

Szent István Egyetem
Állatorvos-tudományi Doktori Iskola

**Énekesmadarak vonulásának vizsgálata hosszútávú
gyűrűzési adatsorok alapján**

PhD értekezés

Pásztory-Kovács Szilvia

2013

Témavezető és témabizottsági tagok:

.....
Prof. Dr. Reiczigel Jenő
Szent István Egyetem,
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék
témavezető

dr. Csörgő Tibor
Eötvös Lóránd Tudományegyetem,
Anatómiai, Sejt-és Fejlődésbiológiai Tanszék
témabizottság tagja

Dr. Harnos Andrea
Szent István Egyetem,
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék
témabizottság tagja

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

.....
Pásztory-Kovács Szilvia

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék	3
Összefoglalás	5
Summary	7
Bevezetés: Madárvonulás	8
Irodalmi áttekintés	8
Vonulási stratégiák	8
Változások a madarak vonulási fenológiájában	11
Célok	14
Anyag és módszer	16
Vizsgálati terület	16
Vizsgált fajok	17
Vizsgált fajok adatai	25
A vonulás időzítésének meghatározása és változásainak detektálása különböző statisztikai módszerekkel	26
Változások detektálása a biometriában	30
Eredmények	32
Vonulási stratégiák meghatározása szárnyhossz adatok felhasználásával	32
A barátposzáta és a kerti poszáta vonulási mintázata	32
Nádiposzáta (<i>Acrocephalus</i>) fajok	34
Füzike (<i>Phylloscopus</i>) fajok	36
Légykapó fajok	38
Változások a vonulás fenológiájában	41
A barátposzáta és a kerti poszáta	42
Nádiposzáta (<i>Acrocephalus</i>) fajok	45
Füzike (<i>Phylloscopus</i>) fajok	47
Légykapó fajok	49
Változások a biometriában	51
A barátposzáta és a kerti poszáta	53

Nádiposzáta (<i>Acrocephalus</i>) fajok.....	55
Füzike (<i>Phylloscopus</i>) fajok.....	57
Légykapó fajok	57
Diszkusszió.....	59
Vonulási stratégiák.....	59
A barátposzáta és a kerti poszáta vonulási stratégiája	60
Nádiposzáta (<i>Acrocephalus</i>) fajok vonulási stratégiája	61
A két füzike (<i>Phylloscopus</i>) faj vonulási stratégiája.....	62
A két légykapó faj vonulási stratégiája	64
Változások a vonulás fenológiájában	65
Barátposzáta és a kerti poszáta vonulási fenológiájának változása.....	68
Nádiposzáta (<i>Acrocephalus</i>) fajok.....	71
Füzike (<i>Phylloscopus</i>) fajok.....	73
Légykapó fajok	74
Változások a biometriában.....	76
A barátposzáta és a kerti poszáta	78
Nádiposzáta (<i>Acrocephalus</i>) fajok.....	79
Füzike (<i>Phylloscopus</i>) fajok.....	82
Légykapó fajok	83
Az egyes fajok eredményeinek összefoglaló értelmezése.....	84
Új tudományos eredmények.....	89
Doktori kutatás eredményei.....	90
Irodalom.....	91
Köszönetnyilvánítás.....	109

Összefoglalás

Az elmúlt évtizedekben számos énekesmadárfaj vonulási mintázatában következtek be változások. Természetvédelmi szempontból a hosszútávú vonuló fajok a legveszélyeztetettebbek, ezért fontos a vonulási fenológiák fajonkénti, korcsoportonkénti és területenkénti leírása, így a változások pontosabban detektálhatók és értelmezhetők.

A vizsgálatban az Ócsai Madárvárta Egyesület hosszútávú gyűrzési adatai alapján hasonlítottam össze nyolc hosszútávú vonuló (kerti poszáta - *Sylvia borin*, foltos nádiposzáta - *Acrocephalus schoenobaenus*, cserregő nádiposzáta - *A. scirpaceus*, énekes nádiposzáta - *A. palustris*, sisegő füzike - *Phylloscopus sibilatrix*, fitiszfüzike - *Ph. trochilus*, kormos légykapó - *Ficedula hypoleuca* és a szürke légykapó - *Muscicapa striata*) és egy középtávú vonuló énekesmadár faj (barátposzáta – *Sylvia atricapilla*) vonulási fenológiáját. Az utóbbi évtizedekben szinte mindegyik faj egyedszáma jelentősen csökkent Európa-szerte. Valószínűsíthető, hogy az ok a vonulási útvonalon, vagy a telelőterületen lévő feltételek változásában keresendő, indokolt a vonulási mintázatok részletes vizsgálata. Az elemzésekhez 1984 és 2011 között az Ócsai Tájvédelmi Körzet területén fogott hozzávetőleg 102 000 madár adata lett felhasználva. A korcsoportok minden fajnál el lettek különítve, a barátposzátánál és a kormos légykapónál pedig az ivarcsoportok is, mivel azok a tollazat alapján jól meghatározhatóak.

Eredményeink szerint a vizsgált fajok egy részénél (barátposzáta, foltos és énekes nádiposzáta, fitiszfüzike, kormos légykapó) tavasszal az átlagosan hosszabb, ősszel a rövidebb szárnyú egyedek érkeznek korábban, míg a többi fajnál (kerti poszáta, sisegő füzike, szürke légykapó) mindkét periódusban a hosszabb szárnyúak. A második csoportnál elképzelhető, hogy a „bakugrás” vonulási stratégia okozza ezt a mintázatot. Az első csoport esetében már nehezebb következtetéseket levonni. Lehetséges, hogy az ivarok vonulásának időzítése közt van különbség. A barátposzáta, a cserregő és az énekes nádiposzáta kivételével a többi fajnál különbség van a tavasszal és ősszel a területen átvonuló madarak átlagosan szárnyhosszában. Ami megegyezik több nyugat-európai vizsgálat eredményével, miszerint a fajok hurokvonulók, a populációk másik útvonalat használnak tavasszal, mint ősszel.

A fajok többségénél (kivéve a barátposzátát, az énekes nádiposzátát és a fitiszfüzikét) korábbra tolódott tavaszi és későbbre az őszi vonulás időzítése. Ennek valószínű oka a tavaszi és őszi időjárási feltételek és ebből következően a vegetációs periódus eltolódása, ami hat például a táplálék fajok tavaszi megjelenésére is. Érdekes, hogy ősszel a fiatal korcsoport vonulás időzítése változott minden fajnál, de az öregé nem.

A vizsgálati periódus alatti átlagos szárnyhossz növekedés, illetve testtömeg csökkenés háttérében az állhat, hogy megnövekedett az északi, hosszabb szárnyú egyedek aránya az átvonulók között.

Ezeknek a változásoknak a magyarázatai sokszor bonyolultak, de az eredmények azt mutatják, hogy a fajoknak megváltozhatott a populációs szintű vonulási viselkedése. A nagy mintaelemszám engedi, hogy a változásokat elég pontosan megbecsüljük, és kitöltsük az információs hiányt a fajok Közép-Európában előforduló populációról.

Summary

In recent decades, the migration pattern of several passerine bird species has been changed. In our study we have used the long-term ringing datasets of the Ócsa Bird Ringing Society to compare the migration phenology of eight long-distance migrant (Garden warbler - *Sylvia borin*, Sedge warbler - *Acrocephalus schoenobaenus*, Reed warbler - *A. scirpaceus*, marsh warbler - *A. palustris*, Wood warbler - *Phylloscopus sibilatrix*, Willow warbler - *Ph. trochilus*, Pied flycatcher - *Ficedula hypoleuca* and Spotted flycatcher - *Muscicapa striata*) and a middle-distance migrant (Blackcap – *Sylvia atricapilla*) passerine species. We used the ringing data of approximately 102 000 individuals from 1984 to 2011. During the analysis we treated the age groups at all species and in case of Blackcaps and Pied flycatchers based on plumage the sexes separately.

According to our results in case of some studied species (Blackcaps, Sedge, Reed, Willow warblers and Pied flycatchers) on average longer winged individuals arrive earlier in spring and the shorter winged ones in autumn, while in case of the other species (Garden, Wood warblers and Spotted flycatchers) longer winged individuals arrive earlier in both periods. In the second group the observed pattern could be formed by leap-frog migration strategy. In case of the first group we can hardly draw conclusions. However it is possible that the difference in the timing of sexes produces this pattern. Except of Blackcaps, Reed and Marsh warblers, in the other species the average wing lengths of cross migrant birds differ in spring and in autumn. Probably the migrating populations are different in spring and autumn meaning - in accordance with Western European studies - that species are loop migrants using alternative routes in the two periods.

In most of the studied species (except: Blackcaps, Marsh and Willow warblers) the timing of spring migration shifted earlier, while the timing of autumn migration shifted later. The reason of this phenomenon might be the change in spring and autumn weather conditions and vegetation period causing a shift in food gradation. Interestingly the timing of migration changed in juveniles of all species, but did not in adults.

Cause of the increase in average wing length and decrease in average body mass during the study period could be the raised ratio of trans-migrant individuals originated from northern European breeding areas. The explanations of these changes could be very difficult, but the results show that the population level migration behaviour of species changed. The large sample size enables us to estimate the changes very precisely and fill the gaps in our knowledge of the migration strategy of these species in Central Europe.

Bevezetés: Madárvonulás

Irodalmi áttekintés

Vonulási stratégiák

A madarak az egyik legnagyobb intenzitással vizsgált élőlénycsoport a Földön. Életük egyik leglátványosabb és intenzíven kutatott része a vonulásuk. A vonulás a legtöbb olyan madárfajnál megtalálható jelenség, amely szezonálisan változó környezetben él: a tundrától a szteppéken át a trópusi szavannáig.

Vonulásnak nevezzük az egyedeknek azt a rendszeres, ismétlődő mozgását, ami minden évben ugyanabban az időszakban zajlik le (kétszer egy évben a költő- és a telelőterület között), valamint meghatározott iránya és célállomása van (Newton 2008). Összehasonlítva a madarak más mozgásformáival (például a napi táplálékszerzésre irányuló, vagy a diszperziós mozgással) a vonulás jellemzően nagy távolságok megtételére irányul (több száz vagy több ezer km), szigorúan meghatározott irányba. A vonulás elsősorban a táplálék-elérhetőség szezonális változásaival áll összefüggésben (hideg és meleg évszakok a kontinentális térségben, illetve esős és száraz évszakok a trópusi övezetben). A szezonálisan változó környezetben a táplálékellátottság jelentősen fluktuál az év során. A madarak úgy időzítik a vonulásukat, hogy a nagy táplálék-abundanciájú időszakokban legyenek jelen mind a költő, mind a telelőterületen (Newton 2008).

Világszerte több mint 50 milliárd madár vonul el és tér vissza minden évben a költőterületére (Berthold 1993).

A fajok a vonulásuk szerint két csoportra oszthatók aszerint, hogy a vonulásukat külső (időjárás, táplálék mennyiség, illetve hozzáférhetőség), vagy belső (öröklött) tulajdonságok szabják-e meg. Az elsőbe a „fakultatív” a másodikba az „obligát” vonulók tartoznak. A kettő között a határ nem éles, egyes fajok populációi parciális vonulók. Ennek a csoportnak a definiálása a legnehezebb, mivel vannak obligált és fakultatív parciális vonulók is. Ezen kívül van olyan típusa (általános parciális vonulás), amikor a fajhoz tartozó egyedek egy része vonul, a másik része nem. Egy másik típusa esetében a faj egyes populációi vonulnak, míg mások nem (pl.: barázdabillegető), a harmadik típus a „kevert parciális vonulás”, mikor a faj egyik populációja állandó, míg mások teljesen vagy részben vonulnak (pl.: barátposzáta). Az általános parciális vonulóknál az ivar-korfüggő dominanciasor határozza meg az egyedek dominanciafüggő vonulási viselkedését: az öreg hímek maradnak a fészkelő-területen, vagy annak közelében és a fiatal tojók vonulnak a legmesszebb (Berthold 1993, Csörgő et al. 2009).

A vonuló fajokat a megtett távolság alapján 3 nagy csoportba szokás osztani: rövid-, közép- és hosszútávú vonulókra (Csörgő et al. 2009). A rövidtávú vonulók pár száz kilométert, a középtávú vonulók 100-1000 km távolságot tesznek meg egy vonulási időszakban. Ezek között a fajok között gyakori a fakultatív vonulás jelensége, amit a kedvező és kedvezőtlen időjárási jelenségek váltakozása szab meg, mint például a csapadékzónák mozgása vagy a hirtelen bekövetkező fagyok. Hosszútávú vonulóknak azokat a fajokat nevezzük, amelyek több ezer km-es távolságot tesznek meg a költő- és telelőterület között, például azokat a fajokat, melyek a Szaharától délre telelnek. Vonulásuk időzítése, iránya és távolsága erős genetikai kontroll alatt áll (Gwinner & Wiltschko 1978, Hagan et al. 1991, Berthold 1996), így kevésbé plasztikus a vonulási fenológiájuk. Mind az irányváltást, mind a barriereket előtti zsírfelhalmozást is igen pontosan kell időzíteniük (Csörgő et al. 2009).

Az útvonal hossza meghatározza a fajok testfelépítését is, mivel a nagyobb távolságok megtételéhez az energetikailag hatékonyabb hosszabb, hegyesebb szárny előnyös (Berthold 1993, Lockwood 1998). Ezzel szemben a predátoroktól való menekülés szempontjából a hegyesebb, hosszabb szárnyú madarak reakciója lassabb, a menekülés során manőverezési képességük rosszabb, mint a rövidebb és kerekesebb szárnyú madaraké (Norberg 1990, Lockwood 1998).

Sok madárfajnak hatalmas távolságot kell megtennie a költő és a telelőterület között. Ahhoz, hogy jobban megértsük a vonulási fenológiájukat, fontos, hogy a vonulási útvonal minél több pontjáról legyen adatunk. A döntés, hogy leszálljanak-e, vagy folytassák a vonulásukat, főként időjárási tényezőktől függ (Barriocanal et al. 2002). Gyakran nem táplálkoznak szállnak le, csak megpihennek a területen, a nap folyamán nem mozognak (Biebach et al. 1986, Barlein 1988, 1992), vagy zsírraktáraikat feltölteni szállnak le, hogy tovább tudják folytatni a vonulást (Alerstam & Linström 1990).

Vonuláskor számos olyan ökológiai barriert kell leküzdeniük útjuk során, mint például magas hegységeket (pl.: Skandináviában költő énekesmadaraknak az Alpokat és a Kárpátokat) és tengereket (pl.: Európában költő fajoknak a Földközi-tengert), valamint sivatagokat (pl.: a Szaharát). Ahhoz, hogy ezt túl tudják élni, energiatartalékra van szükségük (Moureau 1972 in Cramp & Brooks 1992, Barlein 1985, Biebach et al. 1986 in Cramp & Brooks 1992, Schaub & Jenni 2000b). A legtöbb énekesmadár ezért hiperfágiával, vagyis a táplálékfelvétel mértékének megemelésével zsírt halmoz fel a vonulás megkezdése előtt, illetve a vonulás során, az egyes pihenőhelyeken. Egyes hosszútávú vonuló énekesmadarak zsírmentes testtömegének akár a 30-50%-t, vagy akár több mint 100%-át is kiteheti a raktározott zsír mennyisége (Berthold 1975). A vonulási stratégiák nagyon eltérőek lehetnek: vannak olyan vonulók, amelyek többször szakítják meg útjukat, így szinte minden nap tudnak pihenni és táplálkozni, vonulásuk sok rövid szakasz átrepüléséből tevődik össze. Más fajok főként kietlen területeken vonulnak keresztül, ahol leszállnak ugyan pihenni, de

nem tudják újratölteni a raktáraikat, ezért nekik nagy mennyiségű zsírt kell raktározniuk, hogy non-stop repülésre legyenek képesek (Newton 2008). Gyakoribb útmegszakításra jó példa a cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*), míg non-stop repülésre a kerti geze (*Hippolais icterina*), amely egyetlen pihenőt iktat be a vonulás útvonalába, noha telelőterületei a Szaharán túl találhatóak (Csörgő et al. 2009).

A tengerek és a nagy kiterjedésű szárazföldi területek átrepülése egyaránt nehéz. Sok európai faj átrepüli a Szaharát, ami legalább 1500 km-es út, rögtön azután, hogy a Földközi-tengeren átkelve megtettek 1200 km-t. Néhány faj ezt a távot megállás nélkül teljesíti, például a foltos nádiposzáta (*Acrocephalus schoenobenus*) (Csörgő & Ujhegyi 1991, Trocinska et al. 2001, Zehtindjiev et al. 2003).

Létezik néhány speciális vonulási stratégia, ilyen például a bakugrás vonulási típus, ami számos madárfajnál megfigyelhető jelenség. Ennek jellemzője, hogy egyazon faj költőpopulációinak van egy, a hosszúsági fokok mentén rendeződő sorrendje, ami ellentéte a telelőterületen lévő sorrendjüknek (Palmen 1874 in Holmgren & Lundberg 1993). Így azok a populációk, melyeknek költőterülete legészakabbra található, telelnek a legdélebben (Hedenström & Pettersson 1987), ami nagyon megnöveli a populációk vonulási úthosszainak különbségét (Gaston 1974, Berthold 1993). Ez a vonulási típus megtalálható például a ragadozó madaraknál, a gázlómadaraknál, a sirályoknál és az énekesmadaraknál is (Salomonsen 1955, Moreau 1972, Alerstam & Högstedt 1980, Kilpi & Saurola 1985). Kialakulásában alfaji és populációs szinten az intraspecifikus kompetíció (Pienkowski et al. 1985), faji szinten az interspecifikus kompetíció játszik szerepet (Alerstam & Högstedt 1980). A posztglaciális időszakban a jégtakaró visszahúzódásával a fajok költőterülete észak felé kiszélesedett új költő-populációk jelentek meg északon, a legészakabbi területeken költő madaraknak, az ősz beálltával egyre délebbre kellett vonulniuk, hogy elkerüljék a kompetíciót más délebbi költő-populációk egyedeivel, és találjanak olyan telelőterületet, ahol az intraspecifikus kompetíció alacsony. Clegg és munkatársai (2003) genetikai markereket (mikroszatellitákat) és hidrogén izotóp arányokat használva találtak bizonyítékot a sapkás lombjárnál (*Wilsonia pusilla*): Észak-Amerika legészakabbi költőpopuláció telelnek Közép-Amerika legdélebbi telelőterületein.

Sok faj hurokvonuló, azaz más útvonalat használ az őszi és a tavaszi vonulás során. A hurokvonulás a világ különböző területein egyaránt széles körben elterjedt (Berthold 1993). Összhangban van a tavaszi vonulás, az őszinél nagyobb sebességével. Amit a madarak nemcsak gyorsabb vonulással és/vagy repüléssel, hanem a vonulás irányának megváltoztatásával érnek el (Gwinner & Wiltschko 1978). Néhány európai 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, Wernham et al. 2002, Kiss et al. 2008). A tövisszúró gébics tavaszi

vonulása keletebbre zajlik, mint az őszi (Cramp & Brooks 1992), melynek oka időjárási tényezők változása lehet (Alerstam 1993).

Változások a madarak vonulási fenológiájában

A madarak fontos indikátorai a környezeti és klímaváltozásnak, mivel ezek vonulásukat erősen befolyásolják. Valószínűsíthetően a globális környezeti változások hatására - mint például a hőmérséklet és a vegetációs periódus változása (Berthold et al. 2004) - számos madárfaj elterjedési területe eltolódott (Böhning-Gaese & Lemoine 2004, Huntley et al. 2006), fészkelési sikerük (Dunn & Winkler 1999, Sanz, 2002, Crick & Sparks 1999, Charmantier et al. 2008), populációdinamikájuk (Boersma 1998, Saether et al. 2000, Bolger et al. 2005), vedlés (pl. Pulido & Coppack 2004) és vonulás időzítésük (Lehikoinen et al. 2004, Tøttrup et al. 2006 a, Zalakevicius et al. 2006) pedig megváltozott.

A változások azonban sem tavasszal, sem ősszel nem egységesek az egyes fajoknál, és egy fajon belül a különböző populációknál és a kor és ivar csoportoknál is eltérő lehet (Ahola et al. 2004, Bearhop et al. 2005; Catry et al. 2006, Catry et al. 2007). A változások mértéke szorosan összefügg a vonulási útvonal hosszával, a fészkelés módjával, a vedlés időzítésével (Newton 2011), a vizsgálati hely földrajzi fekvésével (Cotton 2003, Tøttrup et al. 2006 a, Zalakevicius et al. 2006, Gordo 2007), vagy akár az ivari dimorfizmus mértékével is - minél nagyobb a testméretbeli különbség, a hímek annál korábban vonulnak tavasszal a tojókhoz képest - (Rubolini et al. 2005, Csörgő & Harnos 2011).

Ezen folyamatok megismerése és a befolyásoló tényezők feltérképezése különösen hangsúlyos feladat, mivel számos vonuló madárfaj egyedszáma jelentősen csökkent az elmúlt évtizedekben, amit valószínűleg részben természeti, részben emberi hatások idéztek elő (BirdLife International, 2004). Both és munkatársai (2010) Hollandiában vizsgálták ezen populációméret csökkenés lehetséges okait. A kutatásuk szerint egyes fajok esetén a csökkenés mértéke sokkal nagyobb Nyugat-Európában, mint Észak-Európában, ugyanis északon a tavaszi hőmérséklet kisebb mértékben nőtt a vonulók érkezésekor és a költés ideje alatt, így a vegetációs periódus kevésbé tolódott korábbra, melynek következtében a hosszútávú vonuló madarak költése akkor kezdődik, mikor még megfelelő időben jutnak rovartáplálékhoz. Azt is megfigyelték, hogy az erdei fajokra, mint például a légykapókra, sokkal inkább kedvezőtlenül hat a klímaváltozás, mint a nádi fajokra. A nádasokban egyenletesebben és tovább áll rendelkezésre a rovartáplálék, így sokkal hosszabb időszak alkalmas a költéshez, mint a lombhullató erdőkben, ahol a táplálék megjelenését erősebben befolyásolja az egyre melegebb tavaszi időjárás (Both et al. 2010).

Európa-szerte elemezték a változásokat a költőpopulációk demográfiai trendjeiben, az eredmények szerint sok hosszútávú (Európából Afrikába) vonuló faj populációi 1970 és 2000 között egyedszám csökkenést mutattak, a csökkenés mértéke kifejezettebb volt, mint a rövidtávú vonulóknál (Sanderson et al. 2006). Afrikában, illetve Európában telelő közelrokon fajták esetén, 30 fajpárt összehasonlítva (pl.: kerti poszáta, barátposzáta) a költőpopulációkat érintő egyedszám csökkenés kifejezettebb volt a hosszútávú vonulók esetében.

Mivel az obligát hosszútávú vonuló fajok vonulási viselkedése erős genetikai kontroll alatt áll (Gwinner & Wiltschko 1978, Hagan et al. 1991, Berthold 1996), nem tudnak olyan gyorsan adaptálódni a környezet változásaihoz, mint a rövid-, vagy középtávúak (Both & Visser 2001, Berthold 2001 in Robson & Barriocanal 2011, Butler 2003, Hüpopp & Hüpopp 2003). Mégis az elmúlt évtizedben több vizsgálat mutatott ki rövid időn (10–20 év) belüli nagymértékű változásokat a hosszútávú vonulók vonulási fenológiájában (Hüpopp & Hüpopp 2003, Ahola et al. 2004, Tøttrup et al. 2006 a, Miholcsa et al. 2009, Kiss et al. 2008, Kovács et al. 2009, Nagy et al. 2009), ami arra enged következtetni, hogy azért bizonyos mértékben adaptálódnak a migrációs feltételek változásához. Ilyen megváltozott feltétel például a telelőterületen a hőmérséklet (Cotton 2003, Gordo et al. 2005, Saino et al. 2007), vagy a vegetációs periódus eltolódása (Saino et al. 2004, Gordo & Sanz 2008, Tøttrup et al. 2008). Ezek a változások módosíthatják a telelőterület elhagyásának időzítését, valamint a madarak induláskori kondícióját, ami később az egész vonulási útvonalon további eltolódásokat eredményezhet.

A tavaszi vonulást tekintve nagyjából egységes trend figyelhető meg a különböző fajoknál. Az egyre melegebb kora tavaszi időjárás következtében a legtöbb énekesmadár korábban érkezik (Crick & Sparks 1999, Dunn 2004, Sparks 1999, Parmesan & Yohe 2003, Lehikoinen et al. 2004, Kiss et al. 2009, Kovács et al. 2009, Nagy et al. 2009, Forstmeier 2002). A korábbi érkezés kedvező a madaraknak, mivel korábban tudják kezdeni a költést, így tudnak optimalizálni a szaporodásra, ezzel növelve a költési sikerüket (Kokko 1999, Forstmeier 2002, Both & Visser 2004, Dunn 2004, Lehikoinen et al. 2004, Jonzén et al. 2006, Tøttrup et al. 2006 a, Zalakevicius et al. 2006, Gienapp et al. 2007, Gordo 2007). Azonban megfigyelhetünk különbségeket a vizsgálati helyek földrajzi elhelyezkedésétől függően: például az énekes nádiposzáta (*Acrocephalus palustris*) tavaszi érkezési ideje helyenként nagyon változó Európában. Általánosságban elmondható, hogy csak az észak-európai populációk hozták korábbra a vonulásukat (Jonzén et al. 2006), a faj egyedei egyre később érkeznek Dániában és Németországban (Spottiswoode et al. 2006, Tøttrup et al. 2006 a). A megfigyelt különbségeket a fajok vonulásának vizsgálatát érintő módszertani eltérések is okozhatják. Például a nyugat-európai vizsgálatokban az első madár érkezési idejét (FAD: First Arrival Date) (pl.: Cotton 2003), az érkezési idő átlagát (pl.: Hüpopp & Hüpopp 2003), vagy mediánját használják (pl.: Jonzén et al. 2006, Spottiswoode et al. 2006, Tøttrup et al.

2006 a), míg a hazai gyakorlatban a kvantilis regressziót alkalmazzuk (Csörgő et al. 2009, Nagy et al. 2009).

A szelekció a gyorsabb vonulásra az ivarok szintjén eltérő lehet, mivel a hímeknek tavasszal megéri minél korábban a költőterületre érkezni, hogy értékesebb élőhelyen foglalva territóriumot növeljék szaporodási sikerüket (Spottiswoode et al., 2006 in Csörgő & Harnos 2011, Morbey & Ydenberg, 2001 in Csörgő & Harnos 2011, Canal et al. 2012). A tavaszi vonulás korábbra tolódása hazánkban főként azoknál a fajoknál volt megfigyelhető, melyek táplálkozásukat tekintve generalisták, több fészekaljuk is lehet egy költési szezonban, és rövid ideig tart a költés előtti vedlésük (Végyvári et al. 2010).

Az őszi vonulás esetén sokkal kevesebb információ áll a rendelkezésre (Jenni & Kéry 2003, Péron et al. 2007, Miholcsa et al. 2009), de mind a korábbra, mind a későbbre tolódásra találunk példákat (Coppack & Both 2002, Gilyazov-Sparks 2002, Lehtikoinen et al. 2004, Tøttrup et al. 2006 b). Korábbra tolódik a vonulás például, ha a költés előbb befejeződik, későbbre tolódik, ha a kedvező feltételek lehetővé teszik a jobb felkészülést a vonulásra a hosszabb táplálék ellátottsági periódus által, vagy a második fészekalj felnevelését (Coppack et al. 2001, Jenni & Kéry 2003). Ősszel a változások trendjei nagyobb variabilitást mutatnak egy adott faj, különböző területen költő populációi között, mint tavasszal (Jenni & Kéry 2003, Tøttrup et al. 2006 b). Bár az optimális stratégia nagyon változó lehet nemcsak a fajok között, hanem egyazon faj eltérő populációi és kor és ivarcsoportjai között is (Catry et al. 2007, Tryjanowski & Sparks 2008, Miholcsa et al. 2009, Jacobas & Wojczulanis-Jacobas 2010). A hazánkban végzett vizsgálatok a *Sylvia spp.*, *Acrocephalus spp.*, *Phylloscopus spp.* esetén későbbre tolódást mutattak ki az őszi vonulás időzítésében (Kiss et al. 2009, Miholcsa et al. 2009, Csörgő et al. 2009, Kovács et al. 2009, Nagy et al. 2009), a tövisszúró gébicsnél (*Lanius collurio*) (Csörgő & Parádi 2000) pedig korábbra tolódást.

A közép-kelet-európai vizsgálatok eredményei gyakran eltérnek a nyugat-európaiaktól, amit egyrészt az eltérően ható lokális, vagy globális időjárási tényezők, mint például az Észak Atlanti Oszcilláció (NAO) okozhatják (Hubálek 2003, Hüpopp & Hüpopp 2003). A nyugat-európai kutatások alapján a téli pozitív NAO index az átlagosnál erősebb nyugati és délnyugati szelekkel jár együtt, ami megfelelő hátszelet biztosít a madaraknak, így a tavaszi vonulás sebessége nő (Hurrell 2000 in Zalakevicius et al. 2006), valamint a hőmérséklet-emelkedés miatt, a környezeti feltételek korábban válnak alkalmassá a költésre, ami ugyancsak korábbi tavaszi érkezést eredményezhet. Az utóbbi évtizedekben tapasztalható változások Európa nem minden területén egyformák. Például az utóbbi évtizedekben a füstli fecske (*Hirundo rustica*) érkezési ideje az Egyesült Királyságban korábbra tolódott, addig Csehországban későbbre (Sparks et al. 1999 in Hüpopp & Hüpopp 2003), mely különbségben a NAO hatása is megnyilvánulhat. A Kárpát-medence területén a vonulás fenológiai változások nem mutatnak összefüggést a NAO indexszel (Kiss et al.

2009). A különböző európai populációk, és azokon belül a különböző korú és ivarú egyedek is eltérően viselkedhetnek, másként reagálva a klímaváltozás hatásaira (Tøttrup et al. 2006 a).

Csak kevés tanulmány foglalkozik a biometriai tulajdonságokban megfigyelhető közép-, és hosszútávú változásokkal (Kovács et al. 2011). Például Salewski et al. (2010) és Yom-Tov et al. (2006) az énekesmadaraknak a klímaváltozás következtében történt testtömeg és szárnyhossz változásait a Bergmann-szabállyal, illetve az Allen-szabállyal magyarázzák. Pedig a változások ezekben a paraméterekben jelezhetik a megváltozott vonulási viselkedést is, vagy az eltolódásokat a fajok elterjedési területeiben (Kovács et al. 2011). Ahogyan azt Huntley és munkatársai (2007) klímaszcenáriók alapján jósolják a következő évtizedekre: sok európai énekesmadár faj költőterülete észak felé fog tolni, de feltehetően ez a folyamat már elkezdődött. Az alap hipotézis ebben a felvetésben, hogy a hosszabb, hegyesebb szárnyú madarak kisebb energia befektetéssel tudnak hosszabb távot megtenni a rövidebb szárnyú fajtársaikhoz képest (Lockwood 1998). Így a faj, különböző populációinak eltérő lehet a szárnyalakja és hossza aszerint, hogy mekkora utat tesznek meg vonulásuk során (Gaston 1974, Tiainen 1982, Tiainen & Hanski 1985, Csörgő & Lővei 1986). Például a cserregő nádiposzáta északon költő populációinak nagyobb az átlagos szárnyhosszuk, mint a délebben költőké (Peiró 2003).

Célok

Jelen dolgozatban arra szeretnék válaszolni, hogy milyen különbségek vannak a többé-kevésbé eltérő vonulási stratégiájú közel rokon fajok között a tavaszi és őszi vonulás során, milyen mértékű a korcsoportok közötti különbség, és mutatkozik-e valamilyen értelmezhető hatás a vizsgált fajok biometriai jellemzőiben?

1. Arra kerestem választ, hogy milyen a fajok vonulási stratégiája?
2. Van-e összefüggés a vonulás időzítése és a biometriai tulajdonságok (pl.: szárnyhossz) között?
3. Van-e különbség a tavasszal és ősszel átvonuló állomány biometriai jellemzőiben?
4. Milyen változások történtek az elmúlt két évtizedben: a fajok tavaszi és őszi vonulásának időzítésében?
5. Milyen változások történtek az elmúlt két évtizedben: a fajok biometriai jellemzőiben (szárnyhossz, testtömeg, raktározott zsírmennyiség)?

6. Vannak-e esetleges eltérések a vonulás fenológiájában és a biometriai tulajdonságok változásában kor-, és ahol lehetséges volt az elkülönítés, ott az ivarcsoportok között?

Feltételezzük, hogy a globális környezeti változások hatással vannak azokra a paraméterekre, amik meghatározzák a vizsgált fajok vonulási viselkedését. További hipotézis, hogy a fenológiai és biometriai változások felmérésével egy Közép-Európai pihenő helyen hozzájárul ahhoz, hogy megértsük a populációs szintű vonulási viselkedését a különböző fajoknak, illetve az olyan globális folyamatok, mint a klímaváltozás ezen fajokra gyakorolt lehetséges hatásait.

Anyag és módszer

Vizsgálati terület

A vizsgálatok a Duna-Ipoly Nemzeti Parkhoz tartozó Ócsai Tájvédelmi Körzet Öreg-turjának nevezett részén, az Ócsai Madárvárta területén (É.sz. 47° 15'– K.h. 19° 15') folynak. A turjánosok egy délkeleti irányú Duna-ág feltöltődésével keletkeztek. A terület a Natura 2000 hálózat része, és a Ramsari Egyezmény, a vizes élőhelyek védelmét szolgáló nemzetközi természetvédelmi kezdeményezés védelmét is élvezi. A terület az ócsai lápmedence déli részét mintegy 10 km hosszúságban foglalja magában, sík terület, átlagos tengerszint feletti magassága 100 m körüli. A terület talajviszonyait döntően a víz és a vegetáció összetétele határozza meg, a tőzegképződés és a tőzeg-felhalmozódás folyamata ma is tart. A tőzeg nagy részét a védetté nyilvánítást (1979) megelőzően már kibányászták, főként az Öreg-turján nevű részen.

A terület fokozottan védett természeti értékű. A tájvédelmi körzet nádasokkal, kaszálórétekkel és égeres láperdővel tagolt, és ezen mozaikossága révén számos növény- és állatfajnak ad otthont (Füri 2007). A madarak kiemelkedő fajgazdagságban vannak jelen, egész évben egymást váltják a területen az átvonuló, fészkelő vagy éppen itt áttelelő madárfajok, így a rendszeres madármegfigyelések nemcsak a vonulási időszakban, hanem a fészkeléskor és télen is zajlanak.

A madarak mind a tavaszi, mind az őszi vonulási időszakban standard körülmények között lettek befogva. Ehhez évente ugyanazon a helyen felállított 75 db japán típusú függönyhálót használtunk. A befogott madarakat egyedileg jelöltük, és számos biometriai adatukat feljegyeztük az Actio Hungarica protokolljának megfelelően (Szentendrey et al. 1979). Minden madár a vizsgálati területen lett szabadon engedve. A két korcsoportot (fiatal: első éves, öreg: második naptári évében levő vagy annál öregebb) a toll kopottsága alapján határoztuk meg (Svensson 1992), és az elemzések során külön kezeltük.

A Madárvárta munkarendje alkalmazkodik a madarak vonulási és költési periódusaihoz, a legintenzívebb munka március és április, valamint július és november között, a két vonulási időszakban zajlik. A költési időszakban (április 15 - június 10) a CES program keretében a fészkelő állomány felmérése történik, ekkor csak délig van hálózás meghatározott napokon. A hálózás szünetel nagy melegben (28°C fölött), erős szélben vagy csapadékhullás (eső, ónos eső, hó) esetén.

Vizsgált fajok

A vizsgálatokban különböző vonulási stratégiájú rokon fajok szerepelnek: barátposzáta (*Sylvia atricapilla*), kerti poszáta (*S. borin*); foltos nádiposzáta (*Acrocephalus schoenobaenus*), cserregő nádiposzáta (*A. scirpaceus*), énekes nádiposzáta (*A. palustris*); sisegő füzike (*Phylloscopus sibilatrix*), fitiszfüzike (*Ph. trochilus*) és kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*), szürke légykapó (*Muscicapa striata*) adatait használtuk. Azért ezt a kilenc fajt vettük be az elemzésbe, mert ezekről a fajokról volt elegendő adat az ócsai adatbázisban minden évben, ami elengedhetetlen a hosszútávú vonulás fenológiai változások vizsgálatához. Ezek közül a madarak közül is főként a hosszútávú vonulókat vontuk be a vizsgálatba, mivel a globális változásokra a hosszútávú vonuló fajok a legérzékenyebbek. Ezért természetvédelmi szempontból ezeknél a fajoknál a legfontosabb a változások nyomon követése. Azért választottunk különböző fajcsoportokat, mert a vizsgálatot külön érdekessé teszi, hogy milyen különbségek lehetnek a vonulás fenológiai változásokban az egy fajcsoportba tartozó közelrokon fajok között. Különböző élőhelyeken költő, más táplálkozási stratégiájú fajcsoportok bevonásával a globális változások hatásai jobban kimutathatóak. A kilenc vizsgált faj közül csak a barátposzátnak vannak a Mediterráneumban is telelőterületei, a többi Afrika Szaharától délre fekvő részén telelő, tipikus hosszútávú vonuló. A cserregő nádiposzáta Kárpát-medencei populációja fordul elő a vizsgálati területen – bár a faj egész Európában elterjedt – az északabbra költő állományok legnagyobb része elkerüli a Kárpát-medencét (Cramp & Brooks 1992, Csörgő & Ujhelyi 1991, Nagy et al. 2009, Csörgő & Gyurác 2009d). A többi faj észak-európai állományai átvonulnak a Kárpát-medencén (Csörgő & Karcza 1998, Kiss et al. 2009, Miklay & Csörgő 1986, Csörgő et al. 2009).

A **barátposzáta** (*Sylvia atricapilla*) széles körben elterjedt a Palearktikumban. Az ivarak elkülöníthetők tollazat alapján: a hímek fejtetője fekete, míg a tojóké és a fiataloké barna.

A déli populációk rezidensek. Az északi és keleti populációk hosszútávú vonulók, az északi populációk Nyugat-Afrika országaiban (Mauritániától Guineáig, Nigériáig), a keleti populációk Etiópia vagy Tanzánia térségében telelnek. A Közép-Európaiak parciális, vagy obligát középtávú vonuló (Cramp & Brooks 1992). A hazákban költő állomány középtávú vonuló, a legnagyobb telelőterülete a Földközi-tenger keleti partvidéke, de a madarak a Mediterráneum egész területén áttelelhetnek. A Kárpát-medencén átvonuló barátposzátnak egy része északi eredetű, így hosszútávú vonulók (Csörgő & Gyurác 2009a). Változatos

élőhelyeken fészkel különböző fás-bokros társulásokban, kertekben, városi parkokban, Magyarországon is általánosan elterjedt.

Az őszi vonulás megkezdése előtt a fiatal madarak részleges, az öreg madarak teljes vedlést végeznek, és mindkét korcsoport tagjai a tavaszi vonulás előtt is cserélik a fedőtollaikat (Svensson 1992). A különböző vonulási stratégiájú populációk vedlése különböző, genetikailag meghatározott (Berthold et al. 1994). A szárnyhossz rövidtávon tapasztalt növekedésében az egyedi minőség mellett a vonulási stratégia is szerepet játszik, mivel vonuló populációk egyedei gyorsabban növesztik a tollaikat, ugyanis kevesebb idejük van a vedlésre, mint rezidens fajtársaiknak (de la Hera et al. 2009). Továbbá megfigyelhető, hogy a vonuló populációk egyedeinek, a gyorsabb növekedés miatt, rosszabb minőségű tollaik fejlődnek (de la Hera et al. 2009).

A barátposzáta a fészkelési időszakban rowarevő, azonban az őszi folyamán egyre több növényi táplálékot fogyaszt, telelőterületén pedig szinte kizárólag bogyókon él (Jordano et al. 1987). A gyümölcsök, bár fehérjében szegények, nagy arányban tartalmaznak szénhidrátot és telítetlen zsírsavakat, melyek fontosak a zsírraktározás során (Newton 2008).

Svédország déli részén az őszi vonulás időzítésének mediánja szeptember harmadik hetében van, míg Lengyelországban szeptember második hetének eleje (Franosson 1995, Nowakowski 1999). A Kelet-Európából a Kelet-Mediterráneumon átvonuló madarak, Cipruson késő augusztus és november között vannak legnagyobb számmal. A Kelet-Afrikában telelők márciusban indulnak vissza, Finnországba és Svédországba május közepétől érkeznek (Cramp & Brooks 1992).

Magyarországon az őszi vonulás a július végi, augusztus eleji diszperziós időszak után augusztus közepén kezdődik és szeptember első, vagy második felében tetőzik. A hazai fészkelők nagy része szeptember elejére elhagyja a Kárpát-medencét, míg az utolsó átvonulók novemberben találhatók meg, de enyhe időjárás esetén át is telelhetnek (Csörgő & Gyurácz 2009a).

Nyugat-Európában a barátposzáták tavaszi érkezése az elmúlt évtizedekben korábbra tolódott (Lungberg & Endholm 1982, Tøttrup et al. 2006 a, Hüppop & Hüppop 2011), hasonló eltolódás volt megfigyelhető Közép-Euráziában is (Askayev et al. 2009), és az őszi vonulás esetében is (Nowakowski 1999, Hüppop & Hüppop 2011).

A **kerti poszáta** (*Sylvia borin*) Nyugat-Palearktikus elterjedésű, a rokon fajok közül a legészakabbi előfordulású. Az utóbbi évtizedekben elterjedési területe észak felé nőtt.

Legjellemzőbb élőhelye a sűrű aljnövényzetű ligeterdő, de parkokban is előfordul. Minden populációja hosszútávú vonuló, a Szaharától délre változatos élőhelyeken telel (Cramp & Brooks 1992). A Kárpát-medencén átvonuló észak-európai költőállomány ősszel

déli irányba kezdi meg a vonulást, a vonulás legintenzívebb szakasza a Kelet-Baltikumban és Lengyelország területén is augusztus utolsó dekádja (Nowakowski 1999, Payevski 1999). Ezek az északi madarak az Appennini-félszigeten keresztül vonulva (Zink 1973, 1985) október második dekádjában jelennek meg a mediterrán térség délebbi részein (Fransson 1995, Grattarola et al. 1999), majd a Szaharát átrepülve decemberre érik el Nigéria területét (Ottosson et al. 2005). A kerti poszáta széles frontú vonuló (Berthold 1993), ami akkor állhat fent, ha a fészkelőterülete és a telelőterülete is elég kiterjedt egy fajnak, illetve az egyedei képesek átkelni a földrajzi akadályokon és nem követnek speciális vonulási útvonalakat. Vonulási útján több nagy földrajzi barriert (Földközi-tenger, Szahara, Száhel-övezet nagy része) kell átrepülnie egyhuzamban, ehhez jól kell időzítenie a vonulást. A faj, különböző populációinak vonulási iránya genetikailag meghatározott (Gwinner & Wiltschko 1978). A nyugati és a középső területekről származók az Ibériai-félszigeten keresztül, az északi és keleti területekről származók az Appennini-félszigeten keresztül vonulnak (Zink 1973-1985). A leggyorsabban vonuló énekesmadarak egyike (Fransson 1995). A visszafogási adatokból úgy tűnik, hogy a legészakabbi területeken fészkelő madarak telelnek Afrika legdélebbi részein, tehát a faj „bakugrás” vonulási stratégiájú (Berthold & Terrill 1988). Az eddigi ócsai vizsgálatok alapján Magyarországra az első madarak április végén érkeznek, a vonulás csúcsa május közepén van. Az eredmények szerint már az áprilisban érkező első példányok is foglalhatnak territóriumot, ugyanakkor még május második felében is lehetnek átvonulók (Csörgő & Gyurác 2009b).

Az utóbbi évtizedekben elterjedési területe észak felé nőtt (BirdLife International 2004). Szimulációk predikciói alapján a klímaváltozás hatására az európai állomány elterjedése még tovább fog észak felé tolódni a következő században (Huntley et al. 2007).

Ősszel a zsírraktár elégtelensége, vagy a túl késői vonulás a madarak pusztulását jelentheti (Biebach 1990). A kerti poszáta a rovarok eltűnése után növényi táplálékra, őszi termésekre tér át (Jordano 1987), így a nagy cukortartalmú táplálékok fogyasztásával és ennek zsírrá alakításával tudja növelni a raktározott zsírmennyiségét.

Az őszi vonulás során a skandináviai madarak egy része képes a vonulási útvonal mentén további táplálékfelvétel nélkül átrepülni az európai kontinens nagy részét, ezért az egyre északabbi pihenő területeken megfogott madarak átlagos testtömege egyre kisebb (Ellegren & Fransson 1992). A skandináviai madarak a kontinens nagy részét átrepülve, az első pihenőhelyre érkezve kisebb testtömegűek, mint a helyi, vagy a közelebbi területekről érkezők. A pihenőhelyeken – a visszafogott madarak testtömeg változásai szerint - feltöltik zsírraktáraikat, mivel a vonulás során a táplálkozó helyre érkező, madarak kisebb testtömegűek az első befogáskor, mint pár nappal később visszafogásukkor (Fransson et al. 2008).

Egy korábbi tanulmány szerint a vizsgálati területen fogott madarak annyi raktározott zsírral rendelkeztek, ami kb. egyharmaduknak volt elégséges (kb. 1000 madár adata szerepel a vizsgálatban) Észak-Afrika eléréséhez. A többség délfelé haladva tovább kellett, hogy gyarapítsa testtömegét (Csörgő & Karcza 1998).

Három hosszútávú vonuló **Acrocephalus** faj adatai kerültek a vizsgálatba: a foltos a cserregő és az énekes nádiposztátáé. A három faj fészkelési habitat preferenciája különböző. A cserregő nádiposztátáé jellemző élőhelye a zárt, homogén nádas, a foltos nádiposztátáé a heterogén nádas, az énekes nádiposztátáé a nádasok külső, kétszikű növényekben gazdag szegélyvegetációja. A zárt nádas tavasszal korábban alkalmas a fészkelésre, mint a külső zonáció, mivel ez utóbbit többnyire kétszikű, lágyszárú növények (pl. nagy csalán (*Urtica dioica*), sédkender (*Eupatorium cannabinum*), aranyvessző (*Solidago spp.*)) alkotják, és ezek hajtásai csak később érik el azt a magasságot és sűrűséget, ami szükséges a fészkek megtartásához és elrejtéséhez (Cramp & Brooks 1992, Csörgő 1995). A cserregő nádiposztátáé költési időszaka hosszú, gyakran van sikeres pót- és másodköltése. A foltos és az énekes nádiposztátáé csak egyszer költ (Cramp & Brooks 1992).

Európai elterjedési területük jelentősen átfed, azonban az élőhelyük, telelőterületük, valamint vonulási és szaporodási stratégiájuk eltérő (Cramp & Brooks 1992, Kelly et al. 2001, Lemaire 1977).

A **foltos nádiposztátáé** egész Európában elterjedt, alfajokra nézve monotipikus faj, teljes elterjedési területe faj szintjén van definiálva. A legkisebb méretű egyedek az elterjedési terület nyugati részén, míg a legnagyobbak a keleti és északi határon találhatóak meg (Cramp & Brooks 1992, del Hoyo et al. 1992). Széles fronton vonul, a Szaharától délre telegyűl, a sivatagot hosszú, non-stop repüléssel szeli át, a természetes akadályokat nem kerüli ki, hanem átszeli (Saurola 1981, Koskimies & Saurola 1985, Busse 1987). Ezt az teszi lehetővé, hogy a zsírnélküli testtömegének akár több mint 100%-át elérő zsírtartalékot képes gyűjteni. Az észak-európai madarak fontos pihenő- és zsírfelhalmozó helyei Skandinávia déli partjainál és a Baltikumban vannak (Koskimies & Saurola 1985, Chernetsov 1996), innen a madarak nem képesek a telelőterületig repülni, ezért be kell iktatniuk egy pihenőt, nagyrészt a Kárpát-medencében (Csörgő & Ujhegyi 1991, Gyurácz & Bank 1995). Nem territoriális a pihenőhelyeken (Bibby & Green 1981) és kevésbé territoriális a telelőterületen, összehasonlítva a másik két vizsgált *Acrocephalus* fajjal (Cramp & Brooks 1992). A madarak áprilisban érkeznek a vizsgálati területre, és szeptemberben (öregék), vagy októberben (fiatalok) hagyják el azt utolsók. Az foltos nádiposztátáé északi populációiból származó egyedek keresztülvonulnak a Kárpát-medencén a cserregő nádiposztátáéval ellentétben, a megfogott madarak ezért számos, a vonulás más stádiumában lévő, populációból származnak (Csörgő & Gyurácz 2009c).

A rokon fajok közül ennél figyelhető meg a legdrasztikusabb állomány-csökkenés (BirdLife International 2004). Nagy-Britanniában is folyamatos egyedszám-csökkenés figyelhető meg ennél a fajnál, aminek feltehetően köze lehet a Száhel övezet szárazodásához, mivel az évek közötti egyedszámbeli ingadozások követték a Száhel zóna csapadékos éveinek váltakozását (Peach et al. 1991, Foppen et al. 1999). A jövőben az európai fészkelő-állomány csökkenése és északkelet felé tolódása várható klímaszcenáriók alapján (Huntley et al. 2007).

A **cserregő nádiposzáta** Európa északi és nyugati részén fészkelő populációi délnyugati irányba vonulnak az Ibériai-félszigeten át Afrikába, és a Szenegáltól Nigériáig elterülő területen telelnek. Európa keleti részéről a Közel-Keleten át jutnak Kelet-Afrikába (Chernetsov 1998, Dowsett-Lemaire & Dowsett 1987, Fransson & Stolt 2004). A két különböző útvonalat használó madarak fészkelési területe között nem éles a határ, a Morva- és a Kárpát-medence területén az átfedő zónába esik (Zink 1973-1985, Schlenker 1988, Csörgő & Ujhelyi 1991, Csörgő & Gyurác 2009d). A visszafogások eloszlása alapján az északi területeken költő madarak sem a tavaszi, sem az őszi vonulás alatt nem kelnek át a Kárpát-medencén. Az itt fészkelő populációhoz tartozó madarak mind a keleti, mind a nyugati vonulási útvonalat használhatják (Csörgő & Ujhelyi 1991, Csörgő & Gyurác 2009d). A Magyarország különböző területein jelölt madarak megkerülési helyei között nincs különbség – a legkeletibb gyűrűző állomáson jelölt madár is használhatja a nyugati útvonalat és fordítva – ezért valószínű, hogy a Kárpát-medencén belül teljesen kevert állomány él, a két utat használók aránya nem ismert, de a keleti útról több a visszafogás (Csörgő & Gyurác 2009 d). A vonulás megkezdése előtt a cserregő nádiposzáta általában nem halmoz fel nagy tartalék zsírmennyiséget, mivel kis lépésekben, a nagy mediterrán földhidakon keresztül vonul (Bolshakov et al. 2003, Schaub & Jenni 2001). Tartalék zsírt csak a földrajzi barrierék előtt gyűjt (Balanca & Schaub 2005, Chernetsov 1998, Csörgő et al. 2000). Mind tavaszi, mind az őszi vonulása nagyon elhúzódnak. Őszi vonulásuk július végén kezdődik és október közepéig tart, az első madarak tavasszal áprilisban jelennek meg, de a vonulók még május második felében is feltűnhetnek. A fiatalok vonulása később kezdődik és elnyújtottabb, az öreg madarak gyorsabban kevesebb megállással vonulnak (Akriotis 1998). Az októberi madarak feltehetően másodköltésből származnak (Literák 1994, Gyurác et al. 2004, Csörgő & Gyurác 2009 d).

Hazai állománya stabil, az északi területek populációi terjeszkedőben vannak (BirdLife International 2004), az előrejelzések szerint az észak felé terjedés folytatódni fog (Brit-szigetek és Skandinávia területén), míg a délebbi állományok csak foltokban maradnak meg (Huntley et al. 2007)

Az **énekes nádiposzáta** és a cserregő nádiposzáta elkülönítését nehezíti, hogy gyakran hibridizálnak. Csak több bélyeg együttes használatával (pl.: talphossz, második evező bemetszésének hossza) lehet megbízhatóan határozni őket. A nemeket külső bélyegek alapján egyik fajnál sem lehet elkülöníteni (Svensson 1992).

Az énekes nádiposzáta az alfajokat tekintve monotipikus faj, Európa nagy részén fészkel. Tölcsérvonuló, elterjedési területének minden részéről Afrika délkeleti részére vonul. Afrika keleti részén a vonulási útvonal nagyon összeszűkül, és keskeny sávban vezet a Zambiától, Malawitól egészen a Dél-Afrikáig húzódó telelőterületre (Dowsett-Lemaire & Dowsett 1987). A cserregő nádiposzáatától eltérően az énekes nádiposzáta nagy lépésekben vonul, ezért nagy zsírtartalékkal indul útnak (Dowsett-Lemaire & Dowsett 1987, Csörgő et al. 2000, Thorup & Rabøl 2001). Az Európa észak-nyugati területén fészkelő énekes nádiposzáta a cserregő nádiposzáttal ellentétben, átvonulnak a Kárpát-medence területén (Csörgő & Ujhelyi 1991, Csörgő & Gyurác 2009 e). Ősszel a legkorábban elvonuló nádiposzáta faj. Vonulásuk már július második felében elkezdődik. Az öreg madarak korábban elvonulnak (augusztus végéig), mint a fiatalok (szeptember vége, Gyurác et al. 2004, Csörgő & Gyurác 2009 e). Afrikába átkelve augusztus-szeptemberben a Vörös-tenger és Szudán térségében tartózkodnak, ahol hosszabb időt töltenek és keskeny sávban Kenyán átvonulva decemberre érik csak el a telelőterületeket (Pearson & Lack 1992). A telelőterületén is territóriumot tart és mindkét korcsoport teljes vedlést végez (Kelsey 1989 a, Svensson 1992). Tavasz vonulása márciusban kezdődik, gyorsabb, mint az őszi. Tavasszal nincsenek megkerülései a Mediterrán régióban, ezért valószínű folyamatos repüléssel teszi meg a távot (Dowsett-Lemaire & Dowsett 1987, Kelsey et al. 1989). A rokon fajok közül a legkésőbb érkezik vissza, április legvégén jelenik meg először (Csörgő & Gyurác 2009e).

A faj egyedszáma az utóbbi évtizedben csökkenő tendenciát mutat Nyugat-Európában, de a többi állománya stabil, sőt északon növekszik (Kelsey 1989 b, BirdLife International 2004). A predikciók szerint a faj elterjedési területe északkelet felé szélesedik, de számos nyugati és déli költőterületről eltűnik (Huntley et al. 2007).

Általánosságban a három faj tavaszi és őszi vonulásának időzítése korábbra tolódott az elmúlt évtizedek európai vizsgálatait szerint (Bergmann 1999, Cotton 2003, Hüppop & Hüppop 2003, Jonzén et al. 2006, Spottiswoode et al. 2006, Tøttrup et al. 2006 a, Péron et al. 2007).

A *Phylloscopus* fajok nagy számban költenek a Nyugat-Palearktikumban. A legelterjedtebb fajok: a **csilpcsalpfüzike** (*Ph. collybita*), a **fitiszfüzike** (*Ph. trochilus*) és a **sisegő füzike** (*Ph. sibilatrix*). A csilpcsalpfüzike adatai nem szerepelnek a jelen dolgozatban, a továbbiakban részletesen a másik két gyakori *Phylloscopus* fajjal foglalkozom. Az ivarcsoportok tollazat alapján egyiknél sem különíthetők el (Svensson 1992). A két vizsgált

fajnál megfigyelhető az ivari dimorfizmus a testméreteken: a hímek szárnyhossza nagyobb, mint a tojóké (Tiainen & Hanski 1985). Ennek ellenére az ivarok nem különíthetők el egymástól, mivel a területen átvonuló madarak különböző európai költő populációkból származnak, melyek szárnyhossza ugyancsak különbözik, így nem használtuk az ivarcsoportokat az elemzések során. Mindkettő kistermetű, hosszútávú vonuló madár, telelőterületük Afrika trópusi esőerdő zónájában található (Cramp & Brooks 1992).

A sisegő füzike alfajokra vonatkozóan monotipikus faj, zárt lombdombokban és lombegyes fenyőerdőkben költ. A fitiszfüzike Európa-szerte mindenütt, különböző fajösszetételű erdőkben fészkel.

Mindkét faj valamennyi populációja hosszútávú vonuló, a Szaharától délre telelnek. Nagy különbség van a két faj vedlési stratégiája között. Amíg a sisegő füzike egyszer egy évben a telelőterületen vedlik, addig a fitiszfüzikének van egy második teljes vedlése a költés után (Svensson 1992). A tavaszi vonulásuk április elejétől május elejéig tart, az őszi vonulási csúcs augusztus közepén van. A hazai állomány telelőterülete ismeretlen. Az Appennini-félsziget fontos szerepet játszik a pihenőhelyek tekintetében a vonulás során (Miklay & Csörgő 1991), mivel a visszafogások nagy része innen származik (Zink 1973, Csörgő & Gyurácz 2009 f).

A Kárpát-medencén ősszel átvonuló fitiszfüzike Skandináviában és a Baltikumban költ: Finnországban, közép és észak Svédországban, Litvániában és Oroszország északnyugati peremén, majd tőlünk délnyugati, vagy délkeleti irányban vonulnak tovább (Csörgő & Gyurácz 2009 g). Tavasszal az első egyedek március végén érkeznek, a vonulási csúcs április közepén van. Az őszi vonulás július végén, vagy augusztus elején és szeptember elején a legintenzívebb. A magyar állomány telelőterülete ismeretlen (Csörgő & Gyurácz 2009 g).

Az északi költő fitisz- és a sisegő füzike populációk szárnya átlagosan hosszabb és hegyesebb, mint a délebbi költőké (Fonstad & Hogstad 1981, Lindström et al. 1996).

Az elmúlt évtizedben a sisegő füzikék száma lecsökkent Lengyelországban, a fészekpredáció miatt, ott ahol a rágcsálók száma megnövekedett (Wesołowski et al. 2009). Nagy-Britániában a Száhel zónában telelő fajok egyedszáma lecsökkent a 80-as években a további évekhez képest, ez a csökkenés a fitiszfüzike esetében tovább folytatódik (Peach et al. 1995). Mindkét faj elterjedési területe észak felé tolódása várható a predikciók alapján, a sisegő füzike a déli fészkelő-területeinek feléről, míg a fitiszfüzike a mostani élőhelyeinek 40%-ról lehet, hogy el fog tűnni ebben a században (Huntley et al. 2007).

A **kormos légykapó** a Nyugat-Palearktisz északi és nyugati részén elterjedt faj, költőterületének déli határát az Alpok és a Kárpátok képezik (Cramp & Brooks 1992). Másodlagos odúköltő, lomb- és fenyőerdőkben egyaránt költ (Cramp & Brooks 1992).

Hosszútávú vonulása miatt gyakran kiszorul a természetes odúkból a többi olyan rövidtávú, vagy nem vonuló odúköltő faj miatt, mint például a szécinege (*Parus major*) (Both & Visser 2001). Mesterséges odútelepek létrehozásával megnövelhető az elterjedési területe, mint ahogy erre Angliában is volt példa (Hagemeijer & Blair 1997 in Török 2009).

Tollazata alapján a két ivar jól meghatározható már a postjuvenilis vedlése után is (Svensson 1992). Territoriális poligám faj, a legrátermettebb hímek politerritoriálisak is lehetnek (Cramp & Brooks 1992).

Táplálékának nagy részét rovarok teszik ki, a költési időszakban főként hernyók. Nyár végén és a vonuláskor növényi eredetű táplálékot is fogyaszt, ha nem áll rendelkezésre elegendő állati eredetű (Cramp & Brooks 1992).

Hosszútávú, gyors vonuló, áprilisban és májusban érkezik költőterületeire. Augusztusban, illetve szeptemberben indul vissza Afrikába, a telelőterülete Guineától Ghánáig húzódó területek erdős szavannái és galériaerdei. Az őszi vonulás során a két legjelentősebb pihenő helye az Ibériai-félsziget és az Appennini-félsziget északi része. Az egyedek itt is foglalnak territóriumot, feltöltik zsírraktáraikat, testtömegük átlagosan 12%-kal is gyarapodhat naponta (Veiga 1986 in Cramp & Brooks 1992). Ezekről a helyekről indulva non-stop repüléssel haladnak keresztül a Mediterráneumon és a Szaharán (Bibby & Green 1980, Veiga 1986 in Cramp & Brooks 1992). Telelőterületén is territóriumtartó (Salewski et al. 2002).

A kormos légykapó európai állománya az 1980-as évektől kezdve enyhe csökkenésnek indult (BirdLife International 2004). Predikciók azt mutatják, hogy 2100-ra a faj Skandinávia, a Brit-szigetek északi része és az Alpok kivételével egész Európából eltűnhet (Huntley et al. 2007).

A szürke légykapó a Palerktisz középső és nyugati részén széles körben elterjedt, hazánkban is költő faj (Cramp & Brooks 1992). Változatos élőhelyeken költ, még az olyan emberi zavarás alatt álló területeken is, mint parkok, mezőgazdasági területek.

Az ivarok a tollazat alapján nem különíthetők el (Svensson 1992). Monogám párosodási-rendszer jellemző rá, ritkán poligám. A költési időszak Nyugat- és Közép-Európában május közepén, június elején kezdődik (Cramp & Brooks 1992).

Hosszútávú, gyors vonuló, tavasszal egyike a legkésőbb érkező fajoknak. Május-június között érkezik vissza kelet-európai költőhelyeire és augusztus – szeptemberben vonul azokról el. A nyugat-európai költőpopulációk délnyugati irányban átvonulnak az Ibériai-félszigeten, míg a közép-európai és skandináv állomány délkeleti irányban, az Appennini-félszigeten, valamint az Égei-tengeren át haladnak telelőterületük felé. Az őszi vonulás során a főbb pihenőhelyeik az Ibériai-és Appennini-félszigeten, Afrikában Szudán és Csád régiójában vannak. A telelőterületei Afrika Szaharán túli részén: Nyugat-Afrikában és a

Kongó-medencében találhatóak, de akár még Dél-Afrikáig is elvonul (Cramp & Brooks 1992). A telelőterületeken nem territoriális, de területhű, az egyedek jelentős része ugyanarra a helyre tér vissza a következő évben (Salewski et al. 2002.). Tavasszal fő pihenő területük a Mediterráneum, ahol a Szaharán való átkelés után állnak meg zsírraktáraikat feltölteni (Cramp & Brooks 1992).

Az 1960-as évektől kezdődő egyedszám csökkenését több európai országban, mint például Nagy-Britanniában (Peach et al. 1995, 1998, Freeman & Crick 2003) megfigyelték. A hosszútávú gyűrűzési adatsorok az északi- és a közép-európai populációk csökkenését támasztják alá (Hagemeijer & Blair 1997 in Török 2009). Ennek oka az élőhelyük átalakulása és az intenzív mezőgazdaság miatt a táplálékául szolgáló rovarpopulációk lecsökkenése lehet (BirdLife International, 2004). A jövőben a faj elterjedésének észak felé tolódása várható (Huntley et al. 2007).

A Németország területén átvonuló, zömében Skandináviában költő populációik esetén mindkét légykapó faj érkezése korábbra tolódott tavasszal az utóbbi 41 év alatt, a kormos légykapó 6,4, míg a szürke légykapó 10,6 nappal (Hüppop & Hüppop 2003). Ezzel szemben svéd vizsgálatok a kormos légykapó esetén nem mutattak ki eltolódást, míg a szürke légykapónál 4,8 napos korábbra tolódást figyeltek meg az elmúlt 45 év során (Stervander et al. 2005). Capri-szigetén, az egyik jelentős tavaszi pihenőhelyen Olaszország déli részén, egy 19 éves adatsor alapján a kormos légykapó és a szürke légykapó tavaszi érkezése átlagosan korábbra tolódott (Jonzén et al. 2006). Ősszel Dániában mindkét faj esetén az utolsó induló egyedek időzítése 1976 és 1997 között korábbra tolódott (Tøttrup et al. 2006 a).

Vizsgált fajok adatai

Az elemzések során csak az első befogási adatokat használtuk, ezért minden madár adata csak egyszer szerepel. A tollazat alapján két ivarcsoport lett elkülönítve (Svensson 1992): az első naptári éves madarak, amik a kirepülés évében lettek megfogva, alkotják a fiatalok csoportját, az ezeknél idősebbek az öregek csoportját. A madarakat az evező tollak kopottsága, a színezet és az *Acrocephalus* fajoknál a nyelvfoltok alapján különítettük el. Ezeket a csoportokat külön kezeltém az elemzések során, mivel számos vizsgálat kimutatta, hogy az eltérő korcsoportok másképp reagálnak a vonulás során történő változásokra (Saino et al. 2004). Minden madarat ugyanaz a néhány ember mér le az Actio Hungarica standard módszerét használva (Szentendrey et al. 1979). A gyűrűzők rendszeresen összemérnek, kiküszöbölve ezzel a mérők közötti eltérés hibáját, tehát ismételhetők a különböző személyek által végzett mérések. A jobb szárnyhossz (milliméter pontossággal, vonalzóval mérve) és a testtömeg adatok (tizedgrammos pontossággal, digitális mérleggel mérve)

minden madárnál rögzítve lettek. A testtömeg a napszak során jelentős mértékben változhat, de mivel a madarak befogása a teljes napszak során történik, ezért nincs ebből adódó torzítás a testtömeg adatokban. Az ősszel mért szárnyhossz értékek torzítottak lehetnek a kopás miatt, mivel sok vizsgált faj teljes vedlését, amikor a repüléshez használt evező és kormánytollakat kivedlik, a telelőterületen végzi. Ezért csak azoknak a madaraknak az adatait használtam, amik kopás értéke 0 (nincs látható károsodás a tollakon), vagy 1 (csak kicsi károsodás látható) volt, az Actio Hungarica 0-3 között mozgó kopás becslési skáláján. A raktározott zsírmennyiség becslése vizuálisan történik egy 0-8 közötti skálán (Kaiser 1993). Azoknak a madaraknak az adatait használtam az elemzések során, melyek becsült zsír értéke, a testtömeg és a zsír kapcsolatát tekintve, beleesett a Kaiser skála lineáris szakaszába.

Az elemzés során 1984-2011 között fogott 13049 öreg és 39391 fiatal barátposzáta adatait használtam fel, melyek február és november között lettek befogva. A kerti poszátaik közül április és október között befogott 1968 öreg és 4975 fiatal madár rekordját használtam. A barátposzátaánál az ivarok is el lettek különítve a fejtető tollazat színe alapján (Svensson 1992).

Az *Acrocephalus* fajok közül 12063 foltos, 12913 cserregő és 5409 énekes nádiposzáta 1989 és 2011 között felvett adatát használtam fel.

A *Phylloscopus* fajok 24 év (1988–2011) alatt felvett rekordjait használtam, ami 3550 sisegő füzike és 2812 fitiszfüzike első befogási adatát jelenti.

Továbbá az 1989–2011 között megfogott 2455 kormos légykapó és 2783 szürke légykapó adatait is felhasználtam. A kormos légykapónál az ivarokat is elkülönítettük mindkét korcsoportban (Svensson 1992).

A vonulás időzítésének meghatározása és változásainak detektálása különböző statisztikai módszerekkel

A vizsgált fajok közül hat költ a területen, ezért a folyamatos fogási események miatt, a tavaszi vonulás végének és az őszi vonulás kezdetének meghatározása nehéz. A fajok tavaszi vonulása részben átfedhet a költési periódussal. Míg az őszi vonulás esetén problémát okoz az is, hogy a költés utáni diszperziós mozgás következtében megjelenik egy, a területen főleg a fiatal kóborló madarak miatti fogási hullám is. Azért, hogy elkerüljem az ebből fakadó torzítást az *Acrocephalus* fajoknál, tavasszal, a június előtt befogott madarak adatait használtam a foltos és a cserregő nádiposzáta esetében, és a június 25-e előtt megfogott énekes nádiposzátaékat. Míg ősszel mindhárom faj esetében a július 10. után befogott madarak adatai lettek csak figyelembe véve. A július elején hirtelen megnövekedett

fogásszám egyrészt az intenzívebb fogású nyári gyűrűző táborok kezdetével, másrészt a fiatal egyedek kirepülésével hozható összefüggésbe (1. ábra). Az elemzésekből kizártam azokat a vonulási periódusokat (őszi, vagy tavaszi), ahol kevesebb, mint 10 madár lett befogva az adott fajból. Mivel a szürke légykapónak is van kis létszámú költő állománya a vizsgálati területen, a június közepe és július vége között fogott madarak ki lettek zárva a vizsgálatból, azért hogy csak az átvonuló egyedek adatai kerüljenek bele a mintába. A tavaszi vonulás végét és az őszi vonulás kezdetét az egyes években a *Sylvia* fajoknál úgy határoztam meg, hogy kernel simítással (Bowman & Azzalini 1997) egy-egy görbét illesztettem a két vonulási periódus fogási hullámaira, és a simított görbe becsült minimumpontjait tekintettem a tavaszi vonulás végének, illetve az őszi vonulás kezdetének.

A vonulás időzítésének meghatározásához vizsgálatunkban az érkezési idők évnapokban (az évnek hányadik napján lett először megfogva a madár) lettek megadva.

Számos módszert használnak a vonulás időzítésének becslésére, például az első madár érkezésének időpontját (Zalakevicius et al. 2006, Sparks et al. 2007, Cotton 2003), az érkezési idők átlagát (Hüppop & Hüppop 2003, Stervander et al. 2005) és mediánját (Coppack et al. 2006). Ezek a mérőszámok a mintavétel sajátosságai miatt sokszor nem adnak megbízható eredményt, és más a jelentésük. Az első madár érkezésének időpontja egyedfüggő, a populációt nem jellemzi jól. Az évenkénti átlagos érkezési idő hibája, hogy az extrém esetek, és hiányzó adatok erősen torzíthatják, amik a gyűrűzési adatsorokban jellemzően előfordulnak (Knudsen et al. 2007). Az érkezési idők mediánjának hibája, hogy érzékeny a hiányzó adatokra.

Pontosabb módszernek bizonyult, ha a vonulás időzítését az évenkénti fogásokra kernel simítással illesztett görbe csúcspontjának idejével becsültem (2. ábra) (Silverman 1986, Knudsen et al. 2007). A görbék csúcsainak helyeit minden kor, és ahol lehetett, ott ivar csoportra külön definiáltam. Ahhoz, hogy meghatározzam a változás mértékét az éves vonulási csúcsok időpontjában a vizsgálati periódus alatt, lineáris regressziót használtam. A becsült időzítésbeli eltolódást a regressziós egyenes segítségével számoltam ki. Ott lett figyelembe véve az eltolódás, ahol a regressziós egyenes meredeksége 0,05-ös szignifikancia szinten különbözött 0-tól.

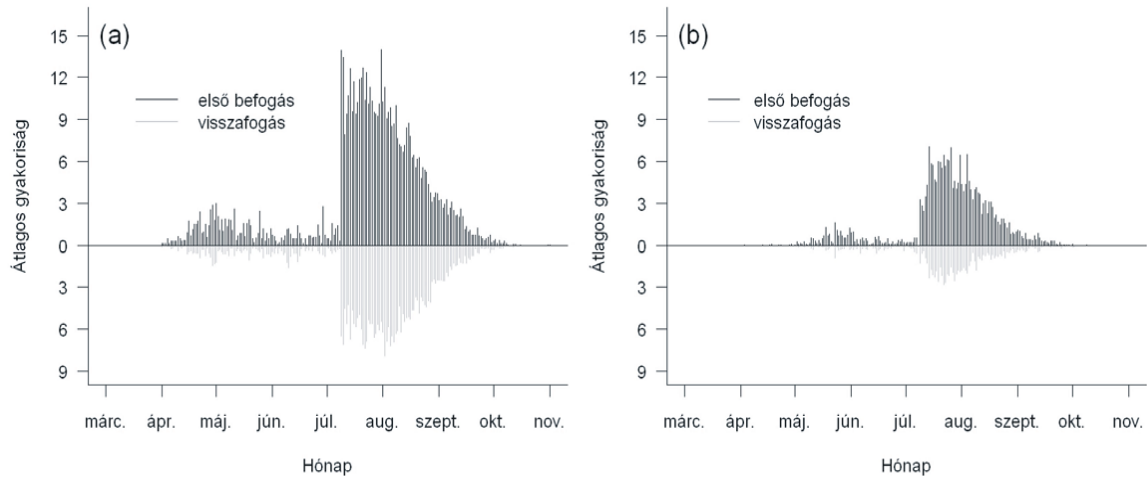
Minden faj esetében a populáció adott hányadának (10, 25, 50, 75, 90%-os) vonulás időzítésében bekövetkezett változásait lineáris és kvantilis regresszióval (Cade & Noon 2003) jellemeztem. Mindkét módszer előnye, hogy figyelembe veszi az évenként különböző egyedszámokat a becslésnél, viszont a hiányzó adatokra érzékenyek. A lineáris regresszió a pontok egyenestől mért távolságának négyzetösszegét minimalizálja, így a kiugró esetekre érzékenyebb, mint a kvantilis regressziós módszer, mely olyan egyenest illeszt, amelynek a pontoktól való súlyozott abszolút távolságainak összege minimális. A súlyok a választott

kvantilisnek megfelelőek, azaz például egy 25%-os kvantilis esetén, az egyenes alatti pontok súlya 0,75, az egyenes feletti pontok súlya pedig 0,25. Ezzel azt érhetjük el, hogy a pontok körülbelül 25 %-a az egyenes alá, 75%-a pedig fölé esik.

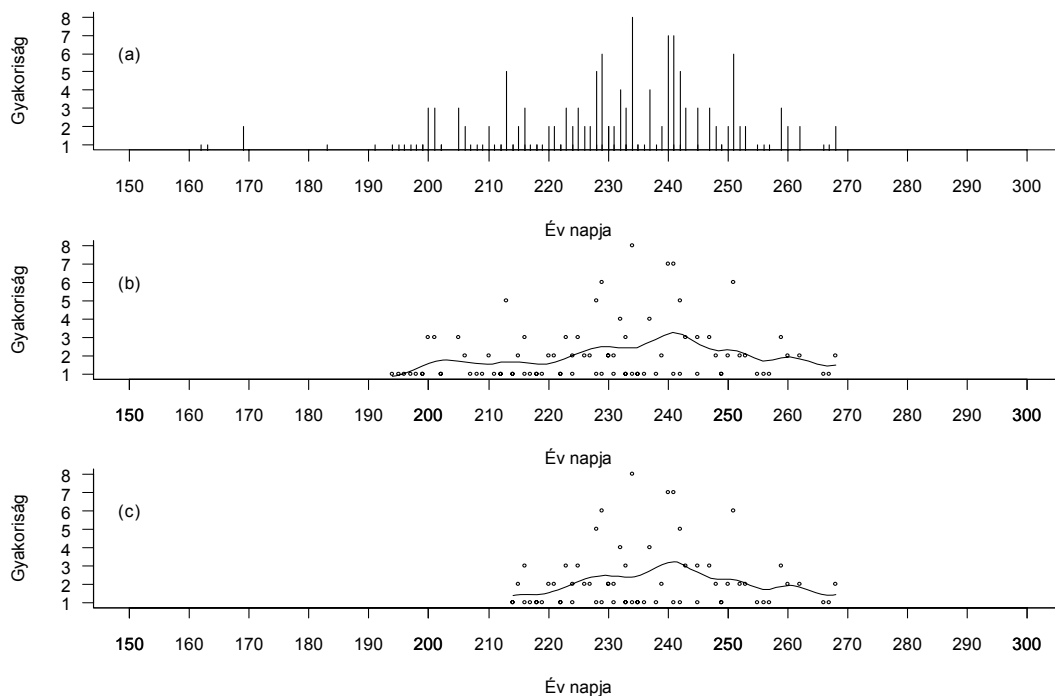
Kvantilis regresszióval részletesebb mintázatot kapunk a vonulás fenológiájáról. A különböző kvantilisok a különböző átvonuló populációkat reprezentálhatják, amik különböző választ adhatnak a változó környezetre, a kvantilis regresszió használatával így egy vonulási perióduson belül a különböző kvantilisokra akár ellentétes változást is detektálhatunk. A meredekségek interpretációja a lineáris regresszióéhoz hasonló: negatív előjelű meredekség korábbra tolódást jelent, pozitív előjelű meredekség a vonulás későbbre tolódását indikálja. Azokat a változásokat vettem figyelembe, ahol a kvantilis regresszió eredménye szignifikáns volt. Néhány kvantilis regressziós ábránál, a jobb átláthatóság érdekében (a nagy mintaelemszámok sok azonos értéke miatt a pontok egybeesnek, ami miatt nem rajzolódik ki a mintázat) jittereltük a pontokat. A jitterelés esetén egy bizonyos szórású és 0 várható értékű (beállítható) véletlen zajt adunk a mért értékhez. Lényege, hogy ha sok megfigyelésünk van, akkor az átlagok ugyanazok maradnak, de jobban kirajzolódik az, hogy hol mennyire sűrűn vannak a megfigyelések.

A kvantilis regressziós modellbe (az 50%-os kvantilist vizsgáltuk) kategóriális változóként bevettem a kor változót (öreg, vagy fiatal), hogy meg lehessen becsülni a fiatal és az öreg madarak időzítés változásaiban lévő különbségeket.

Spearman-korrelációval vizsgáltam az összefüggést a két *Sylvia* faj, és a barátposzáta két ivarcsoportjának vonulási csúcsainak változásában. A Spearman-féle korreláció használata azért indokolt, mivel nagy súllyal veszi figyelembe, ha szélsőséges években (mikor a madarak vonulásának időzítése a többi évhez képest nagyon korai, vagy nagyon késői) hasonlóan változik a két *Sylvia* faj, vagy a barátposzáta hímek és a tojók vonulásának időzítése, ami azt jelenti, hogy tényleg hasonlóan reagálhatnak, még az extrém környezeti változásokra is. Lineáris modellel teszteltem a különbségeket a barátposzáta két ivarcsoportjának vonulási csúcsában megfigyelhető trendekben.



1. ábra: A cserregő nádiposzáta (a) és az énekes nádiposzáta (b) átlagos napi fogási és visszafogási gyakoriságai a vizsgálati periódus alatt.



2. ábra: A 2008-ban fogott fiatal kerti poszták átlagos napi fogási adatai (a) és a fogási adatokra kernel simítással illesztett görbe a diszperziós hullám levágása előtt (b) és után (c)

Változások detektálása a biometriában

A biometriai jellemzők közül a vizsgálatában három változót vettem be, melyek a szárnyhossz, a testtömeg és a plusz raktározott zsírmennyiség. A továbbiakban a biometria változások elemzésén ezen tulajdonságok vizsgálatát értem. Azért a szárnyhosszat használtuk a testméret jellemzésére, mert a vonulási út hossza befolyásolja, így a szelekció erre a testméret-változóra közvetlenül hat. A szárnyhossz változás vizsgálatával a környezeti változásokra adott válaszok nyomon követhetők. A madarak időzítésének szárnyhossz- illetve tömegfüggését 50%-os kvantilis regresszióval jellemeztem. Ezzel a módszerrel azt vizsgáltam, hogy a vonulási hullámon belül, hogyan változik a madarak mérete, azaz van-e trend abban, hogy a nagyobbak, vagy a kisebbek jönnek-e korábban. A dolgozatban csak az 50%-os kvantilis változását adtuk meg, azért csak ez a kvantilis szerepel, mert a legtöbb esetben nem jelentős a trendek közötti különbség a különböző kvantiliseknél, így a további kvantilis megadása nem tartalmazna többletinformációt, a trendek így is nyomon követhetők.

A tavaszi és az őszi vonulás során befogott madarak átlagos szárnyhosszát és testtömegét Welch-féle két mintás t-tesztel vizsgáltam, a két vonulási hullám szárnyhossz eloszlásait simított hisztogramokkal ábrázoltam, és QQ-ábrával hasonlítottam össze (Reiczigel et al. 2007). A simított hisztogram egy folytonos változó sűrűségfüggvényét mutatja. Egy ábrára rajzolva a szárnyhossz-eloszlásokat felfedezhetjük a köztük lévő eltéréseket. Másik módszer a QQ-ábra két tapasztalati eloszlás-függvény összehasonlítására: ha a két eloszlás jól illeszkedik, akkor a pontok az $y=x$ egyenes közelében helyezkednek el. Az ábra azért praktikus, mert a pontok egyeneshez való illeszkedését szemrevételezéssel elég jól lehet látni (Reiczigel et al. 2007). A hosszú távú változásokat a biometriai jellemzőkben (szárnyhossz, testtömeg) lineáris regresszióval vizsgáltam.

A madarak kondíciójának tesztelésére először egy lineáris modellt építettem, amellyel azt vizsgáltam, hogy testtömeg hogyan függ a kondíciótól (zsírkategória), illetve a madár méretétől, amit a szárnyhosszal becsültem. A plusz raktározott zsírmennyiség úgy lett meghatározva, hogy megnéztem a különbséget az aktuális (megfigyelt) testtömeg és a lineáris modell (Reiczigel et al. 2007) alapján az adott testmérethez becsült 0-ás zsírhoz tartozó testtömeg között. A vizsgálati periódus alatti változásokat a plusz raktározott zsírmennyiségben a mintaelemszámmal súlyozott lineáris regresszióval határoztam meg.

Az átlagos szárnyhosszban és testtömegben történt változásokat lineáris regresszióval detektáltam. A kerti posztánál kvantilis regresszióval is vizsgáltam a szárnyhossz-eloszlásban történt változásokat. A szárnyhossz-eloszlásban megfigyelhető különbségeket a vizsgálati periódus korai (1984–1990) és késői (2002–2008) szakasza között simított

hisztrogrammal mutattam be. A vizsgálati periódus kezdetéről, illetve végéről vett pár év adatai elegendőek, hogy kiküszöböljük az évhatást, de elég messze vannak egymástól, hogy szemléltethessük a szárnyhossz-eloszlások különbségét.

Az *Acrocephalus* fajoknál további számítások is kellettek ahhoz, hogy felmérjem a változásokat a testtömegben és a szárnyhosszban, Welch-féle két mintás t-tesztel összehasonlítottam az átlagokat a vizsgálati periódus első és utolsó hét évében (a két periódus: 1984–1990 és 2005–2011). Tapasztalataink szerint hét év adatai elegendőek, hogy kiküszöböljük az évhatást, de elég messze vannak egymástól, hogy robosztus trendet mutassunk ki a testtömeg és szárnyhossz átlagokban (Kovács et al. 2009).

A statisztikai elemzésekhez az R 2.13.1 programot (R Development Core Team 2010), a kvantilis regresszióhoz pedig a „quantreg” csomagot (Koenker 2008) használtam. Az elfogadási szint $\alpha = 0,05$ volt az elemzések során, a statisztikai tesztek feltételeinek teljesülését mindig ellenőriztem.

Eredmények

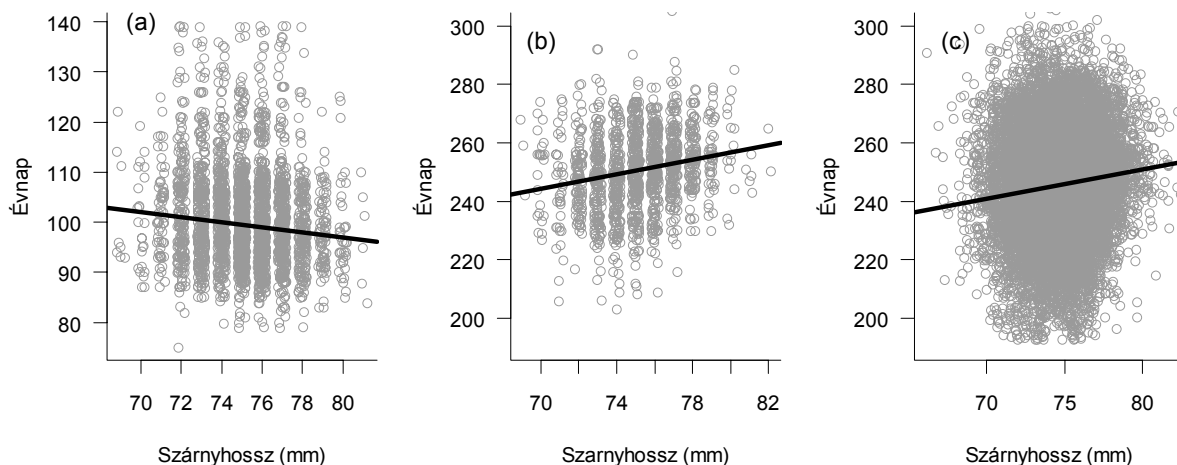
Vonulási stratégiák meghatározása szárnyhossz adatok felhasználásával

A barátposzáta és a kerti poszáta vonulási mintázata

A szárnyhossz adatok alapján végzett elemzések eredménye szerint egy vonulási perióduson belül tavasszal a hosszabb szárnyú barátposzáták érkeznek előbb mind a hímeknél, mind a tojóknál. Míg ősszel a rövidebb szárnyú barátposzáták érkeznek korábban mindkét ivarcsoportnál (1. táblázat, 3. ábra).

1. táblázat: Az érkezési idő és a szárnyhossz összefüggésének 50%-os kvantilis regressziója (m: meredekség, p: p-érték) a barátposzátánál

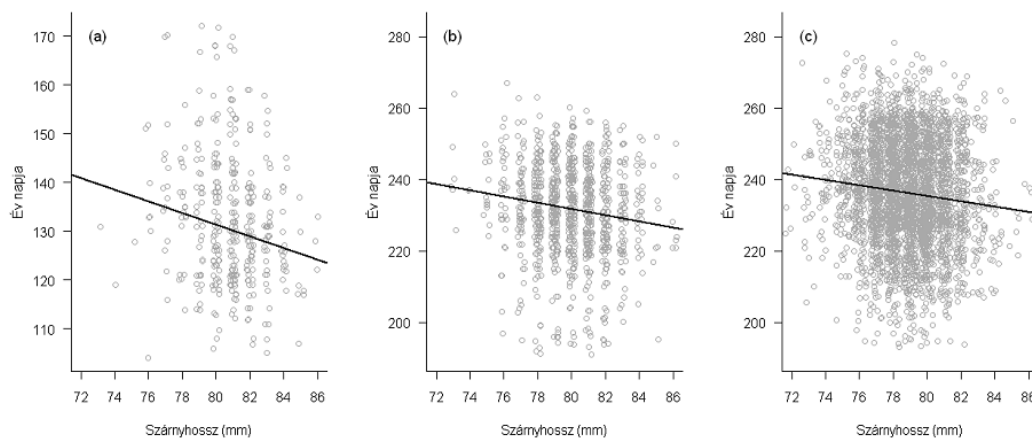
ivar	Tavasz		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	m	p	m	p	m	p
<i>hímek</i>	-0,7	<0,0001	1,3	<0,0001	1,2	<0,0001
<i>tojók</i>	-0,5	0,002	2	<0,0001	1,5	<0,0001



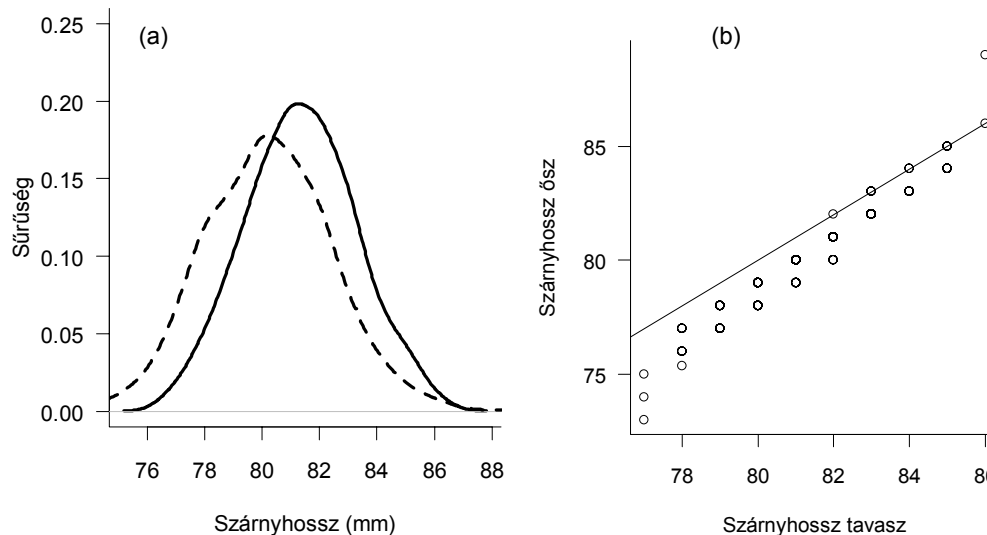
3. ábra: Összefüggés a barátposzáta hímek érkezési ideje és a szárnyhossza között tavasszal (a) és ősszel az öreg (b), illetve a fiatal madaraknál (c) (50%-os kvantilis regresszió).

A tavasszal és ősszel átvonuló öreg barátposzáták átlagos szárnyhosszában nem találtunk különbséget sem a hímeknél (t-teszt: $t_{2378} = -1,25$, $p < 0,21$), sem a tojóknál (t-teszt: $t_{3375} = 0,17$, $p < 0,86$).

A kerti posztánál egy vonulási perióduson belül mind tavasszal (50%-os kvantilis regresszió: meredekség (m)=-1,2, p=0,002), mind ősszel a hosszabb szárnyú madarak korábban érkeznek a területre, mint a rövidebb szárnyúak. Ez a különbség ősszel a fiatal (50%-os kvantilis regresszió: m=-0,75, p<0,001) és az öreg (50%-os kvantilis regresszió: m=-0,875, p=0,0003) madaraknál is megfigyelhető (4. ábra). Az eltérést nem okozhatja az ivararány változása, mivel sem tavasszal (t-teszt: $t_{163}=-1,4$, p=0,16), sem ősszel (t-teszt: $t_{50}=-0,3$, p=0,77) nem találtunk különbséget a szárnyhosszban a tojók és a hímek között. Bár ennél a fajnál a madarak csak elenyésző részének tudjuk az ivarát, csak azoknak az egyedeknek, amelyek a költési időszakban is meg lettek fogva. A tavasszal átvonuló öreg kerti poszták átlagos szárnyhossza (átlag±standard hiba) ($81,4\pm 0,18$ mm) nagyobb, mint az ősszel átvonulóké ($79,9\pm 0,19$ mm), azaz a két vonulási periódusban eltérés van (t-teszt: $t_{268}=5,65$, p<0,0001) (5. ábra).



4. ábra: Az érkezési idő és a szárnyhossz kapcsolata a tavaszi (a), illetve az őszi öreg (b) és fiatal (c) kerti poszták esetén, valamint az 50%-os kvantilis regresszióval illesztett egyenesek (tavasz: n (mintaelemszám) = 380, őszi öreg: n=1037, őszi fiatal: n= 3596).



5. ábra: A tavasszal és ősszel megfogott nullás szárnykopású öreg kerti poszták szárnyhossz szerinti eloszlásának (a) simított hisztogramja (— tavasz; ---- ősz) és (b) QQ-ábrával való összehasonlítása.

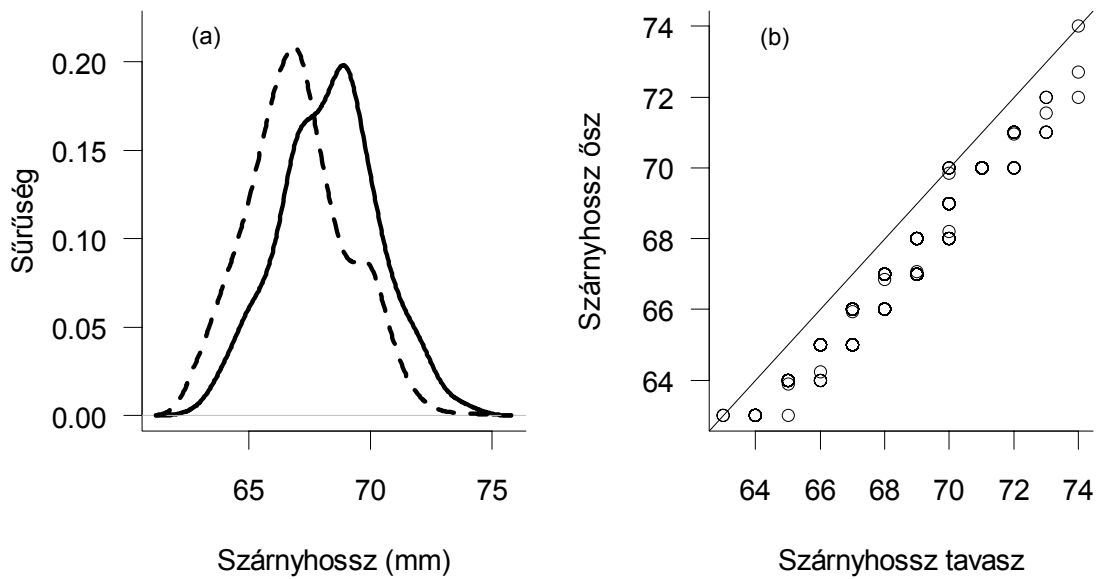
Nádiposzáta (*Acrocephalus*) fajok

A foltos nádiposzáta szárnyhossz adatai alapján végzett elemzések eredménye szerint egy vonulási perióduson belül tavasszal az átlagosan hosszabb szárnyú madarak korábban érkeznek a területre, míg ősszel a fiatalok esetében a rövidebb szárnyú madarak vonulnak át korábban a területen. Ugyanez az összefüggés figyelhető meg az énekes nádiposztánál is (2. táblázat). Ezzel ellentétben a cserregő nádiposztánál tavasszal nem volt összefüggés, míg ősszel mind az öreg, mind a fiatal madaragnál a hosszabb szárnyú egyedek lettek később befogva (2. táblázat).

2. táblázat: Az érkezési idő és a szárnyhossz összefüggésének 50%-os kvantilis regressziója (m: meredekség, p: p-érték) *Acrocephalus* fajoknál

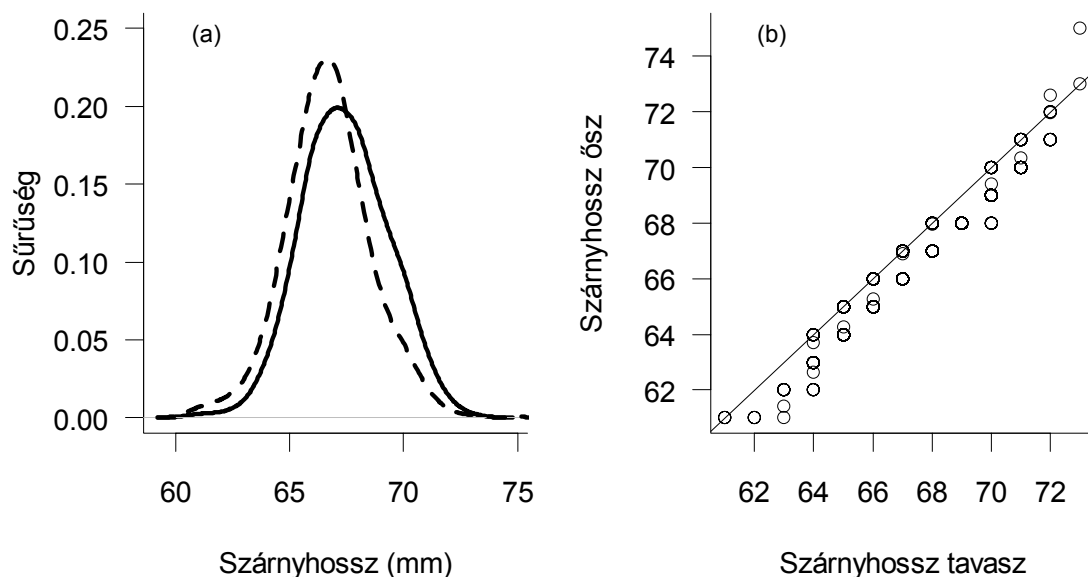
faj	Tavasz		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	m	p	m	p	m	p
<i>foltos nádiposzáta</i>	-1,1	0,008	-0,4	0,231	1,6	<0,0001
<i>cserregő nádiposzáta</i>	-0,3	0,425	-1,3	<0,0001	-1,6	<0,0001
<i>énekes nádiposzáta</i>	-0,7	0,010	0	1	0,4	0,020

A tavasszal átvonuló öreg foltos nádiposzták átlagos szárnyhossza ($68,3 \pm 0,09$ mm) (átlag±standard hiba) nagyobb, mint az ősszel átvonulóké ($67,0 \pm 0,08$ mm), azaz a két vonulási periódusban van kimutatható eltérés (t-teszt: $t_{1007} = 10,48$, $p < 0,0001$). A szárnyhossz eloszlás alakja a két periódusban nem különbözik, csak el vannak tolvva egymáshoz képest (6. ábra).



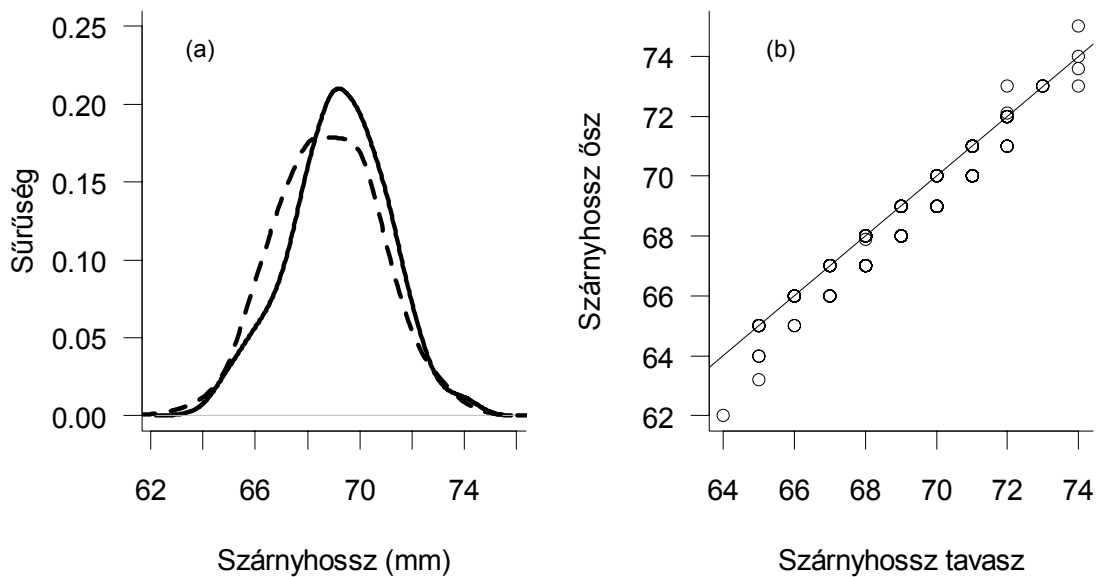
6. ábra: A tavasszal és ősszel megfogott nullás, vagy egyes szárnykopású öreg foltos nádiposzták szárnyhossz szerinti eloszlásának simított hisztogramja (— tavasz; ---- ősz) (a) és QQ-ábrája (b)

Ugyanaz az eltérés (t-teszt: $t_{1996}=8,96$, $p<0,0001$) figyelhető meg az átvonuló öreg cserregő nádiposzták átlagos szárnyhosszában is: a tavasszal ($67,4\pm 0,06$ mm) nagyobb, mint az ősszel átvonulóké ($66,7\pm 0,05$ mm) (7. ábra).



7. ábra: A tavasszal és ősszel megfogott nullás, vagy egyes szárnykopású öreg cserregő nádiposzták szárnyhossz szerinti eloszlásának simított hisztogramja (— tavasz; ---- ősz) (a) és QQ-ábrája (b)

Az átvonuló öreg énekes nádiposzták átlagos szárnyhosszában is van különbség (t-teszt: $t_{414}=3,41$, $p=0,0007$): a tavasszal átvonulóké ($69,2\pm 0,11$ mm) nagyobb, mint az ősszel átvonulóké ($68,8\pm 0,05$ mm) (8. ábra).

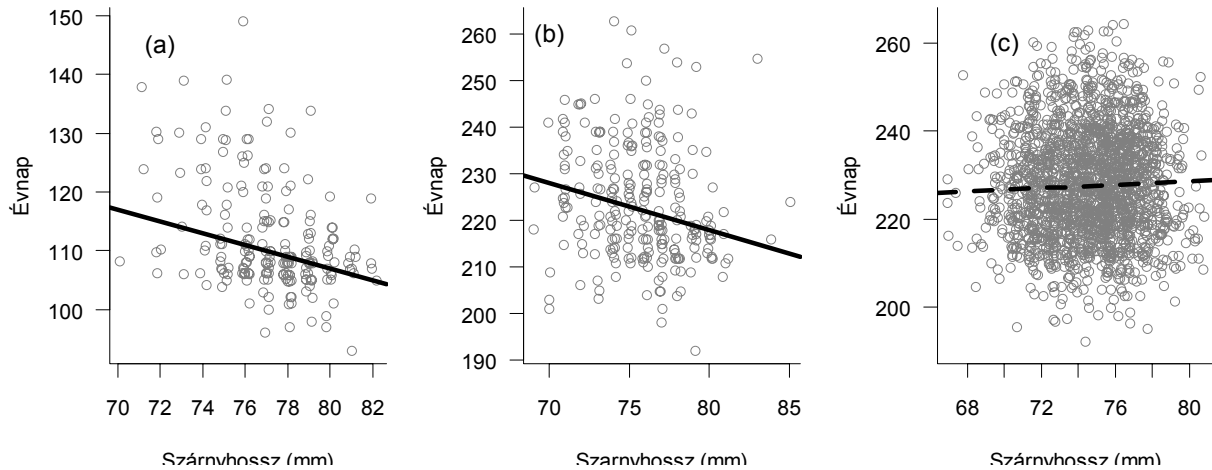


8. ábra: A tavasszal és ősszel megfogott nullás, vagy egyes szárnykopású öreg énekes nádiposzták szárnyhossz szerinti eloszlásának simított hisztogramja (— tavasz; ---- ősz) (a) és QQ-ábrája (b)

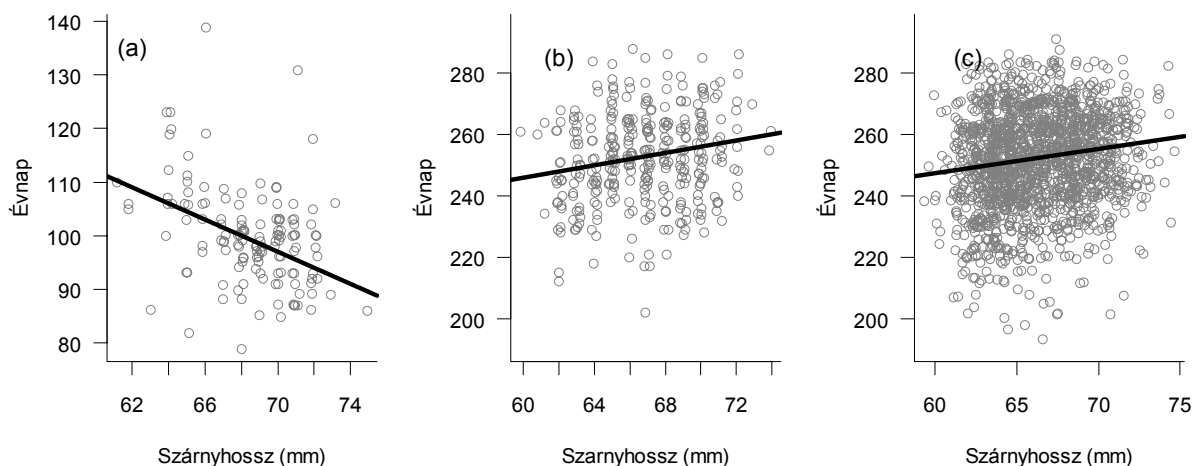
Füzike (*Phylloscopus*) fajok

A szárnyhossz és az érkezési idő között szignifikáns összefüggést találtunk a sisegő és a fitiszfüzikénél is mindkét szezonban (50%-os kvantilis regresszió eredménye, $p < 0,001$, 9. és 10. ábra). Míg tavasszal mindkét fajnál a hosszabb szárnyú egyedek érkeznek korábban, addig ősszel a sisegő füzikénél a hosszabb (kivéve a fiatalokat, ahol nem találtunk összefüggést), a fitiszfüzikénél az átlagosan rövidebb szárnyú madarak érkeztek először. Az illesztett egyenes meredeksége tavasszal (az 50%-os kvantilisének): -2 nap/mm a sisegő, és $-1,6$ nap/mm a fitiszfüzikénél.

Ősszel a sisegő füzikénél az illesztett egyenes meredeksége (az 50%-os kvantilis esetén) -1 nap/mm az öreg madaraknál ($p < 0,001$). Az öreg sisegő füzikéknél tavasszal és ősszel is eltérő az egyes kvantilisek meredeksége (tavasz: $-0,6-3$ nap/mm, ősz: $0-1,2$ nap/mm), a vonulási periódus vége felé egyre kisebb a madarak szárnyhossz-variabilitása. A fiataloknál az összefüggés nem volt szignifikáns. A fitiszfüzikénél a hosszabb szárnyú madarak később vonulnak a változás átlagosan 1 nap/mm az öregeknél és $0,7$ nap/mm a fiataloknál.



9. ábra: Összefüggés a sisegő füzikék érkezési ideje és a szárnyhossza között tavasszal (a) és ősszel a felnőtt (b), illetve a fiatal madaraknál (c) (50%-os kvantilis regresszió), a szagatott vonal a nem szignifikáns összefüggést mutatja

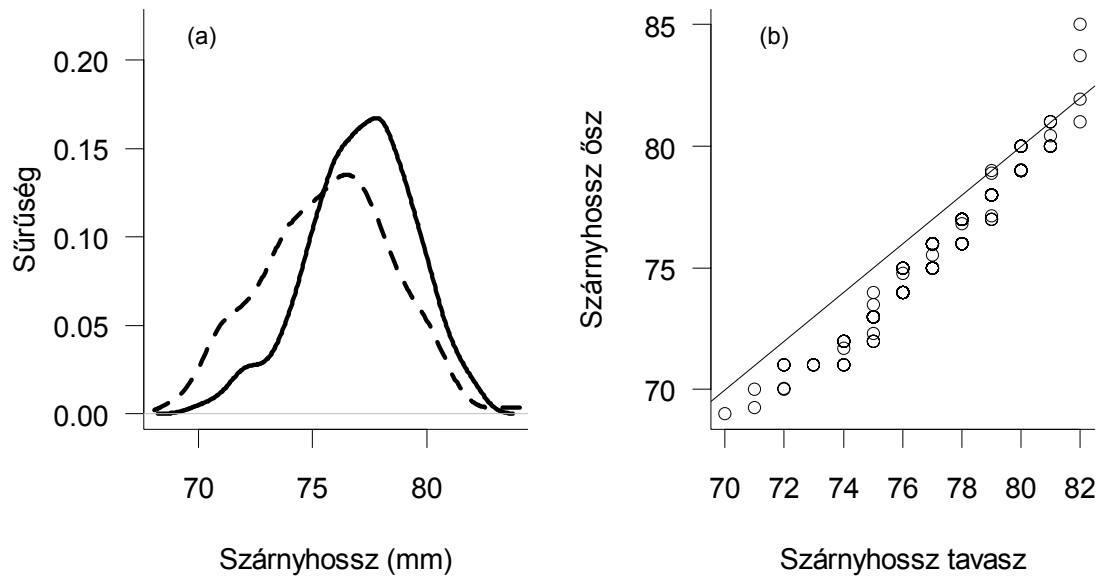


10. ábra: Összefüggés a fitiszfüzikék érkezési ideje és a szárnyhossza között tavasszal (a) és ősszel a felnőtt (b), illetve a fiatal madaraknál (c) (50%-os kvantilis regresszió)

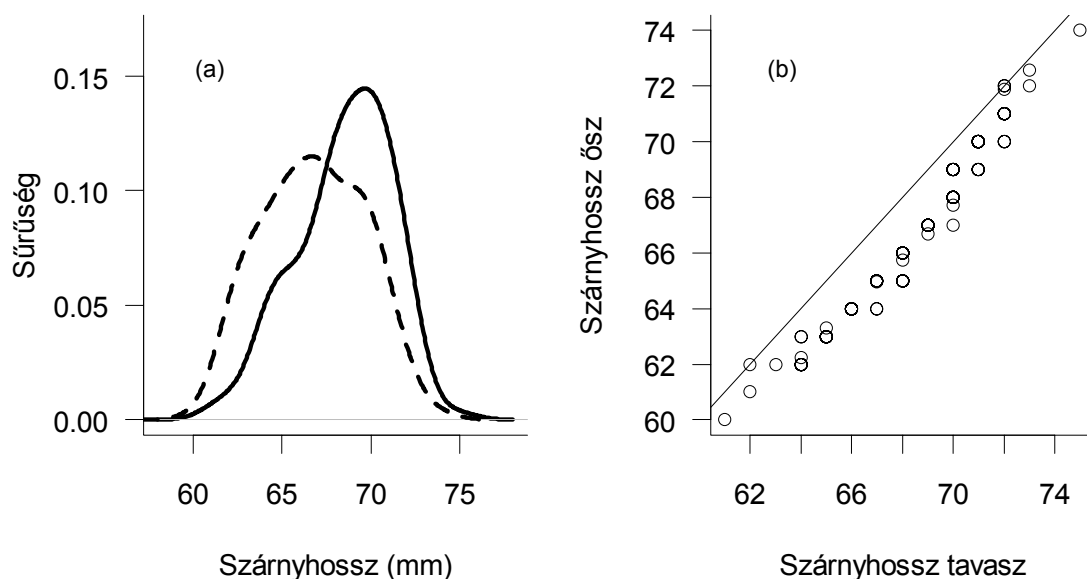
Mindkét fajnál a tavasszal átvonuló állomány szárnyhossza átlagosan nagyobb volt az ősszel átvonulókénál (11.-12. ábra).

Az öreg és fiatal madarak szárnyhossz átlaga szignifikánsan különbözött ősszel. Az öreg madaraknak átlagosan hosszabb szárnya van, mint a fiataloknak (Welch-teszt, $p < 0,001$). Az átlagok különbsége 0,9 mm (95%-os KI (konfidencia-intervallum): 0,7, 1,2) volt a sisegő füzikénél és 0,5 mm (95%-os KI: 0,1, 0,7) a fitiszfüzikénél.

A befogott madarak szárnya tavasszal átlagosan hosszabb, mint ősszel befogottaké mindkét faj esetén (Welch-teszt, $p < 0,001$, 8. ábra). A különbség minden évben konzisztens volt: 1,5 mm (95%-so KI: 1,1 mm, 1,9 mm) a sisegő füzikénél és 2,1 mm (95%-so KI: 1,7 mm, 2,5 mm) a fitiszfüzikénél.



11. ábra: A szárnyhossz-eloszlások simított hisztogramja tavasszal (—) és ősszel (----) (a) és QQ-ábrája (b) a sisegő füzikénél.



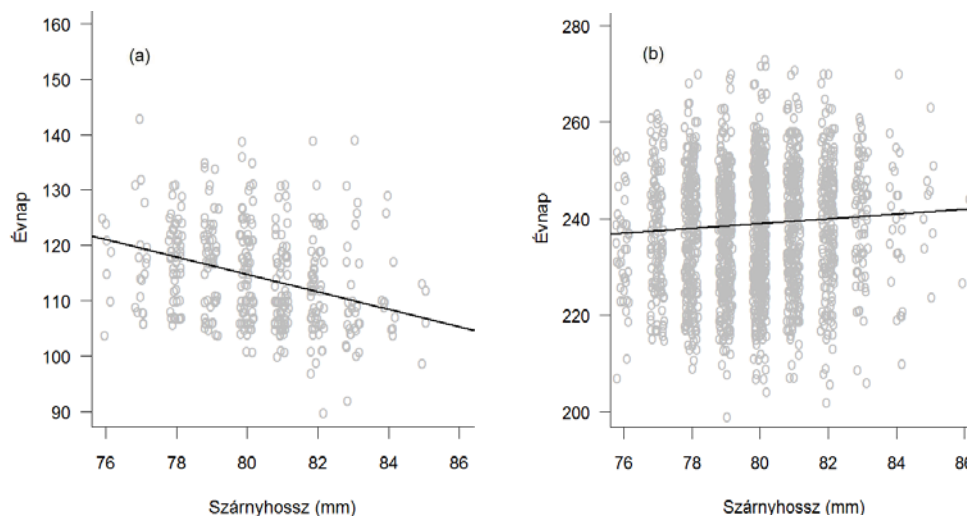
12. ábra: A szárnyhossz-eloszlások simított hisztogramja tavasszal (—) és ősszel (----) (a) és QQ-ábrája (b) a fitiszfüzikénél.

Légykapó fajok

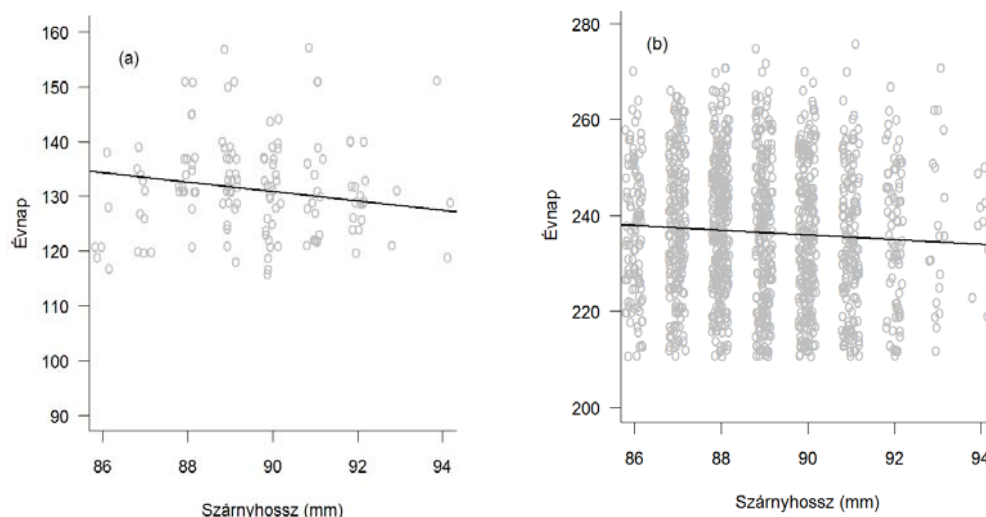
A kormos légykapó esetén a tavaszi vonuláskor átlagosan 14 nappal előbb érkeznek a hosszabb szárnyú hímek, a tojóknál nem figyelhető meg összefüggés (kvantilis regresszió, 50%-os kvantilis: $p=0,52$) (3. táblázat, 13. ábra). Ősszel az öreg madarak esetén nem figyelhető meg összefüggés a szárnyhossz és az érkezés között egyik ivarnál sem. A fiatalok korcsoportjában a szárnyhossz és az érkezési idő között a tojóknál szignifikáns kapcsolat

van, az átlagosan hosszabb szárnyal rendelkezők később érkeznek 7 nappal a vizsgálati területre (13. ábra).

Tavasszal a szürke légykapó hosszabb szárnyú egyedei átlagosan 9 nappal érkeznek korábban a vizsgálati területre a vizsgálati periódusban. Az őszi vonuláskor az öregeknél nem mutatható ki kapcsolat az érkezési idő és a szárnyhossz között, a fiatal madarak esetén viszont a hosszabb szárnyú egyedek trendszerűen 6,5 nappal korábban vonultak át a területen (3. táblázat, 14. ábra).



13. ábra: A kormos légykapó szárnyhossz szerinti időzítése tavasszal az öreg madarak összevont ivarcsoportjaiban (a) és ősszel a fiatal tojók (b) csoportjában, az egyenes az 50%-os kvantilis regressziós egyenes.

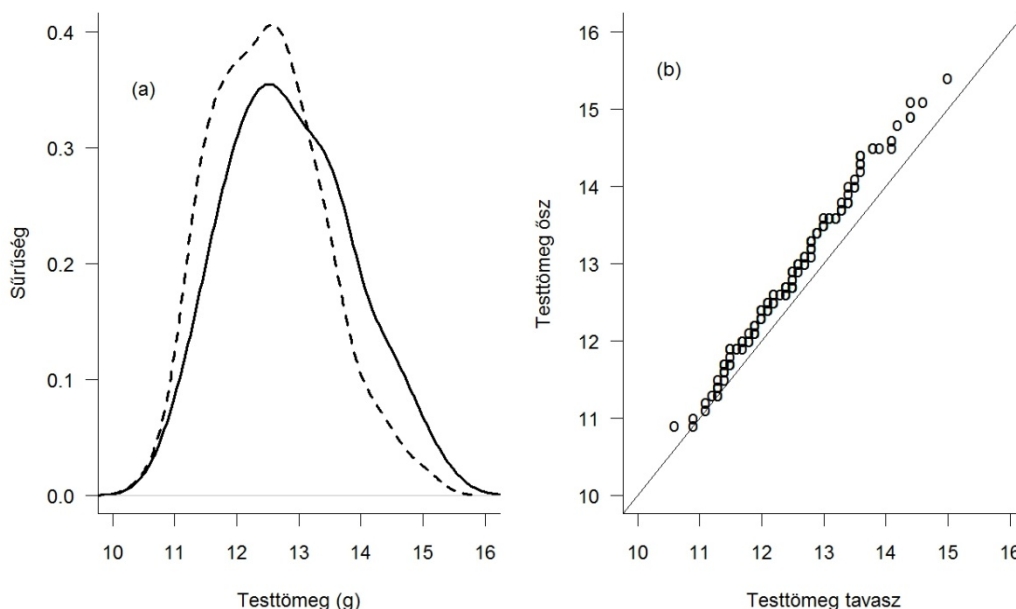


14. ábra: A szürke légykapó szárnyhossz szerinti időzítése tavasszal az öreg (a) és ősszel a fiatal (b) egyedeknél, az egyenes az 50%-os kvantilis regressziós egyenes

A testtömeg elemzésekor a kormos légykapónál nem találtunk összefüggést a vonulás időzítésével az öreg tojók mintájában egyik vonulási időszakban sem, valamint az öreg hímeknél ősszel és a szürke légykapónál tavasszal. Amelyik csoportban volt kimutatható összefüggés, ott az átlagosan kisebb testtömegű egyedek érkeznek korábban (4. táblázat).

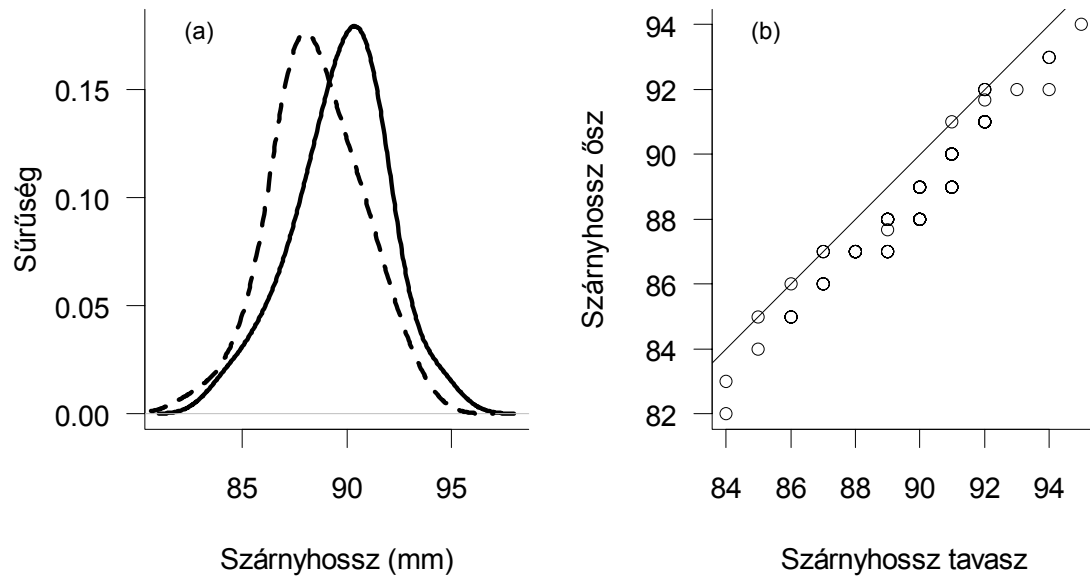
A kormos légykapó tojóknál az átlagos szárnyhosszok tavasszal ($79,42 \pm 0,18$ mm) és ősszel ($79,99 \pm 0,15$ mm) különböznek (különbség: $0,57 \pm 0,17$ mm Welch-próba: $p=0,01$, $df=312$). Ugyanez figyelhető meg a hímeknél (tavasz: $80,81 \pm 0,12$ mm, ősz: $81,70 \pm 0,22$ mm; különbség: $0,9 \pm 0,17$ mm Welch-próba: $p<0,01$, $df=337$). Mindkét ivar esetén átlagosan hosszabb szárnyal rendelkező állomány vonul át ősszel a vizsgálati területen.

A testtömeg eloszlások a két vonulási időszakban eltérnek a tojóknál (tavasz: $12,92 \pm 0,11$ g, ősz: $12,51 \pm 0,07$ g, különbség: $0,41 \pm 0,10$ g Welch-próba: $p=0,002$; 15. ábra), a hímeknél azonban nem (Welch-próba: $p=0,38$).



15. ábra: Kormos légykapó öreg tojók testtömegeinek simított hisztogramja tavasszal (—) és ősszel (----) (a) és QQ-ábrája (b)

A szürke légykapónál a szárnyhosszok a tavaszi vonuláskor átlagosan nagyobbak ($89,51 \pm 0,17$ mm) mint ősszel ($88,31 \pm 0,14$ mm, különbség: $1,2 \pm 0,15$ mm Welch-próba: $p<0,01$, $df=409$) (16. ábra). Ellenben a testtömeg a tavaszi vonuláskor átlagosan kisebb (tavasz: $15,77 \pm 0,10$ g, ősz: $16,20 \pm 0,11$ g, különbség: $0,43 \pm 0,10$ g Welch-próba: $p=0,005$).



16. ábra: Öreg szürke légykapók szárnyhossz eloszlásának simított hisztogramja tavasszal (—) és ősszel (----) (a) és QQ-ábrája (b)

3. táblázat: Az érkezési idő és a szárnyhossz összefüggésének 50%-os kvantilis regressziója (m: meredekség, p: p-érték)

faj / (ivar)	Tavaszi		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	m	p	m	p	m	p
<i>kormos légykapó</i>	-1,50	<0,001	0,67	<0,001	0,16	0,620
<i>kormos légykapó hím</i>	-0,50	0,520	0,6	0,300	1,30	<0,001
<i>kormos légykapó tojó</i>	-1,40	<0,001	0,27	0,640	0,50	0,630
<i>szürke légykapó</i>	-0,86	<0,001	0,14	0,550	-0,50	<0,001

4. táblázat: Az érkezési idő és a testtömeg 50%-os kvantilis regressziója (m: meredekség (g), p: p-érték)

faj / (ivar)	Tavaszi		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	m	p	m	p	m	p
<i>kormos légykapó</i>	0,29	<0,01	0,15	0,08	0,25	<0,01
<i>kormos légykapó hím</i>	-	0,18	-	0,27	0,26	0,01
<i>kormos légykapó tojó</i>	0,31	<0,01	-	0,15	0,28	<0,01
<i>szürke légykapó</i>	-	0,10	0,17	<0,01	0,38	<0,01

Változások a vonulás fenológiájában

A tavaszi vonulás időzítése a vizsgált fajoknál eltérően alakult. Nem csak a vonulás időzítése, hanem a vonulási hullám alakja is változott. Például a vonulás kezdete – szinte minden fajnál és minden kvantilis esetén – 6–15 nappal korábbra tolódott (5. táblázat). A sisegő füzike vonulási intervalluma szűkült, a cserregő nádiposztáé tágult, a többieké nem változott jelentősen.

Az őszi vonulás időzítése a legtöbb esetben a tavaszival ellentétes irányban változott, a madarak egyre később hagyják el a területet (5. táblázat). Néhány fajnál nagy különbség van az öreg és a fiatal madarak időzítésbeli változásaiban: a kerti poszátánál, a sisegő füzikénél és a szürke légykapónál az öreg madarak őszi vonulásának időzítése nem változott, míg a fiataloké későbbre tolódott. A legkevésbé a sisegő füzike fiataloké változott, legnagyobb mértékben a fitiszfüzikéé. A vonulási időszak a cserregő nádiposzáta mindkét korcsoportjánál és a fiatal énekes nádiposzátaéknál, sisegő füzikéknél és szürke légykapóknál lényegesen szélesebb lett.

5. táblázat: A vonulás időzítés 50%-os kvantilis regressziójának eredményei (m – meredekség, d – változás 1984-2010 között napokban, n.s.: nem szignifikáns)

faj / (ivar)	Tavaszi		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	m	d	m	d	m	d
<i>barátposzáta hímek</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0,5	12,5	0,4	11,5
<i>barátposzáta tojók</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0,5	14,0	0,5	12,5
<i>kerti poszáta</i>	-0,2	-6,5	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0,3	13,0
<i>foltos nádiposzáta</i>	-0,3	-7,5	0,6	14,9	0,6	15,8
<i>cserregő nádiposzáta</i>	-0,3	-6,8	0,3	8,8	0,2	5,5
<i>énekes nádiposzáta</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0,3	7,0	0,3	8,8
<i>sisegő füzike</i>	-0,3	-9,0	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0,1	3,0
<i>fitiszfüzike</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0,4	11,0	0,9	23,1
<i>kormos légykapó</i>	-0,5	12,5	0,4	12,0	0,3	7,7
<i>kormos légykapó hím</i>	-0,6	-15,0	0,5	12,0	0,3	7,7
<i>kormos légykapó tojó</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0,5	12,0	0,3	7,7
<i>szürke légykapó</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	0,6	15,0

A barátposzáta és a kerti poszáta

A barátposzáta tavaszi vonulási hullámában nem volt szignifikáns eltolódás ($p = 0,5$ a tojóknál és $p = 0,08$ a hímeknél).

A kerti poszáta érkezési ideje - különböző módszerekkel vizsgálva - eltérően változott: a vizsgálati periódusban tavasszal az első kerti poszáta érkezése 9 nappal korábbra tolódott, az érkezések átlaga és mediánja viszont nem változott szignifikánsan (7. táblázat). A kerti poszáta tavaszi vonulási csúcса 12 nappal átlagosan korábbra tolódott ($p = 0,027$). A kvantilis regresszió alapján a vonulás 8 nappal tolódott korábbra a vonulási periódus elején (10%-os és 25%-os kvantilis), amíg a medián (50%-os kvantilis) csak 6,5 nappal változott. A késői vonulóknál (75 és 90%-os kvantilis) a változás nem volt szignifikáns (8. táblázat, 17. ábra). A barátposzáta őszi vonulásánál a legnagyobb eltolódás az öreg

hímeknél (17 nap, $p = 0,02$), míg a legkisebb a fiatal hímeknél volt detektálható (10,5 nap, $p = 0,02$). A tojók két korcsoportjának átlagosan 16 (öregek: $p = 0,035$), illetve 13 nappal tolódtok későbbre a vonulási csúcsa (fiatalok: $p = 0,025$). A kvantilis regresszió eredménye hasonló volt az összes csoportra (6. táblázat).

Ősszel a vonulási csúcs időzítése nem változott szignifikánsan az öreg kerti posztáknál: sem az érkezések átlaga, sem a mediánja, sem a vonulás csúcsa nem mutatott eltolódást (7. táblázat). A fiatal madarak őszi vonulása minden vizsgált mutató szerint egyre későbbre tolódik. Az utolsó madarak indulása átlagosan 21 nappal későbbre tolódtok, az érkezések átlaga 29 év alatt 11 nappal, az érkezések mediánja 12 nappal tehető későbbre (7. táblázat). A vonulási csúcs trendszerűen 13 nappal változott ($p = 0,05$). Az 50%-os kvantilisnél az eltolódás mértke 9 nap. A fiatal kerti poszták később vonulnak az öregeknél a teljes periódusban. Ezért a különbség a két korcsoport között a vonulási csúcs mediánjában 2 napról 14 napra nőtt 1984-től 2008-ig. A fiataloknál minden kvantilis esetén közel ugyanazt az eltolódást találtuk (8. táblázat).

Nem volt szignifikáns korreláció a két faj vonulási csúcsának változásában sem tavasszal, sem ősszel. A hímek és tojók vonulási időpontjai pozitívan korreláltak egymással az őszi vonulási periódusban (öregek: $r = 0,55$, $p = 0,028$, fiatalok: $r = 0,81$, $p < 0,0001$). Ősszel az öreg hímek és tojók vonulás időzítése közötti különbség szignifikánsan megnőtt 1984 és 2008 között: a becsült különbség a hímek és a tojók között -5 nap 1984-re és 7,6 nap 2008-ra ($p = 0,006$).

6. táblázat: Kvantilis regresszióval becsült eltolódások a barátposztáta őszi vonulás időzítésében. A becsült eltolódás 1984 és 2011 között napokban (d) és a p-érték (p) van megadva.

kvantilisek	Ősz öreg				Ősz fiatal			
	hímek		tojók		hímek		tojók	
	d	p	d	p	d	p	d	p
10%	13,0	<0,001	8,0	0,001	9,0	<0,001	15,0	<0,001
25%	16,0	<0,001	15,0	<0,001	11,0	<0,001	15,0	<0,001
50%	17,0	<0,001	16,0	<0,001	10,5	<0,001	13,0	<0,001
75%	15,0	<0,001	14,0	<0,001	8,0	<0,001	7,0	<0,001
90%	13,0	<0,001	16,0	<0,001	10,0	<0,001	8,0	<0,001

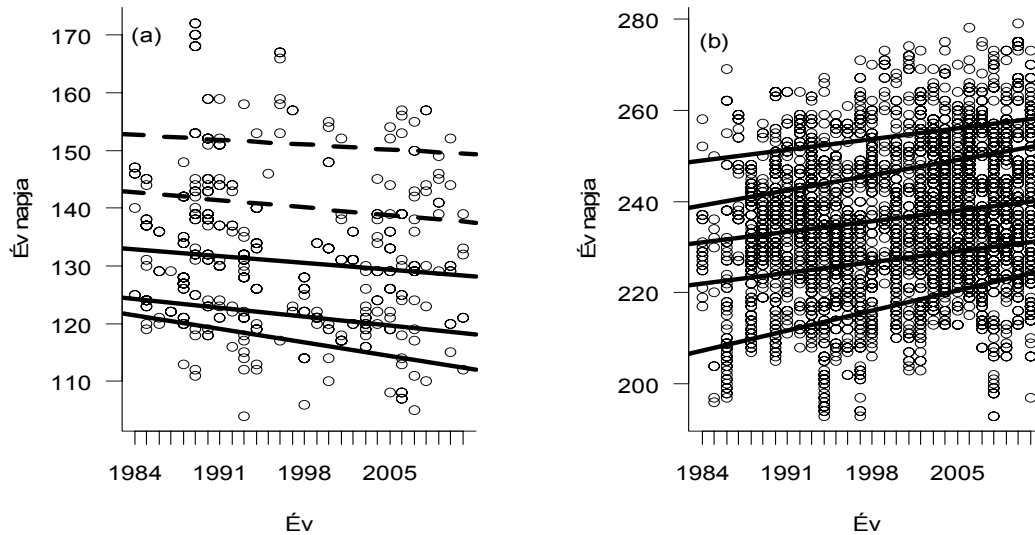
7. táblázat: A tavaszi és az őszi fiatal és öreg madarak érkezési idejének vizsgálati periódus alatti változása: az első érkezésnek (tavasz: FAD), az utolsó madár indulásának (ősz: LAD) az érkezések átlagának (átlag) és mediánjának (medián), illetve a kernel simítás maximum pontjának (kernel max.) lineáris regressziójának eredményei (d: változás napokban, p: p-érték).

módszer	Tavasz		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	d	p	d	p	d	p
<i>FAD</i>	-9	0,040	-	-	-	-
<i>LAD</i>	-	-	3,5	0,333	21	<0,001
<i>Átlag</i>	-4	0,423	5	0,320	12	0,002
<i>Medián</i>	-5	0,439	3	0,157	11	0,008
<i>Kernel max.</i>	-12	0,050	3	0,110	13	0,050

8. táblázat: Kvantilis regresszióval becsült eltolódások a kerti poszáta vonulás időzítésében. A becsült eltolódás 1984 és 2011 között napokban (d) és a p-érték (p) van megadva. A negatív számok korábbra tolódást jelentenek.

kvantilisek	Tavasz		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	d	p	d	p	d	p
10%	-8,0*	0,005	8,0	<0,001	17,5	<0,001
25%	-7,0	0,001	8,0	0,311	9,0	<0,001
50%	-6,5	0,050	0	1,000	9,0	<0,001
75%	-5,0	0,060	0	0,922	13,0	<0,001
90%	1,7	0,750	0	0,901	10,5	<0,001

*pl. -8.0 (jobb felső cella a táblázatban) azt jelenti, hogy az eltolódás mértéke a 10%-os kvantiliséknél -8 nap, tehát átlagosan 8 nappal érkeznek korábban a madarak 2011-ben 1984-hez képest.



17. ábra Az érkezési idők (az év napja) szórás diagramja az évek függvényében, valamint a kvantilis regresszió illesztett egyenesei (10, 25, 50, 75, 90%; szignifikáns – folytonos vonal, nem szignifikáns – szaggatott vonal) az első ábra az öreg kerti posztáták tavaszi vonulását (a), a második a fiatal madarak őszi érkezési időpontjait (b) szemlélteti.

Nádiposzáta (*Acrocephalus*) fajok

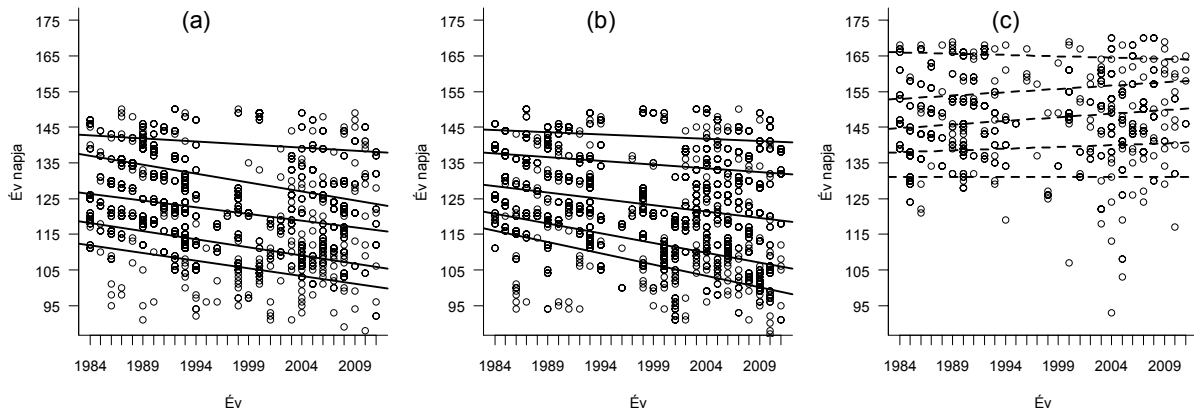
A vizsgálati periódus alatt a foltos nádiposzáta tavaszi vonulás időzítésének mediánja (50%-os kvantilis) 7,5 (május 5-ről április 28-ra) nappal, míg a cserregő nádiposzáaté 6,5 nappal (május 4-ről április 28-ra) tolódott korábbra. A regressziós egyenesek minden kvantilisre párhuzamosak voltak ugyanezt a változást mutatva (18. ábra, 9. táblázat). Az énekes nádiposzáta esetében nem volt kimutatható változás.

Ősszel a vonulási hullám mediánja az öreg és fiatal foltos nádiposzátaéknál 14,5, illetve 16 nappal (öreg: július 27-ről augusztus 10-re, fiatalok: augusztus 13-ról 28-ra) tolódott későbbre. Az öreg és fiatal cserregő nádiposzátaéknál medián érkezési ideje 9, illetve 5,5 nappal tolódott későbbre (öreg: július 25-ről augusztus 3-ra, fiatalok: augusztus 3-ról 8-ra). Az érkezési idők az énekes nádiposzáta öreg és fiatal madarainál átlagosan 7, illetve 9 nappal tolódtak későbbre (öreg: július 20-ról 27-re, fiatalok: július 30-ról augusztus 8-ra). Az átvonuló állomány második fele (50%, 75% és 90%-os kvantilis) az öreg és fiatal cserregő nádiposzátaéknál és a fiatal énekes nádiposzátaéknál később hagyta el a vizsgálati területet, míg az átvonuló állomány első részének érkezési ideje (10%-os kvantilis) korábbra tolódott, vagy nem változott, ami azt eredményezte, hogy kiszélesedett a vonulási periódus (9. táblázat). A többi esetben (a fiatal és öreg foltos nádiposzátaéknál, illetve a fiatal énekes nádiposzátaéknál) a különböző kvantilis regressziós egyenesei közel párhuzamosak voltak (9. táblázat).

Azt találtuk, hogy ezeknek a nádiposzáta fajoknak a fiatal egyedei átlagosan később hagyják el a vizsgálati területet az öreg madarakhoz képest. A különbség a foltos nádiposztánál volt a legnagyobb (17,3 nap), a legkisebb a cserregő nádiposztánál (6,8 nap), míg a fiatal énekes nádiposzták 9,4 nappal később hagyják el a vizsgálati területet, mint az öreg madarak (kvantilis regresszió 50%-os kvantilis, $p < 0,001$ minden esetben).

9. táblázat: A három *Acrocephalus* faj vonulás időzítésének eltolódása: kvantilis regresszió becsült értékei d : változás mértéke napokban (1989-2009), n : mintaelemszám.

kvantilisek	Tavaszi öregek		Ősz, öreg		Ősz, fiatal	
	d	p -érték	d	p -érték	d	p -érték
<i>foltos nádiposzáta</i>						
10%	-6,3	<0,001	18	<0,001	21	<0,001
25%	-9,2	<0,001	19,5	<0,001	23,8	<0,001
50%	-7,5	<0,001	14,5	<0,001	15,8	<0,001
75%	-16,8	<0,001	2,8	<0,001	18	<0,001
90%	-8,4	<0,001	0	1	8,4	<0,001
n	967		2150		8943	
<i>cserregő nádiposzáta</i>						
10%	-10,5	<0,001	0	1	-3	<0,001
25%	-9,7	<0,001	4,4	<0,001	0	1
50%	-6,5	<0,001	8,8	<0,001	5,7	<0,001
75%	-9,9	<0,001	8,7	<0,001	6,3	<0,001
90%	-7	<0,001	7	<0,001	6	<0,001
n	1565		2789		8556	
<i>énekes nádiposzáta</i>						
10%	-7,0	0,099	0	1	0	1
25%	1,5	0,441	5,3	<0,001	4,2	0,006
50%	0	1	7,0	<0,001	8,8	<0,001
75%	0	1	7,6	<0,001	9,0	<0,001
90%	3,2	0,055	7,3	0,692	12,6	<0,001
n	466		1429		3511	



18. ábra: Szórásdiagram a madarak érkezési idejéről (az év napja) az évek függvényében, valamint a kvantilis regresszió illesztett egyenesei (10, 25, 50, 75, 90%-os; szignifikáns – folytonos vonal, nem szignifikáns – szaggatott vonal) tavasszal a három faj esetében: a foltos (a), a cserregő (b) és az énekes nádiposztánál (c).

Fűzike (*Phylloscopus*) fajok

10. táblázat: A vonulás időzítés kvantilis regressziójának eredményei (m – meredekség, d – változás 1984 és 2010 között napokban, n.s.: nem szignifikáns)

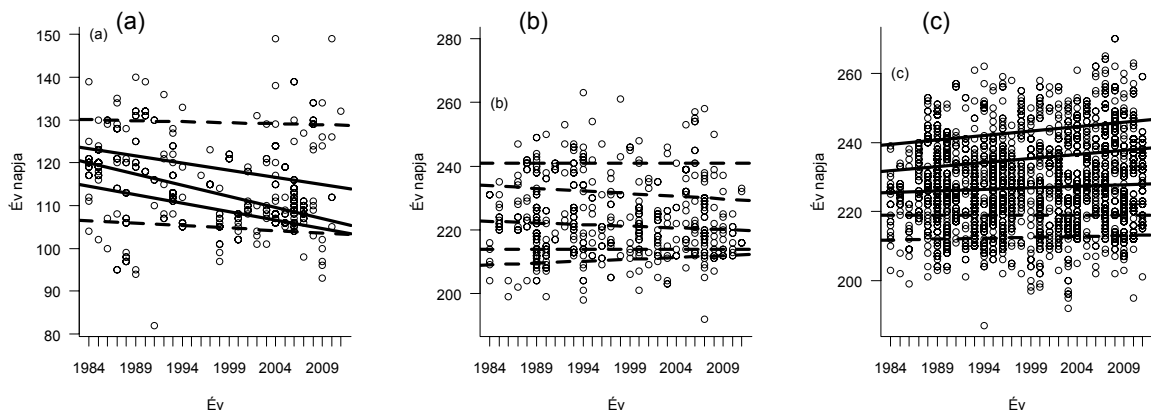
faj	Tavasz		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	m	d	m	d	m	p
<i>sisegő fűzike</i>	-0,3	-9	n.s.	n.s.	0,1	3
<i>fitiszfűzike</i>	n.s.	n.s.	0,4	11	0,9	24

A sisegő fűzikénél a tavaszi vonulás időzítése a vizsgált periódus során korábbra tolódott. A változás átlagosan 0,3 nap/év. A vonulási időszak kezdetén (25%-os kvantilis) a hatás kevésbé kifejezett. Az öreg madarak őszi vonulás időzítése nem változott szignifikánsan, a fiatal madarak esetében lineáris regresszióval erősen szignifikáns összefüggést kaptunk a vonulás időzítése és az évek között ($p < 0,001$), míg kvantilis regresszióval főként a felső (50%<) kvantilis esetében. Ezek szerint az őszi vonulási hullám második felében érkező fiatalok esetén van szignifikáns eltolódás, a vonulás kezdetén pedig nincs. Az őszi vonulás időszaka tehát a fiatal madarak esetében kiszélesedett, mivel a vonulás kezdete a vizsgált periódus alatt szignifikánsan nem változott, a vége viszont szignifikánsan későbbre tolódott. A változás átlagosan 0,1-0,3 nap/év, tehát átlagosan körülbelül 5 nappal később érkeznek meg az utolsó egyedek a vizsgálati periódus utolsó évében az elsőhöz viszonyítva (19. ábra).

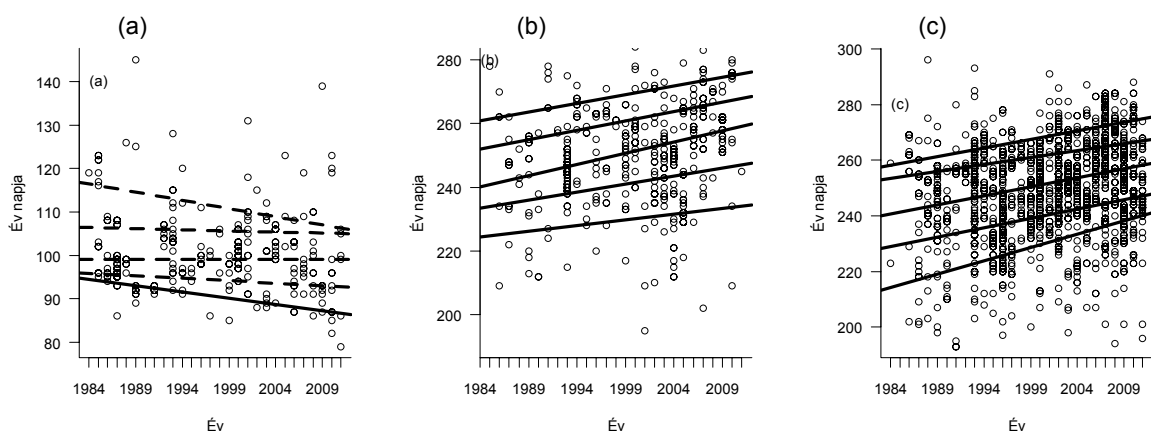
A két korcsoport időzítés-különbségének vizsgálatakor a sisegő fűzikénél szignifikáns különbség volt az őszi vonulás időzítésében (25%, 50% és 75%-os kvantilis regresszió). A

fiatal madarak átlagosan $6 \pm 0,9$ nappal (átlag \pm standard hiba) érkeznek később az öreg madaraknál ($p < 0,001$).

A fitiszfűzike tavaszi vonulási hulláma nem változott (csak a 10%-os kvantilis esetén, változás mértéke: -10 nap, p -érték=0,05). Az őszi vonulás kezdete az öreg madarak esetében nem változott, de a vonulási intervallum hossza megnőtt. Az őszi vonulás mediánja (50%-os kvantilis regresszió) 11 nappal későbbre tolódott. A fiatal madaraknál a vonulás kezdete is eltolódott, átlagosan 24 nappal később érkeznek a területre a vizsgált időszak alatt (20. ábra). A fitiszfűzikénél nem találtunk szignifikáns különbséget a korcsoportok időzítésében.



19. ábra: A sisegő fűzike érkezési idejének (az év napja) szórás diagramja az évek függvényében, valamint a kvantilis regresszió illesztett egyenesei (10, 25, 50, 75, 90%; szignifikáns – folytonos vonal, nem szignifikáns – szaggatott vonal). Az első ábra az öreg sisegő fűzikek tavaszi (a), a második az őszi vonulását (b), a harmadik a fiatal madarak őszi érkezési időpontjait (c) szemlélteti.



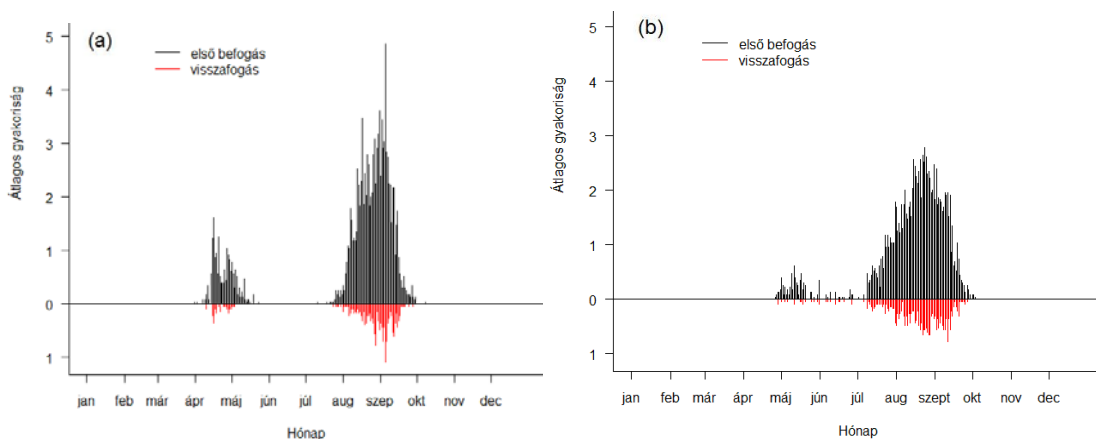
20. ábra: A fitiszfűzike érkezési idejének (az év napja) szórás diagramja az évek függvényében, valamint a kvantilis regresszió illesztett egyenesei (10, 25, 50, 75, 90%; szignifikáns – folytonos vonal, nem szignifikáns – szaggatott vonal). Az első ábra az öreg fitiszfűzikek tavaszi (a), a második az őszi vonulását (b), a harmadik a fiatal madarak őszi érkezési időpontjait (c) szemlélteti.

Légykapó fajok

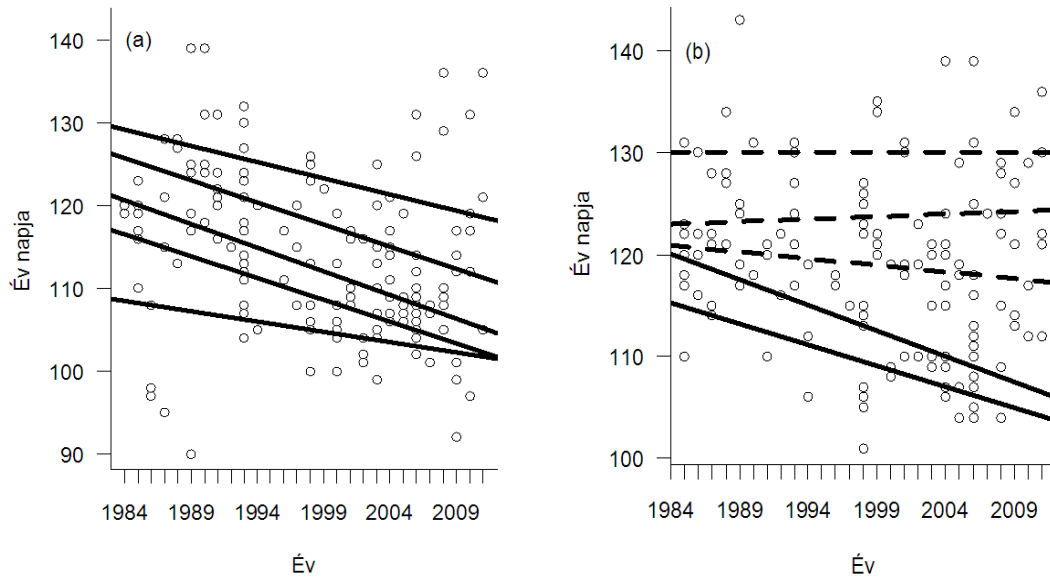
A kormos légykapó tavaszi vonulásának időzítése korábbra tolódott (22. ábra). A tojóknál a változás a 10, 25 és 50%-os kvantilis esetén volt megfigyelhető, míg a hímeknél a teljes periódusban. A hímeknél az 50%-os kvantilis 15 napos korábbra tolódást jelez. Az őszi vonulásban lehetőségünk volt a két korcsoport összehasonlítására is (22. ábra). Az öreg madarak esetén csak a 10%-os és a 90%-os kvantilisnél nem tapasztaltunk szignifikáns változást. Az 50%-os kvantilis 10,2 nappal tolódott későbbre (24. ábra). A hímek 75%-os kvantilisénél 9,8 (p -érték=0,03), míg a 90%-osnál 11 napos későbbre tolódás (p -érték=0,04) figyelhető meg. A tojóknál mindössze a 75%-os kvantilisnél figyelhető meg 7,3 napos későbbre tolódás (p =0,02). A fiatal csoportban az őszi vonulás trendszerű (p < 0,001, nap= 7,7) későbbre tolódása figyelhető meg mindkét ivar esetén, a vonulási időszak kissé kiszélesedett (24. ábra).

Másik vizsgált fajunk, a szürke légykapó később jelenik meg a területen mind tavasszal, mind ősszel (21. ábra).

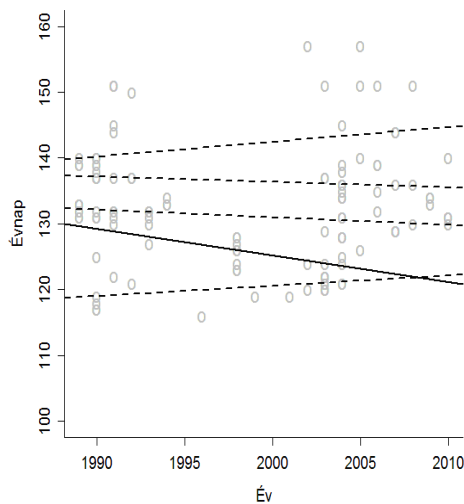
A szürke légykapó esetén nem tapasztaltunk nagymértékű változást a tavaszi vonulásban a vizsgálati periódus alatt, mindössze a 25%-os kvantilis alapján figyelhető meg 8,8 napos korábbra tolódás (23. ábra). Az őszi vonulás során az öreg madaraknál csak a vonulás vége tolódott későbbre (90%-os kvantilis, 11 nap), míg a fiatalok csoportjában a vonulási időszak kiszélesedett és minden kvantilisnél későbbre tolódott (50%-os kvantilis, 15 nap) (25. ábra).



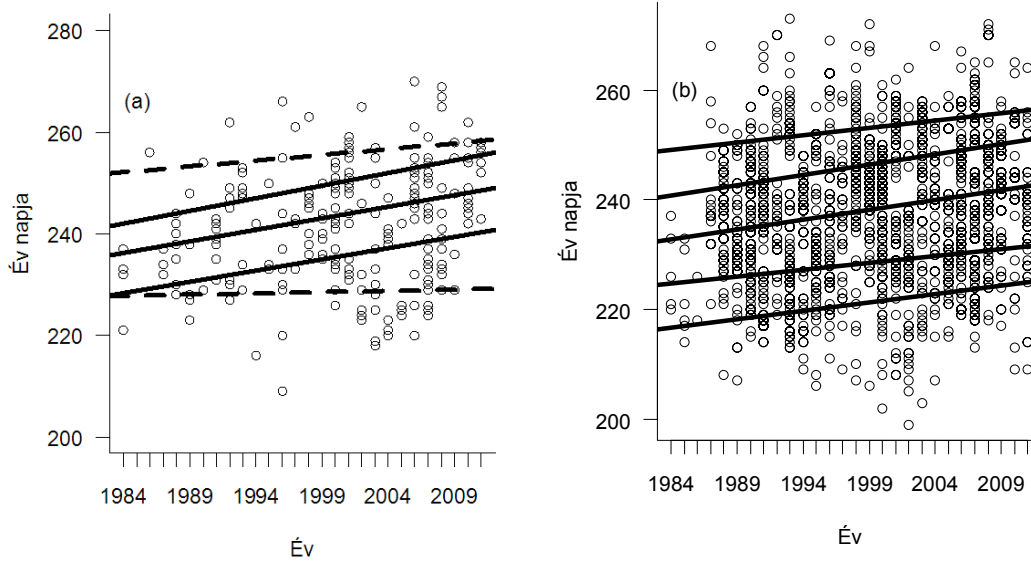
21. ábra: A kormos (a) és szürke (b) légykapó fogási-visszafogási gyakorisága Ócsán 1989 és 2011 között



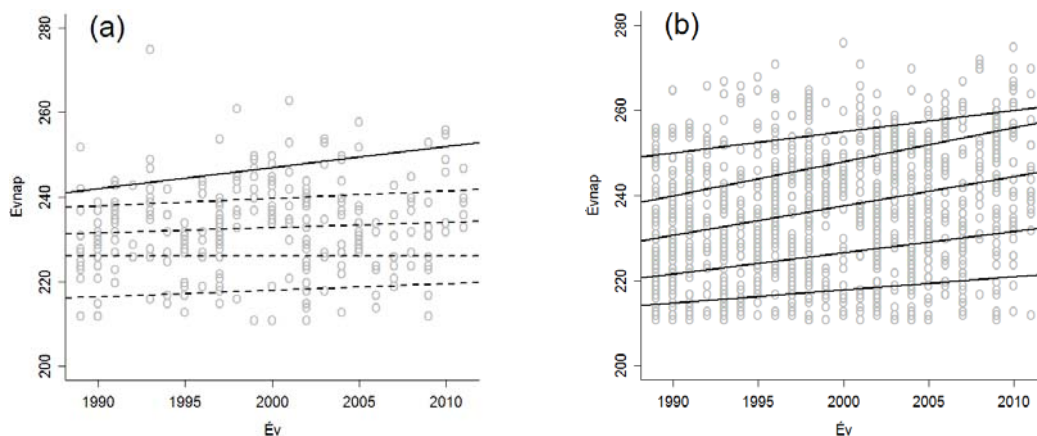
22. ábra: A kormos légykapó tavaszi vonulásának időzítésében történt változások regressziós ábrája (10, 25, 50, 75, 90%-s illetett kvantilissel) a hímek (a) és tojók (b) ivarcsoportjában, a szaggatott vonalak a nem szignifikáns meredekségű kvantilisek egyenesei



23. ábra: A szürke légykapó tavaszi vonulásának időzítésében történt változások regressziós ábrája (10, 25, 50, 75, 90%-s illetett kvantilissel), a szaggatott vonalak a nem szignifikáns kvantilisek egyenesei



24. ábra: A kormos légykapó őszi időzítésének változása az öreg (a) és a fiatal (b) összevont ivarcsoportjában (10, 25, 50, 75, 90%-os kvantilis regresszióval), a szaggatott vonalak a nem szignifikáns meredekségű kvantilisek egyenesei



25. ábra: A szürke légykapó őszi időzítésének változása az öreg (a) és a fiatal (b) korcsoportban (10, 25, 50, 75, 90%-os kvantilis regresszió), a szaggatott vonalak a nem szignifikáns meredekségű kvantilisek egyenesei

Változások a biometriában

Az átlagos szárnyhossz a jelentős átvonuló állománnyal is rendelkező fajok esetén trendszerűen nőtt (11. táblázat), míg a testtömeg átlagos értékek csökkentek (12. táblázat).

11. táblázat: Az átlagos szárnyhossz változás lineáris regressziójának eredményei (m – meredekség, p – p-érték, N – mintaelemszám, **szignifikáns eredmény**)

faj / (ivar)	Tavaszi			Ősz öreg			Ősz fiatal		
	m	p	N	m	p	N	m	p	N
<i>barátposzáta hímek</i>	0,04	0,050	1086	0,04	0,050	2451	0,03	0,001	11787
<i>barátposzáta tojók</i>	0,03	0,050	1495	0,03	0,050	3036	0,02	0,021	9760
<i>kerti poszáta</i>	0,05	0,050	525	0,06	0,003	1882	0,05	<0,001	4724
<i>foltos nádiposzáta</i>	0,04	0,016	3587	0,05	0,010	1602	0,03	<0,001	17964
<i>cserregő nádiposzáta</i>	0,03	0,023	2767	0,04	0,006	2131	0,03	0,018	13645
<i>énekes nádiposzáta</i>	0,06	0,002	484	0,07	<0,001	1442	0,10	0,159	4845
<i>sisegő fűzike</i>	0,03	0,286	302	0,10	<0,001	451	0,03	0,100	2520
<i>fitiszfűzike</i>	0,01	0,710	222	0,08	0,035	376	0,05	0,002	1774
<i>kormos légykapó</i>	0,08	0,001	382	0,07	0,001	285	0,02	0,040	1630
<i>kormos légykapó hím</i>	0,07	0,001	218	0,14	0,061	108	0,03	0,001	858
<i>kormos légykapó tojók</i>	0,13	0,001	151	0,10	0,001	156	0,02	0,246	572
<i>szürke légykapó</i>	0,05	0,333	138	0,47	0,027	276	0,03	0,001	1392

12. táblázat: Az átlagos testtömeg változás lineáris regressziójának eredményei (m – meredekség, p – p-érték, N – mintaelemszám, **szignifikáns eredmény**)

faj / (ivar)	Tavaszi			Ősz öreg			Ősz fiatal		
	m	p	N	m	p	N	m	p	N
<i>barátposzáta hímek</i>	-0,01	0,810	1178	-0,02	0,006	3588	0,04	0,220	12586
<i>barátposzáta tojók</i>	-0,02	0,001	1648	-0,01	0,065	4184	-0,01	0,004	11484
<i>kerti poszáta</i>	-0,01	0,574	536	-0,01	0,293	2047	0,02	0,073	5122
<i>foltos nádiposzáta</i>	0,01	0,534	3996	-0,02	0,007	1885	-0,04	<0,001	19242
<i>cserregő nádiposzáta</i>	-0,01	0,302	3088	-0,03	<0,001	2584	-0,03	<0,001	14632
<i>énekes nádiposzáta</i>	-0,01	0,465	595	-0,06	<0,001	1671	-0,03	0,017	5742
<i>sisegő fűzike</i>	-0,01	0,050	305	-0,02	0,309	473	-0,02	<0,001	2514
<i>fitiszfűzike</i>	-0,02	0,024	227	0,01	0,540	392	-0,01	0,460	1791
<i>kormos légykapó</i>	0,01	0,632	370	0,01	0,600	272	0,08	0,040	1630
<i>kormos légykapó hím</i>	0,00	1,000	211	0,04	0,160	104	0,18	0,430	840
<i>kormos légykapó tojók</i>	0,01	0,745	145	-0,01	0,380	149	0,00	0,670	553
<i>szürke légykapó</i>	-0,04	0,050	136	0,98	0,200	258	0,01	0,620	1379

13. táblázat: Az átlagos raktározott zsírmennyiség változás lineáris regressziójának eredményei (d-változás (gramm), p – p-érték, n.s.: nem szignifikáns, **szignifikáns eredmény**)

faj / (ivar)	Tavaszi		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	m	p	m	p	m	p
<i>barátposzáta hímek</i>	-0,3	0,009	-0,7	0,080	-1	0,050
<i>barátposzáta tojók</i>	-0,3	0,010	-0,8	<0,001	-0,9	<0,001
<i>kerti poszáta</i>	-0,3	0,030	-1,5	<0,001	-1	0,038
<i>foltos nádiposzáta</i>	-0,35	0,008	-0,9	<0,001	-1	<0,001
<i>cserregő nádiposzáta</i>	-0,3	0,020	-0,9	0,006	-1	<0,001
<i>énekes nádiposzáta</i>	-0,6	<0,001	-1,5	<0,001	-1	0,026
<i>sísegő fűzike</i>	-0,3	0,025	-0,5	0,004	-0,7	<0,001
<i>fitiszfűzike</i>	-1,1	0,004	-0,7	0,050	-0,6	0,000
<i>kormos légykapó</i>	0	n.s.	0	n.s.	-0,1	0,044
<i>kormos légykapó hím</i>	0	n.s.	0	n.s.	-0,1	0,041
<i>kormos légykapó tojó</i>	0	n.s.	0	n.s.	-0,1	0,050
<i>szürke légykapó</i>	-1	0,005	0	n.s.	0	n.s.

A barátposzáta és a kerti poszáta

A plusz raktározott zsírmennyiség szignifikánsan csökkent 1984 és 2011 között minden kor- és ivarcsoportban mindkét faj őszi vonulási periódusában (14. táblázat). Lineáris regresszióval vizsgálva az öreg barát- és kerti poszáták átlagos szárnyhossza szignifikánsan növekedett mindkét szezonban (a növekedés mértéke: barátposzáta hímek mindkét periódusban: 0,04 mm/év, $p = 0,05$, barátposzáta tojók mindkét periódusban: 0,03 mm/év, $p = 0,05$, kerti poszáták tavasszal: 0,05 mm/év, $p = 0,01$ és ősszel 0,06 mm/év, $p = 0,005$). Habár az öreg madarak szárnyhosszának mediánja nem változott szignifikánsan, a szárnyhossz-eloszlás a nagyobb szárnyhossz értékek felé tolódott (15. táblázat, 26. és 27. ábra). Nem volt megfigyelhető számottevő különbség a barátposzáta hímek és tojók méretében.

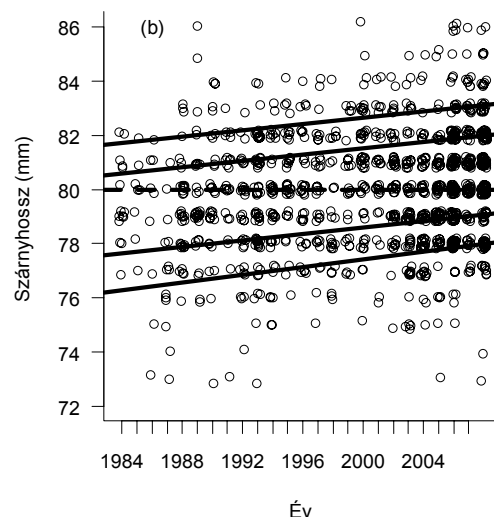
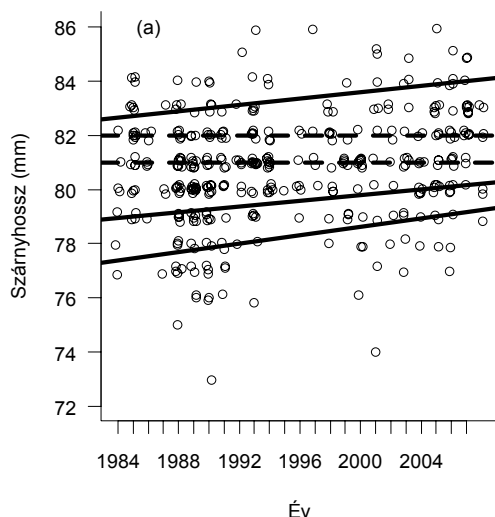
14. táblázat: Az évi átlagos plusz raktározott zsírmennyiség változása 1984 és 2008 között az őszi vonulási periódusban a barátposzáta és a kerti poszáta ivar- és korcsoportjaiban. A lineáris regresszió becstelt értékei: változások grammban, meredekség (gramm/év) és a p-érték, vannak feltüntetve.

	kerti poszáta		barátposzáta			
	ősz öreg	ősz fiatal	ősz öreg hím	ősz öreg tojó	ősz fiatal hím	ősz fiatal tojó
változás (g)	-1,50	-1,10	-0,70	-0,80	-1,00	-0,90
meredekség	-0,061*	-0,05	-0,03	-0,03	-0,04	-0,04
p-érték	<0,001	0,03	0,01	<0,001	<0,001	<0,001

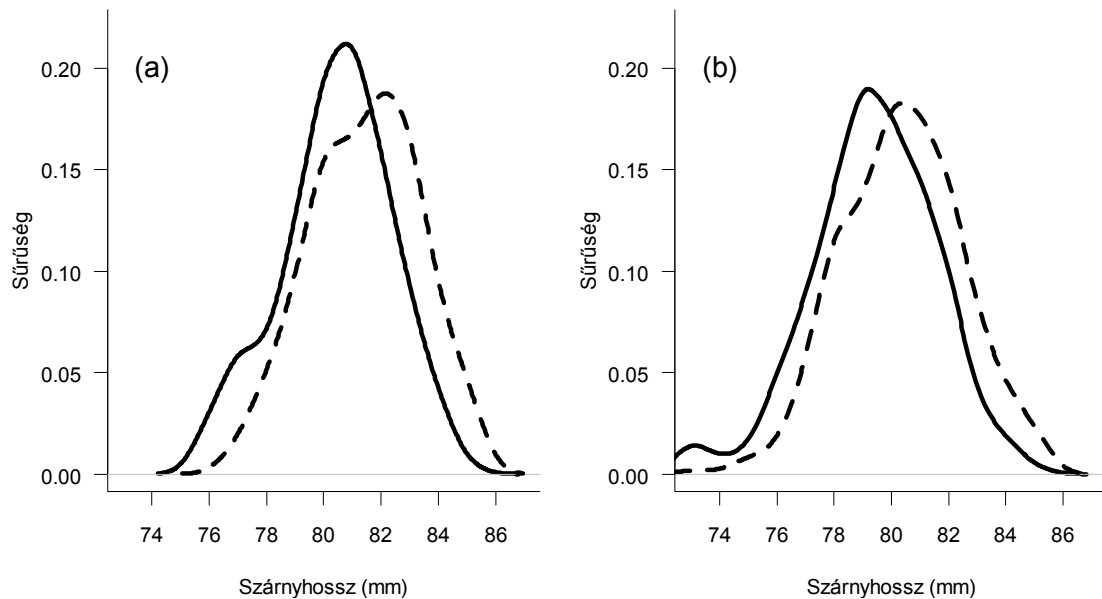
*pl. -0,061 a táblázatban azt jelenti, hogy a plusz raktározott zsírmennyiség csökkenés átlagosan 0,061 volt évenként 1984 és 2008 között.

15. táblázat: Változások (d) az öreg kerti poszáták szárnyhosszában (mm) 1984 és 2008 között a tavasz és az őszi vonulási periódusban kvantilis regresszióval becstelve. A változás mértéke (mm), a meredekség (mm/év) és a p-érték vannak feltüntetve.

kvantilisek	meredekség	Tavasz			Ősz öreg		
		d	p-érték	meredekség	d	p-érték	
10%	0,08	2,0	0,012	0,07	1,8	<0,001	
25%	0,05	1,3	0,024	0,06	1,5	<0,001	
50%	0,00	0,0	1,000	0,00	1,0	1,000	
75%	0,00	0,0	1,000	0,06	1,5	<0,001	
90%	0,06	1,5	0,037	0,06	1,5	<0,001	



26. ábra: Öreg kerti poszáták szárnyhossz (mm) változása tavasszal (a) és ősszel (b) és az illesztett egyenesek (10, 25, 50, 75, 90%-os kvantilis regresszió; szignifikáns változás – folytonos vonal, nem szignifikáns – szaggatott vonal). Az adatpontok jitterrelve vannak.



27. ábra: Az öreg kerti poszáták szárnyhossz-eloszlásainak simított hisztogramjai két periódusban: 1984 és 1993 között (folytonos vonal) és 2002 és 2011 között (szaggatott vonal) a tavaszi (a) és az őszi (b) vonulási periódusban.

Nádiposzáta (*Acrocephalus*) fajok

A vizsgálati periódus első és utolsó öt évét összehasonlítva a tavaszi átlagos testtömege a cserregő és az énekes nádiposzátáknak szignifikánsan lecsökkent (0,4, illetve 0,9 grammal), a foltos nádiposzátánál nem volt kimutatható változás. Hasonló változást detektáltunk az öreg madarak esetében ősszel mindhárom fajnál. Az öreg foltos, cserregő és énekes nádiposzáták testtömege átlagosan 0,5, 0,3, és 0,2 grammal csökkent. A fiatal cserregő nádiposzáták testtömege is szignifikánsan csökkent (0,2 grammal), míg az énekes nádiposzátánál 0,5 grammos csökkenés volt megfigyelhető ebben a korcsoportban (16. táblázat).

Az átlagos szárnyhossza az öreg foltos és énekes nádiposzátáknak 0,6–1,4 milliméterrel növekedett a vizsgálati periódus alatt az őszi és a tavaszi vonulási szakaszban is. Az öreg cserregő nádiposzáták átlagos szárnyhossza is megnőtt mindkét periódusban: a változás csupán 0,6 mm volt. A fiatal madaraknál is volt szignifikáns növekedés: a foltos nádiposzáta átlagos változása: 0,7 mm, a cserregőé 0,6 mm és az énekesé 1,4 mm volt (17. táblázat).

16. táblázat: A foltos, a cserregő és az énekes nádiposzáta átlagos (szórás) testtömeg értékei a vizsgálati periódus első és utolsó öt évében (1984–1990 és 2005–2011 között), és összehasonlításuk eredménye Welch t-tesztet használva, n: mintaelemszám.

Tavaszi öregek	Foltos np.	Cserregő np.	Énekes np.
1984-1990	12,28 (1,04)	12,00 (1,03)	12,77 (1,30)
2005-2011	11,94 (1,14)	11,56 (1,04)	11,81 (1,03)
<i>p</i> -érték	0,066	<0,001	0,05
n	638	834	272
Őszi öregek	Foltos np.	Cserregő np.	Énekes np.
1984-1990	11,88 (1,45)	12,02 (0,80)	12,91 (1,34)
2005-2011	11,44 (0,94)	11,76 (1,00)	12,67 (1,20)
<i>p</i> -érték	<0,001	<0,001	0,05
n	273	860	576
Őszi fiatalok	Foltos np.	Cserregő np.	Énekes np.
1984-1990	11,28 (1,08)	11,43 (0,92)	12,51 (1,42)
2005-2011	11,21 (1,13)	11,25 (0,95)	12,08 (1,50)
<i>p</i> -érték	0,062	<0,001	<0,001
n	3360	5010	1475

17. táblázat: A foltos, a cserregő és az énekes nádiposzáta átlagos (szórás) szárnyhossz értékei a vizsgálati periódus első és utolsó öt évében (1984–1990 és 2005–2011 között), és összehasonlításuk eredménye Welch t-tesztet használva, n: mintaelemszám.

Tavaszi öregek	Foltos np.	Cserregő np.	Énekes np.
1984-1990	67,7 (1,9)	67,1 (1,8)	68,7 (1,7)
2005-2011	68,6 (2,1)	67,7 (1,9)	69,6 (1,9)
<i>p</i> -érték	<0,001	<0,001	<0,001
n	567	798	284
Őszi öregek	Foltos np.	Cserregő np.	Énekes np.
1984-1990	66,4 (1,9)	66,2 (1,8)	67,8 (1,8)
2005-2011	67,0 (2,0)	66,8 (1,8)	69,2 (2,1)
<i>p</i> -érték	<0,001	<0,001	<0,001
n	213	401	641
Őszi fiatalok	Foltos np.	Cserregő np.	Énekes np.
1984-1990	66,0 (1,7)	65,7 (1,8)	67,1 (2,1)
2005-2011	66,7 (1,7)	66,3 (1,8)	68,3 (2,0)
<i>p</i> -érték	<0,001	<0,001	<0,001
n	2744	4008	1036

Füzike (*Phylloscopus*) fajok

A tavaszi vonulási periódusban az átlagos szárnyhossz nem változott szignifikánsan sem a sisegő, sem a fitiszfüzikénél (18. táblázat). Az őszi vonuláskor az öreg sisegő füzikék mintájában szárnyhossz-növekedést tapasztaltunk, évente átlagosan 0,095 mm-rel, míg a fitiszfüzikénél évente 0,08 mm-rel nőtt az átlagos szárnyhossz (18. táblázat). A fiatal korcsoportban ez a változás csak a fitiszfüzikénél jelenik meg, 0,05 mm-rel nőtt évente az átlagos szárnyhossz (18. táblázat).

A tömegek vizsgálatakor tavasszal évente átlagosan 0,007 grammal csökkent a sisegő füzikék, míg 0,024 grammal a fitiszfüzikék testtömege. Ősszel csak a fiatal sisegő füzikénél figyeltünk meg szignifikáns testtömeg csökkenést, ami évenként 0,024 gramm (19. táblázat).

18. táblázat: Az átlagos szárnyhossz változás lineáris regressziójának eredményei (d – változás mm-ben a vizsgálati periódus alatt, p – p-érték) a sisegő füzikénél

faj	Tavaszi		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	d	p	d	p	d	p
<i>sisegő füzike</i>	0,8	0,286	2,6	<0,001	0,7	0,100
<i>fitiszfüzike</i>	0,3	0,710	2,2	0,035	1,4	0,002

19. táblázat: Az átlagos testtömeg változás lineáris regressziójának eredményei (d – változás grammban a vizsgálati periódus alatt, p – p-érték) a fitiszfüzikénél

faj	Tavaszi		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	d	p	d	p	d	p
<i>sisegő füzike</i>	-0,2	0,050	-0,5	0,31	-0,6	<0,001
<i>fitiszfüzike</i>	-0,6	0,020	0,3	0,54	-0,1	0,460

Légykapó fajok

A tavaszi vonulási periódusban az átlagos szárnyhossz szignifikánsan nagyobb lett a kormos légykapó esetén, évenként átlagosan 0,07 mm-rel ($p < 0,01$). A változás az ivaroknál nem egyforma mértékű, a tojók esetén 0,11 mm-es ($p < 0,01$), a hímek esetén 0,06 mm-es ($p < 0,01$) átlagos évenkénti növekedés történt. Az őszi vonuláskor az öreg madarak egyesített mintájában szárnyhossz-növekedést tapasztaltunk, évente átlagosan 0,08 mm-rel

($p < 0,01$). A tojóknál nincs szignifikáns változás, míg a hímeknél évente 0,13 mm-rel ($p = 0,002$) nőtt az átlagos szárnyhossz. A fiatal korcsoportban ez a változás csak a tojóknál jelenik meg: 0,03 mm-rel nőtt meg évente az átlagos szárnyhossz ($p = 0,002$). A tömegek vizsgálatakor csak a fiatal összevont ivarcsoportban figyelhetünk meg szignifikáns testtömeg csökkenést, ami évenként 0,08 g, a 23 év alatt pedig 1,84 g. A vizsgálati periódus alatti szárnyhossz változásokat a 20. táblázatban foglaltam össze.

A szürke légykapó esetén a tavaszi vonuláskor a madarak átlagos szárnyhosszában nem találtunk szignifikáns változást. Az őszi vonulás során az öreg madaraknál évente 0,05 mm-rel ($p = 0,03$), míg a fiatal madarak esetén 0,03 mm-rel ($p < 0,01$) lett nagyobb az átlagos szárnyhossz. Az átlagos testtömeg tavasszal a vizsgálati periódus alatt 0,04 grammal csökkent évenként ($p < 0,01$), míg ősszel sem az öreg ($p = 0,17$), sem a fiatal madarak esetén nem tapasztaltunk változást ($p = 0,23$).

20. táblázat: Az átlagos szárnyhossz változás lineáris regressziójának eredményei (d: változás a 23 év alatt mm-ben, p: p-érték, n.s.: nem szignifikáns)

faj / (ivar)	Tavaszi		Ősz öreg		Ősz fiatal	
	d	p	d	p	d	p
<i>kormos légykapó</i>	1,59	<0,001	1,87	<0,01	0,45	0,04
<i>kormos légykapó (tojó)</i>	2,46	<0,001	-	n.s.	0,75	<0,001
<i>kormos légykapó (hím)</i>	1,4	<0,001	2,75	<0,01	-	n.s.
<i>szürke légykapó</i>	-	n.s.	1,04	0,03	0,69	<0,001

Diszkusszió

Vonulási stratégiák

Egyazon faj, különböző populációinak más lehet a szárny morfológiája és a szárnyhossz átlaga. Az útvonal hossza befolyásolja a fajok testfelépítését, mert a nagyobb távolságok megtételéhez a hosszabb, hegyesebb szárny előnyösebb, mivel ez energetikailag hatékonyabb repülést tesz lehetővé (Berthold et al. 1993). Ezzel szemben a predátoroktól való menekülés szempontjából a manőverezési képessége a rövidebb és kerekebb szárnyú madaraknak jobb (Norberg 1990, Lockwood 1998). A nagyobb távolságokat megtevőkre erősebb szelekciós nyomás hat a hosszabb, hegyes szárny felé, mivel az útjuk során több földrajzi akadályt kell leküzdeniük (Gaston 1974, Tianinen 1982). Az északabbi, hosszabb vonulási utat megtevő madarakra ez a szelekció erősebben hat, ezért ezek szárnya átlagosan hosszabb, mint a délebbi populációk tagjaié (Lockwood et al. 1998).

„Bakugrás” típusú vonulás esetén ez a különbség még nagyobb lehet, ennél a vonulási stratégiánál a legészakabbi költők telelnek legdélebben, így vonulási útjuk a leghosszabb, ez az egyik oka annak, hogy ezek a madarak kezdik meg legkorábban ősszel a vonulást (pl.: Kelly et al. 2001), így hamarabb tűnnek fel a déli pihenőhelyeken is.

A hurokvonulás az a vonulási típus, amikor a populációk más útvonalon vonulnak ősszel, mint tavasszal. A hurokvonulás fennállása esetén például tavasszal több északi madár repülhet át a vizsgálati területen, mint ősszel. Ez összhangban áll, azzal, hogy a tavaszi vonulás nagyobb sebességű az őszinél. A madaraknak nemcsak gyorsabb a vonulása, hanem a vonulás irányát is megváltoztathatják. Például tavasszal több északi madár kelhet át a Kárpátok alkotta barrieren, mint ősszel (Csörgő et al. 2009). Ez utóbbi esetben az északi madarak nagyobb része kerülheti ezt meg, mivel ilyenkor nem a vonulás minél rövidebb időtartamára, hanem a túlélésre optimalizálnak. Azonban a hurokvonulás oka lehet az őszi és tavaszi időszakban eltérő időjárási rendszerekhez való alkalmazkodás is, a széliránynak is jelentős szerepe lehet (Newton 2008), például a Szaharában tavasszal az uralkodó szélirány északkeleti, ami módosíthatja a vonulási útvonalakat. A tövisszűrő gébics tavaszi, északi irányba történő vonulása keletebbre zajlik, mint az őszi (Cramp & Brooks 1992). Ennek az időjárás és ezzel összefüggésben lévő táplálék-elérhetőség változás lehet az oka: tavasszal a téli esőzések miatt Afrikában a keleti területeken is bőséges a táplálék (Alerstam 1993). Sok globális folyamat eredménye a hurokvonulás aminek a kényszertő feltételeit csak most kezdjük megérteni.

A barátposzáta és a kerti poszáta vonulási stratégiája

Az eredmények alapján elmondható, hogy az átlagosan hosszabb szárnyú barátposzáták tavasszal korábban vonulnak át a területen mindkét ivarcsoport esetében. Míg ősszel a fiatal és az öreg barátposzátáknál is az átlagosan rövidebb szárnyhosszú madarak vonulnak keresztül a területen korábban, ami a hímeknél és a tojóknál is egyaránt kimutatható volt.

A barátposzáta széles elterjedési területű, a különböző populációinak vonulási stratégiája eltérő: az északi és keleti populációk hosszútávú vonulók, a déliek rezidensek, míg a középsők parciális, vagy obligát középtávú vonulók (Csörgő & Gyurác 2009 a). Az Európa különböző részein fészkelő madarak telelőterületei – kisebb-nagyobb átfedésekkel – elkülönülnek, mely a jégkorszaki refugiumokkal hozható összefüggésbe. Így a nyugat-európai fészkelők az Ibériai-félszigeten és Északnyugat-Afrikában telelnek, míg az Észak-Európában költők a mediterrán régió keleti részén (Csörgő & Gyurác 2009 a). Ezek vonulási szöge kicsi, azaz déli irányba keskenyebb sávban vonulnak, míg a Közép-Európában fészkelőké nagy (Busse 1987). Ezekre a populációkra általában jellemző a bakugrás vonulási típus: a legészakabbi (hosszútávú vonuló) populációk telelnek legdélebben (Cramp & Brooks 1992). A Kárpát-medencén átvonuló barátposzáták egy része lehet északi eredetű, így hosszútávú vonuló (Csörgő & Gyurác 2009 a). Az északi madarak szárnyhossza átlagosan nagyobb, mint a délieké (Berthold et al. 1990). A megfigyelt mintázatot a hosszabb szárnyú északi madarak eltérő vonulási stratégiája okozza a délebbi középtávú vonuló populációkétól: tavasszal ezek a madarak vonulnak át a vizsgálati területen legkorábban, míg ősszel legkésőbb.

A nálunk fogható, főként középtávú vonuló barátposzátáknál sem hímek, sem a tojók csoportjában nem volt kimutatható különbség a tavasszal és ősszel átvonuló állomány átlagos szárnyhosszában. Ebből arra lehet következtetni, hogy a többi vizsgált fajjal ellentétben, melyek hosszútávú vonuló fajok, a Közép-Európában középtávú vonuló barátposzátáknál, amik a Kárpát-medencén átvonuló állomány nagy részét jelentik, feltehetően nincs különbség a tavasszal és ősszel átvonuló állomány populációs összetételében. Ugyanúgy nem találtak különbséget a tavasszal és ősszel vonuló megfigyelhető barátposzáták átlagos szárnyhosszában Izraelben sem (Yom-Tov & Ben-Shahar 1995).

Egy korábbi ócsai vizsgálatban nem volt kimutatható különbség az átvonuló kerti poszáták szárnyhosszában (Csörgő & Karcza 1998). Ennek lehetséges oka, a nem elegendő mintaelemszám, mivel ezzel ellentétben a több mint 10 év megfigyelésével bővített adatsorunkból kapott eredmények szerint mind tavasszal, mind ősszel, mindkét

korcsoportban az átlagosan hosszabb szárnyú egyedek vonulnak át korábban a vizsgálati területen. Ennek egy magyarázata lehet a „bakugrás” vonulási mintázat, ami a faj nyugatabbra költő populációjánál is megfigyelhető (Berthold 1988).

Az öreg madarak tavaszi és őszi átlagos szárnyhosszának különbsége abból adódhat, hogy a két vonulási periódusban más összetételű a befogott állomány. Tavasszal több északi madár repülhet át a vizsgálati területen, mint ősszel, így a kerti poszáta Kárpát-medencén átvonuló állományai hurokvonulók lehetnek.

Nádiposzáta (*Acrocephalus*) fajok vonulási stratégiája

A foltos nádiposzáta szárnyhossz adatai alapján végzett elemzések eredménye szerint egy vonulási perióduson belül tavasszal az átlagosan hosszabb szárnyú madarak korábban érkeznek a területre, míg ősszel a fiatalok esetében a rövidebb szárnyú madarak vonulnak át korábban a területen. Ugyanez az összefüggés figyelhető meg az énekes nádiposzátnál is. A foltos nádiposzátnál ősszel a közép-európai madarak hazánkhoz képest északnyugatról, a baltiak észak-északkeletről, a Skandináviában fészkelő madarak északkeletről érkeznek. Ezek közül a közép-európai madarak érkeznek legkorábban, július végén, augusztus elején (Miholcsa 2007). A Skandináviában költők a legkésőbb, szeptemberben és október elején. A három irányból jövő öreg és fiatal madarak érkezési idejében különbséget találtak (Miholcsa 2007). A tőlünk északra eső területekről származó madarak annál gyorsabban vonulnak és később jelennek meg a Kárpát-medencében, minél északabbról származnak és ez mindkét korcsoportban jellemző. Tehát a faj nem „bakugró” vonuló (Szász 2007), ezt alátámasztja az is, hogy ősszel a vonulás végén vannak a leghosszabb szárnyú madarak.

A megfigyelt mintázatot az ivarok eltérő vonulási stratégiájával is magyarázhatjuk. Bár a tollazat alapján nem lehet elkülöníteni a hímeket és a tojókat, de mindhárom *Acrocephalus* fajnál a hímek nagyobbak, átlagosan hosszabb a szárnyuk, mint a tojóknak (Kelsey et al 1989 a, Cramp & Brooks 1992, Ellrich et al. 2010). Ezt tovább erősíti az, hogy például tavasszal a vonulás eltérő időzítése az ivarcsoportok esetében jól dokumentált: a hímekre erősebb a szelekciós nyomás, hogy minél korábban a költőterületre érjenek, míg a tojóknál ez nem annyira kifejezett. Ezért a hímek korábban vonulhatnak, és kora tavasszal túlsúlyban lehetnek az északi pihenő és költőterületeken (protandria) (pl.: Hüssell 1981, Francis & Cooke 1990, Kokko 1999, Rubolini et al. 2004, Markovets et al. 2008, Tøttrup & Thorup 2008, Csörgő & Harnos 2011). Ez magyarázhatja a tavaszi különbségeket a szárnyhosszban. A tavaszi vonulással ellentétben kevés kutatás irányult eddig az őszi vonulási periódusban megfigyelhető ivari különbségekre (Mills 2005, Jakubas & Wojczulanis-

Jakubas 2010). Néhány tanulmány protoginiáról számol be számos énekesmadár fajnál (pl.: Geen 1988, Swanson et al. 1999, Ellengren 1991, Mills 2005, Csörgő et al. 2009, Csörgő & Harnos 2012), míg mások szerint a két ivarcsoport időzítése nem különbözik (Otahal 1995, Tryjanowski & Yosef 2002, Mills 2005, Arizaga et al. 2009). Eddig csak Lengyelországban találtak bizonyítékot a foltos és a cserregő nádiposzáta ivarfüggő őszi vonulási viselkedésére (Jakubas & Wojczulanis-Jakubas 2010).

A cserregő nádiposztánál tavasszal nem volt szignifikáns összefüggés a vonulás időzítése és a szárnyhossz között, míg ősszel mind az öreg, mind a fiatal madaraknál a hosszabb szárnyú egyedek vonulnak később. Mivel a cserregő nádiposzáta populációi izolátumnak tekinthetők a Kárpát-medencében, azaz az északi populációi keletről és nyugatról kikerülnek a Kárpátokat, így csak kevesen fordulnak elő a Kárpát-medencében, ezért teljesen eltérő mintázatot mutat a szárnyhossz eloszlása a másik két fajhoz képest.

A tavasszal átvonuló öreg foltos, cserregő és énekes nádiposzták átlagos szárnyhossza nagyobb, mint az ősszel átvonulóké. Bár a különbség minden esetben szignifikáns volt, csak a foltos nádiposzáta esetében tekinthető biológiailag relevánsnak (1,3 mm), a másik két fajnál nem (0,7 mm a cserregő és 0,4 mm az énekes nádiposztánál). A foltos nádiposzáta széles frontú vonuló, előfordulhat, hogy más a populációs összetétele az átvonuló állománynak tavasszal és ősszel és néhány populációja hurokvonuló.

A két füzike (*Phylloscopus*) faj vonulási stratégiája

Sem a sisegő, sem a fitiszfüzike nem költ a vizsgálati területen, csak pihenőhelynek használják azt. A döntés, hogy leszálljanak-e, időjárási tényezőktől függ (Barriocanal et al. 2002). Barriocanal és Robson (2007) eredményeivel egyezően, szignifikáns összefüggést találtunk a vonulás időzítése és a szárny hossza között mindkét vonulási periódusban mindkét fajnál. Tavasszal a hosszabb szárnyú madarak érkeznek előbb. Egy lehetséges magyarázata a jelenségnek, hogy a legtöbb vonuló énekesmadárhoz hasonlóan, ezeknél a fajoknál is az átlagosan hosszabb szárnyú hímek előbb érkeznek a tojóknál a pihenő területekre és a költőterületekre (Cramp 1992, Izhaki & Maitav 1998, Kissner et al. 2003). A tavaszi protandria oka a szaporodásra való optimalizáció lehet, miszerint tavasszal a korábban érkező hímek jobb minőségű élőhelyen tudnak territóriumokat foglalni (Francis & Cooke 1986, Lundberg & Alatalo 1992, Kokko 1999, Lozano et al. 1996). Általánosságban elmondhatjuk, hogy az az ivar, amelyik nagyobb szelekciós nyomásnak van kitéve a költőhelyre való korábbi érkezés szempontjából (általában a hímek) az érkezésüket úgy is korábbra tudják tolni azzal, hogy hamarabb indulnak el a telelőterületükről (Catry et al. 2005). Például az ibériai csilpcsalpfüzikéknél a hímek sokkal korábban indulnak el az afrikai

telelőterületekről a tojókhoz képest (Catry et al. 2005). Egy másik vizsgálatban azt találták, hogy a csilpcsalpfüzike és fitiszfüzike hímek a tojóknál 2-3 héttel korábban érkeznek a költőterületre (Lawn 1974, Reynolds 1978). Nem csak az indulás időpontja, hanem a vonulás sebessége – ami a szárnymorfológián alapul – is szerepet játszhat a hímek korábbi érkezésében (Marra et al. 1998, Stouffer & Dwyer 2003): így az öreg hímek gyorsabban vonulnak a tojóknál és a fiataloknál (Hedenström & Petterson 1987).

Egy másik magyarázat lehet, hogy az északi eredetű, hosszabb szárnyú madarak korábban vonulnak át a területen. A *Phylloscopus* fajknál is a szárnymorfológia és a vonulási útvonal hossza erősen korrelál (Gaston 1974), és ez az összefüggés populációs szinten is kimutatható (Tiainen & Hanski 1985). Ősszel a sisegő füzike esetén ugyanazt az összefüggést találtuk, mint tavasszal: a hosszabb szárnyú madarak érkeznek meg először a vizsgálati területre. A háttérben az ivarcsoportok eltérő vonulási viselkedése állhat itt is. Lehetséges, hogy a hímek aránya nagyobb az elsőnek érkező madarak között, ami arra utalhat, hogy a faj a telelőterületen is territoriális. Itt is alternatív magyarázatként léphet fel az, hogy a hosszabb szárnyú északi eredetű madarak előbb vonulnak át a területen. Ez azt jelentheti, hogy a populáció „bakugrás” típusú vonulási stratégiát követ.

A fiatal sisegő füzikéknél nem találtunk összefüggést a szárnyhossz és az érkezési idők között. Valószínűleg azért, mert a fiatal madarak nem egy időpontban hagyják el a költőterületet.

A sisegő füzikénél találtakkal ellentétben a fitiszfüzike esetében az átlagosan hosszabb szárnyú madarak érkeznek meg később a vizsgálati területre mindkét korcsoportban. Az ivarak eltérő vonulási viselkedése állhat itt is a háttérben: lehetséges, hogy a fitiszfüzike hímek, a csilpcsalpfüzike hímekhez hasonlóan később kezdik meg a vonulást, mint a tojók (Geen 1988), így hosszabb időt töltenek a költőterületen. Norman (1994) írta le azt, hogy a Brit-szigeteken a fitiszfüzike tojók fiatalabb korukban és a kikelési helyüktől messzebbre mozdulva kezdik meg a diszperziójukat, mint a hímek. Skandináviában viszont ennél a fajnál nem találtak szignifikáns különbséget a két ivar vonulás időzítése között (Lindström et al. 1996).

Az eredmények szerint mindkét fajnál a tavaszi átvonuló állomány átlagosan hosszabb szárnyú az őszinél. Mindkét faj teljes vedlést végez a telelőterületen (Svenson 1992), és a fitiszfüzike öreg madarainak van egy második teljes vedlési időszaka a költés után is. A két időszak közötti szárnyhossz-átlagok közti különbség mértékéből azonban arra következtethetünk, mivel csak azoknak a madaraknak az adatait használtuk, amik kopás értéke alacsony volt, hogy a megfigyelt eredmény nem adódhat a tollak kopásából származó különbségekből. Az öreg fitiszfüzikénél annak ellenére nagyobb az átlagos szárnyhossz

tavasszal, hogy a madaraknak a költés után vedlenek, lecserélik kopott tollaikat az őszi vonulás előtt. Következésképpen más populációk vonulnak keresztül a Kárpát-medencén tavasszal és ősszel. Mivel a szárnyhossz tavasszal hosszabb, így feltehetőleg nagyobb az északabbra költő madarak aránya az átvonuló állományban ebben az időszakban. A legészakabban költő madaraknak is megéri tavasszal átrepülni a Kárpát-medencén, hogy a legrövidebb útvonalat használva a lehető leghamarabb visszaérjenek a költőterületükre. Míg ősszel elkerülik a kockázatosabb útvonalat, nem vonulnak keresztül a Kárpátokon, úgy, mint közeli rokonfajuk a csilpcsalpfüzike (Csörgő et al. 1991). Ezért arra következtethetünk, hogy a két faj vizsgálati területünkön átvonuló populációi hurokvonulók. Hasonlóan a Brit-szigeteken költő populációkhoz, ahol a madarak tavasszal nyugatabbi útvonalat használnak, mint ősszel (Wernham et al. 2002). A hurokvonulás elméletét támogatja, hogy a Sínai-félsziget egyik oázisán a fitiszfüzikék csak ősszel vonulnak át, tavasszal nem foghatóak, más útvonalat használnak (Lavée et al. 1991).

A két légykapó faj vonulási stratégiája

A kormos légykapó tavaszi vonulási hullámában az átlagosan hosszabb szárnyú egyedek érkeznek korábban, míg ősszel pont fordítva, a hosszabb szárnyú madarak érkeznek meg később. A tavasszal átvonuló madarak átlagos szárnyhossza kisebb volt mindkét ivar esetén, mint az ősszel átvonulóké, mivel több százas mintaelemszámokkal dolgoztunk és a szárnyhosszt csupán milliméter pontossággal mérik, bár statisztikailag szignifikáns különbséget kaptunk, de a tojóknál kapott különbség (0,57 mm) olyan kicsi, hogy a releváns különbség határán van, míg a hímeké jelentősnek tekinthető (0,9 mm). Az ősszel átvonuló tojóknak átlagosan nagyobb volt a testtömege is. Ezt a megfigyelést alátámasztják azon dániai és olaszországi vizsgálatok, melyek szerint a faj hurokvonuló, vagyis más útvonalon vonulnak az egyedek tavasszal, mint ősszel (Bønløkke et al. 2006, Spina et al. 2008). Megfigyeléseink alapján a két vonulási időszakban az átvonuló állomány összetétele eltérő, ősszel nagyobb arányban lehetnek jelen az átlagosan hosszabb szárnyú, északabbi populációkból származó madarak. Van néhány bizonyíték a hurokvonulásra, például a Sínai-félsziget egyik oázisánál csak az őszi vonuláskor figyelhetők meg a kormos légykapók (Lavée et al. 1991).

A szürke légykapó esetén az átlagosan hosszabb szárnyú egyedek érkeznek meg korábban a területre mindkét vonulási időszakban. Ennek több magyarázata is lehet, egyrészt lehetséges, hogy a hímek vonulnak korábban, és nekik átlagosan hosszabb szárnyuk van. Másrészt elképzelhető, hogy a faj „bakugrás” típusú vonuló. A tavasszal átvonulók szárnyhossza átlagosan nagyobb, mint az őszié, ellenben a testtömegük átlagosan kisebb. A szárnyhosszok közötti különbségek az öreg madaraknál arra utalnak,

hogy ennél a fajnál is eltérő állomány vonul át tavasszal és ősszel, ami ismét a hurokvonulást valószínűsíti.

Nigériában végzett vizsgálat szerint az átvonuló szürke légykapók testtömeg átlaga tavasszal sokkal nagyobb volt, mint ősszel, hiszen a Szaharán átkelt madarak sokkal gyengébb kondícióban értek oda (Moreau 1972). Az elemzett adatok alapján az ősszel fogott madarak átlagos testtömege volt a nagyobb, melyek az őszi vonulás során Európában már minden bizonnyal megkezdték a zsírfelhalmozást. A két vonulási időszakban más sorrendben kell leküzdeniük a vonulóknak az adott barriereket. Tavasszal a költőterületek felé a Szaharán és a Mediterránrumon átkelve sokkal gyengébb kondícióban érik el Európát, míg ősszel a Szaharán túli területekre érve használják fel tartalékaikat.

Nem vonhatunk le általános következtetéseket, mivel például a Németországban gyűrűzött kormos légykapók az őszi vonulás megkezdése előtt elkezdenek zsírt raktározni, jóval a vonulási nyugtalanság megjelenése előtt. Amíg a testvérfajánál, az örvös légykapónál csak jóval a vonulási nyugtalanság megjelenése után kezdődik meg a zsírraktározás, ami ezután igen gyors ütemű (Winner 1996).

Változások a vonulás fenológiájában

Számos faj elterjedési területe és vonulás időzítése eltolódott feltehetően klimatikus tényezők hatására (Gordo 2007). A változások mértéke nagyban függ a vonulási stratégiától. A hosszútávú vonulók veszélyeztetettebbek, mivel lassan adaptálódnak a változásokhoz (pl. Berthold 2002, Butler 2003, Pulido et al. 2001). A rövid- és középtávú vonulók tavaszi érkezése szoros összefüggést mutat az Európa időjárását alapvetően meghatározó észak-atlanti oszcillációval (NAO), míg a hosszútávúaké nem (Hubalek 2003). Nem tisztázott, hogy az eltolódások háttérében már evolúciós változások állnak, vagy csak a fenotípusok plaszticitása (Coppack & Both 2002, Gienapp 2007). A tágabb értelemben hasonló vonulási stratégiájú fajok (pl. hosszútávú vonulók) időzítésbeli elcsúszásai sem egységesek. Nem csak a mértékük, de irányuk is különbözhet (Csörgő et al. 2009). A klímaválaszt, mint személyiségjegyet is figyelembe vehetjük. Például a vonulási viselkedés kezdetét és a vonulási út távolságát befolyásolja az egyed kompetitív képessége, vagy dominanciája (Helm et al. 2006), ami feltehetően az agresszióval és az egyed stresszkezelő képességével is összekapcsolható (Reale et al. 2007). Továbbá a vonuló és nem-vonuló madarak különbözhetnek a felderítési viselkedésükben (Mettke-Hofmann et al. 2005). Egy populáción belül is az egyedek felderítési és a változó környezethez való alkalmazkodási képessége is különbözhet (Minderman et al. 2009), ami jelentős szerepet játszat a klímaváltozásra adott egyedi válaszok eltéréseiben.

A tavaszi vonulás időzítése sok közép- és hosszútávú vonuló fajnál megváltozott (pl.: Gordo & Sanz 2005, Sparks & Tryjanowski 2007). Tavasszal a szaporodásra irányuló optimalizáció miatt a vonulás korábbra tolódása a jellemzőbb. Az éghajlatváltozás következtében a kora tavaszi időjárási feltételek kedvezőbbé válnak, így a madaraknak megéri hamarabb megérkezni a költőterületre. Az előbb érkező egyedek ugyanis a legjobb minőségű élőhelyeken tudnak territóriumot foglalni, ezáltal nőhet a szaporodási sikerük az adott évben (Forstmeier 2002; Dunn 2004), és a kedvezőbb területeken egy hím akár több tojóval is párba állhat (Robson & Barriocanal 2011). Azoknak a hímeknek, amelyek így korábban látnak neki a költésnek nagyobb eséllyel - és akár több - extra-pár utódjuk is lesz (Canal et al. 2012).

A költőterületre való korábbi visszaérkezésnek három fő oka is lehet, első a vonulási útvonal lerövidülése, ami inkább a rövid- és középtávú vonulókra jellemző. Második a migráció sebességének növekedése, a harmadik pedig, hogy a vonulás korábban kezdődik (Newton 2008). Az időzítés ökológiai tényezők által is befolyásolt. Spanyolországi vizsgálatok kimutatták, hogy az Ibériai-félszigetre érkező vonuló madarak tavaszi időzítését erősen befolyásolták a Száhelben és Észak-Afrikában megfigyelt változások a vegetáció fenológiájában (Robson & Barriocanal 2011).

Ősszel nincs ilyen direkt készítés, az őszi vonuláskor az egyedek a túlélésre optimalizálnak, amire jobb esélye van a jobb kondícióban levő madaraknak, tehát adaptív valamivel tovább maradni, ha van táplálék, és érdemes korábban elmenni, ha pl. a szárazság miatt kevesebb az enivaló. Mindkét irányú változásnak megvannak az előnyei és hátrányai: nem éri meg korábban elindulni, ha van táplálék és az időjárás is kedvező (Coppack et al. 2002), viszont veszélyes lehet túl későn távozni, mert az időjárás egyre kiszámíthatatlanabb, a szélsőséges időjárási események (pl.: korai fagyok) egyre intenzívebbek és gyakoribbak lehetnek.

Ezért ősszel a hosszútávú vonuló fajok különbözőképpen reagálhatnak az időjárási változásokra a vedlési stratégiától és a költségek számától függően. A távozás előrehozatalára és a késleltetésére is található példa (Gilyazov & Sparks 2002, Miholcsa 2009).

Általánosságban eredményeinknek más kutatócsoport eredményeitől való eltérésének több oka lehetséges. Az egyik az eltérő módszerek használata, mi ugyanis külön kezeltük a kor és ivarcsoportokat a vizsgálat során, valamint az összes megfogott madár érkezési idejét figyelembe vettük. Más vizsgálatban gyakori, hogy az első madár érkezési idejét (FAD: First Arrival Date), az utolsó madár indulását, illetve a populáció első vagy utolsó 5%-t veszik figyelembe. Ezek a mutatók érzékenyek a kiugró értékekre, valamint inkább csak kisebb részpopulációkról adnak információt, nem a teljes átvonuló állományról.

A különbségeknek földrajzi vonatkozásai is lehetnek, mert a klímaváltozás hatása nem mindenhol egyforma irányú és mértékű. Például, megfigyelték, hogy az Észak Atlanti Oszilláció megváltozása a Nyugat-Európán átvonuló madarak vonulását befolyásolta, míg a Kelet-Európán keresztül, az óceántól távol vonulókét nem (Hubalek 2003, Stervander et al. 2005).

Barátposzáta és a kerti poszáta vonulási fenológiájának változása

Eredményeinkkel rávilágítottunk a klímaváltozás lehetséges következményeire a barátposzáta és a kerti poszáta a vizsgálati területen átvonuló populációi esetén. A korábbi tavaszi érkezés lehetséges előnyei ellenére, a barátposzáta egyik ivarcsoportjánál sem volt megfigyelhető változás a tavaszi vonulás időzítésében a vizsgálati periódusunk alatt. Ennek oka az lehet, hogy mivel ez a faj tavasszal nagyon korán vonul, a még korábbi tavaszi érkezés nem lenne adaptív, ugyanis a helyi időjárási feltételek ekkor még igen kedvezőtlenek. Magyarországon az első barátposzáták február második felében érkeznek, habár a néhány mostanában megfigyelt áttelelő egyed alapján arra következtethetünk, hogy a populáció egy kis hányada állandóvá vált (Csörgő & Gyurác 2009a). Azonban a hőmérséklet kora tavasszal (február második fele, március eleje) gyakran nulla fok alá is mehet, és hóborítás is előfordulhat. Ha ezek a kedvezőtlen feltételek sokáig fennállnak, akkor a madarak túlélési rátája igen alacsony lehet. Ezért azt feltételezzük, hogy a Nyugat-Európában megfigyeltékhez hasonlóan, a barátposzáta tavaszi vonulása a mi vizsgálati periódusunk előtti évtizedekben tolódhatott korábbra. Az Észak- és Nyugat-Európai vizsgálatok alapján például Svédországban a barátposzáták tavaszi érkezése átlagosan 5 nappal tolódott előbbre 1965–1979 között a 1941–1950 közötti periódushoz viszonyítva (Lundberg & Endholm 1982). Egy dán megfigyelés szerint az érkezési idők mediánja nagyobb változást mutatott 1976 és 1997 között a barátposzátánál, mint ami a rokon fajainál volt megfigyelhető (Trottrup et al. 2006). A Közép-Európai eredmények 6 napos korábbra tolódásról tudósítanak az 1957–2008 közötti periódusban (Askeyev et al. 2009).

Az első kerti poszáták április második felében érkeznek Magyarország területére a vonulási csúcs május közepére tehető (Csörgő & Gyurác 2009 b). Az utóbbi évtizedekben Európa szerte számos hosszútávú vonuló fajhoz hasonlóan (például: Both et al. 2004, Gordo & Sanz 2005) a kerti poszáta tavaszi vonulása is korábbra tolódott (Hüppop & Hüppop 2003, Jonzén et al. 2006, Sparks et al. 2007).

A kerti poszátánál Angliában a legegyszerűbb mutatót, az első madár érkezését vizsgálva 42 (Sussex), illetve 31 év (Sheffield) alatt jelentős, átlagosan 19, illetve 10,5 nappal korábbi érkezést detektáltak (Sparks et al. 2007). Az első érkezés Közép-Euráziában (Kazan) 4 nappal tolódott korábbra (Askeyev et al. 2009) Litvániában (Vilnius) 1971–2004 között nem volt megfigyelhető változás (Zalakevicius et al. 2006). Németországban (Helgoland) az érkezések átlagát vizsgálták, ez 1960 és 2000 között 7,4 nappal tolódott korábbra (Hüppop & Hüppop 2003). Skandináviában (Falsterbo, Ottenby, Jomfruland, Hanko) az 50%-os kvantilist vizsgálva a vonulás átlagosan 5 napos korábbi érkezést mutatott 25 év alatt (Jonzén et al. 2006). Olaszországban (Capri) Gauss-görbe illesztésével becsülték a vonulási hullám közepét, és ezzel a módszerrel 6,5 nappal korábbi vonulást

detektáltak 24 év alatt (Jonzén et al. 2006). Ócsán a legnagyobb mértékű, 9 napos változást az első érkezés adta. Az érkezések átlaga és mediánja nem változott szignifikánsan, de ez az eredmény nem megbízható, mivel tavasszal az időjárás miatt a fogási adatsorban nagyon sok az adatfelvétel nélküli nap. A kernel simítás nem érzékeny annyira ezekre a hiányokra, az ezzel a módszerrel megállapított fogási csúcsokban, 12 napos korábbra tolódást mutattunk ki. Kvantilis regressziót használva nem egy mérőszámmal jellemezzük a vonulás időzítését, hanem a madarak különböző hányadainak vonulásáról kaptunk információt. Ezzel a módszerrel Ócsára a 25%-os kvantilist tekintve 8 nappal, az 50%-os kvantilist nézve átlagosan 6,5 nappal érkeznek korábban a madarak.

Az eurázsiai megfigyelésekkel ellentétben (Askeyev et al. 2007, Askeyev et al. 2009), nálunk nem volt kimutatható szignifikáns korreláció a két testvér faj vonulási csúcsaiban sem tavasszal, sem ősszel. Habár a korreláció hiánya az adatsorunkban nem meglepő, mivel a barátposzáta Közép-Euráziában hosszútávú, míg Kelet-Európában középtávú vonuló. Közép-Euráziában a barátposzáták érkezési ideje egybe esik a kerti poszátákéval Askeyev et al. 2009), míg Európában elég nagy különbség van közöttük.

Az augusztus eleji diszperziós időszak után a barátposzáták őszi vonulása augusztus végén kezdődik, a vonulási csúcs szeptember első felére esik a vizsgálati területen (Csörgő & Gyurác. 2009 a). Az őszi vonulás két hónapig tart, amihez képest az általunk minden kor- és ivarcsoportban detektált hozzávetőleg két hetes eltolódás jelentős.

Minkét faj megváltoztatja a táplálkozási stratégiáját a vonulás előtt, a rovarokról a növényi táplálékra, például a mi vizsgálati területünkön a bodzabogyóra (*Sambucus nigra*) térnek át. A fő táplálékforrás váltása után a tapasztalatlan fiatal madaraknak tovább tarthat a megfelelő mennyiségű tartaléktápanyag felhalmozása, ezért kedvezőbb időjárási feltételek esetén tovább maradnak a területen. Az öreg barátposzátáknak – a fiatalokkal és a kerti poszátával ellentétben – postnuptialis (költés utáni) vedlésük van (Svensson 1992), ezért hosszabb ideig maradnak a területen, úgy, mint a tapasztalatlan fiatal madarak. Feltehetően ez az oka annak, hogy mindkét korcsoport vonulása ugyanolyan mértékben, 2 héttel tolódott későbbre. Egy észak-lengyelországi vizsgálat szerint a barátposzáta őszi vonulása 3 nappal későbbi lett 1985 és 1998 között (Nowakowski 1999). A megnövekedett hőmérséklet következtében a táplálék tovább elérhető a költőterületen, ez okozhatja a vonulási periódus későbbre tolódását (Coppack et al. 2001).

Kistestű madaraknál az energiaigényes életszakaszok, úgy, mint a költés, a vedlés és a vonulás időben egymástól jól elhatárolódnak (Newton 2011). Ezért szoros korreláció van a postjuvenilis vedlés és a vonulás időzítése között a barátposzátánál (Pulido & Coppack 2004). Ha később indulnak, az előnyös lehet, mert több idejük jut olyan életmenet szakaszok befejezésére, mint a vedlés, vagy a vonulásra való felkészülés (Pulido & Coppack 2004).

Szignifikáns korrelációt találtunk a két ivarcsoport vonulási csúcsai között. Hipotézisünk szerint ez annak köszönhető, hogy a két ivarcsoport hasonlóan reagál a klimatikus paraméterek éves váltakozására. Érdekes, hogy a hímek és a tojók őszi vonulás időzítésbeli különbségének előjele szignifikánsan megváltozott. Ez azt jelenti, hogy a vizsgálati periódus első éveiben a hímek előbb vonultak, mint a tojók, de az utóbbi években a tojók előbb hagyják el a vizsgálati területet és a hímek tovább maradnak. Az eredményekben némi ellentmondásosság látszik: egyrészt szignifikáns korreláció volt a két ivarcsoport vonulási csúcsai között, másrészt viszont a hímek és a tojók időzítésbeli különbségének előjele szignifikánsan megváltozott. Ez azért lehetséges, mert az évek közötti változatosság nagyon nagy, amit mindkét ivarcsoport érkezési ideje ugyanúgy követ. Ugyanakkor mindkét csoport vonulása trendszerűen későbbre tolódott, de a hímeké nagyobb mértékben, mint a tojóké. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a két ivarcsoportnak más lehet a vonulási és zsírraktározási stratégiája. Valószínűleg a tojók nagyobb hangsúlyt helyeznek az energia-maximalizálásra, ami biztosítja a sikeres költést (Tryjanowski et al. 2004). Másrészt a hímek territóriumot védenek, ezért általában előbb érkeznek a költőterületre a tojókhoz képest (Izhazi & Maitav 1998, Gustin 1999). Catry és munkatársai (2007) bizonyították, hogy a csilpcsalpüzike tojók messzebbre vonulnak a hímeknél. A barátposzátánál a Brit-szigeteki madarak közül nagyobb volt a tojók aránya az afrikai telelőállományban (Catry et al. 2006). Ha ez az ivari különbség a telelőterületen előfordul, a hímek jellemzően később hagyják el a költőterületet a tojóknál. Kedvező időjárási feltételek mellett egy pihenőhelyen a hímek évről-évre egyre tovább maradnak a tojókhoz képest, így az időzítésben egyre nagyobb a különbség az ivarok között.

A barátposzátával ellentétben a télen vedlő öreg kerti poszátáknak jól kell időzíteniük ezt az energiaigényes életmenet szakaszt a relatív rövid télhez képest, amihez hamar el kell hagyniuk a költőterületet (Hedenström et al. 2007). A kerti poszáta évente csak egyszer költ. Nincs postnuptialis vedlés, csak a telelőterületen vedlik (Svensson 1992). Így a költés után hamar elegendő zsírt szedhet magára, és elkezdheti a vonulást. A tapasztalt öreg madarak gyorsabban összegyűjtik a megfelelő mennyiségű zsírt, mint a fiatalok. A mi vizsgálataink szerint nem tapasztalható trendszerű változás ennél a korcsoportnál egyik mutatót használva sem a vizsgált 24 éves periódus alatt. A fiatalok viszont a vonulás teljes időszakát az összes mutató szerint későbbre időzítik, így a fiatal és az öreg madarak közötti különbség évről-évre nő. Az első fiatal madár érkezése több mint húsz nappal, az érkezések mediánja két héttel korábbi, az érkezések átlaga a többi mutatóhoz képest sokkal kisebb, egy hetes eltolódást becsült. A kevésbé érzékeny módszerek eltérő eredményeket adnak. A vonulási csúcs és a kvantilis regresszió szerint kb. két hét az eltolódás a fiatal madaraknál. A vizsgálati területen az őszi vonulás augusztus elején kezdődik, a csúcsa szeptember elején van, és az utolsó egyedek október elején hagyják el a területet (Csörgő & Gyurácz 2009 b). Figyelembe véve,

hogy a kerti poszáta őszi vonulási periódusa a területen két hónapig tart a kb. két hetes eltolódás a fiatal madarak időzítésében nem elhanyagolható. Ezen jelentős változás miatt egyre nagyobb a különbség a fiatalok és az öregek vonulásának időzítése között. Egy korábbi vizsgálatban, 1984 és 1994 között ez még nem volt kimutatható (Csörgő & Karcza 1998), ezek szerint ez a folyamat az utóbbi évtizedben jelentősen felgyorsult.

A fajra vonatkozóan más területekről nincsenek egyértelmű eredmények az őszi vonulás időzítésének változását illetően. Dániában (Christiansø) az őszi vonulás korábbra tolódott, de csak a populáció utolsó 5%-át tekintve (Tøttrup et al. 2006 b). Az utolsó madár befogásának időpontja Angliában (Oxfordshire) is egyre korábbi (Cotton 2003). Ezeknek a vizsgálatoknak az eredményeit nehéz összehasonlítani a mieinkkel, mivel a korcsoportokat nem kezelték külön, ezzel szemben mi nagy különbséget találtunk a két korcsoport vonulásának változásában, továbbá az évenkénti költéssiker eltérése miatt a korcsoportok aránya különbözhet, ezért az értelmezés is bizonytalan.

Nádiposzáta (*Acrocephalus*) fajok

Eredményeink szerint a foltos és a cserregő nádiposzáta tavaszi vonulása korábbra tolódott a Nyugat-Európában megfigyeltékhez hasonlóan (pl.: Cotton 2003, Hüppop & Hüppop 2003, Spottiswoode et al. 2006, Tøttrup et al. 2006 a). A cserregő nádiposzáta tavaszi érkezése Európa minden részén korábbra tolódott a telelőterület és útvonal különbözősége ellenére. A tavaszi vonulás időzítésének mediánja Dél-Németországban átlagosan 7 nappal (Bergmann 1999), Dániában és Németország északi részén 3 nappal (Spottiswoode et al. 2006, Tøttrup et al. 2006 a), az első madár érkezése Angliában átlagosan 9,5 nappal tolódott korábbra (Cotton 2003).

Lehetséges magyarázat lehet, hogy mivel a telek egyre rövidebbek és enyhébbek, a táplálék egyre korábban elérhetővé válik (Hüppop & Hüppop 2003, Askeyev 2009). A változás mértéke mindkét fajnál egy hét volt. Bár a területen befogott cserregő nádiposzáta populációk nagyrészt a Kárpát-medencéből származnak, míg a foltos nádiposzáta főként északi átvonulók, a két faj hasonló habitat preferenciájú. Az általános környezeti hatások egyaránt befolyásolják a költő- és pihenő területeik állapotát, táplálék-ellátottságát, hasonló változásokat idézve elő mindkét fajnál.

Az énekes nádiposzáta érkezési ideje nem változott, a faj tavaszi vonulása helyenként nagyon változó Európában. Általánosságban elmondható, hogy csak az észak-európai populációk hozták korábbra a vonulásukat. Például az érkezési idő mediánja Skandináviában 7 nappal korábbra tolódott 1980 és 2004 között (Jonzén et al. 2006). Az énekes nádiposzáta ugyanakkor egyre később érkezik Dániában és Németországban: az

eltolódás medián értéke 1, illetve 4 nap (Spottiswoode et al. 2006, Tøttrup et al. 2006 a). Habár tény, hogy az énekes nádiposzáta érkezési ideje nem változott meg a vizsgálati területünkön, az okot a faj élőhelyében kell keresni: csak a lágyszárú vegetációban költ a Kárpát-medence vizes élőhelyein (Csörgő 1995), de ez az élőhely csak májusban válik alkalmassá a fészkelésre. A táplálékforrás már korábban is rendelkezésre állna, de elsődlegesen nem ez befolyásolja a madarak érkezését, hanem az, hogy a lágyszárú vegetációt alkotó növényfajok erre az időszakra érik el a megfelelő magasságot és sűrűséget, ami szükséges a fészek elrejtésére (Csörgő & Gyurác 2009 e). Azonban ekkor már az érkezés előbbre tolásának előnyei a táplálékforrás szempontjából feltehetően nem olyan kifejezetten, mint kora tavasszal. A másik két faj egyedei a nádas belsőbb zónáiban költenek, ezért ezek egy hónappal korábban el tudják kezdeni a szaporodásukat (Csörgő & Gyurác 2009 c d e). Skandináviában a tavasz később kezdődik, ezért a vegetáció csak később lesz alkalmas a költésre, tehát a klímaváltozás hatásai májusban is jelentősek lehetnek. Ezeken a területeken a vonulás előbbre hozása így szaporodási szempontból előnyös lehet, ami magyarázza a leírt változásokat és a változatlan érkezési időt a mi vizsgálati területünkön.

Azt találtuk, hogy mindhárom faj őszi vonulása későbbre tolódott: a foltos nádiposzáta két héttel, a cserregő és az énekes nádiposzáta egy héttel indul később. A mi eredményeinkkel ellentétben a nyugat-európai vizsgálatok egyre korábbi indulásról számolnak be a foltos és a cserregő nádiposzáta esetén (Cotton 2003, Tøttrup et al. 2006 a, Péron et al. 2007), az énekes nádiposzátról pedig nem áll rendelkezésre elég információ. Fontos figyelembe venni, hogy a hazai és a nyugat-európai vizsgálatok különböznek az alkalmazott módszerekben, vizsgálati időszakban, és más szélességi fokokon történt az adatfelvételük. Ezek mind szerepet játszanak abban, hogy magyarázatot adjunk az eltérő eredményekre (Sparks & Tryjanowski 2005, Knudsen et al. 2007). Továbbá a legtöbb vizsgálatban nem különítik el az öreg és a fiatal madarakat, ami a mi eredményeinkkel való összehasonlítást még bonyolultabbá teszi. Ugyanis a változás mértéke és a trendje nagyon különböző lehet az egyes korcsoportokban, valamint nagy eltérés lehet a korcsoportok arányában az őszi vonulás egyes megállóhelyei között. Például a barrierek előtt általában nagyobb a fiatal egyedek aránya, mint máshol (Csörgő et al. 2009), mivel a tapasztalatlan madaraknak több időbe telik, míg felkészülnek az akadály átrepülésére. Ezért a különböző földrajzi helyekről származó tanulmányok, nem meglepően, ellentétes eredményekről tudósítanak.

Eredményeink alapján a cserregő nádiposzáta mindkét korcsoportjában nemcsak a vonulási periódus későbbre tolódását figyelhetjük meg, hanem kiszélesedését is. Amíg a másik két faj csak egyszer költ egy évben, addig a cserregő nádiposzáta lehet második

fészekalja a Kárpát-medencei költőterületeken (Csörgő & Gyurácz 2009 c d e). A korábbi tavaszi érkezésből arra következtethetünk, hogy a szaporodásra fordított idő megnőtt, így a másodköltések számának is meg kellett növekednie az elmúlt két évtizedben. A másodköltésből származó fiatalok számának megnövekedése a vonuló állományban eredményezheti a vonulási periódus kiszélesedését és eltolódását. Természetesen a fiatal madarak később hagyják el a vizsgálati területet, mint az öregek. Ennek lehetséges magyarázata, hogy az azévi madarak részleges vedlést végeznek a költés után, ezért amíg a feltételek engedik, addig késleltetik az indulást, hogy legyen elég idejük teljesen befejezni a vedlésüket (Miholcsa et al. 2009). Továbbá a fiatal madaraknak általában több idő kell, hogy felszedjék a megfelelő zsírmennyiséget a vonuláshoz (Akriotis 1998) ezért összességében lassabb a vonulásuk. Woodrey (2000) szerint a fiatalok későbbi vonulása könnyen megérthető, hiszen a szociálisan szubdomináns fiatalok így nem kerülnek kompetícióba a domináns felnőtt madarakkal a pihenő területeken. A másodköltés nagyobb aránya az öreg madarak vonulás fenológiájára is hatással van. Mivel a második fészekalj felnevelése nagyon energiaigényes, a felnőtt madarak is késleltetik a vonulásukat, hogy legyen elég idejük felkészülni rá.

Füzike (*Phylloscopus*) fajok

A sisegő füzike egyike a legkésőbb vonuló énekeseknek (Kiss et al. 2009). Összességében azt találtuk, hogy a tavaszi vonulási hullám szignifikánsan előre tolódott, tehát a sisegő füzikék korábban érkeznek meg a vizsgált területre. Az eltolódás átlagosan 0,3 nap évente. Ennek hátterében a jelenkori felmelegedést követő korábbi vegetációfejlődéshez történő adaptáció állhat.

Az őszi vonulás időzítésében az öreg madarak esetében nem találtunk különbséget a vizsgált időszak alatt. A fiatal madarak első egyedeinek területre való érkezési idejében szintén nem történt szignifikáns változás, viszont az utolsó egyedek szignifikánsan később érkeznek a területre, azaz a vonulási időszak meghosszabbodott körülbelül 5 nappal a 24 év alatt (19. ábra). Ehhez hasonlóan Tøttrup et al. (2006 b) a Christiansø szigetén (Dánia) élő sisegő füzikék esetében azt találta, hogy az őszi vonulás átlagosan évi 0,53 nappal későbbre tolódott.

Eredményeink szerint a fiatal sisegő füzikék átlagosan 6 nappal később vonulnak, mint az öreg madarak. Több lehetséges magyarázat is lehet. Például az érkezésbeli különbség lehet annak az oka, hogy a korcsoportok különböző időpontban indulnak el a költőterületről (mivel számos fajnál megfigyelhető, hogy a fiatalok később hagyják el a költőterületről, mint az öregek) (Csörgő et al. 2009, Nagy et al. 2009), vagy más a vonulási

sebességük (Hedenström & Petterson 1987, Ellegren 1990) az eltérő szárnymorfológiának köszönhetően. Mivel a fiatal madarak szárnya rövidebb, valószínűleg a jobb manőverezési képesség miatt, az öregeké pedig hosszabb, amivel gyorsabban tudnak repülni (Alatalo et al. 1984).

A sisegő füzikével ellentétben a fitiszfüzikénél nem találtunk különbséget a fiatal és öreg madarak vonulás időzítése között. A háttérben az állhat, hogy az öreg fitiszfüzikéknek — a fiatalokkal és a sisegő füzikével ellentétben — van egy második teljes vedlésük a költés után, ezért olyan sokáig maradnak, mint a tapasztalatlan fiatalok, sőt az is lehet, hogy a fiatalok után kezdik meg a vonulást (Wernham et al. 2002), és a gyorsabb vonulási képességüknek köszönhetően utolérhetik a fiatalokat, vagy le is előzhetik őket (Hedenström & Petterson 1987). Lindström et al (1996) azt találta, hogy az öregek 5 nappal később hagyják el a svédországi költőterületet, mint a fiatalok.

Fitiszfüzikénél nem mutatható ki szignifikáns változás a tavaszi vonulás időzítésében, de ez adódhat az alacsony fogási gyakoriságból is. Ugyanis Németországban (Helgoland) a tavaszi érkezések átlaga 14 nappal tolódott korábbra 1960 és 2008 között (Hüppop & Hüppop 2011), valamint Nagy-Britániában 1970 és 1996 között 8 napot csúszott korábbra (Sparks et al. 2007). Ősszel mindkét korcsoport időzítése későbbre tolódott. Valamint a fiatal madarak vonulási hullámának kezdete nagyobb mértékben változott, mint a vonulás vége, tehát a vonulási időszak lerövidült. Ezzel ellentétben, Németországban (Helgoland) az őszi vonulási hullám átlaga 48 év alatt csupán 1 napot tolódott korábbra (Hüppop & Hüppop 2011). Jelentős különbség van a sisegő és a fitiszfüzike öreg madarak vonulás időzítésének változásában: amíg a sisegő füzikénél nem figyelhetünk meg változást a vonulás időzítésében, addig a fitiszfüzikék őszi vonulása jelentősen későbbre tolódott. Ennek oka az eltérő vedlési stratégia lehet. Az öreg fitiszfüzikéknek van egy második teljes vedlésük a költés után, így, ha későbbre időzítik a vonulásukat, akkor több idejük marad a vedlés befejezésére.

Légykapó fajok

A kormos légykapó kifejezett, mindkét ivarnál megfigyelhető korábbra tolódott tavaszi érkezése megegyezik az Európa többi területén megfigyelt mintázattal (Hubálek 2003, Hüppop & Hüppop 2003, Stervander et al. 2005, Jonzén et al. 2006, Robson & Barriocanal 2011). A szürke légykapó esetén kevés tavaszi adat állt rendelkezésünkre az ócsai adatsorban, így nem vonhatunk le megbízható következtetést belőlük.

A költőterületre való korábbi visszaérkezésnek a két vizsgált faj esetében az lehet az oka, hogy a migráció sebessége megnőtt, vagy az, hogy a vonulás korábban kezdődik

(Newton 2008), ám ezen hatások kimutatása a megfelelő adatok hiányában nem lehetséges. A közép- és nyugat-európai populációknak ráadásul korlátozott lehetőségük van a vonulás sebességének növelésére. Hollandiai kutatások szerint az elmúlt két évtizedben a légykapók átlagosan 6 nappal gyorsabban teszik meg a költőterület felé tartó út európai szakaszát, míg a feltehetően szintén a klímaváltozás hatására eltolódott táplálékmaximum 15 nappal korábban áll rendelkezésre (Both et al. 2009 in Both 2010).

A Németország területén átvonuló, zömében Skandináviában költő populációik esetén mindkét légykapó faj érkezése korábbra tolódott tavasszal az utóbbi 41 év alatt, a kormos légykapó esetén 6,4, míg a szürke légykapó esetén 10,6 nappal (Hüppop & Hüppop 2003). Ezen kutatást kiegészítő svéd vizsgálatok a kormos légykapó esetén nem mutattak ki eltolódást, míg a szürke légykapónál 4,8 napos korábbra tolódást figyeltek meg az elmúlt 45 év során (Stervander et al. 2005). Capri-szigetén, az egyik jelentős tavaszi pihenőhelyen az Appennini-félszigettől délre, egy 19 éves adatsor alapján a kormos légykapó tavaszi érkezése átlagosan 4,4, a szürke légykapóé pedig átlagosan 1,1 nappal tolódott korábbra (Jonzén et al. 2006). A lokális időjárási adatok valószínűleg a költés megkezdését befolyásolják, ami meghatározza a hosszútávú vonulók adott évi költési sikerét (Both & Visser 2001). A kormos légykapó hímek tavaszi érkezése összefügg az észak-afrikai időjárási adatokkal, minél melegebb volt Észak-Marokkóban, annál korábban értek a hímek hollandiai költőterületükre (Both & Visser 2001).

A hosszútávú vonulók őszi időzítése, eltérően a magyar megfigyelésektől, korábbra tolódást mutatott több fajnál is Nyugat-Európában (Tøttrup et al. 2006 b, Kovács et al. 2009, Kiss et al. 2009, Nagy et al. 2009). Dániában a kormos légykapó esetén az utolsó induló egyedek időzítése 1976 és 1997 között évente átlagosan 1, a szürke légykapóé 0,4 nappal tolódott korábbra (Tøttrup et al. 2006 b). A vonulás későbbre tolódását csak a szürke légykapó 50 és 95%-os kvantilisénel figyelték meg a nálunk talált mintázattal megegyezően.

A vizsgálatunk szerint ugyanis a kormos légykapó mindkét korcsoportja esetén a későbbre tolódás figyelhető meg, aminek valószínű oka az, hogy a melegebb ősz lehetőséget ad arra, hogy tovább táplálkozhassanak, és jobb kondícióval induljanak el a telelőterületek felé. A szürke légykapó esetén az öreg madarak vonulásának vége, valamint a fiatal madarak teljes őszi vonulása tolódott későbbre. Ennek lehetséges magyarázata, hogy a fiatal madarak kevésbé tapasztaltak a táplálék megszerzésében, mint az öreg madarak, így több időbe telhet, amíg a vonulás megkezdéséhez elegendő tápanyagot felhalmoznak.

Eredményeinknek más kutatócsoport eredményeitől való eltérésének főbb oka az eltérő módszerek használata.

Változások a biometriában

A kilenc faj vizsgálata során azt tapasztaltuk, hogy a jelentősebb átvonuló állománnyal rendelkező fajoknak a szárnyhossz átlaga nőtt, de testtömeg átlaga csökkent. A változások trendje sok esetben már ilyen, viszonylag rövid időintervallumon belül is szignifikáns.

Tudjuk, hogy az északabbi populációkból származó madaraknak átlagosan hosszabb és hegyesebb szárnyuk van, mint a délebben költő populációkéknak (Gaston 1974, Norberg 1981 in Csörgő & Lövei 1986, Berthold 1993). A szárnyhossz növekedésének hátterében tehát populációs átrendeződés állhat: változott az átvonuló állományok összetétele, vagyis egyre több északi madár vonul át a területen. A klímaváltozás egyik legkorábban felismert következménye az areahatárok északabbra tolódása volt (Thomas & Lennon 1999). Az utóbbi évtizedekben az általunk vizsgált fajok is kiterjesztették költő területüket észak felé (BirdLife International 2004). Emellett – szintén az éghajlatváltozás hatására – az északabbi területeken a költési siker is növekedhetett. Mindezek miatt egyre több madár érkezik ősszel egyre északabbi területekről.

Ezen kívül a Nyugat-Száhel övezet esőzésének jelentős hatása van számos hosszútávú vonuló európai fészkelő fajra (Sanderson et al. 2006, Both 2010). Valamint a Szahara területének megnövekedése (Le Houérou 1996) is erős hatótényező lehet a vonuló madaraknál, hiszen a hosszabb szárnyúak nagyobb eséllyel képesek átrepülni a nagyobb távokat, míg a rövidebb szárnyúak szelektálódnak, így akár a közép-európai populációkban is szárnyhossz növekedés történhetett.

A szárny hosszának növekedése összefüggésbe hozható a szárnyhossz fenotipikus plaszticitásával, mint klímaválással, vagy mikroevolúciós folyamatokkal is. Számos vizsgálat tudósít a madarak testméret-változásairól, mely klimatikus tényezők változásával korrelálhat (Yom-Tov 2006, Salewski et al. 2009). Ezeket a változásokat sokszor mikroevolúciós folyamatokkal interpretálják, például a Bergmann-szabállyal, vagy az Allen-szabállyal hozzák kontextusba (Yom-Tov 2006, Salewski et al. 2009), ami a testméretet kódoló gének változását jelenti. Habár a testméret populáción belüli változása lehet fenotipikus válasz egyes környezeti faktorok változására, mint például az inter- és intraspecifikus kompetíció (Brown & Wilson 1956, Dayan & Simberloff 1998), predációs nyomás (Gentle & Gosler 2001) és táplálékellátottság (Blem 1990). A mikroevolúciós válaszok megkülönböztetése a fenotipikus plaszticitás mechanizmusától fontos, hogy magyarázni tudjuk a klímaváltozásra adott válaszokat. A plaszticitással elérhető válaszok szintje limitált az adaptációhoz képest, főként az olyan gyorsan változó környezetben, mint amit a klímaváltozás okoz (DeWitt et al. 1998). Habár a plaszticitás is evolválódhat szelekció hatására, de egyirányú változások esetén ez valószínűleg nem jó megoldás (Nussey et al.

2005). Az adaptáció és a fenotipikus plaszticitás elválasztása nehéz, mivel kevés közvetlen bizonyíték van a klímaváltozásra adott genetikai válaszra (Gienapp et al. 2008). Feltehetően esetünkben inkább a mikroevolúciós folyamatoknak lehet szerepe. A madarak a szárnytollaikat a vonulás előtt, vagy az után cserélik le. A vonulási úton ért hatásokra, ezért nem tudnak fenotípusos plaszticitással válaszolni. A mikroevolúciónak biztosan van hatása, de az sokkal lassabb folyamat annál (Gienapp et al. 2008), hogy egyedüli magyarázat legyen az általunk megfigyelt mintázatra.

Az olyan epigenetikus folyamatoknak, mint a fluktuáló asszimmetria mértéke, is szerepe van a szárnymorfológia kialakításában (Møller 1992). Az erős környezeti stressznek kitett (pl.: táplálékhiány) egyedek asszimmetrikusabbak lesznek (Putman & Sullivan 2000). A madaraknál az asszimmetria főként a tollaknál jelenik meg, például a rossz tápláltságú seregélyekben (*Sturnus vulgaris*) nagyobb volt a kormánytollak asszimetriája (Swaddle & Witter 1994). A szárny asszimetriája jelentős hátrányt jelenthet a vonulás során, energetikailag sokkal kedvezőtlenebb repülést tesz csak lehetővé (Hambly et al. 2004). Tehát az epigenetikus folyamatokon keresztül a változó környezettel járó stresszfaktoroknak is szerepe lehet a megfigyelt változások kialakításában.

A vonuló madarak egy meghatározott mennyiségű felhalmozott zsírral kezdik meg vonulásukat, és igyekeznek a lehető leghatékonyabban, leggyorsabban, legbiztonságosabban megtenni a vonulási utat (Alerstam & Lindström 1990). Nagyobb zsír felhalmozásra, hosszabb megállásra általában csak a földrajzi barrierek előtt kerül sor. A vizsgált fajoknál ez többnyire a Mediterráneum északi része. Néhány faj például a kormos légykapó az őszi vonulás során az Ibériai-félsziget északi részén tölti fel a zsírraktárait és a Szahara déli széléig táplálkozás nélkül repül el. A foltos nádiposzáta még ennél is extrémebb: vannak egyedek, melyek a vonuláshoz szükséges zsírmennyiséget Észak-Britanniában magukra szedik és csak a Szaharától délre táplálkoznak megint. Tavasszal a barátposzáta és a kerti poszáta is a Szaharától délre, a Guinea zónájában töltik fel a zsírraktáraikat (Hjort et al. 1996, Ottosson et al. 2005). A hozzánk északról érkező példányok zsírtartalékai már kisebbek, mint az induláskor voltak, a fogyás arányos a megtett út hosszával. Ebből következik, hogy minél nagyobb az északabbi eredetű madarak részesedése a befogottak között, várhatóan annál kisebb lesz az átlagos testtömeg.

Eredményeink szerint az éghajlatváltozás könnyebben kimutatható hatásai (pl. időzítés változások) mellett egy területenkénti jelentős állomány átrendeződés is zajlik, amely biometriai jellemzők elemzésével vizsgálható és értelmezhető. Továbbá néhány vizsgálat tudósít morfológiai változásokról, melyek feltételezésük szerint kapcsolatban állnak a klimatikus tényezőkkel (Kaňuščák et al. 2004, Tryjanowski et al. 2004).

A barátposzáta és a kerti poszáta

Mindkét faj nagy mennyiségű zsírt raktároz az őszi vonulás előtt. A barátposzáták átlagos testtömege Svédország területén 18,7 és Cipruson pedig 21 gramm (Fransson et al. 2006). A kerti poszáták, melyek átrepülnek tavasszal a Szaharát átlagosan 1,8 grammot vesztenek testtömegükből minden 1000 km megtétele után. Ezzel együtt nagy csökkenés figyelhető meg a különböző szerveik tömegében is: a máj 57%-os, az emésztőrendszer 50%-os, a repülőizmok 26%-os, a láb izmainak 14%-os és a szívizom 24%-os tömegcsökkenését figyelték meg (Biebach & Bauchinger 2003). Az kérdéses, hogy ez a csökkenés közvetlenül indulás előtt, vagy repülés közben, az út során következik-e be, de a második eset tűnik valószínűbbnek. Ha a madarak már indulás előtt lecsökkentik a szerveik tömegét becslések szerint a szükséges energia ötödét megspórolhatják, ahhoz képest, ha ez elmarad. A megtakarítás ugyanannyi, ha a madár folyamatosan repül, vagy csak éjszaka repül és nappal pihen (Biebach & Bauchinger 2003).

Egy dél-svédországi vizsgálat szerint a kerti poszáták testtömegének körülbelül 16%-át adta a raktározott zsírmennyiség a vonulási időszakban (Ellergen & Fransson 1992). Görögországban a fiatal madarak átlagos testtömege hozzávetőlegesen 20 gramm (Fransson et al. 2008), míg a Szaharától délre csupán 17 gramm (Ottosson 2005).

Ahogy a fent említett publikált adatok mutatják, nagy lehet a különbség az átlagos testtömegben és az átlagos raktározott zsírmennyiségben a különböző vonuló populációk között, ami a pihenőhelyek egymástól való távolságától függ, valamint attól, hogy milyen messze van az adott megfigyelési pont a vonulási útvonalon a telelőterületüktől. Továbbá a zsírfelhalmozási stratégiája minden vonuló populációnak szigorúan meghatározott. Ezért a megfigyelt változás az átlagos raktározott zsírmennyiségben egy adott pihenőhelyen, származhat abból, hogy az átvonuló állomány populációs összetétele megváltozott. Jelentős csökkenést detektáltunk az átlagos raktározott zsírmennyiségben a barátposzáta minden kor- és ivarcsoportjánál, valamint az öreg és fiatal kerti poszátáknál is (14. táblázat). Ez a változás átlagosan több mint egy zsírkategóriányi csökkenést jelent. Mivel mi csak a madarak első befogási adatait használtuk az elemzések során és minden egyed a területre érkezése után nem sokkal meg lett megfogva, az adataink az újonnan érkező madarak kondícióját reprezentálják. Továbbá ezen fajok számára elérhető táplálékmenyiség nem változott meg ilyen mértékben a területen a vizsgálati periódusban. Tehát a változás feltehetően az átvonuló állomány populációs összetételének a változását jelzi.

Az északon költő madarak hosszabb szárnyal rendelkeznek, mint a délebben költő fajtársaik: a barátposzáta az Ibériai-félszigetről származó szárnyhossz adatai alapján a vonuló populációk átlagosan hosszabb szárnyúak a rezidenseknél (Perez-Tris 2001). A nyugati mediterrán gyűrűző állomások adatai szerint is van különbség a kerti poszáta

különböző populációinak szárnyhosszában és testtömegében (Grattarola 1999). Eredményeink szerint a barátposzáta átlagos szárnyhossza megnőtt, és a kerti poszáta szárnyhossz-eloszlása a hosszabb szárnyhosszok felé tolódott el (15. táblázat, 26. és 27. ábra). A megfigyelt változás elég nagymértékű (átlagosan 0,8-1,3 mm). A kapott eredményeinknek megfelelően egy másik hosszútávú vizsgálatban is csökkenést figyeltek meg a testtömegben és növekedést a szárnyhosszban a Brit-szigeteken gyűrzött barátposzátaéknál 1968 és 2003 között (Yom-Tov et al. 2006).

Összefoglalva, a vizsgálati területünkön átvonuló populációknál csökkenést figyeltünk meg az átlagos testtömegben és növekedést a szárnyhossz-átlagban. Azt feltételezzük, hogy a mi vizsgálati területünkön ezek a változások abból erednek, hogy megváltozott a különböző populációkból származó egyedek aránya az átvonuló állományban: az északi eredetű madarak aránya megnőtt a befogott madarak között. A kerti poszáta elterjedési területe az elmúlt évtizedben észak felé nőtt feltehetően klimatikus tényezők hatására (BirdLife International 2004). Szimulációk szerint a következő 90 évben az észak felé tolódás egyre drasztikusabb lesz mindkét fajnál (Huntley et al. 2007). Továbbá pozitív korrelációt mutattak ki a melegedő időjárás és a szaporodási siker között más északi költő madaraknál (Møller 2002). A barátposzáta és a kerti poszáta északi populációnak egyedszáma megnőtt az elmúlt évtizedekben (Jiguet et al. 2010). Eredményeink tovább erősítik azt, hogy ezek a változások már most is kimutathatóak, egyre több a madár az északi költőterületeken, és egyre nagyobb lehet a költési siker az északi területeken. A hatást tovább erősítheti, hogy a Szahara kiterjedése egyre nagyobb, így a madaraknak egyre nagyobb távolságot kell átrepülniük táplálkozás nélkül, és mivel a hosszabbszárnyú madarak energiatakarékosabban repülnek, ezért a túlélési esélyük nagyobb.

Nádiposzáta (*Acrocephalus*) fajok

Csökkenést mutattunk ki az átlagos testtömegben a vizsgálati periódus eleje és vége között a nádiposzáta fajoknál számos esetben. A testtömeg csökkenés a vizsgálati periódus alatt átlagosan 0,2-0,9 gramm volt, ami az ilyen testtömegű madaraknál 2-8%-os csökkenést jelent, ez elég nagy különbség. Igaz a mintaelemszámok általában nagyok voltak (220-3400), így már a kicsi különbség is szignifikánsnak detektálható, de a 2-8%-os csökkenés semmiképp nem tekinthető elhanyagolhatónak. Továbbá a nagy mintaelemszámok miatt a különbség becslése is nagyon pontos.

A csökkenés az átlagos testtömegben a vizsgálati periódus eleje és vége között a cserregő nádiposzátaéknál 0,3 g volt átlagosan tavasszal. Ezeknek a madaraknak teljesen más vonulási stratégiájuk van, mint a másik két *Acrocephalus* fajnak, mivel ezek kis lépésekben

vonulnak (Bibby & Green 1981, Balanca & Schaub 2005) és két alternatív egymástól földrajzilag szeparált telelőterületet használnak. Az Ugandában fogott cserregő nádiposzták átlagos tömege 12,4 g (Pearson 1971 in Cramp & Brooks 1992), ez az érték 10,6 g Izraelben, (Yosef & Chernetsov 2005), 11 g Gibraltáron (Finlayson 1981 in Cramp & Brooks 1992) és 11,7 g Kelet-Baltikumban a tavaszi vonulás alatt (Bolshakov et al. 2003). Figyelembe véve a nagy változatosságot a testtömegben a vonulás különböző szakaszaiban és a telelőterületen, a megfigyelt 0,3 grammos változás nem elhanyagolható. Például nem meglepő, hogy a madarak elvesztik a tömegük 30-50%-át a barrierek átrepülése után, habár mi csak egy gyűrűzőállomás adatait használtuk, de úgy tűnik, hogy már egész kicsi eltérésnek is nagy hatása lehet. Habár nincs adat arról, hogy a Kárpát-medencei populációkban milyen arányban fordulnak elő a keleti és a nyugati útvonalat használó madarak, a megfigyelt mintázat előre jelezheti a vonulási stratégia változását (például a keleti és nyugati útvonalat használó madarak arányának megváltozását), vagy lehet a telelő, illetve a pihenőhelyeken megváltozott környezeti feltételek eredménye.

Az énekes nádiposztának is csökkent a testtömege a tavaszi vonulási periódusban, ami alátámasztja ezt az elméletet. Ez a faj tölcsérvonuló és a keleti útvonalat használja, így feltehetően hasonló pihenőhelyeket használ, mint a cserregő nádiposztáé. Gordo et al. (2005) kimutatták, hogy a pihenőhelyek egyre szárazabbá válnak, így egyre kevesebb az elérhető táplálék is. Ha lenne kelet felé egy grádiens az élőhely-minőség degradációjában az énekes nádiposztára az nagyobb hatással lenne, mivel a cserregő nádiposzták esetében csak a keleti útvonalat használóknál csökkenne a testtömeg. A 0,3 grammos csökkenés a cserregő és az 1 grammos csökkenés az énekes nádiposztánál arra utal, hogy létezik ilyen grádiens.

Meglepően a foltos nádiposztánál nem változott a tömeg a tavaszi periódusban. Ez a faj nagy távolságokat tesz meg, és csak kevés alkalommal száll le táplálkozni (Bibby & Green 1981), ezért nagy mennyiségű zsírraktárral kell rendelkezniük az egyedeknek a barrierek (például a Szahara és a Földközi-tenger) átrepülése előtt. Ezért a barrierek előtt mért testtömegek átlagosan nagyobbak, mint az azután mértek. Például a foltos nádiposzták 35%-a több mint 13 g tömegű Nigériában (Aidely & Wilkinson 1987). Miután átrepülték a Szaharát a madarak átlagos testtömege 10,6 g Algériában és 11,2 grammos átlagos testtömeggel érkeznek meg Angliába (Williamson 1968 in Cramp & Brooks 1992). A klímaváltozás hatására a Szahara területe egyre nagyobb (Le Houérou 1996). A testtömegcsökkenés hiánya a foltos nádiposztánál, annak ellenére, hogy nagy távolságokat tesz meg pihenés nélkül a vonulása során, lehet egyfajta evolúciós kompenzációs mechanizmus következménye.

Az őszi vonuláskor mindhárom faj öreg madarainál testtömeg csökkenést detektáltunk. Figyelembe véve, hogy az őszi vonulás későbbre tolódott, ez az eltérés, változást mutat a költő és az európai megállóhelyeken egyaránt. A száraz nyarak és aszályok csökkenést okoznak a gerinctelenek denzitásában (Bale et al. 2002). A vonuló madaraknak kompenzálniuk kell az elérhető táplálék csökkenését: késleltetik a vonulásukat. Úgy tűnik, mindhárom faj ezt a stratégiát folytatja: mivel a késleltetett vonulás a testtömeg csökkenésével jár együtt. A cserregő nádiposztánál a másodköltések megnövekedett száma is hasonló mintázathoz vezet.

A fiatal madaraknál a testtömeg csökkenés egyik faj esetében sem kifejezett. Sőt a fiatal énekes nádiposzták 0,1 grammos testtömeg növekedést mutattak, bár valószínűleg ez biológiailag nem releváns. A fiatalok átlagosan kisebbek, mint az öreg madarak mindhárom faj egyedeinél. Ezért azt feltételezzük, hogy a kifejezett csökkenés hiánya egyszerűen abból származik, hogy a tömegük csökkenése súlyos következményekkel jár a túlélésre nézve. Habár ha a mostani trend folytatódik, azt feltételezzük, hogy a költés utáni mortalitása a fiatal madaraknak megnő, demográfiai változásokat előidézve a fajok költőterületein.

Az átlagos szárnyhossz szignifikánsan megnőtt mindhárom faj korcsoportjainál, mind a tavaszi, mind az őszi vonulási periódusban. Szárnyhossz változás esetén a kimutatott 0,6-1 mm-es átlagos növekedésnek is van biológiai jelentősége, mivel a különböző populációk közötti átlagos különbség is csupán egy-két milliméter (Peiró 2003). Számos faj esetében számoltak a költőterület északra tolódásáról (Thomas & Lennon 1999, BirdLife International 2004, Brommer 2004). Valószínűleg hasonló történt a foltos és az énekes nádiposztáta esetében is, ahogy azt Huntley és munkatársai (2007) prediktálják a következő 90 évre is. Továbbá a megnövekedett szárnyhossz arra utal, hogy az északon költő populációk egyedszáma megnőtt (pl.: BirdLife International 2004), és/vagy a költés sikere a madaraknak az északi területeken egyre nagyobb (Jiguet et al. 2010).

Egy alternatív, de nem kizáró magyarázat lehet az, hogy egyfajta szelekciós nyomás a hosszabb szárnyú madaraknak kedvez, ami azon alapul, hogy az alkalmas pihenőhelyek közötti távolság megnőtt és/vagy a telelőterületek egyre szárazabbá váltak (Ktitorov et al. 2010). A Kárpátoktól északra költő és ősszel dél felé tartó foltos nádiposzták vonulási iránya majdnem 180° délre (Csörgő & Ujhelyi 1991), ezek a madarak keresztülvonulnak az Appennini-félszigeten (Spina & Bezzi 1990), és valószínűleg non-stop repülik át a Földközi-tengert és a Szaharát. A Szahara kiterjedése folyamatosan nő (Le Houérou 1996), ami egy szelekciós nyomást idéz elő a hosszabb szárnyú egyedek felé. Ebben az esetben a hosszabb szárnyú madarak aránya a vizsgálati területen fogott madaraink között megnőhetett, ami előidézhetette a megfigyelt mintázatot. Valószínűbb, hogy mindkét hatás

jelen van és egymással interakcióba lépve, egymás hatását erősítve idézi elő a szárnyhossz átlagok növekedését. A megnövekedett átlagos szárnyhossz lehet egy evolúciós kompenzációs mechanizmus is a tömegvesztés nélküli hosszabb útvonalak megtételére.

A cserregő nádiposzáta általunk befogott egyedeinek nagy része feltehetően a Kárpát-medencéből származik, mivel a gyűrűzési adatok alapján az északi populációk kikerülnek a Kárpátok alkotta barriert. Két migrációs útvonala van, amik keletre, illetve nyugatra elkerülnek a Szaharát. A kárpát-medencei költő-populációk ténye nem támasztja alá a prediktált szárnyhossz változást. Valószínűleg a megfigyelt mintázat annak az oka, hogy megváltozott a keleti és nyugati útvonalat használó egyedek aránya az átvonuló populációban, feltételezve azt, hogy a keleti irány hosszabb. Másrészt ez a mintázat előre jelezhet egyfajta változást az ivararányokban, mivel a hímek mindkét korcsoportban hosszabb szárnyúak, mint a tojók (Jacubas & Wojczulanis-Jacubas 2010). A fiatal hímeknek előnyük származhat, abból, ha minél tovább tartózkodnak ősszel a telelőterületen, hogy felfedezzék a lehetséges territóriumokat, a következő évekre (Brewer & Harrison 1975, Morton 1992). Egy magyarországi vizsgálat támogatja ezt a hipotézist, miszerint a cserregő nádiposzáta hímek aránya a kikelési helyen nagyobb volt a tojókénál (Vadász et al. 2008). Egy, a hímek irányába eltolt ivararány változás a vizsgálati területünkön szintén az átlagos szárnyhossz megnövekedéséhez vezetne.

Eredményeink alapján változások figyelhetők meg a foltos, a cserregő és az énekes nádiposzáta vonulási időzítésében és biometriájában.

Füzike (*Phylloscopus*) fajok

A tavaszi vonulási periódusban az átlagos szárnyhossz nem változott szignifikánsan sem a sisegő, sem a fitiszfüzikénél. Az őszi vonuláskor az öreg sisegő és fitiszfüzikék mintájában szárnyhossz-növekedést tapasztalhattunk. A fiatal korcsoportban ez a változás csak a fitiszfüzikénél jelenik meg.

A tömegek vizsgálatokor tavasszal évente átlagosan csökkent a sisegő és a fitiszfüzikék testtömege egyaránt. Bár a sisegő füzikék esetében a vizsgálati periódus alatti 0,2 grammos csökkenés a madár testtömegéhez viszonyítva, nem biztos, hogy biológiailag releváns. Ősszel egyedül a fiatal sisegő füzikék csoportjában figyelhetünk meg szignifikáns testtömeg csökkenést.

A Szahara átrepülése sokkal nagyobb energia-befektetéssel jár az erdőlakó fajoknak, mint a nyílt területekhez kötődőknek, melyek találnak táplálékot a Szahara déli és északi peremén is. Egy tanulmányban vizsgálták az erdei fajokat, azt figyelték meg, hogy tavasszal a fitiszfüzike és számos légykapó faj a zsírraktáraikat majdnem teljesen elhasználva

érkeznek meg Olaszország déli részére, míg a nyílt területekhez kötődő fajok még rendelkeznek annyi tartalékkal, hogy több mint 300 km-t repüljenek. (Pilastro & Spina 1997).

A fitiszfűzike egyike a legkisebb madaraknak (zsírmentes testtömege kb. 7 g), melyek átrepülnek a Földközi-tengert, majd a Szaharát. Ugyanakkor a leglassabban vonulók egyike is. Elegendő vonulási zsírtartalékot raktározva viszonylag nagy távolságokat képes táplálkozás nélkül megtenni, ezért Közép-Európában csak rövid ideig pihennek és a Földközi-tenger környékén töltik fel újra zsírraktáraikat az őszi vonulás során (Hendeström & Petterson 1987, Scislowska 2005).

A fitiszfűzikek átlagos testtömeg adatai az őszi vonulás különböző stádiumaiban (a Földközi-tengertől a Szaharáig) a következőképpen oszlik meg: a zsírmentes átlagos testtömeg 7 gramm. A vonuló állomány átlagos testtömeg értéke Cipruson és a Földközi-tenger más szigetein 10-11 gramm, majd folyamatosan csökken a vonulási útvonal mentén: a Szahara előtt 10-8,4 gramm közötti, majd a Szaharától délre 7-7,4 gramm az átlag. Az évek között az átlagos testtömeg csak kevésbé variál, de gyakran nagyon eltérhet az azonos régióban lévő, de különböző habitat típusok között (Biebach 1990). Az Egyiptomban az őszi vonulási időszakban lelőtt fitiszfűzikek átlagos testtömege 9,2 gramm, melynek 22.8%-a a raktározott zsírmennyiség (Moreau & Dolp 1970). Ennél a fajnál, a kerti posztáthoz hasonlóan, megfigyelhető csökkenés az egyes szervek tömegében a Szahara átrepülése után (Schwilch et al. 2002).

Valószínűleg, a szárnyhossz változások abból erednek, hogy az átvonuló állományban: az északi eredetű madarak aránya megnőtt a befogott madarak között.

Légykapó fajok

Vizsgálatunk eredményei szerint a kormos légykapó átvonuló állományában az átlagos szárnyhossz nőtt, az átlagos testtömeg nem változott. A szürke légykapónál tavasszal csökkent az átlagos testtömeg, míg ősszel nőtt az átlagos szárnyhossz. A szárnyhossz növekedésének hátterében feltehetően populációs átrendeződés állhat, megnövekedhetett az Ócsán átvonuló állományban az északi (Skandináv) területekről származó madarak aránya mind ősszel, mind tavasszal.

Vizsgálataink során csak a szürke légykapónál volt megfigyelhető az átlagos testtömeg csökkenése a tavaszi vonulás során. Bár a plusz raktározott zsírmennyiség a kormos légykapó mindkét ivarcsoportjában, illetve a szürke légykapónál is szignifikánsan csökkent (13. táblázat).

A vonuló madaraknak megfelelő mennyiségű zsírt kell felhalmozniuk: minél hosszabb utat kell megtennie egy madárnak, annál több zsírt kell felhasználnia. A légykapók

megváltoztathatják a táplálékbázisukat a vonulásra való felkészülés során és a rovar táplálékról a gyümölcsökre, például a bodza bogyóra térhetnek át (Ferns 1975).

A kormos légykapó szezonális testtömeg-növekedés nagyobb a délebbi pihenőhelyeken (pl.: $15,3 \pm 0,6$ gramm az Ebro deltánál Északkelet-Spanyolországban és $14,4 \pm 0,4$ gramm Campotto közelében Észak-Olaszországban). A postjuvenil vedlésüket a vonulás előtt fejezik be és folyamatosan növelik a testtömegüket a vonulási útvonalon.

A szürke légykapónak az őszi vonuláskor részleges vedlése lehet, amit a telelőterületen fejez be (Svensson 1992). Ezért a legnagyobb mennyiségű zsírt közvetlenül a Szahara átrepülése előtt raktározza el (Schaub & Jenni 2000a). Az ősszel leelőtt szürke légykapók átlagos testtömege Egyiptom partjainál (Bahig) 16,5 gramm, melynek 20,6%-át teszi ki a raktározott zsírmennyiség (Moreau & Dolp 1970). Valamint, más transzszaharai vonulókhöz hasonlóan ennél a fajnál is, megfigyelhető csökkenés az egyes szervek tömegében a Szahara átrepülése után (Schwilch et al. 2002).

A testtömeg-változások követéséhez fontos figyelembe venni a faj vonulási útvonalát és a pihenőhelyek elhelyezkedését, valamint a vedlési stratégiáját. Egy összehasonlító vizsgálatban Schaub és Jenni (2000 a) azt találták, hogy a vedlés időpontja meghatározza az energia-raktározási stratégiát a vonulási útvonalon. A vedlésben lévő madarak zsírakkumuláció korlátozott (Schaub & Jenni 2000 a), ezért kisebb lépésekben vonulnak (Schaub & Jenni 2000 b).

Az északi populációkban, például Észak-Finnországban, Norvégiában és Észak-Németországban a kormos légykapó átlagos testtömeg értékei kisebbek, mint nálunk. A Mediterrán régióban, ahol a legfontosabb pihenőhelyei találhatóak a fajnak az őszi vonuláskor, az átlagos testtömeg nagyobb, mint Magyarországon (Schaub & Jenni 2000 a). A szürke légykapónál nagyon hasonló mintázat figyelhető meg, ami azt a feltételezést engedélyezi, hogy mindkét faj a Kárpát-medence átrepülése után tölti fel zsírraktárai nagy részét. A vonuló madarak számára jelentősek az útvonalukra eső pihenő és táplálkozó helyek. Ha ezek megszűnnek, vagy rajtuk kedvezőtlen változások következnek be, akkor az adott útvonalat használó madarak elpusztulnak (Csörgő & Halmos 2002). Ezért különös figyelmet érdemelnek ezek a területek és régiók a vonuló madarak fenológiai változásainak vizsgálatakor.

Az egyes fajok eredményeinek összefoglaló értelmezése

A szárnyhossz adatok alapján végzett elemzések eredménye szerint egy vonulási perióduson belül tavasszal az átlagosan hosszabb szárnyú barátposzták érkeznek előbb mind a hímeknél, mind a tojóknál. Ősszel az átlagosan rövidebb szárnyúak érkeznek

korábban mindkét ivarcsoportnál. A vonuló fajok különböző populációinak más lehet a szárny morfológiája (Berthold et al. 1990, Lockwood et al. 1998). A hosszabb szárnyú északi és délebbi középtávú vonuló madarak között megfigyelt mintázatot az eltérő vonulási stratégiája okozhatja: tavasszal az északi madarak vonulnak át a vizsgálati területen legkorábban, míg ősszel legkésőbb.

Hasonló mintázat van a foltos és az énekes nádiposztánál egy vonulási perióduson belül tavasszal az átlagosan hosszabb szárnyú madarak korábban érkeznek a területre, míg ősszel a fiatalok esetében a rövidebb szárnyú madarak vonulnak át korábban a területen. Ugyanez figyelhető meg az fitiszfűzikénél is, csak ennél a fajnál ősszel az öreg madarak esetén is volt összefüggés. Ezzel ellentétben a cserregő nádiposztánál tavasszal nem volt összefüggés, míg ősszel mind az öreg, mind a fiatal madaraknál a hosszabb szárnyú egyedek érkeztek később.

A megfigyelt mintázatot az ivarok eltérő vonulási stratégiájával magyarázhatjuk. Ugyanis bár a tollazat alapján nem lehet elkülöníteni a hímeket és a tojókat, de például mindhárom *Acrocephalus* fajnál és a fitiszfűzikénél is a hímek nagyobbak, átlagosan hosszabb a szárnyuk, mint a tojóknak (Cramp & Brooks 1992, Ellrich et al. 2010). Ezt tovább erősíti az, hogy a tavaszi vonulásnak eltérő lehet az időzítése az ivarcsoportok esetében: a hímekre erősebb a szelekciós nyomás, hogy minél korábban a költőterületre érjenek, míg a tojóknál ez nem annyira kifejezett, ezért a hímek korábban érkezhetnek (pl.: Hussell 1981, Francis & Cooke 1990, Kokko 1999). Ez magyarázhatja a tavaszi különbségeket a szárnyhosszban. Az őszi vonulási periódusban megfigyelhető mintázatot is magyarázhatja ivari különbség, a hímek később vonulhatnak, mint a tojók. A cserregő nádiposztá - melynek északi populációi nem vonulnak át a Kárpát-medencén - kivételével a többi fajnál már említett különböző populációk más vonulás időzítésbeli különbségei is befolyásolhatják a mintázatot.

A kerti posztánál egy vonulási perióduson belül mind tavasszal, mind ősszel az átlagosan hosszabb szárnyú északi madarak érkeznek korábban a területre. Ez a különbség ősszel a fiatal és az öreg madaraknál is megfigyelhető. A sisegő fűzikénél és a szürke légykapónál ugyanez figyelhető meg, csak az őszi vonuláskor az előbbi esetén a fiataloknál, az utóbbinál az öregeknél nem mutatható ki a kapcsolat. Ez a mintázat „bakugrás” típusú vonulás esetén figyelhető meg, azok a populációk, melyeknek költőterülete legészakabbra található, telelnek a legdélebben (Hedenström & Petterson 1987).

A tavasszal és ősszel átvonuló öreg barátposzták átlagos szárnyhosszában nem találtunk különbséget sem a hímeknél, sem a tojóknál. A többi vizsgált fajjal ellentétben, melyek hosszútávú vonuló fajok, a Közép-Európában középtávú vonuló barátposztánál, amik a Kárpát-medencén átvonuló állomány nagy részét jelentik, feltehetően nincs különbség a tavasszal és ősszel átvonuló állomány populációs összetételében. A kormos

légykapó esetén mindkét ivarnál az átlagosan hosszabb szárnyal rendelkező állomány vonul át ősszel a vizsgálati területen. A többi fajnál a szárnyhosszak a tavaszi vonuláskor átlagosan nagyobbak, mint ősszel (a különbség a cserregő és az énekes nádiposzáta esetében elhanyagolhatónak tekinthető). Ez a mintázat a hurokvonulás esetén állhat fent, amikor a populációk más útvonalon vonulnak ősszel, mint tavasszal.

A tavaszi vonulás időzítése a vizsgált fajoknál eltérően alakult. Nem csak a vonulás időzítése, hanem a vonulási periódus hossza is változott. A sisegő füzike vonulási intervalluma szűkült, a cserregő nádiposzátaé tágult, a többi fajé nem változott jelentősen. A vonulási csúcs – szinte minden fajnál és minden kvantilis esetén – 6–15 nappal korábbra tolódott kivéve a barátposzátát és az énekes nádiposzátát. Az éghajlatváltozás következtében a kora tavaszi időjárási feltételek kedvezőbbé válnak, így a madaraknak megéri hamarabb megérkezni a költőterületre, a legjobb minőségű élőhelyeken tudnak territóriumot foglalni, ezáltal nőhet a szaporodási sikerük (Forstmeier 2002; Dunn 2004).

A barátposzáta tavasszal nagyon korán vonul, így nem érdemes még korábban érkeznie, ugyanis a helyi időjárási feltételek ekkor még igen kedvezőtlenek. Ezért az feltételezhető, hogy a Nyugat-Európában megfigyeltékhez hasonlóan (pl.: Lundberg & Endholm 1982), a barátposzáta tavaszi vonulása a mi vizsgálati periódusunk előtti évtizedekben tolódhatott korábbra.

Az énekes nádiposzáta érkezési ideje nem változott, az okot a faj élőhelyében kell keresni: csak a lágyszárú vegetációban költ (Csörgő 1995), de ez az élőhely csak májusban válik alkalmassá a fészkelésre. Ekkor már az érkezés előbbre tolásának előnyei nem olyan kifejezetten, mint kora tavasszal.

Az őszi vonulás időzítése a legtöbb esetben a tavasszal ellentétes irányban változott, a madarak egyre később hagyják el a területet. Néhány fajnál nagy különbség van az öreg és a fiatal madarak időzítésbeli változásaiban: a kerti poszátánál, a sisegő füzikénél és a szürke légykapónál az öreg madarak őszi vonulásának időzítése nem változott, míg a fiataloké későbbre tolódott. A legkevésbé a sisegő füzike fiataloké változott, legnagyobb mértékben a fitiszfüzikéé. A vonulási időszak a cserregő nádiposzáta mindkét korcsoportjánál és fiatal énekes nádiposzátánál, sisegő füzikénél és szürke légykapónál lényegesen szélesebb lett.

Ősszel a vonuló fajok különbözőképpen reagálhatnak az időjárási változásokra a vedlési stratégiától és a költségek számától függően. Mivel kistestű madaraknál az energiaigényes életszakaszok, úgy, mint a költés, a vedlés és a vonulás időben egymástól jól elhatárolódnak. A csak télen vedlő fajoknak (pl.: kerti poszáta, sisegő füzike) jól kell időzíteniük ezt az energiaigényes életmenet szakaszt a viszonylag rövid télhez képest. Így a költés után hamar elegendő zsírt szedhetnek magukra, és elkezdhetik a vonulást. A

tapasztalt öreg madarak hamarabb felkészülnek, és korábban kezdik a vonulást, mint a fiatal madarak.

Szoros összefüggés van a vedlés és a vonulás időzítése között (pl.: Pulido & Coppack 2004). Ha a madarak később indulnak, az előnyös lehet, mert több idejük jut olyan életmenet komponensek befejezésére, mint a vedlés. Az öreg barátságosítáknak postnuptialis (költés utáni) vedlésük van, ezért hosszabb ideig maradhatnak a területen. A fitiszfűzikénél nem találtunk különbséget a fiatal és öreg madarak vonulás időzítése között. A háttérben az állhat, hogy az öreg fitiszfűzikéknek — a fiatalokkal ellentétben — van egy második teljes vedlésük a költés után (Svensson 1992), ezért olyan sokáig maradhatnak, mint a fiatalok.

A cserregő nádiposzáta mindkét korcsoportjában nemcsak a vonulási periódus későbbre tolódását figyelhetjük meg, hanem kiszélesedését is. Ennek a fajnak lehet második fészekalja a Kárpát-medencei költőterületeken (Csörgő & Gyurácz 2009 d). A másodköltésből származó fiatalok számának megnövekedése a vonuló állományban eredményezheti a vonulási periódus kiszélesedését és eltolódását.

A kilenc faj vizsgálata során azt tapasztaltuk, hogy a fajoknak a szárnyhossz átlaga nőtt, de testtömeg-átlaga csökkent. Az átlagos plusz raktározott zsírmennyiség is csökkenő tendenciát mutatott a legtöbb esetben.

A szárnyhossz növekedésének háttérében populációs átrendeződés állhat: változott az átvonuló állományok összetétele, vagyis egyre több északi, hosszabb szárnyú madár vonul át a területen. Ennek oka az areahatárok északabbra tolódása (Thomas & Lennon 1999, Huntley et al. 2007) mellett az északabbi területeken megnövekedett költési siker lehet. Továbbá az, hogy az egyre nagyobb területű Szaharát (Le Houérou 1996) a hosszabb szárnyú madarak nagyobb eséllyel képesek átrepülni, míg a rövidebb szárnyúak kiszelektálódnak.

Ezt támasztja alá az is, hogy csökkenés volt megfigyelhető az átlagos plusz raktározott zsírmennyiségben, mivel ősszel a hozzánk északról érkező példányok zsírtartalékai már kisebbek, mint az induláskor voltak, a fogyás arányos a megtett út hosszával. Ebből következik, hogy minél nagyobb az északabbi eredetű madarak részesedése a befogottak között, várhatóan annál kisebb lesz az átlagos testtömeg.

Eredményeink szerint a valószínűsíthetően környezeti változások könnyebben kimutatható hatásai (pl. időzítés változások) mellett egy területenkénti jelentős állomány átrendeződés is zajlik, amely biometriai jellemzők elemzésével vizsgálható és értelmezhető. Ezeknek a változásoknak a magyarázatai sokszor bonyolultak, de az eredmények azt mutatják, hogy a fajoknak megváltozott a populációs szintű vonulási viselkedése. A nagy mintaelemszám engedi, hogy a változásokat elég pontosan megbecsüljük, és kitöltsük az információs hiányt a fajok Közép-Európában előforduló populációról. Ez azért is különösen

fontos, mert az utóbbi évtizedekben szinte mindegyik vizsgált faj egyedszáma jelentősen csökkent Európa-szerte (BirdLife International 2004). Valószínűsíthetően, a vonulási útvonalon vagy a telelőterületen lévő feltételek megváltozása miatt.

Új tudományos eredmények

1. Az eredmények szerint a vizsgált fajok egy részénél (foltos és énekes nádiposzáta, fitiszfüzike) tavasszal az átlagosan hosszabb, ősszel a rövidebb szárnyú egyedek érkeznek korábban.
2. Ezzel szemben a többi fajnál (kerti poszáta, sisegő füzike, szürke légykapó) tavasszal és ősszel is az átlagosan hosszabb szárnyú egyedek vonulnak át korábban a vizsgálati területen.
3. A barátposzáta, a cserregő és az énekes nádiposzáta kivételével a többi fajnál különbözik a tavasszal és ősszel átvonuló állomány átlagos szárnyhossza.
4. A fajok többségénél (kivéve a barátposzátát az énekes nádiposzátát és a fitiszfüzikét) korábbra tolódott tavaszi és későbbre az őszi vonulás időzítése. Ősszel a fiatal korcsoport vonulás időzítése változott minden fajnál, de az öregé nem.
5. A vizsgálati periódus alatti átlagos szárnyhossz növekedés, illetve testtömeg csökkenés volt kimutatható a legtöbb fajnál.
6. Az átvonuló madarak átlagos plusz raktározott zsírmennyisége lecsökkent a vizsgálati periódus alatt.

Doktori kutatás eredményei

Kovács Sz., Csörgő T., Harnos A., Fehérvári P., Nagy K.: Changes in migration phenology and biometrical traits of Reed, Marsh and Sedge Warblers, *Centr. Eur. J. Biol.*, 7(1). 115-125, 2012. IF₂₀₁₁: 1,000

Kovács Sz., Csörgő T., Harnos A., Nagy K., Fehérvári P.: Change in migration phenology and biometrics of two conspecific *Sylvia* species in Hungary. *J. Ornithol.* 152. 365-373, 2011. IF₂₀₁₁: 1,636

Kovács Sz., Csörgő T., Harnos A., Nagy K., Reiczigel, J.: A kerti poszáta (*Sylvia borin*) vonulási fenológiájának változásai Ócsán 1984-2007. között, *Term. Közl.* 15. 422-433, 2009.

Kovács Sz., Csörgő T., Harnos A., Nagy K., Reiczigel, J.: A kerti poszáta (*Sylvia borin*) vonulási mintázatának változása. *Ornis Hung.*, 19. 143-153, 2011.

Nagy K., Csörgő T., Harnos A., Kovács Sz.: A cserregő és az énekes nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) vonulásának fenológiai változásai. *Term. Közl.*, 15. 434-445, 2009.

Csörgő T., Harnos A., Kovács Sz., Nagy, K.: A klímaváltozás hatásainak vizsgálata hosszútávú madárgyűrűzési adatsorok elemzésével. *Term. Közl.*, 15. 1-12, 2009.

Irodalom

- Ahola, M., Laaksonen, T., Sippola, K., Eeva, T., Rainio, K., Lehikoinen, E.: Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival breeding dates, *Glob. Change Biol.*, 10. 1610–1607, 2004.
- Aidley, D. J., Wilkinson, R.: The annual cycle of six *Acrocephalus* warblers in a Nigerian reed-bed, *Bird Study*, 34. 226–234, 1987.
- Akriotis, T., Post-breeding migration of Reed and Great Reed Warblers breeding in south-east Greece, *Bird Study*, 45. 344–352, 1998.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L., Lundberg, A.: Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *Ibis*, 126. 410–415, 1984.
- Alerstam, T.: *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge, 1993.
- Alerstam, T., Högstedt, G.: Spring predictability and leap-frog migration, *Ornis Scand.* 11. 196–200, 1980.
- Alerstam, T., Lindström, Å.: Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety, pp. 331–351. in *Bird migration: physiology and ecophysiology* (ed. E. Gwinner). Berlin, Springer Verlag, 1990.
- Arizaga, J., Cuadrado, J. F., Romero, L.: Seasonal individual and population-associated patterns of migration of Goldfinches *Carduelis carduelis* through the western edge of Pyrenees, *Ardeola*, 56. 57–69, 2009.
- Askeyev, O.V., Sparks, T.H., Askeyev, I.V., Tryjanowski, P.: Is earlier spring migration of Tatarstan warblers expected under climate warming? *Int. J. Biomet.* 51. 459–463, 2007.
- Askeyev, O. V., Sparks, T. H., Askeyev, I. V., Tryjanowski, P.: Spring migration timing of *Sylvia* warblers in Tatarstan (Russia) 1957-2008, *Cent. Euro. J. Biol.*, 4. 595–602, 2009.
- Balança, G., Schaub, M.: Post-breeding migration ecology of Reed *Acrocephalus scirpaceus*, Moustached *A. melanopogon* and Cetti's Warblers *Cettia cetti* at a Mediterranean stopover site, *Ardea*, 93. 245–257, 2005.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., *et al.*: Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores, *Glob. Change Biol.*, 8(1). 1–16, 2002.
- Bairlein, F.: Efficiency of food utilisation during fat deposition in the long-distance migratory Garden Warbler, *Sylvia borin*, *Oecologia* (Berl.) 68. 118–125, 1985.
- Bairlein, F.: Herbstlicher Durchzug, Körpergewichte und Fattedeposition vonzugvögeln in einen Rastgebiet in N.-Algerien, *Vogelwarte*, 34. 237–248, 1988.

- Bairlein, F.: Recent prospects on trans-Saharan migration of songbirds, *Ibis*, 134. 41–46, 1992.
- Barriocanal C., Montserrat D. & Robson D.: Influences of wind flow on stopover decisions: the case of the reed warbler in the Western Mediterranean, *Int. J. Biometeorol*, 46. 192–196, 2002.
- Barriocanal, C., Robson, D.: Spring passage of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* across the western Mediterranean: comparing islands with the mainland, *Ardea*, 95. 91-96, 2007.
- Bergmann, F.: Long-term increase in numbers of early-fledged Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) at Lake Constance (Southern Germany), *J. Ornithol.*, 140. 81-86, 1999.
- Bearhop, S., Fiedler, W., Furness, R. W., Votier, S. C., Waldorn, S., Newton, J., Bowen, G. J., Berthold, P., Farnsworth, K.: Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide, *Science*, 310. 502, 2005.
- Berthold, P.: Migration: control and metabolic physiology. pp. 77–128 in *Avian biology*, Vol. 5 (eds. D. S. Farner & J. R. King). New York, Academic Press, 1975.
- Berthold, P.: *Bird Migration – A General Survey*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, p. 62-68, 1993.
- Berthold, P.: *Control of bird migration*, London, Chapman and Hall, 1996.
- Berthold, P., Mohr, G., Querner, U.: Vererbung einer populationspezifischen Mauser bei Kreuzung von Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) verschiedener Populationen, *J für Ornithologie*, 135. 233–239, 1994.
- Berthold, P., Querner, U., Schlenker, R.: *Die Mönchsgrasmücke*. Die Neue Brehm-Brücherei 603. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt, 1990.
- Berthold, P., Terrill, S. B.: Migratory behaviour and population growth of Blackcaps wintering in Britain and Ireland: some hypotheses, *Ring. & Migr.*, 9. 153–159, 1988.
- Berthold, P., Møller, A.P., Fiedler, W. Preface.: In: Møller, A., Berthold, P., Fiedler, W, eds.: *Birds and Climate Change*, Amsterdam: Elsevier Academic Press. p. 7, 2004:
- Biebach, H.: Strategies of trans-desert migrants. pp. 352–367 in *Bird migration. Physiology and ecophysiology* (ed. E. Gwinner). Berlin, Springer-Verlag, 1990.
- Biebach, H., Bauchinger, U.: Energetic savings in organ adjustment during long migratory flights in Garden Warblers (*Sylvia borin*). pp. 269–280 in *Avian migration* (eds P. Berthold, E. Gwinner & E. Sonnenschein). Berlin, Springer-Verlag, 2003.
- BirdLife International 2004. *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status.*, Cambridge UK: Birdlife International., Birdlife Conservation Series, No. 12.
- Bibby, C. J., Green, R. E. Foraging behaviour of migrant pied flycatchers on temporary territories, *J. Anim. Ecol.*, 49. 507–521, 1980.

- Bibby, C. J., Green, R. E., Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers, *Orn. Scandin.*, 12. 1–12, 1981.
- Blem, C.: Avian energy storage. *Curr. Ornithol.*, 7. 59–113, 1990.
- Boersma, P. D.: Population trends of the Galapagos penguin: Impacts of El Nino and LaNina. *The Condor*, 100. 245–253, 1998.
- Boland, J. M.: Leapfrog migration in North American shorebirds: intra- and interspecific examples, *Condor*, 92. 284–290, 1990.
- Bolger, D. T., Patten, M. A., Bostock, D. C.: Avian reproductive failure in response to an extreme climatic event. *Oecologia*, 142. 398–406, 2005.
- Bolshakov, C., Bulyuk, V., Chernetsov, N.: Spring nocturnal migration of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*: departure, landing and body condition, *Ibis*, 145. 106-112, 2003.
- Bønløkke, J., Madsen, J. J., Thorup, K., Pedersen, K. T., Bjerum, M., Rahbek, C. Danks *Traekfugleatlas*. Rhodos, Humlebaek, 686 – 689, 693 – 696, 2006.
- 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., 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. Royal Soc.*, 277. 1259–1266, 2010.
- Both, C.: Flexibility of timing of avian migration to climate change masked by environmental constraints en route, *Curr. Biol.*, 20. 243–248, 2010.
- Bowman, A. W., Azzalini, A.: *Applied Smoothing Techniques for Data Analysis, The Kernel Approach with S-Plus Illustrations*. – Oxford University Press, New York, 206 pp., 1997
- Böhning-Gaese, K., Lemoine, N.: Importance of Climate Change for the Ranges, Communities and Conservation of Birds. In: Møller, A., Berthold, P., Fiedler, W, eds.: *Birds and Climate Change*, Amsterdam: Elsevier Academic Press. p. 211, 2004.
- Brewer, R., Harrison, K. G.: The time of habitat selection by birds, *Ibis*, 117. 521–522, 1975.
- Brommer, J. E.: The range margins of northern birds shift polewards, *Ann. Zool. Fennici*, 41. 391-397, 2004.
- Brown, W. L., Wilson, E. O.: Character displacement. *Syst. Zool.*, 5. 49–64, 1956.
- Busse, P.: Migration patterns of European passerines, *Sitta*, 1. 18–36, 1987.
- Butler, C. J.: The disproportionate effect of global warming on the arrival dates of short distance migratory birds in North America, *Ibis*, 145. 484–495, 2003.

- Cade, B. S., Noon, B. R.: A gentle introduction to quantile regression for ecologists, *Front. Ecolol. Environ.*, 1. 412-420, 2003.
- Canal, D., Jovani, R., Potti, J.: Multiple mating opportunities boost protandry in a pied flycatcher population, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 66. 67–76, 2012.
- Catry, P., Bearhop, S., Lecoq, M.: Sex differences in settlement behaviour and condition of Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* at a wintering site in Portugal. Are females doing better? *J. Ornithol.*, 148. 241–249, 2007.
- Catry, P., Lecoq, M., Araujo, 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(1). 31-38, 2006.
- Charmantier, A., McCleery, R. H., Cole, L. R., Perrins, C., Kruuk, L. E. B., Sheldon, B. C.: Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population, *Science*, 320(5877). 800-803, 2008.
- Chernetsov, N.: Preliminary hypotheses on migration of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in the Eastern Baltic, *Die Vogelwarte*, 38. 201–210, 1996.
- Chernetsov, N.: Stopover length and weight change in juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* in autumn in the Eastern Baltic, *Avian Ecol. Behav.*, 1. 68–75, 1998.
- Clegg, S. M., Kelly, J. F., Kimura, M. & Smith, T. B.: Combining genetic markers and stable isotopes to reveal population connectivity and migration patterns in a neotropical migrant, Wilson's Warbler (*Wilsonia pusilla*), *Mol. Ecol.*, 12. 819–830, 2003.
- Coppack, T., Pulido, F., Berthold, P.: Photoperiodic response to early hatching in a migratory bird species, *Oecologia*, 128. 181-186, 2001.
- Coppack, T., Both, C.: Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change, *Ardea*, 90. 369–378, 2002.
- Coppack, T., Tottrup, A. P., Spottiswoode, C.: Degree of protandry reflects level of extrapair paternity in migratory songbirds, *J. Ornithol.*, 147. 260–265, 2006.
- Cotton, P. A.: Avian migratory phenology and global climate change, *PNAS*, 100. 12219–12222, 2003.
- Cramp, S., Brooks, D. J.: *Handbook of the Birds of Europe and Middle East and North Africa*, Vol. 6., Oxford University Press, Oxford, 1992.
- Crick, H. Q. P., Sparks, T. H.: Climate change related to egg-laying trends, *Nature*, 399. 423–424, 1999.
- Crick, H. Q. P., Sparks, T. H.: Changes in the phenology of breeding and migration in relation to global climate change, *Acta Zool. Sin.*, 52. 154–157, 2006

- Csörgő T.: A nádas zonációk és szegélyvegetációk énekesmadarai. in: Vásárhelyi, T. (szerk.): A nádasok állatvilága, Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 138–144, 1995.
- Csörgő T., Karcza Zs., Halmos G., Magyar G., Gyurácz J., Szép T., Bankovics A., Schmidt A., Schmidt E. (eds): Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó Zrt. Budapest, 2009.
- Csörgő T., Gyurácz J. (2009 a) Barátposzáta in Csörgő T, Karcza Zs, Halmos G, Magyar G, Gyurácz J, Szép T, Bankovics A, Schmidt A, Schmidt E (eds) Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó Zrt. Budapest, 2009.
- Csörgő T., Gyurácz J. (2009 b) Kerti poszáta in Csörgő T, Karcza Zs, Halmos G, Magyar G, Gyurácz J, Szép T, Bankovics A, Schmidt A, Schmidt E (eds) Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó Zrt. Budapest, 2009.
- Csörgő T., Gyurácz J. (2009 c) Foltos nádiposzáta in Csörgő T, Karcza Zs, Halmos G, Magyar G, Gyurácz J, Szép T, Bankovics A, Schmidt A, Schmidt E (eds) Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó Zrt. Budapest, 2009.
- Csörgő T., Gyurácz J. (2009 d) Cserregő nádiposzáta in Csörgő T, Karcza Zs, Halmos G, Magyar G, Gyurácz J, Szép T, Bankovics A, Schmidt A, Schmidt E (eds) Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó Zrt. Budapest, 2009.
- Csörgő T., Gyurácz J. (2009 e) Énekes nádiposzáta in Csörgő T, Karcza Zs, Halmos G, Magyar G, Gyurácz J, Szép T, Bankovics A, Schmidt A, Schmidt E (eds) Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó Zrt. Budapest, 2009.
- Csörgő T., Gyurácz J. (2009 f) Sisegő füzike in Csörgő T., Karcza Zs., Halmos G., Magyar G., Gyurácz J., Szép T., Bankovics A., Schmidt A., Schmidt E. (eds) Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó Zrt. Budapest, 2009.
- Csörgő T., Gyurácz J. (2009 g) Fitiszfüzike in Csörgő T, Karcza Zs, Halmos G, Magyar G, Gyurácz J, Szép T, Bankovics A, Schmidt A, Schmidt E (eds) Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó Zrt. Budapest, 2009.
- Csörgő T., Harnos A.: A csilpcsalpfüzike (*Phylloscopus collybita*) vonulásának változása 23 év alatt. *Ornis Hung.* 19. 53–63, 2011.
- Csörgő T., Harnos A., Kovács Sz., Nagy K.: A klímaváltozás hatásainak vizsgálata hosszútávú madárgyűrűzési adatsorok elemzésével, *Term. Közl.*, 15. 1–12, 2009.
- Csörgő, T., Miklay, Gy., Czeglédi, Zs.: Honnan származnak a Kárpát medencén átvonuló Csilpcsalp füzikék (*Phylloscopus collybita*)? Pp. 123-131. In: Gyurácz, J. (szerk.). MME III. Tudományos Ülése, Szombathely, 1991.
- Csörgő T., Miklay Gy., Halmos G.: A Fekete-tenger partvidékének szerepe a nádiposzták (*Acrocephalus spp.*) őszi vonulásában, *Ornis Hungarica*, 10. 141–147, 2000.

- Csörgő T., Halmos G.: Átkelés a Mediterráneumon – pihenőhelyek szerepe a madárvonulásban. *Állattani Közl.*, 87. 165–177, 2002.
- Csörgő T., Karcza Zs.: A kerti poszáta (*Sylvia borin*) vonulása, *Ornis Hung.* 8(Suppl.), 137–145, 1998.
- Csörgő T., Lövei G.: Egy fészkelő csilpcsalp-füzike (*Phylloscopus collybita*) populáció szárnyalakjának jellemzése, *MME II. Tudományos Ülése*, Szeged 155–159, 1986.
- Csörgő T., Parádi I. A tövisszűrő gébics (*Lanius collurio*) őszi vonulása Magyarországon, *Ornis Hung.*, 10. 153 – 161, 2000.
- Csörgő, T., Ujhelyi, P.: A nádiposzáta-fajok (*Acrocephalus spp.*) eltérő vonulási stratégiája a külföldi visszafogások tükrében. In: Gyurácz J. (szerk.): *A Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület III. Tudományos Ülése*. MME, Szombathely: 111–122., 1991.
- de la Hera, I., Pérez-Tris, J., Tellería, J. L.: Migratory behaviour affects the trade-off between feather growth rate and feather quality in a passerine bird, *Biol. J. Linn. Soc.* 97. 98–105, 2009.
- DeWitt, T. J., Sih, A., Wilson, D. S. Costs and limits of phenotypic plasticity, *Trends Ecol. Evol.* 13. 77–81, 1998.
- Dowsett-Lemaire, F., Dowsett, R. J.: European Reed and Marsh Warblers in Africa: migration patterns, moult and habitat, *Ostrich*, 58, 65–85, 1987.
- Dunn, P. O.: Breeding dates and reproductive performance, *Adv. Ecol. Res.*, 35, 69–87, 2004
- Dunn, P. O., Winkler, D. W.: Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America, *Proc. of the Royal Soc. of London Series B-Biol. Sci.*, 266. 2487–2490, 1999.
- Ellegren, H., Fransson, T.: Fat loads and estimated flight-ranges in four *Sylvia* species analysed during autumn migration at Gotland, South-East Sweden, *Ring. & Migr.*, 13.1–12, 1992.
- Ellengren, H.: Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex, *Ornis Scand.* 22: 340–348, 1991.
- Ellrich, H, Salewski, V, Fiedler, W.: Morphological sexing of passerines: not valid over larger geographical scales, *J. Ornithol.*, 151. 449–458, 2010.
- Ferns, P. N.: Feeding behaviour of autumn passage migrants in northeast Portugal, *Ring. & Migr.*, 1. 3-11, 1975.
- Francis, C. M., Cooke, F.: Differential timing of spring migration in wood warblers, *Auk*, 103. 548–556, 1986.
- Francis, C. M., Cooke, C. F.: Differential timing of spring migration in rose-breasted grosbeaks, *J. Field Ornithol.*, 61. 404–412, 1990.

- Fransson, T.: Timing and speed of migration in North and West European populations of warblers, *J. Avian Biol.*, 26. 39–48, 1995.
- Fransson, T., Stolt, B. O.: Migration routes of North European Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*, *Ornis Svec.*, 15. 153–160, 2004.
- Fransson, T., Barboutis, C., Mellroth, R., Akriotis, T.: When and where to fuel before crossing the Sahara desert-extended stopover and migratory fuelling in first-year garden warblers *Sylvia borin*, *J. Avian Biol.*, 39(2). 133, 2008.
- Fransson, T., Jakobsson, S., Kullberg, C., Mellroth, R., Pettersson, T.: Fuelling in front of the Sahara desert in autumn – an overview of Swedish field studies of migratory birds in the eastern Mediterranean, *Orn. Svec.*, 16. 74-83, 2006.
- Freeman, S. N., Crick, H. Q. P.: The decline of the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* in the UK: an integrated population model, *Ibis*, 145. 400–412, 2003.
- Fonstad, T. Hogstad, O.: Geographical variation and sexual dimorphism in Scandinavian willow warblers *Phylloscopus trochilus*, *Fauna Norv. Ser. C, Cinclus*, 4. 82-88, 1981.
- Foppen, R., Braak, C. J. T. T., Verboek, J., Reijnen, R.: Dutch Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* and West-African rainfall: empirical data and simulation modelling show low population resilience in fragmented marshlands, *Ardea*, 87. 113–125, 1999.
- Forstmeier, W.: Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males, *J. Anim. Ecol.*, 71. 1-9, 2002.
- Füri A.: Ócsai Tájvédelmi Körzet (Öreg-turján, Nagy-turján, tőzegbányatavak). In: Tardy, J. A Magyarországi Vadvizek Világa – Hazánk Ramsari Területei. Pécs: Alexandra Kiadó, 134–141, 2007.
- Gaston, A. J.: Adaptation in the genus *Phylloscopus*, *Ibis*, 116. 432–450, 1974.
- Geen, G. R.: The autumn migration of chiffchaffs at an inland site in South-East England, *Ring. & Migr.*, 9. 65–67, 1988.
- Gentle, L., Gosler, A.: Fat reserves and perceived predation risk in the great tit, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268, 487–491, 2001.
- Gienapp, R., Leimu, R., Merilä, J.: Responses to climate change in avian migration time - microevolution versus phenotypic plasticity, *Clim. Res.*, 35. 25-35, 2007.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A., Merilä, J.: Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses, *Mol. Ecol.*, 17. 167–178, 2008.
- Gilyazov, A., Sparks, T.: Change in the timing of migration of common birds at the Lapland Nature Reserve (Kola Peninsula, Russia) during 1931–1999. *Avian Ecol. Behav.* 8. p. 35–47, 2002.
- 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.

- 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. Change Biol.*, 11. 12–21, 2005.
- Gordo, O., Sanz, J. J.: Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality, *Oecologia*, 146. 484–495, 2005.
- Gordo, O., Sanz, J. J.: The relative importance of conditions in wintering and passage areas on spring arrival dates: the case of long-distance Iberian migrants, *J. Ornithol.*, 149. 199–210, 2008.
- Grattarola, A., Spina, F., Pilastro, A.: Spring migration of the garden warbler (*Sylvia borin*) across the Mediterranean Sea, *J. Ornithol.*, 140. 419–430, 1999.
- Gustin, M., Pizzari, T., Capizzi, D.: Relationship between biometry and migration time among blackcaps (*Sylvia atricapilla*) in Central Italy, *Die Vogelwarte*, 40. 88–97, 1999.
- Gwinner, E., Wiltschko, W.: Endogenously controlled changes in migratory direction of garden warbler, *Sylvia borin*, *J. Comp. Physiol.*, 125. 267–273, 1978.
- Gyurácz, J., Bank, L.: Study of autumn migration and wing shape of Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Southern Hungary, *Ornis Hung.*, 5. 23–32, 1995.
- Gyurácz, J., Bank, L., Horváth, G.: Studies on the population and migration dynamics of five reed warbler species in a South Hungarian reed bed, *Aquila*, 111. 105–129, 2004.
- Hagan, J. M., Lloyd-Evans, L., Alwood, J. L.: The relationship between latitude and the timing of spring migration of North American landbirds, *Ornis Scand.*, 22. 129–136, 1991.
- Hambly, C., Harper, E. J., Speakman, J. R.: The energetic cost of variations in wing span and wing asymmetry in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*), *J. Experim. Biol.*, 207. 3977–3984, 2004
- Hedenström, A., Barta, Z., Helm, B., Houston, A. I., McNamara, J. M., Jonzén, N.: Migration speed and scheduling of annual events by migrating birds in relation to climate change, *Clim Res*, 35. 79–91, 2007.
- Hedenström, A., Pettersson, J.: Migration routes and wintering areas of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* (L.) ringed in Fennoscandia *Ornis Fen.*, 64.137–143, 1987.
- Helm, B., Piersma, T., van der Jeugd, H.: Sociable schedules: interplay between avian seasonal and social behaviour, *Anim. Behav.*, 72. 245–262, 2006
- Hjort, C., Pettersson, J., Lindström, Å. & King, J. M.: Fuel deposition and potential flight ranges of Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Whitethroats *S. communis* on spring migration in the Gambia, *Ornis Svec.*, 6. 137–144, 1996.
- Holmgren, N. & Lundberg, S.: Despotic behaviour and the evolution of migration patterns in birds, *Ornis Scand.*, 24. 103–109, 1993.
- Hoyo, J. del, Elliott, A. & Sargatal, J. et al. (eds.): *Handbook of the birds of the World*. Vol. 1–13. Lynx Edicions, Barcelona, 1992.

- Huntley, B., Collingham, Y. C., Green, R.E., Hilton, G. M., Rahbek, C., Willis, S. G.: Potential impacts of climatic change upon geographical distributions of birds, *Ibis*, 148. 8–28, 2006.
- Huntley, B., Green, R., Collingham, Y., Willis, S. A., Climatic Atlas of European Breeding Birds, Durham University, 2007, The RSPB and Lynx Edicions, Barcelona.
- Hussell, D. J. T.: Migrations of the least flycatcher in Southern Ontario, *J. Field Ornithol.*, 52. 97–111, 1981.
- Hüppopp, O., Hüppopp, K.: North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds, *Proc. R. Soc. London B. Biol. Sci.*, 270. 233–240, 2003.
- Hüppopp, O., Hüppopp, K.: Bird migration in Helgoland, the yield from 100 years of research, *J. Ornithol.*, 152 (Suppl. 1). S25–S40, 2011.
- Hubálek, Z.: Spring migration of birds in relation to North Atlantic Oscillation, *Folia Zoologica*, 53. 227–236, 2003.
- Izhaki, I., Maitav, A.: Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) stopping over at the desert edge: inter- and intra-sexual differences in spring and autumn migration, *Ibis*, 140. 234–243, 1998.
- Jacobas, D., Wojczulanis-Jacobas, 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.
- Jenni, L., Kéry, M.: Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants, *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 270. 1467–1471, 2003.
- Jiguet, F., Devictor, V., Ottvall, R., Van Turnhout, C., Van der Jeugd, H., Lindström Å.: Bird population trends are linearly affected by climate change along species thermal ranges, *Proc. R. Soc. B.*, 277. 3601–3608, 2010.
- Jonzén, N., Lindén, A., Ergon, T., Knudsen, E., Vik, J. O., Rubolini, D., Piacentini, D., Brinch, C., Spinan, F., Karlsson, L., Stervander, M., Andersson, A., Waldenström, J., Lehikoinen, A., Edvardsen, E., Solvang, R., Stenseth, N. R.: Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds, *Science*, 312. 1959–1961, 2006.
- Jordano, P.: Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers, *Sylvia* spp., *Ibis*, 129, 175–189, 1987.
- Kaiser, A.: A New Multi-Category Classification of Subcutaneous Fat Deposits of Songbirds, *J. Field Ornithol.*, 64(2). 246–255, 1993.
- Kaňuščák, P., Hromada, M., Sparks, T. H., Tryjanowski, P.: Does climate at different scales influence the phenology and phenotype of the River Warbler *Locustella fluviatilis*?, *Oecologia*, 141. 158–163, 2004.

- Kelly, D., Cleere, N., Pilcher, C. W. T.: Notch factor- a technique for separating Marsh Warblers *Acrocephalus palustris* from Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* on spring migration, Ringing & Migr., 20. 289–291, 2001.
- 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, 131. 403–414, 1989 a
- Kelsey, M. G.: Breeding biology of Marsh Warblers *Acrocephalus palustris* in Worcestershire: a comparison with European populations, Bird Study, 36. 205–210, 1989 b.
- Kelsey, M. G., Backhurst, G. C., Pearson, D. J.: Age differences in the timing and biometrics of migrating Marsh Warblers in Kenya, Ring. & Migr., 10. 41–47, 1989.
- Kilpi, M., Saurola, P.: Movements and survival areas of Finnish Common Gulls *Larus canus*., Ann. Zool. Fenn., 22. 157–168, 1985.
- Kiss A., Csörgő T., Harnos A., Kovács Sz., Nagy K.: A sisegő füzike (*Phylloscopus sibilatrix*) vonulásának változása a klímaváltozás szempontjából, Klíma 21 füzetek, 56. 91–99, 2008.
- Kissner, K. J., Weatherhead, P. J., Francis, C. M.: Sexual size dimorphism and timing of spring migration in birds, J. Evol. Biol., 16. 154–162, 2003.
- Knudsen, E., Lindén, A., Both, C., Jonzen, N., Pulido, F., Saino, N., Sutherland, W., Bach, L., Coppack, T., Ergon, T., Gienapp, P., Gill, J., Gordo, O., Hedenström, A., Lehikoinen, E., Marra, P., Moller, A. P., Nilsson, A., Péron, G., Ranta, E., Rubolini, D., Sparks, T. H., Spina, F., Studds, C., Sæther, S., Tryjanowski, P., Stenseth, N. C.: Challenging claims in the study of migratory birds and climate change, Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., 86(4). 928–946, 2011.
- Knudsen, E., Lindén, A., Ergon, T., Jonzén, N., Vik, J., Knape, J., Røer, J., Stenseth, N.: Characterizing bird migration phenology using data from standardized monitoring at bird observatories, Clim. Res., 35. 59–77, 2007.
- Koenker, R.: Package 'quantreg', www.rproject.org, 2008.
- Kokko, H.: Competition for early arrival in migratory birds, J Anim. Ecol., 68. 940–950, 1999.
- Koskimies, P., Saurola, P.: Autumn migration strategies of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in Finland: a preliminary report, Ornis Fenn., 62. 146–150, 1985.
- Ktitorov, P., Tsvey, A., Mukhin, A.: The good and the bad stopover: behaviours of migrant Reed Warblers at two contrasting sites, Behav. Ecol. Sociobiol., 64. 1135–1143, 2010.
- Lemaire, F.: Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the Reed and Marsh Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*), Behaviour, 3. 215–240, 1977.
- Lawn, M. R.: The Willow Warbler Migration at Sandwich Bay Observatory. Sandwich Bay B. O. Report, 47–52, 1974.

- Le Houérou, H. N.: Climate change, drought and desertification, *J. Arid Environ.*, 34. 133–185, 1996.
- Lavée, D., Safriel, U. N., Meilijson, I.: For how long do trans-Saharan migrants stop at an oasis?, *Ornis Scand.*, 22. 33–44, 1991.
- Lehikoinen, E., Sparks, T. H., Zalakevicius, M.: Arrival and departure dates, *Adv. Ecol. Res.*, 35. 1–31, 2004.
- Lindstrom, A., Hedenstrom, A., Pettersson, J.: The autumn migration of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Sweden: results from a nation-wide co-operative project, *Ornis Svec.*, 6. 145–172, 1996.
- Literák, I., Honza, M., Kondelka, D.: Postbreeding migration of the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in the Czech Republic, *Ornis Fenn.*, 71. 151–155, 1994.
- Lockwood, R., Swaddle, J. P., Rayner J. M. V.: Avian wing shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptation to migration, *J. Avian Biol.*, 29. 273–292, 1998.
- Lozano, G. A., Perrault, S., Lemon, R. E.: Age, arrival date and reproductive success of male American Redstarts *Setophaga ruticilla*, *J. Avian Biol.*, 27. 164–170, 1996.
- Lundberg, A., Alatalo, R. V.: *The Pied Flycatcher*. Academic Press, San Diego, 1992.
- Lundberg, A., Edholm, M.: Earlier and later arrival of migrants in central Sweden, *British Birds*, 75. 583–585, 1982.
- Marra, P. P., Hobson, K. A., Holmes, R. T.: Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes, *Science*, 282. 1884–1886, 1998.
- Markovets, M. L., Zduniak, P., Yosef, R.: Differential sex- and age-related migration of Bluethroats *Luscinia svecica* at Eilat, Israel, *Naturwissenschaften*, 95. 655–661, 2008.
- Mettke-Hofmann, C., Ebert, C., Schmidt, T., Steiger, S., Stieb, S.: Personality traits in resident and migratory warbler species, *Behaviour*, 142. 1357–1375, 2005.
- Miholcsa T.: Az éghajlatváltozás hatása hosszútávú vonuló énekesmadarak őszi vonulására. Szakdolgozat. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest, 2007.
- Miholcsa T., Tóth A., Csörgő T.: Change of the timing of autumn migration in *Acrocephalus* and *Locustella* genus, *Acta Zool. Acad. Sci. Hun.*, 55. 175–185, 2009.
- Miklay Gy., Csörgő T.: A fitiszfüzikék (*Phylloscopus trochillus*) és a sisegő füzikék (*Ph. sibilatrix*) vonulásdinamikája és szárnymorfológiai jellemzői. MME III. Tud. Ülése, Szombathely, 140–148, 1991.
- Mills, A. M.: Protogyny in autumn migration: do male birds “play chicken”?, *Auk*, 122. 71–81, 2005.

- Minderman, J., Reid, J. M., Evans P. G. H., Whittingham, M. J.: Personality traits in wild starlings: exploration behavior and environmental sensitivity. *Behav. Ecol.*, 20(4). 830–837. 2009.
- Møller, A. P.: Patterns of fluctuating asymmetry in weapons: evidence for reliable signalling of quality in beetle horns and bird spurs, *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 248. 199–206, 1992.
- Møller, A. P.: North Atlantic Oscillation (NAO) effects of climate on the relative importance of first and second clutches in a migratory passerine bird, *Ecology*, 71. 201–210, 2002.
- Morton, M. L.: Effects of sex and birth date on premigration biology, migration schedules, return rates and natal dispersal in the mountain White-crowned Sparrow, *Condor*, 94. 117–133, 1992.
- Moreau, R. E.: *The Palaearctic-African bird migration system*. London, Academic Press, 1972.
- Moreau, R. E., Dolp, R. M.: Fat, water, weights and wing-lengths of autumn migrants in transit on the northwest coast of Egypt, *Ibis*, 112. 209–228, 1970.
- Nagy K., Csörgő T., Harnos A., Kovács Sz.: A cserregő és az énekes nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) vonulásának fenológiai változásai, *Term. Közl.*, 15. 434–445, 2009.
- Newton, I.: *The migration ecology of birds*. Academic Press is an imprint of Elsevier. London UK., 2008.
- Newton, I.: Migration within the annual cycle: species, sex and age differences, *J. Ornithol.*, 152(1). S169–S185, 2011.
- Norberg, U. M.: *Vertebrate Flight: Mechanics, Physiology, Morphology, Ecology and Evolution*. Berlin: Springer. 1990.
- Norman, S. C.: Dispersal and return rates of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in relation to age, sex and season, *Ring. & Migr.*, 15. 8–16, 1994.
- Nowakowski, J. K.: Terms of autumn migration of the genus *Sylvia* in Central Poland, *Ring*, 21(2). 3–13, 1999.
- Nussey, D. H., Postma, E., Gienapp, P., Visser, M. E.: Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science*, 310. 304–306, 2005.
- Otahal, C. D.: Sexual differences in Wilson's Warbler migration, *J. Field Ornithol.*, 66. 60–69, 1995.
- Ottosson, U., Waldenstöm, J., Hjort, C., McGregor, R.: Garden warbler *Sylvia borin* migration in sub-Saharan West Africa: phenology and body mass changes, *Ibis*, 147. 750–757, 2005.
- Parmesan, C., Yohe, G.: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems, *Nature*, 421. 37–42, 2003.

- Payevski, V. A.: Breeding biology, morphometrics, and population dynamics of *Sylvia* warblers in the Eastern Baltic, *Avian Ecol. and Behav.*, 2. 19–50, 1999.
- Peach, W., Baillie, S., Underhill, L.: Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to West African rainfall, *Ibis*, 133. 300–305, 1991.
- Peach, W. J., Crick, H. Q. P., Marchant, J. H.: The demography of the decline in the British Willow Warbler population, *J. Appl. Stat.*, 22. 905–922, 1995.
- Peach, W. J., Baillie, S. R., Balmer, D. E.: Long-term changes in the abundance of passerines in Britain and Ireland as measured by constant effort mist-netting, *Bird Study*, 45. 257–275, 1998.
- Pearson, D. J., Lack, P. C.: Migration patterns and habitat use by passerine and near passerine migrant birds in eastern Africa, *Ibis*, 143(Suppl. 1). 89–98, 1992.
- Pearson, D. J.: Palaearctic passerine migrants in Kenya and Uganda: temporal and spatial patterns of their movements, 1990, In: Gwinner E. (ed.). *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 44–59.
- Peiró, I. G.: Intraspecific variation in the wing shape of the long-distance migrant Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*: effects of age and distance of migration, *Ardeola*, 50(1). 31–37, 2003.
- Perez-Tris, J., Telleria, L.: Age-related variation in wing shape of migratory and sedentary blackcaps *Sylvia atricapilla*, *J. Avian Biol.*, 32. 207–213, 2001.
- Péron, G., Henry, P.-Y., Provost, P., Dehorter, O., Julliard, R.: Climate changes and post-nuptial migration strategy by two reedbed passerines, *Clim. Res.*, 35. 147–157, 2007.
- Pienkowski, M. W., Evans, P. R., Townshend, D. J.: Leap-frog and other migration patterns of waders: a critique of the Alerstam and Hogstedt hypothesis, and some alternatives, *Ornis Scand.*, 16. 61–70, 1985.
- Pilastro, A., Spina, F.: Ecological and morphological correlates of residual fat reserves in passerine migrants at their spring arrival in southern Europe, *J. Avian Biol.*, 28. 309–318, 1997.
- Pulido, F., Coppack, T.: Correlation between timing of juvenile moult and onset of migration in the blackcap, *Sylvia atricapilla*, *Anim. Behav.*, 68 (1). 167–173, 2004.
- Putman, R. J., Sullivan, M. S.: Fluctuating asymmetry in the antlers of fallow deer (*Dama dama*): the relative roles of environmental stress and sexual selection, *Biol. J. Linn. Soc.*, 70. 27–36, 2000.
- R Development Core Team, R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2010, ISBN 3-900051-07-0, <http://www.r-project.org>.
- Reale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., Dingemanse, N. J.: Integrating animal temperament within ecology and evolution, *Biol. Rev.*, 82, 291–318, 2007.

- Reiczigel J., Harnos A., Solymosi N.: *Biostatistika nem statisztikusoknak*. Nagykovácsi: Pars Kft., p 465, 2007.
- Reynolds, A.: Chiffchaffs at Rye Meads, *Ring. & Migr.*, 2. 38–41, 1978.
- 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.
- Rubolini, D., Møller, A. P., Rainio, K., Lehikoinen, E.: Intraspecific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among European bird species, *Clim. Res.*, 35. 135–146, 2007.
- Rubolini, D., Spina, F., Saino, N.: Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds, *Behav. Ecol.*, 15. 592–601, 2004.
- Rubolini, D., Spina, F., Saino, N.: Correlates of timing of spring migration in birds: a comparative study of trans-Saharan migrants, *Biol. J. Linn. Soc.*, 85. 199–210, 2005.
- Salewski, V., Bairlein, F., Leisler, B.: Different wintering strategies of two Palaearctic migrants in West Africa – a consequence of foraging strategies?, *Ibis*, 144. 85–93, 2002.
- Salewski, V., Hochachka, W. M., Fiedler, W.: Global warming and Bergmann's rule: do central European passerines adjust their body size to rising temperatures?, *Oecologia*, 162. 247–260, 2010.
- Salomonsen, F.: The evolutionary significance of bird-migration, *Dan. Biol. Medd.*, 22. 1062, 1955.
- Sanderson, F. J., Donald, P. F., Pain, D. J., Burfield, I. J., van Bommel, F. P. J.: Longterm population declines in Afro-Palaearctic migrant birds, *Biol. Conserv.*, 131. 93–105, 2006.
- Sanz, J.J.: Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout the western Palaearctic, *Glob. Change Biol.*, 8. 409–422, 2002.
- Sæther, B. E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Rostad, O. W., Skatan, J. E.: Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird, *Science*, 287. 854–856, 2000.
- Saino, N., Szép T., Romano, M., Rubolini D., Spina, F., Møller, A. P.: Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird, *Ecol. Letters*, 7. 21–25, 2004.
- Saino, N., Rubolini, D., Jonzén, N., Ergon, T., Montemaggiori, A., Stenseth, N. C., Spina, F.: Temperature and rainfall anomalies in Africa predict timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds, *Clim. Res.*, 35. 123–134, 2007.
- Saurola, P.: Euroopan rengastusprojekti – kohdelajeina ruokokerttunen ja punakylkirastas, *Lintumies* 16. 65–70, 1981.

- Schaub, M., Jenni, L.: Body mass of six long distance migrant passerine species along the autumn migration route, *J. 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.
- 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.
- Schwilch, R., Grattarola, A., Spina, F., Jenni, L.: Protein loss during long distance migratory flights in passerine birds: adaptation or constraint, *J. Exp. Biol.*, 205. 58–695, 2002a.
- Ścisłowska, M., Busse, P.: Fat reserves and body mass in some passerines migrating in autumn through the southern Baltic coast, *The Ring*, 27. 3–31, 2005.
- Silverman, B. W.: Density estimation for statistics and data analysis. In: Cox, D. R., Hinkley, D. V., Keiding, N., Reid, N., Rubin, D. B., Silverman, B. W. (eds) *Monographs on statistics and applied probability*, 26. Chapman & Hall/CRC, London, 1986.
- Sparks, T. H.: Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain, *Int. J. Biometeorol.*, 42. 134–138, 1999.
- Sparks, T. H., Huber, K., Bland, R. L., Crick, H. Q. P., Croxton, P. J., Flood, J., Loxton, R. G., Mason, C. F., Newnham, J. A., Tryjanowski, P.: How consistent are trends in arrival (and departure) dates of migrant birds in the UK?, *J. Ornithol.*, 148. 503–511, 2007.
- Sparks, T., Tryjanowski, P.: The detection of climate impacts: some methodological considerations, *Int. J. Climatol.*, 25. 271–277, 2005.
- Sparks, T., Tryjanowski, P.: Patterns of spring arrival dates differ in two hirundines, *Clim. Res.*, 35. 159–164, 2007.
- Spina, F., Bezzi, E. M.: Autumn migration and orientation of Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Northern Italy, *J. Ornithol.*, 131. 429–438, 1990.
- Spina F., Volponi S.: *Atlante della Migrazione degli Uccelli in Italia 2. Passeriformi*. Ministero dell' Ambiente e della Tutela del Territorio e del Mare, Istituto Superiore per la Protezione e la Ricerca Ambientale. Tipografia SCR-Roma 632 pp., 2008.
- Spottiswoode, C. N., Tøttrup, A. P., Coppack, T.: Sexual selection predicts advancement of avian spring migration in response to climate change, *Proc. R. Soc. London B.*, 273. 3023–3029, 2006.
- Stervander, M., Lindstrom, K., Jonzen, 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.

- Stouffer, P. C., Dwyer, G. M.: Sex-biased winter distribution and timing of migration of Hermit Thrushes (*Catharus guttatus*) in eastern North America, *Auk*, 120. 836–847, 2003.
- Svensson, L.: Identification guide to European Passerines, 4th edn. *Stockholm*, Uggla, pp. 212, 1992.
- Swaddle, J. P., Witter, M. S.: Food feathers and fluctuating asymmetry, *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 255. 147–152, 1994.
- Swanson, D. L., Liknes, E. T., Dean, K. L.: Differences in migratory timing and energetic condition among sex/age classes in migrant Ruby-crowned Kinglets. *Wilson Bull* 11. 61–69, 1999.
- Szász E.: A Kárpát-medence szerepének vizsgálata négy nádiposzáta faj vonulásában. Szakdolgozat. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest, 2007.
- Szentendrey G., Lövei G., Kállay Gy.: Az „Actio Hungarica” mérési módszerei, *Állattani Közl.*, 1979, 66, 161–166, 1979.
- Tiainen, J., Hanski, I. K.: Wing shape variation of Finnish and Central European Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaffs *P. Collybita*, *Ibis*, 127(3). 365–371, 1985.
- Tiainen, J.: Ecological significance of morphometric variation in tree sympatric *Phylloscopus* warblers, *Ann. Zool. Fenn.*, 19. 285–295, 1982.
- Thorup, K., Rabøl, J.: The orientation system and migration pattern of long-distance migrants: conflict between model predictions and observed patterns, *J. Avian Biol.*, 32. 111–119, 2001.
- Tøttrup, A. P., Thorup, K., Rahbek, C.: Changes in timing of autumn migration in North European songbird populations, *Ardea*, 94. 527–536, 2006. a
- 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. 2006. b
- Tøttrup, A. P., Thorup, K., Rainio, K., Yosef, R., Lehikoinen, E., Rahbek, C.: Avian migrants adjust migration in response to environmental conditions en route, *Biol. Letters*, 4. 685–688, 2008.
- Thomas, C. D., Lennon, J. J.: Birds extend their ranges northwards, *Nature*, 399. 213, 1999.
- Trocińska, A., Leivits, A., Nitecki, C., Shydlovsky, I.: Field studies of directional preferences of Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge Warblers (*A. schoenobaenus*) on autumn migration along the eastern and southeastern coast of the Baltic Sea and in western part of Ukraine, *The Ring*, 23. 109–117, 2001.
- Tryjanowski, P., Kuźniak, S., Sparks, T.: What affects the magnitude of change in first arrival dates of migrant birds?, *J. Ornithol.*, 146. 200–205, 2005.
- Tryjanowski, P., Sparks, T. H.: The relationships between phenological traits and brood size of the white stork *Ciconia ciconia* in western Poland., *Acta Oecol.*, 33. 203–206, 2008.

- Tryjanowski, P., Sparks, T. H., Kuczyński, L., Kuźniak, S.: Should avian egg increase as a result of global warming? A case study using the red-backed shrike (*Lanius collurio*), J. Ornithol., 145. 264–268, 2004.
- Tryjanowski, P., Yosef, R.: Differences between the spring and autumn migration of the Red-backed Shrike *Lanius collurio*: record from the Eilat stopover (Israel), Acta Ornithol., 37. 85–90, 2002.
- Török J.: Kormos légykapó. In: Csörgő T., et al. Magyar Madárvonulási Atlasz. Budapest: Kossuth Kiadó, p. 537–538, 2009.
- Vadász Cs, Német Á., Karcza Zs., Loránt M., Bíró Cs., Csörgő T.: Study on breeding site fidelity of *Acrocephalus warblers* in Central Hungary, Acta Zool. Acad. Sci. Hun., 54(Suppl. 1). 167–175, 2008.
- Végvári Zs., Bókony V., Barta Z., Kovács G.: Life history predicts advancement of avian spring migration in response to climate change, Glob. Change Biol., 16(1). 1-11, 2010.
- Wernham, C. H., Toms, M., Marchant, J., Clark, J., Siriwardena, G., Baillie, S. (Eds.) The Migration Atlas. Movements of the birds of Britain and Ireland. T & A D Poyser, London, 2002.
- Wesołowski, T., Rowiński, P., Maziarz, M.: Wood warbler *Phylloscopus sibilatrix*: A nomadic insectivore in search of safe breeding grounds?, Bird Study, 56 (1). 26–33, 2009.
- Woodrey, M.: Age-dependent aspects of stopover biology of passerine migrants, Stud. Avian Biol., 20. 43–52, 2000.
- Yom-Tov, Y., Ben-Shahar, R.: Seasonal body mass and habitat selection of some migratory passerines occurring in Israel, Israel J. Zool., 41. 443–454, 1995.
- Yom-Tov, Y., Yom-Tov, S., Wright, J., Thorne, C. J. R., Du Feu, R.: Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds, Oikos, 112. 91–101, 2006.
- Yosef, R., Chernetsov, N.: Longer is fatter: body mass changes of migrant Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) staging at Eilat, Israel, Ostrich, 76(3&4). 142–147, 2005.
- Zalakevicius, M., Bartkeviciene, G., Raudonikis, L., Januaitis, J.: Spring arrival response to climate change in birds: a case study from Eastern Europe, J. Ornithol., 147. 326–343, 2006.
- Zehtindjiev, P., Ilieva, M., Ozarowska, A., Busse, P.: Directional behaviour of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) studied in two types of orientation cages during autumn migration – a case study, The Ring, 25. 53–63, 2003.
- Zink, G.: Der Zug Europaeiser Singvoegel: Ein Atlas Der Wieder-funde beringter Voegel. - Vogelwarte Radolfzell, 1973–1984.

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom elsősorban témavezetőmnek, Dr. Reiczigel Jenőnek, a töretlen támogatásért és az irányomban tanúsított végtelen türelméért. Külön köszönöm a témabizottsági tagoknak Dr. Harnos Andreának és Dr. Csörgő Tibornak, hogy a PhD tanulmányaim során a vizsgálataim elvégzését szakmailag mindvégig felügyelték és mederbe terelték a kutatásokat. Köszönöm Dr. Hornung Erzsébetnek, hogy egyetemi és posztgraduális tanulmányaim során folyamatosan segített és támogatott. Köszönöm az opponenseknek Dr. Végvári Zsoltnak és Dr. Kis Jánosnak, hogy elolvasták a dolgozatot és értékes hozzászólásokkal járultak hozzá annak jobbátételéhez. Külön köszönettel tartozom továbbá az Ócsai Madárvárta Egyesületből Privigyei Csabának és Prohászka Violának, továbbá a madárvárta minden tagjának, munkatársainak és mindazoknak, akik az elmúlt 29 év során az adatgyűjtésben, adatrögzítésben bármilyen formában részt vettek. Köszönöm munkatársaimnak Dr. Nagy Krisztinának, Kiss Andreának, Varga Zsófiának, Ágh Nórának, Fehérvári Péternek Vas Zoltánnak és Lang Zsoltnak a rengeteg segítséget. Ez a munka nélkülük nem jöhetett volna létre. Köszönöm Dr. Horváth Mártonnak és Dr. Kalmár Lajosnak, hogy lehetőséget adtak a Phd-tanulmányaim megkezdésére. Köszönöm Vili Nórának és Szabó Krisztiánnak a folyamatos lelkesítést. Köszönöm Szabó Gabriellának a sok év alatti adminisztrációs munkáját. Köszönöm a Biomatematika és az Ökológia Tanszék minden dolgozójának a segítséget és a támogatást. Köszönöm az „Alkalmazkodás a klímaváltozáshoz” Kutatócsoport vezetőinek, tagjainak, hogy másfél évig biztosították a munkám feltételeit. Továbbá köszönöm a nem kevés türelmet az állandó, valamint átvonuló szobatársaimnak, akikkel együtt éltem az elmúlt pár évben (főként férjemnek, Petinek; testvéreimnek, Zsófinak és Benedeknek; továbbá Anikónak, Reninek, Andinak, és Alexnak). Nélkületek nem ment volna. Végül, de nem utolsó sorban köszönöm a szüleimnek és nagyszüleimnek, hogy mindig mellettem álltak.