

Állatorvostudományi Egyetem
Állatorvostudományi Doktori Iskola

Madárvonulás időzítését befolyásoló tényezők, különös tekintettel az ivarok közti különbségekre

PhD értekezés

Czikkelyné Ágh Nóra

2021

Témavezető és témabizottsági tagok:

.....

Dr. Harnos Andrea
Állatorvostudományi Egyetem,
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék
témavezető

Dr. Lang Zsolt
Állatorvostudományi Egyetem,
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék
témabizottság tagja

Dr. Pásztory-Kovács Szilvia
Állatorvostudományi Egyetem,
Ökológiai Tanszék
témabizottság tagja

Dr. Csörgő Tibor
Eötvös Loránd Tudományegyetem,
Anatómiai, Sejt- és Fejlődésbiológiai Tanszék
témabizottság tagja

Készült 8 példányban. Ez a n. sz. példány.

.....

Czikkelyné Ágh Nóra

Tartalomjegyzék

Összefoglalás.....	6
Summary	7
Bevezetés	9
1 Molekuláris ivarhatározási lehetőségek CHD1 markerek alapján különböző madárrendekben	11
1.1 Bevezetés	11
1.1.1 Ivarhatározási lehetőségek madarak esetén	11
1.1.2 Célkitűzés	12
1.2 Anyag és módszer	13
1.2.1 Szövetminták gyűjtése	13
1.2.2 Molekuláris módszerek.....	14
1.3 Eredmények	15
1.4 Következtetések.....	18
2 Kor és ivarfüggő vonulási mintázatok összehasonlítása szexuálisan dimorf és monomorf fajok esetén.....	21
2.1. Bevezetés	21
2.1.1. Alapfogalmak a madárvonulásban	21
2.1.2. Korfüggő mintázatok a vonulásban	23
2.1.3. Ivarfüggő mintázatok a vonulásban.....	24
2.1.4. Detektált változások a vonulás fenológiájában.....	27
2.1.5. Célkitűzés	29
2.2. Anyag és módszer	30
2.2.1. Vizsgálat helyszíne, adatgyűjtés, vérminták gyűjtése	30
2.2.2. Vizsgált fajok.....	33
2.2.2.1. Kormos légykapó (<i>Ficedula hypoleuca</i>).....	33
2.2.2.2. Cserregő nádiposzáta (<i>Acrocephalus scirpaceus</i>)	34
2.2.2.3. Foltos nádiposzáta (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>)	36
2.2.2.4. Énekes nádiposzáta (<i>Acrocephalus palustris</i>).....	37
2.2.2.5. Vörösbecgy (<i>Erithacus rubecula</i>)	39
2.2.3. Molekuláris módszerek	40
2.2.4. Statisztikai módszerek	41
2.3. Eredmények	43
2.3.1. Kormos légykapó.....	43
2.3.1.1. Ivararány változás a vonulás során	43
2.3.1.2. Vonulás időzítésének változása	43

2.3.1.3.	Biometriai jellemzők és a kondíció változása a vonulás során és az évek között.....	44
2.3.1.4.	Az időzítés összefüggése a hőmérséklettel.....	45
2.3.2.	Nádiposzáta fajok	46
2.3.2.1.	Ivararány változása a vonulás során és az évek között.....	46
2.3.2.2.	Visszafogás és tartózkodási idő a vonulás során	50
2.3.2.3.	Biometriai jellemzők és a kondíció változása a vonulás során és az évek között.....	52
	<i>Testtömeg</i>	52
	<i>Zsírraktározás</i>	55
	<i>Szárnyhossz</i>	58
2.3.3.	Vörösbegy	61
2.3.3.1.	Ivararány változás a vonulás során és az évek között.....	61
2.3.3.2.	Visszafogás és tartózkodási idő a vonulás során	62
2.3.3.3.	Biometriai jellemzők és a kondíció változása a vonulás során és az évek között.....	63
	<i>Testtömeg</i>	63
	<i>Zsírraktározás</i>	64
	<i>Szárnyhossz</i>	66
2.4.	Következtetések	67
2.4.1.	Különbségek az időzítésben kor és ivarcsoportok között	67
2.4.2.	A hőmérséklet hatása a kormos légykapó időzítésére.....	71
2.4.3.	Ivararányok az évek között.....	73
2.4.4.	Biometriai jellemzők változása a vonulás során	75
2.4.5.	Konklúzió	78
3.	Madármalária fertőzés hatása a vörösbegyek őszi vonulására	80
3.1.	Bevezetés	80
3.2.	Anyag és módszer	82
3.2.1.	Szövetminták gyűjtése	82
3.2.2.	Molekuláris azonosítás.....	82
3.2.3.	Statisztikai elemzések.....	83
3.3.	Eredmények	84
3.3.1.	Prevalencia	84
3.3.2.	Biometria és kondíció	84
3.3.3.	Időzítés	86
3.4.	Következtetések	87

Eredmények összefoglaló értelmezése	91
Új tudományos eredmények	94
Doktori kutatás eredményeinek közlése	95
1. Szakcikkek	95
2. Konferencia prezentációk	95
3. Doktori disszertációban nem megjelenő tudományos közlemények	96
4. Ismeretterjesztő írások	96
Irodalomjegyzék.....	97
Köszönetnyilvánítás	117
Mellékletek	119

Összefoglalás

A madárvonulás időzítésében megfigyelhető változások értelmezéséhez szükséges, hogy minél több szempont szerint tudjuk megvizsgálni azokat. Az optimális érkezési idő és a vonulásra való felkészültség elérésének ideje különösen fontos vizsgált változó, mivel ezek alakítják ki a vonulási stratégiát és határozzák meg adott egyed túlélését is. Ennek vizsgálatakor fontos lenne nem csak fajonként, hanem fajon belül kor- és ivarcsoportonként elkülönítve végezni az elemzéseket, de sok fajnál azonban a szaporodási időn kívül nem különíthetők el egyértelműen az ivarok. Érdeemes lenne az esetleges parazita fertőzöttség hatását is vizsgálni a vonulás során, mert az is befolyásolhatja az aktuális kondíciót és így közvetve akár a vonulásra való felkészülést is.

Jelen dolgozatban ezért három fő témakört dolgoztam fel. Az első részben összehasonlítottam a molekuláris ivarhatározás módszerét több madárfaj és különböző típusú szövetminták esetén. A széleskörben használt, CHD1 gén polimorfizmusára tervezett markerek az egyes madárfajoknál nem adnak egyformán megbízható eredményt, és más hatásfokkal használhatóak a toll és vérminták esetén. A négy leggyakrabban használt primerpárt összehasonlítva több mint 60 fajon az állapítható meg, hogy jó minőségű, vélhetően sok DNS-t tartalmazó szövetmintáknál bármelyik használható, csak ügyelni kell a gélelektroforézisnél az esetlegesen hosszabb elválasztási időre. Illetve még a PCR során, a műtermékek elkerülése végett, érdemes „touchdown” PCR-protokollt használni. Azoknál a fajoknál, ahol nincs előzetes információnk, hogy melyik primerpár adja a legmegbízhatóbb eredményt, érdemes legalább 2 markerrel kezdeni a tesztelést, és ha van rá lehetőség, biztosan ismert ivarú egyedből is szerezzünk szövetmintát.

A dolgozat második fejezetében összehasonlítottam a vonulás időzítését kor- és ivarcsoportok, valamint testméret és kondíció alapján több énekesmadárfaj esetén (kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*), cserregő- (*Acrocephalus scirpaceus*), foltos nádiposzáta (*A. schoenobaenus*), énekes- (*A. palustris*), vörösbegy (*Erithacus rubecula*)). A kiválasztott fajoknál a kormos légykapó kivételével molekuláris módon határoztam meg az ivart, ezért a kapott mintázatok az adott fajokra nézve új eredménynek tekinthetők. A kapott eredmények eltérőek voltak a különböző vonulási stratégiák (hosszú- vagy rövidtávú vonuló) esetén összel, a nádiposzáta fajoknál és a vörösbegnél bizonyos években a hímek vonulása zajlott korábban. A nádiposzáta fajoknál az évek között nem volt kiegyenlített az ivararány a vonulás során, mindig a tojók voltak jelen nagyobb arányban. A hímek és tojók visszafogási rátájában viszont nem volt különbség egyik faj esetén sem. A biometria jellemzők (szárnyhossz, testtömeg) hasonló mintázat szerint változtak az ivarok között a vonulás során, viszont a testtömeg változása korcsoportonként mutatott némi eltérést. Ezek alapján úgy tűnik, a

vonulási stratégiákban nem, mindössze az időzítés esetén figyelhető meg különbség az ivarok között.

A harmadik fejezetben a vörösbegy esetén megvizsgáltam, hogy az aktuális kondíciót és a vonulás időzítését befolyásolhatja-e a vérparazitákkal való fertőzöttség. Ennek vizsgálatához 2016-ban az őszi vonulás során gyűjtöttem vérmintákat a korábbi vizsgálatokhoz hasonló protokollt követve. Molekuláris úton, úgynevezett magas érzékenyséű „nested PCR” segítségével mutattam ki a Haemoproteus és/vagy Plasmodium nemzetségbe tartozó vérparaziták jelenlétét vagy hiányát. Eredményeim alapján a teljes mintában 14,9% volt a prevalencia, ami nem különbözött az egyes kor- és ivarcsoportok között sem. A fertőzött és nem fertőzött egyedek testméretei nem különböztek és a vérparaziták jelenléte nem függött össze a zsírraktár meglétével vagy hiányával. Viszont a fertőzött fiatal egyedek átlagosan 5 nappal később érkeztek meg a vizsgálati területre, amit okozhatott a megnövekedett tartózkodási idő korábbi pihenőterületen vagy a fertőzött egyedek lassabban tudtak felkészülni az elindulásra.

Az ivar és korcsoportok elkülönítése újraértelmezheti a korábbi eredményeket, így fontos, hogy olyan fajknál is elkülönítsük ezeket a kategóriákat, ahol korábban nem volt rá lehetőség. Eredményeim pontosabb értelmezést és a mintázatok megértését segítené a vonulási útvonalak további helyszínein végzett mintavételezés.

Summary

To understand the changes in the timing of the bird migration it will be necessary to investigate from different perspectives. The optimal arrival and duration time before the departure are the key elements in the studies of migration, because these shaped the migration strategy and develop the survival of the individuals as well. Comparing separately the phenology of the migration between the age- and sex groups will be important, however in the case of more species after the breeding period the sexes cannot be identified on the field. Furthermore, it will be also interesting to test the possible effects of the avian malaria infection during the migration. If the infection affects the body condition, it will cause a delay in the preparation time before the departure and affect the timing of whole migration.

In the present dissertation, I explain three different but concomitant topic. Firstly I compared the molecular sexing methods with four universal sexing markers in 13 Neognathae bird orders and in different tissue types. The reliability of these widely used CHD1 markers may differ among the avian orders and the efficiency could vary between different type of tissue (e.g. blood, contour/flight or tail feathers). Compared to the four frequently used primer pairs I can confirm their universality in most avian orders with the high-quality tissue sample, but the separation of the fragments during the electrophoresis need sometimes more time. Further, during the PCR to avoid the aspecific bands I recommended to use the “touchdown” PCR

protocol as well. If we had no preliminary information, which marker gives the most reliable results, it is worth to test with minimum two primer pair and get a sample from individuals with certain known sex.

In the second part, I focused on the possible age- and sex-related differences in the timing of the migration and the relationship between biometrical parameters and timing in the case of the Pied flycatcher - *Ficedula hypoleuca*, Reed warbler - *Acrocephalus scirpaceus*, Sedge warbler - *A. schoenobaenus*, Marsh warbler - *A. palustris* and European robin - *Erithacus rubecula*. Except for the Pied flycatcher, all of the species were molecularly sexed, for this reason, the obtained patterns can be considered new results in the case of these species. The differences in the timing of the sexes differed between the long- and short distance migrants in autumn, in the case of the *Acrocephalus* species and (in some years) the Robins the males migrated earlier than the females, however there was no sex-related differences in timing of the Pied flycatcher in autumn. The sex ratio during the periods was female-skewed in the case of the *Acrocephalus* warbler. The recapture rate of the sexes did not differ in any of the studied species. The relationship between biometrical traits (wing length, body mass) and timing showed similar patterns, only there were some age-related differences in the changes of the body mass. Based on these results only in the timing of the arrival can be found sex-related differences, in the other part of the phenology not.

In the third part, I investigated whether the prevalence of blood parasites varied in relation to biometrical traits, body condition and arrival time in the European robin. I collected in 2016 blood samples during the autumn migration, following the used protocol in the earlier studies. For the molecular detection of avian malaria parasites (*Haemoproteus* and/or *Plasmodium*), I used a highly efficient nested polymerase chain reaction method. Based on my results the overall prevalence was 14.9% and it did not differ significantly between age or sex categories. There was no difference in the biometrical traits and the actual body condition (having or not visible subcutaneous fat) between infected and non-infected individuals. However, the infected juveniles arrived 5 days later at our study site as non-infected, which could be caused by the increased stopover duration or before departure from the breeding site the infections adversely affect the preparation time.

Separation of sex and age groups might shed a different light on the results of earlier studies of bird migration patterns. Therefore, separate analysis of these groups would also be important in species where sex identification was not possible in previous studies. Sampling birds at multiple stopover points across the migratory routes could further improve our understanding of the results and patterns found in the present study.

Bevezetés

A madárvonulás összetett része a madarak életciklusának, mivel genetikailag meghatározott elemei és a környezeti faktoroktól egyaránt függő szabályozó rendszere van. A vonulás egyes részletei több évtizede, a kezdeti módszerekkel is jól vizsgálhatóak, de a modern eszközök segítségével, mint például a rádiótelemetriás, műholdas jeladók vagy a geolokátorok, egyre több minden kiderül a madarak vonulási viselkedéséről, útvonalairól és mozgási mintázataikról (Bächler et al., 2010; Stutchbury et al., 2011; Bairlein et al., 2012). A rendelkezésre álló, korábban leírt eredmények alapján a vonulási viselkedés egyes elemei fajokon belül (populációnként, kor- és ivarcsoportok között) és fajok között eltérő mintázatokat és stratégiákat mutatnak (Newton, 2008). Ezek a különbségek hatást gyakorolnak az egyedek túlélésére és így adott faj állományainak változására is, ami természetvédelmi szempontból is fontos.

Az ivarfüggő vonulási mintázatokat és a különbségeket a stratégiában nagyrészt olyan fajokon vizsgálták, ahol az ivari dimorfizmus külső bélyegek alapján (színezet, testméret) a szaporodási időszakon kívül is meghatározhatóvá teszi az ivarokat. A szexuálisan monomorf fajok esetén viszont az elkülönítés hiányában fontos információk veszhetnek el a vonulásuk vizsgálatakor. Emiatt többféle módszerrel keresték a minél gyorsabb és pontosabb ivarhatározási technikát, azonban a legtöbb módszernek komoly korlátai vannak. A legszélesebb körben a DNS-alapú technikák terjedtek el a legtöbb vizsgált fajnál, kihasználva azt, hogy az újmadárszabásúak alosztályába (Neognathae) tartozó madaraknál az ivari kromoszómák a használt markerekkel elkülöníthető dimorfizmust mutatnak (Schmid et al., 1989). A tojók esetén két különböző ivari kromoszóma (Z és W) van jelen, ezért a csak náluk meglévő W-kromoszómára specifikus génszekvenciák kimutatása jó lehetőséget ad a molekuláris ivarhatározáshoz. A széleskörben használt, univerzálisnak tekintett markerek alkalmazhatósága viszont több esetben csak megkötésekkel és bizonyos feltételek betartása mellett lehetséges. Egy-egy kutatás előtt szükséges lehet egy előzetesen kipróbált laborprotokoll, ami megkönnyíti az adott madárfajhoz valóban jól működő marker kiválasztását.

A molekuláris módszerekkel egyes parazita fertőzések is kimutathatóak, például a madarak kondícióját, szaporodási sikerét és túlélését sok esetben befolyásoló *Haemoproteus* és *Plasmodium* genusba tartozó vérparaziták is. Ha a fertőzés megléte rontja egy egyed vonulásra való felkészülését és így befolyásolja az időzítését, az kihathat a teljes vonulási mintázatra és akár magára a túlélésére is. Ezért az időzítés vizsgálatakor, ha van rá lehetőség, érdemes több szempont szerint összehasonlítva vizsgálni az egyedeket.

Értekezésemben ezért három fő fejezeten keresztül szeretném bemutatni eredményeimet.

Elsőként a molekuláris ivarhatározás módszertanát teszteltem több, különböző rendbe tartozó madárfajon, többféle szövettípus és marker felhasználásával. A használt 4 markert több kutatás ajánlja széleskörben, de ritkán térnek ki az alkalmazhatóság feltételeire, illetve van több problémás csoport, amelyeknél nem könnyű az egyértelmű ivarhatározás. Összehasonlító munkám végén összeállítottam egy egyszerű protokollt, ami segíthet a tervezésben más kutatócsoportok számára is.

A második fejezetben a kormos légykapó (amely szexuálisan dimorf, hosszútávú vonuló faj) és három, szintén hosszútávú vonuló fajt, a cserregő-, az énekes- és a foltos nádiposzáta vonulási fenológiáját vizsgáltam. Ezen közelrokon fajoknál az ivarhatározás azonban csak molekuláris módon lehetséges (Jakubas and Wojczulanis-Jakubas, 2010; Wojczulanis-Jakubas and Jakubas, 2011). A különböző vonulási stratégiák összehasonlításához egy rövidtávú vonuló, a vörösbegy adatait is használtam, amelynél az ivar szintén molekuláris módon határozható a költési időszakon kívül. A kormos légykapó esetén az ivarok vonulási stratégiáját a tavaszi időszakban is megvizsgáltam.

A harmadik fejezetben a vörösbegy esetén megvizsgáltam, hogy hogyan hat az egyedek kondíciójára és az őszi vonulásának időzítésére a vérparazita fertőzöttség. Továbbá összehasonlítottam a fertőzöttség prevalenciáját kor- és ivarcsoportok között is.

1 Molekuláris ivarhatározási lehetőségek CHD1 markerek alapján különböző madárrendekben

1.1 Bevezetés

1.1.1 Ivarhatározási lehetőségek madarak esetén

A madarak ivarának pontos ismerete kulcsfontosságú lehet mind tudományos kutatásokban, mind a tenyésztői munka során. Ez azonban nagyon sok madárfajnál – különösen fiókakorban – csak molekuláris módszerekkel lehetséges. Régóta ismertek olyan genetikai eljárások, amelyekkel az elkülönült ivari kromoszómákkal rendelkező madarak nagy része határozható, de ezek az univerzálisan alkalmazható módszerek nem egyformán sikeresek az egyes fajokban vagy az eltérő szövettípusokban. Például madártollak esetén az izolálás után kinyerhető DNS minőségét és a töredezett, kisebb fragmentek kimutathatóságát negatívan befolyásolja, ha az adott toll hosszú időn keresztül erős napfénynek vagy magasabb páratartalomnak volt kitéve (Vili et al., 2013). Az alkalmazott molekuláris módszerek jelentős része elsősorban csak az újmadárszabásúak alosztályába (Neognathae) tartozó fajoknál működőképes, mivel náluk a kétféle ivari kromoszóma méretben és szerkezetben jól elkülönül. Ezzel szemben a futómadárszabásúak alosztályába (Paleognathae) tartozó fajoknál, mint például a strucc (*Struthio camelus*) vagy az emu (*Dromaius novaehollandiae*), a W és Z ivari kromoszómák alakban és méretben nem különülnek el (Tsuda et al., 2007). Esetükben az azonosítás speciális módszereket és markereket igényel. A molekuláris ivarhatározás kezdetben rövid szakaszú, nem specifikus (pl. RAPD, AFLP) primerekkel és mikroszatellita markerekkel zajlott, mivel a kisebb méretű W-kromoszóma számos ismétlődő génszakaszt tartalmaz. Ezeknél a technikáknál egyetlen primerpár akár 10–20 különböző szakaszt is felszaporíthat, amik között vannak csak a W-kromoszómára jellemzők is (Dubiec et al., 2006). Azonban az ilyen típusú módszereknek a használatakor több hibalehetőség is adódhat: (1) a véletlenszerűen felszaporított polimorf DNS-szakaszok (RAPD) nehezen reprodukálhatóak, (2) a mikroszatelliták esetén pedig gyakran téves azonosítást figyeltek meg (Griffiths et al., 1993; Mills et al., 2000). Az amplifikált fragmentumhossz-polimorfizmus (AFLP) alapján Griffiths és Orr (1999) egy másik, megbízható módszert dolgozott ki strucc ivarhatározására (amely fajnál a korábban leírt módszerek nem voltak működőképesek), három W-kromoszómához kötődő marker alapján. Azonban ez az eljárás nagyon hosszú, alapos előkészületet igénylő és igen költséges (Cerit et al., 2007). A genetikai ivarhatározáshoz ezért inkább azok a hosszpolimorfizmuson alapuló technikák bizonyultak végül a legsikeresebbnek, amelyek olyan genomikai szakaszokat (ún. gametológokat) szaporítanak fel, amelyek a két ivari kromoszómán eltérő hosszúságúak (Boutette et al., 2002). A legelterjedtebben használt gén

az egérben felfedezett CHD1, ami a kromohelikáz DNS-kötő fehérje kódolásáért felel és madarakban is megtalálható a homológja (Ellegren, 1996). Ez a gén nagyon konzervatív, a CHD1-Z és CHD1-W változat között jól detektálható különbség van az intronikus régiók hosszában (Fridolfsson and Ellegren, 1999; Morinha et al., 2011).

A CHD1 gén konzervatív jellege miatt az alkalmazott primerek nagyrészt univerzálisak, bár néhány taxon esetén mégsem működnek egyforma megbízhatósággal. Vucicevic és mtsai (2013) 58 madárfajjal készített összehasonlító vizsgálata alapján például az uhu (*Bubo bubo*) esetén egyik használt primerpár (P2/P8, 2550F/2718R) sem adott egyértelmű eredményt. A pontos azonosítás más fajcsoportok esetén is gondot jelentett több vizsgálat szerint, mint például a galambalakúak (Columbiformes) (Lee et al., 2010), vagy a darualakúak esetén (Gruiformes) (Liu et al., 2011).

A vizsgálatokban az alkalmazott markerek mellett a felhasznált szövetminta típusát is jól kell megválasztani. A vérminták sokkal több DNS-t tartalmaznak mint a toll (Harvey et al., 2006), és így kevés mintából is elegendő mennyiségű örökítő anyagot lehet kinyerni, ami nagyobb sikerességet jelent a meghatározásban (Harvey et al., 2006; Jensen et al., 2012). A vérminta-vételezés viszont minden esetben az egyedek megfogásával járó, invazív eljárás. A vedlett tollak begyűjtése ezzel szemben minimális zavarást jelent a vadon élő fajok esetén, viszont hangsúlyosabban kell ügyelni a szövetminta minőségére, mivel a kipreparált szövetrész nagysága és a begyűjtött toll állapota befolyásolhatja a molekuláris munka sikerességét (Horváth et al., 2005; Hogan et al., 2008; Vili et al., 2009). Ha például a vedlés után több hét telik el, akkor a környezeti hatásoknak (pl. eső, pára, UV fény) kitett tollakban károsodik a DNS és még a rövidebb felszaporítható szakaszok is nehezen mutathatók ki (Vili et al., 2013).

1.1.2 Célkitűzés

Jelen vizsgálatban több mint 60 madárfaj bevonásával két fő kérdésre kerestem a választ:

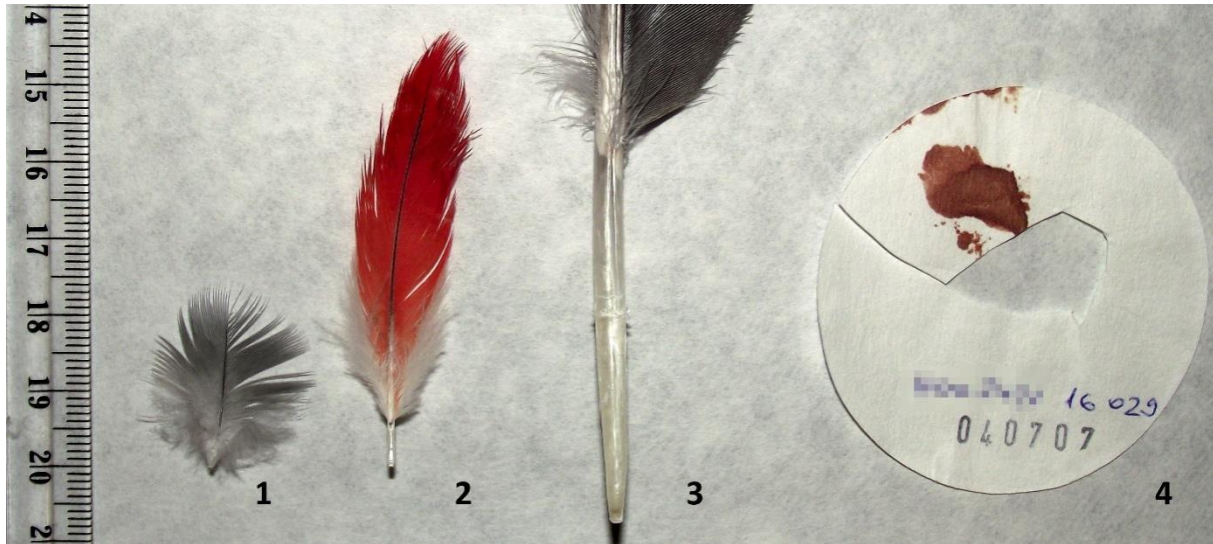
- (1) A CHD1 génre fejlesztett markerek mennyire tekinthetőek univerzálisnak? Összehasonlítva négy gyakran használt primerpárt (P2/P8, 2550F/2718R, CHD1-i16F/R és CHD1-i9F/R) milyen pontossággal használhatóak többféle madárrendbe tartozó fajok esetén?
- (2) Az eltérő szövetminták használata (különböző típusú tollak, vér) befolyásolja-e a határozás sikerességét? Számít-e a primer kiválasztásakor a minták szövettípusa?

A kapott eredmények alapján összeállítottam egy általánosan használható laborprotokollt, ami minden olyan kutatásban felhasználható, ahol madarak molekuláris ivarhatározása szükséges, de a vizsgált fajra vonatkozó specifikus módszerről nem áll rendelkezésre előzetes információ.

1.2 Anyag és módszer

1.2.1 Szövetminták gyűjtése

A molekuláris ivarhatározás összehasonlító vizsgálatához az újmadárszabásúak (Neognathae) alosztályba tartozó 13 madárrend fajából gyűjtöttem szövetmintát (teljes fajlistát lásd „Mellékletek” fejezet 1. táblázat). Elsősorban olyan fajokat kerestem, amelyek konzerváció-genetikai, viselkedésbiológiai vizsgálatokban vagy éppen az állatorvosi praxisban gyakoriak, ill. a madártenyésztők gyakran tartják őket. Ezen fajoknál nagyobb eséllyel merülhet fel a molekuláris ivarhatározás szüksége a kutatás vagy a szaporítás során. A minták több forrásból származtak. A parlagi sas (*Aquila heliaca*), a rétisas (*Haliaeetus albicilla*), a kék vércse (*Falco vespertinus*) és a szalakóta (*Coracias garrulus*) esetén az illetékes nemzeti parkok gyűrzési engedéllyel rendelkező munkatársai gyűjtöttek tollmintát fiókáktól és vedlett tollakat felnőtt egyedektől. A rétisas esetén az éves gyűrzési program, a többinél a különböző LIFE projektek keretében (projektazonosítók: parlagi sas: LIFE10NAT/HU/019, kék vércse: LIFE11/NAT/HU/000926, szalakóta: LIFE13/NAT/HU/000081) történt a mintavételezés. A többi, hazai előfordulású fajból származó minták három kutatócsoporttól érkeztek (Debreceni Egyetem, Pannon Egyetem–Ornitológiai Kutatócsoport, Ócsai Madárvárta). A vizsgálatban szereplő többi faj mintái a Nyíregyházi Állatpark és tenyésztők által beküldött toll- és vérminták voltak. A vérminták gyűjtése a madarak szárnyvénájából történt (vena brachialis), a minták 96%-os etanolba, száraz szűrőpapírra vagy vattára kerültek. A nem alkoholban tárolt vérmintákat a beérkezést követően azonnal feldolgoztam, a tollmintákat simítózáras zacskóban, az alkoholban tárolt vérmintákkal együtt -20°C -on, fagyasztóban tároltam felhasználásig, de maximum 6 hónapon belül minden minta feldolgozásra került. A papagájfajoknál és a kutatócsoportoktól érkezett fajok egy részénél rendelkezésemre álltak ismert ivarú egyedektől gyűjtött szövetminták is, amik a további vizsgálatokban referenciaként szolgáltak. A minták feldolgozása az Állatorvostudományi Egyetem Ökológiai Tanszékén a Konzerváció-genetikai Kutatócsoport laboratóriumában történt. Összesen 799 mintát használtam fel, ebből 315 db toll- és 484 vérminta volt.



1.1. ábra: Különböző felhasznált szövetminta típusok jákó papagájnál (*Psittacus erithacus*) 1. testtoll/pihetoll (1-3 cm hosszú); 2. frissen vedlett közepes méretű toll (4-7 cm hosszú); 3. frissen kivedlett nagyméretű toll (7 cm-nél hosszabb); 4. vér szűrőpapíron

1.2.2 Molekuláris módszerek

A DNS izolálást kétféle izoláló kittel végeztem. A GeneJET Plasmid Miniprep Kit™ (Thermo) és GeneAid Genomic DNA Mini Kit (Tissue) izoláló kittel végzett munka folyamán követtem a gyártó utasításait, kisebb módosításokat végezve az eredeti protokollon. Az izolálás végén 100 µl DNS-t nyertem minden egyedtől, amit megfelelő pufferben, -20°C-n tároltam a további felhasználásig. Tollminták esetén az emésztési lépésben 1M DTT-t (1,4-ditio-treitol) is adtam az elegyhez, hogy a szaru jobb emésztését elősegítsem (Weigmann, 1968).

Az ivarhatározás esetén a polimeráz lánreakció (PCR) minden esetben 17 µl végtérfogatban zajlott, az alábbi összetétel szerint: 1-60 ng DNS templát 3 µl pufferben feloldva, 0.065µl DreamTaq™ (Fermentas) polimeráz enzim, 1,7 µl 10x DreamTaq™ puffer (Fermentas), 0,65 µl dNTP Mix (2 mM, Fermentas), 0,65 µl MgCl₂ (25 mM), 2 µl primer mix (5 pmol/µl) és 8,94 µl desztillált víz. Négy univerzális, madarakra fejlesztett primerpárt teszteltem a vizsgálatok során: P2/P8 (Griffiths et al., 1998), 2550F/2718R (Fridolfsson and Ellegren, 1999), CHD1-i16F/R és CHD1-i9F/R (Suh et al., 2011). Mind a négy primerpár működési elve azonos, miszerint eltérő méretű intronikus szakaszokat szaporítanak fel a W- és a Z-kromoszómák CHD1 génjén, így ivartól függően hímekben egyféle (CHD1-Z), tojóknál pedig kétféle (CHD1-Z és CHD1-W) PCR-termék keletkezik. A CHD1-i16 marker használatakor a specificitás növelése érdekében minden esetben „touchdown” lépést (a primertapadási hőmérséklet fokozatos csökkentése ciklusonként a megfelelő értékig) is alkalmazni kellett a PCR során. Enélkül aspecifikus szakaszok szaporodtak fel, több faj esetén a CHD1-W szakasz méretének megfelelő hossz közelében (1.1. táblázat, a többi primerpár esetén használt PCR ciklust lásd „Mellékletek” fejezet 2. táblázat). A PCR-termékek szétválasztását agaróz-

gélelektroforézissel végeztem, 2%-os agaróz (Lonza SeaKem® LE) gélen 20 000-szeres hígítású festéssel (ECO Safe Nucleic Acid Staining Solution; Pacific Image Electronics, Inc.). Mivel a kimutatott PCR-termékek az alkalmazott primerpároktól és vizsgált madárfajtól függően eltérő mérettartományba estek, markerenként eltérő idejű (60–120 perc) futásokat használtam.

1.1. táblázat: A PCR során alkalmazott „touchdown” lépés részletei a CHD1-i16 primer esetén

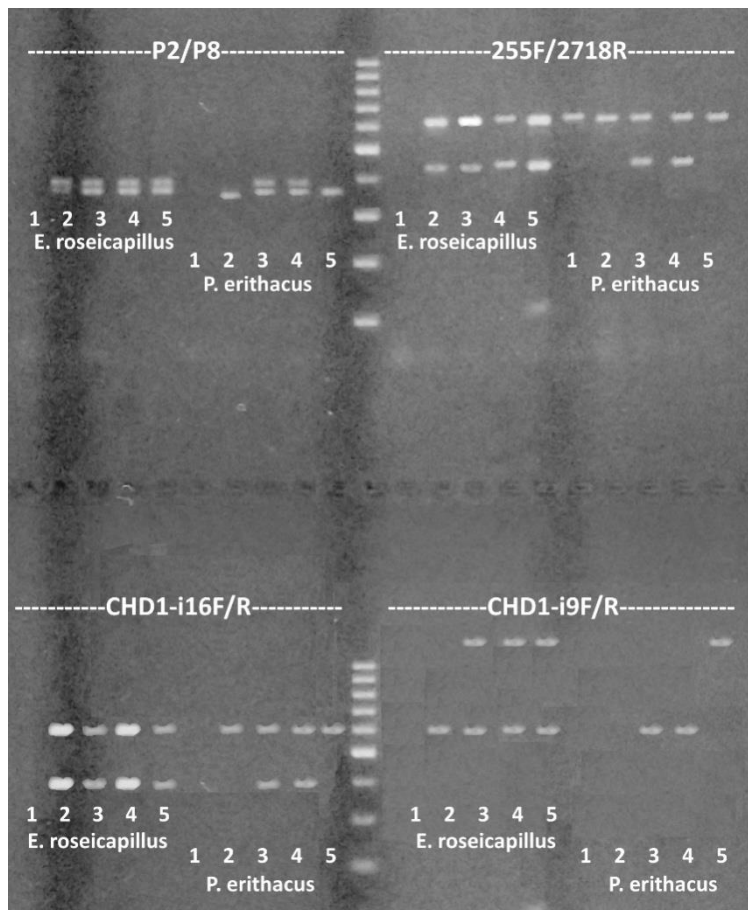
		Hőmérséklet	Időtartam
Denaturálás		95°C	2 perc
„Touchdown” lépés	Denaturálás	95°C	30 másodperc
9 ciklus: -1°C/ciklus	Primertapadás	60-52°C	45 másodperc
	Láncépítés	72°C	45 másodperc
	Denaturálás	95°C	30 másodperc
28 ciklus	Primertapadás	52°C	45 másodperc
	Láncépítés	72°C	45 másodperc
Végső láncépítés		72°C	7 perc

1.3 Eredmények

A mintatípusok összehasonlításakor a nagyobb tollak és az alkoholban tárolt vér bizonyult a legkönnyebben használhatónak. Az egyes mintatípusokból izolált DNS átlagos koncentrációi a következők voltak:

- alkoholban tárolt vér: 12,89 ng/μl;
- szűrőpapíron vagy vattán tárolt vér: 19,89 ng/μl;
- kisméretű testtollak: 8,5 ng/μl;
- nagyobb testtoll: 30,45 ng/μl.

Az izolált 315 darab tollmintából 14 kisebb (3 cm alatti) testtoll és 299 darab kivedlett evező vagy fark toll volt. A testtollak esetén 21%-ban (3 db) volt sikertelen a PCR-reakció, mivel egyik primerpár esetén sem kaptunk értékelhető eredményt. A nagyobb tollaknál ez az arány jóval kisebb, mindössze 2% (6 db) volt. A tollminták esetén a CHD1-i9 marker nem minden esetben volt használható, az esetek 14,5%-ban nem kaptam detektálható terméket, 35%-ban pedig csak a W-kromoszómához köthető, kisebb (kb. 700 bp) intronszakasz volt kimutatható. A vérminták esetén az alkoholban tárolt 366 vérminta izolálása minden esetben sikeres volt, de a szűrőpapíron vagy vattán érkezett minták is csak az esetek 4%-ában (5 minta a vizsgált 118-ból) nem adtak egyértelmű eredményt.



1.2. ábra: Különböző szövetmintákon végzett ivarhatározás sikeressége két papagájfaj esetén. A két fajnál az azonos sorszám ugyanahhoz az egyedhez tartozó mintákat jelöl.
 1. testtoll/pihetoll; 2. frissen vedlett, közepes méretű toll; 3. frissen vedlett, nagyméretű toll; 4. vér szűrőpapíron; 5. vér alkoholban. Az 1-s sorszámú *E. roseicapillus* fajhoz tartozó minta egy sikertelen azonosítást jelez.

Az egyik leggyakrabban használt primerpárnál, a P2/P8-nál a termékek mérete a sólyomalakúak (*Falconiformes*) rendjébe tartozó fajok esetén és a nádi tücsökmadárnál (*Locustella luscinioides*) 450–490 bázispár (W-kromoszóma), ill. 360–450 bázispár (Z-kromoszóma) volt, a többi madárrendben 300 és 450 bázispár nagyságú szakaszokat kaptunk. A két termék közötti méretkülönbség több faj esetén is mindösszesen 10–20 bázispár volt (ennél a primerpárnál, eltérően a másik három markertől, az általam vizsgált fajoknál mindig a CHD1-W szakasz a hosszabb). Néhány fajban a hosszabb futási idő (120–180 perc) ellenére is csak egy PCR-terméket sikerült kimutatni, mint pl. a nagy fakopáncs (*Dendrocopus major*), az egerészölyv (*Buteo buteo*), a rétisas, a parlagi sas vagy a kakukk (*Cuculus canorus*) esetében (Melléklet 1. táblázat). Ezeknél tehát vagy csak az egyik kromoszóma CHD1-fragmentje szaporodott fel, vagy olyan kicsi volt a méretkülönbség, hogy az általam alkalmazott agarózgél-elektroforézissel nem voltak elkülöníthetőek a termékek. A nyári lúd (*Anser anser*) esetén hosszú futási idő után szétvált a két PCR-termék, a kis méretkülönbség miatt azonban nehezen voltak azonosíthatóak.

A 2550F/2718R primerpár használatával az énekesmadár-alakúak (Passeriformes), papagájalakúak (Psittaciformes), szalakótaalakúak (Coraciiformes), vágómadár-alakúak (Accipitriformes) és galambalakúak (Columbiformes) rend fajainál a W-kromoszómán lévő szakasz mérete 400 és 550 bázispár, a Z-kromoszómán lévő szakasz mérete 600 és 700 bázispár közötti volt, a két szakasz között 100-200 bázispárnyi különbséggel. A bagolyalakúak (Strigiformes) és kakukk esetén ettől teljesen eltérő hosszúságú termékek voltak megfigyelhetők: a CHD1-W-szakasz 1000 bázispárnál hosszabb, míg a CHD1-Z-szakasz 650-700 bázispár hosszúságú volt (Melléklet 1. táblázat). A CHD1-W-szakasz néhány fajban, mint pl. a szenegáli papagáj (*Poicephalus senegalus*), a fenyvescinege (*Periparus ater*), a rozsdás csuk (*Saxicola rubetra*) és a guvat (*Rallus aquaticus*) nem szaporodott fel.

A CHD1-i16-marker esetén a kapott PCR-termékek mérete a darualakúak (Gruiformes) és a bagolyalakúak (Strigiformes) rendet és a kakukkot leszámítva 300–500 bázispár (W-kromoszóma) és 500–700 bázispár (Z-kromoszóma) között volt, legalább 100 bázispárnyi különbséggel. A bagolyalakúak rendben és a kakukk esetén a CHD1-W szakasz 1000 bázispárnál hosszabb, míg a CHD1-Z szakasz 600 bázispár hosszú, a darualakúaknál a CHD1-Z szakasz 550 bázispár hosszú volt. Néhány faj esetén a rövidebb, W kromoszómán lévő fragment nem szaporodott fel, így nem volt alkalmas a nádiposzátnál (*Acrocephalus spp.*) és a pompás fényserégélynél (*Lamprotornis superbus*) a tojók azonosítására. A rétisas, a guvat és a nyári lúd esetén pedig a módosított PCR profil ellenére is több alkalommal azonosítást megnehezítő fragment szaporodott fel CHD1-W szakaszon (400–600 bp között).

A CHD1-i9 marker W kromoszómán lévő szakasza minden vizsgált madárrendben 500–800 bázispár méretű, a CHD1-Z-szakasz minden faj esetén 1000 vagy annál több (kb. 1100–1300) bázispár hosszúságú volt. Ez a primerpár a tollminták 14,6%-ában egyáltalán nem adott terméket, a vérminták 4–6%-ában pedig a hosszabb, CHD1-Z-fragment nem szaporodott fel. Néhány fajnál ez a probléma minden esetben fennállt, hogy csak a W-kromoszómán lévő szakasz szaporodott fel, például az énekes rigó (*Turdus philomelos*), a barátcinege (*Poecile palustris*), a nagy fakopáncs, a haris (*Crex crex*) és a guvat esetén. Így ezeknél a fajoknál, a fragmentek hosszában megfigyelhető nagy variabilitás miatt, nem ajánlott ivarhatározásra. A Katalin-papagáj (*Bolborhynchus lineola*) volt az egyetlen faj, ami a tesztelés során egyszer sem volt meghatározható ezzel a primerrel, ugyanis egyik kromoszómához tartozó szakasz felszaporítása sem volt sikeres, még vérmintáknál sem.

1.4 Következtetések

A molekuláris ivarhatározás madarak esetén általában megbízhatóan használható, szemben a viselkedés megfigyelésével vagy az egyes testméretek alapján történő határozással. A rendelkezésre álló technikák fejlődésével már nem csak a felnőtt madarak, de a még tojásban lévő embriók szexálása is megoldható (Jensen et al., 2012). A minták gyűjtésekor és a vizsgálat megtervezésekor azonban figyelembe kell venni a rendelkezésre álló szövetminták típusát. Eredményeim alapján a vérmintákat akár alkoholban tároltuk, akár szűrőpapírral itattuk fel, megbízhatóan használhatóak voltak. A tollminták esetén azonban a toll mérete és állapota jelentősen befolyásolta a sikerességet (pl. Hogan et al., 2008; Vili et al., 2013). A kisméretű tollak vizsgálata 21%-ban sikertelennek bizonyult, akárcsak a korábbi vizsgálatok eredményei alapján a régebben kivedlett tollak. Ennek hátterében az állhat, hogy az ilyen mintákban kevesebb mennyiségű, erősebben széttöredezett DNS található (Vili et al., 2013), amikhez a különböző markerek nem vagy csak nehezen tudnak kapcsolódni és a DNS-t felszaporítani.

Az alkalmazni kívánt primerpár kiválasztása ezért összefügg a szövetminta típusával, mivel a várható termékméretetek meghatározzák az azonosítás sikerét. A legrövidebb szakaszokat felszaporító P2/P8 primer alkalmas lehet lebomlott szövetminták, vagy a tojásban lévő fióka ivarhatározásához is (Jensen et al., 2003), az általunk vizsgált mintatípusok esetén mindegyikében sikeresen kimutatható DNS-terméket eredményezett. Azonban a két kromoszómához kötődő változatok méretei között ennél a primernél volt a legkisebb különbség, ezért több fajnál hosszú (akár 120 perces) elválasztási időre is szükség lehet, ill. egyes fajoknál ez sem elegendő a fragmentek egyértelmű elkülönítéséhez. Így fennáll a veszélye annak, hogy a tojókat hamisan hímnek lehet detektálni. A nagyobb felbontás érdekében ennél a primerpárnál a költségesebb akril-amid gél használatát javasolják, pl. a vörösbegy vagy a bagolyalakúak (*Strigiformes*) rendjébe tartozó fajok esetén (Cattray et al., 2004; Vucicevic et al., 2013). Az eredményeim alapján viszont ezeknél a fajoknál is jól meghatározható az ivar agarózgél-elektroforézis segítségével, mindössze a macskabagoly (*Strix aluco*), a maláj erdeibagoly (*Strix leptogrammica*), nagy fakopáncs, az egerészölyv, a rétisas, a parlagi sas, a nyári lúd és a kakukk esetén tapasztaltuk, hogy nem válik szét jól láthatóan a két kromoszómához tartozó szakasz. A másik három primerpár előnye, hogy a két fragment között jóval nagyobb a méretkülönbség és akár már 30–40 perces gélelektroforézist követően is azonosíthatóvá válnak a termékek. Friss szövetminták esetén jól használhatóak, csupán tollmintáknál fordult elő, hogy az CHD1-i9 és CHD1-i16 markerek alkalmazásával az 1000 bázispárnál hosszabb termékek nem minden esetben szaporodtak fel. A legtöbb fajnál a 2550F/2718R és a CHD1-i16 primerpár bizonyult a legmegbízhatóbbnak.

Némely madárrend esetén a CHD1 génen alapuló molekuláris ivarhatározás nem mindig járt egyértelmű eredménnyel. Korábbi, több fajon végzett kutatásokban a baglyoknál az

ivarhatározás gyakran sikertelen volt (Griffiths et al., 1998; Kahn et al., 1998; Cerit and Avanus, 2007; Vucicevic et al., 2013). Módszertani fejlesztésként a Z37B primerpárt javasolták Dawson és mtsai (2015) ezekre a fajokra, azonban az általuk talált fragmentek között nagyon kicsi méretkülönbség volt (2–19 bázispár) és a szétválasztáshoz kapilláris-elektroforézist használtak. Saját kutatásom során viszont azt tapasztaltam, hogy négy bagolyfaj esetén agarózgél-elektroforézissel is azonosíthatók az ivarok, csak a P2/P8 primerpár nem adott egyértelmű eredményt a macskabagoly és a maláj erdeibagoly esetén. Mind a négy bagolyfajnál a CHD1-W-változat a 2550F/2718R és a CHD1i16 primer esetén szokatlan módon 1000 bázispárnál hosszabb terméket adott. Kizártuk annak lehetőségét, hogy mellékterméket kaptunk volna, mivel csak azokban a mintákban jelent meg ez a termék, ahol a másik két primer alapján egyértelműen tojót határoztunk vagy előzetes ismeretünk volt az egyedről.

A 13, újmadárszabásúak alosztályba (Neognathae) tartozó madárrend több mint 60 fajával végzett vizsgálat során megállapíthatjuk, hogy az aspecifikus, univerzális markerek, amiket széles körben használnak ivarmeghatározásra, jól alkalmazhatóak a legtöbb esetben. Azonban mindegyik primerpár esetén vannak limitáló tényezők, amiket a vizsgálatok során figyelembe kell venni. Tapasztalataim alapján a madarak molekuláris ivarmeghatározásánál az alábbi eljárások betartását javaslom:

(1) A szövetminta megválasztásakor, ha a toll mellett döntünk, akkor minél hamarabb kezdjük meg a minták izolálását és a DNS kivonását. Tollgyűjtés esetén a minél nagyobb méretűt (pl. evezőtoll, faroktoll) válasszuk, ill. kivedlett toll esetén a frissebbeket.

(2) A fajok ivari kromoszómái evolúciós léptékben mérve gyorsan változnak (Ellegren and Carmichael, 2001; Handley, 2004; Ellegren, 2011), emiatt előfordulhatnak olyan fajok, amelyekre egy adott marker egyáltalán nem működik (pl. mutáció lehet a primerek kötőhelyein), vagy nem megbízhatóan működik (csak ez egyik kromoszómán lévő gametológot szaporítja fel). Továbbá a nagyobb madárrendekben, mint pl. az énekesmadár-alakúak vagy a papagájalakúak esetében egyik vagy másik primerpár nem az adott csoportra jellemző méretű terméket adja. Az én esetemben ezt tapasztaltam két ausztráliai papagáj nemből (Alisterus és Polytelis), amelyeknél a CHD1-W termék jóval rövidebb (300 bp) a 2550F/2718R és a CHD1-i16-marker esetén is, mint a többi papagájfajban (400–500 bp; Melléklet 1. táblázat).

(3) Ha nincs előzetes adatunk arról, hogy az általunk választott faj ivarhatározásához melyik primer használható a legmegbízhatóbban, akkor tollminták esetén kerüljük a hosszú, 1000 bázispár feletti terméket adó markereket (mint pl. a CHD1-i9), mert a nagy termékméret miatt az erősen töredezett, fragmentált DNS-nél nem mindig kapunk látható

eredményt. A jó minőségű, vélhetően sok DNS-t tartalmazó szövetminták esetén (pl. vértokos fiókakori toll, frissen kivedlett nagyméretű toll) a négy primerpár bármelyike használható, azonban érdemes figyelembe venni, hogy a P2/P8 primerpárral sokszorozott PCR-termékek elválasztása hosszú idejű elektroforézist igényelhet. Az esetlegesen keletkező műtermékek elkerülése érdekében a CHD1-i16 primerpár használatakor javasolt az ún. „touchdown” PCR-protokoll alkalmazása.

(4) Bizonyos fajok esetén a jól működő markerek sem adnak megbízható eredményt, mint pl. a guvatnál, harisnál vagy a kakukknál. Éppen ezért, hogy elkerüljük a téves határozásokat, azt javaslom, hogy olyan fajnál, amelyeknél nem találunk információt a markerek megbízhatóságáról, ott minden esetben minimum 2–3 primerpárral kezdjük a meghatározást, szövetmintától függetlenül. Továbbá érdemes ismert ivarú egyedektől is mintát venni, hogy az esetleges felszaporodó műtermékeket kizárhassuk.

(5) A gélelektroforézis során szem előtt kell tartani, hogy a Z és W változat között mekkora a méretbeli különbség, mert kis különbség esetén sűrűbb géltre és hosszabb futási időre lehet szükség.

Összefoglalva, a megadott szempontokat figyelembe véve és a primertesztelésen végighaladva a legtöbb madárrend és család esetén könnyen kivitelezhetővé válik a molekuláris ivarhatározás, ami új távlatokat nyithat meg különböző ökológiai, természetvédelmi kutatásokban vagy éppen a tenyésztői/állatorvosi munkát könnyítheti meg.

2 Kor és ivarfüggő vonulási mintázatok összehasonlítása szexuálisan dimorf és monomorf fajok esetén

2.1. Bevezetés

2.1.1. Alapfogalmak a madárvonulásban

A vonuló madarak hatalmas távolságokat képesek megtenni. A vonulás távolságának függvényében gyorsan és energiatakarékosan repülnek, tengereken, sivatagokon és magas hegységeken is át tudnak kelni. Nem csak nagy távolságok megtételére képesek, hanem nagyon pontosan orientálódnak és navigálnak, ami egyrészt lehet genetikailag rögzült mintázatok követése, másrészt viszont tanult viselkedés. Vonulásuk elsősorban a táplálék-elérhetőség szezonális változásaival áll összefüggésben. A madarak úgy időzítik a vonulásukat, hogy az optimális táplálék abundanciájú időszakokban legyenek jelen mind a költő, mind a telelő területen (Newton 2008).

A vonuló fajokat a megtett távolság alapján három nagy csoportba szokás osztani: a rövidtávú vonulókra, amelyek pár száz km-t tesznek meg (pl. vörösbegy), a középtávú vonulókra, amelyek 100-1000 km távolságot tesznek (pl. énekes rigó) és hosszútávú vonulókra, amelyek 3500 km-nél nagyobb távolságot tesznek meg a költő és telelő terület között (pl. kormos légykapó, cserregő nádiposzáta). Ez utóbbi csoportnak a vonulása talán az egyik legösszetettebb, mivel náluk a vonulás erős genetikai kontroll alatt áll és számukra az egyes időszakok (pl. vedlés, indulás, táplálkozás a pihenőhelyeken) időzítése sokkal kritikusabb (Alerstam 1993; Berthold 2001; Newton 2008).

A távolság mellett a másik csoportosító tényező a vonulási stratégia, azon belül is például a populációk vonulási mintázata. Többféle mintázatot megfigyeltek már meg, egyik legismertebb a hurokvonulás, ebben az esetben a vonuló fajok más útvonalat használnak az őszi és a tavaszi vonulás során. A mintázat kialakításában a különböző élőhelyek vegetációjának eltérő szezonális változása és a széljárás irányának változása állhat (Newton, 2008). Néhány Európában is költő faj az Ibériai-félszigeten keresztül vonul ősszel Afrikába, de tavasszal sokkal rövidebb utat használva az Appennini-félszigeten vonulnak át, az óramutató járásával ellentétes hurkot leírva (pl.: kormos légykapó, Bønløkke et al., 2006; Spina and Volponi, 2008). Ellenkező irányban is történhet hurokvonulás, mint például a sárgarigó (*Oriolus oriolus*) esetén, amely faj kelet-európai költőállománya a Balkán-félszigeten át vonul ősszel Kelet-Afrikába, míg tavasszal nyugatabbra, Tunézián és az Apennini-félszigeten át érkezik vissza a költőterületeire (Bankovics and Vadász, 2009). Egy másik megfigyelt nagyobb vonulási mintázat a tölcsérvonulás, amikor a nagy kiterjedésű költőterület minden részéről egy leszűkülő, keskeny sávban zajlik a vonulás a telelőterület felé (Alerstam, 1993; Newton, 2008).

Ilyen mintázat jellemző például az énekes nádiposzáta (Dowsett-Lemaire et al., 1987; Cramp, 1998). A költő- és a telelőterület egymáshoz viszonyított szélessége alapján további két nagyobb mintázatot különítünk még el, egyik a széles frontú vonulás, amely esetén mindkét terület elég kiterjedt és a vonuló fajok képesek átkelni a nagyobb földrajzi akadályokon, akár non-stop repüléssel is, mint például a foltos nádiposzáta vagy a vörösbegy (Csörgő and Gyurácz 2009a; Gyurácz and Csörgő 2009). Ennek ellenkezője a keskeny frontú vonulás, aminél az egyes fajok nem képesek nagyobb távolságokat és földrajzi akadályokat egyben leküzdeni és inkább kisebb sávokban meghatározott útvonalakon vonulnak, ez főként a vitorlázva repülő, nagyobb testű fajokra jellemző (Newton, 2008).

A vonulás során fontos szerepet töltenek be az egyes állomások (stop-over területek), azok az élőhelyek, amelyeken az egyes vonuló fajok egyrészt felkészülhetnek az elindulásra, másrészt útközben feltölthetik tartalékaikat. A vonulásra való felkészülés a költési időszakot követően magában foglalja a territóriumok elhagyása mellett a kopott tollazat vedlését és a tartalék zsír felhalmozást, ami az elinduláshoz szükséges energiát biztosítja. Ezzel együtt megváltozik az egyedek viselkedése is, amit összefoglaló néven „vonulási nyugtalanságnak” hívnak (Newton, 2008). A tartalék tápanyag biztosítása a vonulás során is fontos, a táplálkozó helyeknek kiemelkedően fontos szerepük van a vonuló fajok túlélésében. Vannak fajok, amelyek kevésszer szakítják meg vonulásukat, viszont egy-egy helyszínen a fokozott táplálékfelvételnek (hiperfágia) köszönhetően akár testtömegük megduplázásra képesek (pl. fülemüle (*Luscinia megarhynchos*), kerti geze (*Hippolaris icterina*), foltos nádiposzáta; Berthold, 2001; Newton, 2008). Gyakoribb útmegszakításra jó példa a cserregő nádiposzáta, amely faj kis lépésekben, a nagy mediterrán földhidakon keresztül vonul és ezért őszi vonulása elhúzódóbb, mint a többi közelrokon nádiposzáta fajú (Schaub et al., 2001). A telelő területek feltérképezése és kutatása is kiemelkedően fontos feladat a vonuló fajok védelme szempontjából, mivel ezeken a területeken jelentős, a túlélést potenciálisan befolyásoló hatással számolhatunk. Ezalatt nem csak a környezetben bekövetkezett változásokat kell érteni, hanem az antropogén hatásokat is, mint például a tömeges vadászat, ami szintén negatívan befolyásolja a vonuló fajok túlélését. Ennek ellenére nagyrészt feltáratlanok azok a körülmények, amelyek közvetlen hatással lehetnek a túlélési rátákra (Marra, 1998; Both et al., 2001; Szép, 2007), sőt némely faj esetén a pontos telelőterületek is alig ismertek.

A telelőterületre való megérkezés időzítése is kulcsfontosságú lehet, mivel az időjárási és környezeti hatások szigorú kereteket szabhatnak az optimális megérkezésre. A hosszútávú vonuló fajok telelő helyein, a Szaharától délre a csapadékeloszlást az úgynevezett Trópusi Konvergencia Zóna (Inter-Tropical Convergence Zone) határozza meg (Andrews et al., 2003). Ennek a zónának évszakos mozgása van, szeptembertől már az Egyenlítőtől délre helyezkedik el (Kenyában például november végén, december elején van jelen, amikor az énekes nádiposzáta átvonul a területen (Pearson et al., 1992)). Így mikor a telelő madarak

eléri ezeket a területeket, akkor az esős időszakba érkeznek meg, amikor a csapadék napi ciklusa határozza meg a táplálkozási lehetőségeket. Az esős időszak vége viszont március-áprilisra tehető, amikor már a költőterületekre legkésőbb visszainduló fajok is elhagyták a területet (Newton, 2008). A száraz időszakban a vonuló énekesmadarak már kevésbé tudnak táplálkozni, többek között a helyi populációkkal való erősödő kompetíció miatt is, ezért fontos a továbbvonulás a jó időzítése. Ugyanis ha nem hagyják el a Száhel övezetet a száraz időszak beköszöntét megelőzően, akkor nem tudják feltölteni zsírraktáraikat a Szaharán való átkelés előtt, túlélési esélyük alacsonyabb lesz (Newton, 2008; Robson et al., 2011).

Ezen tényezők együttesen járulnak hozzá ahhoz, hogy a madarak vonulásának és így túlélésüknek a kulcsa az egyes állomások elérésének időzítése. Habár az időzítésnek is van genetikailag meghatározott része, mégis az elmúlt évtizedek kutatásaiból kiderült, hogy ez a merevnek gondolt rendszer képes plasztikusan változni. Ezen változásokat részletesebben a **2.1.4. alfejezetben** tárgyalom ki.

A madárvonulás kutatásának első kidolgozott, nemzetközileg egységesített módszere a gyűrűzés volt (Berthold, 2001; Csörgő et al., 2009). Az egyedi azonosító gyűrűvel ellátott egyedek megfogási ideje és helye, valamint a morfológiai és biometriai adatok felvétele lehetővé teszi, hogy képet lehessen alkotni a vonulási útvonalakról, az egyes fajok állományváltozásairól, vagy akár a vonulás egyéb jellemzőiről. A hosszútávú, több évtizedes adatsorok, amelyeket szisztematikusan rögzítettek egy-egy helyszínen, lehetőséget adnak akár a klímaváltozás vagy a környezet egyéb változásának hatásainak becslésére is (pl. Hüppop and Hüppop, 2011; Csörgő et al., 2016).

2.1.2. Korfüggő mintázatok a vonulásban

A fajon belüli változatosságot főként az egyes korcsoportok és az ivarok között lehet megfigyelni. Az énekesmadarak esetén kétféle korcsoportot szokás elkülöníteni a szaporodási időszakot követően, a gyűrűzés évében kikelt fiatalokat és az ennél idősebbeket. A különböző vedlési stratégiák miatt az egyes fajok esetén némi eltérés lehet a téli és a tavaszi korhatározásban. Az olyan fajoknál, mint például a vörösbegy vagy a kormos légykapó, ahol az öregek nyáron teljes vedlést végeznek, de a fiatalok csak részlegest, ott a tavaszi vonulás során a második éves (aki előző évben kikelt) és az annál idősebb egyedeket jól el lehet különíteni (Svensson, 1992). Azoknál a (főként vonuló) fajoknál viszont, ahol mindkét korcsoport a telelőterületen teljes vedlést végez, ott tavasszal nem lehet ezt a két csoportot elkülöníteni, mint például a nádiposzáta fajok esetén (Svensson, 1992; Kennerley and Pearson, 2010). A két csoportnál megfigyelhető különféle stratégiákat a vonulásban nem csak a fiatalok tapasztalatlansága okozza. Életük éves ciklusában az egyes események időzítése különbözhet, például a költési és diszperziós időszak után, a vonulásra való felkészülés ütemezése eltérő lehet. Ezt egyrészt okozhatja a már korábban említett eltérő vedlési

stratégia, másrészt a fiatalok a dominancia sorban elfoglalt rosszabb helye miatt nehezebben jutnak hozzá a táplálékforrásokhoz, tovább tarthat a megfelelő tápanyagraktár felhalmozása (Newton, 2008). Általánosan megfigyelt mintázat, hogy az őszi vonulás során a fiatalok később hagyják el a költőterületet és elhúzódnak, lassabb a vonulásuk. Néhány faj esetén, ahol az öregek teljes, míg a fiatalok csak részleges vedlést végeznek, vagy ahol a fiatalok szubdomináns helyzetbe kerülve, nagyobb távolságra vonulnak, ott a fiatalok indulnak korábban (pl. erdei pinty (*Fringilla coelebs*), kékbegy (*Luscinia svecica*), partifecske (*Riparia riparia*); Newton, 2008). A vonulási távolságban a korok közötti különbség egyik oka lehet a territóriumok megtartása és a nagyobb testméretű, domináns hímek, amelyek jobban tudnak táplálékot tartalékolni, könnyebben átvészelik a telet a költőterülethez közel (Ketterson et al., 1985; Nolan et al., 1990).

A telelőterületen is hátrányba kerülhetnek a fiatalok az öregekkel szemben. A vörösbegy például a Földközi-tenger partján télen megfigyelt táplálkozó helyeken erősen territóriális viselkedést mutat. A nagyobb testméretű, domináns öreg hímek a jobb minőségű élőhelyeken nagyobb számban fordulhatnak elő és jobb kondícióban lehetnek, mint a tojók, vagy a fiatal egyedek (Catry et al., 2004; Campos et al., 2011). Ez a különbség kihathat a tavaszi vonulásra való felkészülésre is. A fiatalok rosszabb kondícióban kezdhetik meg a tavaszi vonulásukat, vagy tovább kell maradniuk egy-egy táplálkozó helyen, hogy elegendő energiát gyűjtsenek (Heise and Moore, 2003). Nagyobb lehet náluk a mortalitási ráta (Newton, 2007) vagy később érkeznek vissza a költőhelyre és így akár már csak rosszabb minőségű élőhelyfoltokban tudnak territóriumot foglalni. Az elindulást nehezítheti még az időjárás is, a lassabb felkészülés miatt a fiatalok akár rosszabb szélviszonyok között kénytelenek elindulni, ami tovább lassíthatja őket (Morganti et al., 2011). A tavaszi visszaérkezésnél több fajnál is azt találták, hogy az öreg (második évnél idősebb) egyedek hamarabb térnek vissza, bár egyes esetekben nagy különbség inkább a fiatal és öreg tojók között állt fenn (Stewart et al., 2002).

2.1.3. Ivarfüggő mintázatok a vonulásban

A korcsoportok közötti különbségek mellett a hímek és tojók vonulási mintázata, illetve a vonulásuk során bekövetkezett változások is jelentősen különbözhetnek. Az időzítésbeli alapmintázatok két nagy csoportra bonthatók, az egyik, amikor a hímek vonulása zajlik korábban, ők érkeznek meg hamarabb a pihenő- vagy éppen a költő- és telelő területekre, ez a protandria. A másik mintázat, amikor a tojók vonulása zajlik korábban, ez a protogínia. Ezek a mintázatok nem csak a vonuló madárfajokra jellemzőek, más szezonálisan vándorló életmódot folytató fajoknál is megfigyelhető (Morbey and Ydenberg, 2001). Ez a mintázat feltételezhetően az ivari szelekcióval van összefüggésben (pl. Reynolds et al., 1986, de lásd Rainio et al., 2007), viszont a megjelenési formái mind a viselkedésben, mind a morfológiai adaptációkban akár fajonkénti sajátosságokat is mutathatnak.

A tavaszi vonulás során a leggyakrabban a hímek korábbi érkezése figyelhető meg (Morbey and Ydenberg, 2001; Møller, 2004; Kokko et al., 2006; Edwards and Forbes, 2007; Coppack and Pulido, 2009; Møller et al., 2009; Saino et al., 2010; Csörgő and Harnos, 2011; Newton, 2011). Protogíniát ritkábban figyeltek meg, főként olyan fajoknál, ahol fordított szexuális szerepek vannak és a tojók a dominánsak, mint például víztaposó fajok (*Phalaropus* sp.) esetén (Reynolds et al., 1986). Az eltérő időzítés kialakításában többféle tényező játszik szerepet:

- (1) a hímek vonulási sebessége nagyobb,
- (2) a hímek vonulása sokkal direkter, kevesebb időt töltenek a pihenőhelyeken,
- (3) a hímek korábban kezdik meg a vonulást, mint a tojók, vagy
- (4) a hímek rövidebb távolságra vonulnak el a költőhelyekről (Coppack and Pulido, 2009).

A vonulási sebességet nagyban befolyásolja az egyedek szárnyhossza és alakja és a zsírfelhalmozási képessége is. A hosszabb, hegyesebb szárny előnyösebb lehet a gyorsabb repüléshez, de a sűrűbb növényzetben élő fajoknál ez hátrányos is lehet. Illetve a predátorok előli meneküléshez a rövidebb, kerekesebb szárny jobb manőverezési képességet ad (Lockwood et al. 1998). Egyes fajoknál a hímeknek hosszabb és hegyesebb szárnya van, mint a tojóknak (Hedenström et al., 1986; Chandler et al., 1992), ami akár nagyobb vonulási sebességet eredményezhet. A hímek nagyobb vonulási sebessége tavasszal és ősszel is megfigyelhető, mint például a töviszúró gébics (*Lanius collurio*) esetén (Tøttrup et al., 2012). A kevesebb pihenőhely beiktatását például a Grönlandon és Izlandon költő hantmadár alfajnál (*Oenanthe oenanthe leucorhoa*) figyelték meg, ennél az alfajnál a hímek kevesebbszer szakítják meg a tavaszi vonulásukat, ráadásul egy-egy helyen kevesebb idő alatt töltik fel a zsírraktáraikat, amik arányosan nagyobbak is, mint a tojóké (Dierschke et al., 2005).

A vonulás megkezdése szigorú belső szabályozás alatt áll, amiben kulcsszerepet játszik a nappalok és éjszakák hosszának szezonális váltakozása, valamint a tesztoszteron hormon szintjének emelkedése tavasszal (Alerstam, 1993; Berthold, 2001). Elképzelhető, hogy a hímeknek érzékenyebb a fotoszenzitivitása, ezt feltételezte az a vizsgálat, amely során mesterséges (és egyforma) körülmények között tartották a hímeket és a tojókat, mégis a hímek korábban kezdték el mutatni a vonulási nyugtalanság jeleit, mint a tojók (Terrill and Berthold, 1990). Egy másik vizsgálat pedig rávilágított arra, hogy a fotoszenzitivitás mellett az androgén hormonok szintjének emelkedése is serkenti a vonulásra való felkészülést. Minél nagyobb mennyiségű tesztoszteront termel egy hím, annál gyorsabban éri el az elinduláshoz szükséges kondíciót (Tonra et al., 2011) és ezáltal hamarabb képes elindulni. Hasonlóan a korcsoportok közötti eltérő indulási időhöz, a domináns egyedek, amelyek a legjobb minőségű területeken tudnak táplálkozni a vonulás megkezdése előtt, hamarabb megkezdhetik a vonulást, mint a szubdomináns egyedek. Ez a különbség hím-tojó viszonylatban is gyakori (pl. Cuadrado,

1997; Marra, 2000; Catry et al., 2004). A gyorsabb elinduláshoz egy másik fontos különbség is hozzájárul, az, hogy egyes fajoknál a hímek és tojók telelőhelyei között is nagy távolságok vannak. Ez utóbbi mintázat kétféleképpen is megjelenik. Egyrészt lehetséges, hogy a hímek télen is a költőterületen, vagy ahhoz közel maradnak, mint például az erdei pintynél vagy a fekete rigónál (*Turdus merula*), míg a tojók elvonulnak (Newton, 2008). Esetleg a hímek telelő területe közelebb esik a költőterülethez, mint a tojóké, mint például a vörösbegy, a barátposzáta (*Sylvia atricapilla*) vagy a csilpcsalpfüzike esetén (Myers, 1981; Villarán and Pascual-Parra, 2003; Catry et al., 2005, 2006; Newton, 2008).

A hímek korábbi visszaérkezésének fő mozgató ereje, hogy a korábbi érkezéssel jobb minőségű élőhelyfoltokban tudjanak majd territóriumot foglalni, ezáltal növelni tudják az adott évi költési sikerüket. A tojóknak ezzel szemben sokkal inkább a tojásrakáshoz és a párválasztáshoz közelebb eső időben éri meg megérkezni (Newton, 2008). A hímek és tojók érkezési ideje között nagyobb különbség lehet olyan fajoknál, ahol a szexuális dimorfizmus mértéke nagyobb, akár a színezetben, akár a testméretben, vagy ahol a populációban a hímek nagyobb arányban vannak jelen (Kokko, 1999; Møller, 2004; Csörgő and Harnos, 2011; Briedis et al., 2019).

Az őszi vonulási időszakról kevesebb olyan kutatás áll rendelkezésre, mely célzottan ivarfüggő mintázatokat vizsgál és a talált mintázatok sem egységesek, akár fajon belül, a különböző populációk között sem. Legtöbbször protogíniát találtak (pl. Mills, 2005; Coppack and Pulido, 2009; Csörgő and Harnos, 2011) és ennek a mintázatnak a kialakulására is többféle magyarázat lehetséges, ami főként a tavaszi protandriával függ össze. Például a rezidens, vagy csak kisebb távolságokra vonuló hímek eleve később indulnak el vagy kisebb arányban vonulnak át egy-egy területen (Nolan and Ketterson, 1990; Schwabl, 1992; Catry et al., 2004, 2006; Mills, 2005). A vonulásra való felkészülésben és a vedlésben is jelentkezhetnek olyan ivari különbségek, amik a vonulás időzítésre kihatnak, a hímeket a korábbi tavaszi érkezésre serkentve, míg ősszel későbbi indulást eredményezve (Mills, 2005). A felkészülést nagyban befolyásolhatja az utódgondozási rendszer is, az utódokba többet fektető ivar, az énekesmadarak esetén leginkább a tojók, rosszabb kondícióba kerülhetnek a költési időszak végére, vagy tovább gondozzák a fiókákat, mint a hímek, ezért később és lassabban tudnak felkészülni. Ekkor inkább a hímek korábbi elindulása figyelhető meg (Lehikoinen et al., 2017), de ez nem mindig jelenti azt, hogy a telelőterületre is hamarabb érkeznek meg (Briedis et al., 2019). Több vizsgálat azonban nem talált különbséget az őszi indulási időben, még olyan fajoknál sem, ahol tavasszal nagyfokú protandria volt (pl. Mills, 2005; Harnos et al., 2015; Lehikoinen et al., 2017).

A fentebb felsorolt vizsgálatok azonban nagyrészt olyan fajokról szólnak, ahol ivari dimorfizmus figyelhető meg, a tollazat vagy a biometria alapján terepen is könnyen elkülöníthetőek a hímek a tojóktól. Viszont fontos lenne a monomorf fajokról is információt

szerezni, mert a vonulás időzítésének vizsgálatakor, vagy az évek alatt megfigyelhető változás kimutatásánál akár fontos különbségeket szalaszthatunk el, ha nem vesszük figyelembe a kor- és/vagy ivarfüggő mintázatokat. A kor és ivarcsoportok közötti különbségek együttes vizsgálatát tovább nehezíti, hogy kevés olyan faj van, ahol molekuláris vagy egyéb invazív módszer használata nélkül lehet mindkét korcsoportban megbízhatóan ivart határozni a szaporodási időszakon kívül.

2.1.4. Detektált változások a vonulás fenológiájában

A madaraknak sokszor viszonylag szűk és szigorúan szabályozott időintervallumok állnak rendelkezésükre, hogy optimális időjárási körülmények között tudjanak vonulni és az egyes pihenőhelyeken és a telelőhelyen táplálkozni. Több tanulmány is talált kapcsolatot az egyes időjárási elemek (csapadékmennyiség, széljárás, hőmérséklet) és a madarak vonulása között, melyek főként az időzítésre voltak hatással (összefoglalva: Gordo, 2007; Newton, 2008). Az összefüggések vizsgálatakor azonban fontos kiemelni, hogy adott egyedre nemcsak az érkezési helyszínen megfigyelhető aktuális időjárás van hatással, az időzítést inkább a 100 vagy 1000 km-re lévő telelő vagy stopover helyeken lévő alakíthatja. Az időjárást nagyobb skálájú légköri keringési rendszerek határozzák meg, így ha összefüggést tapasztalunk például a költési helyre való visszaérkezés és a lokális időjárási paraméterek között, akkor valójában napokkal korábban, nagyobb távolságban hatott az időjárás a vonulás sebességére vagy a pihenőhelyen eltöltött időre (Gordo, 2007). A komplexebb képhez azonban ismernünk kell az adott faj vizsgált populációjának pontos vonulási útvonalát, telelőhelyét vagy megálló helyeit is. Például egy olyan Észak-Olaszországban költő füstű fecske (*Hirundo rustica*) populációban, ahol ismertek az afrikai telelőhelyek, Saino és munkatársai (2004) megfigyelték, hogy a tavaszi visszaérkezés azokban az években volt korábbi, amikor az afrikai telelőhelyeken kedvezőbb volt a biomassa mennyisége (NDVI értékek alapján). Érdekes módon az öreg korcsoportban (2 évesnél idősebb) volt csak igaz ez az összefüggés, a másodévesek időzítését nem befolyásolta. A kialakuló szárazság viszont akadályozhatja a vonulást, ha a Száhel övezetben kedvezőtlenebbé válnak a körülmények, akkor később érkehetnek vissza a költőhelyre az egyes vonuló fajok egyedei (Dai et al., 2004; Gordo et al., 2005), és így hátrányba kerülhetnek a költőhelyen a territóriumok elfoglalásakor a korábban érkezőkhöz képest.

A csapadékosabb időjárás is lassíthatja a vonulást (Gordo, 2007), de a melegebb kora tavaszi idő és a több csapadék a vegetáció fotoszintetikus aktivitásának gyorsabb növekedését és a táplálékot adó rovarok korábbi megjelenését eredményezheti. Ezért több faj esetén is megfigyelhető, hogy a költőterületen csapadékosabb kora tavasz korábbi érkezést eredményez (pl. Gordo et al., 2005; Herrmann et al., 2005; Rubolini et al., 2007). Az őszi vonulás során is fontos befolyásoló tényező lehet az időjárás, a költő- és pihenőterületeken

egyrészt meghatározza a vonulásra való felkészülés optimális idejét, másrészt a hosszútávú vonulóknak a száraz évszak előtt kell átrepülniük a Száhel övezeten (Jenni and Kéry, 2003), ami viszont egyre korábban érkezhethet. Az indulási időt például a stopover helyekről mind a rövid- mind a hosszútávú vonulóknál befolyásolhatja még a széljárás és a csapadék mennyisége is, a széljárás esetén az optimális irányú és erősségű szélre várva nőhet vagy csökkenhet a területen való tartózkodási idő (pl. vörösbegy (Schaub, Liechti and Jenni, 2004, Tsvey, Bulyuk and Kosarev, 2007); fitisz füzike (*Phylloscopus trochilus*) (McLaren et al., 2012)), éjszakai vonulóknál pedig az esőmentes estéken nagy eséllyel indulhatnak tovább az egyedek (pl. Schaub et al., 2004).

A legfontosabb megfigyelt változások az időjárásban, amik meghatározhatják a vonulás időzítését és kimenetelét, összefüggésben állhatnak a klímaváltozás kedvezőtlen hatásaival. Míg tavasszal egyre korábban kezd el melegedni az idő és így a legkorábban visszaérkező egyedek is életben maradnak és előnyhöz jutnak a költőhelyeken a territóriumfoglalásban, addig ősszel az eltolódó nyári meleg és a később érkező hideg idő miatt kitolódik a vonulási időszak (Menzel et al., 2006). Többéves adatsorok vizsgálatakor kiderült, hogy az elmúlt évtizedekben a legtöbb énekesmadár faj érkezési ideje korábbra tolódott tavasszal (Huin and Sparks, 2000; Hubálek, 2003; Hüppop and Hüppop, 2003; Stervander et al., 2005; Jonzen et al., 2006; Kovács et al., 2011, 2012; Robson and Barriocanal, 2011; Parmesan et al., 2013). Helgolandon, az Északi-tenger egyik szigetén, ami az Atlanti-óceán partvidéke felé zajló madárvonulás egyik fő állomása, közel 50 év alatt a leggyakrabban gyűrűzött rövid és hosszútávú vonuló fajok esetén trendszerű korábban érkezést figyeltek meg. Egyes fajok átlagosan 10-15 nappal érkeznek hamarabb a területre (Hüppop and Hüppop, 2011). Svédországban pedig 1952 és 2002 között 36 énekesmadárfajnál figyeltek meg átlagosan 0,9 napos évenkénti korábbra tolódást az időzítésben (Stervander et al., 2005) és a kárpát-medencei madárgyűrűző állomások eredményei is hasonló trendekről tanúskodnak (pl. Csörgő et al., 2009; Miholcsa et al., 2009; Végvári et al., 2010; Kovács et al., 2011, 2012). Kivételt képeznek a legkorábban érkező fajok, mint például a kékbegy (Bermejo et al., 2004) vagy a barátposzáta (Kovács et al., 2011), amiknek az időzítése nem, vagy csak alig-alig változott az elmúlt két évtizedben.

Az őszi vonulás esetén mind korábbra, mind a későbbre tolódásra találhatóak példák (Coppack et al., 2003; Cotton, 2003; Lehikoinen et al., 2004; Tøttrup et al., 2006), ezt az egyes fajok többféle jellemzője alakíthatja ki. Ilyen például egyrészt a költési időszakban történt változások. Ha egy faj őszi időzítése korábbra tolódik, mint például a nádi (*Locustella luscinoides*) és a berki tücsökmadár esetén (*Locustella fluviatilis*) (Miholcsa et al., 2009), akkor feltételezhetően a költés előbb befejeződik, vagy korábbi elindulás szükséges ahhoz, hogy a Száhel övezeten a legalkalmasabb időben kelljenek át a hosszútávú vonulók (Cotton, 2003; Jenni and Kéry, 2003). Különösen igaz ez olyan fajoknál, akik csak egy fészekaljat nevelnek

egy szezonban. Másrészt a vonulás távolsága is meghatározhatja a változás irányát, a hosszútávú vonulóknál gyakrabban lehet megfigyelni korábbi indulást (Jenni and Kéry, 2003, Gordo, 2007), mert nekik szűkebb időtartományok között kell optimalizálniuk a megérkezésüket. Ellenben a hosszútávú vonulóknál is vannak olyan fajok, amelyek egyre később indulnak, mint például dán vizsgálatok alapján a sisegő füzike (*Phylloscopus sibilatrix*) (Tøttrup et al., 2006) vagy hazai vizsgálatok alapján a *Sylvia* spp., *Acrocephalus* spp., *Phylloscopus* spp. fajok (Kiss et al., 2008; Csörgő et al., 2009; Miholcsa et al., 2009; Kovács et al., 2011, 2012). A változás hátterében állhat még a kedvezőbb nyári és kora őszi időjárás, ami lehetővé teszi még egy fészekalj felnevelését, vagy éppen a jobb felkészülést a hosszabb táplálék ellátottsági periódus által (Jenni and Kéry, 2003; Csörgő and Harnos, 2011). Néhány faj esetén viszont úgy tűnik, hogy míg a tavaszi vonulás egyre korábbra tolódott, addig az őszi vonulás időzítése nem változott (Hüppop and Hüppop, 2011; Harnos et al., 2015).

A vonulás időzítése mellett a vonulási hajlandóság is megváltozhat, a fajok egy része rezidenssé válhat, vagy csak rövidebb távolságra vonulnak el, ezáltal parciális vonulókká válnak (Visser et al., 2009). Emellett az elterjedési területek is megváltozhatnak, egyes fajok estén északabbra is kitolódhat (Huntley et al., 2007).

2.1.5. Célkitűzés

A dolgozat jelen fejezetében többféle szempont alapján (kor- és ivarcsoport, testméretek) hasonlítom össze az őszi vonulás időzítését néhány kiválasztott énekesmadár faj esetén. A kormos légykapó esetén több mint 20 éves adatsor áll rendelkezésre tavasszal és ősszel egyaránt, amiben kor és ivar adatok is szerepelnek, ezért az időjárási paraméterek hatását is tudtam tesztelni nagyobb időléptékben.

Kérdéseimet és az összehasonlításokat az alábbi módon csoportosítottam:

Kor és ivarfüggő mintázatok az időzítésben

- (1) Változik-e a fogott madarak ivararánya a vonulási szezonon belül ősszel és a kormos légykapó esetén tavasszal is?
- (2) Kormos légykapó esetén hogyan változott a vonulás időzítése (érkezési idő) tavasszal és ősszel az egyes kor és ivarcsoportokban az évek során?
- (3) Különbözik-e a területen való tartózkodás hossza (első megfogás és utolsó visszafogás között eltelt idő) az átvonuló hímek és tojók között?

Kor és ivarfüggő mintázatok a biometriában és a kondícióban

- (4) Különbözik-e az átlagos szárnyhossz és testtömeg a kor- és ivarcsoportok között?
- (5) Különbözik-e a biometriai jellemzők változása a vonulás során a kor- és ivarcsoportok között? (testtömeg, szárnyhossz)
- (6) Változik-e az átvonuló egyedek kondíciója a vonulás során és a változás különbözik-e az egyes kor- és ivarcsoportokban?

A szárnyhosszt, mint modellezendő paramétert azért választottam, mert korábbi kutatások bizonyították, hogy jól használható indikátora a madarak különböző populációkból való származásának. A mérések alapján az egyes fajoknál az északabbi költőterületről származó egyedek szárnyhossza átlagosan nagyobb és sokkal hegyesebb formájú, mint a délebben költő populációké (Lockwood et al. 1998; Pérez-Tris and Telleria, 2001; Voelker, 2001).

Időjárás hatása

(7) Befolyásolják-e az egyes időjárási paraméterek (hőmérséklet) a kormos légykapó hímek és tojók tavaszi/őszi érkezési idejét?

Az új eredmények segítségével kiegészíthetem és újraértelmezhetem a területen ezekkel a fajokkal végzett korábbi vizsgálatokat (Pásztory-Kovács, 2013) a vonulás időzítésével kapcsolatban.

2.2. Anyag és módszer

2.2.1. Vizsgálat helyszíne, adatgyűjtés, vérminták gyűjtése

A vonuláskutatáshoz használt adatok az Ócsai Madárvárta Egyesület monitoring munkájából származnak. Ezen egyesület már 1983 óta végez madárgyűjtésen alapuló kutatásokat, standard hálóállásokkal a Duna-Ipoly Nemzeti Parkhoz tartozó Ócsai Tájvédelmi Körzet Öreg-turjának nevezett területén (É.sz. 47°15'–K.h. 19°15'). A vizsgálati terület egy jégkorszaki maradványláp, aminek mikroklímája eltér a környező területekétől, és változatos, mozaikos vegetációjával fontos költő, illetve pihenőterület a madarak számára (Csörgő et al., 2016).

A dolgozatban vizsgált fajok közül a három nádiposzáta faj a nádasok különböző részein és a hozzájuk kapcsolódó, vékonyabb szálú növényzetben, a vörösbegy pedig a bokros-erdős élőhelyen költ. A kormos légykapónak nincs megfigyelt költése a területen, viszont a többi fajhoz hasonlóan a tavaszi és őszi vonulás során nagy számban vonul át a területen és használja pihenő- és táplálkozó helyként. A cserregő nádiposzáta vonulása során feltételezhetően csak a kárpát-medencei állomány egyedei vonulnak át a területen, míg az északabbi költőpopulációk elkerülik azt (Csörgő and Gyurácz, 2009b). A foltos és az énekes nádiposzáta esetén az északabbi költőterületekről származó egyedek is nagy számban átvonulnak (Csörgő and Gyurácz, 2009ac). A vörösbegy esetén az Észak-Európából érkező egyedek egy része áttelel a vizsgálati területen (Gyurácz and Csörgő, 2009).

A madarak befogásához a területen több vegetációtípusban elhelyezett függőnyhálókat használnak (12 méter hosszú, 2,5 méter magas, 16x16 mm-s szemnagyságú, ECOTONE). A hálók évről évre ugyanazokon a helyeken állnak, a munka ütemezése pedig a madarak éves ciklusához alkalmazkodik, a két vonulási időszakban, tavasszal márciustól a költés megkezdéséig (április második fele) és ősszel július közepétől az első fagyokig minden nap

nyitva állnak a hálók. A hálók ellenőrzése óránként történik és minden egyes befogott madárról hálóhely pontossággal (~12 m) feljegyezzük a befogás helyét. Minden megfogott madár egyedi azonosítóval ellátott alumínium gyűrűt kap, meghatározzák a korát (a fajonkénti azonosító bélyegeket lásd a fajok jellemzésénél) és amennyiben lehetséges, az ivarát is. A nádiposzáta fajok esetén az őszi vonulási időszak kezdetén az öreg korcsoportban még láthatóak a költési időszakból megmaradt külső bélyegek, amik alapján terepen is lehetséges az ivarhatározás. A kloákadudor jelenéte hímre, a kotlófolt megléte tojó egyedre utal. A mérések során felveszik a biometriai jellemzőket, valamint megbecsülik a madár kondícióját a bőr alatt felhalmozott zsír mennyiségének és a repüléshez szükséges mellizomzat fejlettségének feljegyzésével (zsír becslése a Kaiser féle skála szerint (Kaiser, 1993), az izom fejlettségét pedig egy 0-3 közötti skálán). Ezen kívül az evezőtollak kopottságát (0-3 skála) és a tokos és kifejlett tollak arányát nézik meg, mivel ezekből meg lehet állapítani, hogy a vedlés melyik stádiumában van az adott egyed, illetve egyes fajoknál a korhatározáshoz is szükséges. Ezek után megméri a szárnyhosszt (simított szárnyhossz; a csuklóízület és a leghosszabb kézevező csúcsa közötti távolság zárt szárnyon mérve), a harmadik evező, valamint a faroktollak hosszúságát egész milliméterre pontosan. A harmadik evező mérésénél a vonalzó nullpontját a második és harmadik kézevező közé csúsztatva mérik le a toll hosszát, ami kiegészítő adat a szárnyhossz mellett. A faroktollak méréséhez a vonalzót a faroktollak és az alsó farokfedők közé helyezik, majd a madár faroktollait derékszögben felhajtják és a farok felső oldalához simított vonalzóval olvassák le az értéket. A testtömeget digitális mérleggel 0,1 gramm pontossáig mérik (Svensson, 1992a; Busse et al., 2002; Csörgő et al., 2016).

A vérminták gyűjtésének ideje mindegyik vizsgált faj esetén az őszi vonulás időszakára esett, amit a területen a sztenderditás végett minden évben július 10-től kezdődően vizsgálunk. A választott fajok vonulása eltarthat október elejéig is, illetve a vörösbegy esetén még novemberben is zajlik, így a mintavételezést ehhez kellett igazítanom. A három nádiposzáta faj esetén 10 napos időszakokban zajlott a mintagyűjtés és minden időszak között 7-10 napos szünetet tartottam. Ezzel a szakaszos mintavétellel igyekeztünk a lehető legtöbb mintát begyűjteni, a legszélesebb időintervallum alatt. A mintavételi időszakban fogott öreg nádiposzáta egyedek, amelyeknél terepi bélyegek alapján azonosítható volt az ivar, szintén belekerültek a vizsgálatba. A vörösbegy esetén a vonulás vizsgálatát és a mintavételezést később, augusztus 20 után kezdtem el és november elejéig folytattam, hogy minél jobban kizárjam a helyi költőállomány egyedeinek vonulás előtti diszperziós mozgását a területen. A vörösbegynél, hogy az elégséges minatelemszámot be tudjam gyűjteni és a minták egy másik vizsgálathoz is felhasználhatóak legyenek (lásd a dolgozat „Madármalária fertőzés hatása a vörösbegyek őszi vonulására” című fejezetében), másik protokollt követtem, a szakaszos mintavételezés 5 napos folyamatos mintavételt és 3-4 nap szünetet jelentett.

A vérminták gyűjtése a madarak szárnyvénájából történt, a minták 96%-os etanolba kerültek, feldolgozásig -20°C -on, fagyasztóban voltak. A minták feldolgozása az Állatorvostudományi Egyetem Ökológiai Tanszékén a Konzerváció-genetikai Kutatócsoport laboratóriumában történt.

2.1. táblázat: A vonuláskutatáshoz felhasznált egyedszámok. A kormos légykapó esetén az adatok az 1989 és 2016 közötti időszakból származnak. A nádiposzáta fajok esetén a mintavételi időszakokban terepen meghatározott ivarú egyedek száma is szerepel a táblázatban.

Faj	Korcsoport	Szezon/Év		
		Tavaszi	Őszi	
Kormos légykapó	Öreg	434		339
	Fiatal	-		1950
		2012	2013	2014
Cserregő nádiposzáta	Öreg (terep/molekuláris)	129/44	64/15	98/23
	Fiatal	117	102	111
Foltos nádiposzáta	Öreg (terep/molekuláris)	142/25	57/26	9/41
	Fiatal	115	145	123
Énekes nádiposzáta	Öreg (terep/molekuláris)	30/59	30/16	38/16
	Fiatal	76	86	57
		2014	2015	2016
Vörösbegy	Öreg	75	52	61
	Fiatal	170	284	368

2.2.2. Vizsgált fajok

2.2.2.1. Kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*)

A kormos légykapó Északnyugat-Afrikától Európán át egészen Közép-Ázsiáig elterjedt politipikus faj, több alfajjal rendelkezik. A Kárpát-medence az elterjedési területének déli peremén fekszik, csak szórványos fészkelőként jelenik meg itt. Lomb- és tűlevelű erdőkben, ritkábban parkokban költ (Cramp, 1998; Török, 2009).

Az ivarok tollazati bélyegek alapján jól elkülöníthetők, tavasszal a hímeknek fehér homlokfoltjuk van, a farokfedő és a középső faroktollak sötét barnás-feketék, ritkán egészen feketék. A tojóknak nincs homlokfoltjuk, a farokfedők és a középső faroktollak barnásszürkék, ritkán barnás-feketék, de a szárnyfedők egyöntetű barnásszürkék. Ősszel két korcsoportot tudunk elkülöníteni. A fiatalok faroktollai hegyesek, karfedőiken nagyobb fehér csúcsokat találunk és a felső csőr-kávájuk belső oldala világos, rózsaszínes-szürke. Az öreg egyedek középső vállvezőinek fehéres csúcshégye keskeny, a felső csőr-káva belső oldala fekete és a karfedők csúcsa keskeny világos sárgás-barna és a faroktollak lekerekítettek. A fiataloknál is az ivarok nagy arányban elkülöníthetők az őszi vonulás során. A hímeknél feketés vagy már egészen fekete az első három faroktoll és a leghosszabb felső farokfedő, míg a tojóké barnás-szürke és fekete színt egyáltalán nem tartalmaz. Az öreg egyedeknél a hímek faroktolla és a felső farokfedők feketék és a külső farkfedők is feketés barnák, míg a tojók ezen tollai barnák, barnás-szürkék és nincsenek kontrasztosan sötét színű tollaik. Az öregek teljes, a fiatalok részleges nyári vedlést végeznek, de télen, a telelőterületen mindkét korcsoport csak részleges vedlést végez. Szárnyhosszuk 74–83 mm közötti, míg testtömegük 12–15 g közötti, amit a vonulás során egy-egy pihenőterületen képesek zsírtartalékokkal megnövelni (Svensson, 1992a; Harnos et al., 2016).

Költésbiológiája és szaporodási viselkedése széles körben kutatott, mivel mesterséges odútelepeken is költenek. Elsősorban szociális monogámia jellemző rájuk, de ritkábban előfordulhat poligínia is, a hímek több territóriumot is elfoglalhatnak és több tojóval is párba állhatnak. A fiókákat mindkét szülő gondozza, de a hímek befektetésének mértéke a költsébe függhet partnereik számától (Lundberg and Alatalo, 2010).

Őszi vonulásuk gyorsan lezajlik, augusztustól szeptember végéig tart és két fő vonulási útvonal jellemző rájuk. A költő állomány legnagyobb része az Ibériai-félszigeten keresztül, a Gibraltári-szoroson át vonulva éri el Afrikát, legfontosabb pihenőhelyeik ezen az útvonalon Délnyugat-Franciaországban, Északnyugat-Spanyolországban és Észak-Portugália területein találhatóak (Salewski and Jones, 2006). Ezt az útvonalat főként a Skandináviában és Északnyugat-Európában költő állományok használják, de ismertek visszafogások Csehországból is (Bønløkke et al., 2006; Fransson and Hall-Karlsson, 2008; Hromádka, 2008; Valkama et al., 2014). A másik ismert vonulási útvonal az Appennini-félszigeten át vezet, és a madarak, mielőtt elérik Afrikát, Olaszországban töltik fel a zsírtartalékaikat. A kormos légykapó

a pihenőhelyeken és a telelőterületen egyaránt territoriális, és jellemző rá az indulás előtti gyors zsírraktározás (Salewski et al., 2002). A különböző európai költőpopulációk pontos telelőterületei kevésbé ismertek, gyűrzési adatok szerint Nyugat-Afrika trópusi területein, Guineától Ghánáig megtalálhatóak (Cramp, 1998; Salewski et al., 2004). Tavaszi vonulási útvonala Afrikában egyelőre nem eléggé feltárt, Európában az őszihez képest jóval keletebbre, az Appennini-félszigeten és Közép-Európán át vezet (Cramp, 1998; Fransson and Hall-Karlsson, 2008; Spina and Volponi, 2008; Bairlein et al., 2014; Valkama et al., 2014).

A vizsgálati területünkön gyakori tavaszi vonuló április közepétől május közepéig, ősszel pedig augusztus végétől szeptember közepéig (Török, 2009; Harnos et al., 2016). Az átvonuló állományok a visszafogási adatok alapján mindkét vonulási útvonalat használják, két öreg hím megkerülés ismert az őszi vonulás során, az egyedeket augusztus végén - szeptemberben jelölték meg itthon, majd az egyiket ugyanazon évben visszafogták Dél-Franciaországban, míg a másik egyed tavasszal fogták meg Dél-Portugáliában. Egy fiatal egyed, akit augusztusban jelöltek meg Magyarországon ugyanazon ősszel Olaszországban fogták vissza. A nálunk visszafogott egyedek nagy része Dániából származott, de Ész- és Oroszországban jelölt légykapót is feljegyeztek már (Török, 2009; Gyurácz et al., 2017).

2.2.2.2. Cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*)

A cserregő nádiposzáta a meleg és mérsékelt övi nádasokban széles körben elterjedt faj, több alfaja ismert. A Kárpát-medencében is költő alfaj a törzsalak, az *Acrocephalus scirpaceus scirpaceus* az Atlanti-óceán partvidékétől, Nyugat-Európán át Dél-Skandináviáig található meg, elterjedésének keleti határa Nyugat-Törökország (Cramp, 1998). Költő populációi vannak még a Mediterráneumban, Marokkótól Nyugat-Törökorszáig. A nádasok belső homogén zónájában fészkel (Csörgő, 1995; Kennerley and Pearson, 2010).

Ha a nádasok szerkezete mozaikossá válik például a nem megfelelő élőhelykezelési programok következtében, akkor megnő az esélye az énekes nádiposzátával való hibridizációjának (Csörgő and Gyurácz, 2009b). A két faj külső jegyeik alapján nagyon hasonlóak, az elkülönítéshez és az esetleges hibridek azonosításához fontos minél több határozó bélyeget megfigyelni rajtuk. Cserregő nádiposzátánál a 2. kézevezőn található bemetszés kezdete a 8–10., míg az énekesnél a 6–8. kézevező közé ér. A cserregő nádiposzátának a belső ujj karomhegye eléri, sőt túl is nyúlhat a középső ujj karomhegyén, míg az énekes nádiposzátának rövidebb. Az énekes nádiposzáta szárnya átlagosan hosszabb, és hegyesebb, míg a cserregő nádiposzátának kerekesebb, rövidebb. A cserregő nádiposzáta talpa és lábujjai hosszabbak, mint az énekesnek, mivel ez a faj a nádszálak között mozog, míg az énekes nádiposzáta nem (Leisler, 1972; Svensson, 1992; Kennerley and Pearson, 2010). Az öreg, egy évesnél idősebb egyedek tollainak vége kopott és színe is szürkésebbé válik, íriszük szürkésbarna, világos vörhenyes gyűrűvel a közepén. A fiatal

egyedek tollazata friss és melegebb barna színű, íriszük sötétszürke (Svensson, 1992). A nyelv hátsó részén a fiataloknál egészen sokáig megmarad a két sötét folt, ami fiókakorban az etetésnél kulcsingerként jelzi a szülőnek, hogy hova kell a táplálékot helyeznie, míg az öregeknél ezek már többnyire hiányoznak. Ősszel, a vonulás előtt az öregek és a fiatalok is részleges vedlést végeznek Európában, a tavaszi vonulás megkezdése előtt a telelő területen minden korcsoport teljes vedlést végez (Svensson, 1992a). Szárnyhosszuk 60–74 mm közötti, míg testtömegük 9–12 g közötti, de vonulás során akár 14–16 g tömegűek is lehetnek (Kennerley and Pearson, 2010).

Nagyfokú költőterület hűség jellemző rájuk, ami egészen kis léptékben is megnyilvánul, a homogén nádasban a hímek döntő többsége az előző évben elfoglalt revír közvetlen közelében foglal újra territóriumot. A fiatalokra kisebb mértékben, de a születési területhűség is jellemző (Vadász et al., 2008). Költési viselkedésükre szociális monogámia és kétszülős gondozás jellemző (Leisler et al., 2000, 2002; Halupka et al., 2014). A másodköltés ennél a fajnál gyakori, a második fészkek gyakran az elsőhöz közel épül fel (Kennerley and Pearson, 2010).

Mind a tavaszi, mind az őszi vonulásuk nagyon elhúzódó. A költési időszakot és a fiatalok diszperziós mozgását követően július végén kezdik meg őszi vonulásukat és ez egészen október közepéig is eltarthat. Éjszakai vonulók, stratégiájukra a rövid szakaszok megtétele jellemző, ami azt jelenti, hogy több pihenőhelyet iktatnak be vonulásuk során és általában földhidakon keresztül haladnak (Kennerley and Pearson, 2010). Két fő vonulási útvonal jellemző erre a fajra, a keleti populációk a Mediterráneum keleti szegélyén át, Izraelen és Egyiptomon keresztül, a Nílus mentén a téli esőket követve érik el a telelő területüket (Schlenker, 1988), míg a nyugati populációk az Ibériai-félszigeten, Gibraltáron és Marokkón át vonulnak. Ez utóbbiak telelőterülete Szegénáltól Nigériáig terjed, a keleti útvonalat használó populációké Délkelet-Afrikában, Szudántól Zambiáig terjed (Kennerley and Pearson, 2010).

A Kárpát-medencében fészkelő populációk érdekessége, hogy mindkét útvonal használata megfigyelhető náluk, visszafogási adatok egyaránt vannak Kelet-Spanyolországból, vagy éppen Izraelből (Csörgő and Gyurácz, 2009b). Mivel a Kárpátoktól északabbra költő állományok egyedei elkerülik a Kárpát-medencét, ezért feltételezhető, hogy a költési időszakon kívül gyűrűzött madarak is a helyi költő állomány tagjai. A fogási csúcs a két vonulási útvonalon eltérő: míg a nyugati vonulók esetén szeptember közepére, októberre esik (Portugália, Marokkó), addig a keleti vonulóknál ez augusztus vége és október közepe között figyelhető meg (Egyiptom, Ciprus) (Kennerley and Pearson, 2010). A tavaszi vonulásuk április és május között zajlik, szintén elhúzódó, de az utóbbi évtizedekben a tavaszi érkezésük egyre korábbra tolódott Európában (Hüppop and Hüppop, 2003; Robson and Barriocanal, 2011; Kovács et al., 2012). Vizsgálati területünkön jelentős költő állománya található, a másodköltés is jellemző (Pásztor-Kovács, 2013). Tavasszal és ősszel nagy számban vonul

át a területen, ősszel a vonuló populációk egyedei táplálkozó helyként is használhatják a területet. Mivel ez a faj nem halmoz fel jelentős mennyiségű zsírt az indulás előtt, ezért nagy kiugrás nem figyelhető meg az átlagos testtömegükben (Csörgő and Gyurácz, 2009b; Pásztory-Kovács, 2013).

2.2.2.3. Foltos nádiposzáta (*Acrocephalus schoenobaenus*)

A foltos nádiposzáta a boreális és az egész mérsékelt övben elterjedt faj, Nyugat-Írország és az Atlanti-óceán partvidékétől egészen Közép- Szibériáig és Közép-Ázsiáig. Fészkel a Fekete-tenger partvidékén is, de nem található meg a Pireneusoktól délre, valamint az Appennini-félszigeten és Dél-Görögországban (Cramp, 1998; Kennerley and Pearson, 2010). Az Európában fészkelő közelrokon nádiposzáta fajok közül ez a faj alkalmazkodott a legváltozatosabb ökológiai feltételekhez, a vizes élőhelyek sűrű növényzetében és heterogén összetételű nádasokban is fészkel (Csörgő, 1995), de előfordulhat víztől távoli vegetációkban is (Kennerley and Pearson, 2010).

A korhatározás – a cserregő nádiposzátaéhoz hasonlóan – a tollazat kopottsága, illetve a nyelvolt alapján történik, a fiatalok tollazata friss, az öregeké kopott. A fiataloknál a nyelv hátsó részén két sötét folt figyelhető meg, amely ősz végére fokozatosan halványul, majd eltűnik. Az öregek költés után részleges vedlést végeznek Európában, amit a telelő területen fejeznek be, majd a tavaszi vonulás előtt teljes vedlést végeznek. A fiatalok Európában nem vedlenek, csak a telelő területen végeznek teljes vedlést (Svensson, 1992). Szárnyhosszuk 62–71 mm közötti, míg testtömegük 9–12 g közötti, de vonulás során akár 19–23 g tömegűek is lehetnek (Kennerley and Pearson, 2010).

A cserregő nádiposzátaéhoz hasonlóan náluk is erős a költőterület hűség (Vadász et al., 2008). A szaporodási rendszerük változatos, többnyire monogámok, de poligínia is gyakran megfigyelhető náluk, a hímek több tojóval állnak párba. Jellemzően a tojók fektetnek több energiát a fiókanevelésbe (Leisler et al., 2002; Kennerley et al., 2010).

Őszi vonulásuk korán kezdődik és gyors, az öregek már a fiókák önállóvá válása után szinte azonnal elhagyják a költőterületet, míg az első vonulásukat végző fiatalok lényegesen később indulnak. A közép-európai költőállományokból már július végén, augusztus elején megjelennek a vonuló példányok, a vonulás csúcsideje augusztus közepe. Az északabbi, főként skandináviai költőpopulációk egyedei később, szeptemberben és október elején vonulnak át a Kárpát-medencén (Csörgő and Gyurácz, 2009a; Kovács et al., 2012). Fészkelő területeikről széles fronton vonulnak dél felé, nem kerülnek meg a földrajzi akadályokat (magas hegyek, tengerek), hanem átkelnek rajtuk (Trocińska et al., 2001; Zehtindjiev et al., 2003). Ehhez előtte szükségük van a pihenőterületeken a zsírraktárak feltöltésére, akár meg is duplázzhatják a testtömegüket. Ezt igyekeznek minél gyorsabban megtenni, egy-egy területen viszonylag kevés időt töltenek és kicsi a táplálkozás során bejárt mozgásterük (Csörgő and

Gyurác, 2009a; Kennerley and Pearson, 2010). A vonulás irányát és sebességét tekintve a nyugati területeken fészkelő populációk direkt irányultsággal, akár egyhuzamba tartó repüléssel képesek elérni telelő területeik északi határát (Ormerod, 1990). A keleti útvonalon vonuló populációk még Európában legalább egyszer megállnak. Legjelentősebb pihenő területek a Baltikumban, a Morva- és a Kárpát-medencében, valamint a Duna-deltában és a Fekete-tenger partvidékein vannak (Chernetsov, 1996; Gyurác et al., 1996; Csörgő et al., 2000; Procházka et al., 2002). Telelő területük a Szaharától délre, a Száhel-övezettől Nyugat- és Közép-Etiópián át egészen Namíbiáig terjed, de Dél-Afrika keleti részén és Nyugat-Afrika vizes élőhelyein is megfigyelhetők (Cramp, 1998; Kennerley and Pearson, 2010). Az őszi vonulásuk júliustól októberig tart a Kárpát-medencén keresztül, az első telelő egyedek augusztusban érik el Szenegált. Tavaszi vonulásuk Afrikában már márciusban megkezdődik, míg Európán április és május között vonulnak át a költőterületek felé (Kennerley and Pearson, 2010).

A vizsgálati területen jelentős költőállomány él. A tavasszal az első visszaérkező egyedek áprilisban jelennek meg, és szeptemberben (öregék), vagy októberben (fiatalok) ér véget a vonulásuk. A foltos nádiposzáta északi populációiból származó egyedei keresztülvonulnak a Kárpát-medencén a cserregő nádiposzátaéval ellentétben, a megfogott madarak ezért számos, a vonulás más stádiumában lévő, populációból származnak (Csörgő and Gyurác, 2009a). A három vizsgált nádiposzáta faj közül ennél a fajnál figyelhető meg az utóbbi időben a legdrasztikusabb állománycsökkenés, amit valószínűleg részben a klímaváltozás, illetve az élőhelyátalakulás okoz (Huntley et al., 2007; Stattersfield et al., 2008). Mivel a nagyobb földrajzi barriereket előtt jelentős zsírmennyiséget kell felhalmozniuk az átrepüléshez, a pihenőhelyek kiszáradása és a Száhel-öv terjeszkedése is ronthatja a túlélési esélyeiket.

2.2.2.4 Énekes nádiposzáta (*Acrocephalus palustris*)

Az énekes nádiposzáta széles körben elterjedt faj Európa mérsékelt övi területein, Franciaország nyugati részét és az Ibériai-félszigetet leszámítva. Elterjedési területének nyugati határa az Atlanti-óceán és az Északi-tenger partjai (Észak- Franciaország, illetve Belgium és Hollandia), míg a keleti határt a Kaukázus, valamint Északnyugat-Törökország és Északnyugat-Irán jelenti. A mediterrán régióban Észak-Olaszországban és a Balkán északi részén fészkel, kisebb, elszórt állományai Görögországban és Bulgáriában is megfigyelhetők (Cramp, 1998; Kennerley and Pearson, 2010). Az előző két nádiposzáta fajtól eltérően nem a nádasok különböző zonációjában, hanem a vizes élőhelyek külső szegélyében, a magaskórós, nem nád dominálta társulásokban költ (Csörgő, 1995).

Külleme a cserregő nádiposzátaéhoz hasonló, de a biometriai különbségek és a hangjuk alapján elkülöníthető. Mivel a két faj hibridizálódásra képes, ezért a gyűrzés során nagyon

fontos az elkülönítő biometriai jellemzők lemérése, a hibrid egyedek elkülönítése (Kennerley and Pearson, 2010; Otterbeck et al., 2013). Az elkülönítő bélyegek a szárnymorfológiában a cserregő nádiposzáta jellemzésénél olvashatóak. Az énekes nádiposzáta talpa és lábujjai rövidebbek, mint a cserregőnek, mivel ez a faj főként nem a nádszálak között mozog, hanem a vékonyabb szálú árokparti növényzetben, csalánosokban (Leisler, 1972; Svensson, 1992; Kennerley and Pearson, 2010). A korhatározás a tollazat kopottsága alapján történik szintén, a fiatalok tollazat friss, az öregeké kopott. A két korcsoport vedlése hasonló, ősszel részleges vedlést végeznek Európában, amit a teelő területen fejeznek be, majd tavasszal a vonulás megkezdése előtt teljes vedlést végeznek (Svensson, 1992; Miholcsa et al., 2016). Szárnyhosszuk 68–76 mm közötti, míg testtömegük 8–12 g közötti, de vonulás során, zsírfelhalmozást követően akár 13–17 g tömegűek is lehetnek (Kennerley and Pearson, 2010).

A három nádiposzáta faj közül ennél figyelték meg a legkisebb mértékű költőterület hűséget. A hímek általában poligínek, az első tojót, amellyel párba álltak és fészket raktak, otthagyják és egy új territóriumban párba állnak egy másik tojóval (Kennerley and Pearson, 2010).

Az énekes nádiposzáta ősszel a legkorábban elvonuló faj az *Acrocephalus* genus fajai közül. Az öregek vonulása már július második felében megkezdődik és augusztus elejére elhagyják Európát, míg a fiatalok vonulása augusztus elején kezdődik és legkésőbb szeptember elejére véget ér (Csörgő and Gyurácz, 2009c; Kennerley and Pearson, 2010). A barrierek átrepülése előtt –a foltos nádiposzátaéhoz hasonlóan– ez a faj is zsírdepót halmoz fel. Jelentős pihenő területeik találhatóak a Fekete-tenger partvidékén lévő nádasokban (Csörgő et al., 2000). Vizsgálati területünk, az ócsai Öreg-turján is pihenőhelyül szolgál a faj számára, a 13 grammot meghaladó madarak aránya itt is magas (Kovács et al., 2012). Vonulási stratégiájának másik fő jellegzetessége a „tölcsérvonulás”. A költőterületének minden részéről egy Kelet-Afrikában leszűkülő keskeny sávban vonul a Dél-Kelet-Afrikában lévő, Zambiától, Malawitól egészen a Dél-Afrikáig húzódó teelő területére (Dowsett-Lemaire et al., 1987; Cramp, 1998). Tavasszal a vonulásuk már márciusban megkezdődik, jóval gyorsabb lefutású, mint az őszi, így az első példányok már április végén megérkezhetnek a hazai költőterületekre (Csörgő and Gyurácz, 2009c, Kovács et al. 2012).

2.2.2.5 Vörösbegy (*Erithacus rubecula*)

A vörösbegy egész Európában elterjedt, kilenc alfaja ismert, amelyek külső megjelenésben és testméretben nagyon hasonlóak, de fészkelési területeik jól elkülönülnek és vonulási viselkedésük, használt útvonalaik és telelőterületük is különböző, akár még populáción belül is (Adriaensen and Dhondt, 1990; Svensson, 1992; Cramp, 1998; Fennessy and Harper, 2002; Gill and Donsker, 2017). A Kárpát-medencében is költő és átvonuló alfaj a törzsalakhoz tartozik. Lomb- és tűlevelű erdőkben, városi parkokban és kertekben egyaránt fészkel, a boreális és mérsékeltövi területektől kezdve egészen a Földközi-tenger partvidékéig (Cramp, 1998).

Minimális szexuális dimorfizmus jelenik meg a tollazat színében és a testméretben, azonban az átfedő tartományok miatt általában nem különíthetők el megbízhatóan az ivarok (Cuadrado, 1991; Madsen, 1997; Pérez-Tris et al., 2000; Rosińska, 2007; Jovani et al., 2012; McCollin et al., 2015). Az öreg egyedek faroktollai lekerekítettek, a karfedőkön nem látható vedlési kontraszt és a felső csőrkáva belseje sötét vagy világosszürke. A fiatalok faroktollai általában hegyesebbek, mint az öregeké, az ekkor még nem vedlett karfedők kontrasztosak, a felső csőrkávajuk belső oldala sárgás vagy sárgásszürkés. Szárnyhosszuk 69–75 mm közötti, a hímek valamivel nagyobbak a tojóknál (Svensson, 1992). Az elterjedési területen belül észak felé haladva egyre nagyobb az átlagos testméret (Pérez-Tris et al., 2000). A kevert állományú átvonulók között nehéz pontosan elkülöníteni az egyes populációkat pusztán a testméretük alapján (Gyimóthy et al., 2011). Testtömegük 15–17 g közötti (Madsen, 1997; Harnos et al., 2018), de vonulás során a zsírfelhalmozást követően képesek megnövelni azt.

Szaporodási rendszere többnyire monogám, de előfordulhat, hogy egy hím két tojóval is párba áll. Elterjedési területének északi részein évente csak egy fészekaljat nevel, míg délebbre másod- vagy ritkán akár harmad költése is lehet (Cramp, 1998). A vonulás során a pihenőhelyeken is kialakíthatnak ideiglenes mikroterritóriumokat, mind a tojók, mind a hímek már a fiatal korcsoportban is (Cuadrado, 1992; Tobias, 1997; Cramp, 1998; Tobias et al., 2000).

Őszi vonulásuk kezdete és dinamikája, valamint a telelőterületek populációnként eltérőek és Európán belül, hosszútávú adatsorok és orientációs vizsgálatok segítségével, alaposan feltártak (részletekért lásd Harnos et al., 2018). A városi élőhelyeken és a mérsékelt övi szigeteken költő állományok nem vonulnak el ősszel, míg a Skandináviában, Közép- és Kelet-Európában költő egyedek obligát vonulók, a Földközi-tenger partvidékén, Észak-Afrikában és a Fekete-tengertől és Kaszpi-tenger déli medencéjéig telelnek. Ezzel szemben Nyugat-Európában és a Balkán-félszigeten fészkelő állományok részleges vonulók vagy inkább rezidensek (Collar, 2019). A vonulás fő időszaka szeptember közepére esik, de a helyi költő és az átvonuló állomány időzítése jól elkülönül. A Kárpát-medencei madarak augusztus végétől szeptember közepéig dél-délnyugati irányban elvonulnak, és az Appennini-félszigeten

vagy a környező szigeteken telelnek (Gyurácz and Csörgő, 2009). Ezekről a területekről több visszafogási adat is keletkezett (Harnos et al., 2018), azonban orientációs vizsgálatok azt találták, hogy a közép- és középkelet-európai állományok egy része délkeleti irányba indul el a Balkán-félsziget felé (Lepold et al., 2002). Az alacsony gyűrűzési aktivitás miatt valószínűleg ennek a területnek a jelentősége alulbecsült (Busse, 2001; Ściborska et al., 2004; Rosińska et al., 2007). Magyar vonatkozású visszafogási adat is csak kettő érkezett az elmúlt évtizedekben ezekről a területekről (Gyurácz and Csörgő, 2009). A szeptember második felében és októberben átvonuló vörösbegyek nagy része Szlovákiából, Lengyelországból, Ukrajnából érkeznek, a vonulás utolsó időszakaiban pedig Svédországból, Finnország déli részéről és Oroszország északnyugati területeiről (Hromádka, 2008; Gyurácz and Csörgő, 2009; Budinski, 2013) és ezek az egyedek kis számban akár át is telelhetnek. A Norvégiában, Dániában, Nyugat-Európában és a Balti-tenger partvidékén fészkelő állományok elkerülik a Kárpát-medencét és délnyugati irányultsággal az Ibériai-félsziget felé vonulnak (Adamska et al., 2005; Bønløkke et al., 2006; Fransson and Hall-Karlsson, 2008; Bairlein et al., 2014; Valkama et al., 2014). Tavaszi vonulásuk sokkal gyorsabban zajlik le, elsőként az olaszországi költőállomány érkezik vissza már február közepétől (Spina et al., 2008), Európa többi részén a vonulás március elejétől április végéig tart (Hubálek, 2005; Hromádka, 2008; Gyurácz and Csörgő, 2009; Bairlein et al., 2014) és általában ugyanazokat az útvonalakat használja, mint ősszel, nem jellemző rá hurokvonulás (Remisiewicz, Nowakowski and Busse, 1997; Cramp, 1998; Bønløkke et al., 2006; Fransson and Hall-Karlsson, 2008; Bairlein et al., 2014).

2.2.3. Molekuláris módszerek

A DNS izolálást kétféle izoláló kittel végeztem, hasonló módon, mint ahogy az 1.2.2 fejezetben leírtam. Az izolálás végén 100 µl DNS-t nyertem minden egyedtől, amit megfelelő pufferben, -20°C-n tároltam a további felhasználásig. Az ivarhatározás esetén a polimeráz láncreakció (PCR) minden esetben 17 µl végtérfogatban zajlott, az alábbi összetétel szerint: 1-60 ng DNS templát 3 µl pufferben feloldva, 0.065µl DreamTaq™ (Fermentas) polimeráz enzim, 1,7 µl 10x DreamTaq™ puffer (Fermentas), 0,65 µl dNTP Mix (2 mM, Fermentas), 0,65 µl MgCl₂ (25 mM), 2 µl primer mix (5 pmol/µl) és 8,94 µl desztillált víz. Ezen fejezet kutatásaihoz a P2/P8 (Griffiths et al., 1998) és az CHD1-i9F/R (Suh et al., 2011) primer párt használtam az ivarmeghatározáshoz. Az alkalmazott primerek kiválasztása az első nagyfejezetben leírt eredmények alapján történt.

2.2.4. Statisztikai módszerek

2.2.4.1. Ivararány és időzítés vizsgálata

A statisztikai elemzéseket az R 3.6.1. program segítségével végeztem el (R Development Core Team, 2017). Az ivararány változását az érkezési idő függvényében általánosított lineáris modellekkel vizsgáltam (GLM), binomiális eloszlással és „logit” link függvény használatával. Az érkezési idő minden esetben az adott évi első megfogás napját jelenti (Harnos et al., 2015b; továbbiakban évnap), az ezt követő visszafogási adatok csak a tartózkodási idő becslésénél szerepelnek. A modell alapján becsült ivararányhoz mindkét korcsoport és a kormos légykapó esetén mindkét vonulási időszak esetén külön kiszámoltam a 95%-s konfidencia intervallumot is. A többi faj esetén, mivel csak az őszi vonulási időszakban határoztam meg a fogott egyedek ivarát, csak az őszi időszakot vizsgáltam. A függő változó minden modell esetén az ivar volt, míg a magyarázó változók az évnap, az év, a kor és évnap*kor és az év*kor interakció. Modellszelekciót is végeztem AIC értékek alapján, a „stepAIC” függvény segítségével (Ripley et al., 2013).

A területen való tartózkodási időt az adott évi, szezonon belüli visszafogások alapján számítottam ki ivaronként és a vörösbegy esetén korcsoportonként is. A területen költő egyedeket a nádiposzáta fajok esetén nem lehet egyértelműen kizárni, kis számban benne lehetnek a mintában. Az időtartamot az első megfogást követő utolsó visszafogás időpontjáig számítottam napokban. A visszafogások kumulatív eloszlását a ringR csomag „plot.cum.captures()” függvényével ábrázoltam (Harnos et al., 2015b). Mivel a kormos légykapó esetén nagyon kevés visszafogási adat állt rendelkezésre, ezért ennél a fajnál nem vizsgáltam a területen való tartózkodási időt.

A kormos légykapó esetén az érkezési idő változását az évek alatt szezononként külön lineáris kevert modellel vizsgáltam (LME), ahol a magyarázó változók az év, a kor, az ivar és ezek interakciója, a random faktor pedig az év volt. A modellhez az „nlme” csomagot használtam (Pinheiro et al., 2017).

2.2.4.2. Biometriai jellemzők összefüggése az időzítéssel

A biometriai jellemzők és az időzítés közötti összefüggés vizsgálatokor kétféle modellt alkalmaztam. A zsírraktár meglétének összefüggését az érkezési idővel általánosított lineáris modellel vizsgáltam (GLM), binomiális eloszlással és „logit” link függvényrel a nádiposzáta fajok és a vörösbegy esetén. A zsírkategóriák alapján az egyedeket két csoportba soroltam, „0”-s értéket kaptak, ha a Kaiser-féle skála 0-s kategóriájába estek és „1”-s értéket, ha ennél magasabb kategóriába tartoztak. Így a két csoportot azáltal különítettem el, hogy látható-e szubkután felhalmozott zsír egy egyeden, vagy nem. A modellekben így a függő változó a zsírraktár megléte (0/1), a magyarázó változók az év, kor, az ivar, az évnap, az évnap*ivar, évnap*kor és az ivar*kor interakció volt.

A testtömeg és szárnyhossz változását a vonulás során lineáris modellel végeztem, ahol a közös magyarázó változók az év, kor, ivar, évnap és évnap*ivar, évnap*kor és az ivar*kor interakció volt. A testtömeg modellezésénél a zsírkategóriát és a szárnyhosszt is belevettem a modellbe, hogy az energiaraktározás mértékére és a testméretre is kontrollálni tudjak. A kormos légykapó esetén a hosszútávú adatsor miatt lineáris kevert modellt (LME) tudtam alkalmazni, ahol az év fix és random hatásként is szerepelt. Minden modell esetén itt is elvégeztem az AIC alapú modellszelekciót (Ripley et al., 2013). A modell becsült paramétereinek ábrázolását az „sjPlot” csomag (Lüdecke, 2017) segítségével végeztem.

2.2.4.3. Hőmérséklet összefüggése az időzítéssel

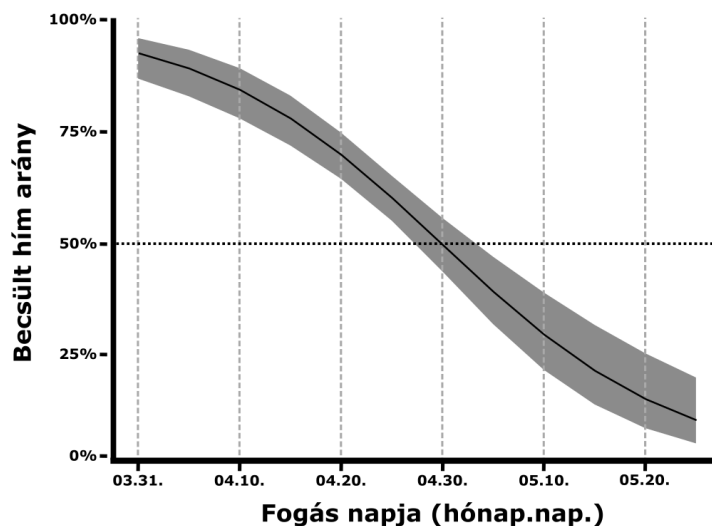
Az érkezési idő összefüggését az időjárási paraméterekkel tavasszal és ősszel csak a kormos légykapó esetén teszteltem, mivel csak ebben az esetben állt rendelkezésre hosszútávú adatsor. Az adatokat 2013-ig használtam, mivel 2014 és 2016 között nagyon kevés egyed fogtak a vizsgálati területen. Az időjárást leíró változók a havi minimum, maximum és átlagos hőmérséklet voltak minden év márciusában és áprilisában, valamint augusztusban és szeptemberben. Az adatok egy 20 km-es távolságban található állomásról (Pestszentlőrinc) származtak és az <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/g sod/> honlapról lettek letöltve. A modellezésre lineáris kevert modelleket (LME) használtam, hasonlóan az időzítés változásának vizsgálatánál (függő változók: év, hőmérsékleti változó, ivar, kor), ahol az egyes időjárási paraméterek interakcióját is teszteltem az ivarcsoportokkal.

2.3. Eredmények

2.3.1. Kormos légykapó

2.3.1.1. Ivararány változás a vonulás során

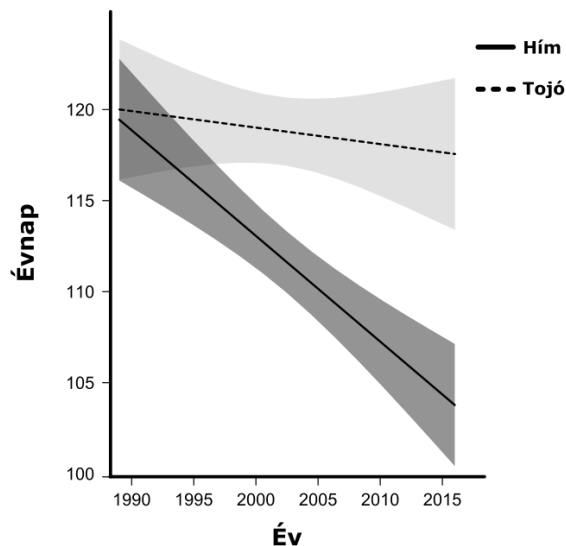
Tavasszal a vonulás vége felé haladva egyre kisebb arányban fogtunk hímet a tojókhoz képest ($OR_{\text{hím/tojó naponta}} = 0,91$, 95% KI: 0,88–0,93, $P < 0,001$), a vonulás kezdetén az arányuk a megfogott egyedek között 90% körüli, a vonulás utolsó dekádjában már kevesebb, mint 25% volt (2.1. ábra). Ősszel a fiatal korcsoportban kevesebb hímet fogtunk, mint az öregeknél ($OR_{\text{hím/tojó}} = 2,28$, 95% KI: 1,77–2,95, $P < 0,001$), a hímek aránya a megfogott egyedek között nem változott szignifikánsan a vonulás során egyik korcsoportban sem ($OR_{\text{hím/tojó naponta}} = 0,99$, 95% KI: 0,98–1,00, $P = 0,131$). A „kor*évnap” interakciót a nagyfokú multikollinearitás miatt kihagytam a modelltől (VIF= 453,44).



2.1. ábra: Hímek arányának változása a kormos légykapó esetén tavasszal, az illesztett modell alapján becsülve. A becslés körüli sáv a 95%-s konfidencia sávot jelöli.

2.3.1.2. Vonulás időzítésének változása

A tavaszi vonulás esetén a vizsgált 28 év során a hímek tavaszi érkezési ideje átlagosan 15 nappal korábbra tolódott (meredekség $_{\text{nap/év}} \pm SE = -0,581 \pm 0,109$, $P < 0,001$), míg a tojók esetén nem változott szignifikánsan ($m_{\text{nap/év}} \pm SE = -0,091 \pm 0,134$, $P = 0,499$; 2.2 ábra). A hímek érkezési ideje az évek során egyre jobban csökkent a tojókéhoz képest, a vizsgálat kezdetén 1989-ben nincs szignifikáns különbség az érkezési idejükben ($d(\text{hím-tojó}) \pm SE = -0,56 \pm 1,70$, $P = 0,742$), míg 2016-ban már 13,8 nappal érkeztek korábban a hímek átlagosan ($SE = 1,92$ nap, $P < 0,001$).



2.2. ábra: A vonulás időzítésének változása a kormos légykapó esetén, a vizsgálati évek alatt ivaroként külön bemutatva. A becslés körüli sáv a 95%-s konfidencia sávot jelöli. A szaggatott vonal nem szignifikáns változást jelöl.

Az őszi vonulás időzítése nem változott az évek során sem az öreg ($m_{\text{nap/év}} \pm \text{SE} = 0,040 \pm 0,142$, $P = 0,782$), sem a fiatal korcsoportban ($m_{\text{nap/év}} \pm \text{SE} = 0,151 \pm 0,114$, $P = 0,327$). A hímek és tojók érkezési ideje között sem figyelhető meg szignifikáns különbség sem az öreg ($d \pm \text{SE} = 2,172 \pm 1,367$ nap, $P = 0,112$), sem a fiatal korcsoportban ($d \pm \text{SE} = 0,844 \pm 1,478$ nap, $P = 0,369$).

2.3.1.3. Biometriai jellemzők és a kondíció változása a vonulás során és az évek között

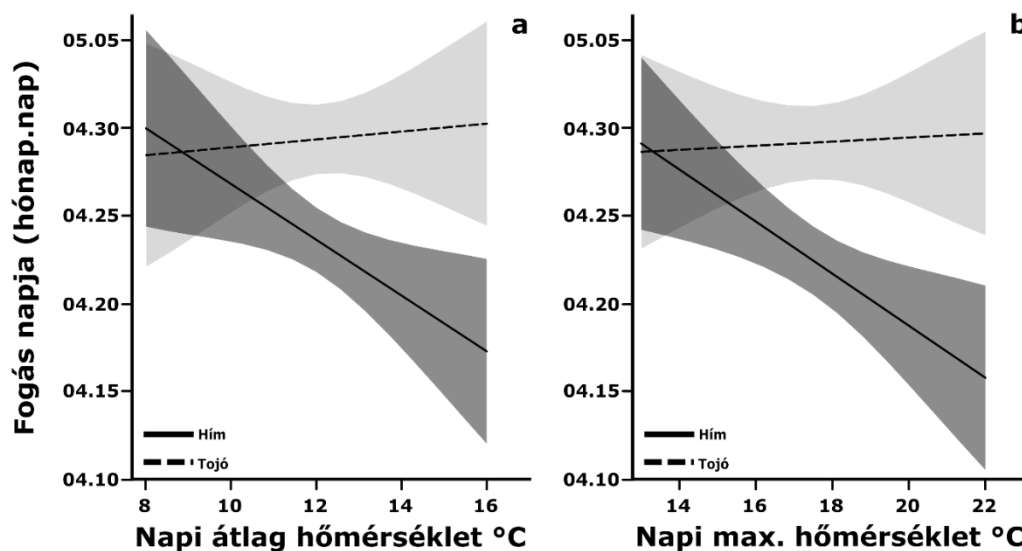
A szárnyhossz és testtömeg változók kor- és ivarcsoportok szerinti leíró statisztikái a „Mellékletek” fejezet 3. táblázatában találhatóak. Tavasszal csökkent az átvonuló egyedek átlagos testtömege az évek során mindkét ivar esetén ($m_{\text{g/év}} \pm \text{SE} = -0,026 \pm 0,010$, $P = 0,001$). A hímek átlagos testtömege nagyobb volt ($d(\text{hím} - \text{tojó}) \pm \text{SE} = 2,77 \pm 1,22$ g, $P = 0,023$), a vonulási perióduson belül pedig eltérő módon változott a testtömegük a tojókhoz képest. Míg a vonulási szezon kezdetéhez képest a tojóknál nincs megfigyelhető változás a vonulás végén ($m_{\text{g/nap}} \pm \text{SE} = 0,005 \pm 0,010$, $P = 0,349$), addig a hímeknél növekedés figyelhető meg, az egyedek a szezon elején átlagosan $12,6 \pm 0,178$ g, míg a tavaszi vonulás végén már átlagosan $14,2 \pm 0,299$ g tömegűek. Ősszel sem az évek során nem volt szignifikáns változás az átlagos testtömegben ($m_{\text{g/év}} \pm \text{SE} = 0,007 \pm 0,006$, $P = 0,213$), sem egy szezonon belül a kor és ivarcsoportokban ($m_{\text{g/nap}} \pm \text{SE} = 0,002 \pm 0,002$, $P = 0,132$). Az ivarok és korcsoportok között nincs szignifikáns különbség az átlagos testtömegben ősszel.

Tavasszal mindkét ivarra egyaránt jellemző növekedés figyelhető meg az évek során az átlagos szárnyhosszban ($m_{\text{mm/év}} \pm \text{SE} = 0,067 \pm 0,017$, $P < 0,001$). A vizsgálat kezdetén a hímek szárnyhossza átlagosan $80,0 \pm 0,27$ mm, a tojóké $78,7 \pm 0,30$ mm volt, míg az utolsó évben a hímeknek már $81,8 \pm 0,29$ mm, a tojóké $80,5 \pm 0,29$ mm volt. A szezonon belül nincs

megfigyelhető változás az átlagos szárnyhosszban ($m_{mm/nap} \pm SE = -0,017 \pm 0,011$, $P = 0,150$). Ősszel nincs az évek során megfigyelhető változás az átlagos szárnyhosszban ($m_{mm/év} \pm SE = 0,011 \pm 0,015$, $P = 0,481$), viszont szezonon belül ez megfigyelhető. A vonulás vége felé átlagosan egyre hosszabb szárnyú egyedek vonulnak át mindkét korcsoportban (öreg: $m_{mm/nap} \pm SE = 0,019 \pm 0,009$, $P < 0,001$; fiatal: $m_{mm/nap} \pm SE = 0,015 \pm 0,004$, $P < 0,001$) és mindkét ivarcsoportban is (hím: $m_{mm/nap} \pm SE = 0,018 \pm 0,004$, $p < 0,001$; tojó: $m_{mm/nap} \pm SE = 0,013 \pm 0,005$, $P < 0,001$).

2.3.1.4. Az időzítés összefüggése a hőmérséklettel

Tavasszal az időjárási paraméterek közül csak az áprilisi átlaghőmérséklet ($m_{nap/fok} \pm SE = -1,628 \pm 0,677$, $P = 0,017$) és a maximum hőmérséklet ($m_{nap/fok} \pm SE = -1,398 \pm 0,525$, $P = 0,008$) mutatott összefüggést a hímek érkezési idejével, minél magasabb volt, annál korábban érkeztek a hímek (2.3.ab ábra). A tojók érkezési ideje nem volt összefüggésben sem az átlag ($m_{nap/fok} \pm SE = 0,191 \pm 0,768$, $P = 0,803$), sem a maximum hőmérséklettel ($m_{nap/fok} \pm SE = 0,108 \pm 0,593$, $P = 0,856$). Ősszel egyik ivar és korcsoport érkezési ideje esetén sem volt összefüggés sem az augusztusi, sem a szeptemberi hőmérsékleti értékekkel.



2.3. ábra: Kormos légykapó tavaszi vonulásának időzítése az áprilisi napi átlag (a) és napi maximum (b) hőmérséklet függvényében ivarcsoportonként

2.3.2. Nádiposzáta fajok

2.3.2.1. Ivararány változása a vonulás során és az évek között

Az ivararány mind az évek, mind a korcsoportok között különbözött és a korcsoport és év változó között erős szignifikáns interakciót is találtam (2.3. táblázat, mintaelemszámokat lásd 2.2 táblázat). Mindegyik vizsgált évben a vonulás során szignifikánsan csökkent a hímek aránya a megfogott egyedek között az öreg korcsoportban (vonulás 1.dekád vs. utolsó dekád: cserregő np.: 43% – 11%, foltos np.: 48% – 12%, énekes np.: 47% – 17%). A vizsgált években a fiatal korcsoportban a foltos nádiposzátán kívül szignifikánsan nőtt a hímek aránya a megfogott egyedek között a szezonon belül (vonulás 1.dekád vs. utolsó dekád: cserregő np.: 46,5% – 65,5%, foltos np.: 48,5% – 52%, énekes np.: 43,5% – 63%; 2.4. ábra, 2.3. táblázat).

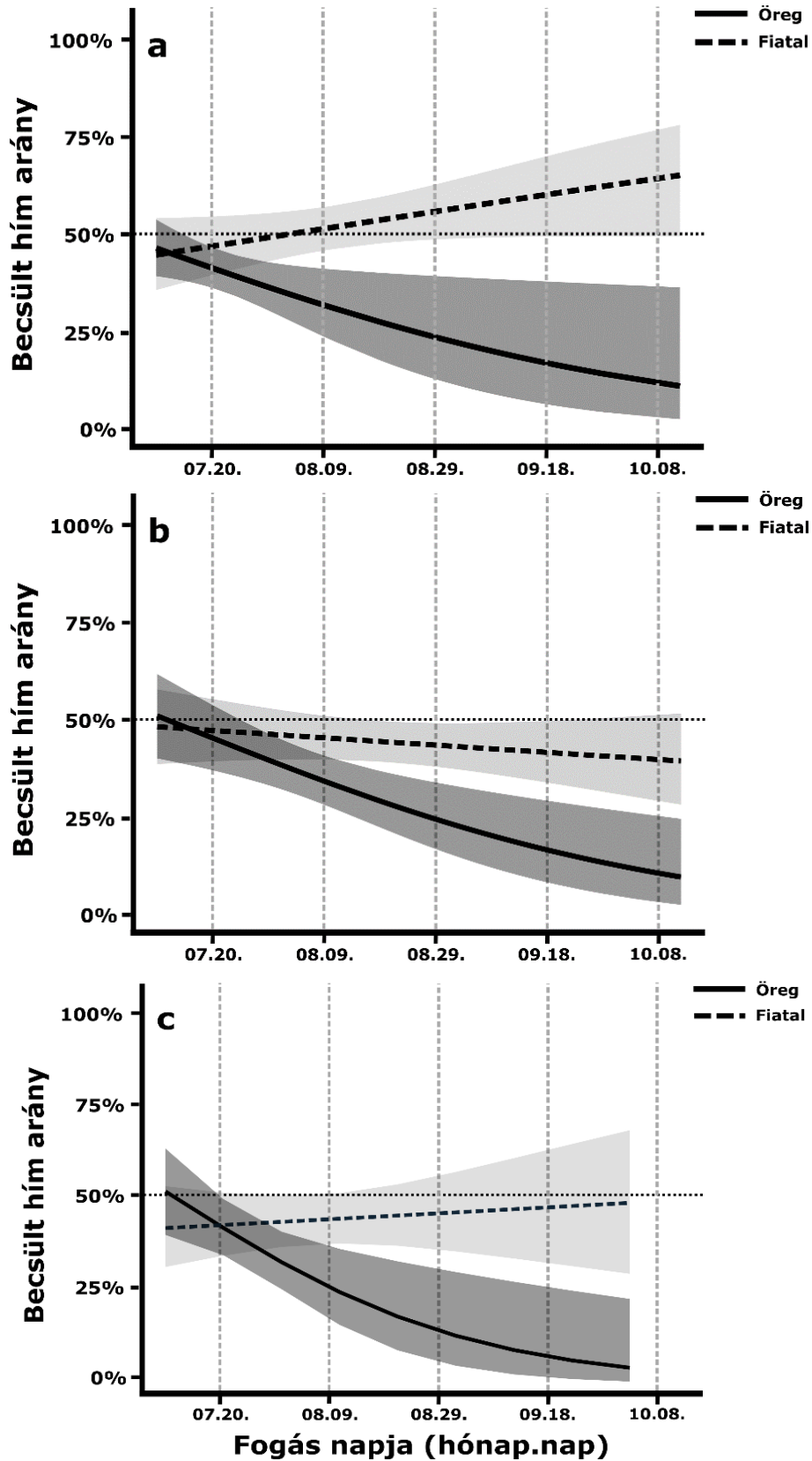
Évenként nézve a megfogott egyedek ivararányát kisebb hím arány figyelhető meg a teljes mintában a cserregő nádiposzáta esetén (2012: öreg 46% fiatal 44%, 2013: öreg 49% fiatal 45%, 2.5a ábra). Ez a mintázat 2014-ben eltért, ekkor azonosítottam a legkevesebb öreg (29%), de a legtöbb fiatal hímet (66%). A foltos nádiposzáta esetén minden évben több tojót fogtunk, a hímek aránya a legkevesebb az öreg korcsoportban szintén 2014-ben volt (2012: öreg 47% fiatal 50%, 2013: öreg 41% fiatal 41%, 2014: öreg 22% fiatal 46%, 2.5b ábra). Az énekes nádiposzáta esetén eltérő mintázatot kaptam, az öreg korcsoportban 2012-ben találtam a legkevesebb hímet, míg 2013-ban közel egyenlő ivararányt figyeltem meg (2012: 30%, 2013: 52%, 2014: 39%, 2.5c ábra). A fiatal korcsoportban ellenben minden évben kisebb arányban azonosítottam hímet a tojókhoz képest (2012: 46%, 2013: 48%, 2014: 35%) (2.5c ábra).

2.2 táblázat: Az elemzésekhez használt mintaelemszámok, molekulárisan és az öreg korcsoport esetén a terepen is ivarhatározott egyedszámok faj, korcsoport és éves bontásban.

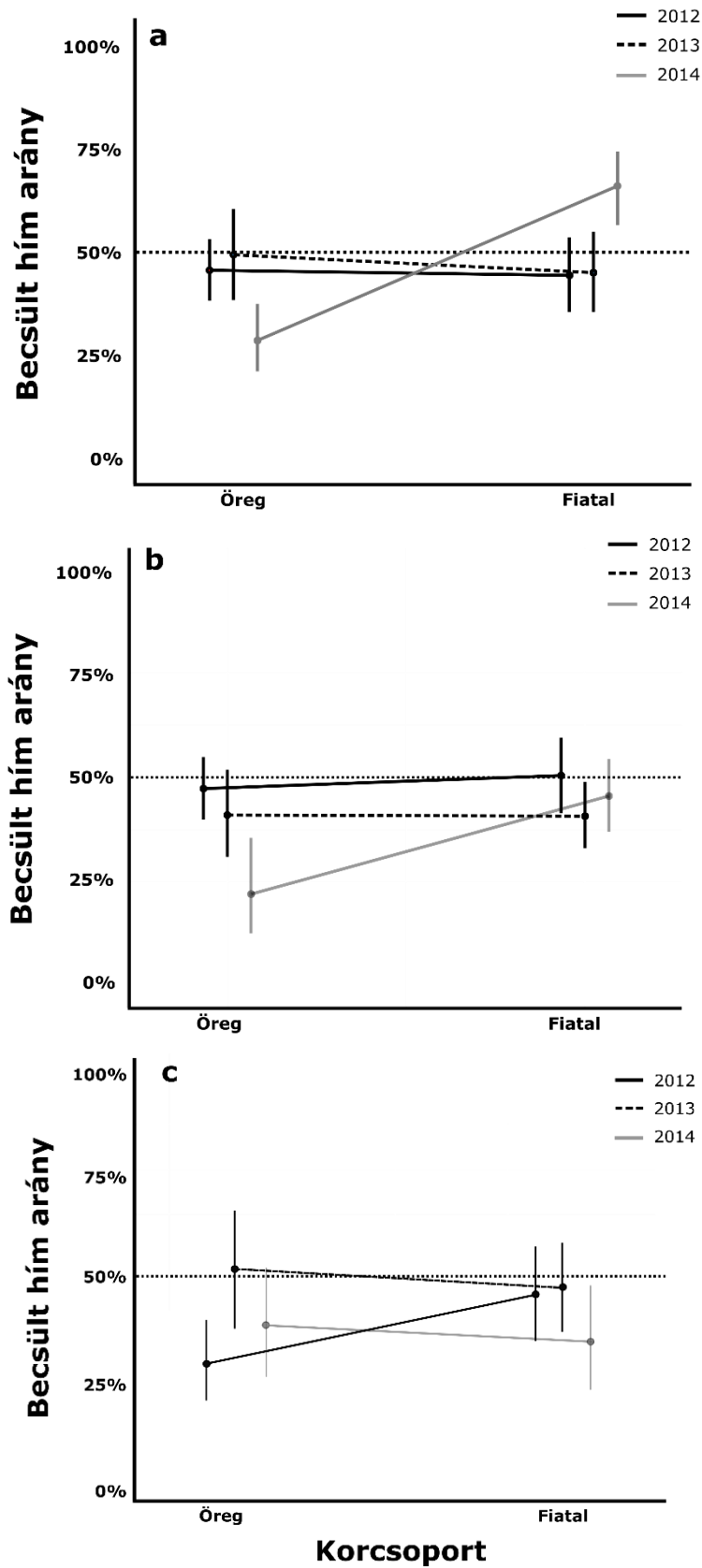
		2012		2013		2014	
		Hím Tojó		Hím Tojó		Hím Tojó	
Faj	Kor						
Cserregő nádiposzáta	Öreg	79	94	39	40	35	86
	Fiatal	52	65	46	56	73	38
Énekes nádiposzáta	Öreg	27	63	25	23	21	33
	Fiatal	35	41	41	45	20	37
Foltos nádiposzáta	Öreg	79	88	34	49	11	39
	Fiatal	58	57	59	86	56	67

2.3. táblázat: A modellbecslés eredményei az ivararány év, kor és évnap változótól való függéséről. A paraméterbecsléseknél a referencia szint az év esetén 2012, a kor esetén az „öreg” korcsoport. Az „OR” ($\exp(\beta)$) jelentése, hogy adott paraméter növeli vagy csökkenti a hímek arányát a megfogott madarak között. A nem szignifikáns interakciókat kizártam a modelltől és nem jelennek meg a táblázatban sem.

Modell paraméterek	Becsült OR	95%KI	P
Cserregő nádiposzáta			
Év (öreg)	2013: 1,15 2014: 0,48	2013: [0,67;1,97] 2014: [0,29;0,79]	2013: 0,610 2014: 0,004
Év (fiatal)	2013: 0,87 2014: 5,06	2013: [0,41;1,86] 2014: [2,44;10,60]	2013: 0,714 2014: <0,001
Kor (fiatal)	0,002	[<0,001;0,14]	0,004
Évnap (öreg)	0,98	[0,96;1,00]	0,026
Évnap (fiatal)	1,03	[1,01;1,05]	0,005
Foltos nádiposzáta			
Év (öreg)	2013: 0,63 2014: 0,29	2013: [0,36;1,10] 2014: [0,13;0,59]	2013: 0,108 2014: 0,001
Év (fiatal)	2013: 1,08 2014: 2,96	2013: [0,51;2,30] 2014: [1,21;7,58]	2013: 0,836 2014: 0,020
Kor (fiatal)	0,018	[<0,001;0,65]	0,029
Évnap (öreg)	0,98	[0,96;0,99]	0,015
Évnap (fiatal)	1,02	[1,00;1,04]	0,022
Énekes nádiposzáta			
Év	2013: 1,55 2014: 0,98	2013: [0,97;2,50] 2014: [0,59;1,63]	2013: 0,068 2014: 0,950
Kor (fiatal)	0,003	[<0,001;0,14]	0,011
Évnap (öreg)	0,96	[0,94;0,99]	0,006
Évnap (fiatal)	1,04	[1,01;1,08]	0,009



2.4. ábra: A hímek arányának modell alapján becsült változása a vonulás során korcsoportok szerint. a) cserregő nádiposzáta, b) foltos nádiposzáta, c) énekes nádiposzáta



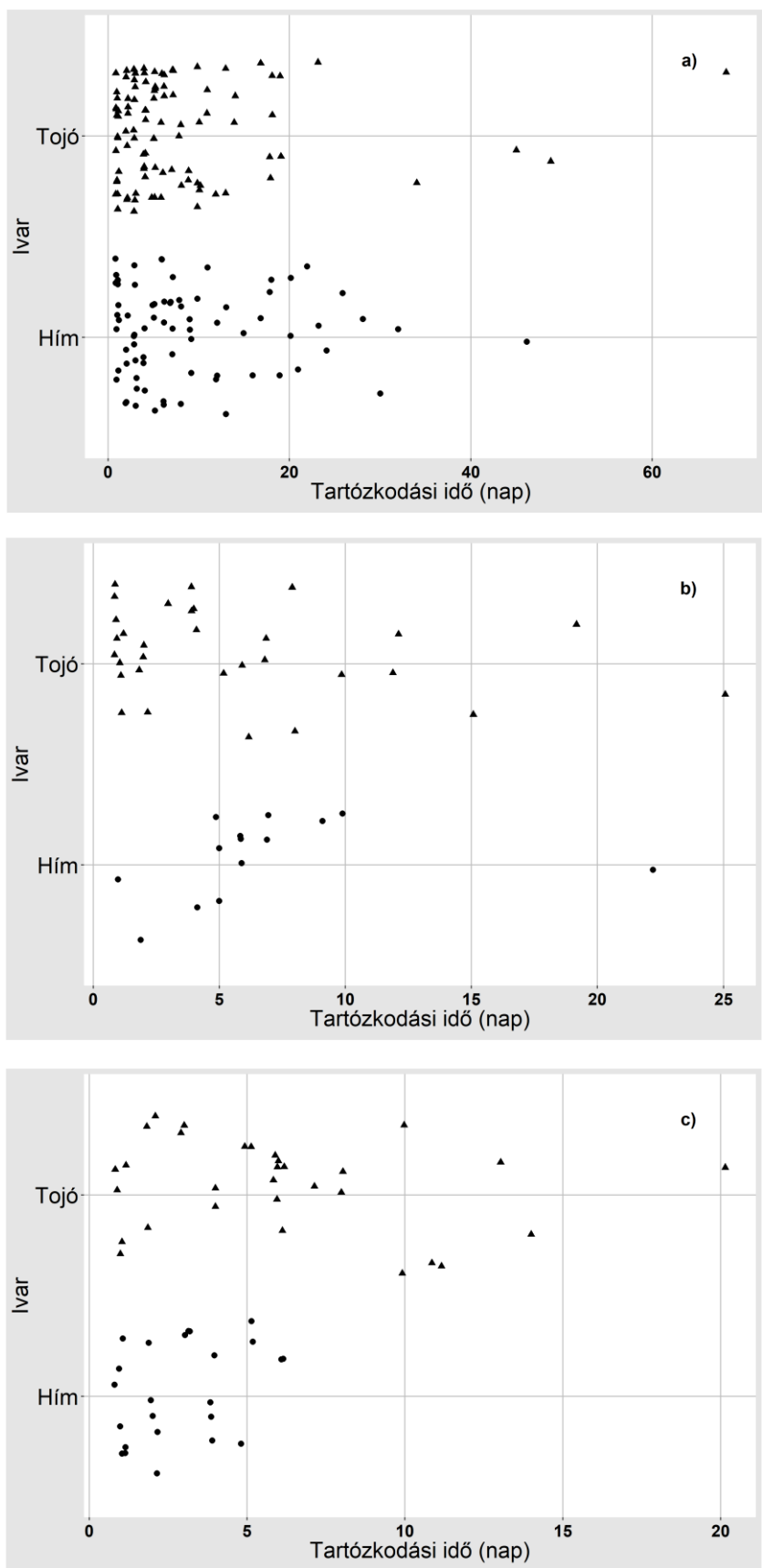
2.5. ábra: Modell alapján becsült évenkénti egész szezonra összegzett hím arány korcsoportonként. a) cserregő nádiposzáta, b) foltos nádiposzáta, c) énekes nádiposzáta

2.3.2.2. Visszafogás és tartózkodási idő a vonulás során

A három nádiposzáta faj esetén a vonulás során egy-egy éven belül kevés visszafogási adat állt rendelkezésre az ivarhatározott egyedek között, ezért a három évre összevontam számoltam ki, a korcsoportokat összevonva. A cserregő és foltos nádiposzáta hímek 1-2 nappal tovább tartózkodtak a területen, mint a tojók, az énekes nádiposzáta esetén pedig fordítva, a tojók töltöttek átlagosan 4 nappal többet a vizsgálati területen (2.4. táblázat, 2.6. ábra).

2.4. táblázat: Visszafogási adatok, a visszafogott egyedek ivararányának összehasonlítása a megfogott egyedek ivararányával és a becsült tartózkodási idő mediánja és átlaga a három nádiposzáta faj esetén

Faj	Ivar	Megfogott egyedek száma	Visszafogott egyedek száma (%)	Tartózkodási idő (nap; medián [min.;max.])	Tartózkodási idő (nap; átlag ± SE)
Cserregő np.	Hím	324	77 (23,8%)	6 [1;46]	9,1 ± 1,02
	Tojó	379	99 (26,1%)	5 [1;68]	7,8 ± 1,01
Foltos np.	Hím	297	14 (4,7%)	6 [1;22]	6,8 ± 1,49
	Tojó	386	31 (8,0%)	4 [1;25]	5,7 ± 1,05
Énekes np.	Hím	169	24 (14,2%)	2,5 [1;6]	2,9 ± 0,35
	Tojó	242	31 (12,8%)	6 [1;20]	6,1 ± 0,80



2.6. ábra: Tojók és hímek tartózkodási ideje napokban számolva, a) cserregő nádiposzáta, b) foltos nádiposzáta, c) énekes nádiposzáta. Az adatpontokhoz minimális szóródást adtam (jitter= 0,2), hogy az átfedő pontok jobban elkülönüljenek.

2.3.2.3. Biometriai jellemzők és a kondíció változása a vonulás során és az évek között

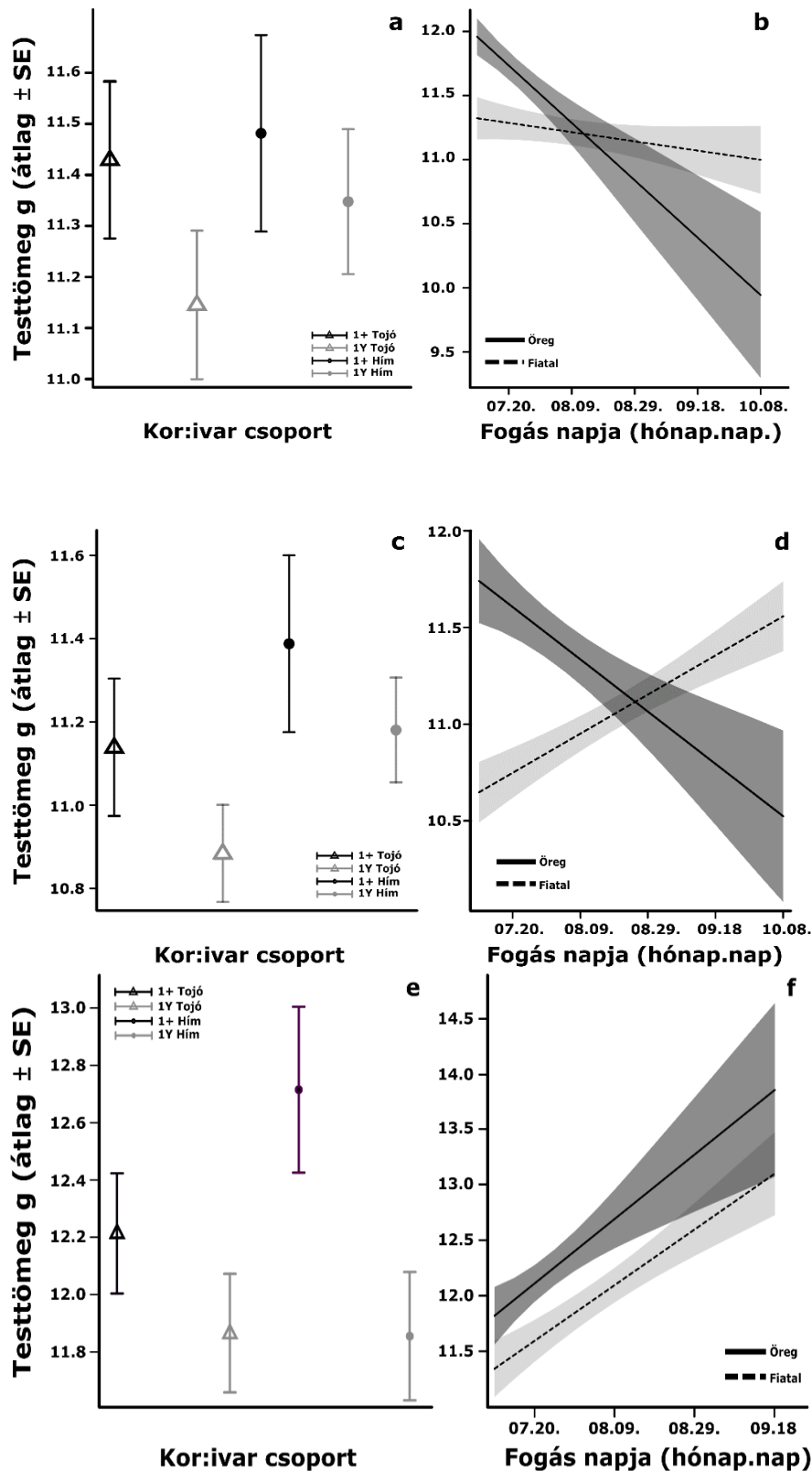
Testtömeg

A szárnyhossz és testtömeg változók kor- és ivarcsoportok szerinti leíró statisztikái a „Mellékletek” fejezet 4. táblázatában találhatóak. Az átlagos testtömeg évek között, valamint kor- és ivarcsoportonként szignifikánsan eltért és az őszi vonulás során korcsoportonként eltérő változásokat is mutatott (2.5. táblázat). A cserregő nádiposzáta esetén 2013-ban az egyedek átlagosan nagyobb testtömegűek voltak, mint 2012-ben (2013: $d \pm SE = 0,21 \pm 0,095$ g, $P = 0,029$). Ezzel szemben a foltos nádiposzáta (2013: $d \pm SE = 0,18 \pm 0,081$ g, $P = 0,026$; 2014: $d \pm SE = 0,36 \pm 0,087$ g, $P < 0,001$) és az énekes nádiposzáta esetén 2014-ben is nagyobb volt az átlagos testtömeg (2013: $d \pm SE = 0,31 \pm 0,112$ g, $P = 0,006$; 2014: $d \pm SE = 0,36 \pm 0,110$ g, $P = 0,001$).

Az öreg madarak mindegyik faj esetén átlagosan nagyobb testtömegűek voltak, mint a fiatalok, a hímek az énekes nádiposzáta kivételével átlagosan nehezebbek voltak a tojóknál (2.5. táblázat). A fiatal tojók voltak a legkisebb testtömegűek és az öreg hímek a legnehezebbek, kivétel az énekes nádiposzáta, ahol a fiatal hímek és tojók átlagos testtömege között nem volt szignifikáns különbség (2.7 ábra). Az átlagos testtömeg az öreg korcsoportban (cserregő np.: $m \pm SE = -2,79 \pm 0,36$ g, $P < 0,001$; foltos np.: $m \pm SE = -1,62 \pm 0,27$ g, $P < 0,001$) és a fiatal cserregő nádiposzáták esetén ($m \pm SE = -0,72 \pm 0,36$ g, $P < 0,001$) csökkent a vonulás előrehaladtával. A fiatal foltos nádiposzátáknál kismértékű növekedés volt megfigyelhető egy szezonon belül az átlagos testtömegben ($m \pm SE = 0,45 \pm 0,27$ g, $P < 0,001$). Az énekes nádiposzáta esetén sem az öreg sem a fiatal korcsoportban nem figyelhető meg szignifikáns változás az átlagos testtömegben egy szezonon belül ($m \pm SE = 0,18 \pm 0,27$ g, $P = 0,451$; 2.7f ábra). Az átlagos testtömeg változásában ivarfüggő mintázatot nem találtam egyik faj esetén sem.

2.5. táblázat: Vonulás során megfigyelhető változás az átlagos testtömegben a lineáris modell ANOVA táblája alapján. A nem szignifikáns interakciókat kizártam a modelltől és nem jelennek meg a táblázatban sem.

Modell paraméterek	Átlagos négyzetösszeg	F-érték	P
Cserregő nádiposzáta			
Év	1,132	1,847	0,159
Zsírkategória	13,650	22,273	<0,001
Ivar	3,753	6,124	0,014
Kor	5,794	9,454	0,002
Szárnyhossz	15,445	25,202	<0,001
Évnap	58,642	95,688	<0,001
Kor * Évnap	19,015	31,027	<0,001
Reziduális szabadsági fok	592		
Foltos nádiposzáta			
Év	2,037	4,183	0,015
Zsírkategória	12,143	24,932	<0,001
Ivar	14,133	29,018	<0,001
Kor	17,225	35,368	<0,001
Szárnyhossz	33,687	69,168	<0,001
Évnap	1,880	3,860	0,050
Kor * Évnap	21,950	45,068	<0,001
Reziduális szabadsági fok	547		
Énekes nádiposzáta			
Év	3,722	5,734	0,003
Zsírkategória	38,604	59,469	<0,001
Ivar	1,168	1,800	0,181
Kor	6,134	9,449	0,002
Szárnyhossz	34,158	53,174	<0,001
Évnap	0,191	0,293	0,589
Reziduális szabadsági fok	383		



2.7. ábra: Átlagos testtömeg értékek \pm SE kor és ivarcsoportonként és a vonulás során becsült változás az átlagos testtömegben korcsoportonként 95%-s konfidencia sávval. Az ábrázolt mintázatok a modellek becsült értékei alapján készültek. a) és b) cserregő nádiposzáta, c) és d) foltos nádiposzáta, e) és f) énekes nádiposzáta

Zsírraktározás

A megfigyelhető zsírraktározás aránya (látható zsírraktárral rendelkező egyedek aránya a látható raktárral nem rendelkezőkkel szemben) évenként, valamint kor- és ivarcsoportonként szignifikáns eltérést mutatott és a vonulás előrehaladtával egyre több zsírraktárral rendelkező egyedet találtam. Az évek közül 2012-ben volt a legkevesebb a zsírraktárral rendelkező egyedek aránya a teljes vonulás során, a másik két évben akár megközelítőleg kétszer nagyobb arányban voltak (2.6. táblázat).

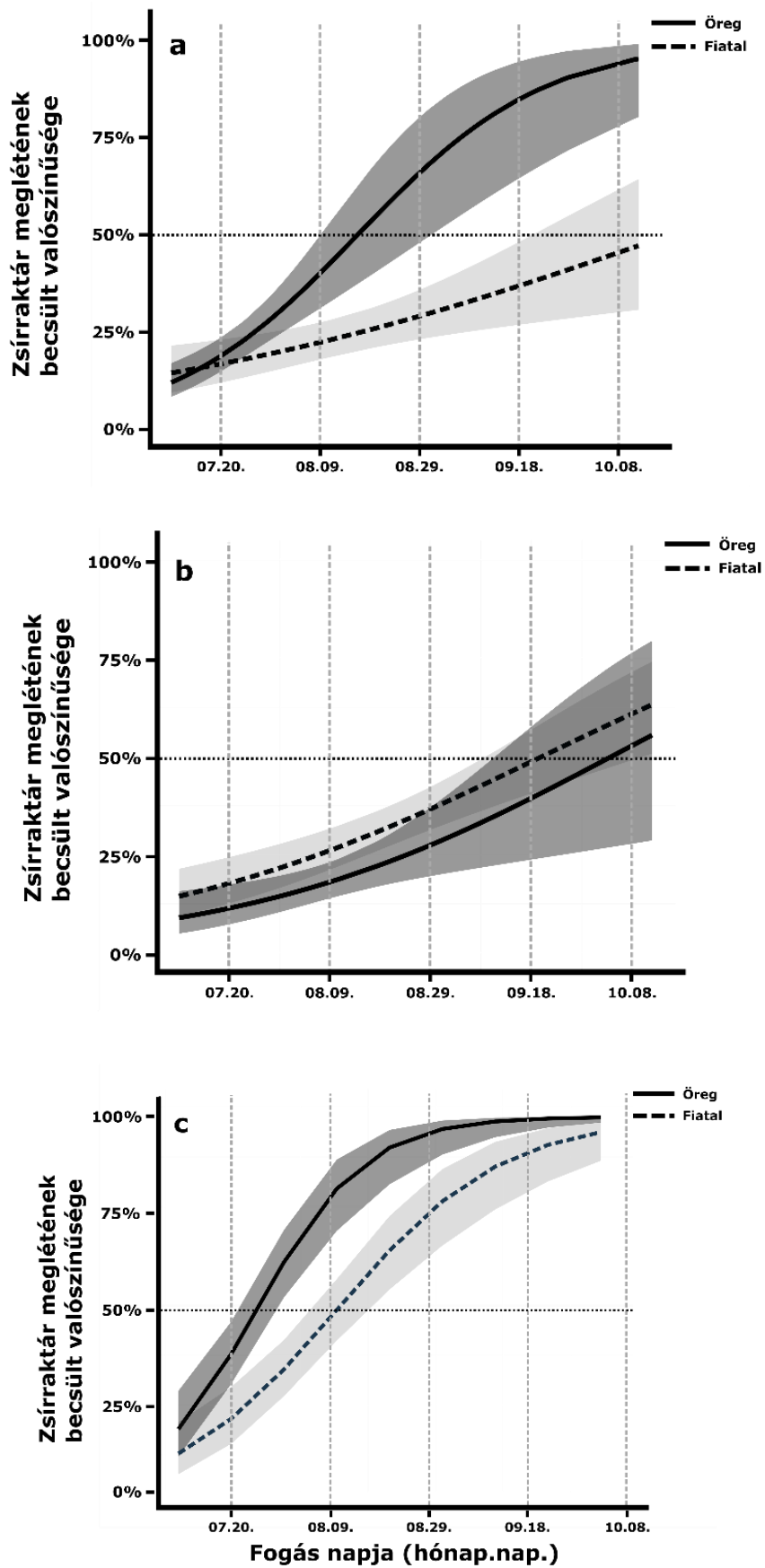
2.6. táblázat: Zsírraktárral rendelkező egyedek aránya a három nádiposzáta faj esetén korcsoportonként

Faj	Korcsoport	Zsírraktározók aránya		
		2012	2013	2014
Cserregő nádiposzáta	Öreg	14%	34%	28%
	Fiatal	16%	33%	28%
Foltos nádiposzáta	Öreg	14%	24%	18%
	Fiatal	23%	43%	36%
Énekes nádiposzáta	Öreg	40%	50%	63%
	Fiatal	37%	57%	32%

A modell becslései alapján a cserregő és énekes nádiposzáta esetén az öreg korcsoportban nagyobb valószínűséggel találtunk zsírt halmozó egyedeket, mint a fiatal korcsoportban (2.7. táblázat). Ez a megfigyelt arányokkal némi ellentmondást mutat a cserregő nádiposzáta esetén, ahol nem látszódik ilyen különbség pusztán a korcsoportok alapján. A vonulás során minden vizsgált csoportban nő a zsírraktárral rendelkező egyedek aránya (2.7. táblázat, 2.8. ábra), a cserregő nádiposzáta esetén korcsoportok között szignifikánsan különböző mértékben, a fiataloké nem jelentősen (vonulás vége felé nem éri el az 50%-t), míg az öregeké jóval nagyobb mértékben (kor*évnapi interakció: LR= 9,420, P= 0,002). Ivarok közötti szignifikáns különbséget egyedül a cserregő nádiposzáatánál találtam, a hímeken kisebb arányban volt megfigyelhető zsírraktár az első megfogáskor. A vonulás során megfigyelhető trend nem különbözött az ivarok esetén (2.7. táblázat).

2.7. táblázat: A modellbecslés eredményei a látható zsírraktározás valószínűségének év, kor és évnap változótól való függéséről. A paraméterbecsléseknél a referencia szint az év esetén 2012, az ivar esetén a tojók, a kor esetén az „öreg” korcsoport. Az „OR” ($\exp(\beta_i)$) jelentése, hogy adott paraméter növeli vagy csökkenti a látható zsírraktár meglétének valószínűségét. A nem szignifikáns interakciókat kizártam a modellből és nem jelennek meg a táblázatban sem.

Modell paraméterek	Becsült OR	95%KI	P
Cserregő nádiposzáta			
Év	2013: 2,94 2014: 2,33	2013: [1,86;4,68] 2014: [1,50;3,65]	2013: <0,0001 2014: <0,0001
Ivar (hím)	0,58	[0,40;0,84]	0,004
Kor (fiatal)	0,62	[0,40;0,95]	0,029
Évnap (öreg)	1,05	[1,03;1,08]	<0,0001
Évnap (fiatal)	0,96	[0,94;0,99]	0,002
Foltos nádiposzáta			
Év	2013: 2,40 2014: 1,42	2013: [1,56;3,73] 2014: [0,88;2,31]	2013: <0,0001 2014: 0,134
Ivar (hím)	0,70	[0,49;1,03]	0,060
Kor (fiatal)	1,58	[1,06;2,39]	0,026
Évnap	1,03	[1,02;1,03]	<0,0001
Énekes nádiposzáta			
Év	2013: 3,07 2014: 2,40	2013: [1,77;5,41] 2014: [1,36;4,29]	2013: <0,0001 2014: 0,003
Ivar (hím)	0,83	[0,52;1,32]	0,427
Kor (fiatal)	0,29	[0,17;0,47]	<0,0001
Évnap	1,08	[1,06;1,10]	<0,0001



2.8. ábra: A zsírraktározás valószínűségének modell alapján becsült változása a vonulás során korcsoportok szerint. a) cserregő nádiposzáta, b) foltos nádiposzáta, c) énekes nádiposzáta

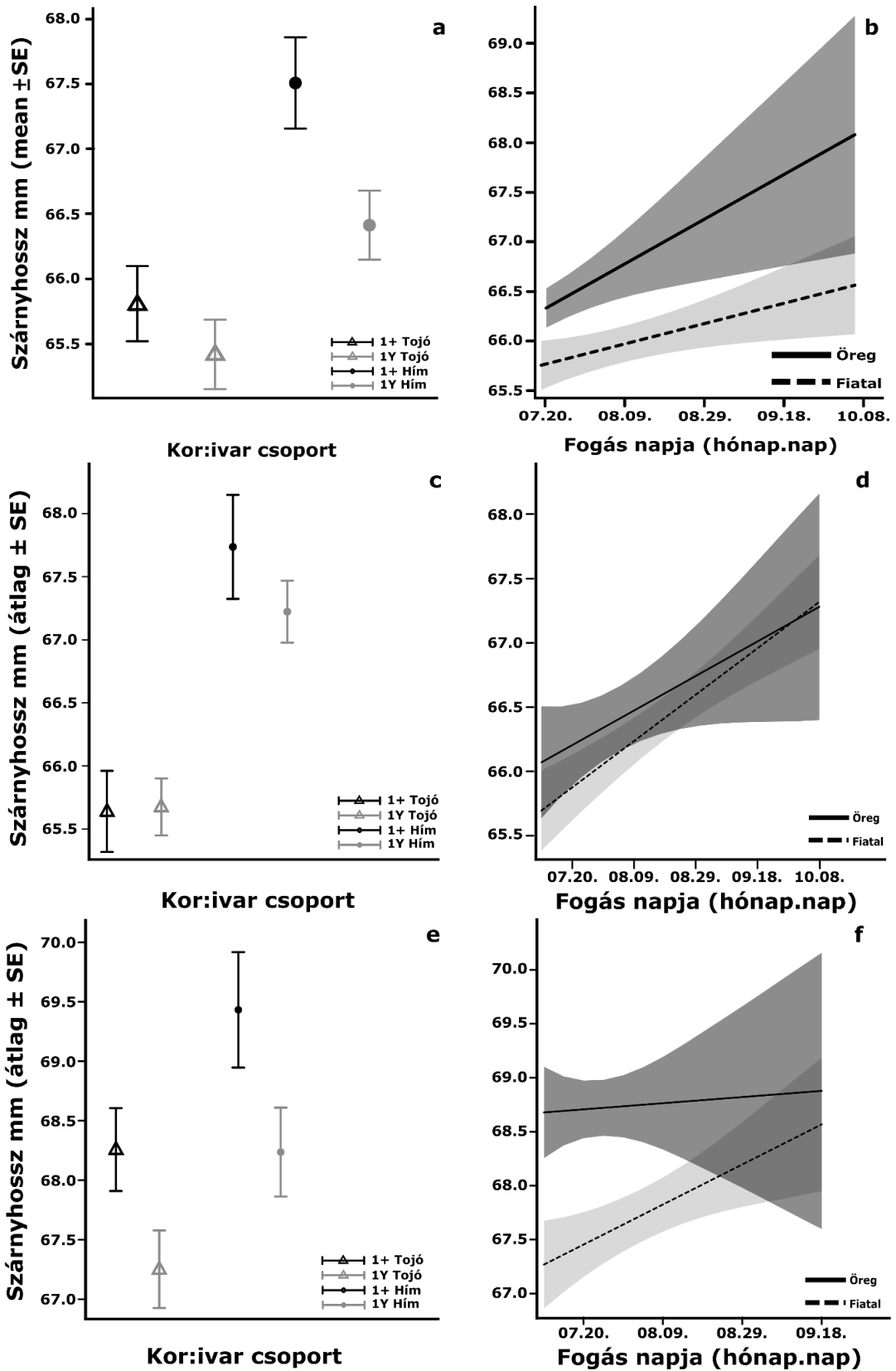
Szárnyhossz

Az átlagos szárnyhossz különbözött az egyes vizsgálati évek között és mindegyik faj esetén a hímeknél volt nagyobb. A korcsoportok átlagaiban csak a cserregő és énekes nádiposzáta esetén kaptam szignifikáns különbséget, a cserregőnél még a hím-tojók különbség az öreg és fiatal korcsoportban sem volt egyforma nagyságú, az öregeknél a különbség nagyobb volt (2.8. táblázat és Mellékletek 3. táblázat, 2.9a ábra). A legnagyobb különbséget az ivarok között az öreg foltos nádiposzáta esetén ($d \pm SE = 2,12 \pm 0,247$ mm, $P < 0,0001$), míg a legkisebbet a fiatal cserregő nádiposzáta esetén kaptam ($d \pm SE = 0,98 \pm 0,278$ mm, $P < 0,001$). Az énekes nádiposzáta esetén az ivarok között nem figyelhető meg szignifikáns különbség az átlagos szárnyhosszban ($d \pm SE = 3,29 \pm 2,257$ mm, $P = 0,146$).

Mindhárom fajban a vonulás vége felé közeledve a megfogott egyedek átlagos szárnyhossza nagyobb volt és ez az összefüggés nem mutatott interakciót sem a kor, sem az ivarcsoporttal (cserregő np.: $m \pm SE = 1,17 \pm 0,27$ mm, $P < 0,001$; foltos np.: $m \pm SE = 1,53 \pm 0,27$ mm, $P < 0,0001$, 2.9bd ábra). Az énekes nádiposzáta esetén marginális interakciót ($P = 0,053$) találtam az évnap és az ivarcsoportok között, a tojók átlagos szárnyhossza nem változott a vonulás során ($m \pm SE = 0,54 \pm 0,63$ mm, $P = 0,426$), míg a hímeké enyhén nőtt ($m \pm SE = 2,43 \pm 0,99$ mm, $P = 0,053$).

2.8. táblázat: A vonulás során megfigyelhető változás az átlagos szárnyhosszban a lineáris modell ANOVA táblája alapján. A használt próbastatisztika az F-próba volt. A nem szignifikáns interakciókat kizártam a modelltől és így nem jelennek meg a táblázatban sem.

Modell paraméterek	Átlagos négyzetösszeg	F-érték	P
Cserregő nádiposzáta			
Év	303,684	109,372	<0,0001
Ivar	255,809	92,129	<0,0001
Kor	12,677	4,566	0,033
Évnap	33,027	11,895	<0,0001
Kor * Ivar	16,568	5,967	0,015
Foltos nádiposzáta			
Év	289,030	108,392	<0,0001
Ivar	409,260	153,482	<0,0001
Kor	1,090	0,407	0,523
Évnap	60,270	22,604	<0,0001
Kor * Ivar	9,900	3,714	0,054
Énekes nádiposzáta			
Év	195,965	61,610	<0,0001
Ivar	112,295	35,305	<0,0001
Kor	79,529	25,003	<0,0001
Évnap	21,342	6,710	0,009
Ivar * Évnap	12,033	3,783	0,052



2.9. ábra: Átlagos szárnyhossz értékek \pm SE kor és ivarcsoportonként és a vonulás során becsült lineáris trendek az átlagos szárnyhosszban korcsoportonként 95%-s konfidencia sávval. Az ábrázolt mintázatok a modellek becsült értékei alapján készültek. a) és b) cserregő nádiposzáta, c) és d) foltos nádiposzáta, e) és f) énekes nádiposzáta

2.3.3. Vörösbegy

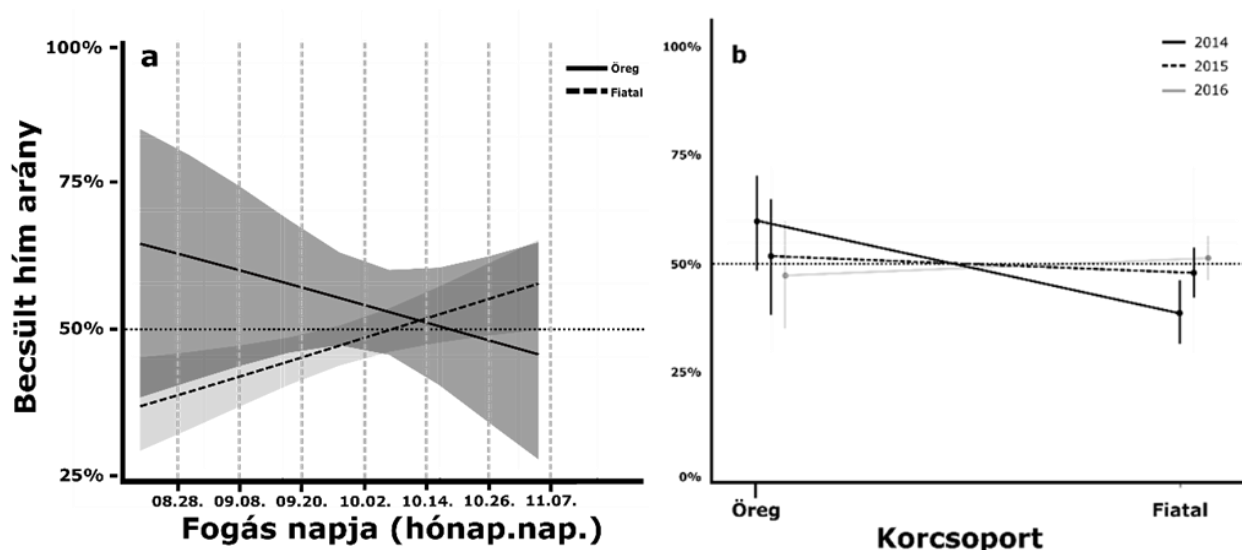
2.3.3.1. Ivararány változás a vonulás során és az évek között

Látszólag a vonulás során az öregek esetén csökkent a hímek aránya, a fiataloknál ellenben nőtt (2.10a ábra). Viszont, ha évek és korcsoportok szerint hasonlítottam össze a változást, akkor csak 2014-ben volt szignifikáns a fiataloknál és 2016-ban marginálisan az öregeknél, míg a többi évben nincs kimutatható, szignifikáns mintázat (2.9. táblázat).

Évenként nézve a megfogott átvonuló egyedek ivararányát nagyobb hím arány figyelhető meg az öreg, és kisebb a fiatal korcsoportban 2014-ben (hímek aránya: öreg 60%, fiatal 39%, 2.10b ábra). Ez a mintázat másik két évben eltért, ekkor az ivararányok arányosan kiegyenlítették (hímek aránya: 2015: öreg 52% fiatal 48%, 2016: öreg 47,5%, fiatal 51,5%).

2.9. táblázat: A modellbecslés eredményei az ivararány év és évnap változótól való függéséről a vörösbegy esetén. Az „OR” ($\exp(\beta_i)$) jelentése, hogy vizsgálati csoportban nőtt vagy csökkent a hím fogás valószínűsége. A jobb modellilleszkedés miatt a korcsoportokat külön modellben elemeztem.

Modell paraméterek	N _{hím}	N _{tojó}	Becsült OR	SE	P
Évnap:év (öreg)	2014: 45	2014: 30	2014: 1,02	2014: 0,019	2014: 0,363
	2015: 27	2015: 25	2015: 0,99	2015: 0,032	2015: 0,365
	2016: 29	2016: 32	2016: 0,97	2016: 0,026	2016: 0,057
Évnap:év (fiatal)	2014: 66	2014: 104	2014: 1,02	2014: 0,009	2014: 0,011
	2015: 139	2015: 150	2015: 1,00	2015: 0,011	2015: 0,076
	2016: 187	2016: 176	2016: 1,01	2016: 0,011	2016: 0,152



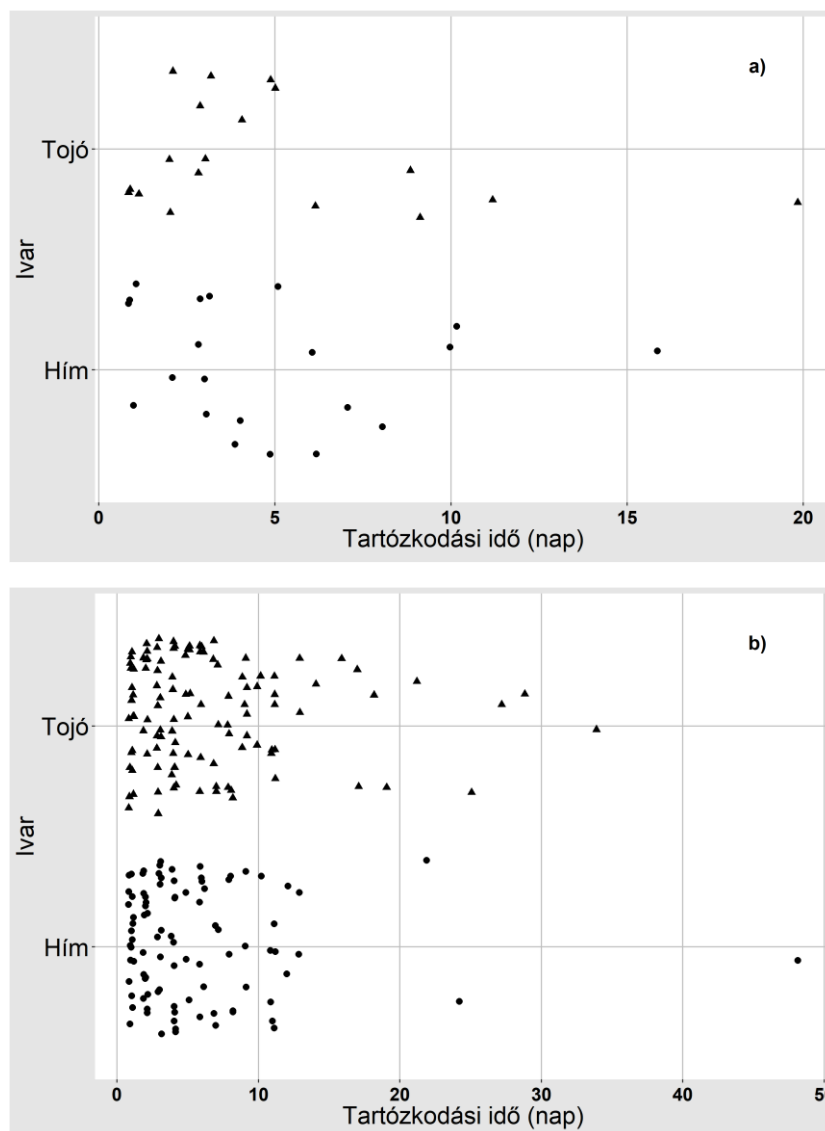
2.10. ábra: A hímek arányának modell alapján becsült változása vörösbegyek esetén a vonulás során korcsoportok szerint (a) és modell alapján becsült évenkénti egész szezonra összegzett hím arány korcsoportonként (b).

2.3.3.2. Visszafogás és tartózkodási idő a vonulás során

A visszafogási arányokban nincs látható különbség az ivarok között. A tartózkodási idő mediánjában csak 1-1 nap különbséget találtam, a területen töltött idő hossza nem különbözött az ivarok között egyik korcsoportban sem. (2.10. táblázat, 2.11. ábra).

2.10. táblázat: Visszafogási adatok és a becsült tartózkodási idő mediánja és átlaga a vörösbegy esetén

Kor	Ivar	Megfogott egyedek száma	Visszafogott egyedek száma (%)	Tartózkodási idő (nap; medián [min.;max.])	Tartózkodási idő (nap; átlag ± SE)
Öreg	Hím	101	21 (20,8%)	4 [1;16]	4,9 ± 0,82
	Tojó	89	18 (20,2%)	3 [1;20]	5,0 ± 1,12
Fiatal	Hím	394	93 (23,6%)	4 [1;48]	5,5 ± 0,64
	Tojó	431	115 (26,7%)	5 [1;34]	6,5 ± 0,57



2.11. ábra: Tojók és hímek tartózkodási ideje napokban számolva a vörösbegy esetén, a) öreg korcsoport, b) fiatal korcsoport. Az adatpontokhoz minimális szóródást adtam (jitter= 0,2), hogy az átfedő pontok jobban elkülönüljenek.

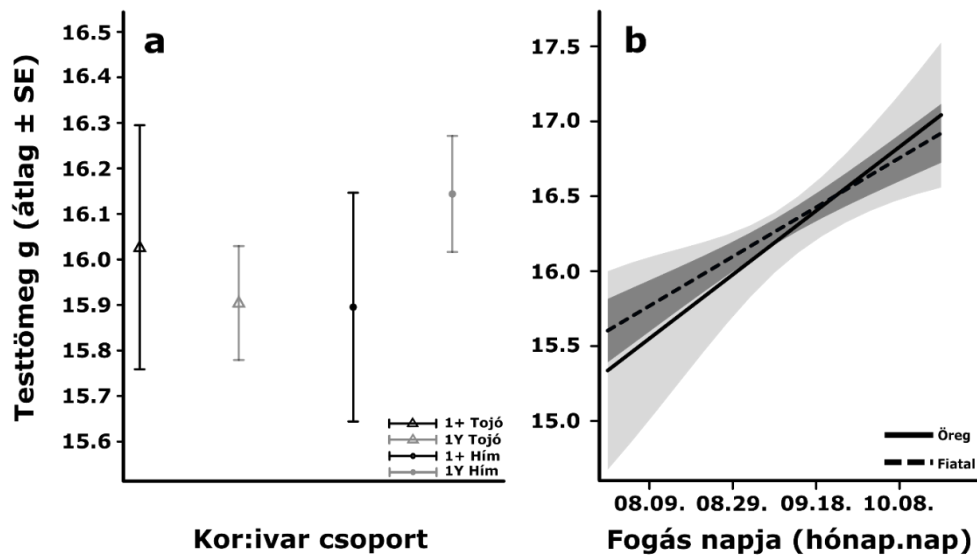
2.3.3.3. Biometriai jellemzők és a kondíció változása a vonulás során és az évek között

Testtömeg

A szárnyhossz és testtömeg változók kor- és ivarcsoportok szerinti leíró statisztikái a „Mellékletek” fejezet 5. táblázatában találhatóak. Az átlagos testtömeg különbözött az évek között és az őszi vonulás során szignifikáns növekedést mutatott (2.11. táblázat). A kor és ivarcsoportok közötti különbség csak a fiatal hímek és tojók esetén volt szignifikáns (2.12a ábra). A vörösbegyek átlagos testtömege 2014-ben volt a legnagyobb $16,31 \pm 0,83$ g (2015: $d \pm SE = -0,23 \pm 0,093$ g, $P = 0,012$; 2016: $d \pm SE = -0,35 \pm 0,092$ g, $P < 0,001$). A korcsoportok ($d_{\text{fiatal}} \pm SE = 0,18 \pm 0,124$ g, $P = 0,143$) és az öreg hímek és tojók ($d_{\text{tojó}} \pm SE = 0,16 \pm 0,163$ g, $P = 0,330$) közötti különbségek nem voltak szignifikánsak, csak a fiatal tojók átlagos testtömege volt szignifikánsan kisebb, mint a fiatal hímeké ($d_{\text{tojó}} \pm SE = -0,23 \pm 0,176$ g, $P = 0,028$). Az átlagos testtömeg mindkét korcsoportban nőtt a vonulás előrehaladtával ($m_{\text{g/nap}} \pm SE = 0,90 \pm 0,18$ g, $P < 0,001$; 2.12b ábra). Az átlagos testtömeg változásában ivarfüggő mintázatot nem találtam egyik korcsoport esetén sem (ivar*évnap interakció nem volt szignifikáns; 2.11. táblázat).

2.11. táblázat: Vonulás során megfigyelhető becsült változás az átlagos testtömegben a lineáris modell ANOVA táblája alapján. A nem szignifikáns interakciókat kizártam a modellből és nem jelennek meg a táblázatban sem.

Modell paraméterek	Átlagos négyzetösszeg	F-érték	P
Év	0,716	0,613	0,542
Zsírkatagória	69,072	59,142	<0,0001
Ivar	4,760	4,076	0,044
Kor	0,000	0,0001	0,990
Szárnyhossz	118,962	101,860	<0,0001
Évnap	58,642	95,688	<0,0001
Kor * Ivar	5,658	4,845	0,028
Reziduális szabadsági fok	996		



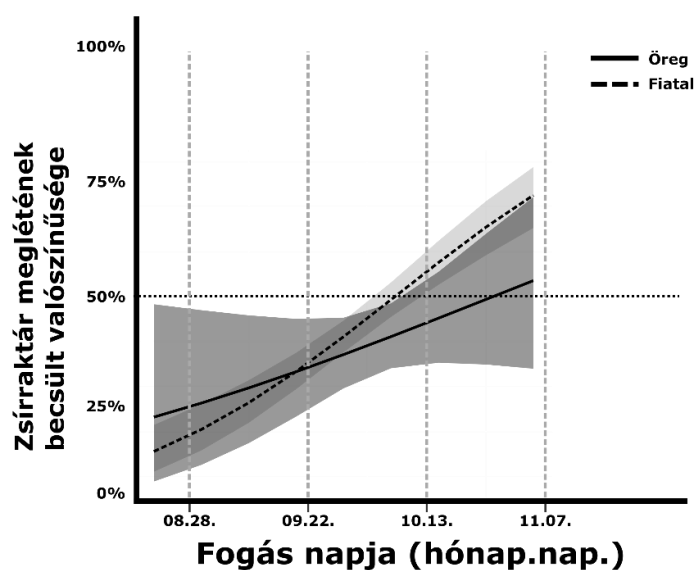
2.12. ábra: Átlagos testtömeg értékek \pm SE a vörösbegy esetén kor és ivarcsoportonként (a) és a vonulás során becsült változás az átlagos testtömegben korcsoportonként 95%-s konfidencia sávval (b). Az ábrázolt mintázatok a modellek becsült értékei alapján készültek.

Zsírraktározás

A zsírraktárral rendelkező egyedek aránya sem évenként, sem az egyes kor- és ivarcsoportokban nem mutatott szignifikáns eltérést, de a vonulás vége felé megnőtt az arányuk (2.12. táblázat, 2.13. ábra). A vizsgált 3 évet összehasonlítva a zsírraktárral rendelkező egyedek aránya nem mutatott hasonló mintázatot a korcsoportok között, az öregeknél 2015-ben volt a legkevesebb zsírraktárral rendelkező egyed (2014: 44%, 2015: 33%, 2016: 41%), míg a fiataloknál 2014-ben (2014: 34%, 2015: 40%, 2016: 50%).

2.12. táblázat: A modellbecslés eredményei a látható zsírraktárral rendelkező egyedek arányának év, kor és évszám változótól való függéséről a vörösbegy esetén. A paraméterbecsléseknél a referencia szint az év esetén 2014, az ivar esetén a tojók, a kor esetén az „öreg” korcsoport. Az „OR” ($\exp(\beta_i)$) jelentése, hogy adott paraméter növeli vagy csökkenti a látható zsírraktár meglétének valószínűségét. A nem szignifikáns interakciókat kizártam a modellből és nem jelennek meg a táblázatban sem.

Modell paraméterek	Becsült OR	SE	P
Év	2015: 0,90 2016: 1,36	2015:0,182 2016: 0,173	2015: 0,578 2016: 0,078
Ivar (hím)	1,04	0,133	0,777
Kor (fiatal)	1,29	0,173	0,142
Évszám	1,03	0,004	<0,001



2.13. ábra: A zsírraktárral rendelkező egyedek arányának modell alapján becsült változása a vörösbegy esetén a vonulás során korcsoportok szerint.

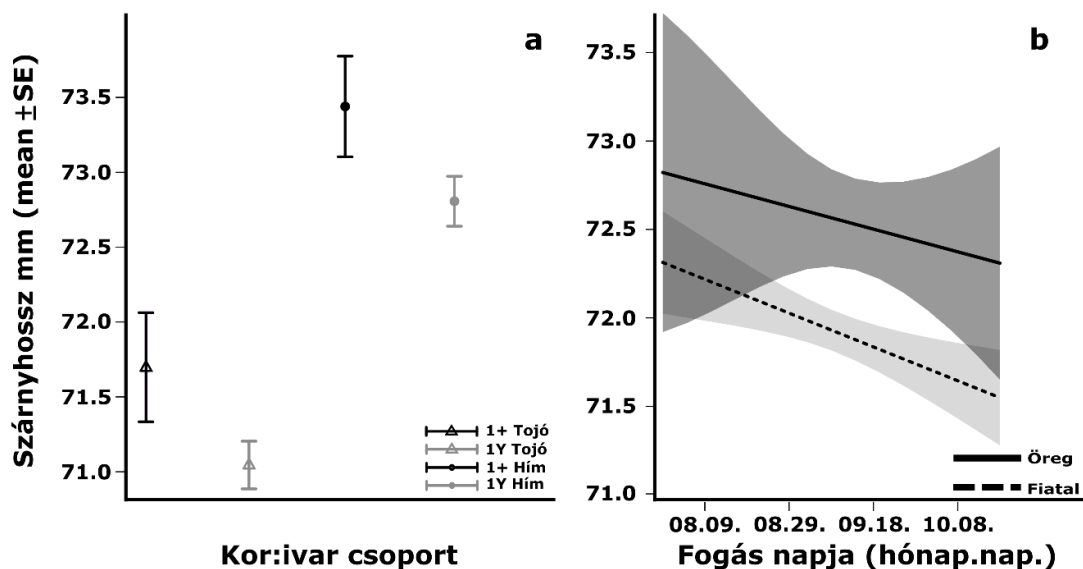
Szárnyhossz

Az átlagos szárnyhossz különbözött az egyes vizsgálati évek között (2014: $73,8 \pm 0,85$ mm, 2015: $74,2 \pm 0,87$ mm, 2016: $74,5 \pm 0,87$ mm). Az öreg madarak átlagos szárnyhossza nagyobb volt, mint a fiataloké ($d_{\text{öreg}} \pm SE = 0,65 \pm 0,139$, $P < 0,001$) és a tojók mindkét korcsoportban átlagosan rövidebb szárnyhosszal rendelkeztek, mint a hímek ($d_{\text{tojó}} \pm SE = -1,76 \pm 0,106$, $P < 0,001$, 2.14a ábra).

A vonulás vége felé haladva a megfogott egyedek átlagos szárnyhossza csökkent ($m_{\text{mm/nap}} \pm SE = -0,81 \pm 0,27$, $P = 0,003$, 2.14b ábra), de a változás nem volt ivarfüggő.

2.13. táblázat: Vonulás során megfigyelhető változás vörösbegy esetén az átlagos szárnyhosszban a lineáris modell ANOVA táblája alapján. A nem szignifikáns interakciókat kizártam a modellből és nem jelennek meg a táblázatban sem.

Modell paraméterek	Átlagos négyzetösszeg	F-érték	P
Év	69,28	12,419	<0,001
Ivar	770,97	276,419	<0,001
Kor	62,04	22,242	<0,001
Évnap	25,08	8,990	0,003
Reziduális szabadsági fok	1004		



2.14. ábra: Átlagos szárnyhossz értékek \pm SE a vörösbegy esetén kor és ivarcsoportonként és a vonulás során becsült változás az átlagos szárnyhosszban korcsoportonként 95%-s konfidencia sávval. Az ábrázolt mintázatok a modellek becsült értékei alapján készültek.

2.4. Következtetések

2.4.1. Különbségek az időzítésben kor és ivarcsoportok között

A különböző vonulási stratégiával rendelkező fajok vizsgálatakor eltérő mintázatok voltak megfigyelhetőek a kor és ivarcsoportok között a vonulás időzítésében. A kormos légykapó esetén a hímek és tojók közötti különbség a vizsgált évek alatt fokozatosan nőtt. Ezzel szemben ősszel nem volt jelentős különbség az ivarok időzítésében. A három, szintén hosszútávú vonuló, de ivari dimorfizmust nem mutató nádiposzáta faj esetén viszont egységesen protandria volt ősszel, a hímek aránya a vonulás során egyre csökken, kivétel a fiatal cserregő és énekes nádiposzáta esetén. A rövidtávú vonuló, mérsékelt ivari dimorfizmust mutató vörösbegy esetén viszont nincs egységes, trendszerű mintázat, az öreg csoportban az egyik évben csökken a hímek aránya a vonulás során, míg a fiataloknál egy másik évben nőtt. A többi évben viszont nincs számottevő különbség a hímek és tojók időzítésében.

Kormos légykapó

Tavasszal az optimális megérkezést és ősszel az elindulást eltérő tényezők határozhatják meg és különböző hatások befolyásolhatják, és egy fajon belül a különböző kor és ivarcsoportok számára más-más stratégia lehet előnyös. Tavasszal a költőterületre való visszaérkezésben a hímek között nagy verseny alakulhat ki, a korábban érkező egyedek nagyobb előnyhöz juthatnak a párválasztásban és nagyobb költési sikert érhetnek el (Møller et al., 2009). A sikeres korai megérkezés összefüggésben lehet az adott hím minőségével is, a jobb kompetíciós képességű hímek érkehetnek hamarabb, mivel a magasabb tesztoszteron szint hozzájárulhat a korábbi felkészüléshez és elinduláshoz (Tonra et al., 2011). A protandria mértéke továbbá összefügghet az adott faj szaporodási stratégiájával is. Több vonuló fajt összehasonlító vizsgálatban azt találták, hogy azoknál a fajoknál, ahol a legnagyobb arányban figyelhető meg az extrapár párosodásból származó utódok, ott érkeztek meg a tojókhoz képest leg hamarabb a hímek (Coppack et al., 2006). Érdekes módon azonban a protandria mértékének változását hosszútávú adatsorokban ritkábban írták le. A kormos légykapónál tapasztaltnál hasonlóan, az évek során növekvő különbséget figyeltek meg a csilpcsalpüzike esetén is (Csörgő and Harnos, 2011), illetve Dániában egy füsti fecske állományban is azt találták, hogy a hímek egyre korábban érkeznek, míg a tojók időzítése nem változik (Møller, 2004). A kormos légykapóhoz hasonlóan ez a két faj is szociálisan monogám, a hímek kevesebb energiát fektetnek az utódgondozásba, mint a tojók (Cramp, 1998), így ősszel hamarabb tudnak akár elindulni és hamarabb megkezdhetik a tavaszi vonulást. Vonulási stratégiájuk viszont eltérő, a csilpcsalpüzike Kárpát-medencében fészkelő alfaja rövidtávú vonuló (Gyurácz et al., 2009b), míg a füsti fecske ugyan szintén hosszútávú vonuló, de szélesfrontú, több útvonalat használó faj (Cramp, 1998).

A kormos légykapó esetén a hímek tavaszi érkezési idejének egyre korábbra tolódását nemcsak a fajon belüli versengés hajthatja, hanem a költőterületen a fajok közötti versengés is. Másodlagos odúköltő lévén több nem vonuló fajjal is kompetícióban áll a fészkelő helyekért. Több éves adatsorok alapján láthatóvá vált egy hollandiai költőhelyen, hogy a rezidens fajok költéskezde is egyre korábbra tolódik, a kompetíciós nyomás így hamarabb kezd el erősödni. A széncinege ráadásul nem csak hogy kiszorítja a fészkelő helyekről a kormos légykapót, de gyakori jelenség, hogy a versengésnek halálos kimenetele van. A később visszaérkező hím kormos légykapók, akik a széncinegék tojásrakásának csúcsidejében érkeznek, sokkal gyakrabban lesznek áldozatai a versengésnek, mint a korábban érkező hímek (Samplonius and Both, 2019). Összességében elmondható, hogy az egyre korábban megfigyelt érkezést a felsorolt hatások által hajtott szelekció eredményezheti.

Az említett szelekciós hatás pedig nyomot hagy az egyedek életciklusában is, mint ahogy azt Helm és munkatársai (2019) egy hosszútávú vizsgálatban, mesterséges (és azonos) körülmények között tartott kormos légykapók segítségével kimutattak. Az első kísérlet 1981-ben, a második 2002-ben történt és azt az érdekességet tárta fel, hogy a 2002-ben megfigyelt egyedek hamarabb fejezték be a téli vedlésüket, korábban mutatták a vonulási nyugtalanságot és a gonádjaik is hamarabb aktivizálódtak, mint az első kísérletben begyűjtött társaiknak. Ez a mintázat a hímeknél jóval erősebb volt, mint a tojóknál. Eredményeiket összevetették terepi megfigyelésekkel is, ahol azt találták még, hogy a tojásrakás és így a költéskezdés is korábbra tolódást mutat az évek során. Összevetve ezeket az eredményeket az látszódt, hogy a költőterületre való optimális érkezési idő (ami a túlélés és a költéskezdés szempontjából is megfelelő), a gyorsabban felmelegedő tavaszi időjárás következtében szintén egyre korábbra tehető. Azonban az egyre korábban zajló vonuláshoz és megérkezéshez megfelelő környezeti körülmények is szükségesek mind a telelőterületen, mind a költőhelyeken (Ahola et al., 2004; Both et al., 2006; Hüppop and Winkel, 2006). Geológatoros vizsgálatok alapján a kormos légykapók tavaszi megérkezése a telelőterületről való elindulástól függ leginkább, a vonulás sebességében nem találtak releváns különbséget sem a hímek között, sem a tojók és hímek között (Ouweland et al., 2017). A túlélésüket és a szaporodási sikerüket viszont a költőterület mikroklímájának viszonyai és a fajok közötti kompetíció is döntő mértékben befolyásolhatják (pl. Sanz et al., 2003; Samplonius et al., 2019).

A tavaszi nagy különbséggel szemben az őszi vonulás során az ivarok érkezési ideje nem különbözött. Ez lehet annak a következménye, hogy a költés időzítésében vagy a vonulásra való felkészülésben nem történtek markáns változások a kormos légykapónál. Magyarországon, az általunk vizsgált terület mellett, a Tömördi Madárvárta területén sem figyeltek meg változást az őszi vonulás időzítésében 1998 és 2016 között (Gyurácz et al., 2017). A nyugati útvonalat használó populációk esetén viszont találtak változást, Dániában az

utolsó elinduló egyedek átlagosan évente 1 nappal korábban indultak 1976 és 1997 között (Tøttrup et al., 2006) és szintén korábbra tolódást figyeltek meg az Ibériai-félsziget egyik megfigyelési pontján is (Mezquida et al., 2007). Elképzelhető, hogy azok a tényezők, amelyek korábbi indulást eredményeznek a nyugati útvonalon, a keletin nem érvényesülnek. Ennek ellentmond egy Balti-tenger melletti vonuláskutató állomás megfigyelése, ahol a vizsgált évek során egyre korábbi őszi érkezést figyeltek meg, akárcsak a nyugati populációknál (Sokolov, 2006). Az említett vizsgálatokban az ivarcsoportokat nem különítették el, ami az eredmények összevetéséhez és értelmezéséhez viszont kulcsfontosságú lett volna.

A költéskezdés változása sem egységes a különböző költőhelyeken, míg egy németországi vizsgálat egyre korábbi költéskezdést figyelt meg (Helm et al., 2019), addig egy finnországi vizsgálatban, ahol szintén azt találták, hogy a hímek érkezési ideje és még a tavaszi felmelegedés is egyre korábbra tolódik, a költés nem indul hamarabb (Ahola et al., 2004). Ennek lehetséges magyarázata, hogy mivel a tojók érkezési ideje nem változott jelentősen, ezért a korábbi érkezéssel a hímek ugyan egymással és a kompetitor fajokkal szemben előnyhöz jutnak, de a költéssel nem végeznek hamarabb.

A vonulásra felkészülésben megfigyelhető változást kevesebben vizsgálták, így arról kevés információ áll rendelkezésre. Helm és munkatársainak (2019) korábban említett vizsgálata kiterjedt az őszi vonulásra is, azt találták, hogy a fiatal hímeknél az őszi vonulási nyugtalanság később kezdődött a második vizsgált időszakban, viszont a postjuvenil vedlés, ami a vonulásra való felkészülés egyik kulcseleme, nem változott a két vizsgálati periódus között és csak a kelési sorrenddel mutatott összefüggést. A költőhelyről való elindulásban sem találtak különbséget a hímek és a tojók között egy másik holland vizsgálatban, akárcsak a telelőhelyek földrajzi elhelyezkedésében (kiszámú minta, geológatoros adatok alapján). Egyetlen tényező befolyásolta bizonyítottan az elindulást, a fiókanevelés befejezése, viszont érdekes módon a telelőterületre később érkező egyedek nem feltétlenül indultak el vissza tavasszal is szisztematikusan később (Ouwehand et al., 2017). Úgy tűnik, a telelőterületen a felkészülési idő alatt ezek a korábbi különbségek elmosódtak, ezért is figyelhetünk meg tavasszal és ősszel eltérő mintázatot a vonulás időzítésének változásában.

Nádiposzáta fajok

A nádiposzáta fajoknál megfigyelt őszi protandria, a hím arány csökkenésének a vonulás során, háttérben három tényező is állhat,

- (1) a hímek gyorsabb és/vagy korábban kezdődő vonulása,
- (2) az eltérő helyen költő és ezért eltérő időpontban vonuló populációk közötti ivararány különbség, ami a megfogott egyedeknél megfigyelt ivararányban is megmutatkozik, vagy
- (3) az ivarok eltérő vonulási útvonalat használnak és ezért fogunk hímeket jóval kisebb arányban a vonulás vége felé.

Poligín fajok esetén a tojók több energiát fektetnek a költés során az utódokba, míg a hímek hamarabb abbahagyják a fiókanevelést és így előbb megkezdik a vonulásra való felkészülést ("breeding investment hypothesis"; Lehikoinen et al., 2017). Több esetben megfigyelték a nádiposztáknál, hogy a hímek hamarabb befejezik a részvételt az utódgondozásban (Leisler et al., 2002), ezért képesek lehetnek korábban felkészülni az indulásra. A minél korábbi elindulásban az is szerepet játszhat, hogy egyes megfigyelések szerint a nádiposzták a telelőterületen is territorálisak (Kelsey, 1988), így a hímeknek megérheti minél korábban elérni a telelőterületet, hogy a legoptimálisabb élőhelyen tudjanak felkészülni. A fiatalok esetén feltételezhetően más stratégia érvényesül, valószínűleg a fiatal hímek inkább még tovább a költőterületen maradnak, több időt töltve az esetleges jövőbeli territóriumokban (Lehikoinen et al., 2017). Továbbá elképzelhető, hogy a fiatalok lassabban tudnak felkészülni a vonulásra, mint az öregek (Rguibi-Idrissi et al., 2003), több időt töltenek táplálkozással egy-egy területen, de elképzelhető az is, hogy náluk a vonuláshoz való szükséges felkészülés nem ivarhoz kötött. A másik két szempont értékelését a 2.4.2 fejezetben tárgyalom tovább.

Eredményeimhez hasonló mintázatot találtak a fiatal korcsoportban a Balti-tenger partján lévő egyik stopover területen is az őszi vonulás során. A fiatal hím cserregő nádiposzták vonulásának mediánja 9 nappal későbbre tehető, mint a tojóké, de az átvonuló öreg cserregő és foltos nádiposzták esetén nem találtak különbséget a hímek és tojók érkezési idejében. Az egyes korcsoportok összehasonlításakor pedig a legnagyobb különbségeket a foltos nádiposztánál találták, az öreg hímek és a tojók 12-13 nappal előzték meg a fiatalokat (Jakubas and Wojczulanis-Jakubas, 2010). A foltos nádiposztánál a tavaszi vonulás során is megfigyeltek különbséget az ivarok időzítésében, egy Tirrén-tengeren található stopover helyre a hímek átlagosan 9,7 nappal érkeznek meg korábban (Saino et al., 2010b). Ősszel megérheti nekik is hamarabb a telelőterületre indulni, hogy minél jobb minőségű helyen tudjanak táplálkozni és felkészülni a tavaszi visszaindulásra. A korábbi visszaindulást lehetővé tevő tényezők viszont ennél a fajnál kevésbé ismertek, egyrészt elképzelhető, hogy a hímek hamarabb indulnak vissza a telelőterületről és a vonulásuk is gyorsabban zajlik, akárcsak más fajoknál (Coppack et al., 2009). Másrészt viszont az sem lehet kizárt, hogy az elindulás időzítésében nincs különbség, viszont a hímek más stratégia szerint vonulnak, például kevesebb stopover helyen állnak meg. Ennek a vizsgálatához azonban több adatra és megfigyelésre lenne szükség, például geolokátorok segítségével (Pancerasa et al., 2019).

Vörösbecy

A vörösbecy esetén a vonulási távolság függ a költőterület földrajzi elhelyezkedésétől és a dominancia sorrendtől (Harnos et al., 2018). A skandináv populációkban az öreg és fiatal egyedek elindulási ideje között nincs számottevő különbség (Bønløkke et al., 2006b; Fransson and Hall-Karlsson, 2008b), de a délebbi (Közép-Európa) populációkban már a dominanciasorrend határozhatja meg az időzítést. Az öreg, domináns hímek, akik már a fészkelési időszakban is kiszorítják a többi hímeket a territóriumából, a fiókák kirepülését követően is védik a területüket. Így a szubdomináns hímek és a tojók folyamatosan kiszorultak a jó táplálkozó helyekről, megkezdik a vonulást és nagyobb távolságra vonulnak el, mint a domináns hímek (Adriaensen et al., 1990; Catry et al., 2004; Arizaga et al., 2010). Az átlaghőmérséklet és a táplálékbázis csökkenésével a domináns hímeknek is el kell hagyniuk a területet, de ők kisebb távolságra vonulnak és telelőterületük északabbra helyezkedik el, mint a tojóké vagy a szubdomináns hímeké (Catry et al., 2004). Gyakran ezeken a telelőhelyeken is hasonlóan erősen territóriálisak és a fiatal hímek és a tojók a rosszabb minőségű élőhelyfoltokba szorulnak (Catry et al., 2004; Campos et al., 2011).

A különbség hiánya az időzítésben első látásra meglepő, mert ha ezek a trendek a Magyarországon átvonuló populációkra is igazak, akkor az Ócsai Madárvárta területén inkább protogíniát lehetett volna megfigyelni az öreg egyedeknél. A fiatalok szubdomináns helyzetük miatt messzebbre, és nagyobb arányban vonulhatnak el a költő területektől (Benvenuti and Ioalé, 1983), de a hímeknek náluk is fontos lenne a diszperziós időszak alatt több időt tölteni a költőterületen, a jövőbeli territóriumokban. Ezért ebben a korcsoportban is inkább protogínia lett volna várható, ami kis mértékben valóban megfigyelhető volt. A markáns ivari különbség hiányát az időzítésben okozhatja a fentebb felsorolt mintázatok és a különböző költőterületről érkező átvonuló populációk keveredése. Míg az őszi vonulás elején a helyi költőállomány és a kis távolságból érkező vonulók kerültek be a vizsgálatba, ahol az öreg korcsoportban közel 65% volt a hímek aránya (2.10a ábra), a végén már nem fogtunk újonnan érkező hímeket, mert a domináns egyedek északabbra maradtak telelni vagy már korábban megérkeztek a területre és nem vonultak tovább. A fiataloknál az enyhe növekedést a hímek arányában pedig okozhatta (2.10a ábra), hogy a Kárpát-medencétől északabbra lévő költőpopulációkból fokozatosan egyre több, a dominánsabb öreg hímek által kiszorított egyed érkezett meg, de a szezonon belüli arányuk nem különbözött lényegesen a megfogott fiatal tojók arányától.

2.4.2. A hőmérséklet hatása a kormos légykapó időzítésére

A kor és ivarcsoportok közötti különbségek mellett az átlagos és maximum hőmérséklet is hatással volt az időzítésre a kormos légykapónál, de eltérő módon a hímek és a tojók esetén. Míg a hímek egyre korábbi érkezése összefüggést mutatott a hőmérséklet emelkedésével, addig a tojóké nem. Hasonló mintázatokat figyeltek meg mind a nyugati, mind a keleti vonulási

útvonalon. Észak-Afrikában és a hollandiai költőhelyen az egyre melegedő tavaszi időjárás összefüggött a hímek korábbi érkezésével, átvonulásával és az egyre korábbi költéskezddéssel (Both et al., 2005; Hüppop and Winkel, 2006). Az összefüggések háttérében az is állhat, hogy az egyre melegedő időjárásnál a szél iránya is kedvezőbb lesz, a megerősödő déli szél kiválóan segíti a minél gyorsabb vonulást (Liechti, 1995), ami a hímeknek különösen előnyös és lehetőséget ad a gyorsabb vonuláshoz. Ugyanezen a hollandiai költőhelyen hosszútávú adatsor segítségével azt találták még, hogy azokban az években, amikor kora áprilisban melegebb volt, a hím légykapók korábban jelentek meg, de a tojók nem (Both et al., 2016). A keleti vonulási útvonalon a melegebb tavaszt követően pedig az őszi vonulás is hamarabb kezdődött, de konkrétan az őszi időjárás hatását az érkezési időre nem vizsgálták (Sokolov, 2000).

Az őszi vonulás időzítése nem mutatott összefüggést egyik hőmérsékleti paraméterrel sem. Egyrészt ezt okozhatja a két vonulási periódusban megfigyelhető különbség a hőmérséklet változásában. Míg tavasszal a vizsgálati területünkön kis mértékben, de folyamatosan nőtt az évek során az átlagos hőmérséklet, ami egybevágott a hímek egyre korábbi érkezésével is, addig júliusban-augusztusban és kora ősszel nem figyelhető meg trendszerű változás az átlagos értékekben. Az egyes évek egymáshoz képest viszont akár 4-5 °C-os eltérést is mutathatnak, így elképzelhető, hogy az érkezési időt is ez befolyásolja, egyik évben korábbi vonulást, másik évben későbbi érkezést eredményezve, de trendszerű változást nem. Másrészt elképzelhető, hogy az őszi vonulásnál az optimális elinduláshoz az Európán belüli időjárási viszonyok, de a telelőterületre való megérkezéshez inkább már az afrikai, például a Száhel-övben fennálló körülmények fontosabbak és számottevő hatást és változást az őszi szezonban csak ott figyelhetünk meg. Fennáll azonban az a lehetséges magyarázat is, hogy míg tavasszal a költés megkezdésének időzítése erős szelekció alatt áll, addig a telelőterületre való megérkezés időzítése nem. Ezt a feltételezést támasztja alá az a hosszútávú megfigyelés szintén Hollandiában, hogy a költéskezddés időzítése korábbra tolódik a többször visszatérő és költő egyedeknél az életük során (Visser et al., 2015). Érdekes módon ez az összefüggés 1990-1999 között volt a legerősebb, míg 2000-2010 között gyengébb, ami látszólag ellentmond az általunk talált egyre nagyobb időzítésbeli különbséggel a hímek és tojók között. Az ellentmondást két feltételezéssel lehet feloldani, egyrészt elképzelhető, hogy a vizsgálati területünkön átvonuló egyedek költőpopulációiban nem mindenhol ez a jellemző trend, amit Hollandiában találtak és ezért találtam a későbbi években is egyre korábbi érkezést. Másrészt az átlaghőmérséklet változása is eltérő lehet a mi vizsgálati területünk és a hollandiai terület között. A hollandiai költőterületen a tavaszi átlaghőmérséklet 1990-1999 között évről évre nőtt, amikor a költéskezddés időzítése is korábbra tolódott. Ezt követően 2000-2010 között csökkenni kezdett, amikor a költéskezddés időpontja sem változott az évek között jelentősen a többször visszatérő és megfogott egyedeknél (Visser et al., 2015). Ezzel szemben

például egy németországi költőhelyen folyamatos emelkedést figyeltek meg a költéskezddés előtti átlag hőmérsékletben 1973 és 2018 között (Helm et al., 2019). A mi adataink alapján volt egy nagy csökkenés az áprilisi hőmérsékletben 2000 és 2001 között, de utána ismét emelkedés figyelhető meg, ami továbbra is előnyös marad az egyre korábbi érkezéshez.

2.4.3. Ivararányok az évek között

Nádiposzáta fajok

Ha a teljes vonulás során nézzük az ivararányokat, akkor a nádiposzáta esetén egy kivétellel minden évben szignifikánsan több tojót azonosítottam mindkét korcsoportban és a fiataloknál a hímek aránya nagyobb volt, mint az öregeknél. A legnagyobb különbség 2014-ben volt, amikor a fiatal hím cserregő nádiposzáta aránya elérte a 66%-ot, míg az öreg hímeké 25-30% volt. Az énekes nádiposzáta esetén viszont szintén ebben az évben fogtuk a legkevesebb fiatal hímeket (35%).

A nádiposzáta esetén a talált nagyobb tojóarány meglepő, mivel több vizsgálat is arra utalt, hogy, különösen az öreg korcsoportban, a tojók mortalitása jóval nagyobb lehet a vonulást közvetlenül megelőző költési időszakban, mint a hímeké több madárfaj adatai alapján (pl. Liker and Székely, 2005). A tojásrakás és a kotlás a legveszélyesebb időszak a tojók számára, egy 6 éven át tartó megfigyeléses vizsgálat alapján a cserregő nádiposzáta ekkor pusztul el a legtöbb tojó, míg a hímek mortalitása egész költési időszak alatt egyenletes volt (Wierucka et al., 2016). A hímek mortalitása akkor nőhet meg, hogyha erős kompetíció van köztük a tojókért („mating competition”), illetve ha a tojók mellett szintén több energiát fektetnek be az utódokba, ami például a legtöbb populációban poligín foltos nádiposzáta valószínűleg nem igaz (Leisler et al., 2002). Továbbá, ha a fiatal korcsoportban a kirepülés után vagy az első vonulás során nagyobb a hímek mortalitása, akkor az eredményezhet alacsonyabb hím arányt a következő évben az öreg korcsoportban. A hímek kisebb mértékű részvétele az utódgondozásban feltételezhetően kihat a vonulás időzítésére is, az öreg foltos nádiposzáta hímek hamarabb tudnak elindulni a tojókhoz képest, mint a másik két faj hímjei.

Az sem kizárható, hogy az eltolt ivararányt az eltérő fogási valószínűség okozza, ami már más fajokon végzett, hálózással történő vizsgálatban is jelentkezett (pl. Domenech and Senar, 1998; Vanderkist et al., 1999; Humple et al., 2001; Amrhein et al., 2012). Minél többet mozog a területen egy egyed és minél tovább marad ott táplálkozni, annál nagyobb valószínűséggel fogjuk meg a hálókkaal. A visszafogási rátákból következtetni lehet arra, hogy a felkészülés alatt melyik ivar mutathat nagyobb aktivitást vagy marad tovább a területen. A vizsgálatok azt mutatták, hogy mivel a költési időszakban a hímek aktivitása nagyobb, ezért többször fogták meg őket újra, mint a tojókat. Ugyanazon a területen az évek közötti visszafogások esetén is több volt a hím, mint tojó (Domenech and Senar, 1998; Vanderkist et al., 1999; Humple et al., 2001; Amrhein et al., 2012). Egy másik vizsgálatban viszont a tavaszi

vonulás során alacsonyabb visszafogási rátát figyeltek meg hímeknél, a tartózkodási idő hosszában ellenben lényeges különbséget nem találtak. Emellett ősszel nem volt különbség a visszafogási rátákban sem (Yong et al., 1998). Az általam vizsgált mintában egy szezonon belüli a hím és tojók visszafogási aránya nem különbözött, a tartózkodási idő hosszában pedig csak nagyon kis különbségek voltak (1-4 nap). Így az eltérő fogási valószínűség feltételezhetően nem játszik a szerepet a kapott egyenlőtlen ivararányban. Végül az sem kizárható, hogy kor- és ivar különbség lehet a stopover területek használatában, de ilyen jellegű adatok és megfigyelések nem állnak rendelkezésünkre a nádiposzták esetén, így ez a felvetés csak hipotetikus.

A Balti-tenger partján egy stopover területen a fiatal cserregő nádiposzták esetén a hímek arányának növekedését találták, a vonulás során 27%-ról 67%-ra emelkedett, a többi vizsgált csoportban nem volt különbség (Jakubas and Wojczulanis-Jakubas, 2010). A magyar madárgyűrűzési adatok alapján az ezen a területen átvonuló populációk nem érintik a Kárpát-medencét (Csörgő and Gyurác, 2009ab). A fellelhető hasonlóság a fiatal cserregő nádiposzták esetén felfedhetnek egy faj és nem populáció specifikusan kialakult mintázatot az őszi vonulás során.

Vörösbegy

A vörösbegy esetén közel egyenlő ivararányok voltak az évek között. Ennél a fajnál a hímek gyakran áttelelnek vagy csak kisebb távolságra vonulnak el a költő területtől, mint a tojók (Adriaensen and Dhondt, 1990; Catry et al., 2004; Arizaga, Alonso and Barba, 2010), ezért azt várnánk, hogy több tojó vonul át a területen. Ugyanakkor a Kárpát-medencében az északabbi populációkból származó egyedek, feltételezhetően mind a tojók, mind a hímek is nagy számban áttelelhetnek (Gyurác et al., 2009a), ami viszont eredményezheti azt, hogy az éves ivararány kiegyenlítődik. Két korábbi vizsgálat az áttelelőknél eltolt ivararányt talált, egy belgiumi vizsgálatban több hím (Adriaensen and Dhondt, 1990), míg Portugáliában, két telelőterületen is, több tojót találtak (Catry et al., 2004; Arizaga et al., 2010). Habár ezeknek a populációknak az egyedei valószínűleg nem vonulnak át a mi vizsgálati terültünkön, de tovább erősíthetik azt a megfigyelést, hogy a vörösbegyek a telelés során földrajzilag szegregálódnak ivarok szerint. A pontosabb feltáráshoz a Kárpát-medencén átvonuló állományok esetén még szükség lenne több ehhez hasonló adatra (ivararány a vonulás és a telelés során, évek közötti különbségek), hogy kirajzolódjanak az ivarok közötti különbségek a vonulásban és telelőterületek megoszlásában.

A felkészülési időszak alatt megfigyelhető aktivitásban (és így közvetve a megfogási valószínűségben) sem lehet nagy különbség az ivarok között, mivel a visszafogási arány a hímeknél és a tojóknál nem különbözött. A tartózkodási idő hosszában sem volt különbség az ivarok között egyik korcsoportban sem, egy egyed átlagosan 4-5 napot töltött a területen. Ez

egyrésztől nem meglepő, hiszen ez a faj rövid távolságokat tesz meg a telelő területig, szemben a nagy ugrásokban haladó foltos nádiposzáttal, így nincs szüksége gyors táplálkozásra a zsírraktárja feltöltéséhez. Az áttelelő egyedek pedig a vizsgálati időszak után jelenhetnek meg inkább nagy számban a területen, így ők nem torzíthatták a megfigyelt mintázatokat.

2.4.4. Biometriai jellemzők változása a vonulás során

Kormos légykapó

A kormos légykapó esetén a tavaszi vonulás során átlagosan egyre nagyobb testtömegű egyedek érkeztek később, a tojók esetén nem volt ilyen mintázat, ősszel viszont egyik ivarcsoport esetén sem. Mivel a hímek számára tavasszal a visszaérkezés ideje erősen befolyásolhatja az adott évi költési sikert (pl. Marra, 1998), ezért a gyorsabb vonulás érdekében akár kevesebbszer szakítják meg a vonulást, vagy az egyes stopover helyeken lerövidítik a táplálkozási időt (Dierschke et al., 2001, 2005; Cohen et al., 2014). Továbbá egyes esetekben azt is megfigyelték, hogy egy szezonon belül a vonulás elején és végén érkező egyedek közül a később vonulók rövidebb időt töltöttek táplálkozással egy-egy stopover területen (pl. Dierschke et al., 2001; Cohen et al., 2014). A tartaléktápanyag felhalmozásának mértéke és sebessége ráadásul igen flexibilis. Például a tápláléktípus váltásával, az emésztési hatékonyság emelésével és a béltraktus hosszának növelésével hamarabb elérhető a vonulás folytatásához szükséges mennyiség vagy éppen a felszívódás elnyújtható (Bairlein, 2002; Lindström, 2003). Hantmadárral végzett kísérlet során pedig azt figyelték meg, hogy a gyengébb kondícióval megfogott egyedek a tavaszi vonulás vége felé közeledve nagyobb arányban növelték a zsírtartalékukat egyik napról a másikra, mint a jobb kondícióban megfogott egyedek. Ez a mintázat a tojókra és a hímekre is egyaránt jellemző volt (Eikenaar et al., 2016).

Az eredményeim által kirajzolódó mintázatokat így tehát okozhatja az, hogy tavasszal a vonulás végén érkező hímek növelték a táplálkozási hatékonyságukat, hogy nagyobb tartalékokkal vészeljék át az utat a költő területig, de még optimális időben érjenek a költőterületre. Mire megérkeztek, a korán érkező hímek között már elindult a territóriumok elfoglalása, a végén érkező hímeknél nagyobb lehet a verseny a fennmaradó revírekért. Így ebben előnyhöz juthatnak, ha nagyobb tartalékkal rendelkeznek a megérkezéskor is. A tojók esetében viszont valószínűleg mind a korábban, mind a később vonulóknál hasonló mintázat szerint alakul a tartaléktápanyag gyűjtése, mivel nekik, érkezési időtől függetlenül, jó kondícióban kell lenniük a tojásképzéshez (Smith et al., 2003). Ősszel pedig elképzelhető, hogy a Kárpát-medencében már nem, vagy nem számottevő mértékben halmoznak fel zsírt, hanem egy korábbi stopover helyen töltik fel a raktáraikat. Változást pedig talán azért nem

érzékelünk a testtömegben, mert ősszel korán vonulnak, amikor még egyenletesebb mennyiségben áll rendelkezésre táplálék.

A populációk elkülönítésére is használható szárnyhossz eloszlások szintén változtak a vonulás során, a tavaszi és őszi vonulás során eltérő módon. Tavasszal nincs megfigyelhető változás az átlagos szárnyhosszban a vonulás során, míg ősszel a vonulás végén átlagosan hosszabb szárnyú egyedek vonultak át a területen. Ezt mintázatot nagy valószínűséggel az okozza, hogy az átlagosan hosszabb a szárnyú északabbi költőállományok egyedei (Lockwood et al., 1998), később vonulnak át a területen. A testtömeg alapján pedig úgy tűnik, hogy a különböző populációk egyforma mértékben tudtak feltölteni az út előtt, korábbi vizsgálatok alapján a mi vizsgálati területünkől délebbre, a mediterrán régióban lévő stopover helyeken táplálkoznak ismét az Afrikába való átrepülés előtt (Schaub et al., 2000a).

Nádiposzáta fajok

A cserregő és az öreg foltos nádiposzáták esetén az átvonuló egyedek átlagos testtömege csökkent a vonulás során, a fiatal foltos nádiposzátáknál nőtt, míg az énekes nádiposzátánál nem volt megfigyelhető változás. A zsírraktárral rendelkező egyedek aránya mindhárom fajnál nőtt a vonulás előrehaladtával, de ez független volt az ivaroktól és csak a korcsoportok között volt némi eltérést.

A korcsoportok közötti különbség egyik okozója lehet a kompetitív kizárás. A cserregő nádiposzátánál megfigyelték, hogy az öreg egyedek gyorsabban voltak képesek nagyobb tartalékot felhalmozni, így kevesebb időt töltöttek egy-egy helyen táplálkozással (Rguibi-Idrissi et al., 2003). Úgy tűnik az öreg egyedek kiszorítják a fiatal egyedeket a jobb táplálkozó helyekről, illetve sokkal hatékonyabban képesek megtalálni a táplálékot szemben a még tapasztalatlan fiatalokkal (Ellegren, 1991; Holmgren et al., 1993). Némelyik faj, például a vörösbegy és az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) esetén ugyanezt figyelték meg hím-tojó viszonylatban is, bár főleg a telelőterületen (pl. Catry et al., 2004; Hargitai et al., 2012). Ivari különbséget a nádiposzáta fajok esetén még nem vizsgálták ebben a kérdésben, de egy rádiótelemetriás vizsgálatban is azt látták, hogy a cserregő nádiposzáta esetén nincs különbség a testtömeg növelésében és a látható zsírraktár mértékében (szintén a Kaiser skála alapján) a hímek és tojók között az őszi vonulás megkezdése előtt. Viszont az egyedek között nagy volt a variancia (Kobylkov et al., 2014), de az alacsony mintaelemszám miatt nem lehet egyértelmű következtetéseket tenni.

A nádiposzáta fajok közül az énekes nádiposzáta tojóknál nem, és az öreg korcsoportban is csak gyengén változik az átlagos szárnyhossz a vonulás során, viszont a többi faj kor- és ivarcsoportjában nő az átlagos szárnyhossz a vonulás során. Ez hasonló okokra vezethető vissza, mint a kormos légykapónál, bár a cserregő nádiposzáta esetén az északabbi költőállomány egyedei elkerülik a Kárpát-medencét (Csörgő and Gyurác, 2009b).

A három nádiposzáta faj esetén, habár vonulási stratégiájuk több ismert eleme eltér egymástól, pl. stopoverek száma, repülési távolságok (Trocińska et al., 2001; Zehtindjiev et al., 2003; Leisler and Schulze-Hagen, 2011), mégis a biometriai jellemzők alapján hasonló mintázatok voltak mindhárom fajnál. A vonulás elején a rövidebb szárnyhosszú, de nagyobb testtömegű öreg egyedek vonultak át, akik kisebb arányban rendelkeztek látható zsírraktárral. A vonulás végén viszont már nagyobb arányban voltak zsírraktárral rendelkező, de kisebb testtömegű madarak. A fiatal korcsoportban ez a mintázat sokkal kevésbé jelentkezik, a vonulás során hasonló kondícióban vannak az egyedek, kivétel a foltos nádiposzátnál, ahol a vonulás során nő az átlagos testtömeg is. Egyrészt feltételezhetjük, hogy a vonulás elején fogott egyedek a helyi költőállomány tagjai, akiknek átlagos szárnyhossza rövidebb, mint a hosszabb útvonalat megtevő, északabbi egyedeké. A cserregő nádiposzáta testtömege azért lehet nagyobb, mert itt készülnek fel a vonulásra. Mivel ez a faj kis lépésekben vonulva halad (Schaub and Jenni, 2000), nem szükséges nagy zsírraktárt kialakítania, ezért nem is láthatunk az elején nagyobb arányban felhalmozott zsírt rajtuk. A másik két faj, noha nagyobb ugrásokban, többet tartalékolva haladnak, elképzelhető, hogy ha a stopover helyükön nem tudnak eléggé felkészülni, akkor Európán belül szintén kis lépésekben haladnak, akárcsak a cserregő nádiposzáta (Bayly, 2007). Egy másik lehetséges megközelítés szerint, mivel a vizsgálati területünk is fontos táplálkozó terület a vonulás során (Gyuráczy et al., 1996; Csörgő and Gyuráczy, 2009ac), a vonulás kezdetén itt töltik fel raktárjaikat és ezért stratégiájuk a megérkezéskor nem különbözik lényegesen a kisebb távolságból érkező cserregő nádiposzáatától. A vonulás vége felé viszont megnő azoknak a madaraknak az aránya, amelyek már rendelkeznek zsírraktárral a megérkezéskor, viszont hosszabb szárnyúak, de a testtömegük kisebb. Ez jelezhet egyfajta populációs különbséget is a vonulásra való felkészülésben, elképzelhető, hogy míg a korábban vonulók, mivel a táplálékul szolgáló rovarok ekkor még nagyobb mennyiségben állnak rendelkezésre, hiperfágiával a béltraktusban tartalékolnak, ami a testtömegben mérhető különbséget jelent, de a szubkután zsírraktárban nem jelenik meg. Ezzel szemben a később vonulók már inkább a zsírba gyűjtenek több tartalék energiát. Végül a biometriai jellegekben megfigyelt mintázat összefügghet a fajok vedlési stratégiájával is, míg a foltos és énekes nádiposzáta teljes vedlést csak a telelőterületen végeznek (Svensson, 1992a; Redfern and Alker, 2002), addig a cserregő nádiposzátnál megfigyelték, hogy korai vonulók megkezdik a testtollak vedlését még a vonulás alatt (Herremans, 1990). A késői vonulókra viszont ez már nem lehet jellemző, így ők hatékonyabban tudhatnak zsírt felhalmozni ennél a fajnál is.

A foltos és énekes nádiposzátnál megkerülési adatok alapján tudjuk, hogy a tőlünk északabbra költő egyedek vonulnak át később (Csörgő and Gyuráczy, 2009ac), de a cserregő nádiposzáta esetén ezek az állományok elkerülik a Kárpát-medencét (Csörgő and Gyuráczy, 2009b). Az ő esetükben a lehetséges különbséget a nyugati vagy keleti vonulási út használata

jelentheti, a Gibraltári-szorosig kevesebb másik potenciális pihenőhely áll a rendelkezésükre és hosszabb utat kell megtenni a telelőterületig, amihez a hosszabb szárny és a nagyobb zsírraktár előnyösebb lehet (Yohannes et al., 2009). Ebben a hímek és a tojók nem különböztek szignifikánsan, így lehetséges, hogy az ő esetükben nem az eltérő felkészülési hatékonyság okozza a kapott időzítésbeli különbséget, hanem inkább a hímek korábban kezdik a felkészülést a vonulásra és így hamarabb tudnak útnak indulni.

Vörösbegy

A vörösbegyeknél mindegyik kor és ivarcsoportban nőtt az átlagos testtömeg a vonulás során. A zsírraktárral rendelkező egyedek aránya viszont érdekes módon éppen az ő esetükben nőtt a legkisebb mértékben a vonulás során a többi vizsgált fajhoz képest. Emellett az átvonuló egyedek átlagos szárnyhossza kis mértékben csökkent a vonulás során (a teljes időszakban ~0.8 mm-rel). Az általunk is használt vizsgálati területen és más gyűrűzőhelyeken végzett korábbi, egy éves adatsoron alapuló elemzések során növekedést figyeltek meg az átlagos szárnyhosszban a vonulás alatt (Gyimóthy et al., 2011). Ez a növekedés egybecseng azzal a visszafogási adatokon alapuló megfigyeléssel, hogy az északabbi költőterületről később, a vonulás második hullámában érnek ide a vörösbegyek (Gyurácz et al., 2008; Harnos et al., 2018). Ennél a fajnál is jellemző, hogy ezeknek az egyedeknek átlagosan hosszabb a szárnyhossza (Pérez-Tris et al., 2000), mint a helyi költőállománynak. Az ócsai területen a többéves idősor alapján azt látjuk, hogy szinte nem változik az átlagos szárnyhossz az őszi vonulás során (Harnos et al., 2018), így valószínűleg ez a gyenge csökkenés ennek a három évnek a jellemzője, nem lehet általánosan következtetni belőle.

Másik feltételezett ok a mintázat mögött az eltérő dominancia viszonyú egyedek időzítése közti különbség lehet. Ha a dominanciasorban betöltött szerep valóban összefügg a szárnyhosszal, akkor a rövidebb szárnyhosszú, szubdomináns egyedek vonulhatnak később, mert kiszorulhatnak a jobb táplálkozóhelyekről (Catry et al., 2004) és ezért lassabban tudnak felkészülni. Ezzel a hipotézissel viszont látszólag ellentmond, hogy az átlagos testtömeg növekszik a vonulás során az adataim alapján. Ha a mi vizsgálati területünkön is igaz, hogy a szubdomináns egyedek érkeznek később, elképzelhető, hogy a domináns egyedekkel folytatott csökkenő versengés miatt mégis tudják növelni a testtömegüket az ősz előrehaladtával is.

2.4.5. Konklúzió

A különböző vonulási stratégiájú, eltérő mértékben dimorf fajok esetén markáns különbségeket tapasztaltam a vonulási mintázatokban. A hosszútávú vonulóknál a leginkább dimorf, valószínűleg legerősebb szexuális szelekció alatt álló kormos légykapónál a tavaszi egyre növekvő különbség az érkezési időben nem jelentkezik ősszel, míg a vizsgált nádiposzáta fajoknál jelentősen korábban vonulnak el a hímek a tojókhoz képest. A rövidtávú

vonuló vörösbegynél ez a mintázat csak egy évben jelentkezett, a többiben nincs különbség az időzítésben. Tavasszal már több kutatás vizsgálta, hogy milyen összefüggés lehet a protandria mértéke és a szexuális dimorfizmus között (akár méret, akár színezet) és minden esetben azt találták, hogy minél jobban különböznek egymástól a hímek és tojók külalakra, annál nagyobb különbség van az érkezési idejük között (Rubolini et al., 2004; Saino et al., 2010a). A háttérben a nagyobb sperma kompetíciót sejtik, amelyik fajnál nagyobb a hímek közötti versengés, ott nagyobb hangsúlyt kap a minél korábbi érkezés, mert elhúzódó lehet a territóriumokért és tojókért vívott harc (Rubolini et al., 2004). Az őszi vonulásról ilyen szempontból viszont kevesebb összehasonlító vizsgálat született, pedig érdekes kérdést vet fel a mi adataink alapján talált fordított mintázat. Egyetlen ilyen jellegű összehasonlító vizsgálat készült az őszi vonulásról, ott sem a hosszútávú, sem a rövidtávú vonuló fajok öreg egyedeinél nem találtak különbséget az időzítésben, míg a fiataloknál több fajnál is kismértékű protogíniát. Ezeknél a fajoknál a testméretbeli különbségek csak a rövidtávú vonulóknál mutattak összefüggést az időzítésbeli különbséggel, minél nagyobbak voltak a hímek a tojókhoz képest, annál később indultak el (Lehikoinen et al., 2017). Feltételezhető, hogy a hazai- és a két dél-finnországi állomány populációiban tapasztalt különbségek egyik okaként az eltérő élőhelystruktúrák jelölhetők meg. Másrészt elképzelhető, hogy a vonulás előrehaladtával a délebbi stopover helyeken történő hatások miatt (pl. nagyobb kompetíció, táplálékforrások fogyása a közeledő tél miatt) kezdtek el a hímek egyre korábban továbbmenni, mint a tojók. A mi vizsgálati területünkre érkezett egyedek biometriája és kondíciója nem adott ehhez elég bizonyítási alapot, így további vizsgálatok szükségesek ahhoz, hogy kiderüljön, melyik tényezők okozzák a különbséget az időzítésben, és miként lehet, hogy a hosszútávú vonulóknál egyik fajnál nincs ivari különbség a vonulásban, míg több másiknál pedig jóval hamarabb elvonulnak a hímek.

Hosszútávú adatgyűjtés mellett az időjárás tényezőkkel összefüggésben is lehetne vizsgálni az időzítést, mint ahogy azt a kormos légykapónál megkezdjük, de az őszi elindulás legalaposabb feltáráshoz Európa több pontjáról összegyűjtött adatokat lenne érdemes összehasonlítani. A vörösbegy esetén jól ismert az egyes költőpopulációk időzítése és útvonala (Harnos et al., 2018), így az ő esetükben könnyen ki lehetne választani a mintavételi pontokat, de ugyanezen elvek mentén a három nádiposzáta faj is könnyen vizsgálható lenne. A hím-hím kompetíció mértéke és a telelőterületen való territorialitás valószínűleg nem ad egyértelmű magyarázatot a kérdés teljes körű megválaszolásához, ehhez további célzott vizsgálatok szükségesek. A molekuláris ivarhatározás viszonylag könnyű kivitelezése pedig további érdekes kérdések megválaszolásához segíthet minket, de a rádiótelemetriás nyomkövetés vagy néhány egyed célzott kiválasztása és laboratóriumi körülmények között való megfigyelése is közelebb vihetne minket a felmerülő kérdések megválaszolásához.

3. Madármalária fertőzés hatása a vörösbegyek őszi vonulására

3.1. Bevezetés

A vonulás időzítését, a kor- és ivarcsoportok közötti különbségeket számos tényező határozhatja meg a madaraknál. Az egyedek egészségi állapota és kondíciója kulcskérdés a vonulás során, amit a külső vagy belső paraziták befolyásolhatnak. Egyrészt a vonulás egy energiaigényes, megterhelő folyamat, ami legyengítheti az egyes egyedek ellenálló képességét és így jobban fertőződhetnek parazitákkal. A fertőzés akut fázisában megnövelheti a mortalitás esélyét, a túlélő egyedeknél pedig többféle módon módosíthatja a vonulási viselkedést. Másrészt a vonuló madárfajok nagyobb parazita nyomásnak vannak kitéve, mert míg a mérsékelt övben télen lecsökken az ektoparaziták száma, vagy eltűnnek az egyes endoparazitákat terjesztő vektorfajok, mint például a csípőszúnyogok (*Culex* spp.), addig a mediterrán vagy trópusi telelőhelyeken a telelés során is jelen vannak. Ez utóbbi élőhelyeken ráadásul a költőhelyre nem jellemző élősködőkkel is fertőződhetnek az egyes fajok (pl. kullancsok (Hasle et al., 2009; Hornok et al., 2013), vérparaziták (Hellgren et al., 2007; Huijben et al., 2007)), amiket, ha valamilyen szaporítóképlet formában magukkal hoznak, akkor a költőhelyeken is terjeszthetik is őket, növelve a parazitafaj előfordulási területét (Hubálek, 2004).

Az egyik legszélesebb körben kutatott endoparaziták, a Haemosporidia rendbe tartozó vérparaziták esetén sokféle hatást mutattak ki az egyes madárfajok életmenet történetében, különösen a költési sikerre és szaporodási viselkedésre gyakorolt hatásokról (Lapointe et al., 2012). Kísérletes körülmények között azt találták, hogy akut fázisban ezek a paraziták nagyfokú patogentiást mutattak (Atkinson et al., 2000), legyengítik az immunrendszert vagy éppen lerontják a madarak kondícióját, például lecsökkentik a testtömeget (Valkiūnas et al., 2006), vagy akár a vér hematokrit értékeit is (Palinauskas et al., 2008). Természetes populációkat vizsgálva, feltételezhetően a felsorolt hatások miatt, a vérparazitákkal fertőzött egyedeknél későbbi érkezési időt vagy éppen rosszabb kondíciót találtak a tavaszi vonulás után, a költőterületre való visszaérkezéskor (Møller et al., 2004; Garvin et al., 2006; DeGroot and Rodewald, 2010; Emmenegger et al., 2018). Ezzel szemben az őszi vonulásra gyakorolt hatásról kevesebb információnk van. Hegemann és munkatársai (2018) több vonuló fajt összehasonlítva egy stopover területen azt találták, hogy a fertőzött egyedeknél lecsökkent a napközbeni aktivitás és még hosszabb tartózkodási időt is figyeltek meg. A rövidtávú vonulóknál ezek a különbségek szignifikánsak és hangsúlyosabbak voltak, míg a hosszútávú vonulóknál nem, ami a két csoport eltérő szelekciós nyomás hatására kialakult stratégiája is okozhat. Emellett a hosszútávú vonuló nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) esetén

mesterséges fertőzés után sem az akut, sem a krónikus fázisban nem találtak romlást az aerob teljesítményben (pl. metabolikus ráta, oxigénfogyasztási ráta) és a fertőzött egyedek testtömege sem volt kisebb (Hahn et al., 2018). Feltételezhetően így a vonulásra való felkészülésben sem befolyásolta volna őket, de fontos azonban megjegyezni, hogy ebben a vizsgálatban a fertőzöttség intenzitása alacsony volt. Ha a rövidtávú vonulóknál a fertőzés megnöveli a pihenőterületen való tartózkodás hosszát, az kihathat továbbá a vonulás időzítésére a teletérület eléréséig, vagy ha ott fertőződik meg egy egyed, akkor a tavaszi vonulás megkezdésére is.

Jelen fejezetben a vörösbegy őszi vonulása során vizsgáltam a vérparazita fertőzöttség hatását a vonulás időzítésére és az egyedek kondíciójára. A vörösbegyét azért választottam, mert ősszel nagy számban vonul át a vizsgálati területen, a vonulási útvonalai, a fontosabb pihenő és teletérületei jól ismertek (Harnos et al., 2018). Ezenkívül több populációjában mutatták már ki a vérparazitákkal való fertőződést (Bensch et al., 2009), de még sincs információnk arról, miként hat a fertőzés a vonulási viselkedésükre. Három fő kérdésre kerestem a választ:

- (1) Különbözik-e a vérparaziták prevalenciája az egyes kor- és ivarcsoportok között?
- (2) A fertőzött egyedek biometriája (szárnyhossz, testtömeg) és kondíciója különbözik-e a nem fertőzöttekétől?
- (3) Különbözik-e a fertőzött és nem fertőzött egyedek érkezési ideje?

3.2. Anyag és módszer

3.2.1. Szövetminták gyűjtése

A vérparaziták vizsgálatához 2016-ban gyűjtöttem mintákat a vörösbegyek őszi vonulása során az Ócsai Madárvárta területén a 2. fejezetben már említett protokollok alkalmazásával, gyűrűzés céljára befogott madarokról. Összesen 406 db egyedről gyűjtöttem vérmintát augusztustól novemberig. Augusztusban még jellemzően a rezidens madarak tartózkodnak a területen, ezért kizártam azokat az egyedeket, amiket augusztus 20 előtt fogtak, így összesen 403 egyed (58 öreg és 345 fiatal) adatával dolgoztam. A mintavétel szakaszos volt, 4 napnyi mintavételt 3 nap szünet követett. A területen átvonuló vörösbegyek több európai populációból származnak, azonban pusztán morfológiai bélyegek alapján ezek a populációk nem különíthetők el (Harnos et al., 2018). A vérminta-gyűjtés mellett vérkeneteket is készítettem, ehhez egy csepp vért helyeztem egy steril tárgylemezre, egy másik steril lemezzel elhúztam, majd levegőn szárítottam és abszolút metanolban fixáltam. Az Állatorvostudományi Egyetem Parazitológia Tanszékén ezeket a mintákat Giemsa (1:10) festékkel megfestettem, majd fénymikroszkóp segítségével 1000x-es nagyításon megnéztem. Ezek a kenetek pontos parazitaszám becslésre nem voltak alkalmasak, de lehetővé tették a biztosan fertőzött egyedek azonosítását, amik a későbbi molekuláris azonosításkor pozitív kontrollként szolgáltak.

Minden egyedről a madárgyűrűzés során felvették a biometriai jellemzőket és megbecsülték a kondícióját a bőr alatt felhalmozott zsír mennyiségének és a repüléshez szükséges mellizomzat fejlettségének feljegyzésével (részleteket lásd a 2.2.1. fejezetben). Az általam mintavételezett egyedek zsírraktárja 0-3 közötti értékeket vett fel.

3.2.2. Molekuláris azonosítás

A vérparaziták azonosításához Waldenström és munkatársai (2004) által kidolgozott kettős, magas érzékenységű „nested PCR” technikát alkalmaztam, némi módosításokkal. A kettős PCR reakció minden esetben 17 µl végtérfogatban zajlott, az első reakció során a 3 µl pufferben feloldott templát a vizsgálni kívánt egyed izolált DNS mintája volt. A második reakcióban a 3 µl templát az előző reakció PCR terméke, az elegy többi összetevője, a használt primerpárt leszámítva, változatlan volt. Az azonosítás a *Haemoproteus* és *Plasmodium* genusba tartozó parazita fajok mitokondriumában található citokróm b fehérje génjének konzervatív régiójára tervezett primerek segítségével történt (Ricklefs and Fallon, 2002). Az első reakcióban a HAEMF (5'-ATGGTGCTTTTCGATATA- TGCATG-3') - HAEMR2 (5'-GCATTATCTGGATGTGATAATGG- T-3') primerpárt (Bensch et al., 2000), míg a másodikban a HAEMNF (5'-CATATATTAAGAGAAT- TATGGAG-3') - HAEMNR2 (5'-AGAGGTGTAGCATATCTATCT- AC-3') primerpárt használtam. A minták között minden

alkalommal volt pozitív (vérkenet alapján biztosan fertőzöttnek azonosított egyed) és negatív (ddH₂O) kontroll is. A gélelektroforézis során 2%-s agaróz gélen, 60 perc futás után azonosítottam a keletkezett termékeket, ami fertőzött egyedek esetén 520 bp méretű volt, míg nem fertőzött egyedeknél nem kaptam látható fragmentet. A téves azonosítás elkerülése végett a negatív vérmintákat még egyszer újra teszteltem.

3.2.3. Statisztikai elemzések

A prevalenciákat Sterne-féle módszerrel (Sterne, 1954) számítottam ki, és a kor és ivarcsoportok között Fisher-teszttel hasonlítottam össze. A fertőzött és nem fertőzött egyedek átlagos szárnyhosszát és testtömegét kétutas ANOVA-val hasonlítottam össze, majd kor- és ivarcsoporton belül többszörös teszteléssel külön-külön is összehasonlítottam az átlagokat.

Mivel nagyon kevés fertőzött öreg egyedem találtam ($N_{\text{fertőzött tojó}} = 7$, $N_{\text{fertőzött hím}} = 3$), ezért a modellekben csak a fiatal egyedek adataival dolgoztam. A fertőzöttségi állapot és a zsírraktározás közötti összefüggést általánosított lineáris modellel teszteltem, binomiális eloszlással és „logit” link függvényvel. Mivel az ivarok között nem találtam szignifikáns különbséget a zsírkategóriák gyakoriságában, ezért a hímek és tojók adatait együtt elemeztem. A függő változó a fertőzöttség volt (igen/nem), a magyarázó változó a zsírkategória faktorként. A regresszió becslései alapján általános lineáris hipotézisteszttel (glht) többszörös összehasonlítást végeztem zsírkategória páronként (Venables and Ripley, 2002). A fertőzött/nem fertőzött egyedek arányának változását a vonulás során szintén általánosított lineáris modellel (GLM) hasonlítottam össze, ahol a függő változó a fertőzöttség (igen/nem), a magyarázó változók az évnap, az ivar és ezeknek az interakciója volt. A fertőzött és nem fertőzött egyedek időzítésének összehasonlítását általános lineáris modellel végeztem, ahol a függő változó az évnap, a magyarázó változók a fertőzöttségi állapot (igen/nem), az ivar és ezek interakciója volt.

A prevalenciák kiszámítását és összehasonlítását a Quantitative Parasitology 3.0 (Reiczigel and Rózsa, 2005) programmal végeztem el, minden más elemzést az R 3.4.2 programmal csináltam (R Development Core Team, 2017). Az általánosított lineáris modellhez a „MASS” csomagot használtam, a többszörös összehasonlításhoz pedig a „multcomp” csomagot, ami korrigálja a p-értékeket és a konfidencia intervallumokat is (Hothorn et al., 2008).

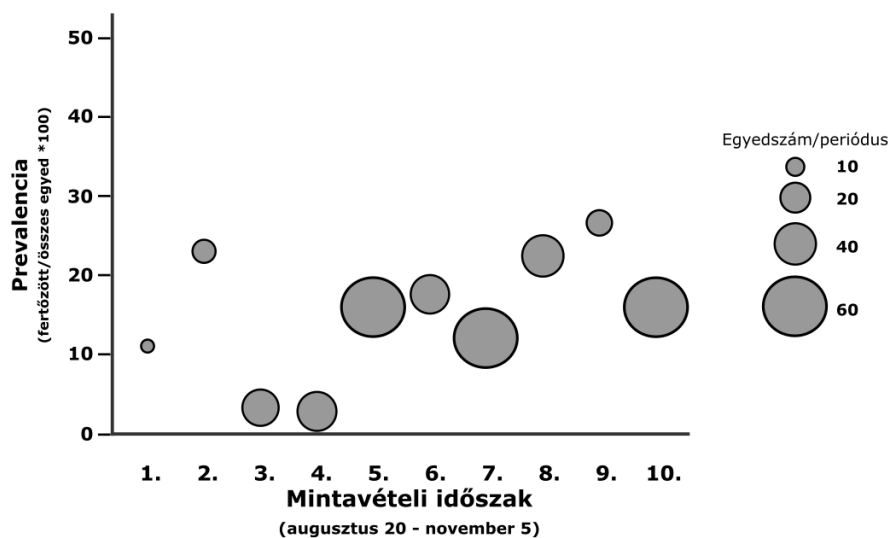
3.3. Eredmények

3.3.1. Prevalencia

A vérparaziták prevalenciája a teljes mintában 14,9% (95% KI: 11,6%–18,7%) volt, az egyes vizsgálati csoportok között nem találtam szignifikáns különbséget a prevalenciában (kor: OR= 0,81, P= 0,552; ivar: OR= 1,50, P= 0,164). Az öreg korcsoportban a fertőzöttek aránya 17,2% ($N_{\text{fertőzött}} = 10$ (3 hím és 7 tojó), 95% KI: 9,2%–29,2%), a fiatal korcsoportban 14,4% ($N_{\text{fertőzött}} = 50$ (22 hím és 28 tojó), 95% KI: 11,0%–18,5%) volt (3.1 táblázat).

3.1. táblázat: Molekulárisan azonosított fertőzött és nem fertőzött egyedek száma az egyes kor- és ivarcsoportokban a vörösbegy esetén.

Korcsoport	Ivar	$N_{\text{nem fertőzött}}$	$N_{\text{fertőzött}}$
Öreg	Hím	24	3
	Tojó	24	7
Fiatal	Hím	155	22
	Tojó	140	28



3.1. ábra: Prevalencia változása a vörösbegyek őszi vonulása alatt. A mintavételezés időszakos volt, 5 napos mintavételezést mindig 3-4 nap szünet követett. A prevalencia értékeket időszakonként külön-külön számoltuk az alábbi képlettel: fertőzött egyed/összes megfogott egyed*100. A körök területének nagysága a mintaelemszámmal arányos.

3.3.2. Biometria és kondíció

A fertőzött és nem fertőzött egyedek biometria jellemzőit összehasonlítva nem találtam szignifikáns különbséget sem az átlagos szárnyhosszban, sem az átlagos testtömegben (3.2. táblázat). A zsírhalmozás mértéke sem mutatott összefüggést a fertőzöttségi állapottal (LR=

2,730, P= 0,435), nem találtam szignifikáns különbséget a fertőzött és nem fertőzött egyedek magasabb zsírraktárral való rendelkezésében (3.3. táblázat).

3.2. táblázat: Nem fertőzött és fertőzött vörösbegyek átlagos szárnyhosszában és testtömegében megfigyelhető különbségek kor és ivarcsoport szerinti bontásban. A becült értékek és a standard hiba (SE) a többszörös összehasonlításból lettek számolva.

Kor/ivar	Szárnyhossz (mm)			Testtömeg (g)			
	Becült különbség	SE	P	Becült különbség	SE	P	
Öreg	hím	-1,2	0,967	0,614	0,02	0,768	0,999
	tojó	0,5	0,679	0,902	0,27	0,539	0,979
Fiatal	hím	0,1	0,367	0,994	0,23	0,286	0,887
	tojó	0,1	0,327	0,995	0,23	0,260	0,859

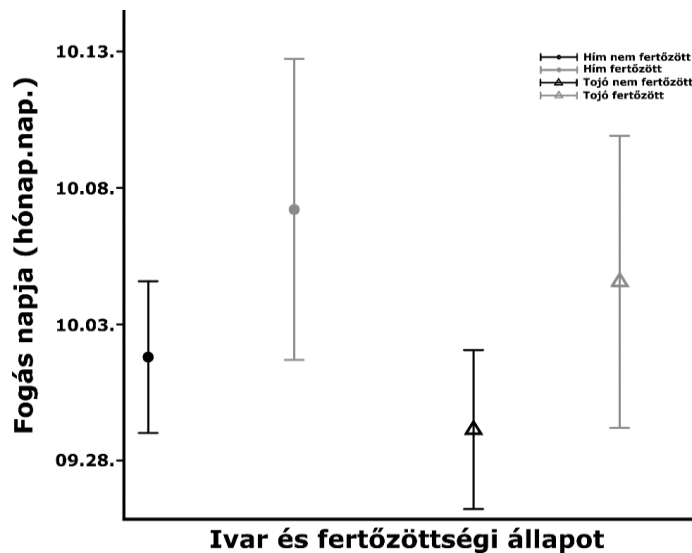
3.3. táblázat: Fertőzött és nem fertőzött vörösbegy egyedek zsírkategóriáinak összehasonlítása az általánosított lineáris regresszió alapján, többszörös összehasonlítással. Az odds ratio jelentése minden sorban, hogy mennyivel nagyobb eséllyel van egy fertőzött egyednek nagyobb kategóriájú zsírraktárja egy nem fertőzötttel szemben. Az „O_{ZS0}” jelenti a 0-s zsír kategória oddsát, „O_{ZS1}” jelenti a 1-s zsír kategória oddsát, stb.

	OR	95% KI	P
O _{ZS1} / O _{ZS0}	0,69	[0,28; 1,73]	0,673
O _{ZS2} / O _{ZS1}	1,17	[0,41; 3,33]	0,973
O _{ZS3} / O _{ZS2}	0,34	[0,03; 4,13]	0,616

3.3.3. Időzítés

A vonulás során kis mértékű növekedést figyeltem meg a fertőzött egyedek arányában ($OR_{naponta} = 1,02$, $SE=0,01$, $P= 0,066$) (3.1. ábra), de ez nem mutatott különbséget az ivarcsoportok között ($OR_{tojó/hím} = 1,5$, $SE= 0,31$, $P= 0,227$) és az ivarok lehetséges eltérő érkezési ideje sem volt jelentős hatással rá (ivar*évnapi interakció: $OR= 1,0$, $SE= 0,02$, $P= 0,986$).

A fiatal korcsoportban az átlagos érkezési időben marginális különbséget találtam, a fertőzött egyedek átlagosan 5 nappal később érkeztek a területre, mint a nem fertőzött egyedek (átlag_{fertőzött} ± SE: $5,4 \pm 2,8$ nap, $P: 0,054$) (3.2. ábra). Az ivarok között itt sem figyelhető meg szignifikáns különbség az érkezésben (átlag_{tojó} ± SE: $-2,7 \pm 2,0$ nap, $P: 0,178$), az ivar*fertőzöttségi állapot interakció sem volt szignifikáns ($m \pm SE: 2,1 \pm 5,6$, $P: 0,704$), ezért kizártam a modelltől.



3.2. ábra: Átlagos érkezési idő ± SE fertőzöttségi állapotonként és ivaronként a fiatal vörösbegyek esetén. Az átlagos értékek a lineáris modellben becsült átlagok a 95%-s konfidencia intervallummal együtt ábrázolva.

3.4. Következtetések

Eredményeim alapján a vörösbegyeknél nem volt kimutatható különbség a vérparazita fertőzöttség prevalenciájában a kor és ivarcsoportok között őszen. A teljes mintában 14,9% volt a prevalencia, ami nagyobb, mint amit korábban egy telelő populáció esetén azonosítottak az Ibériai-félszigeten, ahol ez 6,7% (Rivera et al., 2013), vagy a költés utáni diszperziós időszakban Németországban, ahol pedig 8,19% volt (Santiago-Alarcon et al., 2011). A vizsgálatban szereplő populációhoz hasonló nagyságú prevalenciát a tavaszi vonulás során figyeltek meg egy finnországi populációban, ahol a fertőzöttek aránya 18,5% volt (Rintamäki et al., 1997). Ezen populáció tagjai feltehetően átvonulnak rajtunk (Harnos et al., 2018), míg az előtte felsorolt populációk egyedei nem (Bairlein et al., 2014; Valkama et al., 2014; Harnos et al., 2018). Ahhoz azonban, hogy jól összehasonlíthatók legyenek ezek az eredmények és értékelhető a látszólagos hasonlóság vagy éppen különbség, több élőhelyen történő mintagyűjtésre és ezek elemzésére lenne szükség mindkét útvonalon mind tavasszal, mind őszen.

A vérparaziták prevalenciája időszakos változást mutat, a legmagasabb általában a költési időszakban, később lecsökken a kimutatható fertőzések száma (Schrader et al., 2003; Valkiūnas, 2005). Egyes fajoknál két felfutását figyelték meg a fertőzésnek. Cosgrove és munkatársai (2008) a költési időszakban és egy kora őszi csúcsidőszakot is találtak egy rezidens kékcinege (*Cyanistes caeruleus*) állományban. Egy másik vizsgálatban pedig a vonuláskor találtak két csúcsidőszakot a sárga billegetőnél (*Motacilla flava*), ráadásul tavasszal arányaiban kétszer több fertőzött egyedet azonosítottak a csúcsidőszakban, mint az őszi vonuláskor (Shurulinkov et al., 2012). A tavasszal megfigyelhető növekedést a fertőzöttségben többféle hatás együttesen okozhatja. Egyrészt az immunrendszer leterheltsége is hozzájárulhat, a párválasztás és a fiókanevelés időszakában a madarak nagyobb stressznek vannak kitéve, mint a diszperziós vagy téli időszakban (Hasselquist, 2007), ami legyengíti az ellenálló képességüket a fertőzésekkel szemben. Másrészről a tavaszi felmelegedés a paraziták terjedéséhez is szükséges, mivel ekkor jelennek meg a potenciális vektorfajok, amik terjeszthetik őket, így megéri nekik ekkor megjelenni a vérben már meglévő fertőzés esetén, illetve emiatt nagyobb valószínűséggel is fertőződhetnek meg új egyedek (Valkiūnas, 2005; Cornet et al., 2014). Az őszi folyamán a paraziták kimutathatósága csökken a vérből (Deviche et al., 2001; Garvin et al., 2006; Santiago-Alarcon et al., 2011), mivel a terjedési lehetőség elmúltával a paraziták a vérből visszahúzódnak a belső szervekbe (Deviche et al., 2001; Jarvi et al., 2001; Valkiūnas, 2005).

A fertőzés jelenléte mellett az egyes kor és ivarcsoportok közötti különbség is érdekes lehet a prevalenciában. A szaporodási időszakban több faj esetén akár ellentmondó mintázatokat is láthatunk, míg egyes vizsgálatok szerint a tojók fertőződnek nagyobb mértékben vérparazitákkal (pl. McCurdy et al., 1998), más esetekben a hímeknél találtak

nagyobb prevalenciát (pl. Wood et al., 2007), de nem ritka az egyenlőség sem (pl. Dubiec et al., 2016; Peev et al., 2016). A megfigyelhető különbségek szorosan összefüggnek a szaporodási rendszerrel és az eltérő vonulási stratégiákkal tavasszal. A legtöbb énekesmadár faj esetén tavasszal a hímek nagyobb vonulási sebességgel, kevesebb pihenőhelyet beiktatva igyekeznek minél korábban a költőterületre érkezni (Coppack and Pulido, 2009), hogy a legjobb minőségű helyen tudjanak territóriumot foglalni. A szaporodást megelőzően a versengés (McCurdy et al., 1998) és az immunszuppresszív hatással bíró tesztoszteron szintjének emelkedése legyengíti a hímeket (Hasselquist, 2007), ezáltal fogékonyabbá válhatnak a fertőzésekkel szemben. A kitettségüket tovább növeli, hogy a territórium védelme során a lombkoronában vagy más kitett helyen énekelnek, ami kedvez a fertőzést terjesztő vektoroknak, hogy megtalálják őket (Deviche et al., 2001). A tojók költéskor, a fészken ülve szintén kevésbé védettek a szúnyogokkal és egyéb vektorokkal szemben, különösen a nyitott fészkekben kótló fajok esetén (Garvin and Remsen, 1997). Továbbá azoknál a fajoknál, ahol a tojók arányaiban több energiát fektetnek be az utódok nevelésébe, ők kerülnek rosszabb kondícióba és a gyengébb immunrendszerük növeli a fertőzöttség kockázatát. A költési időszakon kívül a hím-tojók különbségek a prevalenciában már kevésbé ismertek, de ahol mégis vizsgálták, ott általában egyenlő nagyságú prevalenciát tapasztaltak (Neto et al., 2015; Sorensen et al., 2016).

A korcsoportok közötti eltérést a prevalenciában több fajnál is megtalálhatjuk a költési időszakban vagy a tavaszi vonulás során. Főként az jellemző, hogy az öreg, 1 évesnél idősebb korcsoport nagyobb mértékben fertőzött, mint a fiatalok (pl. Wojczulanis-Jakubas et al., 2012; Dubiec et al., 2016; Szöllösi et al., 2016), de találhatunk olyan példákat is ahol éppen a fiatalok a fertőzöttebbek (Merilä et al., 1995; Peev et al., 2016). Az öregek nagyobb prevalenciájának hátterében valószínűleg az áll, hogy a vektoroknak több idejük és lehetőségük van megtalálni és megfertőzni őket (Valkiūnas, 2005; Knowles et al., 2011). Ezzel szemben jelen vizsgálatban nem volt szignifikáns különbség az öreg és fiatal csoport prevalenciájában, igaz a két korcsoport között a mintaszám nem volt kiegyenlített (58 vs. 345). Másik fontos különbség, hogy a költési időszakot követően vizsgáltam a vörösbegyeket, ahol a fiatalok adott évben keltek és még csak a diszperziós időszakon voltak túl a kirepülést követően, nem pedig már 1 évesek voltak. Az öregek viszont valószínűleg akár már jóval hamarabb, az előző évben vagy a költés előtti időszakban fertőződhetek meg. Így nem kizárt, hogy a két korcsoport közötti különbség hiányának egyik oka a fertőzés eltérő dinamizmusa. Ez azt jelenti ebben az esetben, hogy ha az öregek már korábban fertőződtek, akkor bennük csökken a paraziták aktivitása és így a kimutathatósága is, míg ezzel párhuzamosan a fertőzéssel frissen találkozó fiataloknál még tovább megfigyelhető és kimutatható a vérparaziták jelenléte. A fiataloknál továbbá elképzelhető, hogy az első vonulásuk jobban leterheli őket, mint a már többször

vonuló öregeket, ezért jóval fogékonyabbak is a fertőzésekre vagy nagyobb arányban maradnak még meg bennük a paraziták a kimutathatósági szint fölött.

A vizsgált egyedeknél nem találtam szignifikáns különbséget a biometriai jellemzőkben és a zsírhalmozási képességben a fertőzött és a nem fertőzött csoport között, ami arra utalhat, hogy a Haemoproteus és a Plasmodium fertőzés kicsi hatással lehet a vonulás során az egyedek kondíciójára. Ez kulcsfontosságú tényező, mivel általában a gyengébb kondíciójú egyedek túlélési esélye várhatóan kisebb, mint a nagyobb zsírraktárral és mellizomzattal rendelkező egyedeké. A vörösbegy esetében az adataim ugyanakkor megerősíthetik azt a megfigyelést, hogy vannak olyan vonuló madárfajok és csoportok, amelyeknél a fertőzöttség mértéke nem befolyásolja a vonulást, így a túlélés szempontjából valószínűleg elhanyagolható tényező (pl. Hahn et al., 2018). Legalább is a krónikus stádiumban ezek a hatások már nem észlelhetők a fertőzést túlélő egyedek kondíciójában (Valkiūnas et al., 2006), de az akut fázisban ronthatják a túlélést (pl. Zehtindjiev et al., 2008; Ilgūnas et al., 2019). Másrészt viszont eredményeim szerint a fiatal korcsoportban a fertőzött egyedek marginálisan 5 nappal később érkeztek a vizsgálati területre és a vonulás előrehaladtával a fertőzött egyedek aránya is valamelyest nőtt (lásd 3.1. és 3.2. ábra). Ez az eredmény arra utalhat, hogy ha az aktuálisan megfigyelhető kondíciót nem is rontják a vérparaziták, a vonulás menetére mégis hatást gyakorolnak. Korábbi vizsgálatokban is megfigyelték, hogy a fertőzött egyedek időzítése eltér, a tavaszi vonulás során a nagyobb intenzitással fertőződött egyedek gyakran később érkeznek vissza a költőterületre, mint a nem vagy gyengén fertőzöttek (Møller et al., 2004; DeGroot and Rodewald, 2010; Emmenegger et al., 2018). Hegemann és munkatársai (2018) több hosszú- és rövidtávú vonuló faj őszi vonulását vizsgálva azt találták, hogy a rövidtávú vonulóknál, mint például a vörösbegy, a fertőzött egyedek hosszabb időt töltöttek a pihenőhelyen felkészüléssel és később indultak tovább, mint a nem fertőzött egyedek. Hosszútávú vonulóknál ez a különbség nem állt fenn. Saját és a mások által talált eredményekkel összevetve úgy tűnik, hogy a fertőzöttség nem elsősorban a kondíció lerontásával, de a pihenőhelyen való tartózkodási idő növelésével és a későbbi érkezéssel mégis hat a vörösbegyek őszi vonulásának időzítésére.

A fertőzés és az időzítés közötti összefüggés értelmezésekor fontos kiemelni még egy szempontot. Több faj esetén megfigyelték, hogy a vérparazitákkal való fertőzöttség mértéke eltér a költőpopulációk között (Bensch and Åkesson, 2003; Pagenkopp et al., 2008; Marzal et al., 2011; Szöllősi et al., 2011) és a vörösbegy őszi vonulásának egyik fő jellemzője, hogy a Kárpát-medencén átvonuló különböző költőállományból származó egyedek időzítése eltérő (Harnos et al., 2018). Ezek alapján az sem zárható ki, hogy a fertőzött és nem fertőzött egyedek időzítése közötti különbséget az okozhatja, hogy az átlagosan később, szeptember közepétől vonuló, a helyi állományhoz képest északabbra költő populációkban (Gyurácz and Csörgő, 2009) nagyobb a prevalencia, mint a helyi költő állományban. Azonban ennek a

különbségnek a bizonyítása nehéz, mert korábbi vizsgálatok alapján a prevalencia földrajzi eloszlása fajonként változó, nincs egységesen megfigyelhető mintázat (pl. Merilä et al., 1995; Merino et al., 2008; Svoboda et al., 2015). A vörösbegyek esetén erre vonatkozó információnk nincs, de a korábbi vizsgálatok eredményeit alapul véve inkább az lehet a jellemzőbb, hogy észak felé haladva csökken a vérparaziták prevalenciája, mivel a vektorfajok abundanciája és diverzitása is kisebb (Nunn et al., 2005). Ezenkívül az alacsonyabb hőmérséklet kedvezőtlenebbül hat a paraziták fejlődésére és terjedésére (Valkiūnas, 2005). Mindezeket tovább erősíti egy házi verébbel (*Passer domesticus*) végzett összehasonlító vizsgálat is, amely szerint a prevalencia és a vérparazita fajok diverzitása észak felé haladva csökken (Marzal et al., 2011). Fontos megjegyezni azonban, hogy egy populációban megfigyelhető prevalenciát sokkal inkább meghatározzák a kisebb léptékű, lokális hatások, mint a nagyobb léptékű latitudinális mintázatok. Több korábbi vizsgálat rávilágított arra, hogy a kisebb geográfiai léptékű skálán megfigyelhető élőhelyi és időjárási különbségek nagymértékben befolyásolják a vektorfajok összetételét, abundanciáját és eloszlását is és így közvetetten a prevalencia populáción belüli eloszlását (Pérez-Tris and Bensch, 2005; Wood et al., 2007; Ferrer et al., 2012; Rooyen et al., 2013; Ferraguti et al., 2018). Ezen szempontok figyelembevételével úgy gondolom, hogy az általam megfigyelt enyhe növekedést a fertőzöttek számában a vonulás vége felé önmagában nem okozhatta, hogy eltérő prevalenciájú állományokból érkeztek az egyedek. Eredményeim alapján sokkal valószínűbb, hogy az egy időben érkező madarak hasonló prevalenciájú populációkból érkeztek és a megfigyelt különbséget a vérparaziták vonulást lassító hatása váltja ki. Ennek a két feltételezésnek a teszteléséhez további molekuláris vizsgálatokra volna szükség, egyrészt az átvonuló vörösbegyek populációinak elkülönítésére, másrészt a parazita vonalak azonosítására.

Eredményeim alapján megerősíthető, hogy bizonyos rövidtávú vonuló madárfajok esetében a vérparazitával való fertőzöttség hatással lehet a vonulás időzítésére, de amelyben a madarak aktuális kondíciója nem feltétlenül a legjobb indikátor. Az általam felvázolt két lehetséges magyarázat teszteléséhez egy európai szintű mintavételezésre volna szükség a költő állományokban annak érdekében, hogy az egyes költő populációkban a prevalencia nagyságára és azok különbségeire fény derüljön. Fontos információ lenne még a fertőzés ideje, hogy először a költőterületen, a diszperziós időszakban, vagy esetleg a vonulás során útba ejtett pihenőhelyeken fertőződnek-e meg a fiatal, első vonulásukat végző egyedek. Ahhoz azonban, hogy pontosan megértsük a fertőzés dinamikáját még több összehasonlító vizsgálatra volna szükség mind a költési-, mind a vonulási időszakból származó adatok bevonásával.

Eredmények összefoglaló értelmezése

A madárvonulás legfontosabb eleme az időzítés, ami meghatározza a vonuló fajok teljes életciklusát is. Ezt nagyon sok minden befolyásolja és alakítja, akár a szaporodási rendszer, az adott évi költési siker, az időjárás viszonyok vagy az egyedek kondíciója. Kutatócsoportunk korábbi vizsgálatai rávilágítottak arra, hogy a Kárpát-medencében a vonulás időzítése megváltozott, tavasszal sok faj korábban érkezik, míg ősszel később indulnak el (Pásztor-Kovács, 2013). A változások vizsgálatakor nem lehet minden befolyásoló tényezőt figyelembe venni, de a kor és ivarcsoportok közti különbségeket fontos lenne minden esetben vizsgálni. Míg tollazati bélyegek alapján a korcsoportokat jól el lehet különíteni énekesmadaraknál, addig a legtöbb fajnál az ivarokat nem. Ehhez segítséget nyújtanak a molekuláris ivarhatározási technikák.

Összehasonlító vizsgálatom eredményei alapján elmondható, hogy az univerzálisnak tekintett, madarakra gyakran használt markerek csak bizonyos feltételek mellett alkalmazhatóak a különböző fajokon. A használhatóság függ a szövetmintától és a vizsgált fajtól is, például az erősebben töredezett, tollmintákból kivont DNS esetén ajánlott a kisebb hosszúságú szakaszokat felszaporító marker kiválasztása. Ha pedig a kétféle kromozómán található változat mérete között kicsi a különbség, akkor hosszabb elektroforézissel kell számolni, vagy inkább olyan markert választani, ahol a két változat méretkülönbsége nagyobb. Megtalálva a vizsgált fajra jól működő markert, új lehetőségünk nyílik a vonuláskutatásban is.

A szexuális dimorfizmust mutató kormos légykapó esetén érdekes új eredmény volt, hogy míg a hímek tavaszi érkezése egyre korábbra tolódott, a tojóké nem változott. Ősszel viszont nem volt semmilyen trendszerű változást az időzítésben és a kor és ivarcsoportok között sem volt markáns különbség az érkezési időben. Ezzel szemben a szexuálisan monomorf, szintén hosszútávú vonuló nádiposzáta fajknál ősszel a hímek vonulása zajlik korábban, kivéve a fiatal cserregő nádiposzátafajnál, ahol ellenkezőleg, a vonulás végén nagyobb hím arányt kaptam. Az érdekes különbséget a kormos légykapó és a nádiposzáta hímek eltérő szaporodási és vonulási stratégiája okozhatja, ha a kormos légykapó hímek jobban kiveszik a részüket az utódgondozásból, mint a nádiposzáta hímek, akkor ők is a tojókkal nagyjából egy időben tudnak felkészülni a vonulásra (vedlés, zsírhalmozás). Ez az elmélet viszont kevésbé valószínű, mivel a három nádiposzáta faj szaporodási rendszere eltérő, sőt egy fajon belül is vannak inkább monogám és poligín populációk (részletekért lásd Leisler and Catchpole, 1992; Leisler and Wink, 2000; Leisler et al., 2002; Halupka et al., 2014). Emiatt nehezen elképzelhető, hogy egységesen különbözzenek a kormos légykapótól. Valószínűbb, hogy a vonulás során és a telelőterületen sokkal inkább territoriálisok, és nagyobb lehet a szelekciós nyomás náluk arra, hogy a telelőterületre is minél korábban érkezzenek, hogy jobb minőségű élőhelyen tudjanak táplálkozni. Továbbá pedig az élőhelyi

különbségek is okozhatják a kapott különbséget, a nádasokban költő és táplálkozó nádiposzátnak tovább áll rendelkezésre táplálék, így a különböző időben felkészülő hímeknek és tojóknak is hasonló esélyeik vannak a megfelelő kondíció elérésére a vonulás megkezdéséhez. Ezzel szemben a lombhullató erdőkben, ahol a fészkelési időben is már kevésbé egyenletesen áll rendelkezésre táplálék, ott a hímeknek és tojóknak rövidebb idejük van az optimális felkészülésre (még akkor is ha vonulás alatt táplálékot váltanak), így nem tud eltolódni egymáshoz képest az elindulásuk. Ezek a különbségek hosszútávon is azt eredményezik, hogy a vonuló erdei fajok nagyobb szelekciós nyomásnak vannak kitéve, mint a nádban költők (Both et al., 2010).

A rövidtávú vonuló vörösbegynél nem kaptam markáns mintázatbeli különbséget a hímek és tojók arányának változásában. Ez részben meglepő volt, mert bár nekik rövidebb távolságot kell megtenniük a vonulás során, ismerve a hímek erős territoriális viselkedését és a költőhelyhez közelebbi telelését, azt vártam volna, hogy nagyobb arányban tojókat fogunk, főleg a vonulás elején.

A biometriai jellemzők és a kondíció változásának vizsgálatakor nem volt különbség az ivarok között összességében. Ez azt feltételezi, hogy az időzítésben megfigyelt különbséget nem az okozza, hogy a hímek jobb kondícióban vannak a vonulás elején és ezért jelennek meg nagy számban, hanem valószínűleg korábban tudnak felkészülni és hamarabb indulnak el, mint a tojók. Ez inkább a Lehtikainen és munkatársai (2017) által felvetett „breeding investment hypothesis” elméletet erősíti, vagyis hogy ha a hímek hamarabb abbahagyják az utódgondozást, vagy eleve kevesebbet fektetnek bele, akkor a költési idő végén hamarabb tudnak felkészülni és elindulni. Az átvonulók átlagos szárnyhossza egy szezonon belül a nádiposzátnál minden kor és ivarcsoportban nőtt (kivételesen énekes nádiposzáta tojók), ami megegyezik azzal a mintázattal, amit hosszútávú adatsoron, de az ivarok ismerete nélkül kaptak korábban a vizsgálati területen (Pásztor-Kovács, 2013). Akkor az volt a feltételezés, hogy vagy a hímek vonulnak később és azért nőtt az átlagos szárnyhossz, vagy a hosszabb szárnyú, északabbi költőterületekről származó egyedek aránya nő a vonulás végére. A foltos és énekes nádiposzáta úgy tűnik, hogy ez a második állítás lesz igaz, a cserregőnél pedig elképzelhető, hogy a kétféle vonulási útvonalat használó egyedek átlagos szárnyhossza különbözik és az ő arányuknak a változása okozza a kapott mintázatot. A vörösbegynél meglepő módon a vonulás végén rövidebb szárnyhosszú egyedek voltak megfigyelhetőek, ami eltért a hosszútávú adatsorokon megfigyelt mintázattól, hogy nincs változás az átlagos szárnyhosszban. Náluk így kizárható, hogy az egyébként bizonyíthatóan később vonuló északabbi állományokból származó egyedek érnek ide később (Gyurácz and Csörgő, 2009; Gyimóthy et al., 2011), inkább az lehetséges, hogy az általában kisebb testméretű, szubdomináns egyedek érkeznek meg később a területre. Vagy az is lehet, hogy ez a mintázat véletlenül állt fenn a vizsgálati periódusban ebben a három évben.

A vörösbegyek esetén a vérparazitákkal való fertőzöttség is marginálisan szignifikáns későbbi érkezést eredményezett, de nem a kondíció leromlásával együtt. A vérparazita fertőzöttség nem különbözött sem az ivarok, sem a korcsoportok között és nem eredményezett kisebb testtömeget vagy rosszabb kondíciót (az egyedek zsírraktározási valószínűsége nem különbözött). A kialakult mintázatra így csak két felvetésem volt: elképzelhető, hogy a fertőzés az induláskor okozott hátrányt, például lassabb felkészülést vagy legyengültebb állapotot, ami a vizsgálati területre való érkezéskor már nem volt kimutatható vagy a különböző érkező állományokban eltérő lehet a fertőzöttség prevalenciája. Az elméletek teszteléséhez még több területről volna szükség mintavételezésre, mind a költési, mind a diszperziós és vonulási időszakban.

Eredményeink alapján elmondhatjuk, hogy az ivarok ismerete újraértelmezheti a vonuláskutatásban kapható eredményeket, így fontos lenne, hogy olyan fajoknál is elkülönítsük a hímeket és tojókat, ahol külső bélyegek alapján erre nincs lehetőség. A molekuláris technikák fejlődésével talán elérhető lesz, hogy terepi viszonyok között gyorsabban történhessen a DNS kivonása/tisztítása univerzális kitek segítségével és indikátorszerűen működő markerekkel gyorsabbá váljon a kromoszómák azonosítása.

Új tudományos eredmények

1. Az esetlegesen keletkező műtermékek elkerülése érdekében a CHD1-i16 primerek használatakor javasolt az ún. „touchdown” PCR-protokoll alkalmazása.
2. P2/P8 primer esetén több fajnál, ellentétben a korábbi leírásokkal, agaróz gélelektroforézissel is lehetséges az ivarhatározás, csak hosszabb időt kell hagyni a termékek különválására.
3. Négy vizsgált bagolyfajban a CHD1-W-változat a 2550F/2718R és a CHD1-i16 primer esetén 1000 bázispárnál hosszabb terméket adott, így alkalmasak az ivarhatározásra agaróz gélelektroforézissel is.
4. A vizsgálati területen a kormos légykapók esetén tavasszal egyre jobban nőtt a különbség a hímek és tojók érkezési ideje között. A tavaszi időjárás a hím kormos légykapók időzítését befolyásolta, míg a tojókét nem. Ősszel nincs különbség a kormos légykapó hímek és tojók időzítése között, de a három nádiposzáta fajnál a hímek korábbi vonulását találtam. A vörösbegy őszi vonulásában nincs megfigyelhető mintázat a hímek és tojók időzítésében.
5. A visszafogási arányokban és a területen való tartózkodási idő hosszában nem volt markáns különbség egyik faj esetén sem, csak az énekes nádiposzáta tojók tartózkodnak tovább a területen.
6. Az ivarok testtömege egyforma mértékben változott a vonulás során, különbség a korcsoportok között volt. Az öregeknél csökkent a testtömeg a cserregő és énekes, míg nőtt a foltos nádiposzáta esetén. A fiataloknál nőtt, vagy nem változott a szezon során az átlagos testtömeg. A vörösbegy esetén mindkét korcsoportban növekedést figyeltem meg. Emellett a zsírraktárral rendelkezők aránya nőtt a vonulás során a nádiposzátáknál, a kor-és ivarcsoportoknál megközelítőleg egyforma módon. A vörösbegyeknél szintén nőtt a zsírraktárral rendelkezők aránya. Az átlagosan rövidebb szárnyhosszú egyedek érkeznek korábban minden kor és ivarcsoportban a nádiposzáta fajok esetén. A vörösbegyeknél az átlagosan hosszabb szárnyúak érkeztek korábban, de kicsi a különbség a vonulás elején és végén vonuló egyedek között.
7. A vörösbegyeknél az őszi vonulás során a vérparaziták prevalenciája 14,9% volt az ócsai Öreg-turjánon. A kor és ivarcsoportok között nem volt különbség. A fertőzött és nem fertőzött egyedek testtömege, szárnyhossza és kondíciója nem különbözött. Ezzel szemben a fertőzött fiatal vörösbegyek marginálisan később érkeznek, mint a nem fertőzöttek.

Doktori kutatás eredményeinek közlése

1. Szakcikkek

Harnos A., **Ágh N.**, Kovács Sz., Lang Zs., Csörgő T.: **Increasing protandry in the spring migration of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Central Europe**, Journal of Ornithology, 156. 543-546, 2015, doi: 10.1007/s10336-014-1148-3

Ágh N., Kovács Sz., Nemesházi E., Szabó K.: **Univerzális, ivarhatározáshoz használt CHD1 markerek alkalmazhatósága különböző madárrendekben**, Magyar Állatorvosok Lapja, 140. 47-59, 2018

Ágh N., Piross I.S., Majoros G., Csörgő T., Szöllősi E.: **Malaria infection status of European Robins seems to associate with timing of autumn migration but not with actual condition**, Parasitology, 146(6). 814-820, 2019, doi: 10.1017/S0031182018002184

2. Konferencia prezentációk

Ágh N., Kovács Sz., Harnos A., Csörgő T.: **Nádiposzáta fajok őszi vonulásának kor- és ivarfüggő mintázatai**, IX. Magyar Természetvédelmi Biológia Konferencia, Szeged, 2014 (poszter)

Ágh N., Kovács Sz., Harnos A., Csörgő T.: **Nádiposzáta fajok őszi vonulásának kor- és ivarfüggő mintázatai**, Akadémiai Beszámolók: Parazitológia, állattan, halkórtan szekció, Budapest, 2015 (előadás)

Kovács Sz., Harnos A., **Ágh N.**, Lang Zs., Csörgő T.: **Increasing protandry in the spring migration of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Hungary**. 10th European Ornithologist's Union, Badajoz, 2015 (poszter)

Ágh N., Kovács Sz., Harnos A., Csörgő T.: **Sex and age related autumn migration of 3 Acrocephalus species in Hungary**, 4th Student Conference on Conservation Science, Cambridge, 2015 (poszter)

Ágh N., Kovács Sz., Harnos A., Csörgő T.: **A vörösbegy őszi vonulási stratégiáját meghatározó tényezők vizsgálata, különös tekintettel a kor és ivarcsoportok közötti különbségekre**, Akadémiai Beszámolók: Parazitológia, állattan, halkórtan szekció, Budapest, 2016 (előadás)

Czikkelyné Ágh N., Pásztor-Kovács Sz., Harnos A., Csörgő T.: **Nádiposzáta fajok őszi vonulás dinamikájának ivari különbségei**, 6. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, 2016 (előadás)

Ágh N., Kovács Sz., Harnos A., Csörgő T.: Molekuláris és biometriai alapú statisztikai ivarhatározási módszerek a csilpcsalpfüzike esetén, Akadémiai Beszámoló:
Parazitológia, állattan, halkórtan szekció, Budapest, 2017 (előadás)

Ágh N., Kovács Sz., Fehérvári P., Harnos A., Csörgő T.: Exceptional protandry in autumn migration timing of three closely related *Acrocephalus* species, 3rd Student Conference on Conservation Science Hungary, Tihany, 2017 (poszter)

3. Doktori disszertációban nem megjelenő tudományos közlemények

Harnos A., Fehérvári P., Piross IS., Karcza Zs., **Ágh N., Kovács Sz., Csörgő T.: Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*),** *Ornis Hungarica*, 24(2). 109-126, 2016, doi: 10.1515/orhu-2016-0019

Harnos A., Fehérvári P., Piross IS., Karcza Zs., **Ágh N., Konrád K., Csörgő T.: Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the Dunnock (*Prunella modularis*),** *Ornis Hungarica*, 24(2). 127-144, 2016, doi: 10.1515/orhu-2016-0020

Hornok S., **Ágh N., Takács N., Kontschán J., Hofmann-Lehmann R.: Haematospirillum and insect Wolbachia DNA in avian blood,** *Antonie van Leeuwenhoek*, 111(3). 479-483, 2018, doi: 10.1007/s10482-017-0961-0

Harnos A., **Ágh N., Fehérvári P., Karcza Zs., Ócsai P., Csörgő T.: Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the European Robin (*Erithacus rubecula*),** *Ornis Hungarica*, 26(1). 124-148, 2018, doi: 10.1515/orhu-2018-0009

4. Ismeretterjesztő írások

Czikkelyné Ágh N.: Fiú vagy lány? Molekuláris ivarhatározási lehetőség madaraknál Magyarországon, *Galamb és kisállat magazin*, 58(7), 2016

Czikkelyné Ágh N., Vili N.: Sokat mondó madárgének, *Természetbúvár*, 72(4), 2017

Irodalomjegyzék

- Adamska, K.; Filar, M., **Directional Preferences of the Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) and the Robin (*Erithacus rubecula*) on Autumn Migration in the Beskid Niski Mountains (S Poland)**. Ring., 27, 159–176., 2005
- Adriaensen, F.; Dhondt, A., **Population dynamics and partial migration of the European Robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats**. J. Anim. Ecol., 59, 1077-1090., 1990
- Ahola, M.; Laaksonen, T.; Sippola, K.; Eeva, T.; Rainio, K.; Lehikoinen, E., **Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates**. Glob. Chang. Biol., 10, 1610–1617., 2004
- Alerstam, T., **Bird migration**. Cambridge University Press, Cambridge., 1993
- Amrhein, V.; Scaar, B.; Baumann, M.; Minéry, N.; Binnert, J. P.; Korner-Nievergelt, F., **Estimating adult sex ratios from bird mist netting data**. Methods Ecol. Evol., 3, 713–720., 2012
- Andrews, D. G.; Holton, J. R.; Leovy, C. B.; Haltiner, G. J.; Williams, R. T., **Inter Tropical Convergence Zones**. Atmos. Sci., 56, 374–399., 2003
- Arizaga, J.; Alonso, D.; Barba, E., **Patterns of migration and wintering of Robins *Erithacus rubecula* in northern Iberia**. Ringing Migr., 25, 7–14., 2010a
- Arizaga, J.; Alonso, D.; Barba, E., **Patterns of migration and wintering of Robins *Erithacus rubecula* in northern Iberia**. Ringing Migr., 25, 7–14., 2010b
- Atkinson, C. T.; Dusek, R. J.; Woods, K. L.; Iko, W. M., **Pathogenicity of Avian malaria in experimentally-infected Hawaii Amakihi**. J. Wildl. Dis., 36, 197–201., 2000
- Bächler, E.; Hahn, S.; Schaub, M.; Arlettaz, R.; Jenni, L.; Fox, J. W.; Afanasyev, V.; Liechti, F., **Year-Round Tracking of Small Trans-Saharan Migrants Using Light-Level Geolocators**. (Evans, D. M., Ed.) PLoS One., 5, e9566., 2010
- Bairlein, F., **How to get fat: nutritional mechanisms of seasonal fat accumulation in migratory songbirds**. Naturwissenschaften., 89, 1–10., 2002
- Bairlein, F.; Norris, D. R.; Nagel, R.; Bulte, M.; Voigt, C. C.; Fox, J. W.; Hussell, D. J. T.; Schmaljohann, H., **Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird**. Biol. Lett., 8, 505–507., 2012
- Bairlein, F.; Dierschke, V.; Salewski, V.; Geiter, O.; Hüppop, K.; Köppen, U.; Fiedler, W., **Robin (*Erithacus rubecula*)**. In: Bairlein, F., J. Dierschke, V. Dierschke, V. Salewski, O. Geiter, K. Hüppop, U. Köppen & W. Fiedler (eds.), Atlas des Vogelzugs Ringfunde Dtsch. Brut- und Gastvögel [Bird Migr. Atlas Ring Recover. Ger. Breed. Visit. birds]. AULA-Verlag, Frankfurt, pp. 467-470. (in German with English Summary)., 2014
- Bankovics, A.; Vadász, C., **Sárgarigó**. In: Csörgő, T., Z. Karcza, G. Halmos, G. Magyar, J. Gyurác, T. Szép, A. Bankovics, A. Schmidt & E. Schmidt (eds.), Magy. Madárvonulási Atlasz. Kossuth Kiadó Zrt., Budapest, pp. 564–565., 2009
- Bayly, N. J., **Extreme fattening by sedge warblers, *Acrocephalus schoenobaenus*, is not triggered by food availability alone**. Anim. Behav., 74, 471–479., 2007

- Bensch, S.; Stjernman, M.; Hasselquist, D.; Orjan, O.; Hansson, B.; Westerdahl, H.; Pinheiro, R. T., **Host specificity in avian blood parasites: a study of Plasmodium and Haemoproteus mitochondrial DNA amplified from birds**. Proc. R. Soc. B Biol. Sci., 267, 1583–1589., 2000
- Bensch, S.; Åkesson, S., **Temporal and Spatial Variation of Hematozoans in Scandinavian Willow Warblers**. J. Parasitol., 89, 388–391., 2003
- Bensch, S.; Hellgren, O.; Pérez-Tris, J., **MalAvi: A public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages**. Mol. Ecol. Resour., 9, 1353–1358., 2009
- Benvenuti, S.; Ioalé, P., **Age differences in the dispersal behaviour of Robins *Erithacus rubecula* studied by counting wing spots**. Ringing Migr., 4, 237–242., 1983
- Bermejo, A.; De La Puente, J., **Wintering and migration of Bluethroat *Luscinia svecica* in central Spain**. Ardeola., 51, 285–296., 2004
- Berthold, P., **Bird migration. A general survey** 2nd edn. Oxford University Press, Oxford, Oxford., 2001
- Bønløkke, J.; Thorup, K.; Pedersen, K.; Bjerum, M.; Rahbek, C., **Dansk trækfugleatlas - The Danish bird migration atlas** Københavns. Zoologisk Museum, Humlebæk., 2006a
- Bønløkke, J.; Madsen, J. J.; Thorup, K.; Pedersen, K. T.; Bjerrum, M.; Rahbek, C., **Robin (*Erithacus rubecula*)**. Dansk trækfugleatlas [Danish Bird Migr. Atlas]. Rhodos, Humlebaek, pp. 595-599. (in Danish with English Summary)., 2006b
- Both, C.; Visser, M. E., **Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird**. Nature., 411, 296–298., 2001
- Both, C.; Bijlsma, R. G.; Visser, M. E., **Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca***. J. Avian Biol., 36, 368–373., 2005
- Both, C.; Sanz, J. J.; Artemyev, A. A.; Blaauw, B.; Cowie, R. J.; Dekhuijzen, A. J.; Enemar, A.; Järvinen, A.; Nyholm, E. I.; Potti, J.; Ravussin, P. A.; Silverin, B.; Slater, F. M.; Sokolov, L. V.; Visser, M. E.; Winkel, W.; Wright, J.; H, Z., **Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* travelling from Africa to breed in Europe: differential effects of winter and migration conditions on breeding date**. Ardea., 94, 511–525., 2006
- Both, C.; Van Turnhout, C. A. M.; Bijlsma, R. G.; Siepel, H.; Van Strien, A. J.; Foppen, R. P. B., **Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats**. Proc. Biol. Sci., 277, 1259–1266., 2010
- Both, C.; Bijlsma, R. G.; Ouweland, J., **Repeatability in spring arrival dates in Pied Flycatchers varies among years and sexes**. Ardea., 104, 3–21., 2016
- Boutette, J. B.; Ramsay, E. C.; Potgieter, L. N. D.; Kania, S. A., **An improved polymerase chain reaction–Restriction Fragment Length Polymorphism assay for gender identification in birds**. J. Avian Med. Surg., 16, 198–202., 2002
- Briedis, M.; Bauer, S.; Adamík, P.; Alves, J. A.; Costa, J. S.; Emmenegger, T.; Gustafsson, L.; Koleček, J.; Liechti, F.; Meier, C. M.; Procházka, P.; Hahn, S., **A full annual perspective on sex-biased migration timing in long-distance migratory birds**. Proc. R. Soc. B Biol. Sci., 286, 20182821., 2019

- Budinski, I., **Crvenačica, *Erithacus rubecula*, European Robin. – (in Croatian with English Summary)**. In: Kralj, J., Barišić, S., Tutiš, V. & Cik'ović, D. (ed.), Atlas Selid. Hrvat. [Croatian Bird Migr. Atlas]. Croatian Academy of Sciences and Arts, Zagreb, pp. 162–163., 2013
- Busse, P., **European passerine migration system - what is known and what is lacking**. Ring., 23, 3–36., 2001
- Busse, P.; Cofta, T., **Bird Station Manual**. SE European Bird Migration Network, Choczewo, Poland., 2002
- Campos, A. R.; Catry, P.; Ramos, J.; Robalo, J., **Competition among European Robins *Erithacus rubecula* in the winter quarters: sex is the best predictor of priority of access to experimental food resources**. Ornis Fenn., 88, 226-233., 2011
- Catry, P.; Campos, A.; Almada, V.; Cresswell, W., **Winter segregation of migrant European robins *Erithacus rubecula* in relation to sex, age and size**. J. Avian Biol., 35, 204–209., 2004
- Catry, P.; Lecoq, M.; Araújo, A.; Conway, G.; Felgueiras, M.; King, J. M. B.; Rumsey, S.; Salima, H.; Tenreiro, P., **Differential migration of Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *P. ibericus* in Europe and Africa**. J. Avian Biol., 36, 184–190., 2005
- Catry, P.; Lecoq, M.; Conway, G.; Felgueiras, M.; King, J. M. B.; Hamidi, S., **Are blackcaps *Sylvia atricapilla* differential distance migrants by sex?** Ardeola., 53, 31–38., 2006
- Cerit, H.; Avanus, K., **Sex identification in avian species using DNA typing methods**. Worlds. Poult. Sci. J., 63, 91–100., 2007
- Chandler, C. R.; Mulvihill, R. S., **Effects of Age, Sex, and Fat Level on Wing Loading in Dark-Eyed Juncos**. Auk., 109, 235–241., 1992
- Chernetsov, N., **Preliminary hypotheses on migration of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in the Eastern Baltic**. Vogelwarte., 38, 201–210., 1996
- Cohen, E. B.; Moore, F. R.; Fischer, R. A., **Fuel stores, time of spring, and movement behavior influence stopover duration of Red-eyed Vireo *Vireo olivaceus***. J. Ornithol., 155, 785–792., 2014
- Collar, N., **European Robin (*Erithacus rubecula*)**. In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (ed.), Handb. Birds World Alive. Lynx Edicions, Barcelona., 2019
- Coppack, T.; Both, C., **Predicting Life-Cycle Adaptation of Migratory Birds To Global Climate Change**. Ardea., 90, 369–378., 2003
- Coppack, T.; Tøttrup, A. P.; Spottiswoode, C., **Degree of protandry reflects level of extrapair paternity in migratory songbirds**. J. Ornithol., 147, 260–265., 2006
- Coppack, T.; Pulido, F., **Proximate control and adaptive potential of protandrous migration in birds**. Integr. Comp. Biol., 49, 493–506., 2009
- Cornet, S.; Nicot, A.; Rivero, A.; Gandon, S., **Evolution of plastic transmission strategies in avian malaria**. (Vernick, K. D., Ed.)PLoS Pathog., 10, e1004308., 2014
- Cosgrove, C. L.; Wood, M. J.; Day, K. P.; Sheldon, B. C., **Seasonal variation in**

Plasmodium prevalence in a population of blue tits *Cyanistes caeruleus*. J. Anim. Ecol., 77, 540–548., 2008

Cotton, P., **Avian migration phenology and global climate change.** Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A., 100, 12219–12222., 2003

Cramp, S., **The Complete Birds of the Western Palearctic on CD-ROM** Oxford Uni., 1998

Csörgő, T., **A nádas zonációk és szegélyvegetációk énekesmadarai.** In: Vásárhelyi, T. (ed.), A nádasok állatvilága. Magyar Természettudományi Múzeum, Studia Naturalia, Budapest, pp. 138–144., 1995

Csörgő, T.; Miklay György; Halmos, G., **Migration of *Acrocephalus* species along the coast of the Black Sea.** Ornis Hungarica., 10, 141-147. (in Hungarian with English summary), 2000

Csörgő, T.; Gyurácz, J., **Foltos nádiposzáta.** In: Csörgő, T., Z. Karcza, G. Halmos, G. Magyar, J. Gyurácz, T. Szép, A. Bankovics, A. Schmidt & E. Schmidt (eds.), Magy. Madárvonulási Atlasz. Kossuth Kiadó Zrt., Budapest, pp. 483–488., 2009a

Csörgő, T.; Karcza, Z.; Halmos, G.; Magyar, G.; Gyurácz, J.; Szép, T.; Bankovics, A.; Schmidt, A.; Schmidt, E., **Magyar Madárvonulási Atlasz.** (Csörgő, T., Z. Karcza, G. Halmos, G. Magyar, J. Gyurácz, T. Szép, A. Bankovics, A. Schmidt & E. Schmidt, Eds.). Kossuth Kiadó Zrt., Budapest., 2009b

Csörgő, T.; Harnos, A.; Kovács, S., **A klímaváltozás hatásainak vizsgálata hosszútávú madárgyűrűzési adatsorok elemzésével.** Természetvédelmi Közlemények., 15, 1–12., 2009c

Csörgő, T.; Gyurácz, J., **Cserregő nádiposzáta.** In: Csörgő, T., Z. Karcza, G. Halmos, G. Magyar, J. Gyurácz, T. Szép, A. Bankovics, A. Schmidt & E. Schmidt (eds.), Magy. Madárvonulási Atlasz. Kossuth Kiadó Zrt., Budapest, pp. 489–493., 2009d

Csörgő, T.; Gyurácz, J., **Énekes nádiposzáta.** In: Csörgő, T., Z. Karcza, G. Halmos, G. Magyar, J. Gyurácz, T. Szép, A. Bankovics, A. Schmidt & E. Schmidt (eds.), Magy. Madárvonulási Atlasz. Kossuth Kiadó Zrt., Budapest, pp. 494–496., 2009e

Csörgő, T.; Harnos, A., **Change of migration timing of Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) during 23 years.** Ornis Hungarica., 19, 53-63. (in Hungarian with English summary), 2011

Csörgő, T.; Harnos, A.; Rózsa, L.; Karcza, Z.; Fehérvári, P., **Detailed description of the Ócsa Bird Ringing Station, Hungary.** Ornis Hungarica., 24., 2016

Cuadrado, M., **Wing length criteria for sex determination of Robins *Erithacus rubecula* wintering in southern Spain.** Ornis Svecica., 1, 55–57., 1991

Cuadrado, M., **Year to year recurrence and site fidelity of blackcaps *Sylvia atricapilla* and robins *Erithacus rubecula* in a mediterranean wintering area.** Ringing Migr., 13, 36–42., 1992

Cuadrado, M., **Why are migrant Robins (*Erithacus rubecula*) territorial in winter?: the importance of the anti-predatory behaviour.** Ethol. Ecol. Evol., 9, 77–88., 1997

Dai, A.; Lamb, P. J.; Trenberth, K. E.; Hulme, M.; Jones, P. D.; Xie, P., **The recent Sahel drought is real.** Int. J. Climatol., 24, 1323–1331., 2004

- Dawson, D. A.; Brekke, P.; Dos Remedios, N.; Horsburgh, G. J., **A marker suitable for sex-typing birds from degraded samples.** *Conserv. Genet. Resour.*, 7, 337–343., 2015
- DeGroot, L. W.; Rodewald, P. G., **Blood parasites in migrating wood-warblers (*Parulidae*): Effects on refueling, energetic condition, and migration timing.** *J. Avian Biol.*, 41, 147–153., 2010
- Deviche, P.; Greiner, A. C.; Manteca, X., **Seasonal and age-related changes in blood parasite prevalence in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*, Aves, Passeriformes).** *J. Exp. Zool.*, 289, 456–466., 2001
- Dierschke, V.; Delingat, J., **Stopover behaviour and departure decision of northern wheatears, *Oenanthe oenanthe*, facing different onward non-stop flight distances.** *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50, 535–545., 2001
- Dierschke, V.; Mendel, B.; Schmaljohann, H., **Differential timing of spring migration in Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe*: Hurried males or weak females?** *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 57, 470–480., 2005
- Domenech, J.; Senar, J. C., **Trap type can bias estimates of sex ratio.** *J. F. Ornithol.*, 69, 380–385., 1998
- Dowsett-Lemaire, F.; Dowsett, R. J., **European Reed and Marsch Warblers in Africa: migration patterns, moult and habitat.** *Ostrich.*, 58, 65–85., 1987
- Dubiec, A.; Zagalska-Neubauer, M., **Molecular techniques for sex identification in birds.** *Biol. Lett.*, 43, 3–12., 2006
- Dubiec, A.; Podmokła, E.; Zagalska-Neubauer, M.; Drobniak, S. M.; Arct, A.; Gustafsson, L.; Cichoń, M., **Differential prevalence and diversity of haemosporidian parasites in two sympatric closely related non-migratory passerines.** *Parasitology.*, 143, 1320–1329., 2016
- Edwards, D. B.; Forbes, M. R., **Absence of protandry in the spring migration of a population of Song Sparrows *Melospiza melodia*.** *Ibis (Lond. 1859).*, 149, 715–720., 2007
- Eikenaar, C.; Fritsch, A.; Kämpfer, S.; Schmaljohann, H., **Migratory restlessness increases and refuelling rate decreases over the spring migration season in northern wheatears.** *Anim. Behav.*, 112, 75–81., 2016
- Ellegren, H., **Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex.** *Ornis Scand.*, 22, 340., 1991
- Ellegren, H., **First Gene on the Avian W Chromosome (CHD) Provides a Tag for Universal Sexing of Non-Ratite Birds.** *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 263, 1635–1641., 1996
- Ellegren, H.; Carmichael, A., **Multiple and independent cessation of recombination between avian sex chromosomes.** *Genetics.*, 158, 325–331., 2001
- Ellegren, H., **Sex-chromosome evolution: recent progress and the influence of male and female heterogamety.** *Nat. Rev. Genet.*, 12, 157–166., 2011
- Emmenegger, T.; Bauer, S.; Hahn, S.; Müller, S. B.; Spina, F.; Jenni, L., **Blood parasites prevalence of migrating passerines increases over the spring passage period.** *J. Zool.*, 1–5., 2018

Fennessy, G.; Harper, D., **European Robin (*Erithacus rubecula*)**. In: Wernham, C., M. Toms, J. Marchant, J. Clarke, G. Siriwardena & S. Baillie (eds.), *Migr. Atlas Movements Birds Britain Irel.* T & AD Poyser, London, pp. 498-501., 2002

Ferraguti, M.; Martínez-de la Puente, J.; Bensch, S.; Roiz, D.; Ruiz, S.; Viana, D. S.; Soriguer, R. C.; Figuerola, J., **Ecological determinants of avian malaria infections: An integrative analysis at landscape, mosquito and vertebrate community levels**. (Dunn, J., Ed.) *J. Anim. Ecol.*, 87, 727–740., 2018

Ferrer, E. S.; García-Navas, V.; Sanz, J. J.; Ortego, J., **Molecular characterization of avian malaria parasites in three Mediterranean blue tit (*Cyanistes caeruleus*) populations**. *Parasitol. Res.*, 111, 2137–2142., 2012

Fransson, T.; Hall-Karlsson, S., **Svensk Ringmärkningsatlas (Swedish Bird Ringing Atlas)** Naturhisto. Stockholm., 2008a

Fransson, T.; Hall-Karlsson, S., **Robin (*Erithacus rubecula*)**. *Sven. Ringmärkningsatlas Vol. 3.* [Swedish Bird Ringing Atlas, Vol. 3.]. Naturhisto. Stockholm, pp. 56-61. (in Swedish with English Summary)., 2008b

Fridolfsson, A. K.; Ellegren, H., **A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds**. *J. Avian Biol.*, 30, 116–121., 1999

Garvin, M. C.; Remsen Jr., J. V., **An alternative hypothesis for heavier parasite loads of brightly colored birds: exposure at the nest**. *Auk.*, 114, 179–191., 1997

Garvin, M. C.; Szell, C. C.; Moore, F. R., **Blood parasites of Nearctic–Neotropical migrant passerine birds during spring Trans-Gulf migration: impact on host body condition**. *J. Parasitol.*, 92, 990–996., 2006

Gill, F.; Donsker, D. (Eds. .), **IOC World Bird List (v 7.2.)**. IOC World Bird List Data Sets., 2017

Gordo, O.; Brotons, L.; Ferrer, X.; Comas, P., **Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds?** *Glob. Chang. Biol.*, 11, 12–21., 2005

Gordo, O., **Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology**. *Clim. Res.*, 35, 37–58., 2007

Griffiths, R.; Tiwari, B., **The isolation of molecular genetic markers for the identification of sex**. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 90, 8324–8326., 1993

Griffiths, R.; Double, M. C.; Orr, K.; Dawson, R. J. G., **A DNA test to sex most birds**. *Mol. Ecol.*, 7, 1071–1075., 1998

Griffiths, R.; Orr, K., **The use of amplified fragment length polymorphism (AFLP) in the isolation of sex-specific markers**. *Mol. Ecol.*, 8, 671–674., 1999

Gyimóthy, Z. S.; Gyurácz, J.; Bank, L.; Bánhidi, P.; Farkas, R.; Németh, Á.; Csörgő, T., **Wing-length, body mass and fat reserves of Robins (*Erithacus rubecula*) during autumn migration in Hungary**. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae.*, 57, 203–218., 2011

Gyurácz, J.; Bank, L., **Body mass and fat load of autumn migrating Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in relation to age in South Hungary**. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae.*, 42, 271–279., 1996

Gyurácz, J.; Bánhidi, P.; Gyimóthy, Z., **A vörösbegy (*Erithacus rubecula*) vonuló populációinak élőhely-választása és vonulás- dinamikája az őszi vonulási időszakban [Habitat choice and dynamics of migrating populations of the Robin (*Erithacus rubecula*) during the autumn migration season].** *Ornis Hungarica.*, 15–16, 25–34., 2008

Gyurácz, J.; Csörgő, T., **Vörösbegy.** In: Csörgő, T., Z. Karcza, G. Halmos, G. Magyar, J. Gyurácz, T. Szép, A. Bankovics, A. Schmidt & E. Schmidt (eds.), *Magy. Madárvonulási Atlasz.* Kossuth Kiadó Zrt., Budapest, pp. 440–442., 2009a

Gyurácz, J.; Csörgő, T., **Csilpcsalpüzike.** In: Csörgő T., Karcza Zs., Halmos G., Gyurácz J., Magyar G., Szép T., Schmidt A., Bankovics, A. & Schmidt, E. (ed.), *Magy. Madárvonulási Atlasz.* Kossuth Kiadó Zrt., Budapest, pp. 521–525., 2009b

Gyurácz, J.; Bánhidi, P.; Góczán, J.; Illés, P.; Kalmár, S.; Koszorús, P.; Lukács, Z.; Németh, C.; Varga, L., **Bird number dynamics during the post-breeding period at the Tömörd Bird Ringing Station, western Hungary.** *Ring.*, 39, 23–82., 2017

Hahn, S.; Bauer, S.; Dimitrov, D.; Emmenegger, T.; Ivanova, K.; Zehtindjiev, P.; Buttemer, W. A., **Low intensity blood parasite infections do not reduce the aerobic performance of migratory birds.** *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 285, 20172307., 2018

Halupka, L.; Sztwiertnia, H.; Borowiec, M.; Klimczuk, E.; Leisler, B., **Lack of polygyny in Central European populations of Reed Warblers, *Acrocephalus scirpaceus*.** *Ornis Fenn.*, 91, 187–194., 2014

Handley, L. J. L., **Evolutionary Strata on the Chicken Z Chromosome: Implications for Sex Chromosome Evolution.** *Genetics.*, 167, 367–376., 2004

Hargitai, R.; Hegyi, G.; Török, J., **Winter body condition in relation to age, sex and plumage ornamentation in a migratory songbird.** *Ibis (Lond. 1859).*, 154, 410–413., 2012

Harnos, A.; Lang, Z.; Fehérvári, P.; Csörgő, T., **Sex and age dependent migration phenology of the Pied Flycatcher in a stopover site in the Carpathian Basin.** *Ornis Hungarica.*, 23, 10–19., 2015a

Harnos, A.; Fehérvári, P.; Csörgő, T., **Hitchhikers' guide to analysing bird ringing data.** *Ornis Hungarica.*, 23., 2015b

Harnos, A.; Fehérvári, P.; Piross, I. S.; Karcza, Z.; Ágh, N.; Kovács, S.; Csörgő, T., **Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*).** *Ornis Hungarica.*, 24, 109–126., 2016

Harnos, A.; Ágh, N.; Fehérvári, P.; Karcza, Z.; Ócsai, P.; Csörgő, T., **Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the European Robin (*Erithacus rubecula*).** *Ornis Hungarica.*, 26, 124–148., 2018

Harvey, M. G.; Bonter, D. N.; Stenzler, L. M.; Lovette, I. J., **A comparison of plucked feathers versus blood samples as DNA sources for molecular sexing.** *J. F. Ornithol.*, 77, 136–140., 2006

Hasle, G.; Bjune, G.; Edvardsen, E.; Jakobsen, C.; Linnehol, B.; Røer, J. E.; Mehl, R.; Røed, K. H.; Pedersen, J.; Leinaas, H. P., **Transport of ticks by migratory passerine birds to Norway.** *J. Parasitol.*, 95, 1342–1351., 2009

Hasselquist, D., **Comparative immunoeology in birds: hypotheses and tests.** *J. Ornithol.*, 148, 571–582., 2007

- Hedenström, A.; Pettersson, J., **Differences in Fat Deposits and Wing Pointedness between Male and Female Willow Warblers Caught on Spring Migration at Ottenby, SE Sweden.** *Ornis Scand.*, 17, 182-185., 1986
- Hegemann, A.; Alcalde Abril, P.; Muheim, R.; Sjöberg, S.; Alerstam, T.; Nilsson, J. Å.; Hasselquist, D., **Immune function and blood parasite infections impact stopover ecology in passerine birds.** *Oecologia.*, 188, 1011–1024., 2018
- Heise, C. D.; Moore, F. R., **Age-Related Differences in Foraging Efficiency, Molt, and Fat Deposition of Gray Catbirds Prior to Autumn Migration.** *Condor.*, 105, 496–504., 2003
- Hellgren, O.; Waldenström, J.; Pérez-Tris, J.; Szöllösi, E.; Hasselquist, D.; Krizanauskiene, A.; Ottosson, U.; Bensch, S., **Detecting shifts of transmission areas in avian blood parasites - A phylogenetic approach.** *Mol. Ecol.*, 16, 1281–1290., 2007
- Helm, B.; Van Doren, B. M.; Hoffmann, D.; Hoffmann, U., **Evolutionary response to climate change in migratory Pied Flycatchers.** *Curr. Biol.*, 29, 3714-3719.e4., 2019
- Herremans, M., **Body-moult and migration overlap in Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) trapped during nocturnal migration.** *Gerfaut.*, 80, 149–158., 1990
- Herrmann, S. M.; Anyamba, A.; Tucker, C. J., **Recent trends in vegetation dynamics in the African Sahel and their relationship to climate.** *Glob. Environ. Chang.*, 15, 394–404., 2005
- Hogan, F. E.; Cooke, R.; Burrige, C. P.; Norman, J. A., **Optimizing the use of shed feathers for genetic analysis.** *Mol. Ecol. Resour.*, 8, 561–567., 2008
- Holmgren, N.; Ellegren, H.; Pettersson, J., **Stopover length, body mass and fuel deposition rate in autumn migrating adult Dunlins *Calidris alpina*: evaluating the effects of moulting status and age.** *Ardea.*, 81, 9–20., 1993
- Hornok, S.; Csörgő, T.; de la Fuente, J.; Gyuranecz, M.; Privigyey, C.; Meli, M. L.; Kreizinger, Z.; Gönczi, E.; Fernández de Mera, I. G.; Hofmann-Lehmann, R., **Synanthropic birds associated with high prevalence of tick-borne *Rickettsia* and with the first detection of *Rickettsia aeschlimannii* in Hungary.** *Vector-Borne Zoonotic Dis.*, 13, 77–83., 2013
- Horváth, M. B.; Martínez-Cruz, B.; Negro, J. J.; Kalmár, L.; Godoy, J. A., **An overlooked DNA source for non-invasive genetic analysis in birds.** *J. Avian Biol.*, 36, 84–88., 2005
- Hothorn, T.; Bretz, F.; Westfall, P., **Simultaneous inference in general parametric models.** *Biometrical J.*, 50, 346–363., 2008
- Hromádka, M., **Robin (*Erithacus rubecula*).** In: Cepak, J., P. Klvařna, J. Škopek, L. Schröpfer, M. Jelínek, D. Horňák, J. Formánek & J. Zárýbnický (eds.), *Atlas Migr. ptáku° České a Slov. republiky [Chech Slovak Bird Migr. Atlas]*. Aventinum, Praha, pp. 368-371. (in Slovakian with English Summary)., 2008
- Hubálek, Z., **Spring migration of birds in relation to North Atlantic Oscillation.** *Folia Zool.*, 52, 287–298., 2003
- Hubálek, Z., **An annotated checklist of pathogenic microorganisms associated with migratory birds.** *J. Wildl. Dis.*, 40, 639–659., 2004
- Hubálek, Z., **Co-fluctuation among bird species in their migration timing.** *Folia Zool.*, 54, 159-164., 2005

- Huijben, S.; Schaftenaar, W.; Wijsman, A.; Paaijmans, K.; Takken, W., **Avian malaria in Europe: an emerging infectious disease**. *Emerg. pests vector-borne Dis. Eur.*, pp. 61–74., 2007
- Huin, N.; Sparks, T. H., **Spring arrival patterns of the Cuckoo *Cuculus canorus*, Nightingale *Luscinia megarhynchos* and Spotted Flycatcher *Musciapa striata* in Britain**. *Bird Study.*, 47, 22–31., 2000
- Humple, D.; Nur, N.; Geupel, G.; Lynes, M., **Female-biased sex ratio in a wintering population of Ruby-Crowned Kinglets**. *Wilson Bull.*, 113, 419–424., 2001
- Huntley, B.; Green, R. E.; Collingham, C. Y.; Willis, S. G., **A climatic atlas of European breeding birds**. Lynx, Barcelona., 2007
- Hüppop, O.; Hüppop, K., **North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds**. *Proceedings. Biol. Sci. R. Soc.*, 270, 233–240., 2003
- Hüppop, O.; Winkel, W., **Climate change and timing of spring migration in the long-distance migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe: The role of spatially different temperature changes along migration routes**. *J. Ornithol.*, 147, 344–353., 2006
- Hüppop, O.; Hüppop, K., **Bird migration on Helgoland: The yield from 100 years of research**. *J. Ornithol.*, 152, 25–40., 2011
- Ilgūnas, M.; Bukauskaitė, D.; Palinauskas, V.; Iezhova, T.; Fagner, K.; Platonova, E.; Weissenböck, H.; Valkiūnas, G., **Patterns of *Plasmodium homocircumflexum* virulence in experimentally infected passerine birds**. *Malar. J.*, 18, 174., 2019
- Jakubas, D.; Wojczulanis-Jakubas, K., **Sex-and age-related differences in the timing and body condition of migrating Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus***. *Naturwissenschaften.*, 97, 505–511., 2010
- Jarvi, S. I.; Atkinson, C. T.; Fleischer, R. C., **Immunogenetics and resistance to avian malaria in Hawaiian honeycreepers (Drepanidinae)**. *Stud. Avian Biol.*, 22, 254–263., 2001
- Jenni, L.; Kéry, M., **Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants**. *Proc. Biol. Sci.*, 270, 1467–1471., 2003
- Jensen, T.; Pernasetti, F. M.; Durrant, B., **Conditions for rapid sex determination in 47 avian species by PCR of genomic DNA from blood, shell-membrane blood vessels, and feathers**. *Zoo Biol.*, 22, 561–571., 2003
- Jensen, T.; Mace, M.; Durrant, B., **Sexing of mid incubation avian embryos as a management tool for zoological breeding programs**. *Zoo Biol.*, 31, 694–704., 2012
- Jonzen, N.; Linden, A.; Ergon, T.; Knudsen, E.; Vik, J. O.; Rubolini, D.; Piacentini, D.; Brinch, C.; Spina, F.; Karlsson, L.; Stervander, M.; Andersson, A.; Waldenstrom, J.; Lehikoinen, A.; Edvardsen, E.; Solvang, R.; Stenseth, N. C., **Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds**. *Science (80-)*, 312, 1959–1961., 2006
- Jovani, R.; Avilés, J. M.; Rodríguez-Sánchez, F., **Age-related sexual plumage dimorphism and badge framing in the European Robin *Erithacus rubecula***. *Ibis (Lond. 1859)*, 154, 147–154., 2012
- Kahn, N. W.; John, J. St.; Quinn, T. W., **Chromosome-Specific Intron Size Differences in**

- the Avian CHD Gene Provide an Efficient Method for Sex Identification in Birds.** *Auk*, 115, 1074–1078., 1998
- Kaiser, A., **A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbird.** *J. F. Ornithol.*, 64, 246–255., 1993
- Kelsey, M. G., **A comparison of the song and territorial behaviour of a long-distance migrant, the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris*, in summer and winter.** *Ibis (Lond. 1859)*, 131, 403–414., 1988
- Kennerley, P.; Pearson, D., **Reed and bush warblers** A&C Black. London., 2010
- Ketterson, E. D.; Nolan, V., **Intraspecific variation in avian migration: evolutionary and regulatory aspects.** *Migr. Mech. Adapt. significance.*, 27, 553–579., 1985
- Kiss, A.; Csörgő, T.; Harnos, A.; Kovács, S.; Nagy, K., **A sisegő füzike *Phylloscopus sibilatrix* vonulása és a klímaváltozás.** *Klíma Füzetek.*, 56, 91–99., 2008
- Knowles, S. C. L.; Wood, M. J.; Alves, R.; Wilkin, T. A.; Bensch, S.; Sheldon, B. C., **Molecular epidemiology of malaria prevalence and parasitaemia in a wild bird population.** *Mol. Ecol.*, 20, 1062–1076., 2011
- Kobytkov, D.; Kosarev, V.; Mukhin, A., **Fuel for the road: the pre-migratory fuel loading of adult Eurasian Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*).** *J. Ornithol.*, 155, 979–986., 2014
- Kokko, H., **Competition for early arrival in migratory birds.** *J. Anim. Ecol.*, 68, 940–950., 1999
- Kokko, H.; Gunnarsson, T. G.; Morrell, L. J.; Gill, J. a., **Why do female migratory birds arrive later than males?** *J. Anim. Ecol.*, 75, 1293–1303., 2006
- Kovács, S.; Csörgő, T.; Harnos, A.; Fehérvári, P.; Nagy, K., **Change in migration phenology and biometrics of two conspecific *Sylvia* species in Hungary.** *J. Ornithol.*, 152, 365–373., 2011
- Kovács, S.; Fehérvári, P.; Nagy, K.; Harnos, A.; Csörgő, T., **Changes in migration phenology and biometrical traits of Reed, Marsh and Sedge Warblers.** *Cent. Eur. J. Biol.*, 7, 115–125., 2012
- Lapointe, D. A.; Atkinson, C. T.; Samuel, M. D., **Ecology and conservation biology of avian malaria.** *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1249, 211–226., 2012
- Lee, J. C. I.; Tsai, L. C.; Hwa, P. Y.; Chan, C. L.; Huang, A.; Chin, S. C.; Wang, L. C.; Lin, J. T.; Linacre, A.; Hsieh, H. M., **A novel strategy for avian species and gender identification using the CHD gene.** *Mol. Cell. Probes.*, 24, 27–31., 2010
- Lehikoinen, A.; Santaharju, J.; Møller, A., **Sex-specific timing of autumn migration in birds: the role of sexual size dimorphism, migration distance and differences in breeding investment.** *Ornis Fenn.*, 94, 00., 2017
- Lehikoinen, E.; Sparks, T. H.; Zalakevicius, M., **Arrival and Departure Dates**, pp. 1–31., 2004
- Leisler, B., **Artmerkmale am Fuß adulter Teich- und Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) und ihre Funktion.** *J. Ornithol.*, 113, 366–373., 1972

- Leisler, B.; Catchpole, C. K., **The Evolution of Polygamy in European Reed Warblers of the Genus *Acrocephalus* - a Comparative Approach**. *Ethol. Ecol. Evol.*, 4, 225–243., 1992
- Leisler, B.; Wink, M., **Frequencies of multiple paternity in three *Acrocephalus* species (*Aves Sylviidae*) with different mating systems (*A. palustris*, *A. arundinaceus*, *A. paludicola*)**. *Ethol. Ecol. Evol.*, 12, 237–249., 2000
- Leisler, B.; Winkler, H.; Wink, M., **Evolution of breeding systems in acrocephaline warblers**. *Auk.*, 119, 379–390., 2002
- Leisler, B.; Schulze-Hagen, K., **Warblers on the move and in moult**. Reed Warblers - Divers. a Unif. bird Fam. KNNV Publishing, Zeist, the Netherlands, pp. 202–227., 2011
- Lepold, Z.; Gyurácz, J.; Lepold, Á.; Ruff, A., **Új vonulásvizsgálati módszer Tömördön és Sumonyban - Magyarországon először**. *Cinege.*, 7, 27–32., 2002
- Liechti, F., **Modelling optimal heading and airspeed of migrating birds in relation to energy expenditure and wind influence**. *J. Avian Biol.*, 26, 330., 1995
- Liker, A.; Székely, T., **Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds**. *Evolution (N. Y.)*, 59, 890–897., 2005
- Lindström, Å., **Fuel deposition rates in migrating birds: causes, constraints and consequences**. *Avian Migr.* Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 307–320., 2003
- Liu, H.; Li, J.; Yang, F.; Cai, Y., **Molecular sexing of endangered cranes based on CHD-W gene**. *J. Appl. Anim. Res.*, 39, 212–217., 2011
- Lockwood, R.; Swaddle, J. P.; Rayner, J. M. V., **Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration**. *J. Avian Biol.*, 29, 273–292., 1998
- Lüdecke, D., **sjPlot: Data visualization for statistics in social science. R package.**, 2017
- Lundberg, A.; Alatalo, R. V., **The pied flycatcher**. A&C Black., 2010
- Madsen, V., **Sex-determination of Continental European Robins *Erithacus r. rubecula***. *Bird Study.*, 44, 239–244., 1997
- Marra, P. P., **Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes**. *Science (80-.)*, 282, 1884–1886., 1998
- Marra, P. P., **The role of behavioral dominance in structuring patterns of habitat occupancy in a migrant bird during the nonbreeding season**. *Behav. Ecol.*, 11, 299–308., 2000
- Marzal, A.; Ricklefs, R. E.; Valkiūnas, G.; Albayrak, T.; Arriero, E.; Bonneaud, C.; Cziráj, G. A.; Ewen, J.; Hellgren, O.; Hořáková, D.; Iezhova, T. A.; Jensen, H.; Križanauskienė, A.; Lima, M. R.; de Lope, F.; Magnussen, E.; Martin, L. B.; Møller, A. P.; Palinauskas, V. et al., **Diversity, loss, and gain of malaria parasites in a globally invasive bird**. (Fleischer, R. C., Ed.) *PLoS One.*, 6, e21905., 2011

- McCollin, D.; Hodgson, J.; Crockett, R., **Do British birds conform to Bergmann's and Allen's rules? An analysis of body size variation with latitude for four species.** *Bird Study.*, 62, 404–410., 2015
- McCurdy, D. G.; Shutler, D.; Mullie, A.; Forbes, M. R., **Sex-biased parasitism of avian hosts: Relations to blood parasite taxon and mating system.** *Oikos.*, 82, 303–312., 1998
- McLaren, J. D.; Shamoun-Baranes, J.; Bouten, W., **Wind selectivity and partial compensation for wind drift among nocturnally migrating passerines.** *Behav. Ecol.*, 23, 1089–1101., 2012
- Menzel, A.; Sparks, T.; Estrella, N.; Koch, E.; Aasa, A.; Ahas, R.; Alm-Kübler, K.; Peter, B.; Braslavská, O.; BRIEDE, A.; Chmielewski, F.; Crepinsek, Z.; CURNEL, Y.; Dahl, Å.; Defila, C.; Donnelly, A.; Filella, Y.; Jatcak, K.; MÅge, F. et al., **European phenological response to climate change matches the warming pattern.** *Glob. Chang. Biol.*, 12, 1969–1976., 2006
- Merilä, J.; Björklund, M.; Bennett, G. F., **Geographic and individual variation in haematozoan infections in the greenfinch (*Carduelis chloris*).** *Can. J. Zool.*, 73, 1798–1804., 1995
- Merino, S.; Moreno, J.; Vásquez, R. A.; Martínez, J.; Sánchez-Monsálvez, I.; Estades, C. F.; Ippi, S.; Sabat, P.; Rozzi, R.; McGehee, S., **Haematozoa in forest birds from southern Chile: Latitudinal gradients in prevalence and parasite lineage richness.** *Austral Ecol.*, 33, 329–340., 2008
- Mezquida, E. T.; Villarán, A.; Pascual-Parra, J., **Timing of autumn bird migration in central Spain in light of recent climate change.** *Ardeola.*, 54, 251–259., 2007
- Miholcsa, T.; Tóth, A.; Csörgő, T., **Change of timing of autumn migration in *Acrocephalus* and *Locustella* genus.** *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae.*, 55, 175–185., 2009
- Miholcsa, T.; Harnos, A.; Csörgő, T., **Using remote-sensing to identify wintering and moulting areas of a long-distance migrant: Marsh Warbler (*Acrocephalus palustris*).** *Appl. Ecol. Environ. Res.*, 14, 265–275., 2016
- Mills, A., **Protogyny in autumn migration: do males 'play chicken'?** *Auk.*, 122, 71–81., 2005a
- Mills, A. M., **Protogyny in autumn migration: do male birds 'play chicken'?** *Auk.*, 122, 71., 2005b
- Mills, L. S.; Citta, J. J.; Lair, K. P.; Schwartz, M. K.; Tallmon, D. A., **Estimating animal abundance using noninvasive DNA sampling: promise and pitfalls.** *Ecol. Appl.*, 10, 283–294., 2000
- Møller, A. P., **Protandry, sexual selection and climate change.** *Glob. Chang. Biol.*, 10, 2028–2035., 2004
- Møller, A. P.; De Lope, F.; Saino, N., **Parasitism, immunity, and arrival date in a migratory bird, the Barn Swallow.** *Ecology.*, 85, 206–219., 2004
- Møller, A. P.; Balbontín, J.; Cuervo, J. J.; Hermosell, I. G.; De Lope, F., **Individual differences in protandry, sexual selection, and fitness.** *Behav. Ecol.*, 20, 433–440., 2009

- Morbey, Y. E.; Ydenberg, R. C., **Protandrous arrival timing to breeding areas: a review.** *Ecol. Lett.*, 4, 663–673., 2001
- Morganti, M.; Mellone, U.; Bogliani, G.; Saino, N.; Ferri, A.; Spina, F.; Rubolini, D., **Flexible tuning of departure decisions in response to weather in Black Redstarts *Phoenicurus ochruros* migrating across the Mediterranean Sea.** *J. Avian Biol.*, 42, 323–334., 2011
- Morinha, F.; Carvalho, M.; Ferro, A.; Guedes-Pinto, H.; Rodrigues, R.; Bastos, E., **Molecular sexing and analysis of CHD1-Z and CHD1-W sequence variations in wild common quail (*Coturnix c. coturnix*) and domesticated Japanese quail (*Coturnix c. japonica*).** *J. Genet.*, 2011
- Myers, J. P., **A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds.** *Can. J. Zool.*, 59, 1527–1534., 1981
- Neto, J. M.; Pérez-Rodríguez, A.; Haase, M.; Flade, M.; Bensch, S., **Prevalence and diversity of Plasmodium and Haemoproteus parasites in the globally-threatened Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*.** *Parasitology.*, 142, 1183–1189., 2015
- Newton, I., **Weather-related mass-mortality events in migrants.** *Ibis (Lond. 1859).*, 149, 453–467., 2007
- Newton, I., **The migration ecology of Birds** Elsevier. London., 2008
- Newton, I., **Migration within the annual cycle: species, sex and age differences.** *J. Ornithol.*, 152, 169–186., 2011
- Nolan, V.; Ketterson, E. D., **Timing of autumn migration and its relation to winter distribution in Dark-Eyed Juncos.** *Ecology.*, 71, 1267–1278., 1990
- Nunn, C. L.; Altizer, S. M.; Sechrest, W.; Cunningham, A. A., **Latitudinal gradients of parasite species richness in primates.** *Divers. Distrib.*, 11, 249–256., 2005
- Ormerod, S. J., **Time of passage, habitat use and mass change of Acrocephalus warblers in a South Wales reedswamp.** *Ringing Migr.*, 11, 1–11., 1990
- Otterbeck, A.; Dale, S.; Lindén, A.; Marthinsen, G., **A male Reed Warbler and Marsh Warbler hybrid *Acrocephalus scirpaceus* × *A. palustris* in Norway documented with molecular methods.** *Ornis Nor.*, 36, 6–13., 2013
- Ouwehand, J.; Both, C., **African departure rather than migration speed determines variation in spring arrival in pied flycatchers.** (Chapman, J., Ed.) *J. Anim. Ecol.*, 86, 88–97., 2017
- Pagenkopp, K. M.; Klicka, J.; Durrant, K. L.; Garvin, J. C.; Fleischer, R. C., **Geographic variation in malarial parasite lineages in the common yellowthroat (*Geothlypis trichas*).** *Conserv. Genet.*, 9, 1577–1588., 2008
- Palinauskas, V.; Valkiūnas, G.; Bolshakov, C. V.; Bensch, S., ***Plasmodium relictum* (lineage P-SGS1): Effects on experimentally infected passerine birds.** *Exp. Parasitol.*, 120, 372–380., 2008
- Pancerasa, M.; Sangiorgio, M.; Ambrosini, R.; Saino, N.; Winkler, D. W.; Casagrandi, R., **Reconstruction of long-distance bird migration routes using advanced machine learning techniques on geolocator data.** *J. R. Soc. Interface.*, 16, 20190031., 2019

Parmesan, C.; Burrows, M. T.; Duarte, C. M.; Poloczanska, E. S.; Richardson, A. J.; Schoeman, D. S.; Singer, M. C., **Beyond climate change attribution in conservation and ecological research**. *Ecol. Lett.*, 16, 58–71., 2013

Pásztor-Kovács, S., **Énekesmadarak vonulásának vizsgálata hosszútávú gyűrűzési adatsorok alapján**. Szent István Egyetem., 2013

Pearson, D. J.; Lack, P. C.; Ipi, S., **Migration patterns and habitat use by passerine and near-passerine migrant birds in eastern Africa**. *Ibis (Lond. 1859)*, 134, 89–98., 1992

Peev, S.; Zehtindjiev, P.; Ilieva, M.; Träff, J.; Briedis, M.; Adamík, P., **Haemosporidian blood parasite diversity and prevalence in the semi-collared flycatcher (*Ficedula semitorquata*) from the eastern Balkans**. *Parasitol. Int.*, 65, 613–617., 2016

Pérez-Tris, J.; Carbonell, R.; Tellería, J. L., **Abundance distribution, morphological variation and juvenile condition of robins, *Erithacus rubecula* (L.), in their Mediterranean range boundary**. *J. Biogeogr.*, 27, 879–888., 2000

Pérez-Tris, J.; Tellería, J. L., **Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary Blackcaps *Sylvia atricapilla***. *J. Avian Biol.*, 32, 207–213., 2001

Pérez-Tris, J.; Bensch, S., **Dispersal increases local transmission of avian malarial parasites**. *Ecol. Lett.*, 8, 838–845., 2005

Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D.; Heisterkamp, S.; Van Willigen, B.; Maintainer, R., **Package ‘nlme’. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models**., 2017

Procházka, P.; Reif, J., **Movements and settling patterns of Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in the Czech Republic and Slovakia - an analysis of ringing recoveries**. *Ring.*, 24, 3–13., 2002

R Development Core Team, R., **A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria., 2017

Rainio, K.; Tøttrup, A. P.; Lehikoinen, E.; Coppack, T., **Effects of climate change on the degree of protandry in migratory songbirds**. *Clim. Res.*, 35, 107–114., 2007

Redfern, C.; Alker, P., **Eurasian Reed Warbler**. *Migr. Atlas.*, 2002

Reiczigel, J.; Rózsa, L., **Quantitative Parasitology 3.0.**, 2005

Remisiewicz, M.; Nowakowski, J. K.; Busse, P., **Migration pattern of Robin [*Erithacus rubecula*] on the basis of Polish ringing recoveries**. *Ring.*, 19, 3–40., 1997

Reynolds, J. D.; Colwell, M. a.; Cooke, F., **Sexual selection and spring arrival times of red-necked and Wilson’s phalaropes**. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18, 303–310., 1986

Rguibi-Idrissi, H.; Julliard, R.; Bairlein, F., **Variation in the stopover duration of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* in Morocco: effects of season, age and site**. *Ibis (Lond. 1859)*, 145, 650–656., 2003

Ricklefs, R. E.; Fallon, S. M., **Diversification and host switching in avian malaria parasites**. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.*, 269, 885–892., 2002

Rintamäki, P. T.; Halonen, M.; Kilpimaa, J.; Lundberg, A., **Blood parasites found in three passerine species during spring migration**. *Ornis Fenn.*, 74, 195–200., 1997

- Ripley, B. D.; Venables, W. N.; Bates, D. M.; Hornik, K.; Gebhardt, A.; Firth, D.; Ripley, M. B., **Package 'MASS'**. CRAN Repos., 2013
- Rivera, J.; Barba, E.; Mestre, A.; Rueda, J.; Sasa, M.; Vera, P.; Monrós, J. S., **Effects of migratory status and habitat on the prevalence and intensity of infection by haemoparasites in passerines in eastern Spain**. *Anim. Biodivers. Conserv.*, 36, 113–122., 2013
- Robson, D.; Barriocanal, C., **Ecological conditions in wintering and passage areas as determinants of timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds**. *J. Anim. Ecol.*, 80, 320–331., 2011
- Rosińska, K., **Biometrics and Morphology Variation within Sex-Age Groups of Robins (*Erithacus rubecula*) Migrating through the Polish Baltic Coast**. *Ring.*, 29, 91–106., 2007
- Rosińska, K.; Adamska, K., **Biometrics Variation and Directional Preferences of Immature Robins (*Erithacus rubecula*) Caught in Northern Italy during Autumn Migration in 2005**. *Ring.*, 29, 107–120., 2007
- Rubolini, D.; Spina, F.; Saino, N., **Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds**. *Behav. Ecol.*, 15, 592–601., 2004
- Rubolini, D.; Ambrosini, R.; Caffi, M.; Bricchetti, P.; Armiraglio, S.; Saino, N., **Long-term trends in first arrival and first egg laying dates of some migrant and resident bird species in northern Italy**. *Int. J. Biometeorol.*, 51, 553–563., 2007
- Saino, N.; Szép, T.; Romano, M.; Rubolini, D.; Spina, F.; Moller, A. P., **Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird**. *Ecol. Lett.*, 7, 21–25., 2004
- Saino, N.; Rubolini, D.; Serra, L.; Caprioli, M.; Morganti, M.; Ambrosini, R.; Spina, F., **Sex-related variation in migration phenology in relation to sexual dimorphism: A test of competing hypotheses for the evolution of protandry**. *J. Evol. Biol.*, 23, 2054–2065., 2010a
- Saino, N.; Rubolini, D.; von Hardenberg, J.; Ambrosini, R.; Provenzale, A.; Romano, M.; Spina, F., **Spring migration decisions in relation to weather are predicted by wing morphology among trans-Mediterranean migratory birds**. *Funct. Ecol.*, 24, 658–669., 2010b
- Salewski, V.; Bairlein, F.; Leisler, B., **Different wintering strategies of two Palearctic migrants in West Africa - a consequence of foraging strategies?** *Ibis (Lond. 1859)*, 144, 85–93., 2002
- Salewski, V.; Altwegg, R.; Erni, B.; Falk, K. H.; Bairlein, F.; Leisler, B., **Moult of three Palearctic migrants in their West African winter quarters**. *J. Ornithol.*, 145, 109–116., 2004
- Salewski, V.; Jones, P., **Palearctic passerines in Afrotropical environments: A review**. *J. Ornithol.*, 147, 192–201., 2006
- Samplonius, J. M.; Both, C., **Climate change may affect fatal competition between two bird species**. *Curr. Biol.*, 29, 327–331.e2., 2019

- Santiago-Alarcon, D.; Bloch, R.; Rolshausen, G.; Schaefer, H. M.; Segelbacher, G., **Prevalence, diversity, and interaction patterns of avian haemosporidians in a four-year study of blackcaps in a migratory divide.** *Parasitology.*, 138, 824–835., 2011
- Sanz, J. J.; Potti, J.; Moreno, J.; Merino, S.; Frías, O., **Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region.** *Glob. Chang. Biol.*, 9, 461–472., 2003
- Schaub, M.; Jenni, L., **Body mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route.** *J. fur Ornithol.*, 141, 441–460., 2000a
- Schaub, M.; Jenni, L., **Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route.** *Oecologia.*, 122, 306–317., 2000b
- Schaub, M.; Jenni, L., **Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route.** *Oecologia.*, 128, 217–227., 2001
- Schaub, M.; Liechti, F.; Jenni, L., **Departure of migrating European robins, *Erithacus rubecula*, from a stopover site in relation to wind and rain.** *Anim. Behav.*, 67, 229–237., 2004
- Schlenker, R., **Southeast migration of the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) population from Lake Neusiedl (Austria) according to ringing recoveries.** *Die Vogelwarte.*, 34, 337–343., 1988
- Schmid, M.; Enderle, E.; Schindler, D.; Schempp, W., **Chromosome banding and DNA replication patterns in bird karyotypes.** *Cytogenet. Genome Res.*, 52, 139–146., 1989
- Schrader, M. S.; Walters, E. L.; James, F. C.; Greiner, E. C., **Seasonal prevalence of a Haematozoan parasite of Red-Bellied Woodpeckers (*Melanerpes carolinus*) and its association with host condition and overwinter Survival.** *Auk.*, 120, 130., 2003
- Schwabl, H., **Winter and Breeding Territorial Behaviour and Levels of Reproductive Hormones of Migratory European Robins.** *Ornis Scand.*, 23, 271–276., 1992
- Ściborska, M.; Busse, P., **Intra-seasonal changes in directional preferences of Robins (*Erithacus rubecula*) caught on autumn migration at Bukowo-Kopań ringing Station (N Poland) in 1996.** *Ring.*, 26, 41–58., 2004
- Shurulinkov, P.; Chakarov, N.; Daskalova, G., **Blood parasites, body condition, and wing length in two subspecies of yellow wagtail (*Motacilla flava*) during migration.** *Parasitol. Res.*, 110, 2043–2051., 2012
- Smith, R. J.; Moore, F. R., **Arrival fat and reproductive performance in a long-distance passerine migrant.** *Oecologia.*, 134, 325–331., 2003
- Sokolov, L. V., **Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic.** *Avian Ecol. Behav.*, 5, 79–104., 2000
- Sokolov, L. V., **Effect of global warming on the timing of migration and breeding of passerine birds in the 20th century.** *Entomol. Rev.*, 86, S59–S81., 2006
- Sorensen, M. C.; Asghar, M.; Bensch, S.; Fairhurst, G. D.; Jenni-Eiermann, S.; Spottiswoode, C. N., **A rare study from the wintering grounds provides insight into the costs of malaria infection for migratory birds.** *J. Avian Biol.*, 47, 575–582., 2016

- Spina, F.; Volponi, S., **Atlante della Migrazione degli Uccelli in Italia. 2. Passeriformi (Italian Bird Migration Atlas. Vol. 2.)**. Ministerodell’Ambiente e della Tutela del Territorio e del Mare, Roma., 2008
- Stattersfield, J. A.; Bennun, A. L.; Jenkins, M., **State of the world’s birds indicators for our changing world**. BirdLife International, Cambridge., 2008
- Sterne, T. E., **Some remarks on confidence or fiducial limits**. *Biometrika.*, 41, 275–278., 1954
- Stervander, M.; Lindström, Å.; Jonzén, N.; Andersson, A., **Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes**. *J. Avian Biol.*, 36, 210–221., 2005
- Stewart, R. L. M.; Francis, C. M.; Massey, C., **Age-related differential timing of spring migration within sexes in Passerines**. *Wilson Bull.*, 114, 264–271., 2002
- Stutchbury, B. J. M.; Gow, E. A.; Done, T.; MacPherson, M.; Fox, J. W.; Afanasyev, V., **Effects of post-breeding moult and energetic condition on timing of songbird migration into the tropics**. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 278, 131–137., 2011
- Suh, A.; Kriegs, J. O.; Brosius, J.; Schmitz, J., **Retroposon insertions and the chronology of avian sex chromosome evolution**. *Mol. Biol. Evol.*, 28, 2993–2997., 2011
- Svensson, L., **Identification Guide to European Passerines.**, 1992a
- Svensson, L., ***Acrocephalus palustris***. *Identif. Guid. to Eur. Passerines*. British Trust for Ornithology, pp. 178–180., 1992b
- Svoboda, A.; Marthinsen, G.; Pavel, V.; Chutný, B.; Turčoková, L.; Lifjeld, J. T.; Johnsen, A., **Blood parasite prevalence in the Bluethroat is associated with subspecies and breeding habitat**. *J. Ornithol.*, 156, 371–380., 2015
- Szép, T., **Madarak monitorozása: Ökológiai és evolúciós folyamatok feltárásának lehetőségei**. Nyíregyházi Főiskola., 2007
- Szöllősi, E.; Cichoń, M.; Eens, M.; Hasselquist, D.; Kempenaers, B.; Merino, S.; Nilsson, J. Å.; Rosivall, B.; Rytönen, S.; Török, J.; Wood, M. J.; Garamszegi, L. Z., **Determinants of distribution and prevalence of avian malaria in blue tit populations across Europe: Separating host and parasite effects**. *J. Evol. Biol.*, 24, 2014–2024., 2011
- Szöllősi, E.; Garamszegi, L. Z.; Hegyi, G.; Laczi, M.; Rosivall, B.; Török, J., **Haemoproteus infection status of collared flycatcher males changes within a breeding season**. *Parasitol. Res.*, 115, 4663–4672., 2016
- Terrill, S. B.; Berthold, P., **Ecophysiological aspects of rapid population growth in a novel migratory blackcap (*Sylvia atricapilla*) population: an experimental approach**. *Oecologia.*, 85, 266–270., 1990
- Tobias, J., **Asymmetric territorial contests in the European robin: the role of settlement costs**. *Anim. Behav.*, 54, 9–21., 1997
- Tobias, J.; Seddon, N., **Territoriality as a paternity guard in the European robin, *Erithacus rubecula***. *Anim. Behav.*, 60, 165–173., 2000

- Tonra, C. M.; Marra, P. P.; Holberton, R. L., **Early elevation of testosterone advances migratory preparation in a songbird**. *J. Exp. Biol.*, 214, 2761–2767., 2011
- Török, J., **Kormos légykapó**. In: Csörgő, T., Karcza, Zs., Halmos, G., Magyar, G., Gyurácz, J., Szép, T., Bankovics, A., Schmidt, A. & Schmidt, E. (ed.), *Magy. Madárvonulási Atlasz*. Kossuth Kiadó Zrt., Budapest, pp. 537–538., 2009
- Tøttrup, A. P.; Thorup, K.; Rahbek, C., **Patterns of change in timing of spring migration in North European songbird populations**. *J. Avian Biol.*, 37, 84–92., 2006a
- Tøttrup, A. P.; Thorup, K.; Rahbek, C., **Changes in timing of autumn migration in North European songbird populations**. *Ardea.*, 94, 527–536., 2006b
- Tøttrup, A. P.; Klaassen, R. H. G.; Strandberg, R.; Thorup, K.; Kristensen, M. W.; Jørgensen, P. S.; Fox, J.; Afanasyev, V.; Rahbek, C.; Alerstam, T., **The annual cycle of a trans-equatorial Eurasian-African passerine migrant: different spatio-temporal strategies for autumn and spring migration**. *Proc. Biol. Sci.*, 279, 1008–1016., 2012
- Trocińska, A.; Leivits, A.; Nitecki, C.; Shydlovsky, I., **Field studies of directional preferences of the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and the Sedge Warbler (*A. schoenobaenus*) on autumn migration along the eastern and southern coast of the Baltic Sea and in western part of Ukraine**. *Ring.*, 23, 109–117., 2001
- Tsuda, Y.; Nishida-Umehara, C.; Ishijima, J.; Yamada, K.; Matsuda, Y., **Comparison of the Z and W sex chromosomal architectures in elegant crested tinamou (*Eudromia elegans*) and ostrich (*Struthio camelus*) and the process of sex chromosome differentiation in palaeognathous birds**. *Chromosoma.*, 116, 159–173., 2007
- Tsvey, A.; Bulyuk, V. N.; Kosarev, V., **Influence of body condition and weather on departures of first-year European robins, *Erithacus rubecula*, from an autumn migratory stopover site**. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 61, 1665–1674., 2007
- Vadász, C.; Német, Á.; Karcza, Z.; Loránt, M.; Bíró, C.; Csörgő, T., **Study on breeding site fidelity of *Acrocephalus* Warblers in Central Hungary**. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungaricae.*, 54, 167–175., 2008
- Valkama, J.; Saurola, P.; Lehikoinen, A.; Lehikoinen, E.; Piha, M.; Sola, P.; Velmala, W., **Suomen Rengastusatlas. Osa II. (The Finnish Bird Ringing Atlas. Vol. II.)**. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment, Helsinki., 2014a
- Valkama, J.; Saurola, P.; Lehikoinen, A.; Lehikoinen, E.; Piha, M.; Sola, P.; Velmala, W., **Robin (*Erithacus rubecula*)**. *Suom. Rengastusatlas. Osa II.* [The Finnish Bird Ringing Atlas Vol. II.]. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment, Helsinki, pp. 396–403. (in Finnish with English Summary)., 2014b
- Valkiūnas, G., **Avian malaria parasites and other Haemosporidia**. CRC Press, London, New York, Washington., 2005
- Valkiūnas, G.; Zickus, T.; Shapoval, A. P.; Lezhova, T. A., **Effect of *Haemoproteus belopolskyi* (Haemosporida: Haemoproteidae) on body mass of the blackcap *Sylvia atricapilla***. *J. Parasitol.*, 92, 1123–1125., 2006
- van Rooyen, J.; Lalubin, F.; Glaiot, O.; Christe, P., **Altitudinal variation in haemosporidian parasite distribution in great tit populations**. *Parasites and Vectors.*, 6, 1–10., 2013

- Vanderkist, B. A.; Xue, X. H.; Griffiths, R.; Martin, K.; Beauchamp, W.; Williams, T. D., **Evidence of male-bias in capture samples of Marbled Murrelets from genetic studies in British Columbia.** *Condor.*, 101, 398–402., 1999
- Végyvári, Z.; Bókonyi, V.; Barta, Z.; Kovács, G., **Life history predicts advancement of avian spring migration in response to climate change.** *Glob. Chang. Biol.*, 16, 1–11., 2010
- Venables, W. N.; Ripley, B. D., **Generalized linear models.** *Mod. Appl. Stat. with S., Statistics and Computing.* Springer New York, New York, NY., 2002
- Vili, N.; Horváth, M. B.; Kovács, S.; Jozef, C.; Hornung, E.; Kalmár, L., **Alternative sampling methods in avian genetic studies: sexing, microsatellites based individual identification and mtDNA analyses of eastern imperial eagles (*Aquila heliaca*).** *Magyar Állatorvosok Lapja*, 131, 426–435., 2009
- Vili, N.; Nemesházi, E.; Kovács, S.; Horváth, M.; Kalmár, L.; Szabó, K., **Factors affecting DNA quality in feathers used for non-invasive sampling.** *J. Ornithol.*, 154, 587–595., 2013
- Villarán, A.; Pascual-Parra, J., **Biometrics, sex ratio and migration periods of Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* wintering in the Tajo Basin, Spain.** *Ring. Migr.*, 21, 222–226., 2003
- Visser, M. E.; Perdeck, A. C.; van Balen, J. H.; Both, C., **Climate change leads to decreasing bird migration distances.** *Glob. Chang. Biol.*, 15, 1859–1865., 2009
- Visser, M. E.; Gienapp, P.; Husby, A.; Morrissey, M.; de la Hera, I.; Pulido, F.; Both, C., **Effects of spring temperatures on the strength of selection on timing of reproduction in a long-distance migratory bird.** (Mace, G. M., Ed.) *PLOS Biol.*, 13, e1002120., 2015
- Voelker, G., **Morphological correlates of migratory distance and flight display in the avian genus *Anthus*.** *Biol. J. Linn. Soc.*, 73, 425–435., 2001
- Vucicevic, M.; Stevanov-Pavlovic, M.; Stevanovic, J.; Bosnjak, J.; Gajic, B.; Aleksic, N.; Stanimirovic, Z., **Sex Determination in 58 Bird Species and Evaluation of CHD Gene as a Universal Molecular Marker in Bird Sexing.** *Zoo Biol.*, 32, 269–276., 2013
- Waldenström, J.; Bensch, S.; Hasselquist, D.; Ostman, O., **A new nested polymerase chain reaction method very efficient in detecting *Plasmodium* and *Haemoproteus* infections from avian blood.** *J. Parasitol.*, 90, 191–194., 2004
- Weigmann, H. D., **Reduction of disulfide bonds in keratin with 1,4-dithiothreitol I. Kinetic investigation.** *J. Polym. Sci., Part A.-1*, 2237–2253., 1968
- Wierucka, K.; Halupka, L.; Klimczuk, E.; Sztwiertnia, H., **Survival during the breeding season: nest stage, parental sex, and season advancement affect Reed Warbler survival.** *PLoS One.*, 11, 1–12., 2016
- Wojczulanis-Jakubas, K.; Jakubas, D.; Czujkowska, A.; Kulaszewicz, I.; Kruszewicz, A. G., **Blood Parasite Infestation and the Leukocyte Profiles in Adult and Immature Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) During Autumn Migration.** *Ann. Zool. Fennici.*, 49, 341–349., 2012
- Wood, M. J.; Cosgrove, C. L.; Wilkin, T. A.; Knowles, S. C. L.; Day, K. P.; Sheldon, B. C., **Within-population variation in prevalence and lineage distribution of avian malaria in blue tits, *Cyanistes caeruleus*.** *Mol. Ecol.*, 16, 3263–3273., 2007

Yohannes, E.; Biebach, H.; Nikolaus, G.; Pearson, D. J., **Passerine migration strategies and body mass variation along geographic sectors across East Africa, the Middle East and the Arabian Peninsula**. J. Ornithol., 150, 369–381., 2009

Yong, W.; Finch, D. M.; Moore, F. R.; Kelly, J. F., **Stopover ecology and habitat use of migratory Wilson's Warblers**. Auk., 115, 829–842., 1998

Zehtindjiev, P.; Ilieva, M.; Ozarowska, A.; Busse, P., **Directional behaviour of Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobanus*) studied in two types of orientation cages during autumn migration - A case study**. Ring., 25, 53–63., 2003

Zehtindjiev, P.; Ilieva, M.; Westerdahl, H.; Hansson, B.; Valkiunas, G.; Bensch, S., **Dynamics of parasitemia of malaria parasites in a naturally and experimentally infected migratory songbird, the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus***. Exp. Parasitol., 119, 99–110., 2008

Köszönetnyilvánítás

„Soha ne szégyelljük kimondani: nem tudom. Kevés mondat van a nyelvünkben, amely ennél gyümölcsözőbb volna. Ha beismerjük tudatlanságunkat, rájövünk, hogy a világ tele van emberekkel, akik abban lelik legnagyobb gyönyörűségüket, hogy taníthatnak minket.” /Gerald Durrell/

Hálásan szeretném megköszönni mindazok munkáját, fáradozását és segítségét, akik lehetővé tették ennek a dolgozatnak létrejöttét. Köszönöm témavezetőmnek Dr. Harnos Andreának és a kezdetektől társtémavezetőmnek, Dr. Csörgő Tibornak minden szakmai és szakmán túli segítségét. Külön köszönöm Dr. Pásztor-Kovács Szilviának, hogy 2010-ben, egy májusi napon levitt Ócsára és megpecsételte a témaválasztásomat. Köszönöm Dr. Kövér Szilvia és Dr. Kovács Dávid opponenseknek, hogy a műhelyvita előtt egy igen részletes és alapos bírálatnak vették alá a dolgozatomat, a javaslataik és meglátásaik alapján sokat tudtam javítani az érveléseken és tisztázni a csavaros mondataimon.

Ezúton is szeretném megköszönni az Ócsai Madárvárta Egyesület minden tagjának, a gyűrzőknek és az önkénteseknek, hogy annyi mindent tanulhattam tőlük és mellettem voltak a végeleáthatatlan adatgyűjtés nehézségeiben. Külön köszönöm a vérparazitás kutatás során Csipak Ármin és Barna Krisztián segítségét. Le nem írható módon köszönöm Piross Imre Sándornak, hogy a legjobb szoba- és kutatótársam volt, hogy többek között megtanított a ggplot függvényvel ábrákat szépen lekódolni és az övé volt a legjobb kávé az egyetemen. Köszönöm a Biomatematikai és Számítástechnikai, és az Ökológia Tanszék minden dolgozójának a segítségét és a támogatást. A molekuláris munka során mindenben számíthattam az Ökológia Tanszék Konzerváció-genetikai kutatócsoportjára, különösen Dr. Vili Nórára, Dr. Szabó Krisztiánra, Dr. Nemesházi Edinára, Magonyi Nórára, Jakab Szilviára és a mindig lelkes szakdolgozókra. Köszönöm, hogy annyi türelemmel tanígtattak és hogy jó hangulatú légkört varázsoltak a PCR gép mellett töltött hosszú délutánokra is. Köszönöm Dr. Pásztor-Kovács Szilviának ismét, hogy elhozott ide is engem és a szakdolgozati témámat. Köszönet illeti az MTA-PE Evolúciós Ökológia Kutatócsoportot is, amiért türelemmel és mély együttérzéssel asszisztáltak a dolgozat elkészüléséhez és a védéshez.

Nagyon sokat köszönhetek Dr. Szöllősi Eszternek, aki segített abban, hogy eligazodjak egy számomra új kutatási területen és megtanuljam egy cikk formájában szépen összerendezni az eredményeimet. Külön köszönöm azt is, hogy megmutatta, hogyan kell szépen és választékosan válaszolni angolul a bírálók kérdéseire. Továbbá szeretném megköszönni mindazoknak, akik a kutatómunkám során segítettek az előrejutásomat, Dr. Rózsa Lajosnak a vérparaziták hatásainak kutatási ötletéért, Dr. Reiczigel Jenőnek és Dr. Lang Zsoltnak a statisztikai elemzésekben, Dr. Juhász Alekszandrának, Dr. Erdélyi Károlynak és Dr. Majoros

Gábornak a vérparazitákkal kapcsolatos kutatástervezésben, Takács Nórának és Dr. Szekeres Sándornak pedig a DNS koncentrációmérésben nyújtott segítségét. Köszönöm azoknak a kutatócsoportoknak, a Nyíregyházi Állatkertnek, a madártenyésztőknek, Uhner Antalnak, dr. Koleszár Balázsnak és mindenkinek, akik az ivarhatározós cikkemhez mintákat küldtek.

Végül, de nem utolsó sorban szeretném megköszönni a családomnak, hogy a kezdetektől támogatták azt a furcsa elképzelésem, hogy biológus szeretnék lenni és mindvégig kitartottak mellettem. Köszönöm férjemnek, hogy mindenben mellettem állt és mindig hazavárt Ócsáról. A legnagyobb köszönöttel a leglelkesebb társszerzőmnek, a kisfiamnak tartozom, aki végigkísérte a dolgozat megszületését és a nehézségek közepette is mindig a legnagyobb motivációt jelentette.

Kutatásaim finanszírozását az alábbi pályázatok tették lehetővé:

OTKA 108571

NKB (2012, 2014, 2015, 2016)

NTP-NFTÖ-16-0493

Non est volentis, neque currentis, sed miserentis Dei.

Mellékletek

M1. táblázat: A négy használt primerpár W-és Z-kromoszómákon lévő változatainak közelítő fragmenthossza bázispárban megadva ("x": primerek nem adtak terméket). Az „N” a mintaelemszámot jelöli.

Rend/Család/Faj Order/Family/Species	N	P2/P8		2550F/2718R		CHD1-i16		CHD1-i9	
		W	Z	W	Z	W	Z	W	Z
Anseriformes									
Anatidae									
<i>Anser anser</i>	20	<330	<330	500	x	410	510	600	1300
Galliformes									
Phasianidae									
<i>Gallus gallus</i>	3	380	360	450	600	400	550	800	>1000
Accipitriformes									
Accipitridae									
<i>Aquila heliaca</i>	20		390	450	700	430	650	600	>1000
<i>Buteo buteo</i>	3		390	450	650	400	650	500	>1000
<i>Haliaeetus albicilla</i>	20		400	450	750	400	700	600	>1000
Gruiformes									
Rallidae									
<i>Crex crex</i>	4	400	390	300	550	>1000	550	650	x
<i>Rallus aquaticus</i>	3	410	400	x	650	>1000	550	700	x
Charadriiformes									
Scolopacidae									
<i>Calidris pugnax</i>	2		400	400	600	350	600	600	1000
<i>Tringa glareola</i>	2		400	400	600	350	600	600	1000
Columbiformes									
Columbidae									
<i>Columba livia</i>	10	390	380	450	680	400	650	600	x
<i>Streptopelia decaocto</i>	4	390	380	450	650	400	650	650	x
Cuculiformes									
Cuculidae									
<i>Cuculus canorus</i>	5		380	700	>1000	600	>1000	500	1000
Strigiformes									
Strigidae									
<i>Asio otus</i>	3	380	370	1100	650	1100	600	550	>1000
<i>Otus scops</i>	8	360	350	1100	650	1100	600	500	1000
<i>Strix spp.</i>	4		350	1100	650	1100	600	600	>1000
Coraciiformes									
Coraciidae									
<i>Coracias garrulus</i>	20	350	300	400	600	400	550	600	>1000
Alcedinidae									
<i>Alcedo atthis</i>	2	400	380	450	600	400	520	600	>1000
<i>Dacelo novaeguineae</i>	2	390	340	400	700	x	600	600	>1000
Meropidae									
<i>Merops apiaster</i>	12	390	350	500	630	400	580	500	1000
Piciformes									
Picidae									
<i>Dendrocopos major</i>	3		400	550	650	420	550	650	x
Falconiformes									
Falconidae									
<i>Falco peregrinus</i>	7	460	450	500	650	440	700	600	1000
<i>Falco rusticolus</i>	1	460	450	500	800	440	700	600	1000
<i>Falco vespertinus</i>	20	450	360	500	770	440	600	600	1000
Psittaciformes									
Cacatuidae									

Rend/Család/Faj Order/Family/Species	N	P2/P8		2550F/2718R		CHD1-i16		CHD1-i9	
<i>Cacatua spp.</i>	34	400	380	420	600	450	650	600	>1000
<i>Eolophus roseicapilla</i>	25	390	370	550	600	400	600	600	>1000
<i>Nymphicus hollandicus</i>	11	450	390	450	650	500	650	600	>1000
Psittacidae									
<i>Amazona spp.</i>	28	400	390	400	650	450	650	600	>1000
<i>Ara spp.</i>	60	390	380	450	700	450	650	600	>1000
<i>Aratinga nenday</i>	5	390	370	450	650	450	650	600	>1000
<i>Bolborhynchus lineola</i>	4	390	380	400	650	450	650	x	x
<i>Myiopsitta monachus</i>	7	390	360	400	700	450	700	600	>1000
<i>Pionites spp.</i>	10	390	380	400	650	450	650	600	>1000
<i>Poicephalus senegalus</i>	23	330	310	450	x	400	600	600	>1000
<i>Psittacus erithacus</i>	69	390	370	550	600	500	650	600	>1000
<i>Pyrrhura spp.</i>	34	390	380	400	600	450	650	600	>1000
Psittaculidae									
<i>Alisterus spp.</i>	8	330	310	300	650	300	650	700	>1000
<i>Polytelis spp.</i>	8	330	310	300	650	300	650	600	>1000
<i>Psittacula spp.</i>	90	390	380	450	700	400	600	650	>1000
<i>Trichoglossus spp.</i>	11	340	310	450	700	450	650	600	x
Passeriformes									
Oriolidae									
<i>Oriolus oriolus</i>	1	380	360	500	650	400	600	550	1000
Corvidae									
<i>Garrulus glandarius</i>	3	390	360	500	700	400	600	550	1000
Paridae									
<i>Parus major</i>	10	390	310	450	650	400	650	650	x
<i>Periparus ater</i>	10	390	350	x	650	400	600	550	1000
<i>Poecile palustris</i>	10	390	350	500	650	400	600	650	x
Phylloscopidae									
<i>Phylloscopus sp.</i>	30	390	370	x	650	400	600	650	>1000
Acrocephalidae									
<i>Acrocephalus spp.</i>	20	390	370	450	650	x	500	700	>1000
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	10	390	370	450	650	x	500	700	1000
Locustellidae									
<i>Locustella luscinioides</i>	7	490	390	450	650	400	600	650	>1000
Sylviidae									
<i>Sylvia sp.</i>	13	390	370	450	650	400	600	600	>1000
Sturnidae									
<i>Sturnus vulgaris</i>	1	400	380	450	650	400	600	600	>1000
<i>Lamprotornis superbus</i>	2	320	300	450	600	x	x	700	>1000
Turdidae									
<i>Turdus sp.</i>	7	390	370	x	700	420	650	700	x
Muscicapidae									
<i>Erithacus rubecula</i>	10	370	350	500	650	400	600	700	1000
<i>Luscinia spp.</i>	1	400	380	500	650	400	600	550	1000
<i>Phoenicurus spp.</i>	1	320		450	650	400	600	700	>1000
<i>Saxicola rubetra</i>	2	400	360	x	700	400	600	650	>1000
Passeridae									
<i>Passer montanus</i>	12	390	360	450	650	400	600	550	1000
Prunellidae									
<i>Prunella modularis</i>	10	390	370	450	650	400	600	550	1000
Fringillidae									
<i>Carduelis carduelis</i>	3	400	360	x	650	400	600	600	1000
<i>Carpodacus rubicilla</i>	28	350	340	450	700	450	650	650	>1000
Emberizidae									
<i>Emberiza calandra</i>	3	380	360	500	650	400	600	550	1000

M2 táblázat: A PCR során alkalmazott lépések részletei az ivarmeghatározásra használt P2/P8, 2550F/2718R és CHD1-i9F/R primerpárok esetén

Primerpár	Lépés neve	Ciklusszám	Hőmérséklet	Idő (másodperc)
P2/P8	Denaturálás	1	95°C	180
	Denaturálás	38	95°C	30
	Primertapadás		48°C	45
	Láncépítés		72°C	45
	Végső láncépítés	1	72°C	420
2550F/2718R	Denaturálás	1	94°C	120
	Denaturálás	11	92°C	30
	Primertapadás		60°C	30
	Láncépítés		72°C	30
	Denaturálás	25	92°C	30
	Primertapadás		50°C	30
	Láncépítés		72°C	30
	Végső láncépítés	1	72°C	300
CHD1-i9	Denaturálás	1	94°C	150
	Denaturálás	38	94°C	30
	Primertapadás		52°C	30
	Láncépítés		72°C	70
	Végső láncépítés	1	72°C	420

M3. táblázat: A szárnyhossz és testtömeg leíró statisztikai kormos légykapó esetén az 1989 és 2016 között fogott madarak adatai alapján. „Cv” mutató a variációs koefficiens, az átlaghoz viszonyított szórás %-ban kifejezve, az SD a szórást jelenti.

Időszak Kor:ivar	N	Szárnyhossz (mm)				Testtömeg (g)			
		Átlag	SD	Cv	Terjedelem	Átlag	SD	Cv	Terjedelem
Tavaszi									
Öreg tojó	152	79,38	1,915	2,4%	75–85	12,88	1,000	7,7%	10,9–15,4
Öreg hím	241	80,88	1,829	2,3%	75–85	12,84	0,963	7,5%	10,9–15,0
Őszi									
Öreg tojó	178	80,06	1,943	2,4%	75–86	12,60	1,067	8,5%	10,3–19,1
Fiatall tojó	630	79,29	1,707	2,1%	75–85	12,42	0,898	7,2%	10,3–16,1
Öreg hím	113	81,40	2,111	2,6%	76–86	12,92	1,160	9,0%	11,2–19,2
Fiatall hím	943	80,31	1,806	2,2%	75–86	12,55	0,952	7,6%	10,0–16,5

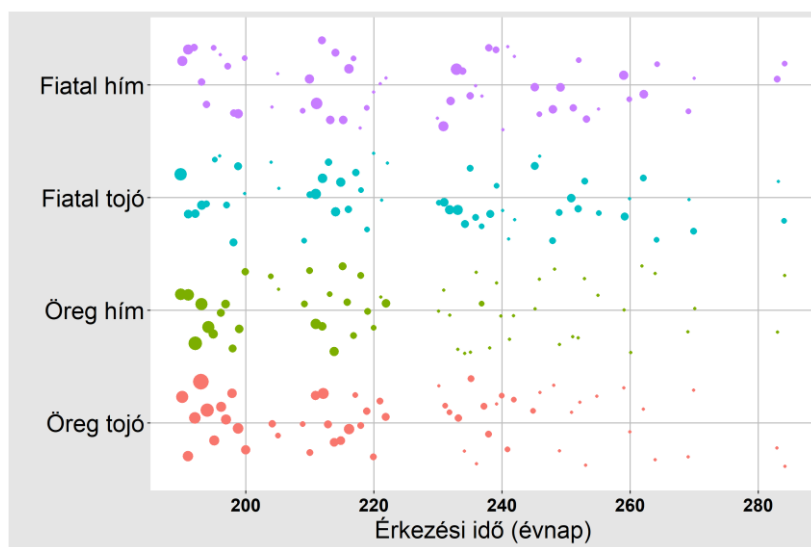
M4. táblázat: A szárnyhossz és testtömeg leíró statisztikái a cserregő, a foltos és az énekes nádiposzáta esetén. „Cv” mutató a variációs koefficiens, az átlaghoz viszonyított szórás %-ban kifejezve, az SD a szórást jelenti.

Faj Kor:ivar	N	Szárnyhossz (mm)				Testtömeg (g)			
		Átlag	SD	Cv	Terjedelem	Átlag	SD	Cv	Terjedelem
Cserregő nádiposzáta									
Öreg tojó	141	65,54	2,058	3,1%	62–72	11,59	0,953	8,2%	9,0–14,0
Fiatall tojó	150	65,57	2,150	3,3%	60–70	11,08	0,847	7,6%	9,5–14,8
Öreg hím	94	67,00	1,895	2,8%	63–72	11,79	0,845	7,2%	9,9–14,0
Fiatall hím	164	66,44	1,752	2,6%	62–70	11,32	0,760	6,7%	9,7–13,8
Foltos nádiposzáta									
Öreg tojó	106	65,58	1,936	3,0%	61–70	11,25	1,082	9,6%	8,9–17,8
Fiatall tojó	208	65,63	1,805	2,7%	60–70	10,90	0,094	8,6%	8,9–14,2
Öreg hím	76	67,93	2,093	3,1%	64–74	11,63	0,787	6,8%	10,2–14,5
Fiatall hím	172	67,25	1,944	3,0%	62–71	11,25	0,774	6,9%	9,4–14,2
Énekes nádiposzáta									
Öreg tojó	113	68,58	2,000	2,9%	64–73	12,13	1,081	8,9%	9,5–16,8
Fiatall tojó	120	67,15	1,969	2,9%	62–73	11,89	1,250	10,5%	9,7–15,7
Öreg hím	69	69,19	2,296	3,3%	65–75	12,54	1,031	8,2%	10,5–15,3
Fiatall hím	95	68,29	2,005	2,9%	63–73	12,01	1,304	10,9%	9,4–16,5

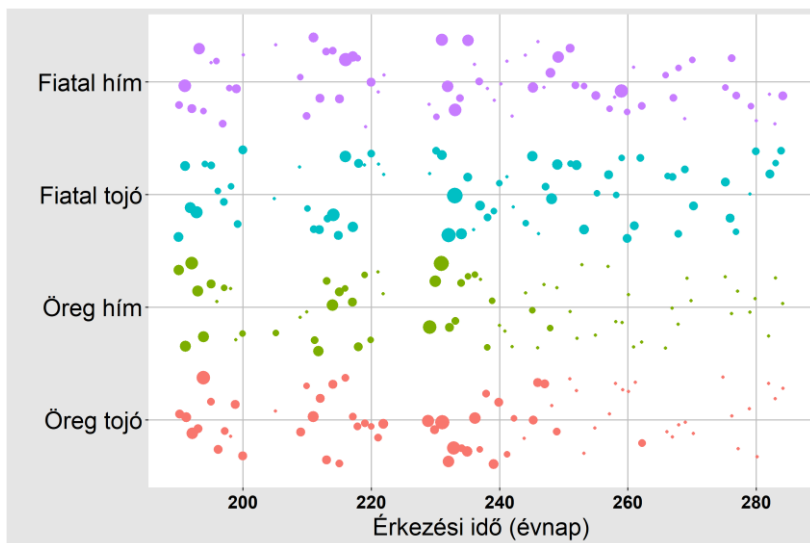
M5. táblázat: A szárnyhossz és testtömeg leíró statisztikái a vörösbegy esetén. „Cv” mutató a variációs koefficiens, az átlaghoz viszonyított szórás %-ban kifejezve, az SD a szórást jelenti.

Kor:ivar	N	Szárnyhossz (mm)				Testtömeg (g)			
		Átlag	SD	Cv	Terjedelem	Átlag	SD	Cv	Terjedelem
Öreg tojó	87	71,61	1,680	2,3%	68–76	16,35	1,246	7,6%	13,7–20,2
Fiatal tojó	430	71,07	1,644	2,3%	65–77	16,00	1,235	7,7%	13,1–20,8
Öreg hím	101	73,30	1,868	2,6%	64–77	16,45	1,432	8,7%	13,8–21,7
Fiatal hím	392	72,84	1,703	2,3%	68–77	16,58	1,313	7,9%	13,1–23,7

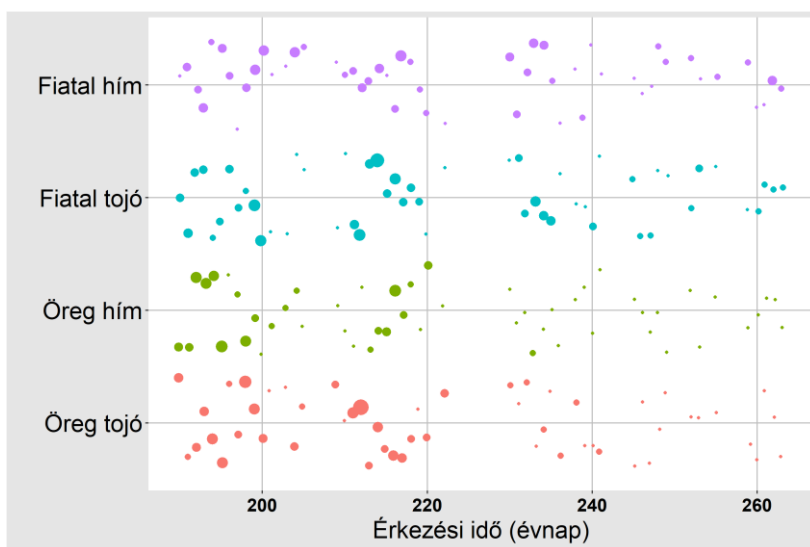
Mintaelemszám megjelenítése napi bontásban a nádiposzáta fajok esetén



M1. ábra: Ivarhatározott cserregő nádiposztáta egyedek száma naponként a teljes vizsgálati időszak (2012-2014) alatt. Egy pont egy fogási napot jelöl, a pont mérete arányos a fogott egyedek számával.

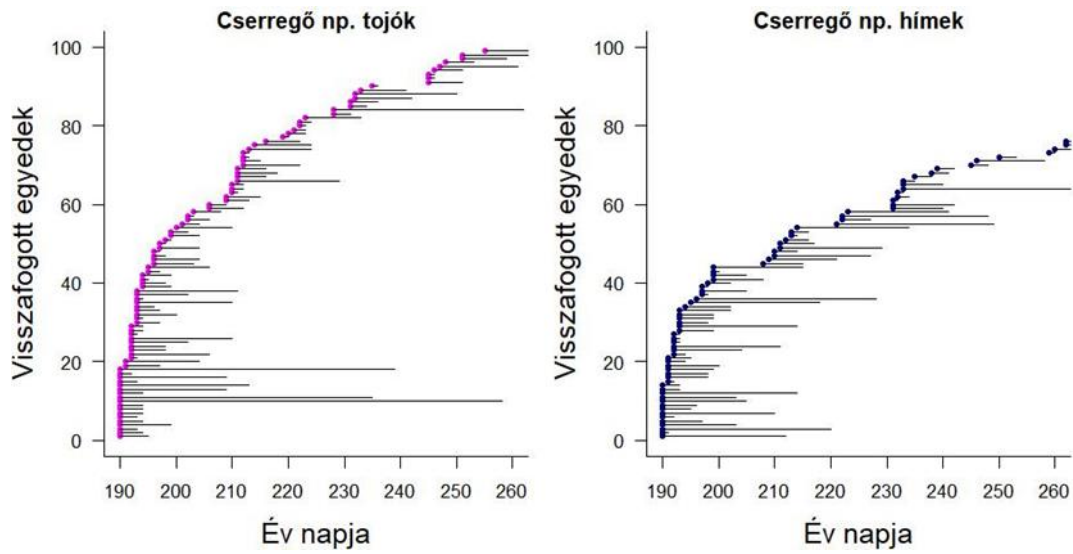


M2. ábra: Ivarhatározott foltos nádiposztáta egyedek száma naponként a teljes vizsgálati időszak (2012-2014) alatt. Egy pont egy fogási napot jelöl, a pont mérete arányos a fogott egyedek számával.

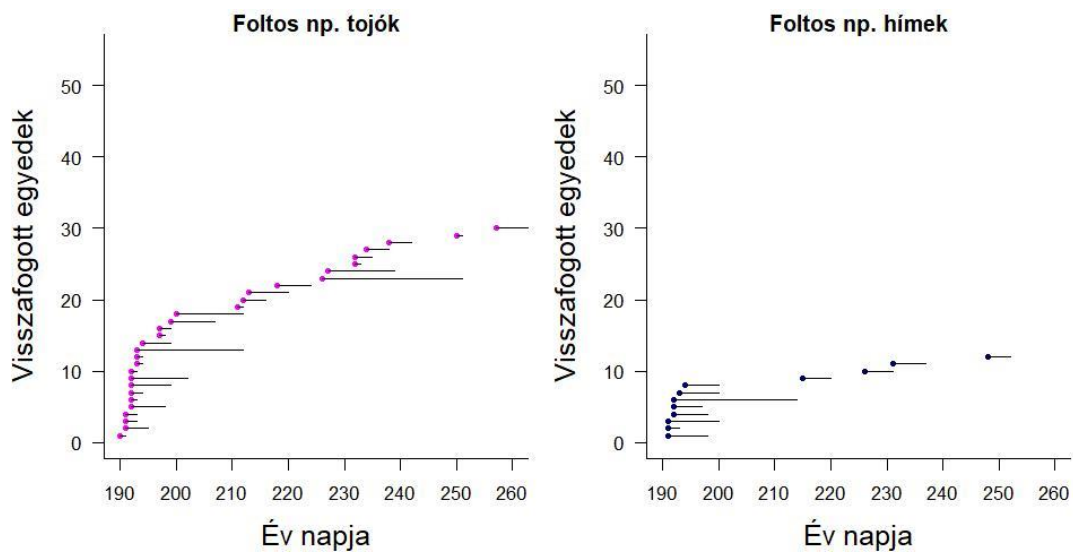


M3. ábra: Megfogott és ivarhatározott énekes nádiposztáta egyedek száma naponként a teljes vizsgálati időszak (2012-2014) alatt. Egy pont egy fogási napot jelöl, a pont mérete arányos a fogott egyedek számával.

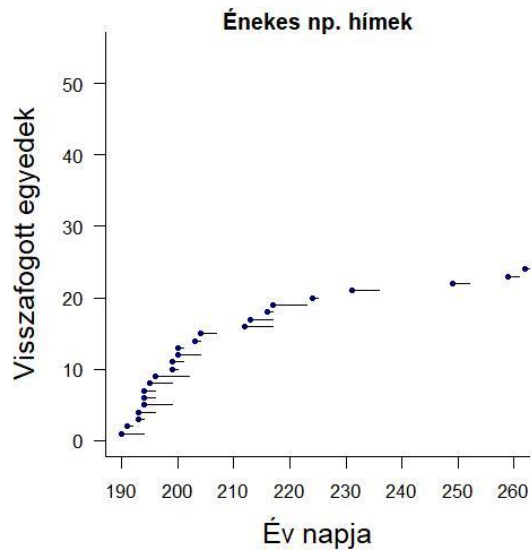
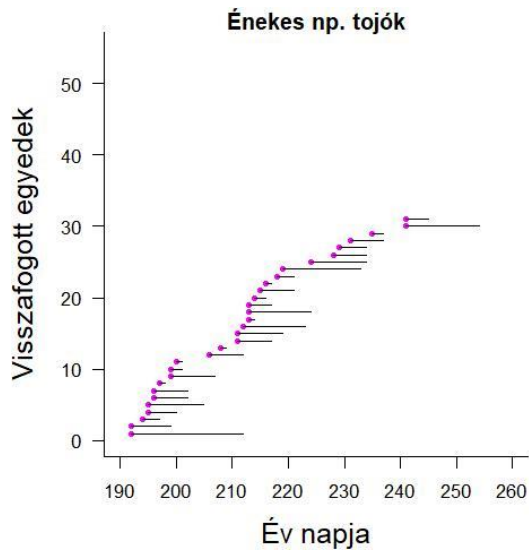
Fogás-visszafogás ábrák ivaronként



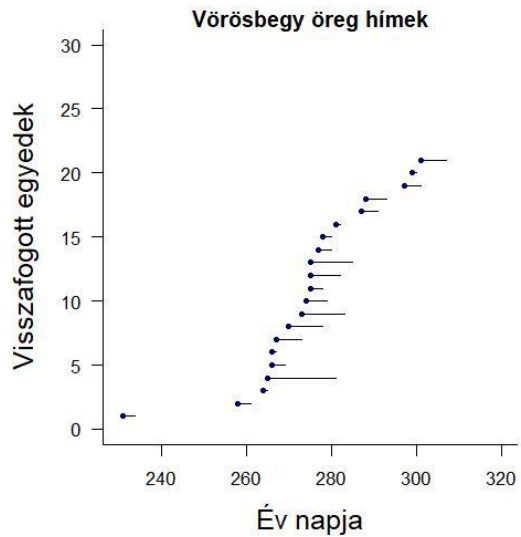
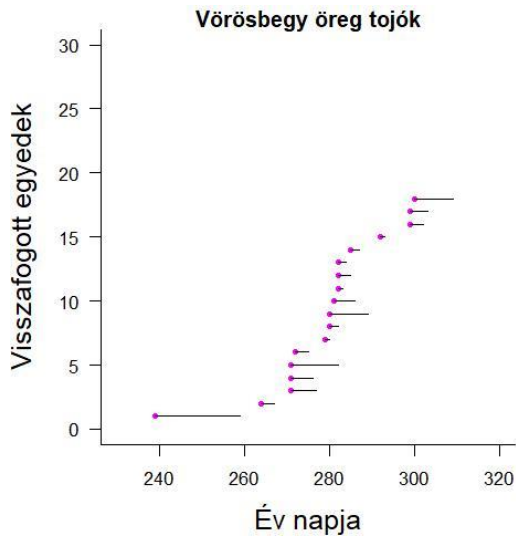
M4. ábra: Átvonuló cserregő nádiposzáta tojók és hímek első megfogása és utolsó visszafogása között eltelt idő napokban



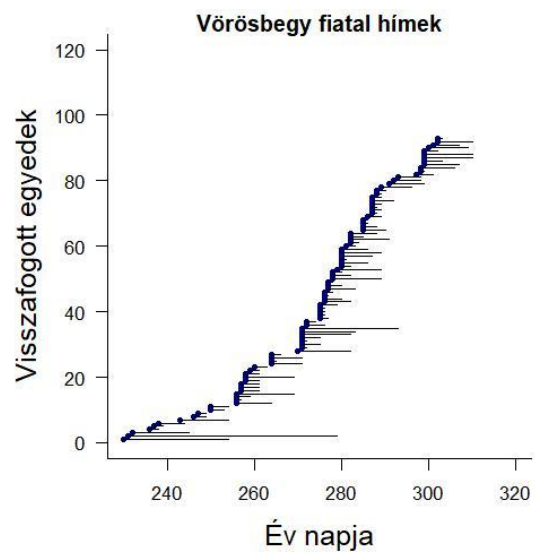
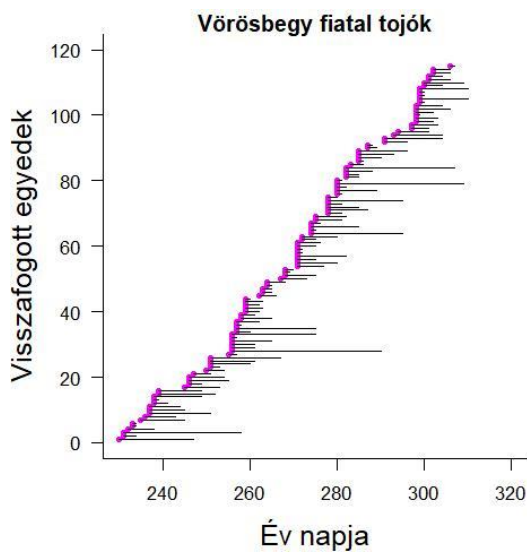
M5. ábra: Átvonuló foltos nádiposzáta tojók és hímek első megfogása és utolsó visszafogása között eltelt idő napokban



M6. ábra: Átvonuló énekes nádiposzáta tojók és hímek első megfogása és utolsó visszafogása között eltelt idő napokban



M7. ábra: Átvonuló öreg vörösberg tojók és hímek első megfogása és utolsó visszafogása között eltelt idő napokban



M8. ábra: Átvonuló fiatal vörösberg tojók és hímek első megfogása és utolsó visszafogása között eltelt idő napokban