással van a hímek utódgondozási magatartására, azonban erre vonatkozóan egyelőre nincsenek adataink a verebek esetében.

A szaporodás sikerességén túl az időjárás az utódok ivararányát is befolyásolhatja, ezzel a populációk demográfiai összetételét is megváltoztatva. Ismert, hogy a különböző ivarú utódok eltérően reagálnak egyes környezeti tényezőkre (például a táplálék mennyiségére), és az érzékenyebb ivar nagyobb mortalitása miatt a másik ivar túlsúlyba kerül a populációban (Rosivall, Szöllösi, Hasselquist és Török, 2010). Az is elképzelhető tehát, hogy az ivarok az időjárási tényezőkre is eltérően reagálnak. Verebekben végzett vizsgálataink egyelőre nem erősítik meg ezt az elképzelést: a fiókák ivararánya a fenti, 6 éves kutatásban nem volt kapcsolatban sem a fiókanevelés időszakai alatt mért átlagos meteorológiai viszonyokkal, sem pedig a szélsőséges események előfordulási gyakoriságával (Pipoly és mtsai, 2013). Madaraknál eddig egyetlen, különleges fészkelésű családot ismernek, amelynél a kotlás alatt a tojásokat körülvevő hőmérséklet hatással van az utódok ivararányára, ez az ásótyúkfélek (Megapodiidae) családja. Ezek a madarak tojásaikat földdel takarják be, és azok kikeltetését a környező hőmérsékletre bízzák. Az egyik ide tartozó faj, az Ausztráliában élő talegallatyúk (*Alectura lathami*) esetében kimutatták,

hogy az átlagosnak számító 34 °C-on az utódok ivararánya kiegyenlített, azonban az átlagosnál hidegebb hőmérsékleten inkább hím, míg az átlagosnál melegebb hőmérsékleten keltetve inkább tojó fiókák kelnek ki. Mivel a madaraknál már a megtermékenyítés pillanatában eldőlt, hogy az utód hím vagy tojó lesz-e, ezért a kutatók szerint a jelenség hátterében az állhat, hogy a hím és tojó embriók feltehetően eltérő mértékben érzékenyek a hőmérsékleti szélsőségekre – tehát különböző hőmérsékleten más ivarú embriók élnek túl (Göth és Booth, 2005). A madarakkal ellentétben számos hullófajnál nincs előre determinált genetikai rendszer az utód ivarának meghatározásához: így a krokodilok, tengeri teknősök, gekkók és gyíkok számos fajánál ismert, hogy az embrió nemét kizárólag a tojások környezetének hőmérséklete határozza meg. A stabil populációk fennmaradásához fontos, hogy az ivararány ne legyen szélsőségesen eltolt egyik irányban sem. Azonban több hullófajnál is kimutatták, hogy a megfigyelhető melegebb átlaghőmérséklet hatására megváltozott az utódok ivararánya, a tojások száma vagy mérete (Simoncini, Cruz, Larriera és Pina, 2014).

A klímaváltozás önmagában is jelentős hatásait tovább komplikálhatja az urbanizáció, azaz a természetes területek városi területekké történő átalakítása. Ismert tény, hogy a városokban melegebb van, mint a városon kívüli területeken, amely különbség akár az 5 °C-ot is elérheti. Ez a jelenség az úgynevezett „városi hősziget” effektus. A hőtároló aszfalt- és betonfelületek nagy aránya, a közlekedés és a lakossági fűtés mind hozzájárulnak ahhoz, hogy a városokban általában eltérő időjárás jellemző, mint vidéki vagy erdei környezetben. A városban gyakoribbak a hőségnapok, illetve a csapadékhullás is. A városokban lakó állatközösségek is alkalmazkodnak a megváltozott körülményekhez, például a városi széncinegék korábban kezdenek tojást rakni, mint az erdei társaik, fiókáik is hamarabb kelnek ki, és általában tovább tart a költési periódusuk is (3. ábra; Sinkovics és Bókonyi, 2014). Ehhez valószínűleg hozzájárul az a tényező, hogy a városban a fiókák táplálékai, a hernyók is átlagosan 9 nappal korábban jelennek meg tavasszal, mint a környező erdőkben. Kutatócsoportunk jelenleg vizsgálja, hogy a városi hősziget effektus felerősíti vagy éppen mérsékeli a szélsőséges időjárás madárpopulációkra gyakorolt hatásait.



3. ábra. A széncinegék tojásrakásának ideje városi és erdei környezetben. A városi madarak átlagosan 8,5 nappal korábban rakták le első tojásaikat, mint erdei társaik. Szürke errorbarok = átlag ± standard hiba

Állatok morfológiai és élettani változásai a klímaváltozás tükrében

Míg az állatfajok fenológiájában (azaz szezonális jelenségeiben) a klímaváltozás eredményeképpen bekövetkező változásokat már korábban is tanulmányozták, addig az egyedek morfológiájára, egyedfejlődésére gyakorolt hatások vizsgálata főleg az utóbbi évtizedben került a tudomány látóterébe. Ennek okai között szerepel, hogy hosszútávon felvett, megbízható adatsorok csak ritkán állnak a kutatók rendelkezésére – márpedig a klimatikus tényezők rövidtávú fluktuációinak hatásait (például az évek közötti, eltérő időjárás) a hosszútávú trendek hatásaitól megbízhatóan elkülöníteni ilyen adatsorokból lehet. További nehézséget jelent az eredmények általánosíthatóságában, hogy a tapasztalt morfológiai változások hátterében nem csak a változó klimatikus viszonyok, hanem számos más háttérváltozó is állhat, hiszen az állatok tulajdonságaira sok egyéb tényező gyakorol hatást; ráadásul a változó környezeti tényezőkre a különböző ökológiájú (például eltérő generációs idejű) élőlények gyakran eltérő válaszokat adnak.

Manapság már számos állatfaj esetében bizonyított, hogy új vagy módosult környezeti kihívások hatására (például más élettérbe, eltérő klimatikus viszonyok közé kerülve) a populációit alkotó egyedek morfológiai, élettani, viselkedésszerű változásokon mennek át (adaptációkra tesznek szert). Ilyen módon populációik idővel a megváltozott környezetben is képesek lehetnek a fennmaradásra. Amely fajok erre nem vagy csak korlátozott mértékben képesek, azok populációinak földrajzi elterjedése megváltozik azzal, hogy vagy követik a számukra kedvező klimatikus viszonyokat, vagy megritkulnak, kipusztulnak eredeti elterjedési területükön. Ehhez hasonlóan a klímaváltozás által befolyásolt környezeti tényezők, például a megváltozó csapadékviszonyok, az emelkedő UV-sugárzás és átlaghőmérséklet szintén új kihívások elé állítják az élőlényeket, jelentős hatást gyakorolva ezzel nem csak a faj elterjedési területére, hanem a populációkat alkotó egyedek tulajdonságaira is.

E területen az egyik legkutatottabb téma az élőlények testmérete és a hőmérséklet közötti összefüggések vizsgálata (Sheridan és Bickford, 2011). Köztudott, hogy az egyedfejlődés során jellemző hőmérsékleti viszonyok sok élőlény esetében befolyásolják a fejlődés ütemét és így a kifejlett kori testméretet is. Az ilyen vizsgálatok során gyakori a kísérletes megközelítés, amely során egyes egyedeket a klímaváltozás hatására bekövetkező, előre megjósolt környezeti viszonyok közé helyeznek fejlődni, majd a vizsgált tulajdonságaikat kontroll egyedekével hasonlítják össze. A megemelkedett hőmérséklet számos különböző vízi élőlénycsoport esetében eredményez csökkent testméretet, de ilyen irányú összefüggést például szárazföldi bogarak és szalamandrák esetében is találtak. A kevesebb csapadék és a gyakoribb szárazság szintén kedvezőtlenül befolyásolja a növekedési rátát és a testméretet, ahogyan azt például kételtű-, hulló- és emlősfajok esetében is kimutatták. A kísérletes vizsgálatok, és a különböző klimatikus viszonyok között élő, természetes populációkat összehasonlító tanulmányok tanulságai szerint a melegebb hőmérséklet (és az enyhébb telek) ezeknél a csoportoknál általánosságban kisebb testméretet eredményeznek. Például az Egyesült Királyságban egy barna varangyok (*Bufo bufo*) 22 éves adatsorán végzett tanulmány azt találta, hogy az átlagosnál melegebb évek gyakoriságának növekedésével e békák testmérete és túlélési esélye is csökkent (Reading, 2007). Erre az összefüggésre magyarázatul szolgálhatnak azok a korábbi, laboratóriumi eredmények, amelyek szerint e faj egyedei még nagyon bőséges táplálékellátottság mellett is kisebb méretűre növekednek és alacsonyabb eséllyel élnek túl, ha hibernációs fázisuk kimarad az évben – ráadásul ekkor előbb kezdenek szaporodni is (Jørgensen, 1986). A magasabb tengerszint feletti zónákban vagy szélességi fokon élő varangyoknál a hibernáció tehát lényeges az egyedek túlélési és szaporodási sikerének szempontjából – az enyhébb telek pedig éppen ezt a természetes ciklust zavarják meg azzal, hogy a téli álom ideje lerövidül, vagy akár teljesen kimaradhat. Emellett ismeretes, hogy a mérsé-

kelt égövi kételtűek a telelés ideje alatt a korábban felhalmozott testzsír-tartalékaikat élik fel. Márpedig enyhébb telek (azaz magasabb hőmérséklet) esetén az anyagcsere-ráta gyorsabb (lásd később), így a tartalékok is hamarabb kerülnek felélésre – ez pedig alacsonyabb túlélési esélyekhez és rosszabb kondícióhoz vezet a téli álomból való előbújás után. Az iménti, hosszú távú adatsor erre is közvetett bizonyítékkal szolgált. Ráadásul a kételtűek helyzetét tovább rontja, hogy a kisebb méretű nőtények kevesebb petét raknak, ami szintén populációik egyedszámának csökkenéséhez vezet (*Reading, 2007*).

A fenti példából látható, hogy a klímaváltozás eredményezte, változó környezeti tényezők (emelkedő átlaghőmérséklet, az enyhébb telek és az ingadozó csapadékmennyiség) több mechanizmus útján is előidézhetik az egyedek csökkenő testméretét. E tényezők közül az egyik legfontosabb a csökkenő víz- és tápanyag-ellátottság. A klímamodellek számos szubtrópusi terület szárazabbá válását, míg a csapadékban bővebb területeken pedig az esőzések nagyobb mértékű ingadozását jósolják – mindkettő hosszabb szárazabb periódusokhoz, ezáltal csökkenő növényi biomasszához vezet, amely közvetten az állati fogyasztók testméretére és populációméretére is kihat. De a csökkent táplálékellátottság nem csak a növényeken keresztül jelentkezik a tápláléklánc magasabb szintjein. Például az alaskai jegesmedvék (*Ursus maritimus*) több évtizedes vizsgálatából ismeretes, hogy mind a kifejlett, mind a fiatal medvék testmérete generációról generációra, folyamatosan csökken. A tendencia háttérben a folyamatosan apadó jégborítottság állhat; ezt alátámasztani látszik az is, hogy az alacsonyabb jégborítottságú éveket követően mind a bocok száma, mind pedig azok testmérete kisebb. A jegesmedvék számára a nyíltvízi jég nagyon fontos élettér, mivel elsődleges zsákmányukat, a fókákat itt tudják eredményesen zsákmányul ejteni – így az csökkent jégborítás csökkent táplálékellátottságot jelent, ami kisebb testméretet és romló kondíciót eredményez (*Rode, Amstrup és Regehr, 2010*).

Egy másik, a kisebb testméretért felelős lényeges tényező lehet az anyagcsere ráta megváltozása, különösen az ektoterm (nem-állandó testhőmérsékletű) állatok esetében. Mivel a hőmérséklet erős befolyással van a szervezetben lejátszódó biokémiai reakciók sebességére, így az ilyen élőlényekről közismert, hogy (belső hőszabályozásuk fejletlensége révén) anyagcseréjük erősen függ a környezetük hőmérsékletétől (*Gillooly, Brown, West, Savage és Charnov, 2001*). Az emelkedő hőmérséklet felfokozott anyagcsererátát eredményez, amely – ha nem társul fokozott táplálékbevitellel – szintén csökkenő testmérethez vezet, ahogy azt láthattuk az imént a varangyok esetében. Mivel az élőlényeknek véges forrásmennyiség áll rendelkezésükre, amelyet az önfenntartás (például növekedés) és szaporodás között kell megosztaniuk, így az utóbbi fenntartása érdekében a forrásokat az előbbtől vonják meg, és vice versa. Ezen felül a magasabb hőmérséklet gyorsabb egyedfejlődést is eredményez az ektoterm élőlények esetében, ám a növekedési ráta ezzel gyakran nem képes lépést tartani – ennek eredménye a hamarabb kifejlődő, ám kisebb testméretet elért egyedekben jelentkezik (*van der Have és de Jong, 1996*). Mivel a kisebb méret a rosszabb felület-térfogat arány révén nagyobb relatív párologtatással is együtt jár, így az olyan csoportok, amelyek mind a környező hőmérséklettől, mind a csapadékmennyiségtől erősen függésben vannak (például a kételtűek), kiváltképp érzékenyek lehetnek a klímaváltozás előidézte méretcsökkenés hatásaira.

Természetesen a fenti általánosítások alól minden csoportban akadnak kivételek, továbbá a testméret-csökkenés mértéke mind vizsgált élőlénycsoporttól, mind pedig a tanulmányozott morfológiai tulajdonságtól függően nagyon eltérő lehet. Madarakon történő vizsgálatoknál például nagyon gyakori, hogy a szárny különböző tulajdonságait lemérve következtetnek az egyed általános testméretére. Ugyanakkor a szárméret számos körülmény befolyásoló hatása alatt áll. Egy ideje, több, mint százéves adatsorokat felhasználó németországi tanulmány a vizsgált tizenegy énekesmadár-fajon nem talált általános összefüggést a testméret különböző mércéi és az emelkedő átlaghőmérséklet

között (*Salewski, Siebenrock, Hochachka, Woog és Fiedler, 2014*). Noha a szárnyhossz a legtöbb fajnál valóban csökkent a vizsgált időtartam alatt, ám nem az emelkedő átlaghőmérséklettel összefüggően – tehát a rövidebb szárnyhossz nem feltétlenül jelent csökkenő testméretet. A szárnyhossz csökkenésére sokkal inkább magyarázatul szolgálhat a megfigyelés, miszerint az utóbbi időszakban sok madárpopulációban csökkent az átlagos vonulási távolság, illetve a vonuló egyedek aránya, mégpedig feltételezhetően a klímaváltozás miatt (lásd alább). Mivel a szárny alakja és mérete összefüggésben áll a vonulás stratégiájával és távolságával is, így a csökkenő szárnyméret sok esetben a megváltozó vonulási szokásokkal, és nem feltétlenül az emelkedő hőmérséklet miatti csökkenő testmérettel állhat összefüggésben.

A klímaváltozás és a madárvonulás

A klímaváltozás legtöbbet vizsgált ökológiai hatásai közé tartoznak az állatok vándorlási viselkedésében okozott változások. Ezek közül is kiemelkedik a madarak tavaszi és őszi vonulásának kutatása, ami az egyik legkorábbi, jól dokumentált bizonyítékát szolgáltatja a klímaváltozás ökológiai következményeinek. A vonuló fajok olyan sajátos élőhelyeket és forrásokat használnak életük különböző fázisaiban, amelyeket egymástól kisebb-nagyobb távolságra találnak meg az év meghatározott időszakában. A klímaváltozás ezt a finomra hangolt mintázatot bolygathatja meg, ami több kimenettel rendelkezhet. Egyrészt a vonuló fajok válhatnak a klímaváltozás nagy veszteseivé, hiszen adott faj által használt bármelyik élőhelyen bekövetkező kedvezőtlen változás befolyásolhatja a faj sikerét. Ugyanakkor az, hogy akár nagy távolságú helyváltoztatásra is képesek, lehetővé teszi számukra, hogy a megváltozott körülményeket hátrahagyva nekik megfelelő élőhelyet keressenek. A legvalószínűbb azonban az, hogy a vonuló fajok között lesznek egyaránt „győztesek” és „vesztesek”. A kérdés igen sok fajt érint, ugyanis a ma ismert madárfajok hozzávetőleg egynegyedéről ismert, hogy valamilyen vonulási mintázatot mutat; a mérsékelt égövben ez az arány még magasabb – például az Európában fészkelő fajok 57 százaléka vonuló. A különböző vonulási stratégiájú madarakat azonban eltérő mértékben érintheti a változás.

Egyrészt, a vonulás időzítésének szabályozásában a külső és belső eredetű hatások aránya más és más (*Berthold, 1996*). A rövidtávú vonulóknál az időzítés inkább az egyedi viselkedés rugalmasságán múlik, amit így jobban tudnak az éppen aktuális időjárási helyzethez igazítani. Ezzel szemben, a hosszútávú vonulóknál az időzítésben jelentősebb a genetikai kontroll, így őket a jelenlegi gyors ütemű változások (az elmúlt 50 millió évben nem kimutatható hasonlóan gyors ütemű klímaváltozás, lásd: *Jansen, Overpeck, Briffa, Duplessy, Joos, Masson-Delmotte, Olago, Otto-Bliesner, Peltier, Rahmstorf és Zhang, 2007*) komoly evolúciós kihívások elé állítják. Továbbá, míg a rövidtávú vonulók fészkelő- és a teletérületein hasonlóak a meteorológiai viszonyok, addig a hosszútávú vonulók számára a nagy távolságok miatt a vonulási útvonal különböző pontjain igen eltérő módon jelentkezhet a klímaváltozás. A hosszútávú vonulók így különösen nehéz helyzetben vannak, hiszen rájuk a vonulási útvonaluk mentén különböző irányú szelekciós nyomások hathatnak. Elképzelhető például, hogy a tavaszi vonuláskor a fészkelőterületre történő korábbi érkezés előnyös a hamarabb bekövetkező táplálékcsúcs miatt (lásd fentebb). Ezzel szemben a vonulási útvonalon megnövekedett csapadék lassabb vonulást eredményez, ami viszont későbbi érkezéssel jár, hátrányosan befolyásolva az egyedek szaporodási sikerét. Ezzel összhangban Észak-Amerikában több rövidtávú vonuló faj esetében kimutatták a vonulás időzítésének közelmúltban bekövetkezett változását, míg az észak-amerikai hosszútávú vonulók esetében ezt csak negyedannyi esetben mondhatjuk el. Európában 104 rövidtávú vonuló faj esetében az első madarak tavaszi érkezése

évtizedenként átlagosan 5,6 nappal tolódott korábbra, míg 80 hosszútávú vonuló faj esetében csak 2,2 napnyi korábbra tolódást tapasztaltak (Cox, 2010).

Másrészt a szaporodási időszak hosszát befolyásolja a vonulással töltött idő, így az elhúzó migráció a hosszabbtávú vonulók esetében lényegesen rövidebb időt hagy a másod-, illetve pótköltésekre, mint a nem, vagy csak rövidtávon vonuló fajok esetében – így az ilyen fajok költési időszakában bekövetkező extrém időjárási események ugyancsak erősebben befolyásolhatják a szaporodási sikerüket. Mivel Magyarországon a rendkívüli időjárási események gyakorisága várhatóan éppen a szaporodási időszakban nő meg a leginkább (Lakatos és mtsai, 2012), ez a hazánkban fészkelő vonuló madarak populációit hátrányosan befolyásolhatja.

A klímaváltozásra adott lehetséges válaszokat Cox (2010) az alábbiakban határozta meg: (1) a populációban található vonuló és nem vonuló egyedek arányának megváltozása, (2) a szaporodó-, pihenő- és telelő helyek közötti távolság megváltozása, (3) a vonulás irányának megváltozása, (4) a vonulás időzítésének, illetve sebességének megváltozása.

Tovább árnyalja a képet, hogy a fenti viselkedési válaszok nem csak fajonként, de populációnként is eltérőek lehetnek. Egyrészt mert a nagy elterjedésű fajok távoli populációinak eltérő vonuló- és telelőterületeit a klímaváltozás más-más módon és mértékben érinti (IPCC, 2012; Lakatos és mtsai, 2012), másrészt pedig a vonulási stratégia még egy faj adott populációján belül sem feltétlenül egységes. Például a fekete rigó (*Turdus merula*) észak-európai állományai részleges vonulók, azaz az állomány egy része állandó, míg a másik része vonul – Dániában 16 százalék, Norvégiában 61 százalék, Svédországban 76 százalék, Finnországban 89 százalék (Main, 2002), ráadásul a vonulási hajlam kortól és ivartól is függ. Fontos kérdés az is, hogy mennyire meghatározott az egyes populációknak a telelőhelye. Azok a populációk, amelyeknek egyaránt nagy a költő- és telelőterület-hűsége, többnyire kisebb genetikai változatossággal rendelkeznek a vonulási mintázatuk tekintetében, így kisebb mértékben képesek alkalmazkodni a vonulási útvonalon bekövetkező klimatikus változásokhoz.

Összességében tehát a jelenlegi klímaváltozásra annak sebessége miatt, valamint mert hazánkban a rendkívüli időjárási események gyakoribbá válását eredményezi, a hosszútávú vonulók feltehetően lassabban reagálnak, mint a rövidtávú vonulók. Ezek alapján a klímaváltozás a hosszútávú vonuló fajok számára nagyobb fenyegetést jelent.

Összegzés

A fentiekben csupán néhány példát ismertettünk a klímaváltozás szárazföldi életközösségekre gyakorolt hatásai közül. Bár azt láhattuk, hogy a klímaváltozás hatására a környezeti tényezőkben bekövetkező változások sokszor hátrányosan érintik az állatok populációit, általánosítani mégis nehéz, hisz az élőlények válaszaiban nagyfokú változatosságot találunk, néha akár egy-egy fajon belül is. Mindez jelentősen befolyásolja a fajok közötti ökológiai kapcsolatokat, és a csoportok közötti táplálkozási kapcsolatok kibillenését, felbomlását eredményezheti a jövőben. Az elterjedési területek megváltozásai, a fenológiai, élettani és viselkedésbeli változások (vagy azok hiánya) pedig a táplálékhálózatok alapos átrendeződésével járhatnak, amelynek szerteágazó hatásait megjósolnunk csaknem lehetetlen.

Köszönetnyilvánítás

A szerzők itt bemutatott kutatásait, a szerzők munkáját, valamint a cikk elkészítését a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0064, illetve az OTKA K84138 pályázatok támogatták.

Irodalomjegyzék

- Adamik, P. és Král, M. (2008): Climate- and resource-driven long-term changes in dormicepopulations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology*, **275**. 3. sz. 209–215.
- Ardia, D. R. és Cooper, C. B. (2006): Warm temperatures lead to early onset of incubation , shorter incubation periods and greater hatching asynchrony in tree swallows *Tachycineta bicolor* at the extremes of their range. *Journal of Avian Biology*, **2**. 37. sz. 137–142.
- Berthold, P. (1996): *Control of Bird Migration*. Chapman & Hall, London.
- Both, C. és Visser, M. E. (2001): Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird, *Nature*, **411**, 296–298.
- Cox, G. W. (2010): *Bird Migration and Global Change*. Covelo, Washington – Island Press, London.
- Dawson, R. D., Lawrie, C. C. és O'Brien, E. L. (2005): The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia*, **144**. 3. sz. 499–507. doi:10.1007/s00442-005-0075-7
- Elkins, N. (2004): *Weather and bird behaviour*. T & A D Poyser, London.
- Faragó, T., Láng, I. és Csete, L. (2010): Climate change and Hungary: Mitigating the hazard and preparing. *VAHAVA Report*.
- García-Navas, V. és Sanz, J. J. (2011): The importance of a main dish: nestling diet and foraging behaviour in Mediterranean blue tits in relation to prey phenology. *Oecologia*, **165**. 3. sz. 639–49. doi:10.1007/s00442-010-1858-z
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M. és Charnov, E. L. (2001): Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**. 2248–2251.
- Göth, A. és Booth, D. T. (2005): Temperature-dependent sex ratio in a bird. *Biology Letters*, **1**. 1. sz. 31–33. doi:10.1098/rsbl.2004.0247
- IPCC (2012): *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge – New York.
- Jansen, E., Overpeck, J., Briffa, K. R., Duplessy, J.-C., Joos, F., Masson-Delmotte, V., Olago, D., Otto-Bliesner, B., Peltier, W. R., Rahmstorf, S. és Zhang, D. (2007): Paleoclimate. In: Solomon, S. D., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M. és Miller, H. L. (szerk.): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge – New York.
- Jørgensen, C. B. (1986): External and internal control of patterns of feeding, growth and gonadal function in a temperate zone anuran, the toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoology*, **210**. 211–241.
- Kiesicker, J. M., Blaustein A. R. és Belden, L. K. (2001): Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, **410**, 681–684.
- Lakatos M., Szépszó G., Bihari Z., Krüzselyi I., Szabó P., Bartholy J., Pongrácz R., Pieczka I. és Torma Cs. (2012): *Éghajlati szélsőségek változásai Magyarországon: közelmúlt és jövő*. Budapest.
- Main, I. G. (2012): Seasonal movements of Fennoskandian Blacbird *Turdus merula*. *Ringing & Migration*, **21**. 65-74
- Møller, A. P., Fiedler, W. és Berthold, P. (2010): *Effects of climate change on birds*. Oxford University Press, New York.
- Moreno, J. és Møller, A. P. (2011): Extreme climatic events in relation to global change and their impact on life histories. *Current Zoology*, **57**. 3. 375–389.
- Pipoly Ivett, Bókony V. és Liker András (2011): Hogyan befolyásolja az időjárás a házi verebek (*Passer domesticus*) fiókaetétési viselkedését? *Allattani Közlemények*, **96**. 1–2. sz. 97–111.
- Pipoly Ivett, Bókony V., Seress G., Szabó K. és Liker András (2013): Effects of extreme weather on reproductive success in a temperate-breeding songbird. *PLoS ONE*, **8**. 11. sz. doi:10.1371/journal.pone.0080033
- Reading, C. J. (2007): Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia*, **151**. 125–131.
- Rode, D. K., Amstrup, S. C. és Regehr, E. V. (2010): Reduced body size and cub recruitment in polar bears associated with sea ice decline. *Ecological Applications*, **20**. 768–782.

- Rosivall, B., Szöllösi, E., Hasselquist, D. és Török, J. (2010): Males are sensitive – sex-dependent effect of rearing conditions on nestling growth. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**. 10. sz. 1555–1562. doi:10.1007/s00265-010-0969-1
- Salewski, V., Siebenrock, K-H., Hochachka, W. M., Woog, F. és Friedler, W. (2014): Morphological change to birds over 120 years is not explained by thermal adaptation to climate change. *PLoS ONE*, **9**. 7. sz. e101927. doi:10.1371/journal.pone.0101927
- Sheridan, A. J. és Bickford, D. (2011): Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature climate change*, **1**. sz. 401–406.
- Simoncini, M. S., Cruz, F. B., Larriera, A. és Pina, C. I. (2014): Effects of climatic conditions on sex ratios in nests of broad-snouted caiman. *Journal of Zoology*, **293**. 4. sz. 243–251.
- Sinkovics C. és Bókony V. (2014): *A fiókatáplálék mennyisége, minősége és szezonálitása városi és erdei széncinege (Parus major) populációkban*. Szakdolgozat. Szent István Egyetem.
- Somogyi R., Pipoly Ivett és Liker András (2014): *Rovarevő madarak táplálékbazisának vizsgálata hernyó abundancia mérésével*. Szakdolgozat. Pannon Egyetem.
- van der Have, T. M. és de Jong, G. (1996): Adult size in ectotherms: Temperature effects on growth and differentiation. *J. Theor. Biol.*, **183**. 329–340.
- Visser, M. E., Noordwijk, a. J. V., Tinbergen, J. M. és Lessells, C. M. (1998): Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**. (1408) 1867–1870. doi:10.1098/rspb.1998.0514