



SZENT ISTVÁN EGYETEM

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

**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,
Kórélettani és Gerontológiai Intézet

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

.....
A társtémavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS	5
1.1. Célkitűzések	6
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	7
2.1. A nádirigó taxonómiai státusza és elterjedési területe	7
2.2. A nádirigó költésével kapcsolatos eddigi eredmények	10
2.3. A nádirigó területhűségével kapcsolatos eddigi eredmények	15
2.4. A nádirigó vonulásával és telelőterületeivel kapcsolatos információk	20
2.5. A nádirigón és más madárfajokon végzett genetikai vizsgálatok fontosabb eredményei ...	24
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	29
3.1. A nádirigó területhűségének vizsgálata európai és a magyarországi madárgyűrűzési adatok alapján	29
3.2. Területhűségi vizsgálatok a gödöllői Babatpusztán	32
3.2.1. A gyűrűzési munka sikerességének vizsgálata	34
3.2.2. Az adult madarak költőterülethez való hűségének vizsgálati módszere.....	35
3.2.3. A territóriumváltás vizsgálatának módszerei	37
3.3. A faj vonulásával és a dél-afrikai telelőterületekkel kapcsolatos genetikai vizsgálatok.....	39
3.4. Genetikai differenciálódás vizsgálata hazai költő nádirigó populációkon.....	43
4. EREDMÉNYEK	45
4.1. Az európai és a magyarországi nádirigók gyűrűzési adatok alapján elvégzett területhűségi vizsgálatának eredményei.....	45
4.2. A gödöllői Babatpusztán végzett területhűségi vizsgálatok eredményei	49
4.2.1. A gyűrűzés sikerességének eredményei.....	49
4.2.2. Öreg madarak költőterülethez való hűségének vizsgálata	51
4.2.3. A territóriumváltás vizsgálata	52
4.3. A nádirigó vonulásával és a lehetséges dél-afrikai telelőterülettel kapcsolatos genetikai vizsgálatok eredményei	57

4.4.	Hazai költő nádirigó populációk genetikai differenciálódásának vizsgálati eredményei ...	61
5.	MEGVITATÁS.....	69
5.1.	Az európai és a magyarországi nádirigó gyűrzési adatok alapján elvégzett területhűségi vizsgálatok eredményeinek megvitatása	69
5.2.	A gödöllői Babatpusztán végzett területhűségi vizsgálatok eredményeinek megvitatása ..	74
5.3.	A nádirigó vonulásával és a lehetséges dél-afrikai telelőterülettel kapcsolatos genetikai vizsgálatok eredményeinek megvitatása	80
5.4.	A hazai költő nádirigó populációkon elvégzett genetikai differenciálódási vizsgálatok eredményeinek megvitatása	84
6.	ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK.....	89
7.	ÖSSZEFOGLALÁS	91
8.	SUMMARY	93
9.	MELLÉKLETEK.....	95
8.1.	Melléklet: Irodalomjegyzék	95
10.	KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS.....	109

1. BEVEZETÉS

A madárvonulás olyan egyedi természeti jelenség, mely már régóta foglalkoztatja mind a hétköznapi embereket, mind a biológusokat (Berthold és Terrill, 1991; Berthold, 2001; Csörgő és Gyurác., 2009). Az egyes madárfajok ökológiai igényével, szaporodásával, vonulási útvonalaival, 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 mellett a madárfaunisztikai adatok gyűjtésének tudományos értéke mellett hasonló szemléletformáló és nevelő hatása lehet, hiszen mind hivatásos, mind pedig amatőr madármegfigyelők áldozatos munkáját foglalja magába.

Az emberi beavatkozások hatásainak monitorozására a madarak kifejezetten jó célszervezetnek tekinthetők, hiszen olyan széles körben elterjedt és ismert csoport, melyet az emberiség nagy része kedvel és szeret. 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 madarak gyűrűzése hazánkban több mint 100 éves múltra tekint vissza. A sztenderd módszerekkel történő madárgyűrűzés Magyarországon az „*Actio Baltica*” mintájára 1972-1974 közötti években indult el, mely az „*Actio Hungarica*” gyűrűzési program nevet kapta (Csörgő és Gyurác., 2009). A program megszületésének köszönhetően hazánkban is nagy lendületet kapott a főleg tudományos szempontú madárgyűrűzési munka, mely napjainkban is aktívan működik. Az egységes módszerekkel, minden évben ugyanazokon a helyeken történő vizsgálatok az összehasonlíthatóság és a megismételhetőség szempontjából nagy jelentőséggel bírnak.

A hagyományos madárgyűrűzési módszerek mellett egyre szélesebb körben kezdik használni a GPS-es nyomon követési technikát, elsősorban nagytestű madárfajok esetében (Guilford és mts., 2008). Kistestű énekesmadarak esetében a módszer használatának még technikai korlátai vannak, melyet napjainkban a geolokátoros nyomon követési módszerek alkalmazásával igyekeznek kiküszöbölni (Clark és mts., 2010). Ezen kívül a legújabb laboratóriumi technikáknak köszönhetően ez elmúlt évtizedekben egyre speciálisabb ökológiai és madártani kérdések megválaszolására vagyunk képesek (Berthold, 2001; Wink, 2006). Ilyen technikai újdonság a ma

már könnyen elérhető és rutinszerűen alkalmazható, az egyes madárfajokhoz és populációikhoz kapcsolódó, genetikai vizsgálatok (Avice, 1994; Bensch és Hasselquist, 1999). 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 állatsoportok filogeográfiájának megértésében (Bensch és Hasselquist, 1999; Meglécz és mts., 1999; Neto és mts., 2012; Pecsénye és mts., 2012).

Vizsgálataink során a hagyományos madárgyűrzési és színesgyűrzési módszerek mellett olyan genetikai vizsgálati módszereket is felhasználtunk, melyek alkalmasak a nádirigók (*Acrocephalus arundinaceus*) születési területhez, 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 (Hansson és mts., 2008; Moskát és mts., 2008).

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 madárgyűrzési 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 színesgyűrzési 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. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A nádirigó taxonómiai státusza és elterjedési területe

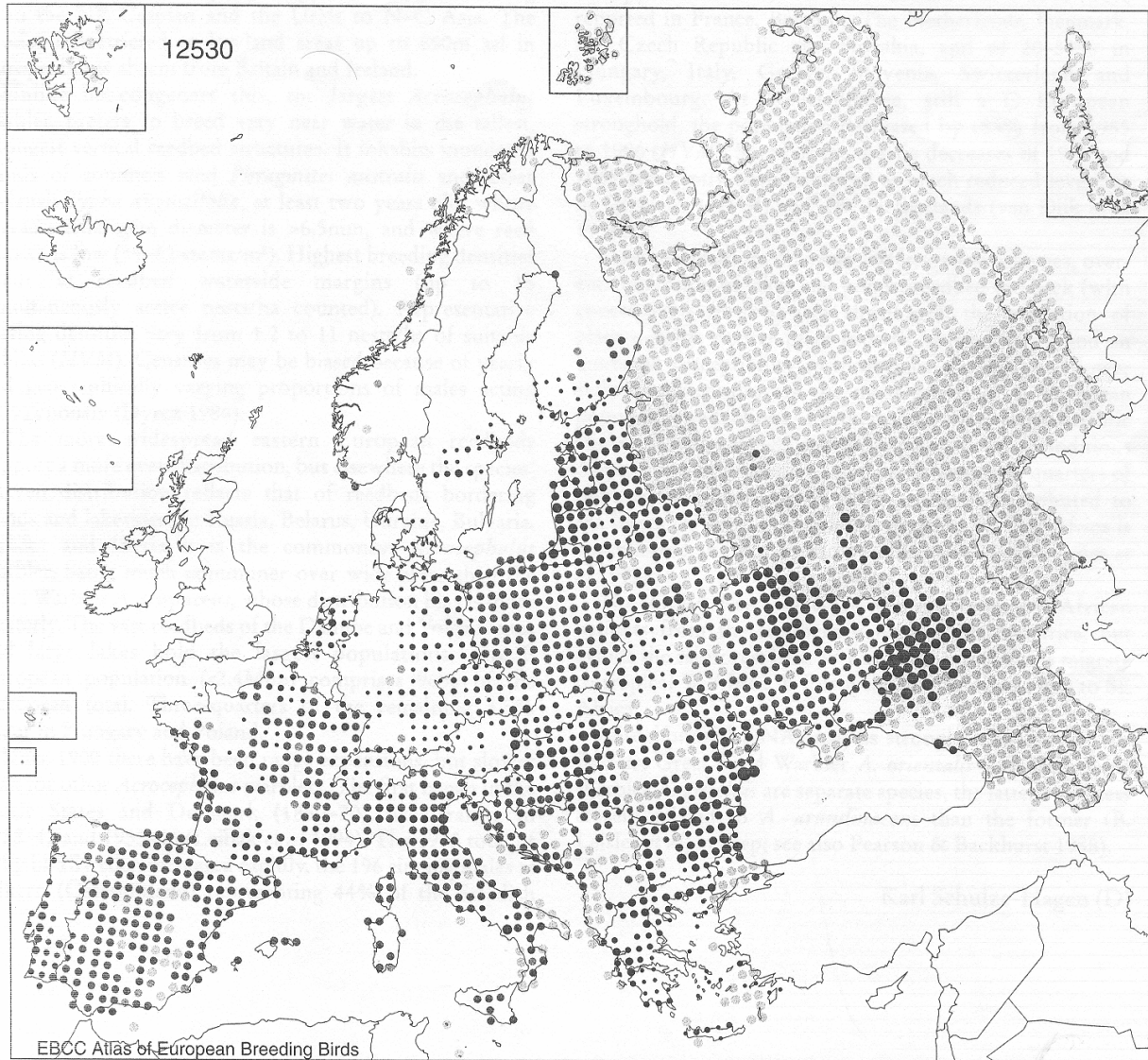
A nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) az Acrocephalidae családon belül az *Acrocephalus* genusba tartozik, mely a családon belül fajokban az egyik leggazdagabb genusnak tekinthető (Fregin és mts., 2009). Del Hoyo és munkatársai (2006) szerint az *Acrocephalus* genusban 37 fajt és összesen 67 alfajt lehet megkülönböztetni. Az NCBI taxonómiai (http1) adatbázisa alapján azonban az *Acrocephalus* genus összesen 43 fajt és 69 alfajt foglal magába.

Fregin és munkatársai (2009) kutatásuk során mitokondriális és nukleáris DNS lokuszok vizsgálata alapján (összesen 2900 bázispár hosszúságú szakasz) a családon belül hat kládot tudtak elkülöníteni, melyek a *Hippolais*, az *Uduna*, az *Acrocephalus*, a *Calamocichla*, a *Notiocyclus* és a *Calamodius* kládok voltak. Vizsgálataikkal rámutattak a genetikai vizsgálatok taxonómiai szempontú jelentőségére is, hiszen egyik korábbi taxonómiai csoportosítást sem sikerült teljes mértékben alátámasztaniuk vizsgálataikkal (Wolters, 1982; Watson és mts., 1986; Sibley és Mondroo, 1990; Leisler és mts., 1997; Helbig és Seibold, 1999; Dickinson, 2003).

A nádirigó egy politipikus faj, mely a legújabb eredmények alapján két alfajt foglal magába. A törzsalak az *Acrocephalus arundinaceus arundinaceus* a faj elterjedési területének nagy részén előfordul, költőterülete egészen a Kaszpi-tengerig nyúlik (Cramp és Duncan, 1992; Csörgő és Gyurácz., 2009). Az *Acrocephalus arundinaceus zarudnyi* alfaj Irak, Irán területén, a Kaszpi-tengertől egészen az Altájig fészkel. A két alfaj költőterülete Kelet-Európában több helyen átfedhet, Kazahsztánban például a költő nádirigók közel 30%-a az *A. arundinaceus zarudnyi* alfajhoz tartozott (Wassink és Oreel, 2007). Az eufráteszi nádirigót (*Acrocephalus griseldis*) és a keleti nádirigót (*Acrocephalus orientalis*) korábban szintén a nádirigó két alfajának tekintették (Dyrce és Flinks, 2000), ám őket ma már két különálló fajként tartjuk számon. Korábban úgy gondolták, hogy a hosszúcsőrű- vagy bengáli nádirigó (*Acrocephalus stentoreus*) szintén a nádirigó egyik alfaja, ám ma már külön fajként tartjuk őt is számon. A hosszúcsőrű nádirigó esetenként hibridizálódhat a nádirigóval, melyet Hansson és munkatársai (2012) genetikai vizsgálatokkal is bizonyítottak.

A nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) fészkelési területe kelet-nyugat irányban az Ibériai-félszigettől az Urálig, észak-dél irányban pedig a Földközi-tengertől Finnorszáig terjed. Európán kívül fészkel Észak- Nyugat-Afrikában (Isenmann és mts., 2005), az Anatóliai-félszigeten, illetve Közép-Ázsián keresztül egészen az Altáj hegységig és Nyugat-Kínáig (Huntley és mts., 2007). Európában, Észak- Nyugat Afrikában, az Anatóliai-félsziget nagy részén a Kaszpi-tengerig a

törzsalak (*Acrocephalus arundinaceus arundinaceus*) fészkel, Írországból és Nagy-Britannia nagy részéről azonban hiányzik (Hagemeijer és Blair, 1997; Csörgő és Gyurác., 2009). Magyarországon gyakori fészkelő, a hazai populáció 70-120 ezer párra tehető, azonban a költő populáció nagysága gyengén csökkenő tendenciát mutat (BirdLife International, 2000, 2004; Hadarics és Zalai, 2008; Csörgő és Gyurác., 2009; 1. ábra).



1. ábra: A nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*) költőterülete Európában. (forrás: Hagemeijer és Blair, 1997)

A nádírigó (2. ábra) mintegy fél évszázaddal ezelőtt észak felé növelte fészkelő területének határát. Dél-Svédországban az 1960-as években kezdett terjeszkedni (Holmbring, 1973), majd Dél-Norvégiában is megjelent (Hagemeijer és Blair, 1997). Ezeken a fészkelő helyeken folyamatos populációnövekedés volt tapasztalható az 1970-es és az 1980-as években. Az európai állomány az

1970-90-ig tartó időszakban stabil, stagnáló volt, majd 1990 és 2000 között csökkenő tendenciát mutatott, különösen Közép-, Észak- és Nyugat-Európában. A fő elterjedési területét jelentő Oroszországban, Ukrajnában és Romániában állománya továbbra is stagnál (Gyurácz és Bank, 2000; BirdLife International, 2000, 2004; Ion, 2006). A közép-európai populáció fő csökkenési okai a csatorna és öntözőrendszerek kiépítésére, a telelőterületek és a vonulás során használt pihenő és táplálkozó területek nagymértékű megváltozására, kiszáradására vezethető vissza (Hagemeijer és Blair, 1997; Ion, 2006). Graveland (1998) adatai szerint az elmúlt évtizedekben a nádasok csökkenésének következtében a költő madarak száma szintén csökkent. Az elmúlt évtizedek kutatási eredményei felhívják arra a figyelmet, hogy a nádirigók költő állományait elsősorban nem csak az afrikai telelőterületeken hulló csapadék mennyiségének csökkenése veszélyezteti, hanem a költőterületek átalakulása, illetve azok megszűnése. A faj elsősorban a vizes területeket kedveli, előnyben részesíti a nádasos területeket, ezek közül is azokat, amelyek sekély vízben állnak (Huntley és mts., 2007).



2. ábra: Fém- és színesgyűrűvel jelölt nádirigó Babatpusztán. (saját fénykép)

A nádirigó viszonylag nagyméretű nádi énekes faj, ezért a 4-5 fiókás fészkek megtartásához öreg nádszálak is szükségesek, így legalább két éves növényzet szükséges ahhoz, hogy fészket tudjon építeni (Csörgő, 1995). A fiókanevelés során a táplálék nagy részét a territóriumában, illetve annak közvetlen közelében szerzik be a költőpárok (Bensch és mts., 2001). A legideálisabb költőhelyeken a fészkek száma elérheti akár a 18 fészkek/ha sűrűséget is (Hagemeijer és Blair, 1997). A fészket a tojó építi a nyílt víz közvetlen közelében, általában a nyílt víztől számított 2 méteres távolságban. A fészkek építése során gyakran felhasználhatja az előző évi fészkekmaradványt, valamint friss zöld gyékényt (Haraszthy, 2000). Az első fészkekaja általában 4-6 tojásból, az esetleges második költés esetében 4 tojásból áll, a tojásrakást követően két hét kotlás után kelnek ki a fiókák (Hasselquist és Bensch, 1991). A fészket 11-12 napos korukban hagyják el, ám néhány napig még annak közelében tartózkodnak, és ott táplálkoznak. A nádirigó gyakori kakukk gazda, a fészekparazitizmus Barabás és munkatársai (2004), valamint Moskát és munkatársai (2008) eredményei szerint esetenként elérheti akár a 41-68%-ot is.

Valódi hosszú távú vonuló faj, a vonulási barrieréket átrepülve É-D-i irányt követve széles fronton vonul (Mátrai és mts., 2007). Telelőterülete lefedi szinte egész Afrikát. A Szaharától délre egészen Dél-Afrikáig elterülő nedves élőhelyeken mindenhol telelhet, csak a legdélebbi területekről hiányzik (Csörgő és Gyurácz., 2009). A telelőterületen is tarthat territóriumot (Cramp és Duncan, 1992), De Roo és Deheegher (1969), valamint Brosset (1971) adatai szerint hűségees lehet telelőterületéhez is. Az öreg madarak korábban indulnak a telelőterületre és korábban is érkeznek onnan vissza a fiatalokhoz képest. A tavaszi vonulás során a korán érkező madarak már április elején elérhetik a legdélebbi európai költőterületeket, azonban vonulása egészen május végéig elhúzódhat (Cramp és Duncan, 1992).

2.2. A nádirigó költésével kapcsolatos eddigi eredmények

Mivel a nádirigó Európában általánosan elterjedt nádi énekesmadár faj, melynek köszönhetően a költési sajátosságairól nagy számban találhatunk adatokat. A faj elsősorban a nyílt vízzel tarkított öreg nádasokat kedveli, de ugyanúgy úgy előfordul a vízfolyások part menti nádas szegélyzónájában (Cramp és Duncan, 1992; Ion, 2006). A faj költését, párba állási stratégiáit, azok sikerességét és a kirepülő fiókák számát befolyásoló tényezők ismerete elengedhetetlen mind a faj, mind pedig élőhelyének védelme szempontjából.

Batáry és Báldi (2005) hazánkban a Velencei-tó nádasában végzett a nádirigó költési sajátosságaival kapcsolatos kutatásokat. Az általuk megvizsgált fészkeket átlagosan a vízfelszíntől $69,88 \pm 1,82$ centiméteres magasságban építették, melyet átlagosan 3 új- és 5 öreg nádszál közé

fontak a költő madarak. Összesen 25 nádírigó fészek esetében vizsgálták a költési sikerességet, mely során megállapították, hogy a fészkek 52%-át ragadozók pusztították el. Mindössze 11 fészek esetében (44%) figyeltek meg sikeres költést. Vizsgálataik egyik fontos eredménye volt, hogy a korábban érkező madarak esetében nagyobb költési sikerességet lehetett megfigyelni.

Graveland (1998) vizsgálta a nádírigó és a cserregő nádiposzáta területválasztási sajátosságait különböző ökológiai paraméterekkel rendelkező hollandiai nádasokban, mely esetében hasonló eredményeket kapott, mint Batáry és Báldi (2005). A nádírigó szívesebben választotta a magas és nagy sűrűségű nádasokat, és fészket a parttól jóval távolabb, a nyíltvízhez közelebb építette, mint a cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*). Prokešová és Kocian (2004) Nyugat-Szlovákia három nádasában vizsgálta a nádírigó és a cserregő nádiposzáta nádason belüli területválasztását. Megállapították, hogy a nádírigók olyan keskeny nádszegélyekben építették fészkeiket a nyílt vízhez közel, ahol a nád a legmagasabb volt (átlagosan $3,29 \pm 0,551$ méter). A három különböző jellemzőkkel bíró nádas lehetőséget biztosított arra a vizsgálatra, hogy mennyire ragaszkodik a két faj a hasonló élőhelyi adottságokkal rendelkező nádasokhoz. Eredményeikkel azt bizonyították, hogy míg a cserregő nádiposzáta sokkal rugalmasabb a fészkelő hely kiválasztása során, addig a nádírigó inkább ragaszkodott az ugyanolyan ökológiai paraméterekkel rendelkező nádtípusokhoz. Bensch és munkatársai (2001) szerint a legvonzóbb territóriumok az olyan komplex nádasokban fordulnak elő, melyekben a nád szélének felülete és a nádas teljes felületének az aránya a legmagasabb. Bensch és munkatársai (1998) szerint az általuk vizsgált svédországi nádasban a területhez hűséges- és az immigráns hímek tavaszi érkezési ideje, élettartama és territóriumának minősége között nem lehetett különbséget kimutatni, mégis a tojók szívesebben álltak párba a területhez hűséges hím nádírigókkal. A vizsgálati területen kirepült, majd költetni visszatérő tojók és az immigráns tojók között sem a tavaszi érkezési idejében, sem a költés sikerességében (élettartam alatt felnevelt fiókák száma) nem lehetett különbséget megállapítani.

Hasselquist (1995) svédországi kutatásai során a sikeresen- és a sikertelenül költő madarak következő évi visszatérésének valószínűsége hasonló volt mindkét ivar esetében. A vizsgálati időszak alatt a madarak életük során sikeresen felnevelt fiókáinak száma esetében megfigyelte, hogy a főkák 51%-át 11 hím (hím madarak 17%-a) nevelte fel, míg a territóriumot tartó madarak 16%-a egyetlen fiókát sem nevelt fel (sikertelen költés). Az élettartam alatt felnevelt fiókák számában nem talált különbséget a helyi és az immigráns madarak között sem a költő hímek, sem pedig a költő tojók esetében. Hasselquist (1995) ezen eredménye azt bizonyítja, hogy az immigráns madarak ebben az esetben jól alkalmazkodtak a számukra ismeretlen terület adottságaihoz. A szerző felhívja azonban a figyelmet arra, hogy a vizsgált költő populáció körül kevés olyan nádas volt, mely alkalmas lehet a nádírigók költésére. Így ebben az esetben a sikertelenül költő madaraknak is

inkább megéri a költőterülethez hűségese lenni, hisz kevés a potenciális egyéb költőhely, ahol próbálkozhatnának a költéssel.

Hasselquist (1998) szintén svédországi vizsgálatában a hím nádirigók költési sikerességét vizsgálta 5 éven keresztül. Megfigyelte, hogy a hímek érkezési ideje alapvetően befolyásolta a költés sikerességét: párzási sikeresség, valamint kirepült fiókák száma. A hímek érkezési ideje és a territórium minősége között összefüggést mutatott ki, a korábban érkező hím nádirigók igyekeztek a legjobb költési territóriumokat elfoglalni, annak sikeressége esetében pedig növekedett a párzási sikeressége.

A nádirigók esetében a sikertelen költést sok esetben a kakukk (*Cuculus canorus*) általi fészekparazitizmus okozhatja. Körültekintően kell értelmezni azonban a kakukk okozta sikertelen költés jelenségének értelmezését, hiszen ha a költő párok nem ismerik fel az idegen tojást a fészkekben, melynek eredményeként csak a kakukk fióka fog sikeresen kirepülni (3. ábra), akkor ez a költő nádirigók szempontjából nem feltétlenül tekinthető sikertelen költésnek, mivel fióka kirepült a fészkekből, csak a párok azt nem ismerték fel, hogy nem saját utódot neveltek fel. A tojó kakukkok az esetek 86%-ában biztosan kidobnak legalább egy tojást a nádirigó fészkekből (Moskát és Honza, 2002), ám a nádirigók esetenként felismerhetik az idegen tojásokat fészkeikben. Általában nagyobb eséllyel azokat a tojásokat ismerik fel a párok, melyek leginkább eltérnek saját tojásuk mintázatától (Moskát és Honza, 2002; Moskát és mts., 2009). Moskát és munkatársai (2009) magyarországi vizsgálatai szerint a nádirigók többszöri parazitizmusának (több kakukktojás ugyanabban a fészkekben) aránya esetenként rendkívül magas lehet. Az egyszeresen- és a többszörösen parazitált fészkeket megvizsgálva megállapították, hogy nagyobb arányban utasította el a nádirigó az egyszeresen parazitált fészkeket, míg nem volt különbség az elutasítás valószínűségében a két-, illetve három kakukktojást tartalmazó fészkek esetében. A kikelést követően a fiókák között beindul a helyért folyó versengés is, mely során a nádirigó fiókái ugyanúgy kieshetnek a fészkekből.



3. ábra: Nádirigó fészekben nevelkedő kakukk (*Cuculus canorus*) fióka (saját fénykép, készült Babatpusztán 2010-ben)

Moskát és Hauber (2010) kísérletes vizsgálataik során megállapították, hogy a fészkek 92%-a esetében biztosan kiestek fiókák a fészkekből (vagy a gazda, vagy a kakukk fiókája). A kiesett fiókákat megvizsgálva azonban különbséget lehetett megfigyelni a gazda (nádirigó) és a kakukk fióka kiesésének valószínűségében.

Mindezek mellett Geltsch és munkatársai (2012) kimutatták, hogy kakukk által parazitált nádirigó fészkekben gyorsabban fejlődtek a kakukk fiókák abban az esetben, ha mellette sem másik kakukk fióka, sem pedig nádirigó fiókák nem nevelkedtek. Azokban a nádirigó fészkekben, melyekben a kakukk mellett nádirigó fióka is nevelkedett (kevert fészkek), a kikelést követő nyolcadik napon szignifikáns különbséget lehetett megfigyelni az egyedül nevelkedő- és a kevert fészkekben nevelkedő kakukk fióka testtömege között. A kakukk fiókák testtömege a nádirigó fiókák kirepülését követően növekedni kezdett, majd 20 napos korában a két különböző fészkekben nevelkedett kakukk fiókák testtömege között már nem lehetett különbséget megfigyelni.

A nádirigó Catchpole (1983) szerint a nádirigó döntően poligám, de lehet monogám is. A poligámia olykor megközelítheti a 40%-ot is, és nagyobb mértékben figyelhető meg területhű madarak esetében (Bensch és Hasselquist, 1991; Hasselquist és Bensch, 1991; Bensch 1996). A

poligámia és a monogámia mellett természetesen vannak pár nélkül maradt hímek, melyek aránya a 20%-ot is megközelítheti (Bensch, 1996; Hasselquist, 1998; Westerdahl és mts., 2000). A poliginianak, amikor egy hím több tojóval is párosodik (nádirigó esetében 1-3 tojó), a tojók szempontjából megvan a maga költsége, hiszen nádirigó esetében a poligin hímek az elsődleges, szociális párjukat nagyobb mértékben segítik a fiókanevelés során. Bensch és Hasselquist (1994) az 1984-1991 közötti években egy olyan svédországi populációban vizsgálta a poligin hím nádirigók költési sikerességét, melyben Hedenström és munkatársai (1993) igen magas, 40%-os poliginia arányt figyeltek meg. Az általuk vizsgált költő populációban a fészkek megsemmisülését követően a madarak 70%-a újabb fészket épített és az esetek nagyobb részében ugyanazzal a hímmel párosodott. Azon költő hímek esetében, melyek több tojóval is párba álltak, a hím azt a tojót részesítette előnyben és segítette, melyeknél elsőként keltek ki a fiókák. A fiókák kiképzése és kirepülése közötti időszakban a fészkek pusztulásának aránya az elsődleges tojó fészkében volt a legalacsonyabb, ennél magasabb arányban fordult elő a monogám párok fészkében, a legmagasabb pusztulási arányt pedig a másodlagos tojók fészkében jegyezték fel.

A hím fiókák akár 5%-kal is nagyobb testtömeggel rendelkezhetnek 9 napos korukban, aminek az a következménye, hogy a felnevelésükhöz a szülőknek több élelmet kell biztosítaniuk. Bensch és Hasselquist (1994) megfigyelték, hogy a poligin hím nádirigók esetében az elsődleges tojó fészkéből nagyobb arányban repülnek ki hím fiókák, melynek oka feltételezhetően a hímek nagyobb arányú segítségnyújtása az elsődleges tojó fészkénél. Ezt a jelenséget Westerdahl és munkatársai (2000) is megfigyelték, hiszen az elsődleges (szociális)- és másodlagos tojó fiókáinak etetési aránya között szignifikáns különbség mutatkozott, a hím nagyobb arányban segítette a szociális párját.

A költő hímek az érkezésüket követő 1-3 napban megkezdik éneküket. Ezzel igyekeznek territóriumukba csábítani a tojókat. A hímek énekhangjának alapvetően két típusa van, a hosszú (3-20 másodperc) énekhanggal igyekeznek a tojókat magukhoz csábítani; majd a rövid énekhangjukat (1-3 másodperc) a párzásra képes tojók védelme érdekében hallatják (Catchpole, 1983; Hasselquist és Bensch, 1991). A rövid énekű hímek 79,4%-a esetében a tojó a hímtől 10 méteres távolságban tartózkodnak. Rádió jeladó segítségével azt is megfigyelték, hogy amikor a hím rövid énekhangot hallat, akkor a tojó és fészkük közelében tartózkodott, ám amikor a hosszú énekét énekelte, átlagosan a fészektől 76 méteres távolságban, szinte mindig ugyanott énekelt (Catchpole, 1983). A betolakodó hímek mindig halkán a fészkek közelében tartózkodtak, általában a párok párzása és a tojásrakás közötti időszakban az esetek nagy részében akkor, amikor a hím a fészektől eltávolodva a hosszú énekét énekelte. A betolakodó hímek 92%-a a vizsgálati területen tartott territóriumot, valamint azok 50%-a már párba is állt legalább egy tojóval. Hasselquist és munkatársai (1996) szerint, ha egy tojó több hímmel is párosodott, akkor az esetek nagy részében az a szomszéd hím

volt. Becsléseik szerint az 1987-1993 között kirepült fiókák 3%-a nem a tojó szociális hímjétől, hanem a szociális hím territóriumának közelében éneklő hímtől származott.

Bensch (1996) vizsgálatai során megfigyelte, hogy az elsődleges- és a másodlagos tojók közel hasonló fitnesszel rendelkeztek, hiszen a költés sikerességének paraméterei közül (tojások száma, kikelés-, kirepülés sikeressége, a szaporodóképes életkor elérésének aránya, fészkek túlélése, fiókák testtömege, etető tojók testtömege, a költő tojók éves túlélési aránya) egyedül a sikeresen kirepült fiókák számában talált enyhe különbséget. Úgy tűnik, hogy a másodlagos tojók fiókái a költés korai szakaszában pusztultak el. Abban az esetben, ha egy hím szociális párja (elsődleges tojó) költése tönkrement, a másodlagos tojó átveheti a szociális tojó státuszát. A tojók, melyek a már párral rendelkező hímeket választották, 26%-a került át másodlagos tojó státusból a hím szociális párjává. Azok a tojók, amelyek már párral rendelkező hímeket választanak a még szabad hímekkel ellentétben, ezen döntésükkel azt remélik kiaknázni, hogy a már párral rendelkező rátermettebb hím territóriumában több táplálék van, a hím jobban védi territóriumát, mellyel így nagyobb előnyre tehet szert, mint ha kevésbé rátermett, párral még nem rendelkező hímeket választana.

A nádírigók hosszú énekhangja kétféle szótagból áll: „csörgés” (42%) és „sípolás” (58%) (Węgrzyn és mts., 2010; Węgrzyn és Leniowski, 2010). A hímek hangos és hosszú énekhangja minőségi jellemzőként szolgálhat a tojók számára. Węgrzyn és munkatársai (2010) 10 lengyelországi halastóban költő nádírigók énekhangját vizsgálták 2002 és 2005 közötti időszakban. Az emigráns és kevésbé sokrétű énekhangú hím madarak nagyobb részt öregebbek voltak, mint számos sokrétű énekhanggal rendelkező költőterületéhez hűséges fiatalabb madár, melyek alapján felismerhették a tojók a területhű hímeket, és inkább választották a területhez hűséges hím madarakat párjuknak. Vizsgálataik során megfigyelték, hogy a visszatérő hím nádírigók énekhangja évről évre fejlődött (Węgrzyn és Leniowski, 2010). A szótagok cseréje és tanulása nagyobb mértékben a szomszédok között történt, mely valószínűleg szerepet játszhat a helyi dialektus kialakításában (Węgrzyn és Leniowski, 2010).

2.3. A nádírigó területhűségével kapcsolatos eddigi eredmények

Egy adott élőhely minőségi értékelésének egyik módja lehet, ha az ott élő állatok területhűségét megvizsgáljuk. A vonuló életmódot folytató állatoknál területhűséget figyelhetünk meg olyan, az életükhöz nélkülözhetetlen helyeken, mint a szaporodó helyek, a gyülekezőhelyek, vedlő területek, a vándorlásához nélkülözhetetlen pihenő- és táplálkozó helyek, valamint a telelőterületek. A területhűség mértéke eltérhet fajok, ivarok és korcsoportok tekintetében is. Az emlősöknél általában a hímek távolodnak el területről, de a madarak esetében ez fordítva igaz, ugyanis itt a fajok többségénél a tojók keresnek új szaporodási területet (Feldhamer és mts., 2007).

Az előző fejezetben láthattuk, hogy a nádirigó költése és annak sikeressége egy olyan rendkívül komplex folyamat, melyet alapvetően a legjobb minőségű költőhelyekért folytatott versengés befolyásol. Kutatásunk egyik alapvető célja a faj területhűségének (születési- és költőterülethez való hűség) megismerése volt, mely ugyanennek a versengésnek csak egy kis részlete, ám annál nagyobb hatása lehet mind egyedi, mind pedig populációs szinten.

A madarak esetében a költeni visszatérő madár kora alapján mindenképpen szükségszerű különbséget tenni területhűségük tekintetében. Költőterülethez való hűségről akkor beszélhetünk, ha egy öreg korú madár az egymást követő években ugyanarra a területre tér vissza újból költeni. A költőterülethez való hűség az ivarok esetében azonban számos madárfaj esetében különböző is lehet (Bensch és Hasselquist, 1991).

A madarak születési helyhez való hűségéről akkor beszélünk, ha egy fiatal korú madár a kikelést követő évben a születési helyére tér vissza és itt kezdi meg költését. Az énekesmadarak nagy részénél a juvenilis egyedeknek kisebb a területhűségük, mint az öregeknek. A legtöbb adult énekesmadár esetében, ezen belül is főleg a hímeknél, azonban erős költőterülethez való hűség figyelhető meg (Greenwood és Harvey, 1982). A költési területhűség vizsgálatokor megfigyelték, hogy a korról a területhűség mértéke is egyre nőhet. Ez annak lehet a következménye, hogy egyre hűségesebbek a madarak egy élőhelyhez, egy társhoz vagy mindkettőhöz, hiszen a területhez (születési-, költési-, vonulási- és pihenő helyekhez) hűséges madarak ismerik a területek adottságait, a táplálékforrásokat és a búvóhelyeket (Greenwood és Harvey, 1982). A költési területhűséget sok esetben a madár előző évi költésének a sikeressége határozza meg, melyet alapvetően az alábbi tényezők befolyásolhatják: táplálékforrások, predációs nyomás, valamint a vetélytársak jelenléte. Számos állatfaj, így a madarak esetében is bizonyos szituációkban az adott élőhelyről való elkóborlást, más szóval diszperzió figyelhető meg. A már ismert élőhelyek elhagyása azonban egy rendkívül kockázatos döntés, hiszen kevésbé ismertek az új élőhelyen a táplálékforrások és a búvóhelyek. Az állatok élőhely választása azonban nem egy megfontolt, minden környezeti tényezőt figyelembe vevő döntés, hanem ez leggyakrabban egy automatikus reakció a környezeti szempontok bizonyos kulcsfontosságú elemére nézve. Számos tényező közül akár egy is megakadályozhat egy fajt abban, hogy elfoglaljon egy élőhelyet (Feldhamer és mts., 2007).

Mind a területhűség, mind pedig a diszperzió (emigráció és immigráció) hatással lehet az egyes populációkban az egyedszámok alakulására, a populációk genetikai összetételére (Noordwijk és Scharloo, 1981), befolyásolhatja a faj elterjedési területének alakulását, és az újabb élőhelyek kolonizációját. Paradis és munkatársai (1998) az Egyesült Királyságban 75 szárazföldi madárfaj esetében vizsgálták a fiatal madarak születési helyétől- és az öreg madarak előző évi költőterületétől mért diszperziós távolságot. Mind a születési helytől, mind a költőterülettől mért diszperziós távolság alacsonyabb volt a legelterjedtebb madárfajok esetében. A diszperzió távolságára nem volt

hatással a madarak testtömegre vetített szárnyhosszúsága, csüd hosszúsága, valamint a csőr hosszúsága. Eredményeik szintén bizonyítják azt a korábbi feltételezést, hogy a vonuló fajok átlagosan nagyobb távolságra diszpergálnak, mint a rezidens fajok.

A nádírigó területhűségével kapcsolatosan számos kutatás készült már korábban, melyek eredményei időnként ellentmondanak egymásnak. Az eredmények összehasonlítását nehezítheti az a tény, hogy olykor az egyes kutatások különböző módszereket alkalmaznak a területhűség mértékének becslésére. Az eredmények értékelésekor azonban azt a tényt is figyelembe kell venni, hogy az egyes költőterületek más-más ökológiai tulajdonságokkal rendelkezhetnek, így a költő madarak eltérő mértékben lehetnek hűségesek a különböző ökológiai paraméterekkel rendelkező területekhez. A területhűség becslésekor két módszer használatáról találhatunk példákat a korábbi irodalomban, melyek alapvetően a kiindulási alapadatok tekintetében különböznek (Mátrai és mts., 2012a).

Az első módszer esetében kiindulási adatként csak a ténylegesen megfogott és vissza is fogott madarak adatait használjuk fel. Nem számol a módszer az időegység alatt (vizsgálat időtartama) összesen meggyűrűzött madarak egyedszámával (teljes egyedszám). A területhűség mértékének becslésekor értelemszerűen alapadatként olyan madarak fogás-visszafogás adatai szerepelnek, melyeket kétszer ténylegesen vissza is fogtak: első megfogáskor, majd a következő évben visszafogták. A visszafogás történhetett ugyanazon költőterületen, vagy attól kisebb-nagyobb távolságra. Ha a madarat a gyűrűzést követő évben ugyanazon költőhelyen fogták meg, akkor a területhez hűségesnek kell tekintenünk (első fogáskor fiatalok: születési területhűség; első fogáskor öregek: költőterület hűség). Cramp és Duncen (1992) szerint magas területhűségi arányt mutatható ki a nádírigó esetében, a madarak többsége igyekezett visszatérni ugyanarra a területre költetni. Munkájuk során egy olyan érdekes tényre is felhívják figyelmünket, hogy a madarak territóriumot nem csak a költőterületen, hanem a telelőterületen is tarthatnak, valamint feltételezésük szerint a telelő madarak a telelőterületükhöz is hűségesek lehetnek. Mint korábban láthattuk, számos madárfaj esetében a hímek és a tojók eltérő mértékben ragaszkodhatnak előző évi költőterületükhöz. Fischer és Haupt (1994), valamint Procházka és Reif (2000) munkájuk során hosszú távú madárgyűrűzési programok eredményei alapján becsülték a területhűség mértékét nádírigó esetében ivarok és korcsoportok tekintetében. Vizsgálati módszer tekintetében a korábban említett első módszert használták, így fogás-visszafogási adatok alapján végezték becslésüket. Fischer és Haupt (1994) az öreg madarak esetében magas, 95%-os területhűségi arányt mutattak ki, tehát a visszafogott madarak 95%-a visszatért korábbi költőterületére. A fiatal madarak esetében azonban alacsonyabb születési területhez való hűségi arányt találtak (62%). Az öreg madarak esetében a két ivar közötti különbségek tesztelésére sajnálatosan nem volt lehetőségük. Procházka és Reif (2000) az öreg madarak esetében hasonló eredményt figyeltek meg, ugyanis az öreg

madarak 82,4%-a visszatért előző évi költőterületére. Hansson és munkatársai (2002) megfigyelték az általuk vizsgált svéd populációban, hogy a költőterülethez való hűség (92%) magasabb volt a születési területhűséghez (69,2%) képest.

A második módszer esetében kiindulási adatként a kutatók figyelembe veszik az összesen meggyűrűzött madarak egyedszámát, majd vizsgálják ezek következő években történt visszafogásainak helyét, idejét és a visszafogások arányát. Amennyiben a visszafogás ugyanazon területen történt, a madarat területhűnek, ha máshol történt, akkor pedig diszpergáló egyednek tekintik. Mindkét módszer esetében nehézséget okoz, hogy a madarak-, főleg hosszú távú vonuló madarak esetében a mortalitási ráta becslése nehéz, és annak mértéke fajonként, vonulási stratégiánként is különbözhet. Hasselquist (1995) az 1985-1993 közötti időszakban, egy svédországi populációban (Kvismaren-tó) a költő madarak és a kirepült fiókák közel 95%-át meggyűrűzte. A vizsgálati időszak alatt a költő hímek közel 55%-a, valamint a költő tojók közel 51%-a visszatért költeni a következő évben, ami egy rendkívül magas visszatérési (visszafogási) aránynak tekinthető. A meggyűrűzött fiatal madarak 14%-a a következő évben szintén visszatért a születési helyére költeni. Mivel a költő madarak közel fele minden évben immigráns madár, így lehetősége nyílt a költőterülethez hűséges és immigráns madarak költési sikerességének összehasonlítására, mely során nem talált különbséget a területhűség és az immigráns madarak költési sikeressége között. Bensch és munkatársai (1998) ugyanebben a svédországi költő populációban 1985 és 1993 között a vizsgálati területen kirepült 116 hím madarak 47,4%-a visszatért a vizsgálati területre költeni. Ugyanezt a területen kirepült, majd költeni visszatérő tojó madarak 44,5%-nál lehetett megfigyelni. Hasonló eredményeket kaptak Hansson és munkatársai (2003a) szintén svédországi kutatásaik során, ahol is a vizsgálati területen kirepült és meggyűrűzött, majd költeni visszatérő hím nádírigók (gyűrűzöttek 18%-a) 39,6%-a a születési területére tért vissza költeni, a hímek 60,4%-a diszpergált és máshol költött. A területhez hűséges párok fiókái nagyobb eséllyel tértek vissza a születési helyükre költeni, mint azok a fiókák, melyek esetében mindkét szülő madár immigráns volt. Hansson és munkatársai (2001) svédországi kutatásában a hím és tojó nádírigók között azonban nem talált különbséget a költőterülethez való területhűség tekintetében, ami ellentmond Greenwood (1980) elméletének, miszerint a tojók nagyobb eséllyel hagyhatnak el egy költőterületet, mint a hím madarak.

Węgrzyn és munkatársai (2010) Lengyelországban elsősorban a területhű nádírigók énekhangját vizsgálták. A 2002-2005 közötti időszakban meggyűrűztek 191 fiókát, melyeknek mindössze 1%-a tért vissza költeni születési területére. A meggyűrűzött 53 öreg hím madár közül 30-at (65% költőterülethez való hűség) vissza is fogtak a következő években, 23 (35%) madár pedig „újonc” egyed volt, más költőterületről érkezett. A vizsgálati területhez legközelebb fekvő költőterület egyébiránt 35 kilométerre volt.

Boschieter és munkatársai (2010) Hollandiában vizsgálták a madarak területhűségét, valamint a rövidtávú költési diszperzió mértékét. Az általuk meggyűrűzött madarak 15%-át legalább egyszer visszafogták a következő években. Az öreg madarak 65%-a az előző évi territóriumának közelében igyekezett újból territóriumot foglalni, az átlagos távolság közöttük 580 méter volt. A maradék 35%-a pedig átlagosan 10,3 kilométeres távolságban került újra kézbe. A fiatal madarak 39%-a random választott territóriumot, 61%-uk pedig átlagosan 3,1 kilométerre diszpergált. A diszperzióknak genetikai és reprodukciós költsége is lehet, hiszen az új, még ismeretlen terület nagy kockázati tényezőt jelent: van-e elegendő táplálék, predációs nyomás, kompetíció. Bensch és Hasselquist (1991), valamint Bensch és munkatársai (1998) kimutatták, hogy a költőterülethez hűséges madarak magasabb fitnessszel rendelkeznek.

Bensch és Hasselquist (1991) svédországi vizsgálataik során 1984-1990 között a költő madarak közel 100%-át meggyűrűzték, és mindkét korábban említett módszer szerint vizsgálták adataikat. Kutatásukban megfigyelték, hogy az éves visszatérési arány 34-93% között változhat, valamint a madarak 56%-át több mint két éven keresztül visszafogták. A visszatérő madarak 80%-a igyekezett ugyanabba a nádasba visszatérni és költeni. A fiatal madarak esetében csak a madarak 9,2%-a tért vissza a vizsgálati területre, melyek 70%-a ugyanabba a nádasba tért vissza költeni, ahol született. A sikeres költéssel rendelkező madarak szívesebben tértek vissza ugyanabba a nádasba, ahol korábban költöttek, ám ezt a különbséget csak a költő hímek esetében lehetett kimutatni. A tojó madarak 18%-a, a hímek 6%-a az előző évi territóriumához is hűséges volt („site fidelity”). Ugyanezt megvizsgálták csak a költőhelyéhez hűséges („marsh fidelity”) madarak esetében, mely alapján elmondható, hogy a tojók 23%-a, valamint a hímek 8%-a hűséges volt előző évi territóriumához is. Azok a madarak, melyek az előző évi költőterületükön belül elhagyták territóriumukat a következő évben, átlagosan 205-342 méteres távolságban foglaltak ismételt költési territóriumot.

A hazai költő nádírigó populációk esetében szintén történtek már hasonló területhűségi vizsgálatok. Vadász és munkatársai (2008) a Kolon-tavon történt vizsgálataiban azt az eredményt kapták, hogy a visszafogott hím és tojó nádírigók területhűség tekintetében különbözhetnek. A hímek jobban ragaszkodtak korábbi költőhelyükhöz, mint a tojók. Szintén vizsgálták korcsoportok tekintetében is a területhűséget (születési- és költőterülethez való hűség), mely esetében megállapították, hogy a fiatal korban gyűrűzött madarak kisebb arányban tértek vissza születési helyükre költeni. Moskát és munkatársai (2008) Apajpusztán 284 nádírigó fiókát és 30 öreg madarat gyűrűzték meg színesgyűrűvel, melyből mindössze 3 fiókát (1%) és 2 öreg egyedet (6,6%) fogtak vissza a következő években. Ezen kívül még egy öreg, általuk meggyűrűzött nádírigót figyeltek meg a 10 kilométeres körzetben.

2.4. A nádirigó vonulásával és telelőterületeivel kapcsolatos információk

A nádirigó egy hosszú távú vonuló faj, ősszel minden populációja elhagyja költő területét. Telelőterületei a Szaharától délre fekszenek, egyes populációk azonban egészen Dél-Afrikáig elmehetnek. Az őszi vonulás késő júliusban, kora augusztusban kezdődik, mely egészen október végéig, november elejéig elhúzódhat (Cramp és Duncan, 1992).

Az európai populációk viszonylag széles fronton vonulnak, nyugaton a Gibraltáron átkelve érik el Afrikát, keleten valószínűleg a Földközi-tenger megkerülésével érik el Egyiptom északi vidékeit, valamint számos feljegyzés és visszafogási adat bizonyítja, hogy a Földközi-tengeren átkelve is elérheti Észak- Afrikát (Cramp és Duncan, 1992; Isenmann és mts., 2005; Csörgő és Gyurác, 2009; Schlenker, 1986). Johannes és munkatársai (2008) feljegyzései szerint az északi populációk augusztusban hagyják el költőterületüket, majd szeptember és december között megszakítják vonulásukat és Nyugat-Afrikában Elefántcsontpart környékén átvedlenek.

A nádirigó Északnyugat-Afrikában előfordulhat költő fajként, az itt költő madarak a nyugati irányt követve szintén délebbre vonulnak télen (Cramp és Duncan, 1992; Isenmann és mts., 2005). A tunéziai költőterületeken végzett vizsgálatok szerint az északi vonuló madarak augusztus közepétől jelennek meg folyamatosan az országban (Isenmann és mts., 2005). Isenmann és munkatársai (2010) megfigyelései szerint Mauritániába szeptember-októberben érkeznek meg a vonuló madarak. Feljegyzései szerint 2003. szeptember 16-án visszafogtak ugyanott Mauritániában egy 2001. július 27-én meggyűrűzött nádirigót.

Johannes és munkatársai (2008) a Svédországban meggyűrűzött nádirigók közül kettőt visszafogtak Nyugat-Afrikában, egyet pedig Elefántcsontparton novemberben. A visszafogások alapján úgy tűnik, hogy a svédországi populációk Nyugat-Afrika trópusi vidékein telelhetnek. Feltételezhetően az északi vonuló populációk madarai megszakíthatják vonulásukat szeptember és december között, mely ezen idő alatt átvedlenek. Hedenström (1993) Ghánában szintén megfigyelte a vonuló nádirigók szeptember és december hónapok közötti vedlését, melyet követően egészen márciusig megfigyelt telelő madarakat a vizsgálati területein. Jehl (1974) a Közép-Afrikai Köztársaságban Bengui mellett a Nílus menti kis cserjésekben 5 nádirigót fogott december 29. és március 2. közötti időszakban. De Roo és Deheegher (1969) megfigyelései szerint a nádirigó a dél-kongói szavanna vidékét december 1. előtt nem éri el. Az általuk meggyűrűzött nádirigók hűségesnek bizonyultak telelőterületükhöz, az első érkező madarak szinte azonnal territóriumot foglaltak, majd a decemberben meggyűrűzött madarak nagy részét több alkalommal is visszafogták a január-március közötti hónapokban, valamint a következő években, melyek a területhez való hűséget, valamint a téli territórium tartást is bizonyítják.

Kralj és munkatársai (2007) az Adriai-tenger partvidékén végzett munkájuk során újabb bizonyítékokkal szolgáltak a nádiringó széles fronton történő vonulásával kapcsolatban. A fogás és visszafogási adatok alapján megállapították, hogy a kelet-adriai partvidéken átvonuló madarak nagy része az Európa közép és keleti vidékeinek költő nádiringó populációiból származtak. Ezt a hazai nádiringó gyűrűzési és visszafogási adatok szintén alátámaszthatják, hiszen számos megkerülésünk van Marokkó, Tunézia, Málta, Albánia és Nyugat-Görögország vidékeiről (Csörgő és Gyurác., 2009). Gyurác és munkatársai (2004) Sumonyban végzett vizsgálataik során megfigyelték, hogy évente a madarak közel fele (kumulatív vonulási görbe medián dátuma) augusztus közepéig elhagyta, illetve átrepült a vizsgálati területen. Schlenker (1986) az 1970-es években az ausztriai Fertő-tó partján, július végén és augusztus elején meggyűrűzött nádiringókat október eleje és május eleje között Algériában, Tunéziában, Nigériában és Ghánában fogták vissza. A madarak feltételezhetően a Földközi-tengert átrepülve déli irányt követve érték el Afrika trópusi vidékeit. Sajnos kevés információval rendelkezünk arról, hogy a madarak a Földközi-tenger keleti felét mikor léphetik át pontosan. Cramp és Duncan (1992) megemlíti, hogy Egyiptomban csak a törzsalak jelenik meg vonulási időszakban, a *zarudnyi* alfaj feltételezhetően Arábián keresztül vonul. Számos nádiringó visszafogási adat származik Görögországból, Törökországból; megfigyelések Jordániából, Egyiptomból, melyek bizonyíthatják a „keleti vonulási útvonal” jelentőségét (Cramp és Duncan, 1992; Gyurác és mts. 2004; Kralj, 2007). A vonuló madarak augusztus közepétől folyamatosan érkeznek és vonulnak Afrika keleti fele irányába a Földközi-tengert megkerülve. Az Észak-Egyiptom és Kenya, Etiópia közötti területekről feljegyzéseket sajnos nem lehet találni a szakirodalmakban, így az itt átkelő madarak pontos vonulási útvonala napjainkban még ismeretlen.

A nádiringó elterjedési területének keleti felében költő populációk (Kazahsztán, Nyugat-Oroszország) augusztus közepén, szeptember elején hagyják el költőterületeiket, a Vörös-tengeren az augusztus közepe-szeptember vége közötti időszakban kelnek át, majd szeptember közepétől folyamatosan érkeznek meg Etiópiába (Cramp és Dunacan, 1992; Wassink és Oreel 2007). Szintén megjelenik a vonulás közben és nyáron Szomália, Kenya, Uganda, Tanzánia és Burundi nedvesebb vidékein (Pearson és Lack, 1992). A nádiringó egészen a dél-afrikai nedvesebb, náddal és gyékénnyel tarkított élőhelyeken megjelenhetnek a január-március közötti időszakban (Sinclair, 1997; Herremans, 1998; Tyler, 2000). Dowset és munkatársai (2008) vizsgálatai alapján Zambiában a nádiringó gyakori téli vendég, megfigyeléseik szerint a madarak a november 10-e és április 16-a közötti időszakban tartózkodnak Zambiában, ám a madarak tömegesen csak decemberben érkeznek meg, a teletől madarak között pedig a nádiringó mindkét alfajával lehet találkozni. Tyler (2004) 1996-2001 közötti időszakban Botswana különböző területein vizsgálta a kerti nádiposzták (*Acrocephalus baeticatus*) egyedszámát. A madarak gyűrűzése során számos palearktikus-afrikai

vonulót, köztük nádirigókat is megfogott több vizsgálati területen. Feljegyzései szerint a vonuló madarak a november-április közötti időszakban tartózkodtak a vizsgálati területeken.

A tavaszi vonulás a legdélebbi területeken már akár márciusban is megindulhat, a madarak nagyobb tömegben azonban április elejétől kelnek át a Földközi-tengeren és folyamatosan érkeznek vissza az európai költőterületekre. A nádirigó esetében, bár kevés visszafogási adattal rendelkezünk, még nem figyeltek meg hurokvonulást, így feltételezhetően ugyanazon a vonulási útvonalon érkeznek vissza tavasszal a madarak. Isenmann és munkatársai (2010), és Jehl (1974) például számos vonuló nádirigót fogtak meg mind az őszi, mind pedig a tavaszi vonulás során, ugyanazokon a vizsgálati területeken. A tavaszi vonulás során a nádirigók április-május közötti időszakban érik el Mauritániát, a késői érkezők azonban esetenként még június elején is a területen tartózkodhatnak (Isenmann és mts. 2010). Pearson és Lack (1992) kelet-afrikai vizsgálatai során megfigyelték, hogy a vonuló madarak nagy része március-április hónapokban arabiai sivatag átkelése előtt Etiópiában töltik fel zsírraktáruk nagy részét. A Malawiban megfogott madarak átlagos testtömege alapján úgy tűnik, hogy a madarak annyi zsírtartalékkal rendelkeztek, ami körülbelül 1000-1500 kilométeres út megtételére lehet elegendő.

Moldáviában tavasszal a madarak április végétől május elejéig folyamatosan érkeznek vissza a költőterületre, majd az ezt követő 5-10 napon belül elfoglalják territóriumukat és megkezdik a fészkek építését (Ion, 2006). Węgrzyn és munkatársai (2010) 10 lengyelországi halastavon végzett becsléseik szerint a tojók legnagyobb része a tavaszi vonulást követően május 7-10-e között érkezik vissza a vizsgálati területre, míg a hímek a tojókat néhány nappal megelőzve térnek vissza a költőterületre. Hasselquist és Bensch (1991) svédországi megfigyelései szerint a legkorábban érkező hímek május első hetében, a tojók pedig két héttel később érkeznek meg a svédországi költőterületeikre. Az öreg hím madarak medián érkezési dátuma május 18-a, az elsőéves madaraké május 26-a, míg a tojóké május 29-e volt (Bensch és Hasselquist, 1991). Azok a territóriumok, melyeket az egyik évben a madarak korán elfoglaltak, a következő évben ezen territóriumok közvetlen közelébe a madarak szintén korábban érkeztek vissza.

Hazánkba április elejétől egészen május közepéig folyamatosan érkeznek vissza a madarak (Csörgő és Gyurácz, 2009). A legkorábban öreg hím madarak érkeznek vissza, a tojók általában 1-2 hét különbséggel később érkeznek vissza, majd kiválasztják azt a már territóriumot tartó hímeket, melynek énekhangját leginkább vonzónak találja. A korai költő madarak már március első heteiben elkezdhetik fészkek építését, az utolsó tojások lerakását követően pedig kotlani kezd a tojó madár. A jelen munkánk szempontjából a mind tavaszi érkezési időknél, mind az őszi vonulás kezdetének, valamint a pihenőhelyeken és a telelőterületeken feljegyzett érkezési időknél alapvetően meghatározó szerepe van. A könnyebb érthetőség érdekében ezért a 4. ábrán foglalom össze azon

vonulási idővel kapcsolatos információkat, melyek az eredmények értékelése szempontjából fontosak lesznek.



4. ábra: A irodalmi feljegyzések alapján készített térkép, mely a vonulás kezdetének dátumait jelöli a költőterületeken (nagyobb, aláhúzott, dőlt betűvel), a telelő területeken pedig a legkorábbi érkezési időket és tartózkodási intervallumokat jelöli (kisebb betűvel).

2.5. A nádirigón és más madárfajokon végzett genetikai vizsgálatok fontosabb eredményei

Az elmúlt évtizedben különböző madárfajokon és populációikon végzett genetikai vizsgálatok során széles körben kezdték használni vagy a mitokondriális DNS-t (továbbiakban mtDNS), vagy a genomiális DNS-t (pl. mikroszatellita DNS), illetve több esetben a két genetikai markert egyidejűleg.

Az mtDNS (mtDNS) evolúciós rátája viszonylag nagy, magas polimorfizmus jellemzi, valamint maternálisan öröklődik. Ez egyben azt is jelenti, hogy nem rekombinálódik, mely relevánsá teszi a populációk leszármazási kapcsolatainak feltérképezésére. Az mtDNS génjei eltérő evolúciós rátákat mutatnak, aminek következtében széles időskálán képesek megfelelő felbontást nyújtani (Hillis et al., 1996). A leghosszabb nem kódoló szakasz az úgynevezett kontroll régió vagy D-loop, amely mintegy 1000-1600 bázispár terjedelmű.

A DNS-szintű variabilitás vizsgálatában a kódoló régiók szekvenenciaanalízise, valamint a mini- és mikroszatellit vizsgálatok játsza a legfontosabb szerepet (Pecsenye, 1996). A mini és mikroszatellit nem leokalizált repetitív szekvenciák, melyek rendkívül variabilisak. A mini- és mikroszatellit az alapvetően az alapszekvenca (mini: 10-15 bp; mikro: 2-3 bp) hosszában különböznek. A mikroszatellit evolúciós rátája gyors (10^{-2} - 10^{-5} , Megléc és mts., 1998), mely a populációk közötti variabilitási vizsgálatokban nagy előnyt jelent, ezért a hasonló vizsgálatokban széles körben alkalmazzák.

Bensch és Hasselquist (1999) számos európai költő populációban és egy kenyai pihenőhelyen megfogott madarak esetében vizsgálták az mtDNS kontroll régió II, D-loop szekvenciájának polimorfizmusát a nádirigó esetében. Kutatásukban kimutatták, hogy a nádirigó esetében két nagy haplotípus csoportot („A és B kládok”) lehet kimutatni, melyek megoszlása az egyes populációkban különbözhet. A nyugat-európai populációk esetében az úgynevezett A haplotípusok voltak jellemzőek, míg a dél-kelet-európai populációkra és a kenyai mintákra a B haplotípusok voltak tipikusak. A közép és kelet-európai populációk esetében a két haplotípus csoport keverten fordult elő. Hansson és munkatársai (2008) nyomán már azt is tudjuk, hogy a nádirigó két refúgiumból terjedt vissza Európába az utolsó eljegesedés időszakát követően. Az úgynevezett B klád (vizsgálatainkban a keleti haplotípus csoport elnevezést fogjuk használni) esetében ez a refúgium a Közel-Keleten volt. Az úgynevezett A klád (vizsgálatainkban a nyugati haplotípus csoport elnevezést fogjuk használni) refúgium pontos helyét nem lehetett pontosan meghatározni a haplotípusok széles elterjedése okán, annyit azonban tudunk, hogy az valahol Délnyugat-Európában lehetett. Érdekes azonban, hogy a nádirigó költőterületének legkeletebbi populációjában (Kazahsztán) csak az A haplotípusok voltak jellemzőek.

A mikroszatellita lokuszok gyakrabban fordulnak elő madarakban, mint emlősökben, így alkalmasak lehetnek a rokonsági kapcsolatok, valamint a különböző populációgenetikai kérdések felderítésére. Az evolúciós rátájuk is általában gyorsabb (10^{-2} - 10^{-5} , Meglécz és mts., 1998) az mtDNS-en mérthez képest. A nádírigó esetében Dawson és munkatársai (2010) kutatásukban nagyszámú mikroszatellita lokuszt teszteltek madarak, többek között a nádírigó esetében is. Moskát és munkatársai (2008) magyarországi kutatásukban vizsgálták különböző költő nádírigó populációk közötti génáramlás mértékét 9 polimorf mikroszatellita lokusz alapján. Vizsgálataik során nem találtak szignifikáns különbséget országokon belül a genetikai differenciálódás mértékében a három vizsgált hazai költő populáció, és a három svédországi költő populáció között. A páros F_{st} (fixációs index) összehasonlítások során szignifikáns különbséget találtak viszont az apaji és a kvismarentavi populációk ($F_{st}=0,038$), valamint a velencei-tavi és a kvismarentavi populációk ($F_{st}=0,022$) között. A két ország 3-3 populációjának összevonását követően szintén szignifikáns különbséget mutattak ki a genetikai differenciálódás mértékében az F_{st} értékek alapján ($F_{st}=0,016$).

Bensch és munkatársai (2000) 1983-tól folyamatosan vizsgálták a nádírigók költési sajátosságait, öröklésmenetét, vonulását egy svédországi populációban. Az 1985-1999 közötti időszakban a madarak gyűrűzése során 5 részlegesen albínó nádírigó is a kezükbe került. Az alacsony egyedszám egy populációban hozzájárulhat a genetikai variabilitás nagyobb mértékű elvesztéséhez, növeli a populációban a homozigócia mértékét (homozigóta egyedek arányát), mely növelheti az olyan recesszív allélok, így például a hibás színezet, gyakoriságát a populációban. Bensch és munkatársai (2000) a hibás- (részleges albínó) és a normál színezetű nádírigók élettartama, reprodukciós sikeressége és a heterozigócia mértékében (8 mikroszatellita lokusz) sem talált különbséget.

Korábban említettük, hogy a nádírigó az egykoron alfajnak hitt, ám ma már különálló fajként számon tartott közel rokon fajokkal esetenként hibridizálódhat. Mi sem bizonyítja ezt a tényt jobban, mint Hansson és munkatársainak (2012) azon genetikai vizsgálata, mellyel bizonyították, hogy a hosszúcsőrű nádírigó (*Acrocephalus stentoreus*) hibridizálódhat a nádírigóval. Vizsgálataik során 23 autoszomális lokuszt felhasználva a hibridizáció tényét bizonyították, azonban nem találtak arra utaló bizonyítékot, hogy előfordulhatna visszakereszteződés („backcrossing”). Ezen kívül Hansson és munkatársai (2004a) Belgiumban figyeltek meg egy olyan madarat, mely testméretét tekintve nagyobb volt a cserregő nádiposzátánál (*Acrocephalus scirpaceus*), ám kisebb a nádírigónál. A genetikai vizsgálatok során kiderült, hogy a madár W kromoszómával is rendelkezett, így a madár tojónak bizonyult. További két mikroszatellita marker vizsgálatával azt is bizonyították, hogy a madár szülei egy cserregő nádiposzáta és egy nádírigó voltak. A citokróm b egy szakaszát megvizsgálva az is kiderült, hogy a madár DNS-ének ezen szakasza majdnem teljesen megegyezett a nádírigó ugyanezen génszakaszának szekvenciájával (99%), valamint nagyobb mértékben különbözött a cserregő nádiposzátáétól (88%-os egyezés). A két faj kereszteződését

korábban Beier és munkatársai (1997) is megfigyelték. Az általuk megfogott hibrid madárnak gondolt madáron elvégzett genetikai vizsgálatok során megállapították, hogy a madár anyja volt egy nádírigó, apja pedig egy cserregő nádiposzáta volt. A hibrid madár egy másik érdekessége az énekhangjában rejlett, hiszen a két, fajra jellemző énekhang keverékét dalolta.

A nádírigó 1960-as években történt svédországi megjelenése jó alapul szolgált a kutatóknak, hiszen így lehetőségük nyúlt egy újonnan megtelepedő költő fajon elvégezni olyan genetikai vizsgálatokat, melyek segíthetnek a kolonizáció folyamatának, valamint ennek genetikai hátterének megértésében. Hansson és munkatársai (2003b) egy olyan új technikát alkalmaztak a svédországi nádírigó populáción végzett genetikai vizsgálataik során, mellyel vizsgálhatták az immigráns madarak hatását egy populáció genetikai variabilitásának változására. Egy költő populációba általában az újabb allélokat és így az újabb genetikai variációkat az immigráns madarak hozzák be. Hansson és munkatársai (2003b) az „új allél technika” segítségével vizsgálták a nádírigók esetében az ivarhoz kapcsolódó diszperzió jelenségét. Ez a fogalom nagyon egyszerűen azt jelenti, hogy az immigráns hímeknek, vagy immigráns tojóknak van-e nagyobb szerepe az újabb genetikai variációk, allélok populációba történő behozatala tekintetében? Kimutatták, hogy az új allélok nagy részét inkább az immigráns tojók hozzák be az általuk vizsgált költő populációba. Ennek a jelenségnek egyik lehetséges oka az lehet, hogy míg az immigráns hím madarak 43%-a pár nélkül maradt, addig az immigráns tojók maradéktalanul párba álltak és költöttek a vizsgálati területen. Vizsgálatukkal rámutattak arra, hogy mind az immigrációnak, mind pedig a szaporodás sikerességének hatása lehet a populációk genetikai variabilitásának mértékére. Az immigráció populációra gyakorolt hasonló hatását más madárfaj esetében is bizonyították. Az énekes verébsármány (*Melospiza melodia*) Mandarte-szigeten élő populációja 1989-ben majdnem teljes egészében elpusztult egy vihar következtében (Keller és mts., 2001). Egy ilyen nagyságú pusztulás egy populáció genetikai variabilitásában biztosan bottleneck jelenséget okoz, melyet Keller és munkatársai (2001) bizonyítottak is. Az 1989-ben bekövetkezett vihar okozta pusztulás, és az ebből adódó bottleneck következtében az alléldiverzitás mind az általuk vizsgált nyolc allélon csökkent, mely az allélok száma tekintetében 22-67%-os csökkenést jelentett. A bottlenecket követő 2-3 év múltán azonban az alléldiverzitás megközelítette a bottlenecket megelőző években tapasztaltakat. Keller és munkatársai (2001) szerint a szomszédos szigetéről érkező immigráns tojók okozták ezt a jelenséget, ugyanis újabb allélokkal gazdagították a megmaradt populációt.

Az úgynevezett „új allél technika” módszerét Hansson és munkatársai (2004c) a költőterülethez hűsége-, a rövid- és a hosszú távú diszperzióval rendelkező nádírigók vizsgálata során is alkalmazták. Első lépésben, a svédországi populációban 1983-1986 között meggyűrűzött madarak alapján jellemezték a populáció genetikai összetételét, mely a 21 mikroszatellita lokusz allélgyakoriságai alapján történt. Az 1987-1996 közötti időszakban a genotipizált madarak közül

azokat válogatták ki, melyek új allállal rendelkeztek a referencia populációhoz képest. Azokat a költeni visszatérő madarakat tekintették a területhez hűségeseknek, melyeket fiókaként a vizsgálati területen gyűrűztek. A területhez hűségesek madarak esetében nem találtak egyetlen esetben sem új allélokot. Az 1987-1996 közötti időszakban összesen 69 új allélt találtak a genetopizált madarak vizsgálata során, melyek közül többségük egy új allállal rendelkeztek a referencia populációban tapasztaltakhoz képest. Mivel Hansson és munkatársai (2004c) a vizsgálati területen a madarak mintegy 95-99%-át meggyűrűzik minden évben, valamint a terület közelében elterülő egyéb költő helyeken is igyekeztek a madarak nagy részének jelölésével, így lehetőségük nyílt az immigráns madarakat két diszperziós kategóriába sorolni. Azon immigráns madarakat, melyek jelöletlenek voltak, a vizsgálati területen költöttek és nem rendelkeztek új allállal, rövid távú diszperziós madárnak tekintették; míg azokat, melyek szintén jelöletlenek voltak, a vizsgálati területen költöttek, viszont rendelkeztek új allállal, hosszú távú diszperziós madárnak tekintették. A három kategóriába sorolt madarak költési sikerességének vizsgálatakor az is kiderült, hogy a területhez hűségesek madarak több tojót vonzottak, több fiókát neveltek fel, és jobb túlélési képességgel rendelkeztek. A legalacsonyabb értékekkel a hosszú távú diszperziós madarak rendelkeztek.

A hosszú ideje folyó kutatássorozat a svédországi Kvismaren-tavon Westerdahl (2004) a nádírigók párválasztásával kapcsolatos vizsgálataira is lehetőséget adott. Kutatásai során a tojó nádírigók MHC gén (főbb hisztokompatibilitási komplex) függő párválasztásának lehetőségét vizsgálta. Egyes feltevések szerint a főbb hisztokompatibilitási komplex gének nagymértékű diverzitása hatással lehet a nem véletlenszerű párválasztásra (Marosi és mts., 2009). Westerdahl (2004) kutatása során azonban nem talált ezen elméletre bizonyítékot a nádírigó esetében sem a genetikai kompatibilitás, sem pedig a heterozigócia alapján. Az adatok elemzése során kismértékű különbséget talált (15%) a tojó valós párja és a rendelkezésre álló szabad hímek között az MHC kompatibilitása tekintetében. Ezen eredmények alapján úgy tűnik, hogy nádírigó esetében nem érvényes az elv, miszerint a tojó MHC függően választana költő párt. A nádírigó egy szociális poligám nádi énekesmadár. Esetében mind a poliginia, mind pedig a poliandria különböző mértékben előfordulhat az egyes költő populációkban. Egy svédországi populációban végzett vizsgálat szerint a poliandria nagysága, és így az „extra pár fertilizációból” származó fiókák aránya az összes kirepült fióka tekintetében akár a 6,6%-os értéket is elérheti (Hansson és mts., 2004b). Egyes elméletek szerint a tojók szabad szaporodása, miszerint más hímekkel is párosodhat attól függetlenül, hogy már van-e párja, elsősorban a beltenyésztettség kiküszöbölésében játszik szerepet, hiszen ha közel rokon egyedek párosodnak egymással, az növeli a homozigóták arányát és így a beltenyésztettség kialakulásának esélyét. Hansson és munkatársai (2004b) vizsgálataik során megállapították, hogy az „extra pár fertilizációból” származó fiókák édesanyja a szociális párja mellett még egy hímekkel párosodott, mely hímek szintén a vizsgálati területen költöttek. A szociális-

valamint az extra pár hím és a tojó közötti rokonsági kapcsolat mértékében nem találtak különbséget, mely alapján elmondható, hogy nádirigó esetében nem érvényes az elmélet, miszerint a tojók azért párosodnak a szociális hím társuk mellett más hím egyeddel is, hogy ezzel elkerülje a beltenyésztettség kialakulását.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. 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) gyűrűzési és visszafogási adatait használtuk fel. Az elemzések során mindkét adatbankból a költési időszakban meggyűrűzött, illetve visszafogott madarak adatait használtuk fel. A rendelkezésünkre álló adatokból a következő információkat használtuk fel: (1) a meggyűrűzött illetve visszafogott madár gyűrűszáma, (2) a fogás (gyűrűzés) és visszafogás koordinátája, (3) a madár kora a gyűrűzéskor és a visszafogáskor (fiatal, vagy öreg madár), (4) a fogás és a visszafogás helye közötti távolság (kilométerben) és (5) a közöttük eltelt idő (években). Az EURING Adatbankban az 1960-2005 közötti időszakból származó 2163 madár adatai közül 995-öt tudunk felhasználni a vizsgálatok során. A Magyar Madárgyűrűzési Adatbankban az 1970-2005 közötti időszakból származó 5909 madár adatai közül 664 felelt meg az elemzésekhez szükséges kritériumoknak. Az adatok legnagyobb részét az elmúlt 2-3 évtizedben gyűjtötték Európa 92 különböző helyéről.

Az egyes fogási és visszafogási területek földrajzi elhelyezkedése alapján Európa területeit a szélességi fokokon történő elhelyezkedés 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 felosztás során a legfőbb szempontunk az volt, hogy Európa területeit közel 3 egyenlő részre osszuk fel. Megvizsgáltuk, hogy melyik a legdélebbi és a legészakabbi fogás vagy visszafogási adat Európában, majd ezek szélességi koordinátái alapján három egyenlő részre osztottuk fel a közöttük lévő területet. A vizsgálatok során Cramp és Duncan (1992) eredményei alapján azt feltételeztük, hogy a tavaszi vonulás során a nádírigók legelőször a Régió 1-be eső területekre, míg legkésőbb a Régió 3-ba eső területekre érkeznek vissza a telelőterületről és kezdik meg költésüket. A nádírigók területhűségének vizsgálata során 4 különböző költési periódust határoztunk meg (1. táblázat) a madarak szakirodalomban fellelhető érkezési dátumait felhasználva, majd vizsgáltuk a közöttük lévő különbségeket, hogy megtudjuk mely költési intervallum adja a legmegbízhatóbb eredményeket az egyes régiók (Régió 1-3) esetében. A 4 költési intervallum vizsgálatát azért is tartottuk szükségesnek, mert a korábbi szakirodalmak a pontosan lehatárolt költési intervallumok tekintetében hiányban szenvednek, ritkán találhatunk feljegyzéseket a pontos kezdő és végső dátumokról. Másrészt, mivel adatbázisokkal

dolgozunk, mely önmagában nagyobb hibalehetőséget hordoznak magukban, ezért a minél megbízhatóbb eredmények érdekében szükségesnek tartottuk a költési intervallumok lehetséges befolyásoló hatásának vizsgálatát.

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

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

költési 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]							

Tíz madár esetében a fogás és a visszafogás helye közötti távolság kevesebb volt, mint 1 kilométer. Mivel ezek esetében nem volt pontosan megállapítható, hogy ennek az adatrögzítés során vétett hiba, vagy valamilyen egyéb oka van a különbségnek, így ezen madarak adatait kihagytuk az analízisekből. A születési helyhez, illetve költőhelyhez való hűség között különbséget tettünk az alapján, hogy a madarat fiatal, vagy öregkorban gyűrűzték. Ha egy madár fiatal korban (elsőéves madár, sztenderd jelölése: 1, vagy 1Y) lett gyűrűzve, majd a gyűrűzést követő évben visszatért ugyanerre a helyre költetni, akkor a madarat születési helyéhez hűségeseknek tekintettük. Azon öregkorban (másodéves, vagy annál öregebb madár, sztenderd jelölések: 1+, 2+ stb.) meggyűrűzött madarak, melyek a gyűrűzést követő évben, vagy években visszatértek ugyanerre a helyre költetni, a költőterülethez hűségeseknek tekintettük. Abban az esetben, ha ugyanannak a madárnak a gyűrűzési és visszafogási helye különböző volt, a madarat kortól függetlenül diszpergáló madárnak tekintettük. A diszperzió jelen esetben akkor teljesült, ha egy madarat, melyet fiatal vagy öregkorban gyűrűzték, majd az ezt követő évben vagy években a gyűrűzés helyétől legalább 1 kilométerre vagy annál messzebb fekvő területen fogtak vissza. Az öregkorban gyűrűzött madarak költőterülethez való hűségének mértékét mindhárom régió esetében vizsgáltuk. A madarak ugyanabban az évben történt visszafogási adatait kihagytuk az analízisekből. A fogás és a visszafogás közötti távolságot ARCVIEW 3.0 (www.esri.com) programmal számoltuk ki, a távolságok légvonalban mért távolságokat jelentenek és kilométerben vannak megadva.

A születési helyhez és a költőterülethez való hűség (területhű madarak) mértékét mind régióként, mind pedig költési intervallumokként (1. táblázat) vizsgáltuk. A területhűség számítása során az alábbi képletet használtuk:

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

Számos madárnak több visszafogási adatát is tartalmazták az adatbázisok. Ahogy korábban említettük, a fiatal korban meggyűrűzött, majd a következő évben a születési helyére költöni visszatérő madarakat születési helyéhez hűségeseknek tekintettük. Azonban, ha ugyanezen madár a következő évben szintén visszatért költöni a születési helyére (3. év, 2 költés), akkor a madarat már a költőhelyéhez hűségeseknek kellett tekintenünk. Egyazon madárnak maximum 4 visszafogási adata fordult elő az adatbázisokban, ami azt jelenti, hogy ezen madarak visszafogási adata egy alkalommal került a születési helyhűséggel rendelkező madarak csoportjába, valamint ugyancsak egy esetben a költőhelyhez hűséges madarak közé. Az öregkorban meggyűrűzött, valamint a több éven keresztül is visszafogott madarak esetében hasonlóképpen jártunk el. Erre a pszeudoreplikáció elkerülése érdekében volt szükség.

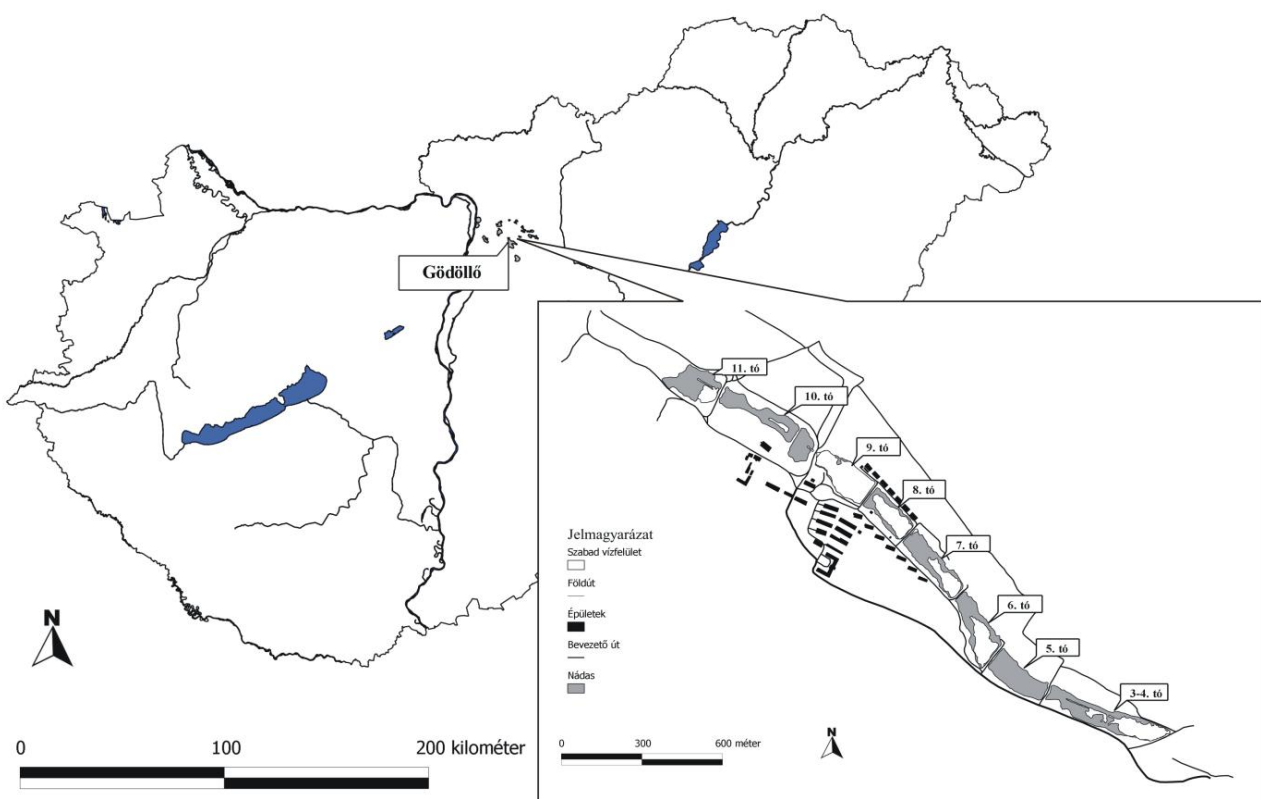
A madarak születési és költőterülethez való hűségét kétféle módszer alapján vizsgáltuk. Az első esetben a fogás és a visszafogás között eltelt idő (évek) tekintetében nem tettünk különbséget, függetlenül a madár, gyűrűzéskor meghatározott korától. A második esetben csak azokat a visszafogási adatokat vettük figyelembe, melyek a gyűrűzést követő évben történtek, mind a fiatal, mind az öregkorban meggyűrűzött madarak esetében. Mindkét esetben ugyanazt a számítási módszert alkalmaztuk a területhez hűséges és a diszpergáló madarak számának megállapításakor.

Mind a fiatalon, mind pedig öregeknél meggyűrűzött madarak esetében vizsgáltuk, hogy a diszpergáló madarak milyen arányban foglalnak a gyűrűzést követő években költőhelyet a gyűrűzés 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.

3.2. Területhűségi vizsgálatok a gödöllői Babatpusztán

A Gödöllő szomszédságában fekvő Babatpusztán, vizsgáltuk a nádirigók költőterülethez való hűségének mértékét a 2007-2012 években. Babatpuszta egy 11 tóból álló tórendszer, mely az elmúlt évtizedekben a gödöllői Szent István Egyetem kezelési területe (5. ábra). A tórendszer természetvédelmi oltalom alatt áll, a körülötte elhelyezkedő erdőterület a Pilis Parkerdő Zrt. kezelési területe. Vizsgálatainkat a 3-11. számú tavakon végeztük, mivel az 1-2. számú tavak magánkézből vannak, jelenleg horgásztóként üzemelnek, rajtuk összefüggő nádas nem található, így nádirigók sem költenek.



5. ábra: A vizsgálati terület elhelyezkedése.

Az első, 2007-es évben csak az 5. számú tavon gyűrűztünk nádirigókat, ekkor a megfogott madarakat színesgyűrűvel még nem jelöltük meg. A 2008-2012 közötti időszakban a hagyományos fém jelölőgyűrű mellett egyedi színek kombinációjában összeállított színesgyűrűkkel is megjelöltük a vizsgálati területen a költési időszakban megfogott madarakat. A színesgyűrű kombinációk összeállítása során sárga, fehér, piros, sötétkék, zöld és lila színeket használtunk. Egy madarat egyszerre 3 színesgyűrűvel jelöltük meg különböző kombinációban, így végeredményben a hat szín, különböző variációjának segítségével összesen 145 variációt alakítottunk ki. A felrakás és a

leolvasás során a színek sorrendjének megállapítása során minden esetben a láb proximális végétől a láb végéig történő felrakási sorrendet kellett figyelembe venni.

Vizsgálatainkban alapvetően két módszert alkalmaztunk: territórium térképezést, illetve a madarak színesgyűrűzését. 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 színesgyűrű. A territóriumuk számát az éneklő hímek száma alapján becsültük évente tavakra, illetve tőrészletekre lebontva. Egy madár adott évben a vizsgálati területen belül elfoglalt helyét a madár territóriumának tekintettük, melyet számmal jelöltünk. A territóriumok közepének az éneklő hím leggyakoribb tartózkodási helyét tekintettük. Egy territóriumot abban az esetben tekintettünk foglaltnak, amennyiben abban 3 egymást követő alkalommal láttuk, illetve hallottuk az éneklő hímeket. Azon éneklő hímeket, melyeket a korábbi években már színesgyűrűvel megjelöltünk, nyomon lehetett követni, hogy a vizsgálat évében az előző évi territóriumának közelében foglalt-e újból territóriumot, vagy sem. Amennyiben egy meggyűrűzött madár az előző évi territóriumának közvetlen közelében (0-15 méteren belül) foglalt helyet, akkor a madár költését az előző évi territóriumában történő újabb költésnek tekintettük (territóriumhű madár). Amennyiben a gyűrűzést követő évben a madár visszatért az előző évi territóriumára, illetve az annak közvetlen közelében lévő territórium közé tért vissza, akkor a közelebb lévő (légvonalban mért legkisebb távolság) territóriumba jegyeztük fel a madár tárgyevi költését. Az előző évi territórium elhagyásának tekintettük, ha ugyanaz a madár a következő évben nem az előző évi költési territóriumára 0-15 méteren belül foglalt ismét költőhelyet. A megfigyelések során egy CarlZeiss 7*50-es távcsövet, valamint egy TS 30-50x-es nagyítású spektívet használtunk. Az elfoglalt territóriumok helyét GoogleEarth (<http://www.google.com/earth/index.html>) és QuantumGIS 1.6.0. (www.qgis.com) programokkal készített térképeken jelöltük a GPS koordináták segítségével.

A vizsgálatok második lépésben a territórium térképezést követően, a költési időszakban (május 20.- július 17.) megkezdjük a madarak fogását és gyűrűzését. A költési időszakban történő gyűrűzésre engedélyt kértünk a Közép-Magyarországi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőségtől (KTVF: 8790-1/2009, KTVF: 6779-2/2012). A madarak befogásához sztenderd függőhálót használtunk, melyet minden esetben a madár territóriumának közvetlen közelében helyeztünk el. A fogások során hívóhangot használtunk, mely alkalmazására szintén engedélyt kértünk a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesülettől a 2008-2010 közötti években, majd a jogszabályi változások miatt a 2010-2012 években már a Közép-Magyarországi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőségtől. A hívóhang használata során

szigorú szabályokat alkalmaztunk a madarak minél rövidebb ideig történő zavarása érdekében, miszerint egy territóriumban egy gyűrűzési alkalommal maximum fél órát mehetett a hívóhang, a függönyhálót pedig maximum 2 órán keresztül hagytuk nyitva. Amennyiben a madarakat (hímet és tojót egyaránt) ezen idő alatt nem sikerült megfognunk, megfogására 5-7 nap múltán újabb kísérletet tettünk. Egy évben, egy territóriumon belül maximálisan 3 alkalommal próbálkoztunk a madár befogásával. Amennyiben a három alkalommal a befogás sikertelen volt, akkor a madarat a territóriumon belül, befogás nélkül azonosított madárnak tekintettük. A megfogott madarak fém- és színesgyűrűvel történő jelölésén kívül vizsgáltuk a madarak korát és ivarát (kloákadudor alapján); megmértük a szárny-, a harmadik kézevező-, a farok-, a csüd- és a csőr hosszúságát. A madarak gyűrűzését és mérését követően az öreg egyedektől vérmintát is gyűjtöttünk, melyet a későbbi genetikai vizsgálatok során használtunk fel. A szárny, a farok és a 3. kézevező mérése során nullára vágott vonalzót, a csüd és a csőr hosszúságának mérésekor pedig digitális tolómérőt használtunk. A megfogott madarakat a gyűrűzést és mérést követően a befogás helyén szabadon engedték, majd figyeltük, hogy a madár visszatér-e territóriumába. Az egyes gyűrűzéseket követő 1-5 napban újból ellenőriztük távcsővel azokat a territóriumokat, melyekben korábban fogtunk és így színesgyűrűvel jelöltünk madarakat.

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.

3.2.1. A gyűrűzési munka sikerességének vizsgálata

A 2008-2012 közötti években az első madár érkezése és május 20.-a közötti időszakban az éneklő hímek száma alapján megbecsültük a territóriumok számát. Az éneklő hímek területen belül elfoglalt helye alapján megterveztük a hálók felállításának pontos helyét. Május 20. és július 17. között igyekeztünk meggyűrűzni a lehető legtöbb madarat a vizsgálati területen, a korábban leírt módszer segítségével. A gyűrűzési munka közben folyamatosan figyeltük a még jelöletlen éneklő hím nádírigók pontos helyét, így a költési időszak végén pontos számadattal rendelkezünk arról, hogy évente hány hím madarat nem sikerült megfognunk és megjelölnünk. A ténylegesen megfogott- és a meg nem fogott hímek száma alapján megbecsültük az adott évben, a vizsgálati területen (Babatpuszta 3-11. számú tavak) költő hímek egyedszámát. Ezután 50-50%-os hím-tojó arányt feltételezve megbecsültük évente a területen költő madarak egyedszámát az alábbiak szerint:

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

A költő hím és tojó madarak gyűrűzési sikerességét pedig az alábbi képlet segítségével számoltuk ki évente:

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

Az évente költő madarak (hím és tojó) száma, az évente megfogott, illetve meg nem fogott, de a vizsgálati területen költő madarak és a korábbi években megjelölt, a vizsgálati területre újból visszatért költő madarak visszafogásának összegéből állt. Mivel a vizsgálati területen történő gyűrűzés sikerességét vizsgáltuk, így azon madarakat figyelmen kívül hagytuk az analízis során, melyeket a területen gyűrűztünk, de nem ugyanott, hanem annak 10 kilométeres körzetében lévő nádasokban (nem Babatpuszta 3-11. tavakon) azonosítottunk költő madárként a gyűrűzést követő években (nem a vizsgálati területen költő, diszpergáló madarak). Figyelmen kívül hagytuk a 2007-ben meggyűrűzött madarak egyedszámát, mivel ekkor még csak az 5. számú tavon történt madárgyűrűzés. Számoltunk azonban a 2007-ben meggyűrűzött, de 2008-2012 között a vizsgálati területen visszafogott madarak adataival, hiszen azok ebben az időszakban szintén a területen költöttek.

3.2.2. Az adult madarak költőterülethez való hűségének vizsgálati módszere

Az öreg madarak költőterülethez való hűségét a szakirodalomban fellelhető két módszer, és a hozzájuk kapcsolódó eredmények alapján vizsgáltuk (Mátrai és mts., 2012a). A két módszer alapvetően a kiindulási adatsorban és a visszafogások értelmezésében különbözik. Mindkét módszer esetében a vizsgálati területen a 2007-2012 években meggyűrűzött madarak gyűrűzési adatait, valamint azok, a vizsgálati területen, vagy annak 10 kilométerében lévő nádasokban történt visszafogásait használtuk fel.

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:

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

majd vizsgáltuk a visszafogás arányát ivarok szerint is. Ezt követően a visszafogások során csak a

Babapuzstán visszafogott madarak egyedszáma alapján kiszámoltuk a madarak költőterülethez való hűségének mértékét (a gyűrűzés helyén visszafogott öreg madarak száma), valamint a költési diszperzió (nem a gyűrűzés helyén visszafogott madarak száma) arányát. Azon madarakat tekintettük a költőterülethez hűségeseknek, melyet a vizsgálati területen gyűrűztünk és fogtunk vissza az azt követő évben/években. Azon madarakat tekintettük költési diszperzióval rendelkező madaraknak, melyeket a vizsgálati területen gyűrűztünk, azonban a következő évben/években annak 10 kilométeres körzetében található egyéb nádasban költöttek (6. ábra).



6. ábra: A Babatpuszta 10 kilométeres körzetében lévő egyéb költőterületek. (a pontok a 2011-ben elvégzett felmérést jelölik, 1 pont = 1 távcsővel éneklő hím éneklésiének helye.)

A visszafogási adatok során az ugyanabban az évben történt visszafogásokat/leolvasásokat nem vettük figyelembe. Szintén kikerültek az analízisből az ugyanazon madár, több évben keresztül történt visszafogásai, így egy visszafogott madár a visszafogott madarak egyedszámának összesítésében csak egyszer szerepelt. A fiatalon meggyűrűzött madár következő évi visszafogási adatát (születési területhűség) szintén nem vettük figyelembe az adult madarak költőterülethez való

hűségének számításakor, azonban a gyűrűzést követő második évben történt újabb visszafogását (költőterülethez való hűség) már igen.

Az irodalmi áttekintésben bemutatott második területhűség vizsgálati módszer során a vizsgálati idő alatt összesen meggyűrűzött, majd az azt követő évben/években történt visszafogásait használtuk fel. Ennek megfelelően az elemzés során a 2007-2012 közötti időszakban a vizsgálati területen, valamint annak 10 kilométeres körzetében történt visszafogási eseményeket (rekord) használtuk fel. Azon madarakat tekintettük a költőterülethez hűségesnek, melyet a vizsgálati területen gyűrűztünk és fogtunk vissza az azt követő évben/években. Azon madarakat tekintettük költési diszperzióval rendelkező madaraknak, melyeket a vizsgálati területen gyűrűztünk, azonban a következő évben/években annak 10 kilométeres körzetében található egyéb nádasban költöttek. Ezen elvek alapján a költőterülethez hűséges madarak arányát az alábbiak szerint határoztuk meg:

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

A költési diszperzióval rendelkező madarak arányszámítása során a Babatpusztán gyűrűzött és visszafogott madarak egyedszáma helyett az itt gyűrűzött, de máshol visszafogott madarak számával kalkuláltunk. Egy madárnak ugyanazon évben történt visszafogásait ebben az esetben is figyelmen kívül hagytuk. A fiatalon meggyűrűzött madár, következő évi visszafogási adatát (születési területhűség) szintén nem vettük figyelembe, azonban ugyanezen madár, gyűrűzést követő második évben történt újabb visszafogását (költőterülethez való hűség) már igen.

A MARK 7.1 (White és Burnham, 1999) programcsomag segítségével további vizsgálatokat végeztünk annak eldöntése érdekében, hogy az adataink alapján mekkora annak a valószínűsége, hogy egy madarat a következő évben élve visszafogunk (F), valamint teszteltük a hűségesség valószínűségét (p). A számítások során „Joint live encounter & dead recovery data” modellt használtunk.

3.2.3. A territóriumváltás vizsgálatának módszerei

A 2007-2012 közötti időszakban Babatpusztán belül vizsgáltuk a visszafogott madarak visszatérésükkor elfoglalt territóriumának helyét gyűrűzéskor és a következő évben/években. Az analízisek során a gyűrűzéskor öregkorú hím madarak gyűrűzést követő években történt visszatérésekor elfoglalt territóriumait vizsgáltuk. Ha ugyanazon madár, több éven keresztül is visszatért a vizsgálati területre költeni, akkor mindig az előző évi territóriumához képest elfoglalt

újabb territórium helyét, a köztük lévő távolságot és a visszatérés idejét hasonlítottuk össze. Egy visszatérő madarat territóriumhűnek tekintettünk, ha a következő évi visszatérésekor az előző évi territóriumának közvetlen közelében (0-15 méter) foglalt újból territóriumot. Minden ettől eltérő visszafogás esetében a madarat diszpergáló madárnak tekintettünk, mely jelen esetben az előző évi territóriumának elhagyását jelenti. Ha egy madárnak ugyanabban az évben a vizsgálati területen belül több helyen is történt leolvasása, akkor azon évi territóriumának azt tekintettük, melyben a legtöbbször megfigyeltük és melyben legtöbbször énekelt. Vizsgáltuk továbbá, hogy a madár következő évi visszatérésekor a madár előző évi territóriumában volt-e már éneklő hím. Kiszámoltuk, hogy milyen arányban fordul elő területhűség abban az esetben, ha a madár előző évi territóriumában a madár visszatérésekor már foglalt volt, valamint abban az esetben, ha az szabad volt. Ugyanezt megvizsgáltuk a diszpergáló madarak esetében is. A tojó madarak alacsony fogási és visszafogási sikeressége miatt kimaradtak az analízisből. Ugyanezen bizonytalansági tényezőkön kívül kifolyólag nem tudtuk vizsgálni, hogy mely hím madaraknak volt a visszafogásukat megelőző évben párja.

A statisztikai elemzések során *Khi négyzet* tesztet alkalmaztunk, melyhez a STATISTICA 5.0 (StatSoft 1998) programcsomagot alkalmaztunk. A térképek elkészítéséhez, a távolságok méréséhez a GoogleEarth 6.1.0.5001 (<http://www.google.com/earth/index.html>), valamint a QuantumGIS 1.6.0 (www.qgis.org) programcsomagokat használtuk fel.

3.3. 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 (2. táblázat). Az európai költő populációkból származó vérmintákat 11 különböző költő populációból gyűjtöttük, a dél-afrikai telelő populációból származó minták vétele pedig 3 különböző, ám egymáshoz közel lévő helyen történtek (2. táblázat).

2. táblázat: A mintavételi helyek és a mintavevők nevei.

Ország	Hely	Koordináta	Év	Mintát gyűjtötte
Portugália	Salreu	40°43'É, 8°34'NY	2008	J. M. Neto
Németország	Mettnau	47°3'É, 8°59'K	2007	W. Fiedler, H.
Lengyelország	Milic halastó	51°32'É, 17°18'K	2007	A. Dyrz
Oroszország	Rybachy	55°05'É, 20°57'K	2007	N. Chernetsov
Magyarország	Sumony	45°58'É, 17°53'K	2007	N. Mátrai
	Dávod	45°59'É, 18°52'K	2007	N. Mátrai
	Fenekpuszta	46°43'É, 17°14'K	2007-2008	N. Mátrai
	Izsák	46°45'É, 19°20'K	2007-2008	N. Mátrai
	Farmos	47°21'É, 19°49'K	2007-2009	N. Mátrai
	Babatuszta	47°37'É, 19°23'K	2007-2009	N. Mátrai
	Rakamaz	48°09'É, 21°28'K	2008	N. Mátrai
Dél-Afrika	Sasolburg	26°48'D, 27°48'K	2008	K. Raijmakers
	Parys	26°55'D, 27°23'K	2009	K. Raijmakers
	Boschenvaal	26°47'D, 27°45'K	2008-2009	K. Raijmakers

A vérmintákat minden esetben öreg költő madarak szárnyvénájából vettük kivéve Lengyelországot, mely esetében a vérminták fiatal madaraktól származtak, azonban minden egyes minta más-más fészeken költő madarak fiókáitól származott. A magyarországi minták esetében a május 10. és május 20. között megfogott madaraktól származó vérmintákból csak olyanokat választottunk ki, melyek esetében a madarat a gyűrűzés helyén június és július közötti időszakban szintén visszafogtunk. Ezen minták a költési időszak kezdetén kerültek begyűjtésre. Ekkor még bizonytalan volt, hogy a madár ténylegesen a fogás helyén fog-e költeni, vagy folytatja tavaszi

vonulását, ám a későbbi visszafogással ezt a bizonytalanságot kizárhattuk. Mivel a madarakat a költési időszak közepén újból visszafogtuk a gyűrűzés helyén, így megbizonyosodtunk afelől, hogy a madarak a mintavétel helyén költöttek. A magyarországi minták esetében minden évben engedélyt kértem a vérvételre az Országos Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Főfelügyelőségtől (14/140/3/2007, 14/01534-3/2008, 14/927/2/2009, 14/1574/3/2010); a külföldi vérminták esetében az engedélyt minden esetben a közreműködő madárgyűrűző kollégák szerezték be az illetékes hatóságoktól.

A szárnyvénát Medicor 27G típusú injekciós tűvel szúrtuk meg az állatot, majd a kifolyó 30-60 µl mennyiségű vért Microvette K100 (Sarstadt) típusú vérminta vételére alkalmas tubussal vettük fel. Az eszközön lévő kapilláris cső falára K-EDTA oldat van porlasztva, mely a csövön átfolyó vérbe oldódik, ennek köszönhetően a vérminta hosszabb ideig (2-3 hét) tárolható akár szobahőmérsékleten is. A levett vérmintákat a labormunka kezdetéig -20 C°-os hűtőben tároltuk.

A DNS-t a vérmintából a hagyományos fenol-kloroform-izoamil alkohol kivonási módszer (Sambrook és Russel, 2001), vagy SOLEX 2T genomiális DNS izoláló kit (SOLEX 2T Genomic Isolation Kit, Izotóp Intézet Kft. MK-P050) alkalmazásával izoláltuk. Az mtDNS (mitokondriális DNS) kontroll régió II D-loop szakaszát BCML4 és 12SH2 primer párok (Bensch és Hasselquist, 1999) segítségével amplifikáltuk MJ-Research PTC-150 Minicycler típusú PCR gépen. A PCR összeállításakor a reakció összetevőinek mennyiségét 25 µl-es végső mennyiségre optimalizáltuk:

- 2.5 µl 10xPCR puffer [10x: 100mM Tris-HCl, ph 8.8 25 C°-on; 500 nM KCl, 0.8% (v/v) glicerin),
- 2.5 µl dNTP mix (2mM mindegyik esetében, végső térfogat: 0.2mM),
- 1.5 µl MgCl₂ (25mM MgCl₂-ből),
- 1 µl F primer (BCML4): végső térfogat: 1 µM,
- 1 µl R primer (12SH2): végső térfogat: 1 µM,
- 1 µl DNS: végső térfogat 0.05-0.2 µg,
- 0.5 µl *Taq* DNS polimeráz (Fermentas *Taq* DNA Polymerase, recombinant, 500 unit),
- 15 µl tridesztvíz vagy Humaqua (TEVA).

Az összetevők összemérését követően a reakció körülményei során az alábbi paramétereket állítottuk be a PCR gépen:

- 3 perc 94 C°-on,
- 30 cikluson keresztül: 1 perc 94 C°-on, 1 perc 60 C°-on, 1 perc 72 C°-on,
- 5 perc 72 C°-on.

A PCR reakciót követően a mintákat 1,5%-os agaróz gélen futtattuk (Lonza SeaKam LE Agarase): 1 µl PCR reakció végtermék összemérve 5 µl futtató pufferrel (Fermentas 6x DNA Loading Dye). A futtatás során a futtatókádba 1x-es TBE (Tris-Bór-EDTA) puffert használtunk, a futtatás körülményei pedig 1 óra, 75 V, 600 mA (OmniPAC Mini Power Supply) voltak. A futtatást követően a gélt DarkReader transzilluminátor (Clare Chemical) segítségével néztük meg, majd az amplifikált fragmentet szike segítségével kivágtuk és egy üres eppendorf csőbe helyeztük. A kivágott agaróz gél darabból a felsokszorozott DNS szakaszt gél extrakciós kit (Fermentas GeneJET™ Gel Extraction Kit) segítségével izoláltuk és tisztítottuk meg, melyet szekvenálásra küldtük a BIOMI Kft-hez (<http://www.biomi.hu>). A szekvenálás során az általunk megfuttatott, megtisztított és visszaizolált mintát kapilláris szekvátorban (ABI Prism 310) megszekvenálták az eredeti BCML4-12SH2 primerpárok segítségével, végül a kész „abi” fájl kaptuk kézhez, mely tartalmazta az általunk amplifikált DNS szakasz szekvencia sorrendjét. A fájlokat ABI Sequence Scanner v1.0 programmal nyitottuk meg és javítottuk a gép esetleges olvasási hibáit azokon a helyeken, melyeken erre a lehetőség adott volt.

A szekvenciákat ClustalX (Thompson és mts., 1997) program segítségével illesztettük („multiple alignment”), majd GeneDoc (Nicholas és Nicholas, 1997) programmal analizáltuk. A haplotípus diverzitás (Hd), a nukleotid diverzitás (π), filogenetikai szempontból informatív („parsimony informative sites”) pozíciók számának meghatározásához DnaSP v5 programot (Librado és Rozas, 2009) használtunk. A gamma eloszlás („gamma distribution”) mértékének számításához, valamint az evolúciós kapcsolatok felderítésére szomszédösszevonó („Neighbor-joining”) módszert és Tamura-Nei (Tamura és Nei, 1993) modellt használtunk, melyet MEGA 5 (Tamura és mts., 2011) programcsomaggal vizsgáltuk. A haplotípusok filogenetikai kapcsolatát és leszármazását „Median-joining network” alapján vizsgáltuk NETWORK 4.6.0.0 (2010; Fluxus Technology, Clare Suffolk, UK, <http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>) program segítségével.

A genetikai vizsgálatok mellett a faj vonulásának útvonalait és a lehetséges afrikai telelőterületeket az EURING Adatbázis fogási (gyűrűzési) és megkerülési adatai alapján is vizsgáltuk. A megkerülési adatok magukban foglalják a gyűrűs madarak visszafogásainak és az elpusztult madarak megtalálásának adatait is. Az EURING központ adatai számok és betűk kombinációja, melyet először át kellett kódolnunk az EURING által kiadott kódrendszer segítségével (The EURING exchange-code 2000). Az egyes madarak fogási és megkerülési adatainak pontos helyét földrajzi hosszúsági, illetve szélességi koordináták alapján adták meg (fok–perc–másodperc), melyet az ARCVIEW 3.2 programnak megfelelő tizedes jegy alapú számokká alakítottuk a térképen történő ábrázolás érdekében. A vizsgálat során azokat a fogási és megkerülési adatokat válogattuk ki, melyek esetében a fogásról vagy megkerülésről szóló információ az északi

szélesség 39. fokától délre lévő területekről érkezett. Így megkaptuk azon madarak fogási és visszafogási adatait, melyeket Európában gyűrűztek és a 39. szélességi foktól délre kerültek visszafogásra, vagy fordítva, a 39. foktól délre gyűrűztek és Európában fogtak vissza. A két pont térképen történő összekötésével egy legrövidebb légvonalban megadott vonulási útvonalát kaptuk meg minden madár esetében. Az adatfeldolgozás során az EXCEL 10, valamint az ARCVIEW 3.2. (www.esri.com) programokat használtuk fel.

3.4. Genetikai differenciálódás vizsgálata hazai költő nádírgó 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 ehhez kapcsolódó információkat részletesen az előző fejezetben olvashatják (2. táblázat). Az 5 magyarországi költő populációban a vérmintákat öreg költő madaraktól vettük megközelítőleg 50-50%-os ivari arányban. A madarak ivarának meghatározása terepen, a kloákadudor alapján történt, melyet később a genetikai vizsgálatok során ellenőriztünk. A DNS-t 5-10 µl mennyiségű vérből izoláltuk hagyományos fenolkloroform-izoamil alkohol kivonási módszer (Sambrook és Russel, 2001), vagy SOLEX 2T genomiális DNS izoláló kit segítségével (SOLEX 2T Genomic Isolation Kit, Izotóp Intézet Kft. MK-P050). Az mtDNS kontroll régió II D-loop szakaszának vizsgálatához a korábban említett BCML4 és 12SH2 primerpárokat használtuk fel (Bensch és Hasselquist, 1999). A PCR optimalizálása, reakció körülményeinek beállítása, a fragment visszaizolálása és tisztítása, valamint a minták szekvenálása az előző fejezetben leírtaknak megfelelően történt (3.3. fejezet) mind az 5 magyarországi és a 4 európai populációból vett vérminták esetében. Az egyes szekvenciákat ClustaX (Thompson és mts., 1997) és GeneDoc (Nicholas és Nicholas, 1997) programcsomagokkal illesztettük („multiple alignment method”) és elemeztük.

A mikroszatellita vizsgálatok során az alábbi 11 mikroszatellita primert vizsgáltuk az 5 magyarországi költő populáció esetében: Aar3, Aar8, Sjr4, Aar5, Aar2, G61 (Hansson és mts., 2000); Ase7, Ase9, Ase11, Ase18 (Hansson és mts., 2005); Ase46 (Richardson és mts., 2000). A primerpárok közül minden esetben a „forward primer” jelölése történt 6-FAM, HEX vagy NED fluoreszcens festékekkel (Biocenter Kft, 3 OD mennyiségben). A PCR reakciókat, valamint a reakció körülményeit a korábban leírtaknak megfelelően 25 µl végső térfogatra optimalizáltuk az egyes primerek „annealing” hőmérsékletének megfelelően: 54 C° az Aar3 és az Sjr4 esetében; 55 C° a G61 és Aar5 esetében; 56 C° az Aar8, Ase18 esetében; valamint 60 C° az Aar2, Ase7, Ase9, Ase11 és az Ase46 esetében. A felsokszorozott DNS szakaszt a megfuttatott agaróz gélből kivágtuk, visszaizoláltuk gél extrakciós kit segítségével (Fermentas GeneJET™ Gel Extraction Kit, K0691), majd a megtisztított PCR termék és így a fragment pontos hosszának meghatározása ABI Prism 310 típusú gépen történt a Biomi Kft-nél az eredeti primerpárok segítségével. A mikroszatelliták hosszát tartalmazó fájlt PeakScanner 1.0 (Applied Biosystems, 2011 Life Technologies) valamint GeneMarker 1.95 demo (Softgenetics LLC, 2010) programcsomagok egyidejű használatával nyitottuk meg és elemeztük. A madár ivarának laboratóriumban történő meghatározásakor 2550F és

2718R primerpárokat (Fridolfsson és Ellegren, 1999), valamint 50 fokos „annealing” hőmérsékletet használtunk.

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 DnaSP v.5 (Librado és Rosas, 2009) programcsomag segítségével számoltuk ki a szekvenciák alapján. A populációk közötti fixációs-index („pairwise F_{st} ”) meghatározásához az Arlequin 3.5.1.3 (Excoffier és Schneider, 2005) programcsomagot használtuk. A legmegbízhatóbb filogenetikai fa modelljének tesztjét („best tree model test”), a gamma eloszlás mértékét („gamma distribution”), a populációk közötti fixációs-indexben észlelt különbségek alapján elkészített filogenetikai fát, a haplotípusok evolúciós kapcsolatainak vizsgálatát MEGA 5 (Tamura és mts., 2011) programcsomagban szomszédösszevonó módszer („Neighbor-Joining”, Tamura és Nei, 1993) és Tamura-Nei modell (Tamura és mts., 2011) segítségével készítettük el.

Az észlelt (H_O) és a becsült (H_E) heterozigócia nagyságát és az átlagos lokuszonkénti allélszámot („mean alleles/locus”) GENEPOP 4.1.1 (Rousset, 2008) programcsomaggal számoltuk ki. A fixációs-index (F_{st}), valamint lokuszonként észlelt allélszámok nagyságának („number of alleles/loci”) meghatározásakor a mikroszatelliták esetében szintén az Arlequin 3.5.1.3 (Excoffier és Schneider, 2005) programcsomagot használtuk fel. A 11 mikroszatellita lokusz jellemzése, a lokuszonkénti átlagos egyedi allélok számának meghatározása („private alleles/locus”), valamint Hardy-Weinberg Equilibriumtól való eltérés vizsgálata GenAIEx 6.41 (Peakall és Smouse, 2006) program segítségével történt. Annak eldöntésére, hogy a mintákban hány genetikai klaszter van jelen (K érték becslése) és ezek milyen összetételben fordulnak elő az egyes populációkban, a STRUCTURE 2.3.3 (Pritchard et al. 2000; Falush et al. 2003; Hubisz et al. 2009) programcsomagot használtuk fel. Az mtDNS és mikroszatellita DNS alapján számolt fixációs-index (F_{st}) közötti korreláció vizsgálata SPSS 16.0 (SPSS Inc., 2007) programcsomagban készült. Az izolációs távolság tesztje („isolation by distance test”) az mtDNS és a mikroszatellita DNS alapján számolt fixációs-index, valamint az egyes populációk egymástól mért légvonalbeli távolsága alapján IBDWS v3.23 programban (Jensen és mts., 2005) készült, mely során 1000 randomizációt alkalmaztunk.

4. EREDMÉNYEK

4.1. Az európai és a magyarországi nádírigók gyűrűzési adatok alapján elvégzett területhúségi vizsgálatának eredményei

Az elemzések során nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget a fiatal madarak születési helyéhez, valamint az öreg madarak költőterülethez való húségének mértékében kivéve a Régió 3 mind a 4 költési intervallumát, ha a fogás és a visszafogás között eltelt idő független volt (3. táblázat).

3. táblázat: A fiatal és öreg madarak területhez való húsége abban az esetben, ha a fogás és a visszafogás között eltelt idő független volt. (p: szignifikancia szintje, k.a.: kevés adat, $n < 10$).

	születési helyhez húséges % (db)	diszpergáló % (db)	költőterülethez húséges % (db)	diszpergáló % (db)	<i>p</i>
Régió 1A	100 (10)	0	88,0 (110)	12,0 (15)	0,25
Régió 1B	100 (6)	0	89,6 (52)	10,4 (6)	k.a.
Régió 1C	100 (5)	0	87,3 (69)	12,7 (10)	k.a.
Régió 1D	100 (2)	0	90,0 (27)	10,0 (3)	k.a.
Régió 2A	91,7 (344)	8,3 (31)	91,8 (473)	8,2 (42)	0,39
Régió 2B	92,8 (300)	7,2 (23)	93,3 (391)	6,7 (25)	0,54
Régió 2C	94,3 (66)	5,7 (4)	93,2 (125)	6,8 (9)	0,78
Régió 2D	94,0 (79)	6,0 (5)	91,2 (186)	8,8 (18)	0,41
Régió 3A	50,8 (147)	49,2 (142)	71,3 (363)	28,7 (146)	0,001
Régió 3B	52,5 (115)	47,5 (104)	75,5 (201)	24,5 (65)	0,001
Régió 3C	28,1 (38)	71,9 (97)	64,4 (232)	35,9 (107)	0,001
Régió 3D	25,5 (25)	74,5 (73)	70,2 (99)	29,8 (42)	0,001

Nem mutatkozott szignifikáns különbség az öregkorban gyűrűzött madarak költőterülethez való húségében 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 (4. táblázat). A Régió 3 esetében azonban az öregkorban gyűrűzött költő madarak kevésbé voltak húségesek költőterületükhöz, mint a másik két régióban gyűrűzött és költő madarak (4. táblázat). Szignifikáns különbséget találtunk a Régió 3

mind a 4 költési periódus alapján számolt költőterülethez való húségben a másik két régióhoz (Régió 1-2) képest, kivéve a Régió 1 D költési intervallum és a Régió 3 D költési intervallum között (4. táblázat). A Régió 3 esetében nem mutatkozott különbség a költőterülethez való húségben attól függően, hogy mely költési intervallumot vettük figyelembe (4. táblázat).

4. 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

Szignifikáns különbséget nem lehetett kimutatni a fiatal madarak születési helyükhöz való húségében a Régió 1 A költési periódus, valamint a Régió 2 A-D költési intervallumok között (4. táblázat). A Régió 1 és Régió 2 azonban minden esetben különbözött a Régió 3 A-D költési intervallumtól a születési helyhez való húség 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 húséget. Nem különbözött azonban az A költési intervallum alapján számolt születési helyhez való húség mértéke a B-től, valamint a C költési intervallum a D alapján számolt értékektől (4. táblázat).

Hasonló eredményeket kaptunk abban az esetben, ha csak azokat a fogás-visszafogási adatokat vettük figyelembe, melyek esetében a közöttük eltelt idő 1 év volt. A Régió 1 esetében kevés adat állt rendelkezésünkre az elemzések elvégzéséhez. A fiatal madarak születési helyhez való húsége és az öreg madarak költőterülethez való húsége között különbséget lehetett kimutatni a Régió 3 esetében függetlenül attól, hogy mely költési intervallum alapján számoltuk a területhúségeket (5. táblázat). A fiatal madarak születési helyükhöz kevésbé voltak húségesek, mint az öreg madarak költőterületükhöz a Régió 3 A-D költési intervallumok esetében. Hasonló különbséget azonban nem lehetett kimutatni a Régió 2 esetében (5. táblázat).

5. táblázat: A fiatal és öreg madarak területhez való húsége abban az esetben, ha a fogás és a visszafogás között eltelt idő 1 év. (p: szignifikancia szintje, k.a.: kevés adat, $x < 10$).

	születési helyhez húséges	diszpergáló	költőterülethez húséges	diszpergáló	<i>P</i>
Régió 1A	100 (4)	0	93,5 (72)	6,5 (5)	k.a.
Régió 1B	100 (2)	0	88,6 (39)	11,4 (5)	k.a.
Régió 1C	100 (1)	0	93,5 (29)	6,5 (2)	k.a.
Régió 1D	100 (1)	0	91,1 (41)	8,9 (4)	k.a.
Régió 2A	94,7 (308)	5,3 (17)	93,1 (325)	6,9 (24)	0,37
Régió 2B	93,0 (187)	7,0 (14)	95,8 (275)	4,2 (12)	0,17
Régió 2C	96,5 (83)	3,5 (3)	97,9 (93)	2,1 (2)	0,57
Régió 2D	95,5 (64)	4,5 (3)	95,6 (133)	4,4 (6)	0,95
Régió 3A	60,4 (104)	39,6 (68)	75,8 (263)	24,2 (84)	0,001
Régió 3B	59,8 (85)	40,2 (57)	79,2 (156)	20,8 (41)	0,001
Régió 3C	32,4 (24)	67,6 (50)	73,5 (86)	26,5 (31)	0,001
Régió 3D	28,0 (16)	72,0 (41)	72,1 (168)	27,9 (65)	0,001

Az öreg madarak költőterülethez való húségének mértékében nem tapasztalható különbség a Régió 1 és Régió 2 között, kivéve, ha a Régió 1 B költési intervallum és a Régió 2 B-C költési intervallum ok eredményeit hasonlítjuk össze (6. táblázat). Szignifikáns különbséget lehet kimutatni azonban, ha a Régió 1 és Régió 2 eredményeit hasonlítjuk a Régió 3 mind a 4 költési intervallumához. A Régió 3 esetében nem mutatható ki szignifikáns különbség abban az esetben, ha a 4 költési intervallum eredményeit vetjük össze (6. táblázat).

A fiatal madarak születési helyhez való húségében különbséget lehetett kimutatni a Régió 2 és Régió 3 között mind a 4 költési intervallum esetében akkor, ha a fogás és a visszafogás között eltelt idő 1 év volt (6. táblázat). A Régió 3 esetében a 4 költési intervallum között az alábbi

esetekben találtunk különbséget: az A költési intervallum alapján számolt születési helyhez való hűség mértéke különbözött a B intervallum alapján számolt értéktől, valamint a C költési intervallum eredménye különbözött a D költési intervallum eredményétől (6. táblázat).

6. táblázat: Szignifikancia szintek a fiatal és öreg madarak területhűsége között az egyes régiók között a különböző költési periódusok esetében, ha a fogás és a visszafogás között eltelt idő 1 év. Fiatalok: átló felett, öregek: átló alatt (p: szignifikancia szintje, k.a.: kevés adat miatt, $n < 10$).

	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.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.
Régió 1B	0,34	1	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.
Régió 1C	0,99	0,67	1	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.
Régió 1D	0,86	0,69		1	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.	k.a.
Régió 2A	0,90	0,28	0,92	0,62	1	0,41	0,5	0,79	0,001	0,001	0,001	0,001
Régió 2B	0,39	0,04	0,55	0,17	0,14	1	0,25	0,46	0,001	0,001	0,001	0,001
Régió 2C	0,14	0,02	0,23	0,06	0,079	0,35	1	0,75	0,001	0,001	0,001	0,001
Régió 2D	0,48	0,08	0,61	0,23	0,28	0,94	0,36	1	0,001	0,001	0,001	0,001
Régió 3A	0,001	0,055	0,02	0,02	0,001	0,001	0,001	0,001	1	0,91	0,001	0,001
Régió 3B	0,01	0,14	0,057	0,063	0,001	0,001	0,001	0,001	0,36	1	0,001	0,001
Régió 3C	0,001	0,04	0,017	0,014	0,001	0,001	0,001	0,001	0,62	0,24	1	0,59
Régió 3D	0,001	0,02	0,01	0,01	0,001	0,001	0,001	0,001	0,31	0,089	0,78	1

A diszperzió mértéke a fiatal korban meggyűrűzött madarak esetében az alábbiak szerint alakult: a madarak 47,3%-a (82 madár) a születési helyének 20 kilométeres körzetén belül; a madarak 68,2%-a (118 madár) a 65 kilométeres körzetén belül, valamint a madarak 82%-a (142 madár) a 100 kilométeres körzetén belül költött a gyűrűzést követő években. A madarak 18%-a (31 madár) a gyűrűzést helyétől 100-900 kilométerre került visszafogásra a gyűrűzést követő években.

Az öreg madarak költési diszperziójának távolsága egy kicsit másképpen alakul: a madarak 54,6%-át (111 madár) a gyűrűzés helyének 20 kilométeres körzetén belül, a madarak 80,7%-a (164 madár) 65 kilométeren belül; valamint a madarak 89,6%-a (182 madár) 100 kilométeren belül költött újból a gyűrűzést követő években. A madarak 10,4%-a (21 madár) a gyűrűzést helyétől 100-700 kilométerre került visszafogásra a gyűrűzést követő években.

4.2. A gödöllői Babatpusztán végzett területhűségi vizsgálatok eredményei

A 2007-2012 közötti időszakban összesen 135 nádírigót fogtunk és jelöltünk meg Babatpusztán. Az első, 2007-es évben meggyűrűzött 12 adult nádírigót a vizsgálati terület középső 5-ös számú taván fogtuk meg, ezeket a madarakat azonban még színesgyűrűvel nem jelöltük meg. Az ekkor megfogott 12 egyedből 3-at a következő években visszafogtunk, melyek közül kettőt (1 hím, 1 tojó) a visszafogáskor színesgyűrűvel is megjelöltünk. A harmadik visszafogott madár (hím) színesgyűrűvel történő jelölésére nem volt már alkalmunk, mivel ezt a madarat visszafogáskor elpusztulva (predáció áldozata) találtuk a hálóban. Így összesen 125 (81 hím, 44 tojó) megfogott nádírigóra helyeztünk fel a hagyományos fémgyűrű mellett színesgyűrűt is a 2008-2012 években.

A 2007-2012 közötti időszakban 82 öreg hím madarat, 44 öreg tojót és 9 fiatal (juvenilis vagy pullus) egyedet (összesen 135 madár, melyből 125 esetében színesgyűrűvel is történt jelölés: 76 hím, 40 tojó, 9 fiatal) fogtunk meg, a fiatalok közel felét (5 egyed) még a kirepülésük előtt a fészken gyűrűztük meg. Ezen időszak alatt 20 madarat 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. A 20 visszafogott madár közül 19 a gyűrűzés évében öregkorú volt (17 hím, 2 tojó), az egyetlen fiatalon megjelölt madarat a kikeléstől számított két éven keresztül sikeresen azonosítottunk és megfogtunk Babatpusztán költő madárként.

A 2008-2012 közötti időszakban a legkorábbi érkezést 2012. évben észleltük a 7-es számú tavon április 16-án, míg a legkésőbbi érkezést 2011-ben, amikor is két madár április 25-én érkezett vissza a 7-es és a 10-es számú tavakra. Az 5 év alatt feljegyzett legkorábbi visszaérkezés dátuma alapján elmondható, hogy a költő madarak átlagos legkorábbi visszaérkezési dátuma április 22-e volt. Az éneklő hímek érkezési dátuma alapján megfigyeltük, hogy a hímek legnagyobb része május 15-ig visszaérkezik és énekelni kezd az általa választott territóriumában, a tojók pedig a hímek érkezését követő 1-1,5 hétben érkeznek meg a vizsgálati területre.

4.2.1. A gyűrűzés sikerességének eredményei

Az évente elvégzett territórium térképezések során a 2008-2012-es időszak alatt a terepbejárások során összesen 93 territóriumot (évente 15-34) becsültünk (7. táblázat). Az évente ténylegesen megfogott- és a költési időszakban megfogás nélkül azonosított (meg nem fogott madarak száma évente) egyedszáma alapján azonban a vizsgálati időszak alatt 113 territóriumot becsültünk az éneklő hímek száma alapján (7. táblázat). Így 50-50%-os hím-tojó arányt feltételezve

(Westerdahl és mts., 2000; Hansson és mts. 2003) a 2008-2012-es években 226 öreg madár fogását vártuk. Ezen időszak alatt azonban összesen 143 öreg madarat sikerült megfognunk, mely alapján elmondhatjuk, hogy a gyűrűzés sikeressége 63,3%-os volt. Ha megvizsgáljuk ugyanezt a két ivar esetében, akkor elmondható, hogy a vizsgálati időszak alatt a vizsgálati területen költő öreg hím madarak 90,3%-át megfogluk (évente 80,0 - 97,1%), míg ugyanez csak a tojók 36,3%-ról (évente 13,3-47,6%) mondható el. Ezek az adatok a tojók jóval alacsonyabb fogási sikerességet jelzik (8. táblázat).

7. táblázat: Az évente becsült territóriumok számai, a ténylegesen megfogott madarak száma (db) és a költési időszakban meg nem fogott madarak egyedszámai (db) a 2008. – 2012. időszakban. („Fogott hím”+”Meg nem fogott hím” = adott évi territóriumok száma)

Év		3-4. tó	5. tó	6. tó	7. tó	8. tó	9. tó	10. tó	11. tó	Össz.
2008	Becsült territórium	1	3	2	1	4	1	1	2	15
	Fogott hím	0	5	1	2	5	1	1	4	19
	Meg nem fogott hím	1	0	1	0	0	0	0	0	2
	Fogott tojó	0	4	1	1	3	0	0	1	10
2009	Becsült territórium	3	3	3	2	3	1	1	2	18
	Fogott hím	4	3	2	3	6	0	3	2	23
	Meg nem fogott hím	0	0	1	0	0	1	0	0	2
	Fogott tojó	1	0	4	0	2	0	0	1	8
2010	Becsült territórium	3	3	2	3	1	0	1	1	14
	Fogott hím	3	2	3	2	1	0	0	1	12
	Meg nem fogott hím	0	1	0	1	0	0	1	0	3
	Fogott tojó	0	0	1	1	0	0	0	0	2
2011	Becsült territórium	2	4	2	5	2	1	1	1	18
	Fogott hím	2	3	2	4	1	1	1	1	15
	Meg nem fogott hím	0	1	0	1	1	0	0	0	3
	Fogott tojó	2	2	0	2	0	0	0	0	6
2012	Becsült territórium	6	5	3	8	1	1	3	1	28
	Fogott hím	7	7	4	9	1	1	2	2	33
	Meg nem fogott hím	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	Fogott tojó	2	1	4	7	1	0	0	0	15

A 2007-2012 közötti időszakban a megjelölt öreg madarak 15,1%-át (19 madár) visszafogluk a vizsgálati területen, vagy annak 10 kilométeres körzetében (9. táblázat). Az előző vizsgálatokban láthattuk, hogy lényegesen kevesebb tojót sikerült megfognunk munkánk során. Ezt figyelembe véve elmondhatjuk, hogy a vizsgálati időszak alatt meggyűrűzött öreg hím madarak 20,7%-át (17 madár), míg az öreg tojók mindössze 4,5%-át (2 madár) fogtuk vissza a Babatpusztán, vagy annak 10 kilométeres környékén (9. táblázat).

8. táblázat: A becsült- és a megfogott egyedszámok a két ivar esetében (db).

Év	Becsült hím	Megfogva hím	Arány	Becsült tojó	Megfogva tojó	Arány
2008	21	19	0,905	21	10	0,476
2009	25	23	0,920	25	8	0,320
2010	15	12	0,800	15	2	0,133
2011	18	15	0,833	18	6	0,333
2012	34	33	0,971	34	15	0,441
Össz.	113	102	0,903	113	41	0,363

9. táblázat: A fogott (F) és a visszafogott (VF) öreg hím és tojó madarak egyedszámjai (db), valamint a ténylegesen Babaton (VF Babaton) visszafogott madarak száma (db) a 2008-2012 időszakban.

	F összesen	VF egyed	VF egyed/F	VF Babaton	VF Babaton/F
Öreg hím	82	17	0,207	15	0,183
Öreg tojó	44	2	0,045	2	0,045
Öreg összesen	126	19	0,151	17	0,135

4.2.2. Öreg madarak költőterülethez való hűségének vizsgálata

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 megvizsgáljuk ugyanezt a két ivarra lebontva, akkor elmondhatjuk, hogy az öreg hímek 18,3%-a (15 madár), míg az öreg tojók 4,5%-a (2 madár) volt hűséges előző évi költőhelyéhez (9. táblázat). A költési diszperzió jelenségét csak az öreg hím madarak esetében lehetett kimutatni, a meggyűrűzött madarak 2,4%-a (2 madár) a vizsgálati terület 10 kilométeres környezetében választott költőhelyet a gyűrűzést követő években.

Ha a madarak költőterülethez való hűségét a ténylegesen visszafogott madarak száma és azok visszafogási helyei alapján tekintjük, és figyelmen kívül hagyjuk a teljes gyűrűzött egyedszámot, akkor egészen más kép körvonalazódik (korábban bemutatott „második számítási módszernek” megfelelően). Vizsgálataink során a visszafogott 19, a gyűrűzéskor öregkorú madárnak összesen 31 visszafogási eseményét (rekord) figyeltük meg. A visszafogott madarak közül 6 egyed több éven keresztül (2-3 év) visszatért költeni a vizsgálati területre, vagy annak 10 kilométeres körzetében található egyéb költőhelyekre. Az összesen 31 öreg korú madártól származó

visszafogás 90%-a (28 visszafogás) Babatpusztán történt visszafogás volt, így ezek a madarak hűségesek voltak az előző évi költőterületükhöz (10. táblázat). A visszafogott tojók (2 tojó 2 visszafogási eseménye) mindegyikét Babatpusztán fogtuk meg, így elmondhatjuk, valamint az öreg hím madarak 90%-a (26 visszafogás) hűséges volt az előző évi költőterületéhez, míg 10%-uk (2 madár 3 visszafogása) költési diszperziót mutatott.

10. táblázat: A visszafogások megoszlása a Babaton és annak 10 kilométeres körzetében történt visszafogás tekintetében. (rekord = visszafogási esemény)

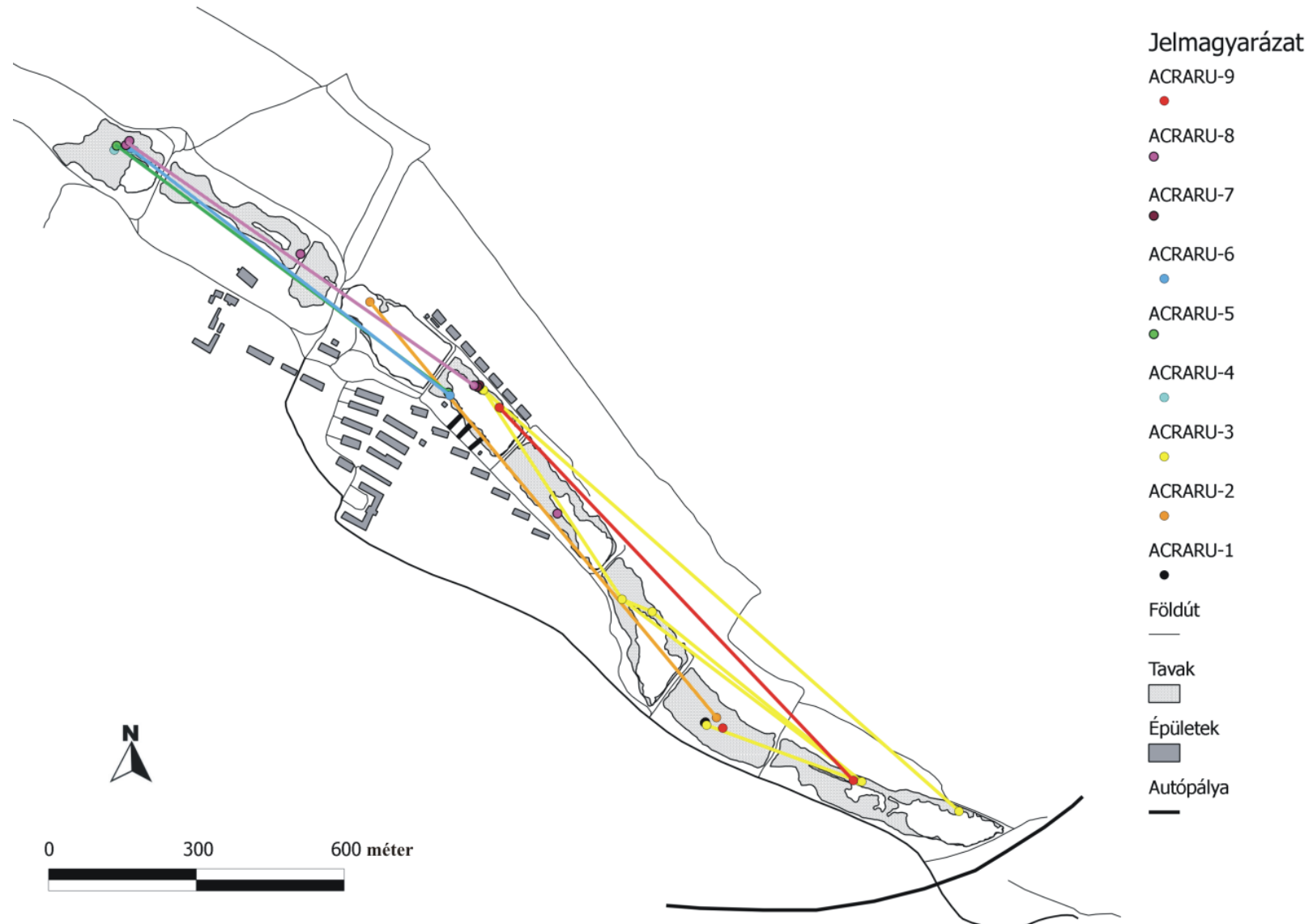
	VF rekord	VF Babaton	VF nem Babaton	VF Babaton/VF rekord
Öreg hím	29	26	3	0,90
Öreg tojó	2	2	0	1,00
Öreg összesen	31	28	3	0,90

A vizsgálati terület 10 kilométeres körzetében 2 madár 3 visszafogási eseményét figyeltük meg, melyek közül a Domony II-es számú tavon megfigyelt hím madár azt követően, hogy elhagyta a vizsgálati területet (Babatpuszta) két éven keresztül ugyanezt a 3,5 kilométerre lévő tavat választotta költőhelyéül. A másik hím madár a 2008-as gyűrűzését követően újra csak 2012-ben került kézre (megfogta: Kerényi Zoltán 2012. május 17-én) a Babatpusztától 8,8 kilométerre fekvő veresegyházi bányatavon. A 2009. – 2011. közötti időszakból azonban nincs információnk a madár költéséről és annak pontos helyéről.

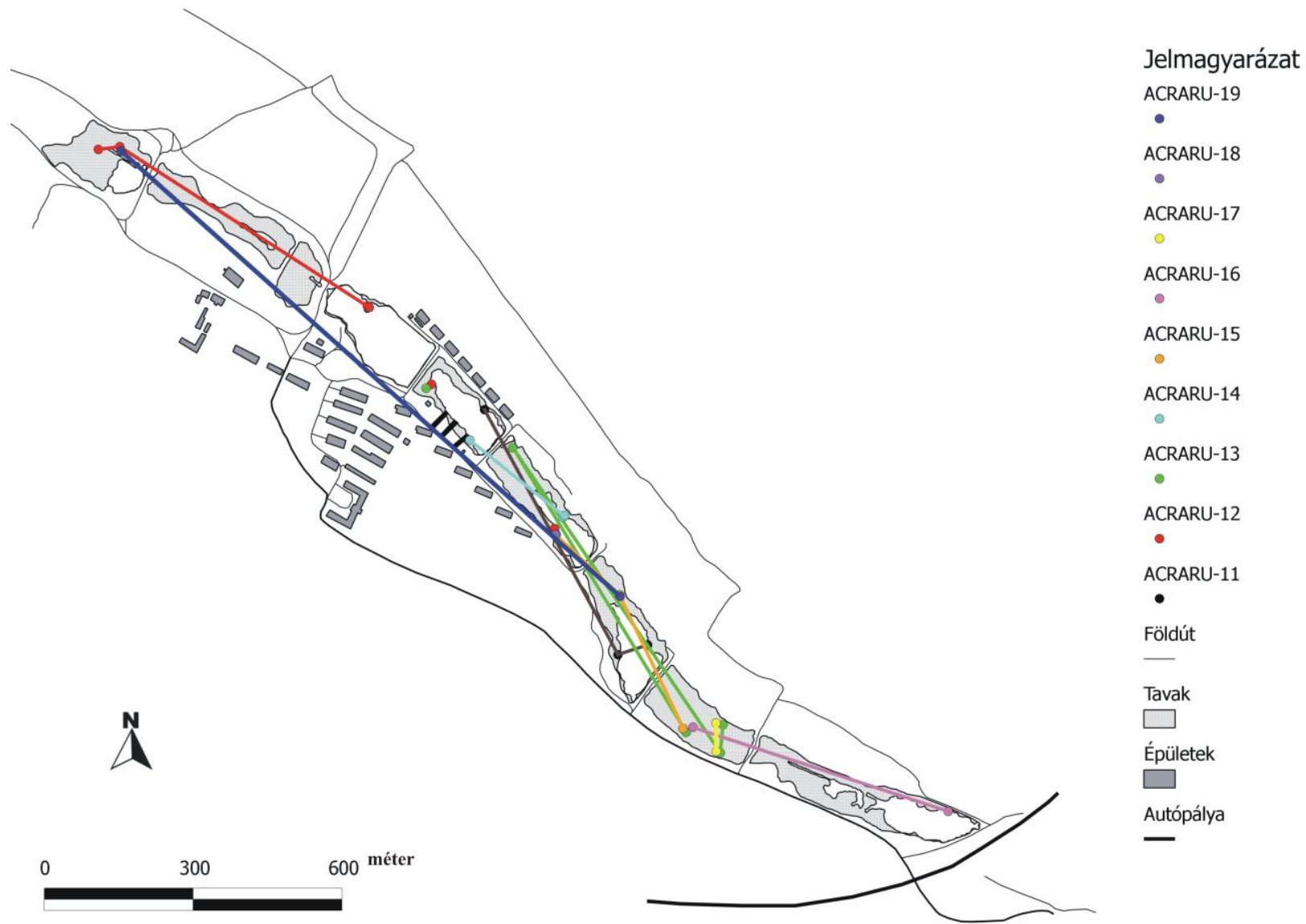
Az évente meggyűrűzött madarak száma, valamint a visszafogások alapján megvizsgáltuk a MARK 7.1 programban az élve visszafogás-, valamint a hűségesség valószínűségét. Annak a valószínűsége, hogy egy madarat a következő években élve visszafogjunk, vagy megfigyeljünk (p), átlagosan 49,2%-os volt. Emellett annak a valószínűsége, hogy egy élve visszatérő madár ugyan oda térjen vissza (F), átlagosan 81,2%-os volt.

4.2.3. A territóriumváltás vizsgálata

A 2007-2012 közötti időszakban meggyűrűzött és az azt követő években legalább egyszer visszafogott, a gyűrűzéskor öregkorú 19 madárnak összesen 31 visszafogási eseményét (rekord) jegyeztük fel a vizsgálati területen, illetve annak 10 kilométeres körzetében. A meggyűrűzött 19 öregkorú madár közül 2 esetében költési diszperziót figyeltünk meg. Így a territóriumváltások vizsgálata során a 17, gyűrűzéskor öregkorú madár 28 visszafogási eseményével (26 hím, 2 tojó) tudtunk számolni (7-8. ábra).

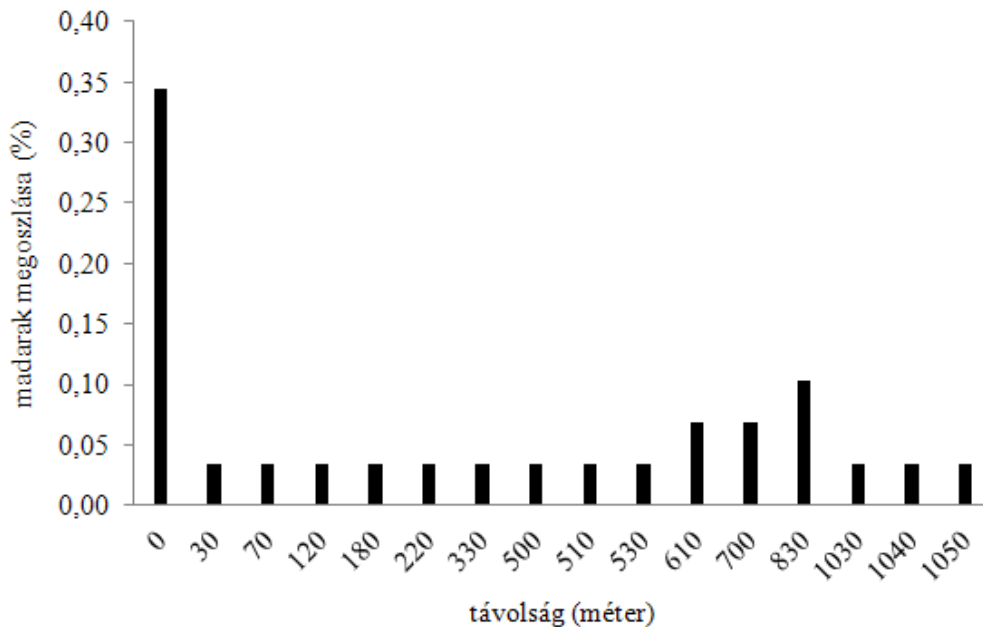


7. ábra: A meggyűrűzött és visszafogott madarak elfoglalt territóriumai a gyűrűzés és az azt követő években (a madarak kódjai: ACRARU 1-9; a pontok az egyes madarak territóriumait jelzik az egyes években, a vonalak ugyanazon madár évenként különböző territóriumait kötik össze).



8. ábra: A meggyűrűzött és visszafogott madarak elfoglalt territóriumai a gyűrűzés és az azt követő években (a madarak kódjai: ACRARU 11-19, a pontok az egyes madarak territóriumait jelzik az egyes években, a vonalak ugyanazon madár évenként különböző territóriumait kötik össze).

A visszafogott madarak átlagosan az előző évi territóriumuk 380 méteres (30-1050 méter) körzetében foglaltak újból territóriumot a következő évi visszatérésük során (9. ábra). A két tojó madár az előző évi territóriumuk közvetlen közelében kerültek újból kézbe. Így az öreg hím madarak átlagosan az előző évi territóriumuktól 409 méterre foglaltak újból költési territóriumot (7-8. ábrák).



9. ábra: A Babatpusztán visszafogott madarak megoszlása az x és $x+1$ évben választott territóriumuk közötti távolság (légvonalban) tekintetében.

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 territóriumuk minden esetben szabad volt a madár első érkezésekor (11. táblázat).

11. táblázat: A 2007-2012 között Babatpusztán visszafogott öreg hím madarak előző évi territóriumának esetleges foglaltságának megoszlása.

	Előző évi territóriumuk	Visszafogási esemény	Összes visszafogás	Arány
Territóriumhű	szabad	8	26	0,308
Territóriumhű	foglalt	0	26	0,000
Diszpergáló	szabad	6	26	0,231
Diszpergáló	foglalt	12	26	0,462

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. Így a hímek további 33,4%-a (6/18 hím) annak ellenére hagyta el előző évi territóriumának közvetlen közelét, hogy ott még hím nem énekelt, így nem tekinthető foglalt territóriumnak abban az évben (11. táblázat).

Az esetek mindössze 3,6%-ában (1/28 madár, 1/2 visszafogott tojó) fordult elő az, hogy egy madár előző évi territóriumának közvetlen környezetében visszatérésének/megfigyelésének első időpontjában már volt éneklő hím, ám ez a madár mégis előző évi territóriumának közvetlen közelében költött abban az évben. Megjegyeznénk, hogy ebben az esetben egy olyan madárról van szó, melyet a territóriumában láttunk a nád alsó zónájában mozogni, ám pontosan még nem tudtuk az első alkalommal azonosítani a színesgyűrűje alapján (a 3 színből csak kettőt tudunk biztosan azonosítani), azonban később kiderült, hogy tojó madárról van szó. Érdekességként megjegyeznénk, hogy ez olyan különleges eset volt, mely esetében olyan hím és tojó állt párba, melyek a megelőző évben „szomszédok” voltak (ugyanazon a tavon lévő két territóriumában költő párok).

4.3. A nádirigó vonulásával és a lehetséges dél-afrikai telelőterülettel kapcsolatos genetikai vizsgálatok eredményei

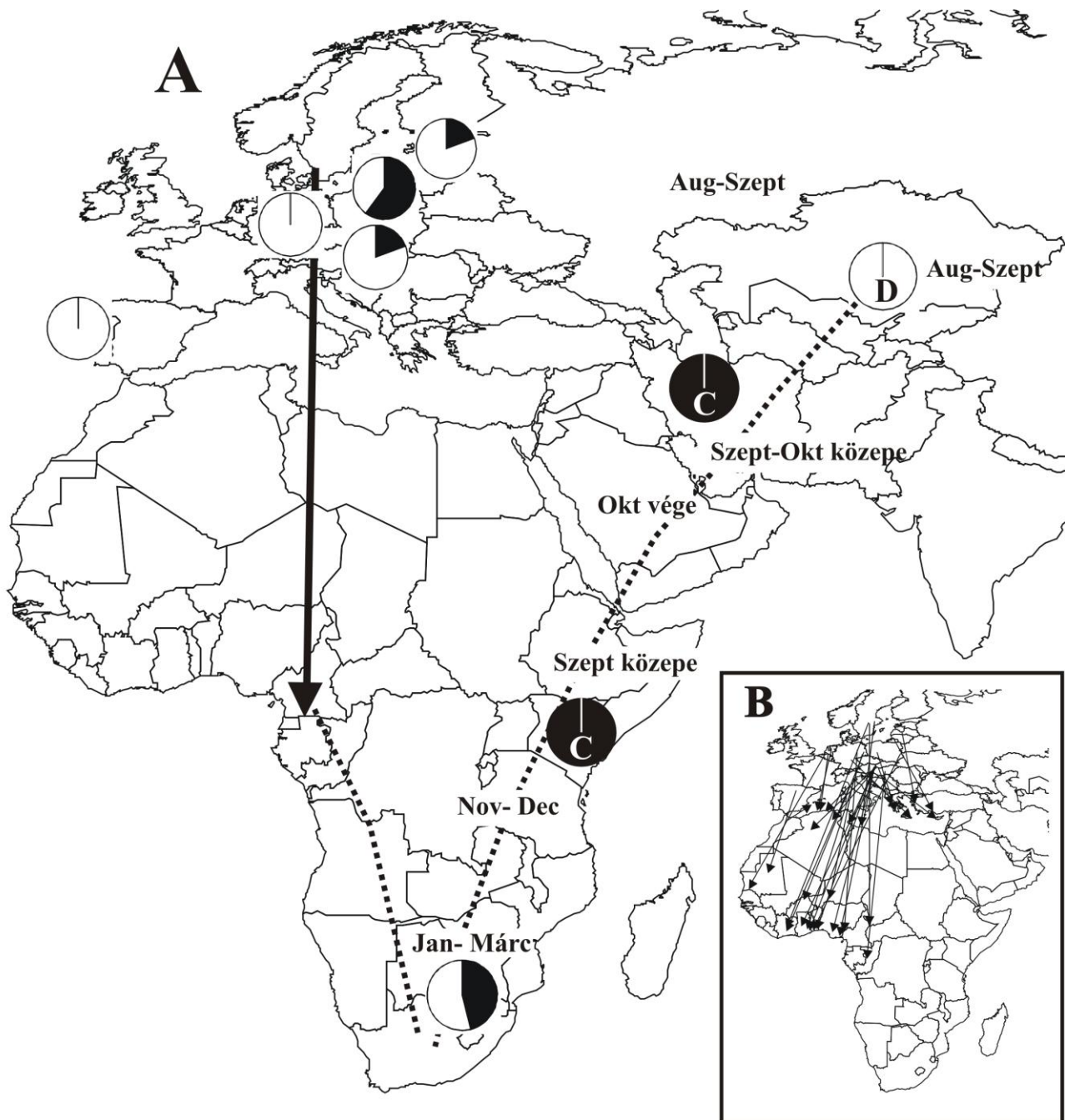
A genetikai vizsgálatok során az mtDNS kontroll régió II D-loop szakaszának 492 bázispár hosszúságú szakaszát szekvenáltuk meg 146 madár esetében, melyek öt európai költő és egy dél-afrikai telelő populációból származtak. Összesen 51 különböző haplotípust lehetett megkülönböztetni a mintákban, a haplotípus diverzitás (Hd) nagysága 0,912, míg a nukleotid diverzitás (π) 0,00746 volt (12. táblázat). A 492 bázispár hosszúságú szakasz a 146 mintában 46 polimorf helyet tartalmazott, melyek közül 20 bizonyult filogenetikai szempontból informatívnak („parsimony informative sites”). A gamma eloszlás („gamma distribution”) nagysága a teljes mintában a becslések szerint 0,05.

12. táblázat: A főbb genetikai vizsgálatok eredményeinek összefoglaló táblázata. (n: minták száma; h: haplotípusok száma; Hd: haplotípus diverzitás; π : nukleotid diverzitás)

Ország	n	h	Hd	π	Keleti csoport aránya
Portugália	10	8	0,95556	0,00351	0,00
Németország	10	7	0,91111	0,00516	0,00
Lengyelország	15	11	0,95238	0,00939	0,60
Oroszország	10	5	0,80000	0,00634	0,20
Magyarország	88	31	0,89342	0,00687	0,19
Dél-Afrika	13	8	0,85897	0,00958	0,46
Összesen:	146	51	0,912	0,00746	0,23

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%-nak bizonyult. A „mismatch distribution” eloszlásában két egyértelmű csúcsot 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 súlyozatlan átlagos páronkénti különbség (k: „unweighted mean pairwise difference”) nagysága 3,658 volt.

A keleti haplotípusok aránya az összes mintában 23% volt, melyek közül a portugál és a német mintákban keleti haplotípusokat nem lehetett kimutatni. Nem találtunk tisztán keleti típusú populációkat sem az európai költő, sem a dél-afrikai telelő populációban, azonban a legmagasabb keleti típusú arányt (60%) a lengyelországi költő populációban lehetett kimutatni (10/A. ábra).

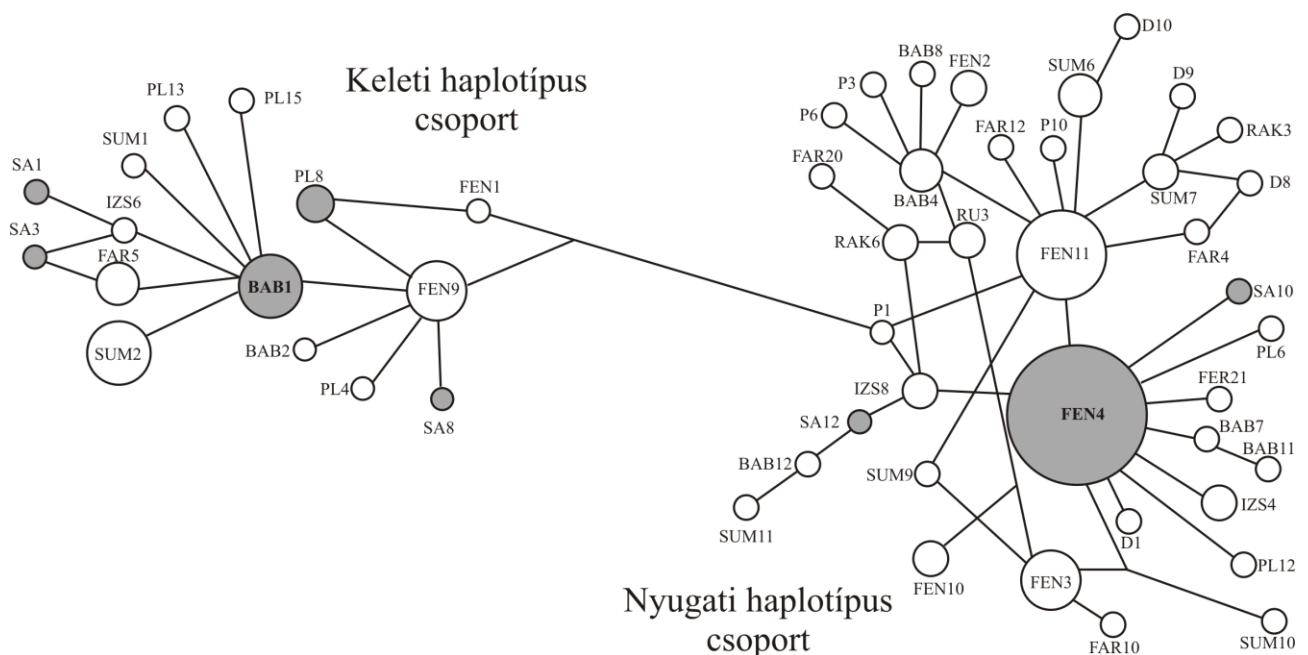


10. ábra: A: A keleti és a nyugati haplotípusok megoszlása az egyes populációkban. (A C és D kördiagramok Bensch és Hasselquist (1999) munkájának eredményei). B: Az EURING Adatbázis fogás-visszafogási adatait mutatják be. (Folytonos nyíl: széles frontú vonulás; pontozott vonal: feltételezett vonulási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

A magyar és az orosz mintákban az aránya lényegesen alacsonyabb (19-20%) volt. Mind a nyugati, mind pedig a keleti haplotípusokat meg lehetett figyelni a dél-afrikai telelő populációban közel 50-50%-os arányban (10/A. ábra).

Ha megvizsgáljuk az EURING Adatbank fogás és visszafogási adatait láthatjuk, hogy a legdélebbi megkerülés Afrikában az Egyenlítőtől 5°-ra délre fekvő területről származik (10/B. ábra). A 10/B. ábrán láthatjuk, hogy a közép Európai területeken meggyűrűzött madarak visszafogási adatainak nagy része nyugat- és közép- Afrikából származnak, azonban az Afrika keleti részén fekvő területekről származó visszafogási adatok hiányosak.

Összehasonlítottuk a dél-afrikai telelő populációban megtalálható haplotípusokat az európai költő populációkban megtalálható haplotípusokkal (11. ábra). Megállapítható, hogy a dél-afrikai populációban megfigyelhető 7 nyugati haplotípus közül 5 haplotípus megegyezik az európai költő populáció leggyakoribb FEN4 számú haplotípusával. A fennmaradó 2 nyugati haplotípust csak a dél-afrikai populációban lehetett megfigyelni. A két nyugati haplotípus szorosan kapcsolódik a közép európai populációk haplotípusaihoz: az SA12 számú dél-afrikai haplotípus a BAB12 (1 bp tranzíció; csak babati mintában) és az IZS8 számú (1 bp tranzíció és 1 bp transzverzió; csak Izsáki mintában) haplotípusok között található a „Median-joining network” ábráján (11. ábra).



11. ábra: A haplotípusok „Medián-joining network” ábrája. (szürke körök jelzik azokat a haplotípusokat, melyek a dél-afrikai telelő populációban is kimutathatóak).

A dél-afrikai mintában kimutatható 6 keleti haplotípus csoportba tartozó minta közül kettő megegyezett a BAB1 számú haplotípussal, melyet csak a magyarországi mintákban (Babatpuszta, Izsák, Rakamaz és Dávod) lehetett megfigyelni (11. ábra). A további 4 keleti haplotípusból egyet a

dél-afrikai populáción kívül csak a lengyelországi populációból származó mintában (PL8) lehetett megfigyelni. A fennmaradó 3 haplotípust a dél-afrikai populációra volt tipikus, az SA1 és SA3 típusok az IZS6 és FAR5 magyarországi populációkban megtalálható típusoktól 1-1 bázispár eltérést (tranzíció) mutattak. A két utóbbi haplotípus viszont attól a BAB1 haplotípustól mutat 1-1 bázispár különbséget (tranzíció), melyet a két dél-afrikai mintán kívül csak a magyarországi populációkban lehetett kimutatni (11. ábra). Végül elmondható, hogy az SA8 számú haplotípus a FEN9 haplotípussal mutatott rokonságot (1 bp tranzíció, 11. ábra), mely a magyarországi költő populációkon kívül a lengyelországi és az oroszországi populációkban is megtalálható 3,4, 13,3 és 10%-os arányban.

4.4. Hazai költő nádírigó populációk genetikai differenciálódásának vizsgálati eredményei

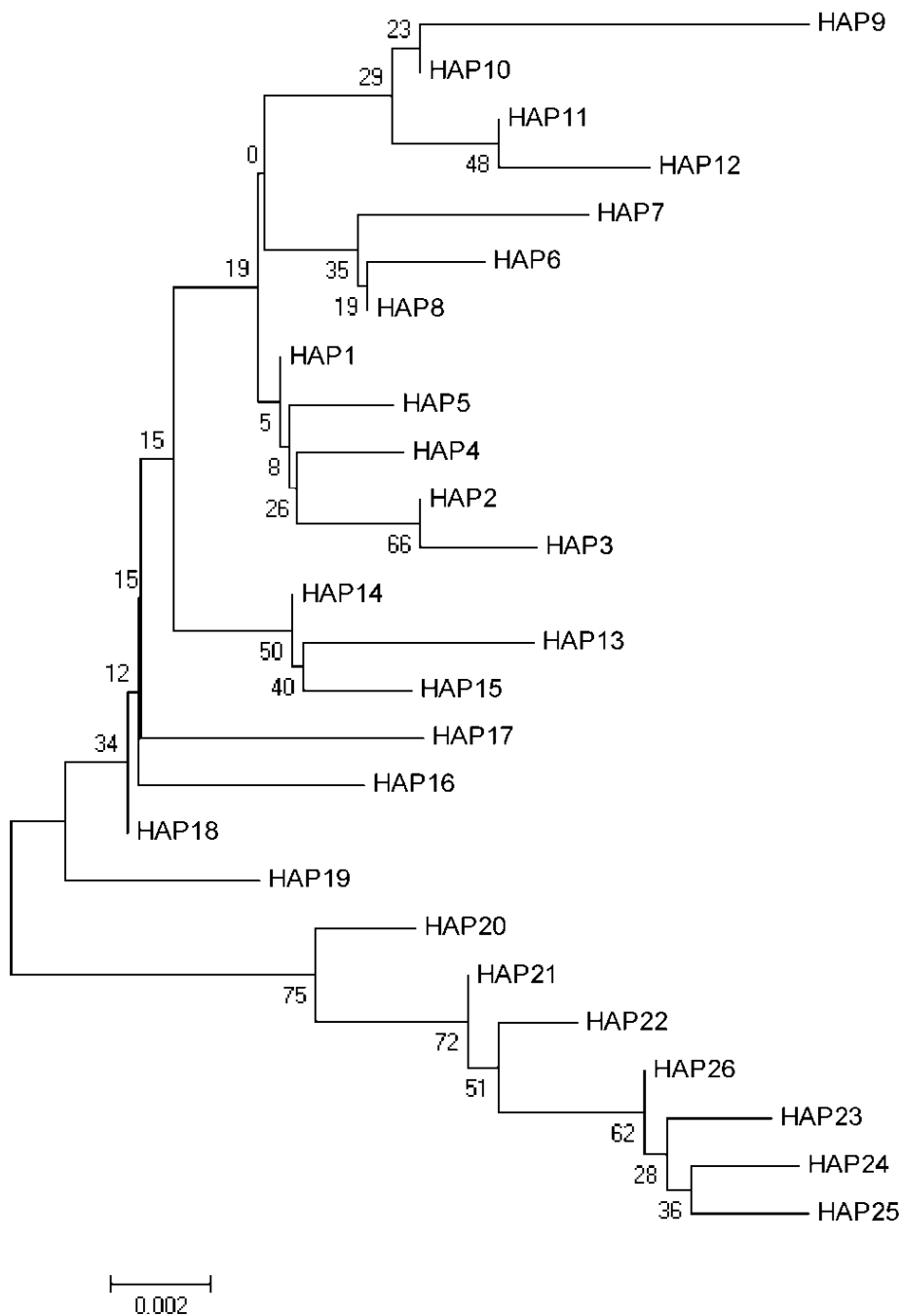
A vizsgálatok során az mtDNS kontroll régió II D-loop szakaszának 492 bázispár hosszúságú szakaszát szekvenáltuk meg 68 madár esetében, valamint vizsgáltuk 11 mikroszatellita lokusz polimorfizmusát 51 madár esetében, mely madarak 5 magyarországi költő populációból származtak (13. táblázat). A 68 mintában összesen 26 különböző haplotípust lehetett elkülöníteni, a heterozigócia (H_d) 0,885, a nukleotid diverzitás (π) nagysága pedig 0,00082 volt a teljes mintában. A 26 haplotípus összesen 28 polimorf helyet (S) tartalmazott az átlagos nukleotid számban tapasztalt különbség (k) pedig 3,187 volt. A mikroszatellita DNS esetében a lokuszonkénti átlagos allélszám 4,18-4,9 között változott az 5 költő populációban, a legmagasabb értéket pedig a nyugati haplotípus csoportba tartozó madarak esetében lehetett kimutatni (13. táblázat). Az 51 madár közül 22 tojó madár volt.

13. táblázat: Az mtDNS és a mikroszatellita DNS alapján készített populációgenetikai vizsgálatok eredményei. (n: minták száma, H haplotípusok száma, S: polimorf helyek száma, H_d : haplotípus diverzitás, π : nukleotid diverzitás, keleti csop.: keleti csoport aránya/összes minta; H_o : észlelt heterozigócia, H_E : becsült heterozigócia)

Hely	mitokondriális DNS						mikroszatellita DNS			
	n	H	S	H_d	π	keleti csop.	n	átl. allél/lokusz	H_o	H_E
Farmos (FAR)	21	10	10	0,86	0,00624	0,14	10	4,90	0,53	0,58
Babatpuszta (BAB)	13	8	12	0,93	0,00837	0,23	11	4,81	0,42	0,53
Izsák (IZS)	13	9	9	0,88	0,00569	0,15	10	4,18	0,52	0,50
Fenekpuszta (FEN)	11	7	16	0,87	0,00612	0,18	10	4,27	0,49	0,53
Rakamaz (RAK)	10	7	11	0,93	0,00753	0,20	10	4,18	0,52	0,51
nyugati csoport	56	19	18	0,82	0,00363	0,00	29	7,18	0,46	0,62
keleti csoport	12	7	7	0,87	0,0033	1	7	3,54	0,48	0,56

Az mtDNS szekvenciák esetében két nagy haplotípus csoportot lehetett elkülöníteni. A nyugati haplotípus csoportba 56 mintát lehetett besorolni, míg a keleti haplotípus csoportba 12 mintát (17,6%, 13. táblázat). A legmegbízhatóbb filogenetikai fa modell tesztjének eredményeként a HKY+G modellt használtuk a filogenetikai fák szerkesztéséhez, mely során a gamma eloszlás értékének alapparamétere 0,05 volt („the estimated value of the shape parameter for gamma distribution”). A szomszédösszevonó filogenetikai fán a 26 különböző haplotípus (GenBank:

JQ679445.1; JX853987-JX854011) szinten két nagy csoportra oszlott (lásd korábban: keleti és nyugati haplotípus csoport), mely esetében a bootstrap értéke 75 volt (12. ábra).



12. ábra: A szomszédösszevonó módszerrel („Neighbour-joining tree”) készített filogenetikai fa. (HKY+G módszer, gamma paraméter értéke: 0.05, HAP: haplotípusok)

Az mtDNS F_{st} , D_{st} és G_{st} értékei alapján nem lehetett megfigyelni genetikai differenciálódást az 5 magyarországi költő populáció esetében (14. táblázat).

14. táblázat: A páros Fst értékek az 5 magyarországi és a 4 európai költő populáció esetében. (“—“: nem lehetett kiszámolni; alsó diagonális: mtDNS alapján; felső diagonális: mikroszatellita DNS alapján; vastagon szedve: szignifikáns értékek).

F_{st}	Portugália	Németország	Lengyelország	Oroszország	Farmos	Babatpuszta	Izsák	Fenekpuszta	Rakamaz
Portugália		—	—	—	—	—	—	—	—
Németország	0,11738		—	—	—	—	—	—	—
Lengyelország	0,31834	0,25610		—	—	—	—	—	—
Oroszország	0,11508	0,01408	0,14387		—	—	—	—	—
Farmos	0,12513	-0,00443	0,19731	0,02103		0,16382	0,04959	0,18629	0,02932
Babatpuszta	0,07768	0,01475	0,20455	0,02130	-0,00917		0,22554	0,05922	0,21546
Izsák	0,08120	-0,00096	0,10665	-0,02447	-0,02576	-0,04877		0,26258	0,02793
Fenekpuszta	0,10820	0,01506	0,17757	-0,00792	-0,05060	-0,01707	-0,03477		0,23325
Rakamaz	0,08389	0,01628	0,08237	-0,02357	-0,02634	-0,06574	-0,05004	-0,03502	

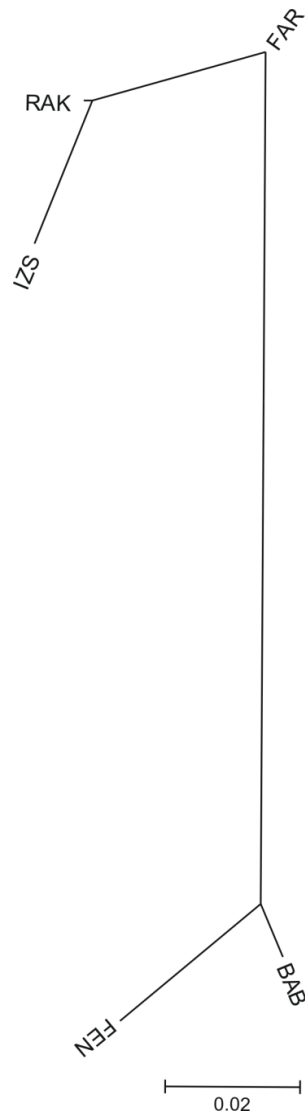
Szignifikáns különbséget lehet azonban kimutatni néhány esetben az európai költő populációk, valamint az európai és magyarországi költő populációk között az mtDNS F_{st} értékeiben. Portugália különbözött mind a 3 európai költő populációtól (Németország, Lengyelország, Oroszország), valamint két magyarországi populációtól (Rakamaz és Farnos). A lengyelországi populáció különbözött minden európai és magyarországi populációtól kivéve a rakamazi populációt (14. táblázat).

A mikroszatellita vizsgálatokra kiválasztott 51 madárból 36 esetében mtDNS szekvencia adatokkal is rendelkezünk, melyek közül a keleti haplotípus csoportba összesen 7 madár (19,4%) mintája tartozott, mely arány közel azonos az összes magyarországi mintában tapasztalt keleti haplotípus csoport megoszlásával (17%). A 11 mikroszatellita lokusz (15. táblázat) esetében az allélok száma 2 és 17 között, az egyedi allélok száma pedig 0 és 6 között változott (15. táblázat). Az egyedi allélok átlagos gyakorisága (p_1) 0,066 volt. Az Ase7 lokusz egyetlen egyedi allélja, valamint az Aar3 lokusz két különböző egyedi allélja csak a keleti haplotípus csoportra volt jellemző. Számos olyan egyedi allélt találtam az Ase9, az Ase18, az Aar5, az Aar3, az Sjr4, az Ase11 és a G61 lokuszokon, melyek csak a nyugati haplotípus csoportra voltak jellemzőek.

15. táblázat: A vizsgálatok során használt 11 mikroszatellita lokusz jellemzése. (*: saját mintán szekvenálva; jelölés nélküli szekvenciák forrásai: Hansson és mts., 2000, Richardson és mts., 2000)

Lokusz	Ismétlődő szekvencia	Allélok	Fragment	Egyedi	F_{st}
		száma	hossza (bp)	allélok (db)	
ase9	(CA) ₁₅	17	110-160	6	0,047
ase18	(AC) ₇ *	3	170-182	0	0,066
aar3	(CA) ₇ AA(CT) ₆ CA(CT) ₁₂	13	184-242	6	0,062
aar8	(CA) ₁₇ (GA) ₇	6	103-113	2	0,033
sjr4	(GA) ₅	4	118-124	2	0,071
aar5	(AC) ₁₃ *	10	69-91	2	0,071
aar2	(GT) ₁₀ *	3	127-131	1	0,794
ase7	(GA) ₁₁ *	6	113-123	1	0,230
ase46	(CA) ₂ GA(CA) ₅ GA(CA) ₂ GA(CA) ₈ *	2	249-251	0	0,097
ase11	(GT) ₂₆ *	13	130-162	1	0,146
g61	(CA) ₁₂ *	10	134-162	3	0,065

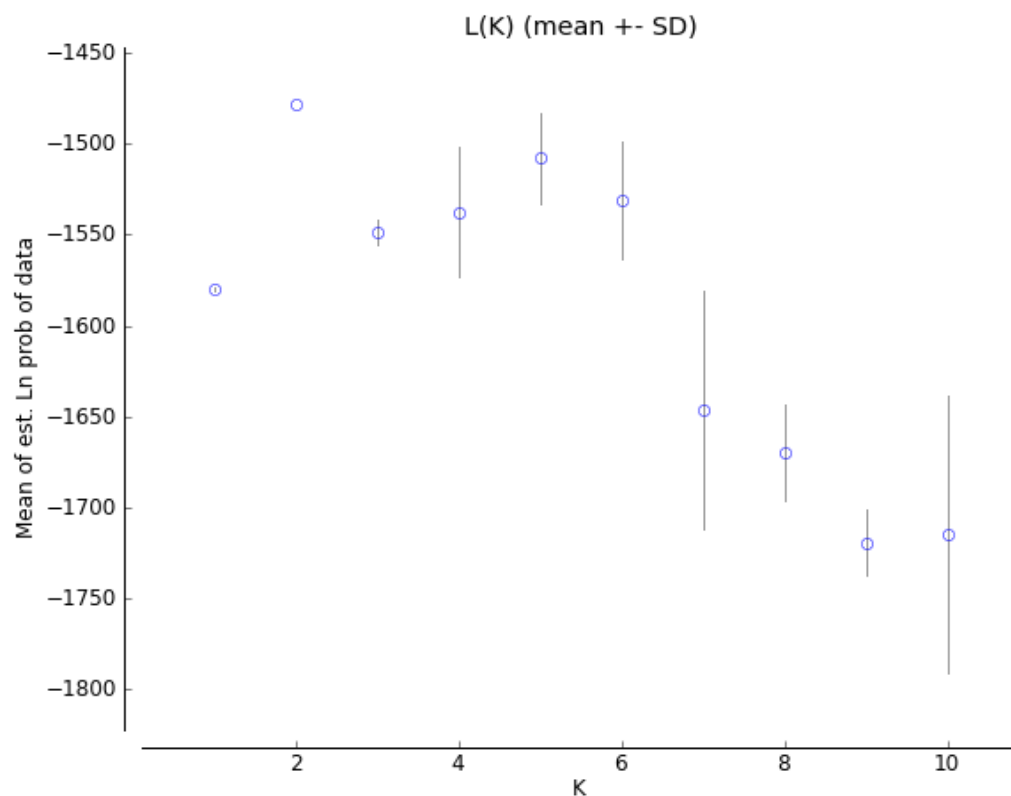
Az Aar2 lokusz monomorfnek bizonyult az izsáki és a rakamazi populációban, az Ase46 lokusz pedig az izsáki és a fenépusztai populációban. A teljes mintára számolt fixációs index (F_{st}) 0,124 volt ($p < 0,001$). Az 5 magyarországi költő populációban a fixációs indexek (F_{st}) páros összehasonlításakor 10-ből 6 esetben találtunk szignifikáns különbséget, mely a populációk közötti genetikai differenciálódást jelzik (lásd korábban: 14. táblázat). Az F_{st} értékek alapján elvégeztük a szomszédösszevonó filogenetikai fa elemzést („Neighbour-joining tree”), mely két csoportra (Farnos-Rakamaz-Izsák, Babatpuszta-Fenépuszta) bontotta az 5 költő populációt (13. ábra). Az ugyanazon az ágon lévő populációk közötti F_{st} értékek tekintetében nem találtunk különbséget, a két ágon lévő populációk között viszont igen (14. táblázat).



13. ábra: Szomszédösszevonó filogenetikai fa („Neighbour-joining tree”) a mikroszatellita DNS F_{st} értékei alapján.

A páros F_{st} összehasonlításokat többféle populáció összevonással, valamint különböző párosításban is elvégeztük. Korábban említettük, hogy 36 madár esetében az mtDNS szekvenciája ismeretében meg tudtuk határozni a két haplotípusba (keleti, illetve nyugati haplotípus csoport) sorolhatóságukat. Az így kialakított két csoport esetében is lefuttattuk analízisünket, aminek eredménye az volt, hogy ilyen keleti-nyugati haplotípus csoportra felosztott formában nem mutatható ki különbség az F_{st} értékében ($F_{st}=0,00288$, $p=0,64796\pm 0,0055$). Szintén vizsgáltuk az esetleges különbséget abban az esetben is, ha az 5 megvizsgált populációt a filogenetikai fa elemzése során kapott két csoportnak megfelelően vonjuk össze (csoport 1: Farnos-Rakamaz-Izsák, csoport 2: Babatpuszta-Fenekpuszta). Ebben a formában szignifikáns különbséget lehetett kimutatni a két csoport között ($F_{st}=0,19086$, $p<0,001$). Próbálkoztunk az 5 populáció földrajzi elhelyezkedése alapján kelet-nyugat, valamint észak-dél irányban való 3 részre osztásával is különböző variációkban. A kelet-nyugati irányú bontás esetében az alábbi populáció összevonási variációkat teszteltük: 1) kelet: Rakamaz, közép: Farnos-Babatpuszta-Izsák, nyugat: Fenékpuszta; 2) Kelet: Farnos-Rakamaz, közép: Babat-Izsák, nyugat: Fenékpuszta. Mindkét variáció esetében a páros összehasonlítások során szignifikáns genetikai differenciálódást lehetett kimutatni. Az észak-dél irányú felosztás esetében az alábbiakat teszteltük: 2) észak: Rakamaz, közép: Farnos-Babatpuszta, dél: Fenékpuszta-Izsák (a déli és középső populációk közötti páros F_{st} kivételével mindegyik szignifikáns eltérést mutatott); 2) észak: Rakamaz-Babatpuszta, közép: Farnos, dél: Izsák-Fenekpuszta (a déli és északi populációk csoportok közötti páros F_{st} kivételével mindegyik szignifikáns eltérést mutatott). Ezen felosztások esetében a probléma az volt, hogy mivel 5 populációt kívántunk 3 csoportra felosztani, így minden esetben volt olyan csoport, ami csak 1 populációt és ebből kifolyólag csak 10-11 mintát tartalmazott, melyet 20-30 mintához hasonlítottunk. A probléma kiküszöbölése érdekében az 51 mintát a populációk kelet és nyugat irányú 3 részre bontása során random osztottuk fel többféle párosításban, majd teszteltük a differenciálódás nagyságát. A két szélső populáció esetében (Fenekpuszta és Rakamaz) nem volt szükség felosztásra, ám a 3 közép-magyarországi populációt kellett összevonnunk és random felosztottuk úgy, hogy a végeredményben 3 egyenlő mintaszámú csoportot képezzünk a tesztelésekhez. Összesen 6 ilyen random variációt teszteltünk, melyek mindegyike esetében közel ugyanazokat az eredményeket kaptuk, miszerint a középső és a nyugati populációk között az $F_{st}=0,01689$ ($p=0,25275\pm 0,0039$); középső és keleti populációk között az: $F_{st}=0,07430$ ($p=0,00129\pm 0,0004$); valamint a nyugati és keleti populációk között az $F_{st}=0,06945$ ($p=0,00188\pm 0,0004$). Természetesen az egyes variációk az értékekben kissé különböztek, ám a szignifikanciák minden esetben megegyeztek.

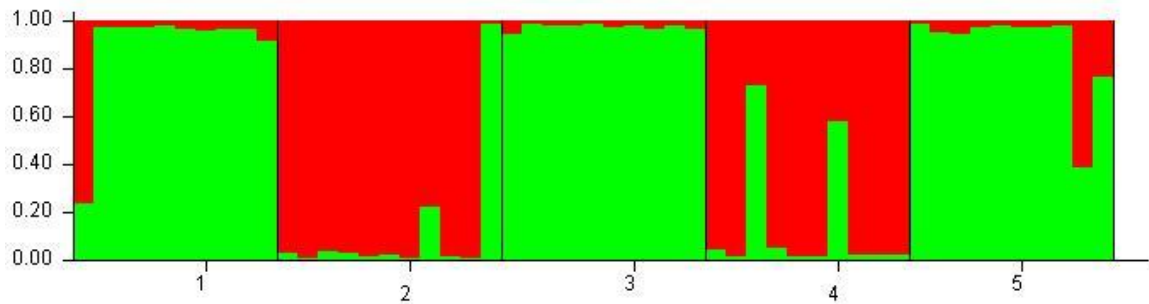
A mikroszatellita lokuszok alapján a genetikai klaszterek számát és összetételét a STRUCTURE programcsomaggal is megvizsgáltuk. Első lépésben szimulációkat indítottunk a K érték teszteléséhez, melyek során az INFERALPHA értéke 1 volt. Az „Ancestry model” esetében „no admixture” és „Use Admixture” model esetében is indítottunk szimulációt, melyek során a „Burnin period” és az „MCMC” is többféle variációban került beállításra (összesen 26 szimuláció különböző beállítási variációkban). A szimuláció eredményeit „Structure Harvester” programmal összegeztük, mely alapján megállapítható, hogy két genetikai klaszter (K=2) mutatható ki a teljes mintában (14. ábra).



14. ábra: A K érték (genetikai klaszterek száma) tesztelésének eredménye a Structure Harvester programban

A K érték megállapítását követően a végső szimuláció esetében az alábbi paraméterek kerültek beállításra, melynek eredménye a 4. ábrán látható:

- „Burnin”: 1000; „MCMC”: 1000000
- „Use admixture model”; „Alpha value”: 1.
- „assumed population” (K): 2



15. ábra: A STRUCTURE program eredménye (a két genetikai klaszter piros és zöld színnel van jelölve; 1=Farmos; 2=Babatpuszta; 3=Izsák; 4=Fenekpuszta; 5=Rakamaz)

A STRUCTURE program eredményei (4. ábra) alapján is látható, hogy a mintákban két genetikai klasztert lehetett kimutatni, hasonlóan a korábbi eredményünkhöz (13. ábra). A zöld színnel jelölt genetikai klaszter többségben a Farmos-Izsák-Rakamaz populációkban figyelhető meg, míg a pirossal jelzett klaszter a Babatpuszta-Fenekpuszta populációkban dominál (15. ábra).

A Mantel-teszt alapján sem a mikroszatellita DNS, sem pedig az mtDNS alapján számított F_{st} érték és a populációk közötti földrajzi távolság között nem lehetett korrelációt kimutatni. Így elmondható, hogy sem kicsi skálán (Magyarországon belül), sem pedig nagyobb (európai) skálán nem figyelhető meg távolság arányos izoláció („isolation by distance”: mtDNS kicsi skála: $r_M=0,1808$; $p=0,712$; mikroszatellita DNS kicsi skála: $r_M=-0,3213$; $p=0,878$; mtDNS nagyobb skála: $r_M=0,3796$; $p=0,8460$). Az mtDNS és a mikroszatellita DNS F_{st} értékei között szintén nem lehetett korrelációt kimutatni ($r=-0,378$; $p=0,282$).

5. MEGVITATÁS

5.1. Az európai és a magyarországi nádirigó gyűrűzési adatok alapján elvégzett területhúségi vizsgálatok eredményeinek megvitatása

Nádirigók születési- és költőterülethez való húségét vizsgáltuk európai (EURING) és magyarországi (MME Madárgyűrűzési Központ) madárgyűrűzési adatok alapján. A korábbi szakirodalmak szerint a fiatal nádirigók születési területhez-, illetve az öreg madarak költőterülethez való húsége különböző lehet (Fischer és Haupt, 1994; Procházka és Reif, 2000; Hansson és mts., 2002). Ezen korábbi eredményekkel ellentétben vizsgálataink során nem találtunk különbséget a fiatal és öreg madarak, születési helyhez-, illetve az öregek költőterülethez való húsége között, kivéve a 49°-56° szélességi fokok közötti területek (Régió 3) mind a 4 költési intervalluma esetében. A Régió3 (49°-56°) esetében az eredmények hasonlóak voltak a korábbi irodalmi eredményekhez, miszerint a fiatal madarak kevésbé ragaszkodtak a születési helyükhöz. Úgy gondoljuk, hogy az eltérő eredmények egyik oka az egyes vizsgálatok különböző módszertanában (gyűrűzők száma, gyűrűzési helyek száma, adatok jelentésének gyakorisága) keresendő. Kutatásunkban mind az európai, mind pedig a magyarországi nádirigó gyűrűzési és visszafogási adatokat felhasználtuk, így számos ország adatainak összességét elemeztük, aminek egyik következménye lehet az adatok heterogenitása, hiszen az egyes országok gyűrűző központjai esetenként eltérő mennyiségű és minőségű (pl.: csak külföldi visszafogások, országon belülieket nem közölnek) adatokat szolgáltatnak az EURING Központnak (Mátrai és mts., 2011). A nádirigó esetében mind rövid-, mind hosszú távú költési diszperzió megfigyelhető (Hansson és mts., 2004c; Bosschietter és mts., 2010). A diszperzió távolságának azonban különböző költsége, illetve haszna lehet a fitnessz tekintetében (Hansson és mts., 2004c). A nagyobb gyűrűzési aktivitás, az egymáshoz közelebb fekvő helyeken történő madárgyűrűzések és megfigyelések, növelhetik a madarak visszafogási esélyét akár kisebb távolságon belül is, mely segítségével, sokkal biztosabban becsülhető a tényleges diszperzió mértéke és távolsága is. A gyűrűző helyek száma, valamint a gyűrűzési és adatközlési aktivitás tekintetben az egyes országok sajnos jelentősen különbözhetnek. Ismert továbbá, hogy arányaiban lényegesen több fiatal madarat gyűrűznek meg az öreg madarakhoz képest a költési időszak során, valamint az is, hogy a túlélés arányában is különbségek figyelhetők meg a korcsoportok között (Bensch és Hasselquist, 1991; Węgrzyn és mts., 2010). Mindezekon kívül a korcsoportok között számos esetben különbségek merülhetnek fel a visszafogási arányok tekintetében. Vadász és munkatársai (2010) a magyarországi Kolon-tavon végzett vizsgálatok során

megfigyelték, hogy az öreg madarak visszafogási aránya akár az ötszöröse is lehet a fiatal madarak visszafogási arányához képest. Węgrzyn és munkatársai (2010) szintén rendkívül alacsony visszafogási arányt figyeltek meg lengyelországi vizsgálataikban, hiszen a 2002 és 2005 között fióka korban meggyűrűzött 191 nádírigóból mindössze 2 tért vissza a gyűrűzés helyére (1%). Ezen kívül a hosszú távú költési diszperziós madarakat lényegesen kisebb eséllyel lehet visszafogni, mint azokat a madarakat, amelyek a születési helyük-, illetve az előző évi költőterületük közelébe térnek vissza. Következésképpen, lényegesen nehezebb jó becslést adni arra vonatkozóan, hogy ténylegesen milyen arányban térnek vissza a madarak előző évi területükre, pontosan milyen távolságban és milyen arányban figyelhetők meg emigráns madarak, valamint hogy mekkora lehet a túlélési ráta.

A jó becslés elkészítésének másik problémája lehet a lehető legjobb költési intervallum kiválasztásának problémaköre. Amikor adatbázissal dolgozunk, elkerülhetetlen, hogy az egyes szűrési kritériumok során fontos adatokat veszítsünk, azonban a szűrési kritériumok helyes megválasztásával lehetőség szerint a legalacsonyabbra kell csökkenteni a veszteséget. A szakirodalomban pontos, lehatárolt költési intervallumra vonatkozóan alig lehet információt fellelni a nádírigó esetében. Nagyrészt csak hozzávetőlegesen adják meg a költési intervallumot, például: május közepétől július közepéig (Fischer és Haupt, 1994; Vadász és mts., 2008; Forstmeier és Leisler, 2004). Ez alól kivételek Procházka és Reif (2000), akik munkájukban pontos, lehatárolt intervallumot közölnek. Bensch és Hasselquist (1991) például megemlítik, hogy vizsgálati területükön (Svédország) az öreg hím madarak medián érkezési dátuma május 18-a volt, ugyanez a fiatal hím (elsőéves költő madár) nádírigók esetében május 26-a, az öreg tojók esetében május 29-e és a fiatal tojók (elsőéves költő madár) esetében pedig június 6-a. Az utóbbi években számos olyan publikáció született több madárfaj esetében is, melyek számot adnak arról, hogy a hosszú távú vonuló énekesmadarak esetében a tavaszi érkezési dátumok korábbra tevődtek. Például Schaefer és munkatársai (2006) németországi kutatásaiban felhívják a figyelmet arra, hogy az elmúlt 30 évben a nádírigó költésének kezdeti medián dátuma kissé (néhány nap) korábbra tevődött.

A költési intervallum okozta bizonytalanság miatt vizsgálataink során négy különböző költési intervallum segítségével vizsgáltuk a fiatal és öreg nádírigók születési-, illetve költőterülethez való hűségének mértékét. Az eredmények azt mutatják, hogy a költési intervallumok változtatásának csak a Régió3 (49°-56° szélességi fokok) esetében volt hatása. Úgy gondoljuk, hogy az „A” költési intervallum ezen északi (Régió3) területek esetében túlságosan tág lehet, mivel a tavaszi vonuláskor korán érkező (április közepe-május közepe) nádírigók, valamint az ősszel korábban vonulásba kezdő madarak (július vége) adatai nagyobb eséllyel kerülnek bele az elemzésekbe az adatok szűrése során. Ezen madarak esetében nagyobb az esélye annak, hogy még

vonulásban voltak mind a gyűrűzéskor, mind pedig a visszafogáskor, mely természetesen a legészakabbi területek esetében nem okozna nagy problémát, ám a Régió3 déli területein igen. Ez a tény torzíthatja az adatokat, leginkább az öreg madarak előző évi költőterülethez való hűségének vizsgálatakor. Abban az esetben, ha a költési időszak elejének kezdő dátumát oly módon későbbre helyezzük, mint azt a „B” költési intervallum esetében tettük, a tavasszal korán érkező, és továbbvonuló madarak adatait kiszűrhetjük. Procházka és Reif (2000) munkájuk során a költési időszak végének július 31-ét tekintették. Véleményünk szerint a július végén meghúzott határ esetében nagy az esély arra, hogy a korábban vonulásba kezdő madarak adatai szintén az elemzésekben használt adatok közé kerülhetnek. Ezt a hibát igyekezni kell elkerülni. Az öreg költő madarak esetében ez azért is fontos, mert az idős nádírigók általában korábban kezdenek vonulásba, mint a fiatalok. Továbbá a fiatalok kirepülését követő diszperzióra is figyelmet kell fordítani. Ezen hibák elkerülése érdekében a „C” költési intervallum használata adhat megoldást. A „D” intervallum kialakításakor mindkét feljebb felsorolt („B” és „C” intervallumok) lehetséges torzító hatást igyekeztük figyelembe venni, ám az adatok bizonyították, hogy ebben az esetben oly mértékben szűkül az intervallum hossza, mely sok lényeges adat elvesztéséhez vezetett. Cramp és Duncan (1992) adatai szerint tudjuk, hogy a nádírigók az Európa középső és északi költőterületeire késő áprilistól május közepéig folyamatosan érkeznek vissza, ám legtöbbjük még északabbra folytatja vonulását.

Vizsgálataink során az öreg madarak előző évi költőterületéhez való hűségének tekintetében a négy különböző költési intervallumnak nem volt hatása egyik költési régió (Régió 1-3) eredményeire sem, ám úgy gondoljuk, hogy a „C” költési intervallum adhatja a leginkább megbízható eredményt akkor, ha a feljebb vázolt hibás eredményt okozó faktorokat is figyelembe vesszük. 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%). Eredményünket csak a Régió 3 esetében tudtuk összehasonlítani az eddigi szakirodalomban fellelhető eredményekkel, hiszen a Régió 1 és Régió 2 esetében hasonló vizsgálati eredményeket közlő irodalmakat nem találunk. Fischer és Haupt (1994), Procházka és Reif (2000), valamint Bensch és munkatársai (1998) vizsgálataikban 95%-os, 82,4%-os és 92%-os költőterülethez való hűségi arányt figyeltek meg az általuk megvizsgált populációkban. Wręzyn és munkatársai (2010) lengyelországi vizsgálataik szerint azonban például a meggyűrűzött öreg költő madarak 56%-a volt hűséges költőterületéhez. Bensch és Hasselquist (1991) a svédországi költő populációban megfigyelte, hogy a költeni visszatérő öreg madarak 80%-a ugyanabba a nádasba tért vissza. A mi vizsgálati eredményünk az irodalmi eredmények középső értéktartományához tartozik. Ebből is látható, hogy a költőterületek között

jelentős különbségek is előfordulhatnak a nádírigók költőterülethez való hűségük tekintetében. Figyelembe kell venni azt a tényt is, hogy hasonló széles spektrumú, több gyűrűző hely eredményeit is magába foglaló vizsgálatoknak mindenképp hatása lehet a diszperzió és a területhűség számítási eredményeire a kis skálájú, általában célzott kutatásokkal ellentétben (Paradis és mts., 1998).

Számos gyűrűzési program eredményei bizonyították, hogy a fiatal madarak nagy része a kirepülést követő évben nem a születési helyére tér vissza költetni, hanem más területet keres fel (költési diszperzió) e célból (Bensch és mts., 1998; Hansson és mts., 2002). A fent leírtakhoz hasonló eredményt kaptunk vizsgálataink során a Régió 3 esetében, azonban a Régió 1, 2 esetében ezt a nagymértékű költési diszperziót a fiatal, első éves költő madaragnál nem lehetett megfigyelni. A négy költési intervallum eredményei között azonban esetenként különbséget lehetett kimutatni a Régió 3 esetében, mely szintén felhívja figyelmünket a legjobb intervallum kiválasztásának fontosságára. Fiatal madarokról lévén szó, az adatok válogatáskor nem szerencsés ugyanazokat a válogatási kritériumokat használni, melyet az öreg madarak esetében tettük. Az első évben, amikor a fiókák kikelnek és kirepülnek a „B” intervallum lehet megfelelő az adatok válogatásához, de a következő évben már vagy a „C”, vagy pedig a „D” költési intervallum (statisztikai különbséget nem lehetett közöttük kimutatni) lehet megfelelő, hiszen akkor már a korai érkező, esetlegesen még tovább vonuló, madarak kiszűrésére kell odafigyelni. Ezek az eredmények egybehangzóak Bensch és Hasselquist (1991) eredményeivel, hiszen a svédországi populációjukban az elsőéves költő madarak május 29-e és július 6-a között érkeztek vissza a vizsgálati területre. Az első évben fontos egy a „B” költési intervallumhoz hasonló, később véget érő intervallumot választani, hiszen így sikeresen vizsgálható a későn kikelő fiókák adatai is (Szénási, 2012). A második évben azonban felmerülhet az a probléma, melyet korábban az öreg madara költőterülethez való hűségénél már bemutattunk, miszerint a korán vonulásba kezdő öreg madarak adatait (ebben az értelemben elsőéves költő madár is ide tartozik) egy a „B” intervallumhoz hasonló késői határidővel rendelkező intervallum nem képes kiszűrni. Ezt az elméletet a költési időszakban a születési helyétől nagy távolságra megfogott madarak adatai alapján igyekeztünk bizonyítani. Az ebbe a kategóriába tartozó madarak 18%-át (31 egyed) az előző évi gyűrűzési helyének 100 kilométeren túl fekvő területeken fogták vissza. Ez a magas diszperziós távolság arra enged következtetni, hogy esetükben valójában nem költési diszperzióról van szó, hanem a madarak visszafogásukkor még valószínűleg vonulásban voltak. A Régió 3 esetében a „C” és „D” költési intervallum között nem lehetett különbséget megfigyelni a születési helyhez való hűségben, így az alapján döntöttünk kettőjük közül, hogy milyen arányban szűrjük ki az előbb vázolt kérdéses madarak adatait. A „C” költési intervallum bizonyult megbízhatóbbnak, hiszen a kérdéses adatok (diszperzió, vagy még vonulásban van a madár) több mint 40%-át kiszűrték. Így ha az adatokat a felvázolt kevert módszer

alapján vizsgáljuk meg (első évben „B” költési intervallumot használunk, második évben pedig a „C” intervallumot), akkor elmondhatjuk, hogy a Régió 3 esetében a fiatal madarak 47%-a tért vissza a következő évben a születési helyére költöni. Ugyanez a csak a fogást követő évben visszafogott madarak esetében 54,9%-nak (születési helyhez hűségese madarak aránya) bizonyult. Fischer és Haupt (1994) eredményei szerint a fiatal madarak 62%-a hűségese volt születési helyéhez, mely érték közel megegyezett a svédországi populációban tapasztaltakkal (69,2%; Bensch és Hasselquist 1991; Bensch és mts., 1998). Az ugyanebben a populációban végzett másik kutatás esetében szintén megfigyelték, hogy a vizsgálati területen kirepült, a következő évben költöni visszatérő hím nádírigók 39,6%-a tért vissza ugyanoda, míg 60,4%-uk más költőhelyet választott. Látható, hogy a vizsgálatainkban kapott eredmények részben összhangban vannak a korábbi eredményekkel, különbségeket azonban az egyes területek között olykor megfigyelhetünk. Úgy gondoljuk, hogy a különbségek oka elsősorban a területek adottságai közötti különbségekben keresendő, valamint ezt okozhatja a vizsgálati terület nagysága, a terület lefedettsége és a vizsgálat időtartama is.

Az eredményeink alapján is látszik, hogy az északi költőterületeken született fiatal madarak között nagyobb arányban vannak a diszperzióra hajlamos és képes egyedek, mint a délebbi (Régió1 és Régió2) területeken költő populációkban. Ebben a viselkedésbeli mintázatban tükröződik az a posztglaciális szétterjedési folyamat, melynek eredményeként az első nádírigók a 20. század második felében megtelepedtek Észak-Európában. A diszpergáló fiatal madarak nagyobb aránya alapján arra következtethetünk, hogy az északi irányú szétterjedési folyamat Európában még ma is tart. A természetes szelekció eredményeként az új elfoglalt költőterületek tartós kolonizációját pedig az öreg madarak nagyobb mértékű költőterület hűsége biztosítja, ahogy ezt a délebbi területek populációval kapcsolatos területhűségi eredményeink alapján feltételezhetjük (Bertold, 2001).

5.2. A gödöllői Babatpusztán végzett területhűségi vizsgálatok eredményeinek megvitatása

Az előző fejezetben a nádírigók születési-, illetve költőterületéhez való hűségének mértékét a hosszú távú európai gyűrűzési programok adatai alapján igyekeztünk vizsgálni, mely egy makro skálán elvégzett becslési eredményt jelentett. A babatpusztai vizsgálatainkkal az öreg nádírigók költőterülethez való hűségét egy jóval kisebb, mikro skálán vizsgáltuk, köszönhetően a terület méretének, annak jó lehatárolhatóságának, valamint a madarak színesgyűrűvel történő jelölésének és folyamatos nyomon követésének.

Az előző fejezetben bemutatott eredményeink során láthattuk, hogy a költési intervallum pontos lehatárolása az adatok szűrése szempontjából kritikus lehet. Minderre a babatpusztai vizsgálatainkban nem volt szükség, hiszen az 1-3 naponta elvégzett terepbejárásoknak köszönhetően különbséget tudtunk tenni az átvonuló és a költő madarak között. A tavasszal visszaérkező madarak pontos érkezésének nyomon követése alapján elmondhatjuk, hogy a vizsgálati területen a 2008-2012 közötti időszakban a legkorábbi visszaérkezés dátuma április 16-a volt. A madarak ezt követően folyamatosan érkeztek vissza a területre egészen május közepéig. Az éneklő költő hímek száma alapján megállapíthatjuk, hogy a hímek minden évben szinte maradéktalanul visszaérkeznek a vizsgálati területre legkésőbb május 15-ig. A tojók a becsléseink alapján átlagosan 1-1,5 hetes késéssel érkeznek vissza a tavaszi vonulás során Babatpusztára. A nádírigók érkezésének pontos idejéről, valamint a költési időszak pontos idejéről és hosszáról kevés információval rendelkezünk. Számos feljegyzést találhatunk arról, hogy a madarak tavasszal folyamatosan érkeznek vissza az európai költőterületekre egészen április elejétől május végig (Cramp és Duncan, 1992; Pearson és Lack, 1992; Isenmann és mts. 2010; Ion, 2006; Hasselquist és Bensch, 1991; Csörgő és Gyurácz., 2009). Az általunk megfigyelt április 16-a és május 15-e közötti időszak a madarak visszaérése tekintetében közel megegyezik Węgrzyn és munkatársai (2010) eredményével, miszerint a madarak nagy része május 7-10-e közötti időszakig visszaért a vizsgálati területükre. Hasselquist és Bensch (1991) svédországi megfigyelései szerint a legkorábban érkező hímek május első hetében, a tojók pedig két héttel később érkeznek meg a svédországi költőterületekre. Adataik szerint az öreg költő hím nádírigók medián érkezési dátuma május 18-a volt, ám az általuk vizsgált svédországi populáció mind hazánktól, mind pedig a Węgrzyn és munkatársai (2010) által vizsgált lengyelországi költő populációtól északabbra fekszik. Ez a tény magyarázatul szolgálhat a madarak későbbi költőterületre történő visszaérésének.

Az éneklő hímek-, valamint a ténylegesen meggyűrűzött madarak száma alapján végzett becslésünk eredményeként elmondhatjuk, hogy a területen költő öreg madarak 63,3%-át átlagosan minden évben megfogluk, ugyanezt, ha megnézzük ivarokra bontva, akkor különbséget

fedezhettünk fel a hímek és a tojók fogási sikeressége között. A hím nádírigók fogási sikeressége lényegesen eredményesebbnek bizonyult (90%), hiszen átlagosan 2,5-szer annyi hímet sikerült megfognunk, illetve színesgyűrűvel azonosítanunk a vizsgálat ideje alatt, mint tojót. Az eredményekből is látszik a tojók fogási és megfigyelési sikerességének nehézsége, hiszen ők általában a nádas alacsonyabb, sűrűbb zónájában mozognak, és a hímekkel ellentétben nem ülnek ki a nád tetejére énekelni. Ezt Węgrzyn és munkatársai (2010) szintén megfigyelték lengyelországi vizsgálataikban. Mind a madarak gyűrűzése, mind pedig az énekhang felvételek készítése során ez nehézséget okozott számukra is. A gyűrűzés sikerességének vizsgálatával, kevesen foglalkoztak korábban. Węgrzyn és munkatársain (2010) kívül még a svédországi kutatások eredményei között találhatunk feljegyzéseket a gyűrűzés sikerességével kapcsolatban, ám pontos adatot nem közölnek. Bensch és Hasselquist (1991) vizsgálataik során például az 1984-1990 közötti időszakban a költő madarak közel 100%-át meggyűrűzték.

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. A két ivar esetében a visszafogási arány (4-szer annyi hím, mint tojó) nem tükrözte ugyanazt a számértéket, mint a fogás sikerességénél tapasztaltunk (2,5-ször annyi hím, mint tojó). A tojók alacsony fogási egyedszáma okán nem tudjuk, hogy a különbség háttérben tényleges ökológiai jelenség áll-e, miszerint a tojók kevésbé ragaszkodnak előző évi költőterületükhöz, vagy pedig annak oka pusztán a tojók alacsonyabb fogási és megfigyelési sikeressége. Ezen eredményeink részben megegyeznek a korábbi szakirodalmakban fellelhető eredményekkel. Hansson és munkatársai (2003) szerint a meggyűrűzött nádírigók 18%-a tért vissza a következő évben a vizsgálati területre. Boschieter és munkatársai (2010) hollandiai vizsgálatukban ugyanez az érték alacsonyabbnak bizonyult (15%), melyhez hasonló eredményeket kaptunk mi is a babatpusztai vizsgálataink során. Moskát és munkatársai (2010) ennél lényegesen alacsonyabb visszafogási arányt közölnek apajpusztai vizsgálatukban, hiszen a színesgyűrűvel megjelölt 30 öreg madár közül kettőt (6,6%) fogtak vissza a vizsgálati területen, valamint egyet megfigyeltek annak 10 kilométeres körzetében. Vadász és munkatársai (2008) magyarországi vizsgálataikban (Kolon-tó) azt tapasztalták, hogy az öregkorban meggyűrűzött hím madarak visszafogási aránya 7,6% volt, ugyanez a tojók esetében kissé alacsonyabbnak (6%) bizonyult. Az általuk és az általunk kapott eredmények közötti különbség oka valószínűleg a módszertani különbséget lehet. Vadász és munkatársai (2008) közel 1,5 kilométer hosszan kihelyezett egybefüggő hálósorral dolgoznak egy sokkalta nagyobb területen, mint amelyen mi végeztük vizsgálatainkat. A Babatpusztához hasonló kicsi és elszigetelt élőhelyek egyik előnye a madarak területhűségével kapcsolatos vizsgálatok esetében az, hogy lényegesen könnyebb a madarak pontos

helyét meghatározni, a madarak nagy részét megfogni, valamint a jó lehatárolhatóságának köszönhetően könnyebben meghatározható a rövidtávú diszperzió távolsága és annak mértéke. Érdekes, hogy a MARK programcsomag alapján végzett számítás esetében annak a valószínűsége, hogy egy madarat a következő években élve megfogjunk vagy színesgyűrű alapján azonosítsunk 49,2% volt, ezzel szemben az összesen meggyűrűzött madarak mindössze 15,1%-át fogtuk vissza a vizsgálati területen, illetve a 10 kilométeres körzetben. Ez a különbség egyrészt jelezheti azt, hogy ha a 10 kilométeres körön (rövidtávú diszperziós távolságon) kívül eső területeken is végeznénk hasonló felvételezéseket, akkor további madarakat is megfigyelhetnénk. Ezen kívül a különbséget a 2012-ben Veresegyházán megfigyelt, 2008-ban gyűrűzött madár is magyarázhatja. A 2009-2011 időszakban a madár költőhelyéről nem volt információnk, 2012-ben pedig a véletlennek köszönhetően került kézre partifecske gyűrűzés közben, pedig korábban a vizsgálati terület közvetlen közelében (700-800 méter) már végeztünk távcsöves megfigyeléseket. További friss adatként szeretnénk egy hasonló megfigyelést megemlíteni. A 2013-as évben a Domony-II tavon szintén megfigyeltünk egy költő madarat, akit 2008-ban jelöltünk, ám a köztes időszakban a madárról szintén semmilyen információ nem áll rendelkezésünkre. Elképzelhető, hogy mindkét madár a köztes években Babatpuszta 10 kilométeres körzetén belül költött, csak nem sikerült megfigyelnünk. Ezek a megfigyelések, az élve fogás valószínűsége (49,3%), valamint a ténylegesen meggyűrűzött és vissza is fogott madarak aránya (15,1%) előrevetítik annak a lehetőségét, hogy a jövőben további olyan madarakat megfigyeljünk, akik a korábbi években nem kerültek kézre, illetve távcső elé. Hasonló vizsgálatokat jelenlegi tudomásunk szerint korábban nem végeztek, így ezen eredményünk újdonságnak tekinthető.

Az irodalmi és módszertani áttekintésben láthattuk, hogy a madarak területhűségének vizsgálati módszerei esetenként különböznek. Egyáltalán nem mindegy, hogy az összesen meggyűrűzött madarak számából, vagy pedig a ténylegesen meggyűrűzött, majd a következő években ténylegesen visszafogott madarak adataiból indulunk ki, netán a visszafogási arányokat hasonlítjuk össze ivarok és korcsoportok tekintetében a területhűség vizsgálata érdekében (Bensch és Hasselquist, 1991; Fischer és Haupt, 1994; Procházka és Reif, 2000; Hansson és mts., 2003a; Vadász és mts. 2008). A babatpusztai vizsgálatok eredményei között láthattuk, hogy az összesen meggyűrűzött öreg hím költő madarak 20,7%-át vissza is fogtuk, illetve megfigyeltük a színesgyűrű segítségével a vizsgálati területen, vagy annak 10 kilométeres körzetében. A visszafogott madarak közül azonban nem mindegyik tekinthető maradéktalanul a vizsgálati területhez hűségesnek, hiszen néhányukat nem a vizsgálati területen, hanem annak közeli szomszédságában elhelyezkedő egyéb nádasban figyeltük meg költő madárként. Ezek alapján megállapíthatjuk, hogy az öreg korban meggyűrűzött hím nádírigók 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 arányából (70%, Berthold, 2001; Hansson és mts., 2003a) kifolyólag nagy részük elpusztult. A magas pusztulási rátát Peach és munkatársai (1991) is megfigyelték Angliában a rokon foltos nádiposzta esetében, ahol is az öreg madarak esetében a túlélési rátát kevesebb, mint 4%-ra becsülték. Másik elképzelhető magyarázat, hogy közülük néhányan nem a vizsgálati területen, vagy annak 10 kilométeres körzetében költött, így a madárgyűrűzési és faunisztikai felmérések hiányából fakadóan a visszafogás és a megfigyelés esélye szinte nullára csökkent, hiszen a következő olyan terület, melyen madárgyűrűzési munka folyik, legalább 50 kilométerre van (Ócsa, Farnos). A madarak visszafogási aránya, valamint az összes meggyűrűzött madarak számából kiinduló területhűséggel kapcsolatos vizsgálatok eredményeinek értelmezése sajnos olykor egybemosódik a korábbi irodalmakban. Ilyen például Bensch és Hasselquist (1991) svédországi vizsgálata, mely esetében azt a megállapítást teszik, hogy a madarak éves visszatérési aránya 34-93% között változhat. Az értékekből feltételezhetjük, hogy ebben az esetben nem a meggyűrűzött madarak visszafogási arányát, hanem a költőterülethez való hűség nagyságát közlik. A fiatal madarak esetében megemlítik, hogy a kirepülés évében meggyűrűzött fiatal madarak 9,2%-a visszatért a vizsgálati területre, melyek 70%-a ugyanabban a nádasban költött, mint ahol kikelt. Az öreg madarak esetében csak annyit közölnek, hogy az öreg költő madarak 80%-a ugyanazt a nádaszt választotta költőhelyül, mint ahol az előző évben költött, ám a pontos visszafogási arányokról és a túlélési rátáról esetükben nincs információnk. Hasselquist (1995) svédországi kutatásaiban megállapítja, hogy a költő öreg hímek közel 55%-a, valamint a költő tojók közel 51%-a visszatért költetni a következő évben, ám azt nem tudjuk pontosan, hogy ez visszafogási arányt, vagy pedig költési területhűség arányát jelenti.

Megvizsgáltuk a babatpusztai nádirigók költőterülethez való hűségét oly módon is, hogy csak a ténylegesen vissza is fogott madarak visszafogási adatait és azok helyét vettük figyelembe (lásd korábban: „második számítási módszer”). 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 MARK programban végzett becslések szerint annak a valószínűsége, hogy egy élve visszatérő madár hűséges legyen a költőterületéhez, 81,2%-nak bizonyult. Ezen eredményeinket már könnyebben el tudjuk helyezni az irodalmi eredmények sorában. Fischer és Haupt (1994) az öreg madarak esetében magas, 95%-os területhűségi arányt mutattak ki, tehát a visszafogott madarak 95%-a visszatért korábbi költőterületére. Procházka és Reif (2000) az öreg madarak esetében hasonló eredményt figyelt meg, ugyanis az öreg madarak 82,4%-a visszatért előző évi költőterületére. Bensch és Hasselquist (1991)

szerint a visszatérő öreg költő madarak 80%-a igyekezett ugyanabba a nádasba visszatérni és költeni. Hansson és munkatársai (2002) megfigyelték, hogy az általuk vizsgált svéd populációban a költőterülethez való hűség (92%) magasabb volt a születési területhűséghez (69,2%) képest. Boschieter és munkatársai (2010) Hollandiában végzett vizsgálataiban azt az eredményt kapták, hogy a költeni visszatérő öreg madarak 65%-a az előző évi territóriumának közelében igyekezett újból territóriumot foglalni. Az előző fejezetben olvashattuk, hogy EURING és a hazai madárgyűrűzési adatok alapján is vizsgáltuk az öreg madarak költőterülethez való hűségének mértékét, mely esetében szintén hasonló eredményeket kaptunk. Babatpuszta földrajzi elhelyezkedését tekintve a korábban említett Régió 2 területére esik, mely esetében szintén magas volt (91-92%) a költőterülethez hűséges madarak aránya, amely összhangban van eredményeinkkel.

A madarak gyűrűzéskor-, valamint a következő évben a visszafogáskor, a területen belül elfoglalt territóriumuk közötti távolság alapján láthattuk, hogy a költőterülethez hűséges költő madarak átlagosan 380 méterre foglaltak ismét költési territóriumot a visszafogáskor. Ugyanez csak az öreg költő hím madarak esetében átlagosan 409 méteres távolságot jelentett. 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 territóriumuk már foglalt volt, oda más éneklő hím érkezett vissza és kezdett énekelni pár nappal korábban. Bensch és Hasselquist (1991) svédországi vizsgálataik során megállapították, hogy azon madarak, melyek az előző évi költőterületükön belül elhagyták korábbi költési territóriumukat a következő évben, átlagosan 205-342 méteres távolságban foglaltak ismét költési territóriumot. Hasonló vizsgálatokat végeztek Vadász és munkatársai (2008) is a Kolon-tavon, ahol is a gyűrűzést követő évben költeni visszatérő madarak inkább preferálták előző évi territóriumukat. Abban az esetben, ha nem az előző évi territóriumának 250 méteres közelébe költött, nem mutatott preferenciát a költeni visszatérő madár előző évi territóriumához. Boschieter és munkatársai (2010) Hollandiában vizsgálták a madarak területhűségét, valamint a rövidtávú költési diszperzió mértékét, mely során megfigyelték, hogy az öreg madarak 65%-a az előző évi territóriumának közelében igyekezett újból territóriumot foglalni, az átlagos távolság közöttük 580 méter volt. A madarak 35%-a pedig átlagosan 10,3 kilométeres távolságon belül került újra kézbe.

Láthattuk, hogy a költeni visszatérő öregkorú hím nádirigók erősen ragaszkodnak előző évi költőterületükhöz, amennyiben az előző évi territóriumok közvetlen közelében még nem foglalt egy másik hím nádirigó territóriumot, akkor a madarak igyekeznek az előző évi territóriumuk közvetlen közelében újból területet foglalni. A szaporodásra való optimalizáció nagyban befolyásolhatja a madarak érkezési idejének optimalizációját, hiszen a legkorábban érkező madaraknak van a

legnagyobb esélyük a legjobb territóriumok elfoglalására (Csörgő és mts., 2009). Ez egy olyan természetes versengési folyamatot eredményez, mely a hím nádírigók esetében is megfigyelhető (Bensch és mts., 1998). A tojók általában pár napos, illetve hetes késéssel követők a hímeket, majd érkezésüket követően a legrátermettebb és legjobb minőségű territóriummal rendelkező hímeket igyekeznek párjukként kiválasztani, így is növelve költési sikerességüket. Ezen utóbbi folyamat viszont a tojók között okoz egy olyan természetes versengést, melynek következményeként egy tojónak inkább megérheti egy olyan rátermett hímét választani, melynek már van egy szociális párja (Bensch, 1996). Ezen természetes versengési folyamatból is láthatjuk, hogy a legjobb minőségű területek elfoglalása mind a hímek, mind pedig a tojók szempontjából meghatározó erővel bír. Természetvédelmi szempontból a potenciális költőhelyek megszűnése ebben a komplex folyamatba egy olyan kedvezőtlen hatással bírhat, mely mind populációs, mind metapopulációs szempontból kedvezőtlenül hathat (Szénási, 2012). Ha egy, a nádírigó költésére alkalmas nádas megszűnik, akkor a korábban itt költő madarak továbbállásra kényszerülnek, következésképpen egy másik nádasban okoznak egy nagyobb mértékű versengést a legjobb minőségű élőhelyekért, melynek további generáló ereje lehet például az érkezési idők optimalizációjára. A fajok hatékony védelmi stratégiájának kidolgozása érdekében azonban a fajok ökológiai jellemzői mellett fontos, hogy a genetikai diverzitásukról is megfelelő információkat szerezzünk (Meglécz és mts., 1999).

5.3. A nádirigó vonulásával és a lehetséges dél-afrikai telelőterülettel kapcsolatos genetikai vizsgálatok eredményeinek megvitatása

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 irodalmi összefoglalóban láthattuk, hogy a költő nádirigó populációk a költési időszakot követően széles fronton vonulva hagyják el az európai költőterületeket (Mátrai és mts., 2007, Mátrai és mts. 2012b). A nyugat-európai költő populációk madarai az irodalmi és a saját visszafogási adatok alapján úgy tűnik, hogy dél-nyugati irányba, feltételezhetően a Gibraltári-szoroson átkelve érik el Észak-Afrikát, majd tovább vonulva a nyugat-afrikai nedves vidékeken telelnek (Jehl, 1974; Cramp és Duncan, 1992; Isenmann és mts., 2005; Johannes és mts., 2008). Ezeken a telelőterületeken a madarak nagy része átvedlik, majd a madarak egy része feltételezhetően tovább vonul déli irányba (Hedenström, 1993; Johannes és mts., 2008). Úgy tűnik, hogy a közép-európai költő populációk nagy valószínűséggel vonulásuk során déli, illetve dél-keleti irányt követve vagy a Földközi-tengert átrepülve, vagy pedig azt keleti irányban megkerülve érik el Afrika északi és észak-keleti területeit (Schlenker, 1986; Kralj és mts., 2007; Gyurácz és mts., 2004; Csörgő és Gyurácz., 2009). A közép-európai költőterületeken meggyűrűzött madarak visszafogási adatainak nagy része szintén a Szaharától délre fekvő nyugat- és közép-afrikai vidékekről származik, mely közel megegyezik a nyugat-európai populációk telelőterületeivel. A Földközi-tengert keleti irányban megkerülő madarak Afrikán átívelő vonulási útvonaláról azonban mind az irodalmi adatok, mind pedig visszafogási adatok hiányában csak sejtéseink vannak. Egy részük feltételezhetően Egyiptomon, majd a Szaharán átkelve dél-nyugati irányt követve juthat el Afrika nyugati és középső felének nedves részeire. Az is elképzelhető azonban, hogy ezek a madarak a Nílus mentén déli irányt követve Kelet-Afrika nedves vidékei felé veszik az irányt. A nádirigó elterjedési területének keleti felében költő populációk (Kazahsztán, Nyugat-Oroszország) augusztus közepén, szeptember elején hagyják el költőterületeiket, a Vörös-tengeren az augusztus közepe-szeptember vége közötti időszakban kelnek át, majd szeptember közepétől folyamatosan érkeznek meg Etiópiába (Cramp és Duncan, 1992; Wassink és Oreel 2007). Vonulásuk közben Szomália, Kenya, Uganda, Tanzánia és Burundi nedvesebb vidékein (Pearson és Lack, 1992), valamint egészen a dél-afrikai nedvesebb, náddal és gyékénnyel tarkított élőhelyeken megjelenhetnek a január-március közötti időszakban (Sinclair, 1997; Herremans, 1998; Tyler, 2000). Ezek alapján úgy tűnik, hogy a nádirigó elterjedési területének keleti felében költő

populációk az Arábiai-félszigeten átrepülve érik el Afrika keleti és dél-keleti vidékeit, mely útvonal gyakorlatilag belesik a kelet-ázsiai/kelet-afrikai vonulási útvonal nyugati felébe (Boere és mts., 2007, Csörgő és mts., 2009). Irodalmi adatokból tudjuk, hogy a nádírigó a dél-afrikai teletölterületeken is megjelenhet elsősorban január-március közötti időszakban (Cramp és Duncan, 1992). 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. Ezen eredményeink összhangban vannak Bensch és Hasselquist (1999) korábbi munkájának eredményeivel. Ők azonban az európai populációk mellett Kenyában is vizsgálták a vonulás során átrepülő madarak esetében a haplotípusos megoszlást (keleti és nyugati haplotípus csoport). Vizsgálatuk során november 15-december 15-e közötti időszakban (Bensch, szóbeli közlés) egy pihenőhelyen vették mintáikat, melyek vizsgálata során kiderült, hogy minden madár haplotípusát tekintve a keleti csoportba volt sorolható. Hansson és munkatársai (2008) egy másik kutatásukban azt az eredményt kapták, hogy a kazahsztáni populációban csak a nyugati haplotípus csoportba sorolható haplotípusok fordultak elő. A mi vizsgálati eredményeink alapján elmondhatjuk, hogy az általunk megvizsgált dél-afrikai teletöl populációban 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.

Bensch és Hasselquist (1999), valamint Hansson és munkatársai (2008) vizsgálataiból a faj elterjedési területének közel- és közép-keleti populációi esetében a keleti és nyugati haplotípus csoportok megoszlásáról van információnk (4.3. fejezet: 10. ábra; 58.oldal), hiszen annyit tudunk, hogy a kazahsztáni költő populációban csak a nyugati haplotípusokat, az irán/török- és a kenyai populációban pedig csak a keleti haplotípusokat figyelték meg. Mivel az előbb említett populációkban megtalált haplotípusok pontos szekvencia sorrendjéről nincs információnk, így nem zárhatjuk ki teljes mértékben azt a lehetőséget, hogy esetlegesen ezekből a populációkból is érkezhetnek a dél-afrikai teletölterületekre madarak, ám mégis úgy gondoljuk, hogy a dél-afrikai populáció közép- és közép-kelet-európai populációkhoz való nagyobb mértékű hasonlósága miatt nagyrészt az európai költő populációkból érkezhetnek a teletöl madarak Dél-Afrikába. Magyarázatként szolgálhat a kazahsztáni (csak nyugati haplotípust hordozó populáció) és a többi nyugati haplotípus csoportú populációk közötti magas F_{st} (fixációs index) értékben mért különbség. A keleti haplotípus csoport esetében hasonló a helyzet, hiszen az irán/török populáció jelentősen

különbözött a többi keleti haplotípust hordozó populációktól. Ezek az eredmények mind azt jelzik, hogy a közel-és közép-keleti populációk (Kazahsztán és Irán/Törökország) az európai populációkhoz képest lényegesen más haplotípusokkal rendelkeznek.

Mindezek mellett, ha a feltételezett vonulási útvonalakat megnézzük, láthatjuk, hogy az úgynevezett nyugati és déli irányt követő madarak esetében meg van annak az esélye, hogy az Egyenlítőtől még délebbre is eljussanak (4.3. fejezet: 10. ábra; 58. oldal). A legdélebbi nádirigó megkerülés Kongóból származik. Számos feljegyzést találhatunk azzal kapcsolatban, hogy az itt telelő madarak vedlésük befejeztével, esetleg annak megszakítását követően még délebbre is elkóborolhatnak. Érdekes, hogy a Földközi-tengert keleti irányban megkerülő madarak további útvjáról nincs további információnk, sem pedig megkerülési adatunk annak ellenére, hogy az elmúlt évtizedben növekedett a térségben a madárgyűrűzési aktivitás. Másik kérdésként felmerülhet, hogy vajon Bensch és Hasselquist (1999) miért csak keleti haplotípust hordozó madarakat fogtak meg Kenyába, és a nyugati haplotípusok valamelyikét hordozó madarat pedig nem. Úgy gondoljuk, hogy ennek egyik okát a gyűrűzés idejében kell keresnünk, hiszen Bensch és Hasselquist november 15-e és december 15-e között fogta meg Kenyában a madarakat egy pihenőhelyül szolgáló területen. Ez az időszak a madarak vonulása és afrikai érkezése szempontjából még korainak mondható, így elképzelhető, hogy ekkor még csak a közép-keleti populációk madarai érkeztek meg a vizsgálati területre, melyek esetében csak a keleti haplotípust lehetett kimutatni (Bensch és Hasselquist, 1999), és például a csak nyugati haplotípusú kazahsztáni madarak, valamint a Földközi-tengert keleti irányból megkerülő európai populációk madarai még nem érkeztek meg vizsgálati területükre ebben az időszakban. Sajnos a Kazahsztánban gyűrűzött nádirigók visszafogási adatainak hiányában a vonulási útvonalairól még csak feltételezésink vannak. Mi a vizsgálatainkhoz szükséges mintákat a január és április eleje közötti időszakban gyűjtöttük Dél-Afrikában, amikor is már minden költő populációból megérkezhetnek a madarak ezekre a déli telelőterületekre is. A nyugati haplotípusokat hordozó madarak kenyai hiányának másik okként az is elképzelhető, hogy a Földközi-tengert megkerülő madarak afrikai vonulásuk során nem a Kenyán átívelő vonulási útvonalat használják, hanem a nyugatabbra fekvő területeken vonulnak át. Így a Kenyán átvonuló madarak valószínűleg Törökország irányából érkehetnek, és Afrika keleti partvidékén át folytathatják útjukat, ellentétben a közép-európai populációk madaraival.

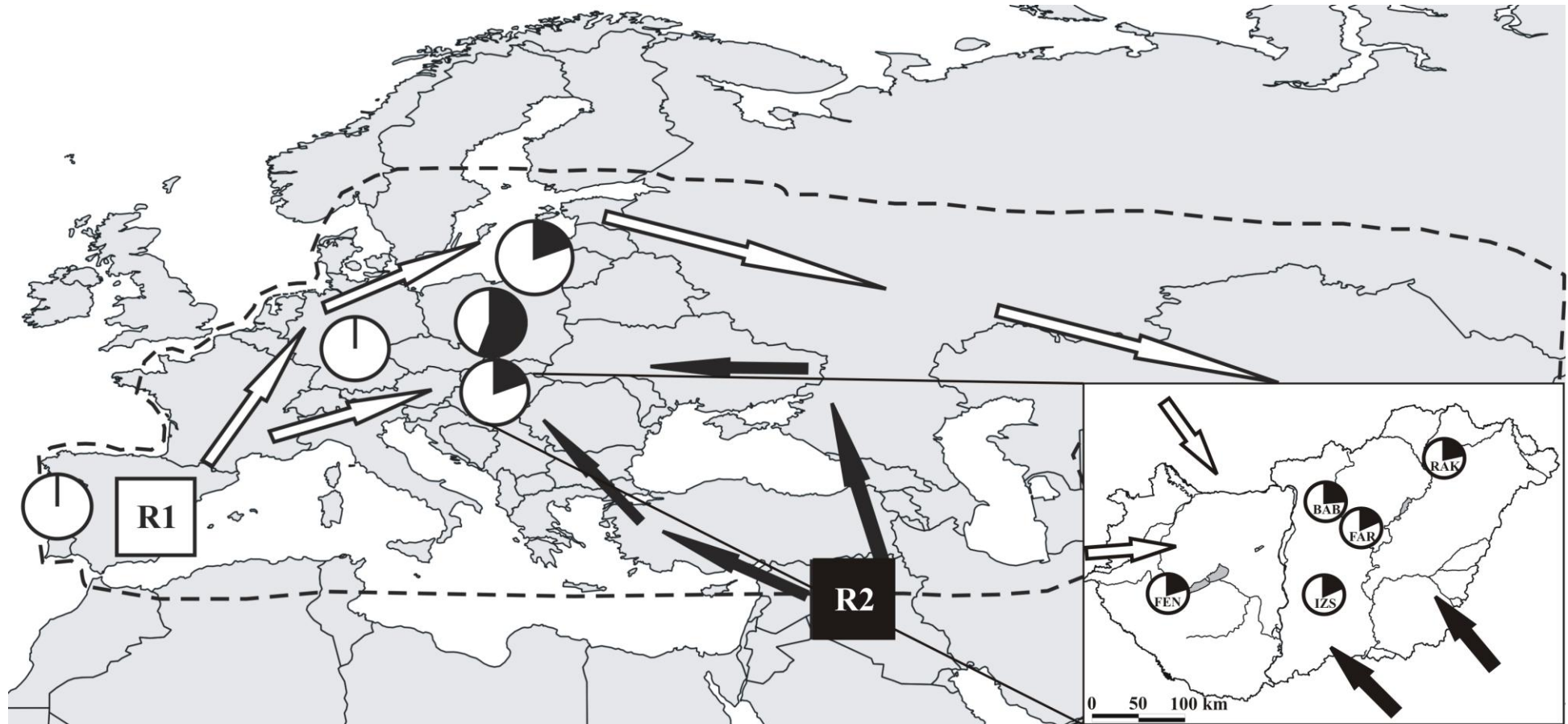
A nádirigóhoz hasonló hosszú távú vonuló madarak esetében a költőterületeken lezajló folyamatok ismerete mellett a vonulási útvonalak és az útközben rendelkezésre álló pihenőhelyek ismerete a fajok védelme szempontból is fontos. A vonuló madarak alapvetően is magas vonulás közbeni mortalitási rátájára kritikusan hathatnak a telelőterületek és a vonulás közben érintett pihenőhelyek megszűnése (Berthold, 2001; Csörgő és mts., 2009). Így az európai költő populációk

telelőterületeinek, valamint a vonulás közben használt pihenőhelyeinek pontos ismerete feltétlenül fontos és kívánatos cél. A kutatásunkban használt részben indirekt laboratóriumi módszerrel egy olyan lehetséges vizsgálati módszert kívántunk bemutatni, mely a jövőben nagyban megkönnyítheti a madarak védelmi intézkedésihez szükséges alap- és speciális kutatásokat.

5.4. A hazai költő nádírigó populációkon elvégzett genetikai differenciálódási vizsgálatok eredményeinek megvitatása

Hansson és munkatársai (2008) nyomán már tudjuk, hogy a nádírigó két refúgiumból terjedt vissza Európába az utolsó eljegesedés időszakát követően. Az úgynevezett B klád (esetünkben keleti haplotípus csoport) esetében ez a refúgium a Közel-Keleten volt. Az úgynevezett A klád (esetünkben nyugati haplotípus csoport) a refúgium pontos helyét nem lehetett meghatározni a haplotípusok széles elterjedése okán, annyit azonban tudunk, hogy az valahol dél-nyugat-Európában lehetett. Vizsgálati eredményeinkben láthattuk, hogy a magyarországi költő populációkon 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 (lásd korábban: 13, 15. ábrák). A két genetikai klaszter közül a BAB-FEN ág valószínűleg a nyugati refúgiumot képviselheti, és bizonyítékul szolgálhat a faj, eljegesedést követő nyugati irányú (Hansson és mts., 2008) visszaterjedésére. Az úgynevezett IZS-RAK-FAR genetikai klaszter (lásd korábban: 13, 15. ábrák), a keleti haplotípus csoportot és a dél-, dél-keleti visszaterjedést reprezentálhatja (16. ábra). A költő nádírigó populációk vonulásuk során, széles fronton vonulnak, ám a fogás-visszafogási adatok alapján három nagy vonulási útvonal körvonalazódott (Mátrai és mts., 2012b). A Közép-Európában, így a Magyarországon is meggyűrűzött és visszafogott madarak adatainak nagy része az úgynevezett déli és dél-keleti vonulási útvonalon történtek, és mindössze a madarak 1%-át fogták vissza a nyugati vonulási útvonalba eső területeken (Csörgő és mts., 2009; Mátrai és mts., 2012b). Úgy gondoljuk, hogy ez a dél-keleti vonulási útvonal nagyban hozzájárulhatott és egyben bizonyítéka is lehet a madarak közel-keleti refúgiumból történő visszaterjedésének (16. ábra).

A mikroszatellita adatok segítségével sok esetben jobb felbontásban vizsgálhatjuk akár a finom skálájú rekolonizációt is, hiszen a populációk közötti F_{st} értékbeli különbségeket nagyban befolyásolhatja a populációk közötti elkeveredés és differenciálódás mértéke, melyet azonban a mikroszatellita adatokkal eredményesebben vizsgálhatunk (Meglész és mts., 1998; Pecsénye, 2006). 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. Nem találtunk azonban bizonyítékot a populációk közötti távolság arányos izolációra, valószínűleg a földrajzi skála és a minta nagyságából kifolyólag. Ezen eredményünk összhangban van Bensch és Hasselquist (1999) eredményeivel, hiszen nagy skálán (európai és kenyai minták alapján) ők sem találtak bizonyítékot a távolság arányos izolációra.



16. 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 (fehérrrel: nyugati haplotípusok, feketével: keleti haplotípusok).

A nádírigó Európában általánosan és széleskörűen elterjedt költő faj, így a szigethatás, melyet más madárfaj esetében már bizonyítottak (Suárez és mts., 2009; Rutz és mts., 2012), a nádírigó esetében nem játszik jelentős szerepet.

Moskát és munkatársai (2008) a miénkhez hasonló kis (Magyarország nagyságú, populációk közötti távolság 50-300 kilométer) földrajzi skálán a mi eredményeinkkel ellentétben nem mutattak ki populációk közötti genetikai differenciálódást. Más fajok, így a fehérkarmú vércse (*Falco neumannii*) esetében hasonló vizsgálatokat már végeztek Spanyolországban, mely során 11 mikroszatellita lokuszt felhasználva a kutatásunkhoz hasonló skálán (50-200 km távolság a populációk között) szintén nem figyelték meg populációk közötti differenciálódást (Alcaide és mts., 2009). Ezzel ellentétben Abdelkrim és munkatársai (2012) az új-kaledóniai varjú esetében 8 mikroszatellita lokuszt megvizsgálva genetikai differenciálódást figyeltek meg az új-kaledóniai szigetek populációi között. Hasonló eredményeket kaptak Rutz és munkatársai (2012) is ugyanezen faj esetében lényegesen kisebb (5-10 kilométer) skálán is. Suárez és munkatársai (2009) az erdei pinty esetében végzett hozzánk hasonló vizsgálatokat közel megegyező földrajzi skálán a Kanári-szigeteken. Mind az mtDNS, mind pedig a mikroszatellita lokuszokat felhasználták vizsgálataikban. Vizsgálatuk eredményeként mindkét szinten genetikai differenciálódást figyeltek meg az egyes szigetek erdei pinty populációi között. Bár Rutz és munkatársai (2012) kis skálájú mtDNS vizsgálataiban jelentős különbséget figyeltek meg az egyes habitat típusokban költő új-kaledónai varjúk esetében, mégis kevés olyan vizsgálattal találkozhatunk, melyek kis skálán vizsgálnák az mtDNS polimorfizmusát. Azon kevés, kis skálán végzett, populációgenetikai vizsgálatok, melyek esetében genetikai differenciálódást figyeltek meg, mind szigeteken végzett kutatások voltak, melyek esetében az úgynevezett szigethatás befolyásolhatta a populációk közötti differenciálódás mértékét.

A nagy skálán (európai nagyságú) történt genetikai differenciálódási vizsgálatok során Moskát és munkatársai (2008) a nádírigó esetében a mikroszatellita lokuszok alapján az egymástól legtávolabb lévő (Kvismaren-Apajpuszta, Kvismaren-Velencei-tó) populációk között figyeltek csak meg differenciálódást. Ekkora skálán a mikroszatellita lokuszok számos más madárfaj esetében is genetikai differenciálódást mutattak (Roques és Negro, 2005; Brito, 2007; Dor és mts., 2011, 2012; Pulgarín és Burg, 2012). Nagy skálán nekünk nem volt lehetőségünk megvizsgálni a genetikai differenciálódás mértékét a mikroszatellita lokuszok alapján, ám az mtDNS szintjén mi is megfigyeltünk számos populáció között genetikai differenciálódást. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy az mtDNS vizsgálata ilyen nagy földrajzi skálán már alkalmas a genetikai különbségek kimutatására, amint azt bizonyítják Bensch és Hasselquist, valamint Hansson és

munkatársai (2008) vizsgálatai, mely során az mtDNS alapján a nádirigó utolsó eljegesedést követő filogeográfiai történetét leírták.

A mikroszatellita és a mitokondriális eredményeinket összevetve kis skálán a genetikai differenciálódást a populációk között csak a mikroszatellita lokuszok alapján lehet megfigyelni. Dor és munkatársai (2011) ezzel szemben a két módszer között korrelációt figyeltek meg a füstifecske esetében. Későbbi vizsgálatukban meg is említik, hogy alacsony, de szignifikáns differenciálódást figyeltek meg mindkét módszer tekintetében a füstifecskenél. Ugyanezt a pehelyharkály (*Picooides pubescens*) esetében is kimutatta Pulgarín és Burg (2012). Brito (2007) a macskabaglyon (*Strix aluco*) végzett vizsgálataiban az effektív populációméretre korrigálta az adatait, majd az mtDNS és a mikroszatelliták alapján is egybevágó eredményeket kapott a populációk strukturáltságában.

A mikroszatellita vizsgálatokban felhasznált mintáink nagyobb részénél rendelkezésünkre álltak az mtDNS kontroll régió II, D-loop szekvenciái is, melyek alapján ezeket besoroltuk a keleti és nyugati haplotípusok közé, arányuk pedig megegyezett az összes magyarországi mintában általunk megfigyelt arányával. A mikroszatellita vizsgálatok viszonylag alacsony mintaszáma ellenére is különböző mintázatot figyeltünk meg a két módszer (mtDNS és mikroszatellita lokuszok) tekintetében. Az összehasonlítható populációk mintaszáma növelése érdekében az 5 költő populációt három részre felosztva is vizsgáltuk, mely felosztások során a populációk észak-dél és kelet-nyugati irányú elhelyezkedésük alapján történt. A felosztás hátterében a nádirigó feltételezett nyugati, észak-nyugati, valamint dél-kelet irányú visszaterjedése áll, amely a távoli populációk között könnyen okozhatott differenciálódást az egyes költő populációk között. A földrajzi elhelyezkedés alapján történt három részre bontásából következően az összehasonlított csoportok elemszáma megnövekedett, és számos bizonyítékot találtunk ebben a vizsgálati formában is a nádirigók kis, országos skálán belüli genetikai differenciálódására. Mindezek mellett összehasonlítottuk azon 36 madár mikroszatellita adatait is, melyek esetében tudtuk, hogy a keleti-, vagy nyugati haplotípus csoportra jellemző szekvenciát hordozza, ahol is nem találtunk különbséget a páros F_{st} összehasonlítás (keleti vs. nyugati haplotípusú madarak mikroszatellita adatai) során. Mind az irodalmi (Cramp és Duncan, 1992; Hasselquist és Bensch, 1991; Fischer és Haupt, 1994; Procházka és Reif, 2000; Hansson és mts., 2003a; Csörgő és Gyurácz, 2009), mind a saját eredményeink alapján tudjuk (Mátrai és mts., 2009), hogy a költő nádirigók nagy része erősen kötődik előző évi költőterületéhez, valamint a vizsgálataink során számos esetben genetikai differenciálódást tudunk kimutatni az egyes költő populációk között. Ezek alapján úgy gondoljuk, hogy a költő populációk közötti különbségeket az oda betelepült madarak genetikai állománya, valamint a területhűségük következtében kialakuló izoláció és az ebből adódó genetikai fixáció áll.

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 (Pecsenye, 2006). Úgy tűnik, hogy az mtDNS szekvenálásának viszonylag egyszerűbb módszere abban az esetben adhat megfelelő eredményt, ha a populációk szubdivíziójában földrajzi, ökológiai és egyéb faktorok játszanak leginkább szerepet (allopatrikus fragmentáció). 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. Példaként mindenképpen érdemes megemlíteni azt az észak-amerikai kutatást, melyben 10 mikrosatellita lokusz segítségével megfigyelték, hogy a szürkefarkas és a prérifarkas szimpatrikus populációi között nagyobb volt a genetikai hasonlóság, mint az allopatrikus populációk között (Pecsenye, 2006). Azonban arról sem szabad megfeledkeznünk, hogy a két említett módszer közötti esetleges korreláció nagyban függhet a vizsgált madárfajtól, annak populációjától és életmenetét stratégiájától (Dor és mts., 2011).

6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Az EURING és a Magyar Madárgyűrűzési Adatbank adatit felhasználva Európa nagyságú makro (európai skálán) skálán vizsgáltuk a fiatal nádirigók születési helyhez- és az öreg nádirigók költőterülethez való hűségének mértékét. Nem találtunk különbséget a fiatal nádirigók születési- és az öreg nádirigók 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. Eredményeinket a „**Biologia**” folyóiratban közzeltük (Mátrai és mts., 2012a).

2. A Babatpusztán végzett vizsgálatainkkal az öreg madarak költőterülethez való hűségének mértékét határoztuk meg mikro- (egy költő populáció) skálán. Az 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 dél-afrikai területeken telelő nádirigók 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 nádirigó 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. Eredményeinket a „**Journal of Ornithology**” folyóiratban közzeltük (Mátrai és mts., 2012b).

4. Elsőként bizonyítottuk mikroszatellita markerek segítségével kis földrajzi skálán (magyarországi léptékű) a populációk közötti genetikai differenciálódás létét a nádirigó 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 nádirigónál nem lehet távolság arányos izolációt megfigyelni sem az mtDNS, sem pedig a mikroszatellita lokuszok alapján sem a mikro-, sem pedig a makro skálán.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A madárvonulás olyan figyelemre méltó természeti jelenség, mely már régóta foglalkoztatja mind a hétköznapi emberek, mind a biológusok képzeletét. Az egyes madárfajok ökológiai igényével, szaporodásával, vonulási útvonalaival, a költési és vedlési stratégiákkal kapcsolatban információk sokasága áll mára rendelkezésünkre. Az elmúlt évtizedekben egyre speciálisabb ökológiai és madártani kérdések megválaszolására váltunk képessé, köszönhetően többek között az olyan technikai vívmányoknak, mint a ma már rutinszerűen alkalmazható molekuláris genetikai módszerek.

A nádírigó elterjedésével, költésével, a vonulás időzítésével és a lehetséges vonulási útvonalakkal kapcsolatban már számos eredménnyel és adattal rendelkezünk, ám az egyes költő populációk genetikai hátterével kapcsolatosan még kevés információnk van. Kutatásaink során a hagyományos madárgyűrűzési és színes gyűrűzési módszereket felhasználva vizsgáltuk a nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*) születési területhez, illetve a költőterülethez való hűségének mértékét. Az mtDNS és mikroszatellita markerek vizsgálatával igyekeztünk a dél-afrikai területeket telelőhelyként használó nádírigók európai költőterületét azonosítani. Fel kívántuk tární egyes költőpopulációk genetikai különbségeinek mértékét és annak lehetséges okait magyarországi és európai skálán.

Megvizsgáltuk a fiatal nádírigók születési helyhez és az öreg nádírigók költőterülethez való hűségének mértékét az EURING és a Magyar Madárgyűrűzési Adatbank adatait felhasználva Európa léptékben. Vizsgálataink során csak az Európa északi részén költő madarak esetében találtunk különbséget a fiatal nádírigók születési és az öreg nádírigók költőterülethez való hűségének mértéke között. Ott a fiatal madarak kevésbé voltak hűségesek születési területükhöz, mint az öreg költő madarak előző évi költőterületükhöz. Vizsgálataink során kimutattuk, hogy a költési időszak intervallumának helyes meghatározása alapvetően befolyásolhatja a területhűség vizsgálatok eredményeit a fiatal madarak esetében.

Az öreg madarak költőterülethez való hűségének mértékét kis skálán is megvizsgáltuk (egy költő populáció, Babatpuszta). A madarak mindössze 15,1%-a tért vissza a költőterületre, ugyanakkor a visszafogások tekintetében az öreg madarak 90%-a ragaszkodott előző évi költőterületéhez, míg a költő madarak 10%-a a gyűrűzést követő években a vizsgálati terület 10 kilométeres körzetében más nádasban költött. Vizsgálataink során bebizonyosodott, hogy a költőterülethez hűséges madarak tavaszi visszaérkezésének ideje alapvetően befolyásolja, hogy a

madár előző évi territóriumában, vagy annak közelében költ-e újból, vagy azt a territórium foglaltsága miatt elhagyni kényszerül.

Kutatásunk során elsőként vizsgáltuk a dél-afrikai területeken telelő madarak mtDNS polimorfizmusát. Bizonyítottuk, hogy a dél-afrikai telelő populáció haplotípusai 60%-ban az európai (elsősorban közép- és kelet-európai) populációkhoz hasonlítottak. Figyelembe véve a nádirigók afrikai fogás-visszafogási adatait, a lehetséges vonulási útvonalakat, és a korábbi genetikai vizsgálati eredményeket nem zárhatjuk ki annak a lehetőségét, hogy a közel-és közép-keleti populációk (Kazahsztán és Irán/Törökország) madarai is eljuthatnak a legdélebbi afrikai telelőterületekre.

Elsőként bizonyítottuk mikroszatellita markerek segítségével a populációk közötti genetikai differenciálódás meglétét kis földrajzi skálán (Magyarország) a nádirigó esetében. Bizonyítottuk, hogy az mtDNS szekvencia polimorfizmusa tekintetében a populációk közötti genetikai differenciálódást csak a nagy földrajzi lépték (európai nagyságú) esetében lehet megfigyelni.

Vizsgálataink során gyűrűzési, színesgyűrűzési és visszafogási adatok segítségével bizonyítottuk, hogy az öreg költő nádirigók az északi költőterületek madarai kivételével erősen ragaszkodnak előző évi költőterületükhöz, mely jelenség nagyban befolyásolhatja a költő populációk genetikai differenciálódásának mértékét. Az afrikai fogás-visszafogási adatokat és az érkezési időkkel kapcsolatos irodalmi adatokat felhasználva bemutattuk a faj lehetséges vonulási útvonalait. Az európai költő- és az afrikai telelő populációk genetikai vizsgálatával elsőként közöltünk eredményeket a nádirigó lehetséges dél-afrikai telelőhelyét illetően.

8. SUMMARY

Bird migration is a unique natural phenomenon, which has been in the centre of interest of both public and scientific communities for a long time. Plenty of information accessible about the ecological needs, the reproduction, breeding and moulting strategies of several bird species. We are able to address many specific ecological and ornithological questions since modern scientific methods, such as many broadly used techniques of molecular genetics are available.

During our study we used both the traditional and colour ringing methods to analyze the natal and breeding philopatry of the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). Microsatellite and mtDNA analysis helped to identify which breeding populations of the great reed warbler use the South African areas for wintering. We wished to reveal the degree and the possible causes of the genetic differentiation between various breeding populations both on Hungarian and European scale.

There are numerous published data on the distribution, breeding behaviour, timing and routes of migration of the great reed warbler. However, our knowledge on the genetic background of different breeding populations is still limited.

We analyzed the natal and breeding philopatry of the juvenile and adult great reed warblers on a macro (European) scale using the dataset of the EURING Databank and the Hungarian Bird Ringing Centre. We did not find any differences between the juveniles' natal and the adults' breeding philopatry through Europe with the exception of birds breeding in North Europe. Juveniles hatched in the Northern populations proved to be less faithful to their place of hatching than the adults to their breeding places. We demonstrate in our study that the accurate determination of the breeding season has a critical impact in philopatry researches.

We also analysed the adult great reed warbler's breeding philopatry on a small scale (one breeding population, Babatpuszta). 90% of the adult birds were faithful to their former breeding area, while 10% of the birds started to breed in an other reedbed within a 10 km radius of the study area. We pointed out that the return date from the wintering areas strongly influenced whether the birds were able to occupy the nest site used during the previous breeding season, or they needed to find a new territory as their former nest site was occupied by an other specimen.

To our knowledge our research group investigated the mtDNA polymorphism in the South African wintering great reed warbler populations. We demonstrated that the haplotypes found in the South African wintering population were similar to the European (primarily to the Central and Eastern European) breeding populations. Considering the African capture-recapture data and the

possible migration routes of the great reed warbler we cannot exclude the possibility that the birds from the Middle East (Kazakhstan and Iran/Turkey) can reach the southernmost African wintering areas.

Our results show evidence first in the literature that remarkable genetic differentiation can be detected between close breeding populations of the great reed warbler on a small geographic scale (Hungary). Furthermore we proved that any significant variation in the mtDNA sequence polymorphism can only be detected when it is surveyed on a large (European) geographical scale.

The ring recapture data analysis demonstrates that adult breeding great reed warblers are faithful to their former territories. However, breeding populations on higher latitudes show a lower level of nest site philopatry. This pattern can greatly affect the genetic segregation of various breeding populations. With the help of African capture-recapture data and using relevant publications on the arrival times we outlined the possible migration routes of this species. With our genetic investigations on the European breeding and African wintering populations we presented results regarding the potential wintering sites of the great reed warbler in South Africa.

9. MELLÉKLETEK

8.1. Melléklet: Irodalomjegyzék

1. Alcaide, M., Serrano, D., Tella, L.J., Negr, J.J. (2009): Strong philopatry derived from capture–recapture records does not lead to fine-scale genetic differentiation in Lesser kestrels. *Journal of Animal Ecology* 78: 468–475.
2. Abdelkrim, J., Hunt, R.G., Gray, D.R., Gemmel, J.N. (2012): Population genetic structure and colonisation history of the tool-using New Caledonian Crow. *PlosOne* 7(5): e36608.
3. Avise, J.C. (1994): *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman and Hall, London.
4. Barabás, L., Gilicze, B., Takasu, F., Moskát, C. (2004): Survival and anti-parasite defense in a host metapopulation under heavy brood parasitism: a source–sink dynamic model. *Journal of Ornithology* 22(2): 143-151.
5. Batáry, P., Báldi, A. (2005): Factors affecting the survival of real and artificial great reed warbler’s nests. *Biologia, Bratislava* 60(2): 215-219.
6. Beier, J., Leisler, B., Wink, M. (1997): Ein Drossel- x Teichrohrsänger-Hybride *Acrocephalus arundinaceus* x *A. scirpaceus* und der Nachweis seiner Elternschaft. *Journal für Ornithologie* 138: 51-60.
7. Bensch, S., Hasselquist, D. (1991): Territory infidelity in the polygynous Great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*: The effect of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology* 60: 857-871.
8. Bensch, S., Hasselquist, D. (1994): Higher rate of nest loss among primary than secondary females: infanticide in the great reed warbler? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 309-317.
9. Bensch, S. (1996): Female mating status and reproductive success in the great reed warbler: is there a potential cost of polygyny that requires compensation? *Journal of Animal Ecology* 65: 283-296.

10. Bensch, S., Hasselquist, D., Nielsen, B., Hansson, B. (1998): Higher fitness for philopatric than for immigrant males in a semi-isolated population of great reed warblers. *Evolution* 52(3): 877-883.
11. Bensch, S., Hasselquist, D. (1999): Phylogeographic population structure of great reed warblers: an analysis of mtDNA control region sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 66: 171–185.
12. Bensch, S., Hansson, B., Hasselquist, D., Nielsen, B. (2000): Partial albinism in a semi-isolated population of great reed warblers. *Hereditas* 133: 167-170.
13. Bensch, S., Hasselquist, D., Nielsen, B., Nihlén, C., Frodin, P. (2001): Food resources and territory quality in the polygynous great reed warbler. In: *The ecology of reed birds: biosystematics and ecology series*, no. 18 (Hoi H, ed). Vienna: Austrian Academy of Sciences Press: 49–71.
14. Berthold, P. and Terrill, S.B. (1991): Recent advances in studies of bird migration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 22: 357–378.
15. Bertold, P. (2001): *Bird migration: A General Survey (Second Edition)*
16. BirdLife International/European Bird Census Council (2000): *European bird populations: estimates and trends*. Cambridge, UK BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 10).
17. BirdLife International (2004): *Birds in Europe: populations estimates, trends and conservation status*, Cambridge, UK: BirdLife International. (BirdLife Conservation Series No. 12).
18. Brito, P.H. (2007): Contrasting patterns of mitochondrial and microsatellite genetic structure among Western European populations of Tawny Owls (*Strix aluco*). *Molecular Ecology* 16(16): 3423-3437.
19. Boere, G., Galbraith, C., Stroud, D. (szerk.) (2007): *Waterbirds around the World. East Asia/East/Africa Flyway*. The Stationery Office, Edinburgh, UK.: 40-47.

20. Bosschieter, L., Goedhart, P.W., Foppen, R.P.B., Vos, C.C. (2010): Modelling small scale dispersal of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in a fragmented landscape. *Ardea* 98(3): 383–394.
21. Brosset, A. (1971): Territorialisme et Défense du Territoire chez les Migrateurs Paléarctiques Hivernant au Gabon. [Territoriality and territory defence in Palearctic migrants wintering at Makokou in Gabon.] *Alauda* 39: 127-131.
22. Catchpole, C.K. (1983): Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behavior* 31: 1217-1225.
23. Clark, N. A., C. D. T. Minton, J. W. Fox, K. Gosbell, R. B. Lanctot, R. R. Porter, and S. Yezerinac. (2010): The use of light-level geolocators to study wader movements. *Wader Study Group Bulletin* 117(3): 173–178.
24. Cramp, S., Duncan, J. (1992): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. VI. Oxford University Press, New York: 736.
25. Csörgő, T. (1995): A nádas zonáció és szegélyvegetációk énekesmadarai. Vásárhelyi T. szerkesztő: A nádasok állatvilága. Magyar Természettudományi Múzeum, *Studia Naturalia* 8: 138-144.
26. Csörgő, T., Gyurácz, J. (2009): Nádirigó. In: Csörgő T., Karcza Zs., Halmos G., Magyar G., Gyurácz J., Szép T., Bankovics A., Schmidt A., Schmidt E. (szerk.): Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó, Budapest: 672.
27. Csörgő, T., Harnos, A., Kovács, Sz., Nagy, K. (2009): A klímaváltozás hatásainak vizsgálata hosszútávú madárgyűrűzési adatsorok elemzésével. *Természetvédelmi Közlemények* 15, 1-12
28. Dawson, D.A., Horsburgh, G.J., Küpper, C., Stewart, I.R.K., Ball, A.D., Durrant, K.L., Hansson, B., Bacon, I., Bird, S., Klein, Á., Lee, J-W., Martín-Gálvez, D., Simeoni, M., Smith, G., Spurgin, L.G., Burke, T. (2010): New methods to identify conserved microsatellite loci and develop primer sets of high utility – as demonstrated for birds. *Molecular Ecology Resources* 10: 475–494.

29. De Roo, A., Deheegher, J. (1969): Ecology of the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus* (L.), wintering in the southern Congo savanna. *Gerfaut* 59: 260-275.
30. Del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.A. (szerkesztők) (2006): Handbook of the Birds of the World. Old World Flycatchers to Old World Warblers, Vol. 11, Lynx Edicions, Barcelona.
31. Dickinson, E.C. (2003): The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. Harmadik kiadás, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
32. Dor, R., Lovette, J.I., Safran, J.R., Billerman, M.S., Huber, H.G., Vortman, Y., Lotem, A., McGowan, A., Evans, R.M., Cooper, B.C., Winkler, W.D. (2011): Low variation in the polymorphic Clock gene Poly-Q region despite population genetic structure across Barn Swallow (*Hirundo rustica*) populations. *PlosOne* 6(12): e28843.
33. Dor, R., Safran, R.J., Vortman, Y., Lotem, A., McGowan, A., Evans, M.R., Lovette, I.J. (2012): Population genetics and morphological comparisons of migratory European (*Hirundo rustica rustica*) and sedentary East-Mediterranean (*Hirundo rustica transitiva*) Barn Swallows. *Journal of Heredity* 103(1): 55-63.
34. Dowsett, R.J., Aspinwall, D.R., Dowsett-Lemaire, F. (2008): The birds of Zambia. Tauraco Press & Aves, B455 PW.
35. Dyrce, A., Flinks, H. (2000): Potential food resources and nestling food in the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus arundinaceus*) and Eastern Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus orientalis*). *Journal of Ornithology* 141: 351-360.
36. Excoffier, L. G. Laval, Schneider, S. (2005): Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
37. Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J.K. (2003): Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data: Linked Loci and Correlated Allele Frequencies. *Genetics* 164: 1567–1587.
38. Feldhamer, G., Drickamer, L., Vessey, S., Merritt, J., Krajewski, C. (2007): Adaption, Diversity, Ecology, Mammalogy - (Third Edition) Chapter 24: 448-459.

39. Fischer, S., Haupt, H. (1994): Ansiedlerstreuung, Alter und Zugwege ostdeutscher Drosselrohrsaenger (*Acrocephalus arundinaceus*) ± eine Ringfundanalyse. [Settling patterns and movements of East-German Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) – an analysis of ringing recoveries of the Hiddensee bird ringing station.] Vogelwarte 37: 183–189.
40. Forstmeier, W., Leisler, B. (2004): Repertoire size, sexual selection, and offspring viability in the great reed warbler: changing patterns in space and time. Behavioral Ecology 15 (4): 555–563.
41. Fregin, S., Haase, M., Olsson, U., Alström, P. (2009): Multi-locus phylogeny of the family Acrocephalidae (Aves: Passeriformes) – The traditional taxonomy overthrown. Molecular Phylogenetics and Evolution 52: 866-878.
42. Fridolfsson, A.K., Ellegren, H. (1999): A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. Journal of Avian Biology 30: 116-121.
43. Geltsch, N., Hauber, M.E., Anderson, M.G., Bán, M., Moskát, Cs. (2012): Competition with a host nestling for parental provisioning imposes recoverable costs on parasitic cuckoo chick's growth. Behavioral Processes 99: 378-383.
44. Graveland, J. (1998): Reed die-back, water level management and the decline of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in the Netherlands. Ardea 86(2): 187-200.
45. Greenwood, P., Harvey, P. (1982): The natal and breeding dispersal of birds. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 1–21.
46. Guilford, T.C., Meade, J., Freeman, R., Biro, D., Evans, T., Bonadonna, F., Boyle, D., Roberts, S., Berrins, C.M. (2008): GPS tracking of the foraging movements of Manx Shearwaters *Puffinus puffinus* breeding on Skomer Island, Wales, Ibis 153(3): 462-473.
47. Gyurác, J. and Bank L. (2000): Comparison of population dynamics of five reed warblers in a south Hungarian reed bed. Aquila 105-106: 135-142.
48. Gyurác, J., Bank, L., Horváth, G. (2004): Studies on the population and migration dynamics of five reed warbler species in a south Hungarian reed bed. Aquila 111: 105-129.

49. Hadarics, T., Zalai, T. (szerk.) (2008): Nomenclator Avium Hungaride. Magyarország madarainak névjegyzéke. 277.
50. Haraszthy, L. (szerkesztő) (2000): Magyarország madarai. Nádiringó. Mezőgazda Kiadó, ISBN: 9639239650, 306.
51. Hagemeijer, E., Blair, M. (eds.) (1997): The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. T and A D Poyser, London.
52. Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, D., Lillandt, G.B., Wennerberg, L., von Schantz, T. (2000): Increase of genetic variation over time in a recently founded population of Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) revealed by microsatellites and DNA fingerprinting. *Molecular Ecology* 9: 1529–1538.
53. Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, D., Åkesson, M. (2001): Microsatellite diversity predicts recruitment of sibling great reed warblers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268(1473): 1287–1291.
54. Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, D., Nielsen, B. (2002): Restricted dispersal in a long-distance migrant bird with patchy distribution, the great reed warbler. *Oecologia* 130(4): 536–542.
55. Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, F. (2003a): Heritability of dispersal in the great reed warbler. *Ecology Letters* 6: 290-294.
56. Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, D. (2003b): A new approach to study dispersal: immigration of novel alleles reveals female-biased dispersal in great reed warblers. *Molecular Ecology* 12: 631-637.
57. Hansson, B., Roggeman, W., De Smet, G. (2004a): Molecular evidence of a reed warbler x great reed warbler hybrid (*Acrocephalus scirpaceus* x *A. arundinaceus*) in Belgium. *Journal of Ornithology* 145: 159-160.
58. Hansson, B., Hasselquist, D., Bensch, S. (2004b): Do female great reed warblers seek extra-pair fertilization to avoid inbreeding? *Proceedings of the Royal Society London B* 271 (Supplement): S290-S292.

59. Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, D. (2004c): Lifetime fitness of short- and long-distance dispersing great reed warblers. *Evolution* 58(11): 2546-2557.
60. Hansson, B., Åkesson, M., Slate, J., Pemberton, M.J. (2005): Linkage mapping reveals sex-dimorphic map distances in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2289–2298.
61. Hansson, B., Hasselquist, D., Tarka, M., Zahtindjiev, P., Bensch, S. (2008): Postglacial colonisation patterns and the role of isolation and expansion in driving diversification in a passerine bird. *PloSOne* 3(7): e2794.
62. Hansson, B., Tarka, M., Dawson, D.A., Horsburgh, G.J (2012): Hybridization but no evidence for backcrossing and introgression in a sympatric population of Great Reed Warblers and Clamorous Reed Warblers. *PloSOne* 7(2): e31667.
63. Hasselquist, D., Bensch, S. (1991): Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 187-193.
64. Hasselquist, D., Bensch, S., Schantz, von T. (1995): Low frequency of extrapair paternity in the polygynous great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology* 6(1): 27-38.
65. Hasselquist, D. (1995): Demography nad lifetime reproductive success in the polygynous Great Reed Warbler. *Japanase Journal of Ornithology* 44: 181-194.
66. Hasselquist, D, Bensch, S., Schantz von T. (1996): Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232.
67. Hasselquist, D. (1998): Polygyny in Great Reed Warblers: a long-term study of factors contributing to male fitness. *Ecology* 79(7): 2376-2390.
68. Helbig, A.J., Seibold, I. (1999): Molecular phylogeny of Palearctic-African *Acrocephalus* and *Hippolais* Warblers (Aves: Sylviidae). *Molecular Phylogenetic and Evolution* 11: 246-260.

69. Hedenström, A., Bensch, S., Hasselquist, D., Lockwood, M., Ottosson, U. (1993): Migration, stopover and moult of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in Ghana, West Africa. *Ibis* 135: 177-180.
70. Hillis D. M., Mable B. K., Larson A., Davis S. K. & E. A. Zimmer (1996): Nucleic Acids IV: Sequencing and Cloning. In: Hillis D. M., Moritz C. & B. K. Mable (eds.): *Molecular Systematics*. 2nd Ed. Sinauer, Sunderland, USA.: 321-381.
71. Herremans, M. (1998): Conservation status of birds in Botswana in relation to land use. *Biological Conservation* 86: 139-160.
72. Holmbring, J. (1973): Great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in Sweden in 1971 and its previous occurrences in the country. (in Swedish), *Var Fagelvarld* 32: 23-31.
73. Hubisz, M.J., Falush, D., Stephens, M., Pritchard JK. (2009): Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources*. 9:1322-1332
74. Huntley, B., Green, E., Collingham, C., Willis, G. (2007): A climatic atlas of European breeding birds. Durham University. The RSPB and Lynx Edicions, Barcelona.
75. Ion, C. (2006): The territorial behavior of the Great Reed Warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) in wet zones of Moldavia. *Analele Științifice ale Universității "AL.I.CUZA" Iași, s. Biologie animală* Tom LII, 2006, 213-218.
76. Isenmann, P., Gaultier, T., Hili, A.E., Azafzaf, H., Dlenzi, H., Smart, M. (2005): Oiseaux de Tunisie - Birds of Tunisia. SEOF, Published under the patronage of "Les Amis des Oiseaux" and in collaboration with the Biological Station of the Tour de Valet, research centre for the conservation of Mediterranean wetlands, Arles (France). ISBN: 2950654894, 333.
77. Isenmann, P., Benmergui, M., Browne, P., Ba, A.D., Diagana, C.H., Diawara, Y., Sidaty, Z.E.A. (2010): Oiseaux de Mauritanie – Birds of Mauritania. SEOF Editions, ISBN 9782916802022, 291.
78. Jehl, H. (1974): Quelques migrateurs Palearctiques en République Rentr Africaine. *Alauda*, Volume 42(4): 397-406.

79. Jensen, J.L., Bohonak, A.J., Kelley, S.T. (2005): Isolation by distance, web service. BMC Genetics 6: 13. v.3.23 <http://ibdws.sdsu.edu/>
80. Johannes, E., Hansson, B., Lee, R.W., Waldenström, J., Westerdahl, H., Åkesson, M., Hasselquist, D., Bensch, S. (2008): Isotope signatures in winter moulted feathers predict malaria prevalence in a breeding avian host. *Oecologia* 158(2): 299-306.
81. Keller, L.F., Jeffery, K.J., Arcese, P., Beaumon, M.A., Hochachka, W.M., Smith, J.N.M., Bruford, M.W. (2001): Immigration and the ephemerality of a natural population bottleneck: evidence from molecular markers. *Proceedings of the Royal Society London B* 268: 1387-1394.
82. Kralj, J., Radović, D., Tutiš, V., Čiković, D. (2007): Migration of Central and East European *Acrocephalus* warblers at the Eastern Adriatic Coast: an analysis of recoveries. *The Ring* 29(1-2): 121-131.
83. Leisler, B., Heidrich, P., Schulze-Hagen, K., Wink, M. (1997): Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus *Acrocephalus*) based on mtDNA sequences and morphology. *Journal of Ornithology* 138: 469-496.
84. Librado, P., Rozas, J. (2009): DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
85. Marosi, B., Popescu, O., Damart, A., Ghira, I.V. (2009): MHC (major histocompatibility complex) gének a kockás siklónál. X. RODOSZ Konferencia 2009. november 13-15., Kolozsvár, letöltve: 2012-10-18, <http://www.rodosz.ro/files/Marosi%20Bela.pdf>
86. Meglécz, E., Pecsénye, K., Varga, Z., Solignac, M. (1998): Comparison of differentiation pattern at allozyme and microsatellite loci in *Parnassius mnemosyne* (Lepidoptera) populations. *Hereditas* 128: 95-103.
87. Meglécz, E., Néve, G., Pecsénye, K., Varga, Z. (1999): Genetic variations in space and time in *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera) populations in north-east Hungary: implications for conservation. *Biological Conservation* 89: 251-259.

88. Moskát, Cs., Honza, M. (2002): European cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behavior in a heavily parasitized great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* population. *Ibis* 144: 614-622.
89. Moskát, Cs., Hansson, B., Barabás, L., Bártol, I., Karcza Z. (2008): Common cuckoo *Cuculus canorus* parasitism, antiparasite defence and gene flow in closely located populations of Great reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Avian Biology* 39(6): 663–671.
90. Moskát, Cs., Hauber, M.E., Avilés, J.M., Bán, M., Hargitai, Z., Honza, M. (2009): Increased host tolerance of multiple cuckoo eggs leads to higher fledgling success of the brood parasite. *Animal Behaviour* 77: 1281-1290.
91. Moskát, Cs., Hauber, M.E. (2010): Chick loss from mixed broods reflects severe nestmate competition between an evictor brood parasite and its hosts. *Behavioral Processes* 83: 311-314.
92. Neto, J.M., Arroyo, J.L., Bargain, B., Monrós, J.S., Mátrai, N., Procházka, P., Zehindjiev, P. (2012): Phylogeography of a habitat specialist with high dispersal capability: The Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. *PlosOne* 7(6): e38497.
93. Nicholas, K.B., Nicholas, H.B, Jr. (1997): GeneDoc: a tool for editing and annotating multiple sequence alignments. Distributed by the author.
94. Noordwijk, A.J. van, Scharloo, W. (1981): Inbreeding in an island population of the Great Tit. *Evolution* 35: 674-688.
95. Paradis, E., Baillie, S.R., Sutherland, W.J., Gregory, R.D. (1998): Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67: 518-536.
96. Peach, W., Baillie, D., Underhill, L. (1991): Survival of British Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* in relation to West African rainfall. *Ibis* 133: 300-305.
97. Peakall, R., Smouse, P.E. (2006): GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6: 288-295.
98. Pearson, D.J., Lack, P.C. (1992): Migration patterns and habitat use by passerine and near-passerine migration birds in eastern Africa. *Ibis* 134, Supplement 1: 89-98.

99. Pecsénye, K. (2006): Populációgenetika. Pars Kft., ISBN 963060325X, 401.
100. Pecsénye, K., Bereczki, J., Szilágyi, M., Varga, Z. (2007): High level of genetic variation in *Aricia artaxerxes issekutzi* (Lycaenidae) populations in Northern Hungary. *Nota lepidopterologica* 30(2): 225-234.
101. Pulgarín-R, P.C., Burg, T.M. (2012): Genetic Signals of Demographic Expansion in Downy Woodpecker (*Picoides pubescens*) after the Last North American Glacial Maximum. *PlosOne* 7(7): e40412.
102. Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P. (2000): Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155: 945–959.
103. Procházka, P., Reif, J. (2000): Analysis of ringing recoveries of Great reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) ringed or recovered in the Czech Republic and Slovakia. *Sylvia* 36(2): 91–105.
104. Prokešová, J., Kocian, Ľ. (2004): Habitat selection of two *Acrocephalus* warblers breeding in reed beds near Malacky (Western Slovakia). *Biologia, Bratislava* 59(5): 637-644.
105. Richardson, D.S., Jury, F.L., Dawson, D.A., Salgueiro, P., Komdeur, J., Burke, T. (2000): Fifty Seychelles Warbler (*Acrocephalus sechellensis*) microsatellite loci polymorphic in Sylviidae species and their cross-species amplification in other passerine birds. *Molecular Ecology* 9: 2226–2231.
106. Roques, S., Negro, J.J. (2005): MtDNA genetic diversity and population history of a dwindling raptorial bird, the Red Kite (*Milvus milvus*). *Biological Conservation* 126: 41–50.
107. Rousset, F. (2008): Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8: 103-106.
108. Rutz, C., Ryder, B.T., Fleischer, C.R. (2012): Restricted gene flow and fine-scale population structuring in tool using New Caledonian Crows. *Naturwissenschaften* 99: 313–320.
109. Sambrook, J., Russell, D. (2001): *Molecular cloning: A laboratory manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Third edition.

110. Schaefer, T., Ledebur, G., Beier, J., Leisler, B. (2006): Reproductive responses of two related coexisting songbird species to environmental changes: global warming, competition and population sizes. *Journal of Ornithology* 147: 47-56.
111. Schlenker, R. (1986): Neue Drosselrohrsänger *Acrocephalus arundinaceus* – Ringfunde aus Afrika. *Anz. orn. Ges. Bayern* 25, Heft 2/3, Kurze Mitteilungen: 217-219.
112. Sibley, C.G., Monroe, B.L. (1990): *Distribution and Taxonomy of Birds. A study in molecular evolution.* Yale University Press, New Haven, CT.
113. Sinclair, I. (1997): *Field guide to the birds of Southern Africa.* New Holland, London, második kiadás: 244.
114. Suárez, M.N., Betancor, E., Klassert, E.T., Almeida, T., Hernández, M., Pestano, J.J. (2009): Phylogeography and genetic structure of the Canarian Common Chaffinch (*Fringilla coelebs*) inferred with mtDNA and microsatellite loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 556-564.
115. Szénási, V. (2012): A Nagy-nádas nádi énekesmadárállományának változásai 2007–2011 között a farmosi madárvárta adatai alapján. *Természetvédelem és kutatás a Tápó-vidéken Rosalia* 7, 633-656.
116. Tamura, K., Nei, M. (1993): Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution* 10: 512-526.
117. Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S. (2011): MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731–2739.
118. Thompson, J.D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., Higgins, D.G. (1997): The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 24: 4876-4882.
119. Tyler, S.J. (2000): Great Reed Warblers in South-East Botswana. *Safring News* 26: 67-72.

120. Tyler, S.J. (2004): African reed warblers *Acrocephalus baeticatus* in Botswana. African News 33: 2-9.
121. Yohannes, E., Hansson, B., Lee, R.W., Waldenström, J., Westerdahl, H., Åkesson, M., Hasselquist, D., Bensch, S. (2008): Isotope signatures in winter moulted feathers predict malaria prevalence in a breeding avian host. *Oecologia* 158(2): 299-306.
122. Vadász, C., Német, Á., Karcza, Z., Loránt, M., Biró, C., Csörgő, T. (2008): Study on breeding site fidelity of *Acrocephalus* warblers in Central Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54, Supplement 1: 167–175.
123. Wassink, A., Oreel, J.G. (2007): *The Birds of Kazakhstan*. Arend Wassink De Cocksdorp, Texel, Netherlands
124. Watson, G.E., Traylor, M.A., Mayr, E. (1986): Family Sylviidae, Old World Warblers. [Mayr, E., Cottrell, G.W. (szerkesztők): *Check-list of the Birds of the World*. Vol. 4.] *Mus. and Comp. Zool*, Cambridge, MA., 3-294.
125. Węgrzyn, E., Leniowski, K., Osiejuk, T.S. (2010): Whistle duration and consistency reflect philopatry and harem size in great reed warblers. *Animal Behaviour* 79: 1363-1372.
126. Węgrzyn, E., Leniowski, K. (2010): Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology* 151: 255-267.
127. Westerdahl, H., Bensch, S., Hansson, B., Hasselquist, D., Schantz, von T. (2000): Brood sex ratio, female harem status and resources for nestling provisioning in the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 312-318.
128. Westerdahl, H. (2004): No evidence of an MHC-based female mating preference in great reed warblers. *Molecular Ecology* 13: 2465-2470.
129. White, G.C., Burnham, K.P. (1999): Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement, 120-138.
130. Wink, M. (2006): Use of DNA markers to study bird migration. *Journal of Ornithology* 147: 234-244.

131. Wolters, H.E. (1982): Die Vogelarten der Erde. 7. Lieferung, Parey, Hamburg/Berlin.

A disszertáció témájában megjelent saját publikációk

132. Mátrai, N., Gyurácz, J., Mátics, R., Bakonyi, G. (2007): A nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) lehetséges telelterületei az EURING adatbázisának afrikai megkerülési adatai alapján, *Állattani Közlemények* 92(2): 37-44.
133. Mátrai, N., Bakonyi, G., Gyurácz, J., Lenczl, M., Hoffmann, Gy., Mátics, R. (2011): A nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) költő- és születési területhez való hűsége: gyűrűzési adatbázisok problémái, megoldási javaslatok. *Ornis Hungarica* 19(1-2): 109-117.
134. 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.
135. Mátrai, N., Bakonyi, G., Gyurácz, J., Hoffmann, Gy., Raijmakers, 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.

Internetes hivatkozás:

136. [http1: NCBI Taxonomy browser. Letöltve és megtekintve: 2012-09-27.,
http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?mode=Undef&id=39620&lvl=3&lin=f&keep=1&srchmode=1&unlock](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?mode=Undef&id=39620&lvl=3&lin=f&keep=1&srchmode=1&unlock)

10.KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom **Dr. Bakonyi Gábor** és **Dr. Mátics Róbert** témavezetőimnek, akik kutatásom témájának vezetését elvállalták, valamint a munka megszületéséhez vezető rögzös úton mindvégig támogattak, segítettek és mögöttem álltak.

Rendkívül hálás vagyok **Dr. Hoffmann Gyulának**, akitől rengeteg segítséget kaptam a genetikai vizsgálatok során, valamint köszönöm, hogy az elmúlt években barátaim leveleinek köszönhetően a kitartásomhoz nagymértékben hozzájárult.

Köszönöm **Dr. Gyurácz Józsefnek** az elmúlt 14 évet, hiszen neki köszönhetem a madarakkal szembeni szeretetemet és ismereteimet, valamint azt, hogy a madártani kutatások pályájára léptem.

Rendkívül sokat köszönhetek **Lenczl Mihály** barátomnak, aki mindvégig segítette munkámat, ott volt velem jóban és rosszban a nádasok kellős közepén, valamint azt a rengeteg anyagi segítséget és technikai eszközt, amivel hozzájárult munkámhoz.

Köszönettel tartozom **Dr. Forster Tibornak**, aki megtanította nekem a genetikai vizsgálati módszerek alapjait, tanácsaival rávezetett a labormunka buktatóinak megoldására, valamint hogy minden alkalommal szívesen látott és segített laboratóriumában. Szintén hálás vagyok kedves kolléganőjének, **Szabó Zsuzsannának**, aki a laborban végig mellettem állt, valamint köszönöm azt a rengeteg beszélgetést.

Köszönöm **Dr. Kisfali Péternek** azt a sok áldozatos munkát, melyet a minták szekvenálásába fektetett.

Köszönöm az **Állattani és Állatökológiai Tanszék** minden munkatársának segítségét, de különösen **Ványiné Surman Ildikónak**, akinek köszönhetően a tanszék laborjában sikerült eligazodnom, valamint, hogy segített a sötétkamrai genetikai labor kialakításában.

Hálás vagyok **Dr. Csörgő Tibornak**, aki tanácsokkal segítette munkámat, valamint a disszertációm elkészítését is.

Nagyon köszönöm **Paul Isenmann** segítségét, aki első angol cikkem olvasása után felvette velem a kapcsolatot, majd néhány levélváltást követően felajánlotta, hogy küld nekem, olyan nádirigó vonulásával kapcsolatos, telelőterületeken történt feljegyzésekről szóló cikkeket, melyek nagyban segítették munkámat.

Köszönettel tartozom **Sarlós Dávid** és **Török Péter** szakdolgozóimnak, akik alkalmanként szintén sokat segítettek a terepmunkában.

Sokat segített **Bank László** (Sumony); **Paprika Anikó**, **Benke Szabolcs** (Fenekpuszta); **Németh Ákos** (Izsák); **Oláh Tibor** (Babatpuszta); **Dr. Szép Tibor** (Rakamaz); **Deme Tamás** (Dávod); valamint **Vidra Tamás** és **Szénási Valentin** (Farmos) azzal, hogy lehetővé tették mintavételeimet az általuk vezetett gyűrűző helyeken. **Valentinnak** külön köszönöm hasznos tanácsait, valamint azt a sok szakmai és baráti beszélgetést a farmosi estén.

Dr. Júlio Manuel Neto (Portugália, Salreu); **Wolfgang Fiedler**, **Heike Ellrich** (Németország, Mettnau); **Dr. Andrzej Dyrz** (Lengyelország, Milič tavak); **Dr. Nikita Chernetsov** (Oroszország, Rybachy); valamint **Kobie Raijmakers** (Dél-Afrikai Köztársaság) áldozatos munkájáért rendkívül hálás vagyok, ha ők nem küldik el azokat a vérmintákat, melyeket országukban gyűjtöttek, jelen munkám soha nem készülhetett volna el.

Szeretném megköszönni **családom minden tagjának** azt a rengeteg szellemi és anyagi támogatást, amivel mindvégig segítették életemet és tanulmányaimat. Ha ők nem lettek volna mellettem jóban és rosszban, akkor nem váltam volna azzá az emberré, aki ma vagyok.

Végül, de nem utolsó sorban szeretném megköszönni **barátaimnak**, **edzőtársaimnak** azt a sok türelmet és szeretetet, amivel mindvégig körülvettek. Ők voltak azok, akik a nehéz estén lelkem öntöttetek belém, valamint elviseltek a nehéz napokat követő edzéseken.