



SZENT ISTVÁN EGYETEM

DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

**GENETIKAI ÉS MADÁRGYŰRŰZÉSI VIZSGÁLATOK
HAZAI KÖLTŐ ÉS AFRIKAI TELELŐ NÁDIRIGÓ
(*ACROCEPHALUS ARUNDINACEUS*)
POPULÁCIÓKON**

Mátrai Norbert

Gödöllő

2013

A doktori iskola

megnevezése: Biológia Tudományi Doktori Iskola
tudományága: Biológia-tudomány
vezetője: Dr. Bakonyi Gábor
Egyetemi tanár, az MTA doktora,
SZIE, Mezőgazdaság-és Környezettudományi Kar,
Állattudományi Alapok Intézet

Témavezető: Dr. Bakonyi Gábor
Egyetemi tanár, az MTA doktora,
SZIE, Mezőgazdaság-és Környezettudományi Kar,
Állattudományi Alapok Intézet

Társtémavezető: Dr. Mátics Róbert
Egyetemi adjunktus
PTE, Általános Orvostudományi Kar,
Kóréletteni és Gerontológiai Intézet

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

.....
A társtémavezető jóváhagyása

1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, A KITŰZÖTT CÉLOK

A madárvonulás olyan egyedi természeti jelenség, mely már régóta foglalkoztatja mind a hétköznapi embereket, mind a biológusokat. Az egyes madárfajok ökológiai igényével, szaporodásával, vonulási útvonalaiival, a költési és vedlési stratégiákkal kapcsolatban információk sokasága áll ma már rendelkezésünkre. A madarak gyűrűzése olyan, régiókban páratlanul gazdag hagyományokkal rendelkező, több 100 éve létező és működő tevékenység, melynek tudományos értéke mellett jelentős nevelési és szemléletformáló ereje is van.

A madarak gyűrűzése és a már meggyűrűzött madarak visszafogása révén információt kaphatunk a költő madarak állományainak nagyságáról, a változások irányáról és azok okairól, a vonuló madarak esetében a vonulás időzítéséről, annak irányáról, valamint a pihenő- és telelő területek pontos helyéről. A költő populációkra célzottan irányuló vizsgálatok segíthetik a szaporodási rendszerek és az ezekre ható mechanizmusok megértését, valamint példaként szolgálhatnak más állatcsoportokon elvégzett hasonló vizsgálatokhoz.

A hagyományos madárgyűrűzési módszerek mellett egyre szélesebb körben kezdik használni a GPS-es nyomon követési technikát, elsősorban nagytestű madárfajok esetében. Kistestű énekesmadarak esetében a módszer használatának még technikai korlátai vannak, melyet napjainkban a geolokátoros nyomon követési módszerek alkalmazásával igyekeznek kiküszöbölni. Ezen kívül a legújabb laboratóriumi technikáknak köszönhetően ez elmúlt évtizedekben egyre speciálisabb ökológiai és madártani kérdések megválaszolására vagyunk képesek. Ilyen technikai újdonság a ma már könnyen elérhető és rutinszerűen alkalmazható, az egyes madárfajokhoz és populációikhoz kapcsolódó, genetikai vizsgálatok. Ezen új módszerek olyan madárvonulással kapcsolatos kérdések tisztázására lehetnek alkalmasak, mint például az, hogy a vonulás során, illetve a pihenőhelyeken megfogott madarak honnan is érkezhettek. Ezek a módszerek alkalmazhatóak olyan populációgenetikai kérdések esetében is, mint a beltenyésztettség mértéke, immigráció, diszperzió,

genetikai sodródás, genetikai differenciálódás mértéke, annak okai és hatásai az egyes költő populációkban, valamint hasznosak lehetnek a madarak más állatcsoportok filogeográfiájának megértésében.

Vizsgálataink során a hagyományos madárgyűrűzési és színesgyűrűzési módszerek mellett olyan genetikai vizsgálati módszereket is felhasználtunk, melyek alkalmasak a nádirigók (*Acrocephalus arundinaceus*) születési területéhez, illetve költőterülethez való hűség mértékének becslésére, valamint alkalmasak a dél-afrikai területeket telelőhelyként használó nádirigók európai költőterületének és az egyes költőpopulációk genetikai differenciálódási mértékének és annak lehetséges okának feltárására.

1.1. Célkitűzések

Vizsgálataink során az alábbi kérdésekre kerestük a választ:

1. Milyen mértékű a fiatal- illetve öreg nádirigók születési helyhez-, illetve költőterülethez való hűsége a hosszú távú madárgyűrűzési adatok alapján makro (európai léptékű) skálán?
2. Milyen mértékű az öreg nádirigók költőterülethez való hűsége a babatpusztai költő populációban (mikro, helyi léptékű skálán) egy célzott színesgyűrűzési vizsgálati módszer alapján?
3. Mely európai költő nádirigó populációk használhatják telelőterületként a dél-afrikai területeket genetikai vizsgálati módszerek alapján?
4. Milyen mértékű genetikai differenciálódás figyelhető meg költő nádirigó populációkban, európai és magyarországi skálán vizsgálva a kérdést?

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1. A nádírigó területhűségének vizsgálata európai és a magyarországi madárgyűrűzési adatok alapján

A vizsgálatok során az EURING (www.euring.org) Adatbank és a Magyar Madárgyűrűzési Adatbank (www.mme.hu) költési időszakban történt gyűrűzési és visszafogási adatait használtuk fel.

Az egyes fogási és visszafogási területek földrajzi elhelyezkedése alapján Európát a fogás-visszafogások szélességi fokokon történő elhelyezkedése szerint 3 részre osztottuk fel: Európa déli része (továbbiakban Régió 1: a 36°-43° szélességi fokok közötti területek); Európa középső része (továbbiakban Régió 2: a 43°-49° szélességi fokok közötti területek); valamint Európa északi része (továbbiakban Régió 3: a 49°-56° szélességi fokok közötti területek).

A nádírigók területhűségének vizsgálata során 4 különböző költési periódust határoztunk meg (1. táblázat).

1. táblázat: A vizsgálatok során használt 4 költési intervallum.

költ. int.	május				június				július			
	1-8	9-16	17-24	25-31	1-8	9-16	17-24	25-30	1-8	9-14	14-22	22-31
A	[Redacted]											
B	[Redacted]				[Redacted]							
C	[Redacted]								[Redacted]			
D	[Redacted]				[Redacted]							

A vizsgálatok során azokat a madarakat tekintettük a területhez (születési-, vagy költő hely) hűségesnek, melyek fogási (gyűrűzési) és visszafogási helye megegyezett (elmozdulás nagysága: 0 kilométer), valamint a fogás és a visszafogás között eltelt idő legalább 1 év volt.

A születési helyhez és a költőterülethez való hűség (területhű madarak) mértékét mind régióként, mind pedig költési intervallumokként vizsgáltuk. A területhűség számítása során az alábbi képletet használtuk:

$$\text{területhű madarak aránya} = [\text{területhű madarak száma a régióban} / \text{területhű és diszpergáló madarak száma ugyanabban a régióban}] \times 100.$$

Mind a fiatalon, mind pedig öregegyűzőt madarak esetében vizsgáltuk, hogy a diszpergáló madarak milyen arányban foglalnak a gyűzőést követő években költőhelyet a gyűzőés helyének 20, 65 és 100 kilométeres körzetében, valamint vizsgáltuk a 100 kilométernél messzebb megkerült madarak arányát.

A statisztikai elemzések során *Khi négyzet* tesztet alkalmaztunk, melyhez a STATISTICA 5.0 (StatSoft 1998) programcsomagot használtuk.

2.2. Területhűségi vizsgálatok a gödöllői Babatpusztán

A Gödöllő szomszédságában fekvő Babatpusztán, vizsgáltuk a nádirigók költőterülethez való hűségének mértékét a 2007-2012 években. A 2008-2012 közötti időszakban a hagyományos fém jelölőgyűző mellett egyedi színkombinációban összeállított színesgyűzővel is megjelöltük a vizsgálati területen a költési időszakban megfogott madarakat.

Április 15. - május 20.-a közötti időszakban 1-3 naponta territórium térképezést végeztünk a vizsgálati területen a 2008-2012 közötti időszakban. A térképezés során vizsgáltuk a madarak érkezési sorrendjét, feljegyeztük az első megfigyelés dátumát, a madár érkezésekor a területen belüli pontos helyét, valamint vizsgáltuk, hogy a madáron van-e az általunk a korábbi években felhelyezett színesgyűző. Egy territóriumot abban az esetben tekintettünk foglaltnak, amennyiben abban 3 egymást követő alkalommal láttuk, illetve hallottuk az éneklő hímeket. A vizsgálatok második lépésben a territórium térképezést követően, a költési időszakban (május

20.- július 17.) megkezdtük a madarak fogását és gyűrűzését. A madarak megfogásához standard függönyhálót, valamint hívóhangot használtunk, mely használatakor az engedélyben foglaltak szerint jártunk el. A 2010-2012-es években a vizsgálati terület 10 kilométeres körzetében található nagyobb nádas területeken szintén megfigyeléseket végeztünk június hónapban, melyek során figyeltük, hogy az ezeken a területeken mozgó nádírigókon van-e általunk korábban felrakott színesgyűrű.

A gyűrűzési munkánk sikerességének becsléséhez első lépésben a ténylegesen megfogott- és a meg nem fogott hímek száma alapján megbecsültük az adott évben, a vizsgálati területen költő hímek egyedszámát:

$$[\text{becsült teljes egyedszám (db)} = (\text{megfogott hímek száma} + \text{nem megfogott hímek száma}) \times 2].$$

Majd a költő hím és tojó madarak gyűrűzési sikerességét az alábbi képlet segítségével számoltuk ki évente:

$$[\text{gyűrűzés sikeressége ivaronként (\%)} = \text{meggyűrűzött hímek vagy tojók száma} / (\text{becsült teljes egyedszám} / 2) \times 100].$$

A szakirodalomban a madarak területhűségének mértékét alapvetően két módszer szerint számolják. Kutatásunk során mindkét módszer szerint megvizsgáltuk a vizsgálati területen költő madarak költőterülethez való hűségét. Az irodalmi áttekintésben bemutatott első vizsgálati módszernek megfelelően a teljes gyűrűzési egyedszám és a visszafogott madarak egyedszáma alapján vizsgáltuk az öreg madarak költőterülethez való hűségét. Első lépésként kiszámoltuk, hogy a meggyűrűzött madarakat milyen arányban fogtuk vissza a vizsgálati területen és annak 10 kilométeres körzetében:

$[visszafogás\ aránya\ (\%) = (visszafogott\ öreg\ madarak\ száma / \text{összes}\ \text{meggyűrűzött}\ \text{öreg}\ \text{madarak}\ \text{száma}) \times 100];$

majd a csak Babatpusztán visszafogott madarak egyedszáma alapján kiszámoltuk a madarak költőterülethez való hűségének mértékét, valamint a költési diszperzió arányát.

Az irodalmi áttekintésben bemutatott második területhűség vizsgálati módszer során a ténylegesen meggyűrűzött, majd az azt követő évben/években történt visszafogásait használtuk fel. A költőterülethez hűséges madarak arányát így az alábbiak szerint határoztuk meg:

$[költési\ területhűség\ aránya\ (\%) = (Babatpusztán\ gyűrűzött\ és\ visszafogott\ madarak\ száma\ (rekord) / \text{összes}\ \text{visszafogási}\ \text{rekord}) \times 100].$

A 2007-2012 közötti időszakban Babatpusztán belül vizsgáltuk a visszafogott madarak visszatérésükkor elfoglalt territóriumának helyét gyűrűzéskor és a következő évben/években. Vizsgáltuk, hogy a madár következő évi visszatérésének első detektálásakor a madár előző évi territóriumában volt-e már éneklő hím.

A statisztikai elemzések során *Khi négyzet* tesztet alkalmaztunk. Az elemzésekhez STATISTICA 5.0, GoogleEarth, QuantumGIS, valamint MARK 7.1 programcsomagokat használtunk.

2.3. A faj vonulásával és a dél-afrikai telelőterületekkel kapcsolatos genetikai vizsgálatok

A genetikai vizsgálatokhoz a 2007-2009 közötti időszakban gyűjtöttünk külföldi madárgyűrűző kollégák közreműködésével vérmintákat 5 Európai országból a költési időszakban május 10. és július 15. között, valamint egy dél-afrikai telelő nádírigó populációkból január 14. és április 4.-e közötti időszakban.

A vérmintákat minden esetben öreg költő madarak szárnyvénájából vettük kivéve Lengyelországot, mely esetében a vérminták fiatal madaraktól származtak, azonban minden egyes minta más-más fészekben költő madarak fiókáitól származott. A DNS-t a vérmintából a hagyományos fenol-kloroform-izoamil-alkohol kivonási módszer, illetve SOLEX 2T genomiális DNS izoláló kit alkalmazásával izoláltuk. Az mtDNS (mitokondriális DNS) kontroll régió II D-loop szakaszát BCML4 és 12SH2 primer párok (Bensch és Hasselquist, 1999) segítségével amplifikáltuk. A szekvenálás során az általunk megfuttatott, megtisztított és visszaizolált mintát kapilláris szekvátorban (ABI Prism 310) megszekvenálták az eredeti BCML4-12SH2 primerpárok segítségével.

A szekvenciák illesztését követően vizsgáltuk a haplotípus diverzitás (Hd), a nukleotid diverzitás (π), filogenetikai szempontból informatív („parsimony informative sites”) pozíciók számát, a gamma eloszlás („gamma distribution”) mértékét. Az evolúciós kapcsolatok felderítésére szomszédösszevonó („Neighbor-joining”) módszert és Tamura-Nei (Tamura és Nei, 1993) modellt használtunk. A haplotípusok filogenetikai kapcsolatát és leszármazását „Median-joining haplotype network” alapján vizsgáltuk.

A genetikai vizsgálatok mellett a faj vonulásának útvonalait és a lehetséges afrikai telelőterületeket az EURING Adatbázis fogási (gyűrűzési) és megkerülési adatai alapján is vizsgáltuk.

2.4. Genetikai differenciálódás vizsgálata hazai költő nádírigó populációkon

A vizsgálatokhoz szükséges vérmintákat a 2007-2010 évek költési időszakában (május 15-július 15) gyűjtöttük öt magyarországi költő populációban (Fenekpuszta, Farnos, Babatpuszta, Izsák, Rakamaz), valamint az elemzések során felhasználtuk a négy európai költő populációból (Portugália, Németország, Lengyelország, Oroszország), külföldi madárgyűrűző kollégák által költési időszakban (május 25-július 15) gyűjtött vérmintákat. Az 5 magyarországi költő populációban a

vérmentákat öreg költő madaraktól vettük megközelítőleg 50-50%-os ivari arányban.

A DNS-t 5-10 μ l mennyiségű vérből izoláltuk hagyományos fenol-kloroform-izoamil-alkohol kivonási módszer-, illetve SOLEX 2T genomiális DNS izoláló kit segítségével. Az mtDNS kontroll régió II D-loop szakaszának vizsgálatához a korábban említett BCML4 és 12SH2 primerpárokat használtuk fel.

A mikroszatellita vizsgálatok során az alábbi 11 mikroszatellita primert vizsgáltuk az 5 magyarországi költő populáció esetében: Aar3, Aar8, Sjr4, Aar5, Aar2, G61, Ase7, Ase9, Ase11, Ase18, Ase46. A primerpárok közül minden esetben a „forward primer” jelölése történt 6-FAM, HEX vagy NED fluoreszcens festékekkel. A madarak ivarának laboratóriumban történő meghatározásakor a 2550F és 2718R primerpárokat használtuk.

Az mtDNS esetében vizsgáltuk a haplotípus diverzitást (H_d), a nukleotid diverzitást (π), a haplotípusok számát (H), a filogenetikai szempontból informatív helyek számát (S : „parsimony informative sites”), az átlagos nukleotid szám eltéréseket (k : „average number of nucleotide differences”), a Δ_{st} , G_{st} nagyságát, valamint a populációk közötti genetikai differenciálódás nagyságát. Meghatároztuk a populációk közötti fixációs-indexet („pairwise F_{st} ”). A legmegbízhatóbb filogenetikai fa modelljének tesztje („best tree model test”), a gamma eloszlás mértéke („gamma distribution”), valamint a populációk közötti fixációs-indexben észlelt különbségek alapján elkészítettük a haplotípusok filogenetikai fáját.

A mikroszatellita DNS esetében az észlelt (H_O) és a becsült (H_E) heterozigócia nagyságát, az átlagos lokuszonkénti allélszámot („mean alleles/locus”), a fixációs-indexet (F_{st}), a lokuszonként észlelt allélszámok nagyságát („number of alleles/loci”) vizsgáltuk, valamint meghatároztuk a genetikai klaszterek számát a teljes mintában. Az izolációs távolság tesztjét („isolation by distance test”) az mtDNS és a mikroszatellita DNS alapján számolt fixációs-index, valamint az egyes populációk egymástól mért légvonalbeli távolsága alapján végeztük el.

3. EREDMÉNYEK

3.1. Az európai és a magyarországi nádirigók gyűrűzési adatok alapján elvégzett területhűségi vizsgálatának eredményei

Az elemzések során nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget a fiatal madarak születési helyéhez, valamint az öreg madarak költőterülethez való hűségének mértékében kivéve a Régió 3 mind a 4 költési intervallumát.

Nem mutatkozott szignifikáns különbség az öregkorban gyűrűzött madarak költőterülethez való hűségében a Régió 1 és Régió 2 között, kivéve a Régió 1 esetét az A költési intervallum alapján és a Régió 2 B költési intervallum alapján számolt értéke között, valamint a Régió 1 C költési intervallum és a Régió 2 B intervallum között (2. táblázat). A Régió 3 esetében azonban az öregkorban gyűrűzött költő madarak kevésbé voltak hűségesek költőterületükhöz, mint a másik két régióban gyűrűzött és költő madarak. Szignifikáns különbséget találtunk a Régió 3 mind a 4 költési periódus alapján számolt költőterülethez való hűségben a másik két régióhoz (Régió 1-2) képest, kivéve a Régió 1 D költési intervallum és a Régió 3 D költési intervallum között. A Régió 3 esetében nem mutatkozott különbség a költőterülethez való hűségben attól függően, hogy mely költési intervallumot vettük figyelembe (2. táblázat).

Szignifikáns különbséget nem lehetett kimutatni a fiatal madarak születési helyükhöz való hűségében a Régió 1 A költési periódus, valamint a Régió 2 A-D költési intervallumok között (2. táblázat). A Régió 1 és Régió 2 azonban minden esetben különbözött a Régió 3 A-D költési intervallumtól a születési helyhez való hűség tekintetében. A Régió 3 tekintetében az esetek nagy részében szignifikáns különbséget lehetett észlelni attól függően, hogy mely költési intervallum alapján számoltuk a születési területhez való hűséget.

2. táblázat: Szignifikancia szintek a fiatal és öreg madarak területhúsége között, valamint az egyes régiók között a különböző költési periódusok esetében függetlenül a fogás és a visszafogás között eltelt időtől. Fiatalok: átló felett, öregek: átló alatt (p: szignifikancia szintje, k.a.: kevés adat, n< 10).

	Régió 1A	Régió 1B	Régió 1C	Régió 1D	Régió 2A	Régió 2B	Régió 2C	Régió 2D	Régió 3A	Régió 3B	Régió 3C	Régió 3D
Régió 1A	1	k.a.	k.a.	k.a.	0,34	0,38	0,43	0,42	0,001	0,01	0,001	0,001
Régió 1B	0,74	1	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.
Régió 1C	0,88	0,67	1	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.
Régió 1D	0,75	0,95	0,70	1	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.
Régió 2A	0,17	0,56	0,18	0,72	1	0,57	0,46	0,47	0,001	0,001	0,001	0,001
Régió 2B	0,02	0,21	0,03	0,38	0,20	1	0,67	0,7	0,001	0,001	0,001	0,001
Régió 2C	0,14	0,38	0,14	0,53	0,58	0,76	1	0,94	0,001	0,001	0,001	0,001
Régió 2D	0,35	0,72	0,32	0,83	0,77	0,19	0,48	1	0,001	0,001	0,001	0,001
Régió 3A	0,001	0,01	0,01	0,026	0,001	0,001	0,001	0,001	1	0,71	0,001	0,001
Régió 3B	0,001	0,018	0,03	0,07	0,001	0,001	0,001	0,001	0,2	1	0,001	0,001
Régió 3C	0,001	0,001	0,001	0,013	0,001	0,001	0,001	0,001	0,36	0,053	1	0,65
Régió 3D	0,001	0,01	0,01	0,025	0,001	0,001	0,001	0,001	0,79	0,24	0,7	1

Minden esetben hasonló eredményeket körvonalazódtak, ha csak azokat a fogás-visszafogási adatokat vettük figyelembe, melyek esetében a közöttük eltelt idő 1 év volt.

3.2. A gödöllői Babatpusztán végzett területhúségi vizsgálatok eredményei

A 2007-2012 közötti időszakban összesen 135 nádirigót fogtunk és jelöltünk meg Babatpusztán. Mivel 2007-ben még színesgyűrűvel nem jelöltük a megfogott madarakat, így összesen 125 (81 hím, 44 tojó) megfogott nádirigóra helyeztünk fel a hagyományos fémgyűrű mellett színesgyűrűt is a 2008-2012 években.

A meggyűrűzött madarak közül 20 egyedet legalább kétszer (2-4 éven keresztül) visszafogtunk, vagy azonosítottuk a színesgyűrűk segítségével a vizsgálati területen, vagy annak 10 kilométeres környékén. A visszafogott 20 madár esetében összesen 32 visszafogási eseményt lehetett rögzíteni. 2 madár (3 alkalommal) színesgyűrűs azonosítása Babatpuszta 10 kilométeres környékén lévő egyéb költőterületeken történt.

Az 5 év alatt feljegyzett legkorábbi visszaérkezés dátuma alapján elmondható, hogy a költő madarak átlagos legkorábbi visszaérkezési dátuma április 22-e volt, a tojók pedig a hímek érkezését követő 1-1,5 hétben érkeznek meg a vizsgálati területre. Az évente ténylegesen megfogott- és a költési időszakban megfogás nélkül azonosított madarak egyedszáma alapján a vizsgálati időszak alatt 113 territóriumot becsültünk, így a 2008-2012-es években 226 öreg madár fogását vártuk. Összesen 143 öreg madarat sikerült megfognunk, mely alapján elmondhatjuk, hogy a gyűrűzés sikeressége 63,3%-os volt (hímek: 80,0 - 97,1%; tojók: 13,3-47,6%).

A 2007-2012 közötti időszakban a megjelölt öreg madarak 15,1%-át (19 madár) visszafogtuk a vizsgálati területen, vagy annak 10 kilométeres körzetében (hímek: 20,7%; tojók: 4,5%).

Ha a visszafogott madarak helyét tekintjük (mely a korábban bemutatott „első számítási módszert” jelenti), akkor megállapíthatjuk, hogy az öreg madarak 13,5%-a (17 madár) volt hűséges az előző évi költőterületéhez, míg 1,5%-uk költési diszperziót mutatott.

Ha a madarak költőterülethez való hűségét a ténylegesen visszafogott madarak száma és azok visszafogási helyei alapján tekintjük, akkor a 31 öreg korú madártól származó visszafogás 90%-a (28 visszafogás) Babatpusztán történt visszafogás volt, így ezek a madarak hűségesek voltak az előző évi költőterületükhöz.

A territórium váltások lehetséges okának vizsgálata során a 17, gyűrűzéskor öregkorú madár 28 visszafogási eseményével (26 hím, 2 tojó) tudtunk számolni. A visszafogott madarak átlagosan az előző évi territóriumuk 380 méteres (30-1050

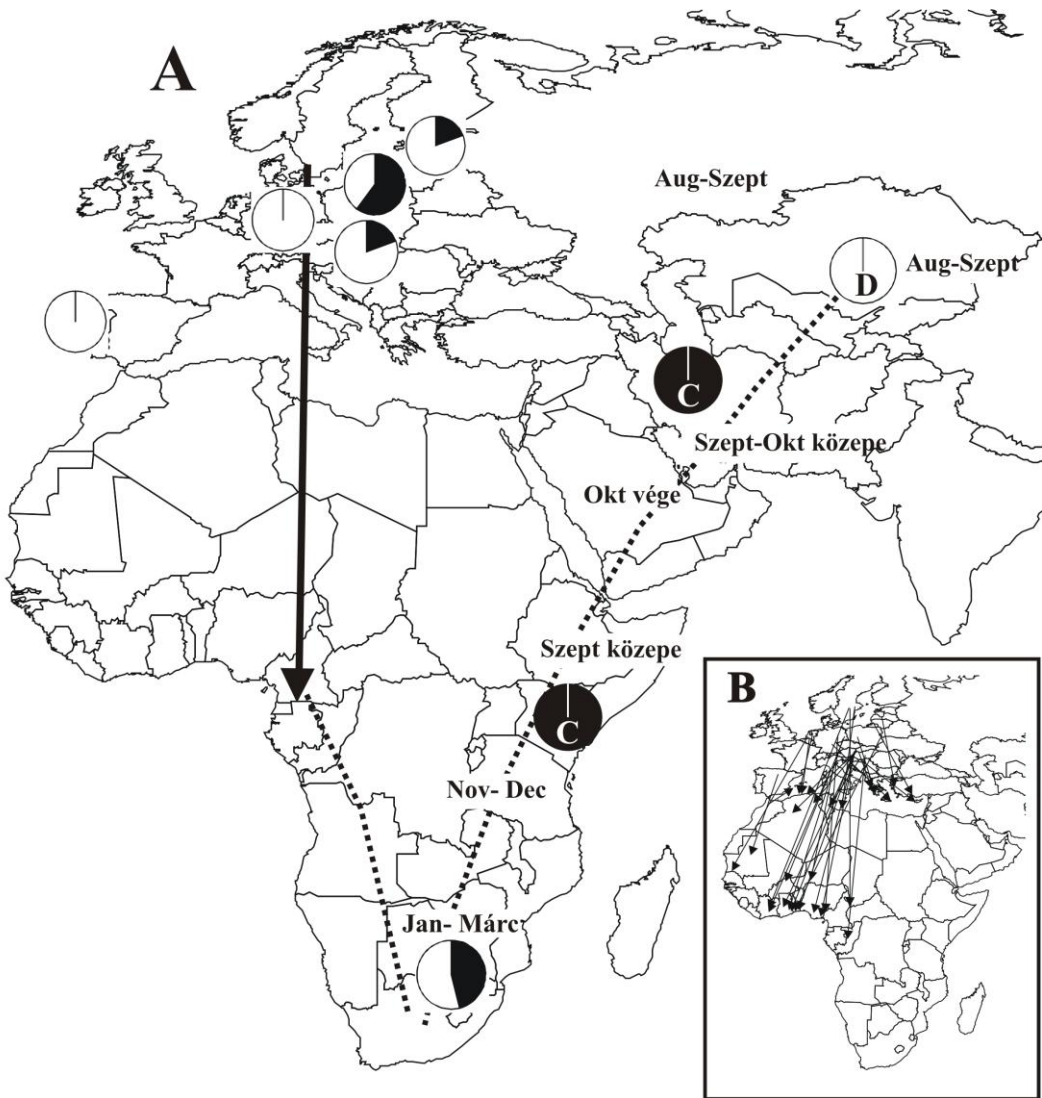
méter) körzetében foglaltak újból territóriumot a következő évi visszatérésük során. A visszafogott öreg hím madarak 30,8%-a igyekezett az előző évi territóriumuk közvetlen közelében újból territóriumot foglalni a következő év költési időszakában. Az előző évi költési territóriumának közvetlen közelébe visszatérő költő hímek territóriuma minden esetben szabad volt a madár első érkezésekor. Az előző évi territóriumának közvetlen közelét elhagyó (diszpergáló) öreg hímek (a hímek 69,2%-a; 18/26 hím) 66,6%-a (12/18 hím) esetében a madár visszatérésének első időpontjában az előző évi territóriuma már foglalt volt.

3.3. A nádírigó vonulásával és a lehetséges dél-afrikai telelőterülettel kapcsolatos genetikai vizsgálatok eredményei

A genetikai vizsgálatok során az mtDNS kontroll régió II D-loop szakaszának 492 bázispár hosszúságú szakaszát szekvenáltuk meg 146 madár esetében, melyek öt európai költő és egy dél-afrikai telelő populációból származtak. Összesen 51 különböző haplotípust lehetett megkülönböztetni a mintákban, a haplotípus diverzitás (Hd) nagysága 0,912, míg a nukleotid diverzitás (π) 0,00746 volt.

A szomszédösszevonó („Neighbor-joining”) módszer alapján két nagy haplotípus csoportot (keleti”- és „nyugati haplotípus csoport) lehetett kimutatni a mintákban, melyek esetében a filogenetikai fa elválásának megbízhatósága („bootstrap value”) 72-nek bizonyult. A „mismatch distribution” eloszlásában két egyértelmű csúcst lehetett kimutatni, melyek az 1-2 bázispárnyi és a 6-7 bázispárnyi eltéréseknél érték el maximumukat, melyek szintén jelzik a két nagy filogenetikai csoport meglétét.

A keleti haplotípusok aránya az összes mintában 23% volt, melyek közül a portugál és a német mintákban keleti haplotípusokat nem lehetett kimutatni (1. ábra). Ha megvizsgáljuk az EURING Adatbank fogás és visszafogási adatait láthatjuk, hogy a legdélebbi megkerülés Afrikában az Egyenlítőől 5°-ra délre fekvő területről származik (1. ábra).



1. ábra: A: A keleti és a nyugati haplotípusok megoszlása az egyes populációkban. (A C és D kördiagramok Bensch és Hasselquist (1999) munkájának eredményei). B: Az EURING Adatbázis fogás-visszafogási adatait mutatják be. (Folytonos nyíl: széles frontú vonulás; pontozott vonal: feltételezett vonulási útvonal.)

Összehasonlítottuk a dél-afrikai telelő populációban megtalálható haplotípusokat az európai költő populációkban megtalálható haplotípusokkal. Megállapítható, hogy a dél-afrikai populációban mindkét haplotípus csoport közel 50-50%-ban előfordult.

3.4. Hazai költő nádírigó populációk genetikai differenciálódásának vizsgálati eredményei

A vizsgálatok során az mtDNS kontroll régió II D-loop szakaszának 492 bázispár hosszúságú szakaszát szekvenáltuk meg 68 madár esetében, valamint vizsgáltuk 11 mikroszatellita lokusz polimorfizmusát 51 madár esetében, mely madarak 5 magyarországi költő populációból származtak.

A 68 mintában összesen 26 különböző haplotípust lehetett elkülöníteni, a heterozigócia (Hd) 0,885, a nukleotid diverzitás (π) nagysága pedig 0,00082 volt a teljes mintában. A mikroszatellita DNS esetében a lokuszonkénti átlagos allélszám 4,18-4,9 között változott az 5 költő populációban.

Az mtDNS F_{st} , D_{Δ} és G_{st} értékei alapján nem lehetett megfigyelni genetikai differenciálódást az 5 magyarországi költő populáció esetében (3. táblázat). Szignifikáns különbséget lehet azonban kimutatni néhány esetben az európai költő populációk, valamint az európai és magyarországi költő populációk között az mtDNS F_{st} értékeiben.

Az 5 magyarországi költő populációban a mikroszatelliták alapján számolt fixációs indexek (F_{st}) páros összehasonlításakor 10-ből 6 esetben találtunk szignifikáns különbséget, mely a populációk közötti genetikai differenciálódást jelzik (3. táblázat). Az F_{st} értékek alapján elvégeztük a szomszédösszevonó filogenetikai fa elemzést („Neighbour-joining tree”), mely két csoportra (Farmos-Rakamaz-Izsák, Babatpuszta-Fenekpuszta) bontotta az 5 költő populációt. Hasonló eredményt kaptunk, ha a teljes mintában megfigyelhető genetikai klaszterek számát vizsgáltuk. Az eredmények alapján elmondható, hogy két genetikai klaszter ($K=2$) mutatható ki a teljes mintában, melyek megegyeznek a filogenetikai fa elemzése során kapott eredményekkel.

3. táblázat: A páros Fst értékek az 5 magyarországi és a 4 európai költő populáció esetében. (P: Portugália; D: Németország; PL: Lengyelország; RU: Oroszország; FAR: Farnos; BAB: Babatpuszta; IZS: Izsák; FEN: Fenékpuszta; RAK: Rakamaz; “—“: nem lehetett kiszámolni; alsó diagonális: mtDNS alapján; felső diagonális: mikroszatellita DNS alapján; vastagon szedve: szignifikáns értékek).

F _{st}	P	D	PL	RU	FAR	BAB	IZS	FEN	RAK
P		—	—	—	—	—	—	—	—
D	0,11738		—	—	—	—	—	—	—
PL	0,31834	0,25610		—	—	—	—	—	—
RU	0,11508	0,01408	0,14387		—	—	—	—	—
FAR	0,12513	-0,00443	0,19731	0,02103		0,16382	0,04959	0,18629	0,02932
BAB	0,07768	0,01475	0,20455	0,02130	-0,00917		0,22554	0,05922	0,21546
IZS	0,08120	-0,00096	0,10665	-0,02447	-0,02576	-0,04877		0,26258	0,02793
FEN	0,10820	0,01506	0,17757	-0,00792	-0,05060	-0,01707	-0,03477		0,23325
RAK	0,08389	0,01628	0,08237	-0,02357	-0,02634	-0,06574	-0,05004	-0,03502	

3.5. Új tudományos eredmények

1. Az EURING és a Magyar Madárgyűrzési Adatbank adatit felhasználva Európa nagyságú makro (európai skálán) skálán vizsgáltuk a fiatal nádírigók születési helyhez- és az öreg nádírigók költőterülethez való hűségének mértékét. Nem találtunk különbséget a fiatal nádírigók születési- és az öreg nádírigók költőterülethez való hűségének mértéke között kivéve a Régió 3 (Európa északi része) esetében, mely szerint a fiatal madarak kevésbé hűségesek születési területükhöz, mint az öreg költő madarak előző évi költőterületükhöz. A költési intervallum időpontja befolyásolta a fiatal madarak esetében a területhűségi vizsgálatok eredményeit.

2. A Babatpusztán végzett vizsgálatainkkal az öreg madarak költőterülethez való hűségének mértékét határoztuk meg mikro- (egy költő populáció) skálán. A meggyűrűzött majd visszafogott öreg madarak 90%-a ragaszkodott előző évi költőterületéhez, a költő madarak 10%-a pedig a gyűrűzést követő években a vizsgálati terület 10 kilométeres körzetében más nádasban költött. A költőterülethez hűséges madarak tavaszi visszaérkezésének ideje alapvetően befolyásolja, hogy a madár előző évi territóriumában közelében költ újból, vagy azt elhagyni kényszerül.
3. Elsőként vizsgáltuk meg a dél-afrikai területeken telelő nádírigók mtDNS polimorfizmusát. Bizonyítottuk, hogy a dél-afrikai telelő populáció haplotípusai 60%-ban az európai (elsősorban közép- és kelet-európai) populációkhoz hasonlítanak. Figyelembe véve azonban a nádírigó afrikai fogás-visszafogási adatait, és a lehetséges vonulási útvonalakat, nem zárhatjuk ki annak a lehetőségét, hogy a közel-és közép-keleti populációk (Kazahsztán és Irán/Törökország) madarai is eljuthatnak a legdélebbi afrikai telelőterületekre.
4. Elsőként bizonyítottuk mikroszatellita markerek segítségével kis földrajzi skálán (magyarországi léptékű) a populációk közötti genetikai differenciálódás létét a nádírigó esetében. Bizonyítottuk továbbá, hogy az mtDNS szekvencia polimorfizmusa tekintetében a populációk közötti genetikai differenciálódást csak a nagy földrajzi lépték (európai nagyságú) esetében lehet megfigyelni. A nádírigónál nem lehet távolság arányos izolációt megfigyelni sem az mtDNS, sem pedig a mikroszatellita lokuszok alapján sem a mikro-, sem pedig a makro skálán.

4. KÖVETKEZTETÉSEK

A korábbi szakirodalmak szerint a fiatal nádiringók születési területhez-, illetve az öreg madarak költőterülethez való hűsége különböző lehet. Ezen korábbi eredményekkel ellentétben vizsgálataink során nem találtunk különbséget a fiatal és öreg madarak, születési helyhez-, illetve az öregek költőterülethez való hűsége között, kivéve a 49°-56° szélességi fokok közötti területek (Régió 3) mind a 4 költési intervalluma esetében. Az eredmények azt mutatják, hogy a költési intervallumok változtatásának csak a Régió3 (49°-56° szélességi fokok) esetében volt hatása. Következtetésként így elmondhatjuk, hogy a Régió 1 és Régió 2 esetében az idős költő madarak magas költőterülethez való hűséggel rendelkeznek (90%), míg az északi területek (Régió 3) esetében ez az érték alacsonyabbnak bizonyult (70%). A fiatal korban meggyűrűzött madarak esetében szintén elmondhatjuk, hogy a Régió 3 esetében a fiatal madarak 47%-a tért vissza a következő évben a születési helyére költetni. Ugyanez a csak a fogást követő évben visszafogott madarak esetében 54,9%-nak (születési helyhez hűséges madarak aránya) bizonyult.

A babatpusztai vizsgálatainkkal az öreg nádiringók költőterülethez való hűségét egy jóval kisebb, mikro skálán vizsgáltuk. Vizsgálataink során a területen költő öreg madarak 63,3%-át átlagosan minden évben megfogtuk, ám a hím nádiringók fogási sikeressége lényegesen eredményesebbnek bizonyult (90%), hiszen átlagosan 2,5-szer annyi hímet sikerült megfognunk. A gyűrűzés sikeressége mellett a meggyűrűzött madarak visszafogási arányát is vizsgáltuk. Láthattuk, hogy a meggyűrűzött öreg hímek 20,7%-át, az összesen meggyűrűzött öreg tojók 4,5%-át visszafogtuk a gyűrűzést követő években. Az öreg korban meggyűrűzött hím nádiringók 18,3%-a volt hűséges költőterületéhez, míg 2,4%-uk más költőterületet választott. A többi meggyűrűzött, ám vissza nem fogott madarak (81,7%) sorsáról nincs semmilyen információnk, valószínűleg az énekesmadarak esetében feltételezett magas, vonulás közbeni pusztulási kifolyólag nagy részük elpusztult. Megvizsgál-

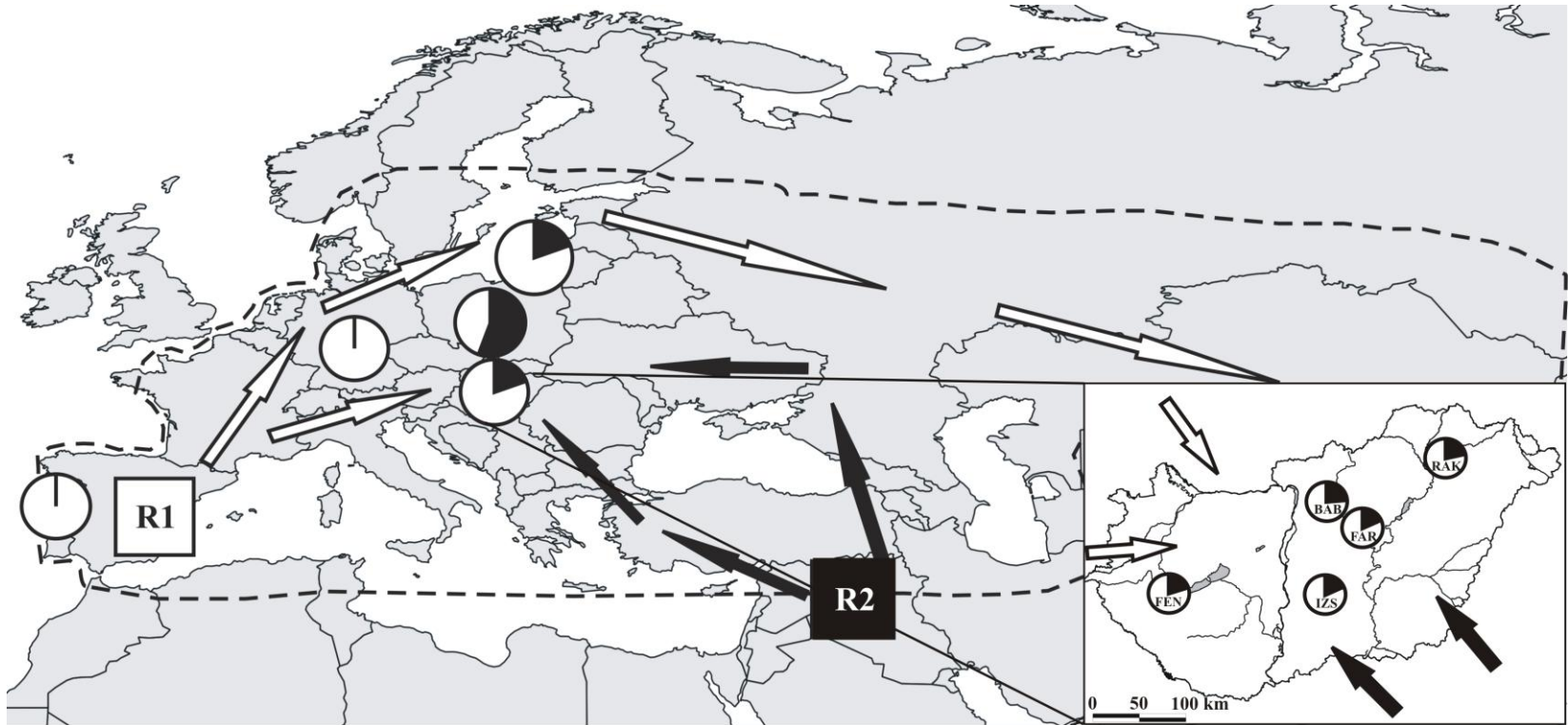
tuk a babatpusztai nádirigók költőterülethez való hűségét oly módon is, hogy csak a ténylegesen vissza is fogott madarak visszafogási adatait és azok helyét vettük figyelembe. Az öregkorban meggyűrűzött és visszafogott nádirigók 90%-a volt hűséges korábbi költőterületéhez, tehát Babatpusztához; míg a madarak 10%-a a közeli 10 kilométeres körzetben választott magának költőhelyet. A meggyűrűzött, majd a következő évben, illetve években ismét költeni visszatérő hímek közel 1/3-a az előző évi territóriumának közvetlen közelébe (0-10 méter) költött újra. A nem az előző évi territóriumának közvetlen közelébe visszatérő hímek esetében a territórium váltási esemény 66,6%-a esetében a madár előző évi költési territóriumára már foglalt volt, oda más éneklő hím érkezett vissza és kezdett énekelni pár nappal korábban.

A nádirigó vonulásával és a lehetséges telelőterületeivel kapcsolatos vizsgálatok során a kérdés tisztázása érdekében a vonulás időzítésével és a madarak telelőterületre érkezésének idejével kapcsolatos irodalmi adatokat, az EURING afrikai megkerüléseit, valamint az európai költő és a dél-afrikai telelő populációban fogott madarak mtDNS polimorfizmusát vizsgáltuk meg. Az európai költő populációk genetikai hátterét megvizsgálva láthattuk, hogy a nyugat-európai populációkban (Portugália és Németország) vett mintákban csak az úgynevezett nyugati haplotípus csoportba sorolható haplotípusokat hordozták a madarak. A közép- és közép-kelet-európai populációk (Lengyelország, Magyarország, Oroszország) költő madarai mind a nyugati, mind pedig a keleti haplotípus csoportba sorolható típusokat hordozták, melyek aránya populációnként eltérő volt. A dél-afrikai telelő populáció genetikai hátterét megvizsgálva elmondhatjuk, hogy a madarak 60%-a olyan haplotípust hordozott, melyek az európai, azon belül is a közép- és kelet-európai költő populációkban is előfordultak, a keleti és nyugati haplotípus csoportba való sorolásuktól függetlenül.

A korábbi szakirodalmi eredmények nyomán már tudjuk, hogy a nádirigó két refúgiumból terjedt vissza Európába az utolsó eljegesedés időszakát követően. Eredményeink során láthattuk, hogy az 5 magyarországi költő populáció közötti,

mtDNS alapján számolt F_{st} értékekben nem találtunk különbséget, ellentétben a mikroszatellita eredményeinkkel, melyek bizonyítékul szolgálhatnak a populációk differenciálódására. Az 5 magyarországi költő populációkon a mikroszatellita markerek alapján elvégzett páros F_{st} értékek esetében a filogenetikai fa két ágra bomlott, ezen kívül a genetikai klaszterek vizsgálata során az is kiderült, hogy két genetikai klaszter mutatható ki mintáinkban. A két genetikai klaszter közül a BAB-FEN ág valószínűleg a nyugati refúgiumot képviselheti, és bizonyítékul szolgálhat a faj, eljegesedést követő nyugati irányú visszaterjedésére (2. ábra). Az úgynevezett IZS-RAK-FAR genetikai klaszter a keleti haplotípus csoportot és a dél-, dél-keleti visszaterjedést reprezentálhatja (2. ábra).

Eredményeink alapján úgy gondoljuk, hogy a faj rekolonizációjának történetéből adódó kis skálájú földrajzi mintázatok, valamint a populációk közötti differenciálódás mértékének vizsgálata esetében a mikroszatelliták analízise alkalmasabb lehet. Az olyan, nádirigóhoz hasonló fajok esetében, melyek széles elterjedéssel rendelkeznek, és számos lehetőség van a populációk összekeveredésére (szimpatrikus helyzet), csak a mélyre ható és alapos vizsgálatok lehetnek eredményesek. Ilyenek lehetnek például a mikroszatelliták, melyek az előbb említett esetekben is jelzik a szignifikáns strukturálódást.



2. ábra: A nádirigó esetében kimutatott két haplotípus csoport feltételezett refúgiumai (R1 és R2) a visszaterjedés irányjaival (forrás: Hansson és mts., 2008). A kördiagramok az mtDNS alapján kimutatott keleti és nyugati haplotípusok arányát mutatják az egyes költő populációkban, a nyilak pedig két haplotípus csoport feltételezett visszaterjedési irányát jelzik (fehérrel: nyugati haplotípusok, feketével: keleti haplotípusok).

5. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK

Tudományos publikációk impakt faktoral

Mátrai, N., Gyurácz, J., Lenczl, M., Hoffmann, Gy., Bakonyi, G., Mátics, R. (2012a): Philopatry analysis of the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) based on ringing data in Europe. *Biologia*, 67(3): 596-601. **(IF:0.609)**

Mátrai, N., Bakonyi, G., Gyurácz, J., Hoffmann, Gy., Rajmakers, K., Neto, J.M., Mátics, R. (2012b): Do the European Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) reach South Africa during wintering? *Journal of Ornithology* 153: 579-583. **(IF:1.297)**

Neto, J.M., Arroyo, J.L., Bargain, B., Monrós, J.S., **Mátrai, N.**, Procházka, P., Zehndtjiev, P. (2012): Phylogeography of a habitat specialist with high dispersal capability: The Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. *PlosOne* 7(6): e38497. **(IF:4.411)**

Tudományos publikációk impakt faktor nélkül

Mátrai, N., Gyurácz, J., Bank, L. (2006): A nádi tücsökmadár (*Locustella luscinioides*) őszi vonulása egy dél-magyarországi nádasban. *Állattani Közlemények*, 91 (1): 19- 28.

Mátrai, N., Gyurácz, J., Mátics, R., Bakonyi, G. (2007): A nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*) lehetséges telelőterületei az EURING adatbázisának afrikai megkerülési adatai alapján, *Állattani Közlemények* 92(2): 37-44.

Mátrai, N., Bakonyi, G., Gyurácz, J., Lenczl, M., Hoffmann, Gy., Mátics, R. (2011): A nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*) költő- és születési területhez való hűsége: gyűrűzési adatbázisok problémái, megoldási javaslatok. *Ornis Hungarica* 19(1-2): 109-117.

Bakonyi, G., Dolezsai, A., **Mátrai, N.**, Székács A. (2011): Effects of Consumption of Bt-maize (MON 810) on the Collembolan *Folsomia candida*, Over Multiple Generations: A Laboratory Study. INSECTS 2:(2) pp. 243-252. Paper ISSN 2075-4450. p. 10, doi: 10.3390/insects2020243

Konferencia kiadványok

Gyurácz, J., **Mátrai, N.**, Bank, L. (2005): Autumn migration dynamics, fat deposition and wing-morphology of Savi's Warblers (*Locustella luscinioides*). *Alauda*, 73 (3), 296-297. p.

Mátrai, N., Gyurácz, J., Mátics, Róbert (2007): Az európai nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) populáció vonulási útvonalai és telelőterületei. 3. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, 2007. március 5-6., Előadások és posztterek összefoglalói, 38. old.

Mérő, T. O., Kralj, J., **Mátrai, N.**, Žuljević, A. (2009): The importance of the Adriatic Flyway for the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) during migration. In: Denac, D., Schneider-Jacoby, M., Stumberger, B (eds.): Adriatic Flyway – Closing the gap in bird Conservation, Euronatur, Radolfzell, 2010, 185.p., ISBN 978-3-00-032626-4

Nagy, P., Kovács, S., Horváth, B., Répási, V., Mátrai, N., Darago, Á. (2010): Responses of two plant feeder nematode species of distant taxonomic position to acute chromium stress. 30th International Symposium of the European Society of Nematologists, Vienna, 2010. 09. 18-23.

Hazai konferencia előadások, posztterek

Mátrai, N., Bakonyi, G., Gyurácz, J., Lenczl, M., Mátics, R. (2008): A nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) költőterülethez való hűsége: gyűrzési adatbázisok problémái, megoldások. VII. MME Tudományos Ülés, Baja, előadás

Mátrai, N., Sarlós, D., Lenczl, M. (2008): Nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) színesgyűrűzés Babatpusztán. BARP-2008, Gyűrűzőtalálkozó, előadás szekció

Mátrai, N., Bakonyi, G., Gyurácz, J., Hoffmann, Gy., Lenczl, M., Kisfali, P., Mátics, R. (2008): Mennyire egységesek a hazai nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) populációk genetikailag? V. MTBK, Nyíregyháza, poszter szekció

Mátrai, N., Bakonyi, G., Gyurácz, J., Hoffmann, Gy., Kisfali, P., Raijmakers, K., Mátics, R. (2009): A nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) költő és telelőpopulációinak filogeográfiája a mtDNS kontroll-régió alapján. 8. Magyar Ökológus Kongresszus, előadás szekció

Nemzetközi konferencia előadások, poszterek:

Mátrai, N., Gyurácz, J., Bakonyi, G., Bakonyi, G. (2006): The potential wintering areas of the Great reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) by right of the African recoveries of the EURING database. SEEN, előadás

Mátrai, N., Sarlós, D., Lenczl, M., Csörgő, T. (2012): Site fidelity of the adult Great reed warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) in an old fish-pond system area, Hungary. International Eurasian Ornithology Congress 2012, Baja, 2012. április 12-15., poszter szekció

Könyv, könyvészlet:

Hoffmann, Gy., **Mátrai, N.,** Mátics, R. (2010): A nemek harca. In: Rav, Virág, Deák Anita (szerk.): Együttműködés – versengés. Budapest: Gondolat Kiadó, 2010. pp. 32-42. ISBN:978 963 693 232 9