

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék
Biológiai Intézet

Nádiposzáta fajok őszi vonulásának kor- és ivarfüggő mintázatai

Készítette: Czikkelyné Ágh Nóra

Témavezetők:

Harnos Andrea

SZIE-ÁOTK, Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék

Pásztory-Kovács Szilvia

SZIE-ÁOTK, Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék

SZIE-ÁOTK, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Csörgő Tibor

ELTE, Anatómiai, Sejt-és Fejlődésbiológiai Tanszék

Ócsai Madárvárta Egyesület

Budapest

2014

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	4
2. Irodalmi áttekintés	
2.1. A madárvonulás	4
2.2. Klímaváltozás hatása a madárvonulásra	7
2.3. Ivari dimorfizmus a vonulási stratégiában	9
2.4. Vizsgálat fajtái	12
2.4.1. Foltos nádiposzáta	12
2.4.2. Cserregő nádiposzáta	13
2.4.3. Énekes nádiposzáta	15
2.5. Célkitűzések	17
3. Anyag és módszertan	
3.1. Madárgyűrzési adatok	17
3.2. Vérvétel	18
3.3. Molekuláris ivarmeghatározás	20
3.3.1. DNS izolálása vérből	20
3.3.2. PCR reakció és gélelektroforézis	22
3.4. Elemzésekhez használt statisztikai módszerek	23
4. Eredmények	
4.1. Ivararány változás az őszi vonulás során	25
4.2. Időzítésben történt változások és ivari különbségek	31
4.2.1. Hosszútávú adatsor alapján detektálható változások	31
4.2.2. Rövidtávú adatsor alapján detektálható változások	33
4.2.3. Lehetséges hatások vizsgálata	34
4.3. Biometria különbségek az ivarcsoportok között	37
4.3.1. Különbségek a szárnyhosszban	37
4.3.2. Különbségek a testtömegben	41
4.4. Biometria jellemzők szerinti időzítés	45
4.4.1. Szárnyhossz szerinti időzítés	45
4.4.2. Testtömeg szerinti időzítés	48
5. Megbeszélés	
5.1. Ivarok időzítése az őszi vonulás során	50

5.2. Őszi vonulás időzítésében történt változások	51
5.3. Biometriai különbségek és biometria szerinti időzítés	54
6. Összefoglalás	56
7. Summary	58
8. Függelék	60
9. Irodalomjegyzék	61
Nyilatkozatok	80



Foltos nádiposzáta (*Acrocephalus schoenobaenus*) Forrás: IBC

„A vándorló madár elindul valahonnan, és elindul valahová. Az ősi ösztönök pókhálója abban a pillanatban összeköti az életnek, a földnek, a szívnek és gyomornak ezt a két helyét, s erről letérni éppen úgy nem lehet, mint a vonatnak a sínekről.” /Fekete István/

1. Bevezetés

A madárgyűrűzési adatsorok segítségével lehetséges az egyes fajok vonulásának időzítésében és a fenológiájában történt változások kimutatása. A korrekt eredményekhez az elemzések során figyelembe kell venni a rétegzettséget okozó tényezőket is, különös tekintettel az ivarokat és a korcsoportokat az eltérő vonulási viselkedés miatt. A legtöbb vonuló énekesmadár fajnál tollazat alapján a kor jól meghatározható, míg az ivarhatározás sok faj esetén csak a költési időszakban lehetséges. A vonulás során már nem detektálható ugyanis a tojóknál megfigyelhető kotlófolt és a hímeknél megfigyelhető kloákadudor. Ebből fakadóan az ivari dimorfizmust a vonulási viselkedésben eddig olyan fajokon vizsgálták, ahol ivarok a tollazat vagy a biometriai jellemzők alapján meghatározhatóak. Jelen dolgozatban azonban a molekuláris ivarmeghatározás segítségével 3 olyan nádiposzáta fajt is megvizsgáltunk ebből a szempontból, amelyknél az ivarok vonulási stratégiája eddig nem volt ismert. Vizsgálatunkat az őszi vonulás során végeztük, a gyűrűzött madarakból vérmintát vettünk és ezekből a mintából határoztuk meg laborban a fogott egyedek ivarát. Kutatásunk eredményeivel továbbá hangsúlyozni szeretnénk, hogy a hosszútávú madárgyűrűzési adatsorok felhasználásakor figyelembe kell venni a kor- és ivarcsoportok mellett a helyi költőállományt és a hívóhanggal fogott egyedeket is. A vonulásban történt változások vizsgálatakor így pontosabb, részletgazdagabb eredményeket kaphatunk.

2. Irodalmi áttekintés

2.1. A madárvonulás

A madárvonulás a természet egyik olyan látványos jelensége, ami régóta foglalkoztatja a kutatókat. A mai modern eszközök segítségével, mint például a rádiótelemetriás, műholdas jeladók, geolokátorok, egyre több minden kiderül a madarak vonulási viselkedéséről, útvonalairól és mozgási mintázataikról (BÄCHLER, et al. 2010;

STUTCHBURY, et al., 2011; BARLEIN, et al., 2012). A madarak hatalmas távolságokat képesek megtenni, gyorsan és mégis energetikailag hatékonyan, a széljárásokat kihasználva. Tartaléktápanyagok felhasználásával akár több ezer kilométeres távolságok megtételére képesek, akár tengereken, sivatagokon és magas hegységeken is át tudnak kelni. Nem csak a nagy távolságokat tudnak megtenni, hanem nagyon pontosan orientálódnak és navigálnak, ami egyrészt lehet genetikailag rögzült, de másrészt viszont tanult, a környezeti faktorok által befolyásolt háttérű. A vonulás elsősorban a táplálék-elérhetőség szezonális változásaival áll összefüggésben. A madarak úgy időztik a vonulásukat, hogy az optimális táplálék-abundanciájú időszakokban legyenek jelen mind a költő, mind a telelő területen (NEWTON, 2008). Ezek az időszakok a klímaváltozás hatására eltolódhatnak vagy megváltozhatnak. Ez befolyásolhatja abban az évben a költést, a túlélését valamint az őszi vonulásra való felkészülést is (BOTH and VISSER, 2001; BOTH, et al., 2004; VISSER, et al., 2009).

A vonuló fajokat a megtett távolság alapján 3 nagy csoportba szokás osztani: a rövidtávú vonulókra, amelyek pár száz km-t tesznek meg, mint például a vízirigó (*Cinclus cinclus*), a középtávú vonulókra 100-1000 km távolságot tesznek meg egy vonulási időszakban, mint például az énekes rigó (*Turdus philomelos*). Hosszútávú vonulóknak azokat a fajokat nevezzük, amelyek 3500 km-nél nagyobb távolságot tesznek meg a költő és telelő terület között. Ilyen például az erdei pityer (*Anthus trivialis*) vagy a gyurgyalag (*Merops apiaster*). Vonulásuk erős genetikai kontroll alatt áll, ami kiterjed a vonulás időztésére, valamint az irányára és távolságra is. Ezen obligát vonulóknak kevésbé rugalmas a vonulási fenológiájuk, mind az irányváltást, mind a barrierék előtti zsírfelhalmozást is igen pontosan kell időztíteniük (ALERSTAM, 1993; BERTHOLD, 1993; NEWTON, 2008; CSÖRGŐ, et al., 2009). A Szahara területének megnövekedése pedig erős szelekciós nyomást jelenthet rájuk nézve (LE HOUÉROU, 1996), mivel egyre hosszabb távokat kell táplálkozás nélkül megtenniük.

Többféle vonulási mintázat figyelhető meg ez egyes fajoknál, vannak olyanok, amelyek az úgynevezett „bakugrás” típusú vonulást követnek, az ilyen vonulási típus esetén a legészakabbi költő populációk telelő területei vannak a legdélebben, így az északabbi populációk vonulásuk során túlrepülik a délebben költő populációkat, feltétlenül a kompetíció elkerülése érdekében (ALERSTAM, 1993). Ezt a mintázatot megfigyelték ragadozó madaranknál pl. vörös vércse (*Falco tinnunculus*) (WALLIN, et al., 1987), a sirályoknál pl. heringsirály (*Larus fuscus*) (HALLGRIMSSON, et al., 2012) és énekesmadaranknál is pl. vörhenyes verébsármány (*Passerella iliaca*) (BELL, 1997). Másik megfigyelt mintázat a hurokvonulás, amikor a vonuló fajok más útvonalat használnak az őszi

és a tavaszi vonulás során (BERTHOLD, 1993). A mintázat kialakításában különböző élőhelyek vegetációjának eltérő szezonális állhat és a széljárás irányának változása a tavaszi és őszi vonulás során (NEWTON, 2008). Néhány európai faj az Ibériai-félszigeten keresztül vonul ősszel Afrikába, de tavasszal sokkal rövidebb utat használva az Appennini-félszigeten vonulnak át, az óramutató járásával ellentétes hurkot leírva (pl.: kormos légykapó, BØNLØKKE, et al., 2006; SPINA, et al., 2008). Harmadik megfigyelt vonulási mintázat a tölcsérvonulás. Erre a mintázatra az jellemző, hogy a nagy kiterjedésű költőterület minden részéről egy leszűkülő, keskeny sávban zajlik a vonulás a telelőterület felé (ALESRTAM, 1993; NEWTON, 2008). Ilyen mintázat jellemző például az énekes nádiposztára (*Acrocephalus palustris*) (CRAMP, 1980; DOWSETT-LEMAIRE and DOWSETT, 1987).

A telelő területek feltérképezése és kutatása kiemelkedően fontos feladat a vonuló fajok védelme szempontjából, mivel ezeken a területeken jelentős, a túlélést potenciálisan befolyásoló hatással számolhatunk. Azonban ennek ellenére nagyrészt feltáratlanok azok a körülmények, amelyek közvetlen hatással lehetnek a túlélési rátákra (MARRA, et al., 1998; BOTH and VISSER, 2001; SZÉP, 2007). Ahhoz, hogy vonulás során a fajok a barrireken túljussanak, energiatartalékra van szükség (MOUREAU, 1972; BARLEIN, 1985; BIEBACH, et al., 1990). A legtöbb énekesmadár ezért hiperfágiával, vagyis a táplálékfelvétel fokozásával zsírt képes felhalmozni az egyes pihenőhelyeken. Egyes hosszútávú vonuló énekesmadarak testtömegének akár az 50-100%-t is kiteheti a raktározott zsír mennyisége (BERTHOLD, et al., 1993; NEWTON, 2008; CSÖRGŐ, et al., 2009).

A vonulási stratégiák eltérőek lehetnek: vannak olyan vonulók, amelyek többször szakítják meg útjukat és vannak olyanok, amelyek non-stop repülésre képesek. Gyakoribb útmegszakításra jó példa a cserregő nádiposztára (*Acrocephalus scirpaceus*), míg non-stop repülésre a szürke légykapó (*Muscicapa striata*), a karvalyposztára (*Sylvia nisoria*) vagy éppen a kerti geze (*Hippolaris icterina*), amely egyetlen pihenőt iktat be a vonulásába, noha telelő területei a Szaharán túl találhatóak (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009a). Az Európában költő fajok számára a Mediterráneum átrepülése komoly fiziológiai teljesítményt kíván. A foltos nádiposztára (*Acrocephalus schoenobanus*) vonulását vizsgálva kiderült, hogy például a Duna-delta kiemelkedő jelentőséggel bír a Földközi-tengeren való átrepülés előtti zsírfelhalmozásban (CSÖRGŐ and HALMOS, 2002). Ha ezeken a területeken kedvezőtlen változások történnek, mint például lecsapolás vagy kiszáradás, akkor az ezeken a területeken átvonuló populációk nagymértékű pusztulása is lehetséges.

A hosszútávú vonuló fajok telelő helyein, a Szaharától délre a csapadékeloszlást az úgynevezett Trópusi Konvergencia Zóna (Inter-Tropical Convergence Zone) határozza meg,

ahol az északkeleti és délkeleti passzát szél találkozik (ANDREWS, et al., 2003). Ennek a zónának évszakos mozgása is van, szeptembertől már az Egyenlítőől délre helyezkedik el, így mikor a teelő madarak elérik ezeket a területeket, akkor az esős időszakba érkeznek meg (NEWTON, 2008). Ennek az időszaknak a vége március-áprilisra tehető, amikor már a költőterületekre legkésőbb visszainduló fajok is elhagyták a területet. A száraz időszakban a vonuló énekesmadarak már kevésbé tudnak táplálkozni, ugyanis a rovartáplálék csak az esős időszakban áll rendelkezésükre. Ezért fontos a jó időzítése a vonulásnak, ugyanis ha nem hagyják el a Száhel övezetet a száraz időszak beköszöntét megelőzően, akkor nem tudják feltölteni zsírraktáraikat a Szaharán való átkelés előtt, sokkal rosszabb kondícióban kezdik meg az átrepülését, túlélési esélyük rosszabb lesz (NEWTON, 2008; ROBSON and BARRIOCANAL, 2011).

2.2. Klímaváltozás hatása a madárvonulásra

Az elmúlt évtizedekben számos változást figyeltek meg a madarak vonulásában. A tavaszi vonulást tekintve nagyjából egységes trend figyelhető meg. Az egyre korábban felmelegedő tavaszi időjárás következtében a legtöbb énekesmadár érkezési ideje korábbra tolódott (SPARKS, 1999; HUBÁLEK, 2003; HÜPPOP and HÜPPOP, 2003; PARMESAN and YOHE, 2003; LEHIKONINEN et al., 2004; STERVANDER, et al., 2005; JONZÉN, et al., 2006; KISS et al., 2009; KOVÁCS et al., 2009, 2010, 2012; NAGY et al., 2009; ROBSON and BARRIOCANAL, 2011). Németországban például 1960 és 2000 közötti időszakban 20 vonuló énekesmadárfajnál mutattak ki korábbra tolódást a tavaszi vonulás során (HÜPPOP and HÜPPOP, 2003), Svédországban pedig 1952 és 2002 között 36 énekesmadárfajnál figyeltek meg átlagosan 0,9 napos évenkénti korábbra tolódást az időzítésben (STERVANDER, et al., 2005). Vannak kivételek, a legkorábban megérkező vonuló fajok, mint például a kékbegy (*Luscinia svecica*) (BERMEJO and DE LA PUENTE, 2004) vagy a barátposzáta (*Sylvia atricapilla*) tavaszi érkezési idejében nem történhet jelentős korábbra tolódás (KOVÁCS, et al., 2010).

Az őszi vonulás esetén mind korábbra, mind a későbbre tolódásra találunk példákat (COPPACK and BOTH, 2002; COTTON, 2003; LEHIKONINEN et al., 2004; TØTTRUP, et al., 2006), erre a jelenségre a költési időszakban történt változásokban kereshető a válasz. Ha egy faj őszi időzítése korábbra tolódik, mint például kutatócsoportunk egy másik vizsgálata alapján a nádi (*Locustella luscinioides*) és a berki tücsökmadár esetén (*Locustella fluviatilis*) (MIHOLCSA, et al., 2009), akkor feltételezhetően a költés előbb befejeződött, vagy a korábbi

elindulás szükséges ahhoz, hogy a Száhel övezeten a legalkalmasabb időben kelljenek át a hosszútávú vonulók (COTTON, 2003; JENNI and KÉRY, 2003). A telelő területen is fontos, hogy a legjobb minőségű területeken tudjanak a madarak táplálkozni, mert így jobb kondícióban tudják majd a tavaszi vonulást megkezdeni (LEHIKOINEN and JAATINEN, 2011). Későbbre tolódás gyakrabban a rövid- vagy középtávú vonulókra jellemző, mint például JENNI és KÉRY vizsgálata alapján (2003) több énekesmadár esetén, vagy Lehikoinen és Jaatinen (2011) hosszútávú adatsora (1979-2009) alapján a nyári lúd (*Anser anser*) vagy a fütyülő réce (*Anas penelope*) esetén. A hosszútávú vonulók között is találunk példákat a későbbi indulásra, mint például dán vizsgálatok alapján a sisegő füzike (*Phylloscopus sibilatrix*) (TØTTRUP, et al., 2006) estében. Magyar eredmények alapján a tövisszúró gébics és a fülemülesítke (*Acrocephalus melanopogon*) kivételével minden vizsgált énekesmadárfaj, például a kerti poszáta vagy a fülemüle (*Luscinia megarynchos*) vonulása későbbre tolódott az elmúlt évtizedekben (KISS, et al., 2009; NAGY, et al., 2009; KOVÁCS, et al., 2010; KOVÁCS, et al., 2011; ÁGH, 2012).. A változás okai között szerepelhet a kedvezőbb nyári és kora őszi időjárás, ami lehetővé teszi még egy fészekalj felnevelését, vagy éppen a jobb felkészülést a hosszabb táplálék ellátottsági periódus által (JENNI and KÉRY, 2003; KOVÁCS, et al., 2010; CSÖRGŐ and HARNOS, 2011).

Mind a tavaszi, mind az őszi vonulás során használt pihenőterületekre jelentősen hat a klímaváltozás, például a területek egyre szárazabbá válhatnak (IPCC, 2007). Már 40-50 évvel ezelőtt is megfigyelhető volt néhány extrém száraz év a Száhel-övezet északi részében, aminek komoly hatása volt a vonuló madarak állományaira. Elsőként a mezei poszáta (*Sylvia communis*) és a házi rozsdafarkúnál (*Phoenicurus ochruros*) figyeltek meg jelentős, 70%-s állománycsökkenést a szárazabb éveket követően (WINSTANLEY, et al., 1974). A vízterekhez szorosan kötődő fajoknál, mint például a parti fecskénél (*Riparia riparia*) és a foltos nádiposzátnál is hasonló negatív hatást vettek észre, a szárazság mind a tavaszi, mind az őszi vonulás során állománycsökkenést eredményezett (BAILLIE and PEACH 1992; SZÉP, 1995; NEWTON, 2008; HALMOS, 2009).

A vonulás vizsgálata során, legyen szó az időzítésben történt változások vizsgálatáról, a vonulás sebességének becsléséről vagy a területhasználatról, fontos szempont, hogy a fajon belül elkülönítsük a kor- és ivarcsoportokat. Ha ezeket az elkülönítéseket nem tennénk meg, akkor elveszhetnek a csoportok közötti finom különbségek és nem tudnánk megítélni, hogy egy-egy megfigyelt mintázatot ivar, kor vagy esetleg populációs különbségek okoznak. Sőt eltűnhetnek hatások és fennálló mintázatok vagy melléktermékként kimutathatunk olyanokat, amelyek valójában nincsenek.

Az ivarok eltérő viselkedése, szülői ráfordítása az utódok nevelésében vagy éppen az eltérő biometria több különbséget is okozhat a vonulási viselkedésükben is (COPPACK and PULIDO, 2009).

2.3. Ivari dimorfizmus a vonulási stratégiában

Amikor ivari dimorfizmusról beszélünk, sokszor a tollazatban vagy a testmértékben jelentkező különbségekre gondolunk elsősorban. A tojók és a hímek vonulási viselkedése, stratégiája, illetve a vonulásuk során bekövetkezett változások is jelentősen különbözhetnek. Az időzítésbeli alapmintázatok két nagy csoportra bonthatók, az egyik, amikor a hímek vonulása zajlik korábban, ők érkeznek meg hamarabb a pihenő- vagy éppen a költő- és telelő területekre, ez a protandria. A másik mintázat, amikor a tojók vonulása zajlik korábban, ez a protogynia. Ezek a mintázatok nem csak a vonuló madárfajokra jellemzőek, más szezonálisan vándorló életmódot folytató fajoknál is megfigyelhető (MORBEY and YDENBERG, 2001). Így a kialakító okok feltételezhetően az ivaros szaporodással lesznek összefüggésben, viszont a megjelenési formái mind a viselkedésben, mind a morfológiai adaptációkban már akár fajonkénti sajátosságokat mutathatnak.

Az ivarok közötti időzítésbeli különbségek a tavaszi vonulás során alaposan kutatott kérdés (MORBEY and YDENBERG, 2001; MØLLER, 2004; KOKKO, et al., 2006; EDWARDS and FORBES, 2007; MØLLER, et al., 2009; COPPACK and PULIDO, 2009; SAINO, et al., 2010a; CSÖRGŐ and HARNOS, 2011; HARNOS and CSÖRGŐ, 2011; NEWTON, 2011), háttérben 3 fő tényezőt mutattak ki:

- (1) A hímek vonulási sebessége nagyobb lehet, mint a tojóké, kevesebb időt tölthetnek a pihenőhelyeken.
- (2) A hímek és a tojók telelő területei eltérhetnek, a hímek közelebb telelnek át a költőterülethez, vagy rezidenssé válhatnak és el sem hagyják azt.
- (3) Hímek korábban kezdhetik el a tavaszi vonulást, mint a tojók (COPPACK and PULIDO, 2009).

A vonulás sebességét és ütemezését nagyban befolyásolja az egyedek biometriája és zsírfelhalmozási képessége. A hosszabb, hegyesebb szárny előnyösebb lehet a gyorsabb repüléshez, de a szárny alakjára hatással van az élőhelyhasználat is. Ez utóbbiban a hímek és a tojók eltéréseket mutathatnak, így alakulhatott ki az, hogy egyes fajoknál a hímeknek

hosszabb és hegyesebb szárnya van, mint a tojóknak. Ez figyelhető meg a fitiszfűzikénél (*Phylloscopus trochilus*) és a téli sármánypintynél (*Junco hyemalis*) (HEDENSTRÖM and PETERSON, 1986; MULVIHILL and CHANDLER, 1990). Ha a zsírfelhalmozás ütemezését szeretnénk összehasonlítani a két ivar között, akkor a pihenőhelyen eltöltött időt, a visszafogási rátát és a zsírdepó nagyságát érdemes megvizsgálni (COPPACK and PULIDO, 2009). A Grönlandon és Izlandon költő hantmadár alfaj (*Oenanthe oenanthe leucorhoa*) hímjeinél figyeltek meg, hogy az érkezéskori zsírraktárjuk átlagosan nagyobb volt, mint a tojóké, valamint rövidebb idő alatt fejezték be zsírraktáraik feltöltését. Ennél a fajnál még azt is leírták, hogy a költőterületre való érkezés előtt a tojók valószínűleg több pihenő („stopover”) helyen állnak meg, mint a hímek (DIERSCHKE, et al., 2004).

A területhasználatbeli különbségek az ivarok között nem csak a költőterületen figyelhetőek meg, hanem a telelő területen is. Nemcsak egy területen belül táplálkozhatnak különböző vegetációban, hanem az egy fajba és költőpopulációba tartozó hímek és tojók telelőhelyei között is nagy távolságok lehetnek. Ez utóbbi mintázat kétféleképpen is megjelenik, egyrészt lehetséges, hogy a hímek télen is a költőterületen, vagy ahhoz közel maradnak, mint például az erdei pintynél (*Fringilla coelebs*) vagy a fekete rigónál (*Turdus merula*), míg a tojók elvonulnak (NEWTON, 2008). Esetleg a hímek telelő területe közelebb is esik a költőterülethez, mint a tojóké (MYERS, 1981; VILLARÁN and PASCUAL-PARRA, 2003; CATRY, et al., 2004; NEWTON, 2008). A csilpcsálpfűzike Brit-szigeteken költő populációját vizsgálva gyűrűzési adatok alapján megfigyelték, hogy a hímek és a tojók a telelő területe eltérő, utóbbiak nagyobb arányban találhatóak meg a délebbi területeken. A Szaharán túl területeken a hímek aránya 48% százalék volt Szenegál északi területén, míg Gambiában és Mauritániában mindeössze 30 % körüli (CATRY et al., 2005).

A madarak vonulásának időzítésében kulcsszerepet játszik a nappalok és éjszakák hosszának szezonális váltakozása, valamint a tesztoszteron hormon szintjének emelkedése tavasszal (BERTHOLD, 1993; ALERSTAM, 2003; CSÖRGŐ, et al., 2009). Az ivarok között megfigyelhető időzítésbeli eltérés akár lehet a fotoszenzitivitásbeli különbségek következménye is. Mesterséges körülmények között megfigyelt vonuló madaraknál is kimutatták, hogy hiába állt korlátlan táplálék rendelkezésre mindkét ivarnak, valamint állandó hőmérséklet és páratartalom, a hímek korábban kezdték el mutatni a vonulási nyugtalanság jeleit, mint a tojók (TERRILL and BERTHOLD, 1990). A szigorú belső szabályozás azonban önmagában nem magyarázza az időzítés szabályozását, az egyedek kondíciója és fiziológiai állapota is nagyban befolyásolja a vonulás időzítését. Azok a domináns egyedek, amelyek a legjobb minőségű területeken tudnak táplálkozni a vonulás megkezdése előtt, hamarabb

megkezdhetik a vonulást, mint a szubdomináns egyedek. A dominancia viszonyok területhasználatra vonatkozó hatását vizsgálták a legyezőfarkú lombposzáta (*Setophaga ruticilla*) esetén, ahol kiderült, hogy az agresszívabb, dominánsabb hímek nagyobb arányban éltek a jobb minőségű mangrove erdőkben, mint a másodlagos cserjésben (MARRA, 2000a). Hasonló hatás figyelhető meg a vörösbegyeknél is, a domináns, átlagosan hosszabb szárnyú egyedek foglalják el az élőhely táplálékban leggazdagabb részeit (CUADRADO, 1997; GYIMÓTHY, et al., 2011).

A fent tárgyalt megfigyelések és az azokat kialakító okok visszavezethetőek arra, hogy a hímek korábbi érkezésükkel maximalizálhatják az adott évi költési sikerüket. Az ivarok közötti különbségek az őszi vonulás során is fennállnak, szorosan összefüggnek a költési időszakban a viselkedéssel és ebből következően kondícióbeli különbségekkel, azonban más szempontok alapján kell megvizsgálni és magyarázni a megjelenő mintázatokat. Az őszi vonulás során többször figyeltek meg protogyniát, vagyis a tojók korábbi érkezését a pihenőhelyekre (MILLS, 2005; COPPACK and PULIDO, 2009; CSÖRGŐ and HARNOS, 2011). Ennek a mintázatnak a kialakulására is többféle magyarázat lehetséges, ami a tavaszi protandriával összefüggő. Egyrészt a közelebb telelő hímek rezidensé válhatnak és csak a távolabb telelő tojók hagyják el a területet és fogják meg őket a távolabbi gyűrűző állomásokon, mint például az erdei pinty (KETTERSON and NOLAN, 1983), a fekete rigó (SCHWABL, 1983) vagy a zöldike esetén (MAIN, 2000; WERNHAM, et al., 2002). Másrészt elképzelhető, hogy a vonulásra való felkészülésben és a vedlésben jelentkezhetnek olyan ivari különbségek, amik a vonulás időzítésre kihatnak, a hímeket a korábbi tavaszi érkezésre serkentheti, míg ősszel későbbi indulást eredményez (MILLS, 2005). Ezek mellett pedig az időjárás is lehetőséget teremthet arra, hogy tovább tudjanak költő, vagy éppen a pihenő helyeken táplálkozni. Magyarországi vizsgálat kimutatta, hogy a csilpecsalpfüzike, amely fajnál ősszel protogynia figyelhető meg, időzítésében fontos szerepet játszik a szeptemberi időjárás. Minél magasabb a hőmérséklet szeptemberben, a hímek annál tovább maradhatnak a pihenőterületen, míg a tojók időzítés nem függött össze szorosan az átlaghőmérséklettel (CSÖRGŐ and HARNOS, 2011).

Az ivari dimorfizmus vizsgálatát a madárvonulásban nagyrészt olyan fajokon végezték, ahol a tollazat vagy a biometria alapján terepen is könnyen elkülöníthetőek a hímek a tojóktól (pl. HARNOS and CSÖRGŐ, 2011). Azonban fontos és érdekes lenne olyan fajokat is vizsgálni, amelyeknél csak molekuláris úton lehet az ivarhatározást elvégezni. A jelenlegi dolgozatomban éppen ezért választottam 3 olyan közel rokon nádiposzáta fajt, amelyeknél az ivarokat a tollazat alapján az őszi vonulás során nem elkülöníthetőek.

2.4. Vizsgálat fajai

2.4.1. Foltos nádiposzáta (*Acrocephalus schoenobanus*)

A foltos nádiposzáta a boreális és mérsékelt övi régiókban széles körben elterjedt faj a Nyugat-Palearktiszbán, Nyugat-Írország és az Atlanti-óceán partvidékétől egészen Közép-Szibériáig és Közép-Ázsiáig. Fészkel a Fekete-tenger partvidékén is, nem található meg a Pireneusoktól délre, valamint az Appennini-félszigeten és Dél-Görögországban (CRAMP, 1980; KENNERLEY and PEARSON, 2010). A közelrokon nádiposzáta fajok közül ez a faj alkalmazkodott a legváltozatosabb ökológiai feltételekhez, a vizes élőhelyek sűrű növényzetében fészkel, a heterogén összetételű nádasokban (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009a), de előfordulhat víztől távoli vegetációkban is (KENNERLEY and PEARSON, 2010).

Az ivarok tollazat alapján nem különíthetők el, csak a kótlófolt és kloákadudor jelenléte alapján tudunk ivart határozni a költési időszakban. A korhatározáshoz az evező- és farktollak kopottsága használható. A fiataloknál (adott évben kelt) friss a tollazat, az öregeknél (1 évesnél idősebb) kopottabb. Jellemző még, hogy a nyelvükön megfigyelhető folt a kor előre haladtával folyamatosan eltűnik. Az öregek költés után részleges vedlést végeznek (kicszerélik a testtollakat és néhány farktollat), amit a telelő területen fejeznek be és a tavaszi vonulás előtt teljes vedlést végeznek. A fiataloknál viszont nincsen nyári részleges vedlés, csak a telelő területen végeznek teljes vedlést (SVENSSON, 1992). Átlagos szárnyhosszuk 62 és 71 mm közötti, míg átlagos testtömegük 9-12 g, de vonulás során, zsírfelhalmozást követően akár 19-23 g tömegük is lehetnek (KENNERLEY and PEARSON, 2010).

Táplálékának nagy részét rovarok teszik ki, amikre aktívan vadászva, vagy a vízi növényzet között keresve talál rá (CRAMP, 1980), a táplálékbázis viszonylag széles határok között alkalmazkodik a terület adta lehetőségekhez. Fészkelő területeikről ősszel széles fronton vonulnak dél felé, nem kerülnek meg a földrajzi akadályokat (magas hegyek, tengerek), hanem átkelnek rajtuk (TROCIŃSKA, et al., 2001; ZEHTINDIJEV, et al., 2003). Ehhez előtte szükségük van a pihenőterületeken a zsírdepójuk feltöltésére, a hiperfágiát követően akár testtömegük 50%-át kitevő zsírmennyiséget képesek felhalmozni, sőt akár meg is duplázzhatják a testtömegüket (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009b; KENNERLEY and PEARSON, 2010). A vonulási irányát és sebességét tekintve a nyugati területeken fészkelő populációk direkt irányultsággal, akár non-stop repüléssel képesek elérni telelő területeik északi határát (ORMEROD, 1990). A keletebbre eső útvonalon vonuló populációk számára szükséges Európán belül legalább egyszer megállni, legjelentősebb pihenő területek a keleti

útvonalon a Baltikumban, a Morva- és a Kárpát-medencében, valamint a Duna-deltában és a Fekete-tenger partvidékein vannak (GYURÁ CZ and BANK, 1995; CHERNESTOV, 1996; PROCHÁ ZKA and REIF, 2002). Telelő területük a Szaharától délre, a Száhel-övezettől Nyugat- és Közép-Etiópián át egészen Namíbiáig terjed, de Dél-Afrika keleti részén és Nyugat-Afrika vizes élőhelyein is megfigyelhetőek (CRAMP, 1980; KENNERLEY and PEARSON, 2010). Az őszi vonulásuk júliustól októberig tart a Kárpát-medencén keresztül, az első telelő egyedek augusztusban érik el Szenegált. Tavaszi vonulásuk Afrikában már márciusban megkezdődik, míg Európán április és május között vonulnak át a költőterületek felé (KENNERLEY and PEARSON, 2010).

Az *Acrocephalus* genusban ennél a fajnál figyelhető meg az utóbbi időben a legdrasztikusabb állománycsökkenés, amit valószínűleg részben a klímaváltozás és az élőhelyátalakulás okoz (BERTHOLD, et al., 1993; HUNTLEY, et al., 2007; MIHOLCSA, 2007; STATTERSFIELD, et al. 2008). Mivel nekik a nagyobb földrajzi barrierek előtt jelentős zsírmennyiséget kell felhalmozniuk az átrepüléshez, a pihenőhelyek romlása, szárazosodása és a Szahara terjeszkedése is ronthatja a túlélési esélyeiket. A Kárpát-medencében fészkelő állományok vizsgálatakor azt figyelték meg, hogy a nádatás és a különböző élőhely kezelések a vizes élettereken erősen befolyásolja előfordulásukat, fészkelésüket (VADÁ SZ, et al., 2008a; VADÁ SZ and CSÖRGŐ, 2009). Mivel nagyfokú területhűség jellemző rájuk (VADÁ SZ, et al., 2008b), a tradicionális költőterületeken különös figyelmet kell fordítani a nád vágására és annak időzítésére.

2.4.2. Cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*)

A cserregő nádiposzáta a meleg és mérsékelt övi nádasok széles körben elterjedt, 3 alfaja van (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009c). A dolgozatban szereplő, Kárpát-medencében is költő alfaj az *Acrocephalus scirpaceus scirpaceus* az Atlanti-óceán partvidékétől, Nyugat-Európán át Dél-Skandináviáig terjedt el, elterjedésének keleti határa Nyugat-Törökország (CRAMP, 1980). Költő populációi vannak még ezen kívül a Földközi-tenger partvidéke mentén Marokkóig, ezen területektől keletebbre már az *A. s. fuscus* alfaj fordul elő (KENNERLEY and PEARSON, 2010). A nádasok belső homogén zónájában fészkel, azonban ha eközött és a magaskórós, nem nád dominálta élőhelyrészek között megszűnik az átmeneti zóna, akkor egyre nő az esélye az énekes nádiposzátával való hibridizálódásának (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009c,d). A hibrid egyedek megjelenésükben és méretükben,

valamint énekükben is kevert jegyeket mutatnak (LEMAIRE, 1977; OTTERBECK, et al., 2013).

A tollazat alapján estükben sem különíthetők el az ivarok, csak a kottlófolt és a kloákadudor az egyetlen használható bélyeg a megkülönböztetéshez. A korhatározáshoz szintén az evezőtollak és farktollak kopottsága ad segítséget, de az írisz színe is jól használható bélyeg, az öreg madaraknak szürkésbarna, világos vörhenyes gyűrűvel a közepén, míg a fiataloknak sötétszürke (SVENSSON, 1992). Ősszel, a költés után az öregek és a fiatalok is részleges vedlést végeznek, a tavaszi vonulás megkezdése előtt a telelő területen minden korcsoport teljes vedlést végez (SVENSSON, 1992). Átlagos szárnyhosszuk 60 és 74 mm közötti, míg átlagos testtömegük 9-12 g, de vonulás során akár 14-16 g tömegűek is lehetnek (KENNERLEY and PEARSON, 2010).

Táplálékára a nádszálak között mozogva vadászik, de a vonulás során akár a lombkoronaszintben is megfigyelhető. A foltos nádiposzáttal ellentétben vonulására a rövid szakaszos stratégia jellemző, ami azt jelenti, hogy több pihenőhelyet iktat be vonulása során és általában földhidakon keresztül vonul (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009c). Két fő vonulási útvonal jellemző erre a fajra, a keleti populációk a Mediterráneum keleti szegélyén át, Izraelen és Egyiptomon keresztül érik el a telelő területüket (SCHLENKER, 1988), míg a nyugati populációk az Ibériai-félszigeten, Gibraltáron és Marokkón át vonulnak. Telelő területeik Délkelet-Afrikában, Szudántól Zambiáig terjednek (KENNERLEY and PEARSON, 2010). A Kárpát-medencében fészkelő populációk érdekessége, hogy mindkét útvonal használata megfigyelhető náluk, visszafogási adatok egyaránt érkeztek Kelet-Spanyolországból, vagy éppen Izraelből. Ez arra utalhat, hogy a cserregő nádiposzáta a Kárpát-medencét mindkét irányból kolonizálta, nálunk egy kevert állomány él (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009c). Mivel a Kárpáto któl északabbra költő állományok egyedei elkerülnek minket, ezért feltételezhető, hogy a költési időszakon kívül gyűrűzött madarak is a helyi költő állomány tagjai. Az őszi vonulásuk, különösen a fiatalok esetén, elhúzódó, már július végén elkezdődik, de még október közepén is megfoghatjuk őket a magyarországi gyűrűzótáborokban. A fogási csúcs a két vonulási útvonalon eltérő, míg a nyugati vonulók esetén szeptember közepére, októberre esik (Portugália, Marokkó), addig a keleti vonulóknál ez augusztus vége és október közepe között figyelhető meg (Egyiptom, Ciprus) (KENNERLEY and PEARSON, 2010). A tavaszi vonulásuk április és május között zajlik, szintén elhúzódó, de az utóbbi évtizedekben a tavaszi érkezésük egyre korábbra tolódott Európában (HÜPPOP and HÜPPOP, 2003; ROBSON and BARRIOCANAL, 2011; KOVÁCS et al., 2012).

A nádvágás időzítésére ez a faj is rendkívül érzékeny, ugyanis a télen levágott nádas tavasszal nem alkalmas fészeképítésre a költési időszak elején. Mivel a cserregő nádiposzáta is rendkívül területhű faj, ezért különösen fontos lenne, hogy ne végezzenek az élőhelyén teljes nádirtást, mert a környező, meghagyott nádasban még tudnak fészkelni (VADÁSZ, et al., 2008a; CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009c; VADÁ SZ and CSÖRGŐ, 2009). Hazai állománya stabil, az északi területek populációi terjeszkedőben vannak (STATTERSFIELD, et al., 2008), az előrejelzések szerint az észak felé terjedés folytatódni fog (Brit-szigetek és Skandinávia területén), míg a délebbi állományok csak foltokban maradnak meg (HUNTLEY, et al., 2007).

2.4.3. Énekes nádiposzáta (*Acrocephalus palustris*)

Az énekes nádiposzáta széles körben elterjedt a Nyugat- és Közép-Palearktisz mérsékelt övi területein, Franciaország nyugati részét és az Ibériai-félszigetet leszámítva. Elterjedési területének nyugati határa az Atlanti-óceán és az Északi-tenger partjai Észak-Franciaországban illetve Belgiumban és Hollandiában, míg a keleti határt a Kaukázus, valamint Északnyugat-Törökország és Északnyugat-Irán jelenti. A mediterrán régióban Észak-Olaszországban és a Balkán északi részén fészkel, kisebb, elszórt állományai Görögországban és Bulgáriában is megfigyelhetők (CRAMP, 1980; KENNERLEY and PEARSON, 2010). Az előző két nádiposzáta fajtól eltérően nem a nádasokban, hanem a vizes élőhelyek külső szegélyében, a magaskórós, nem nád dominálta társulásokban költ (CSÖRGŐ, 1995; CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009d), de gyakran megjelenik árokpartokon, felázott ugarok mellett is.

Külleme a cserregő nádiposzátához nagymértékben hasonló, de apróbb biometriai különbségek és a hangjuk alapján mégis jól elkülöníthető. Mivel a két faj hibridizálódásra képes, ezért a gyűrűzés során nagyon fontos az elkülönítő biometriai jellemzők lemérése, a hibrid egyedek elkülönítése. Az énekes nádiposzátának valamivel rövidebb csőre és lekerekítettebb fejformája van, mint a cserregő nádiposzátának, valamint kevésbé kifejezett szemöldöksávja, de erősebb szemgyűrűje, kézevezői hosszabbak, viszont a talpa rövidebb, mint a cserregő nádiposzátának, mivel ez a faj nem a nádszálak között mozog. Az ivarok a tollazat alapján ennél a fajnál sem különíthetőek el, a korhatározáshoz pedig az előzőekben már ismertetett evezőtoll- és faroktollkopást kell figyelni. A két korcsoport vedlése hasonló, ősszel részleges vedlést végeznek, amit a telető területen fejeznek be, majd tavasszal a vonulás megkezdése előtt teljes vedlést végeznek (SVENSSON, 1992). Az öreg

korcsoportban őszi vedlése már a költés végén megkezdődhet, a nagyobb részét azonban a pihenő helyeken, Afrikában fogják végezni (KENNERLEY and PEARSON, 2010). Átlagos szárnyhosszuk 64 és 73 mm közötti, míg átlagos testtömegük 8-12 g, de vonulás során, zsírfelhalmozást követően akár 13-17 g tömegűek is lehetnek (KENNERLEY and PEARSON, 2010).

Az énekes nádiposzáta ősszel a legkorábban elvonuló faj az *Acrocephalus* genus fajai közül, az öregek már július második felében megkezdik vonulásukat, de a fiatalok csak szeptember végére vonulnak el (CSÖRGŐ and GYURÁCS, 2009d), így a fogásszámukban általában két csúcs lesz megfigyelhető (KENNERLEY and PEARSON, 2010). A barrierék átrepülése előtt a foltos nádiposzátaéhoz hasonlóan ez a faj is zsírdepót halmoz fel. Jelentős pihenő területeik találhatóak a Fekete-tenger partvidékén lévő nádasokban (CSÖRGŐ, et al., 2000), de vizsgálati területünk, az ócsai Öreg-turján is pihenőhelyül szolgál a faj számára, a 13 grammot meghaladó madarak aránya itt is magas (KOVÁCS, et al., 2012). Vonulási stratégiájának egy másik fő jellegzetessége a „tölcsérvonulás”, költőterületének minden részéről egy Kelet-Afrikában leszűkülő keskeny sávban vonul a Dél-Kelet-Afrikában lévő, Zambiától, Malawitól egészen a Dél-Afrikáig húzódó telelő területére (CRAMP, 1980; DOWSETT-LEMAIRE and DOWSETT, 1987). Tavasszal a vonulásuk már márciusban megkezdődik, jóval gyorsabb lefutású, mint az őszi, így az első példányok már április végén megérkezhetnek a Kárpát-medencébe (CSÖRGŐ and GYURÁCS, 2009d).

Ennél a fajnál, mivel kevésbé kötődik szorosan a nádasokhoz, nem figyeltek meg jelentős állományváltozást az elmúlt évtizedekben. A vegetáció strukturális átalakulása, az élőhelyek mozaikossá válása azonban megnövelte a cserregő nádiposzátaival való hibridizáció arányát.

2.5. Célkitűzések

Jelen dolgozatban az őszi vonulás időzítését és az ivar- és korcsoportok közötti különbségeket vizsgáltuk három közel rokon nádiposzáta faj esetén. A madárgyűrűzési adatokat kiegészítve molekuláris ivarhatározási technikával lehetőségünk adódott ezen, szexuális dimorfizmust nem mutató fajok esetén is vizsgálni a vonulás ivarfüggő mintázatait. Fő kérdéseink az alábbiak voltak:

- (1) Tapasztalható-e a három vizsgált faj esetén átrendeződés a fogott madarak ivararányában az őszi vonulás során?
- (2) Milyen különbség figyelhető meg a hímek-tojók valamint az öreg-fiatal csoportok között a vonulás időzítésében, valamint a vonulás biometria (szárnyhossz, testtömeg) szerinti időzítésében?
- (3) Van-e ivari különbség a szárnyhosszban és a testtömegben és a biometriai jellemzők szerinti időzítésben megfigyelt mintázatokban?
- (4) Lehet-e ivari különbség a területen való tartózkodás hosszában (első megfogás és utolsó visszafogás között eltelt idő) az átvonuló hímek és tojók között?

3. Anyag és módszer

3.1. Madárgyűrűzési adatok

Jelen dolgozatban használt adatok az Ócsai Madárvárta Egyesület monitoring munkájából származnak. Ezen egyesület több mint 30 éve végez az Actio Hungarica módszerei szerint, állandó jellegű, standard hálóállásokkal működő kutatásokat a Duna-Ipoly Nemzeti Parkhoz tartozó Ócsai Tájvédelmi Körzet Öreg-turjának nevezett területén (É.sz. 47° 15'– K.h. 19° 15'). A madarak fogásához a területen több vegetációtípusában elhelyezett függönyhálókat használják (SZENTENDREY, et al., 1979; LÖVEI, et al., 2001). A dolgozathoz az 1989 és 2013 között gyűrűzött 20508 darab cserregő nádiposzáta, 8806 darab énekes nádiposzáta és 20407 darab foltos nádiposzáta első évi megfogás adatát használtuk fel.

Minden meggyűrűzött egyed esetén meghatároztuk a fajt, a kort (fiatal: abban az évben kelt, öreg: ennél idősebb) és amennyiben lehetséges, az ivart is. Felvettük az egyedek biometriai jellemzőit, a kondícióját megbecsültük a bőr alatt felhalmozott zsír mennyiségének és a repüléshez szükséges mellizomzat fejlettségének vizsgálatával. Ezenkívül az evezőtollak

kopottságát és a tokos tollak arányát néztük meg a kondícióbecslés során, ezekből meg tudtuk állapítani, hogy a vedlés melyik stádiumában van az adott egyed, illetve a kor is megbecsülhető volt (SVENSSON, 1992). Ezek után megmértük a szárnyhosszt, a harmadik evező hosszát, valamint a faroktollak hosszúságát. Szárnyhossz alatt a csuklóízület és a leghosszabb kézevező csúcsa közötti távolságot értjük, mindig zárt szárnyon mérve. A harmadik evező mérésénél a vonalzó nullpontját a második és harmadik kézevező közé csúsztatva mérjük le a toll hosszát, ami kiegészítő adat a szárnyhossz mellett (SVENSSON, 1992). Végül a faroktollak méréséhez a vonalzót a faroktollak és az alsó farokfedők közé helyeztük, majd a madár faroktollait derékszögben felhajtjuk és a farok felső oldalához simított vonalzóról olvassuk le az értéket.

Az énekes és a cserregő nádiposztánál ezeken kívül még lemértük a talphosszt, valamint a kézevezők bemetszésének hosszát. A bemetszés mérésekor a második elsőrendű evezőjén a tollcsúcs és a belső zászlón lévő bemetszés távolságát mérjük le, ez attól a ponttól indul, ahol a toll csúcsa felől nézve hirtelen szélesedni kezd a zászló. A talpmérésnél a belső ujj karomvége a hátsó ujj karomvége közötti távolságot mérjük le. Ez a két bélyeg segít minket a két faj minél pontosabb elkülönítésében.

A vonulás kutatás során 2002 óta hívóhangot is használnak a vizsgálati területen. Ezzel a módszerrel fogott egyedek torzíthatják a vonulás időzítéséről megfigyelt jellemzőket, ezért az egyik elemzés során kiszűrtük ezeket az egyedek, ami 1696 cserregő nádiposztáta, 1241 énekes nádiposztáta és 3624 foltos nádiposztáta rekordjának kizárását jelentette.

3.2. Vérvétel

Mivel a nádiposzták kirepülés utáni diszperziós mozgása fokozatosan megy át a tényleges vonulásba, és ennek időzítése fajonként, valamint kor- és ivarcsoportonként is változik, a tapasztalatokra épített hagyomány miatt az őszi vonulás vizsgálata július 10-én kezdődik. A nádiposzták vonulása október elejéig is eltarthat, így a mintavételezést ehhez kellett igazítanunk. Mivel az Ócsai Madárvártán a standard gyűzés november elejéig tart, így a vizsgálat a teljes vonulási intervallumot lefedte. Az elemzések során a vonulás különböző 10 napos időszakasaiban (dekád) megfogott összesen 200-200 foltos-, cserregő és énekes nádiposztáta adatát használtuk fel, így dekádonként és fajonként 25-30 egyed ivarát határoztuk meg a 2012-es és 2013-as év során. Az első évben a vérvétel időszakai az alábbiak voltak: 1. dekád: július 10-22 (150 minta), 2. dekád: július 30-augusztus 10 (160 minta), 3. dekád:

augusztus 19-szeptember 1 (110 minta), 4. dekád: szeptember 8-22 (80 minta) és 5. dekád: szeptember 28-október 11 (8 minta) (1. táblázat).

1. táblázat: Minták faj és korcsoport eloszlása dekádonként a 2012. évben

Faj	Korcsoport	1. dekád	2. dekád	3. dekád	4. dekád	5. dekád
Cserregő	Öreg	20	20	5	0	0
nádiposzáta	Fiatal	30	30	25	30	2
Énekes	Öreg	30	30	5	0	0
nádiposzáta	Fiatal	25	30	25	10	0
Foltos	Öreg	15	20	25	0	0
nádiposzáta	Fiatal	30	30	25	40	6

A második évben, részben időjárási okok miatt, nem volt ennyire kiegyenlített a mintavételezés. A vonulás kezdetén, amikor még a kotlófolt és a kloákadudor jelenléte segítette az ivarhatározást, nem vettünk vért öreg madarakból 2013-ban. Ezeknek a bélyegeknél a megbízhatóságát 2012-ben vett mintákkal teszteltük és 100%-s egyezést kaptunk, így nem tartottuk szükségesnek ebben az időszakban a mintavételt. A mintavételi időpontok: 1. dekád: július 10-18 (108 minta), 2. dekád: július 31-augusztus 8 (145 minta), 3. dekád: augusztus 19-28 (124 minta), 4. dekád: szeptember 6-22 (64 minta) és 5. dekád: szeptember 27-október 6 (22 minta) (2. táblázat).

2. táblázat: Minták faj és korcsoport eloszlása dekádonként a 2013. évben

Faj	Korcsoport	1. dekád	2. dekád	3. dekád	4. dekád	5. dekád
Cserregő	Öreg	0	12	0	0	0
nádiposzáta	Fiatal	35	41	39	21	3
Énekes	Öreg	1	14	1	0	0
nádiposzáta	Fiatal	35	32	16	10	1
Foltos	Öreg	5	12	17	2	0
nádiposzáta	Fiatal	32	34	51	31	18

Az ivar-meghatározáshoz kis mennyiségű vért vettünk kapillárisba a madarak szárnyvénájából, majd rögtön 96%-os etanolba tettük. Ezek után a minták a feldolgozás helyszínére, a Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Karára, az Ökológia Tanszék, Konzerváció-genetikai laborjába kerültek.

3.3 Molekuláris ivarmeghatározás

3.3.1. DNS izolálása vérből

A DNS kivonását a vérmintákból módosított kisózásos protokoll szerint végeztük (GEMMELL and AKIYAMA, 1996). Amelyik minta pedig rossz minőségű volt (kevés vér, túlságosan apró darabokból álló) azt pedig DNS-izoláló kit segítségével. Ennek előnye, hogy a DNS kivonása gyorsabb, egyszerűbb, és a kapott DNS-oldat nagyobb tisztaságú lehet, mint a kisózásos módszerek esetén. A kisózásos protokoll szerinti munka nem bizonyult eléggé hatékonynak, így a 2013-s minták teljes egészében már izoláló kit segítségével lettek kivonva.

A kisózásos protokollban az első lépés az emésztés. Ennek célja, hogy a sejtek lízisével, és a környező fehérjék bontásával a DNS más vegyületektől elválasztható legyen. A steril centrifugacsőbe helyezett vér mellé 12 µl Proteináz-K (Fermentas) univerzális fehérjebontó enzimet mértünk. Az SDS (nátrium-dodecil-szulfát, 20%-s, 15 µl) anionos felületaktív anyag, szerepe van a sejtmembránok feloldásában és a fehérjék denaturálásában. Az összetevőket 100 µl proteináz-k pufferben (0,375 M NaCl, 0,12 M EDTA) és 155 µl desztillált vízben oldattuk fel. Az elegyet tartalmazó centrifugacsövet vortexeltük (összekeveredést szolgálja), majd 55°C fokon vízfürdőben inkubáltuk egy éjszakán át.

A második lépésben az oldathoz 315 µl 5M LiCl (vagy NaCl) oldatot adtunk hozzá, ami az oldatban lévő fehérjéket kicsapta. Vortexelés után 630 µl 24:1 kloroform-izoamil-alkoholos oldatot adtunk az elegyhez, a nem vízoldható komponensek elválasztásához, majd a cső tartalmát újra vortexeltük. Tíz perc 13000 fordulat/percen végzett centrifugálás után, a nukleinsavakat tartalmazó, felülúszó vizes fázist új csőbe mértük, majd 400 µl izopropanolt (propán-2-ol) adtunk hozzá. Az izopropanol szerepe, hogy az oldatban lévő DNS-t kicsapja, így az megtisztítható lesz az oldathoz adott nagy mennyiségű sótól. Hogy a DNS minél jobban ki tudjon válni az oldatból a centrifugacsöveket egy éjszakára -20 °C fokos mélyhűtőbe helyeztük.

A harmadik lépésben másnap a kicsapódott DNS-t centrifugálással teljesen leüleptítettük (15 perc 13000 fordulat/perc), majd folyadékot leöntve 800 µl 70%-os etanolt adtunk hozzá,

ami a DNS-t részlegesen rehidrálva elősegítette annak megtisztítását. Leöntés után a maradék etanolos oldatot a DNS pelletről fénytől mentes helyen elpárologtattuk, majd 50 µl TE (10 mM TRIS/HCl, 0,1 mM EDTA) pufferben feloldtuk. A DNS oldat további felhasználásig -20 °C fokos mélyhűtőben kerülnek tárolásra.

A GeneJET Plasmid Miniprep KitTM (Thermo) izoláló kittel végzett munka folyamán követtük a gyártó utasításait, kisebb módosításokat végezve az eredeti protokollon. Az első lépésben minden mintához, miután eltávolítottuk róla az alkoholt, 110 µl Digestion Solution Puffer folyadékot és 15 µl Proteináz-K enzimet adtunk, ezután 15 mp vortexen történő rázás következik, végül a minták 55-60°C-os vízfürdőre kerültek 2-3 órán keresztül.

Miután kivettük a mintákat a vízfürdőből, 20 µl Rnáz enzimet mértünk hozzá és Vortexszel újra összekevertük. Lezárva a mintákat tartalmazó csöveket, 10 percig szobahőmérsékleten inkubáltuk, hogy az enzim le tudja bontani a mintában található RNS molekulákat, hogy azok a későbbi munkát ne hátráltassák. A csövek tartalmához ezután 200 µl Lysis Solution puffert adtunk, ismét vortexszeltük, majd 400 µl etanolt (96%) adtunk hozzá és ismét összerázzuk. Ezekkel a lépésekkel megtisztítottuk a vérmintát, így könnyebben kinyerhetővé tettük a benne található DNS-t.

A folyadékelegyből 600 µl-t mértünk a Kit részét képező Genejet oszlopra, melynek aljában található egy membrán, amihez a DNS alkoholos közegben hozzákötődik. Az oszlop alján egy 2 ml-s cső található, a centrifugálás során a folyadék oda gyűlik majd össze. A mintákat 8600 rpm sebességgel 1 percig centrifugáltuk, a DNS-t így a membránhoz kötődik. Ezt a lépést megismételtük a minta maradék részével is, az oszlop új csőbe helyezése után 300 µl Wash Puffer I. nevű, etanol tartalmú mosópuffert mérünk bele, és ismét 1 percig 8000 rpm sebességgel centrifugáljuk. A membránon átszűrődött folyadékot kiöntöttük, az oszlopot visszahelyeztük a csőbe, és 300 µl Wash Puffer II. hozzáadása után maximális fordulatszámon 3 perc centrifugáltuk. Az összegyűlt folyadék kiöntése után az oszlop ismét visszakerült a csőbe, és ismét maximális sebességen 1 percig centrifugáltuk. Ezután az oszlopot tiszta Eppendorf csőbe helyeztük át, tetejét kinyitottuk, és 10 perc száradási idő után 50 µl Elution puffert mértünk a membrán közepére, majd 2-3 percig inkubáltuk a mintákat, majd 9900 rpm fordulatszámon 1 percig centrifugáltuk, melynek során a folyadékkal együtt a DNS is az Eppendorf csőbe került. Ezt a lépést megismételtük, így végül 100 µl DNS oldatot kaptunk. A mintát ezután -20°C-on tároltuk a következő felhasználásig.

3.3.2. A PCR reakció és gélelektroforézis

A jelen vizsgálatban használt PCR alapú ivarhatározás a CHD1 gén a különböző ivari kromoszómákon mutatott intronhossz polimorfizmusán alapul. A CHD1 gén a kromo-helikáz DNS-kötő fehérjét kódolja, és a különböző ivari kromoszómákhoz kötődően két változata ismert. A használt P2-P8 primerpár (GRIFFITHS, et al., 1998; FRIDOLFSSON and ELLENGREN, 1999) mindkét változat egy régióját szaporítja fel. A W kromoszómáról amplifikált szakasz hosszabb, mint Z-ről felszaporított, a bennük található intron eltérő hossza miatt. Így tojóknál, mint heterogametikus ivarnál (WZ), a reakció kétféle eltérő hosszúságú terméket fog eredményezni 370 és 390 bázispár hosszúságnál, szemben a hímekekkel, ahol a két azonos ivari kromoszómáról (ZZ) azonos méretű szakaszok fognak képződni 370 bázispárnál.

A PCR minden esetben 25 µl végtérfogatban zajlott. A reakcióelegy 4 µl pufferben feloldott DNS-t, 0,1 µl DreamTaq™ (Fermentas) polimeráz enzimet, 2,5 µl 10x DreamTaq™ puffert (Fermentas), 1 µl dNTP Mixet (2 mM, Fermentas), 1 µl MgCl₂-t (25 mM), 4 µl P2P8 primer mixet (5 pmol/µl) és 12,4 µl desztillált vizet tartalmazott.

A PCR program kezdetén egy 2 perces kezdeti 95 °C fokon zajló denaturációs szakasz után 37 ciklusban zajlott az amplifikáció. A ciklus elemei sorban: 30 másodperc denaturációs lépés 95 °C-n, 1 perc annealáció 50 °C-n és 1 perc elongáció 72 °C fokon. Végül program zárásaként egy 5 perces elongációs szakasz következett 72 °C fokon.

A PCR termékek szétválasztását agaróz gélelektroforézissel végeztük. A 5 µl PCR terméket kevertem össze 1 µl felvivőfestékkel (6X Orange DNA Loading Dye® Thermo Scientific™) parafilm felszínén, majd 2,5 %-os agaróz gél zsebeibe mértem. A gélelektroforézis 100V-on, 120 percig futott. A gélben elválasztott termékek 15 perc festést követően, UV-asztalra téve váltak láthatóvá (1. ábra).



1. ábra: Gélkép a PCR termékek szétválasztása után, amelyik oszlopban 2 szakaszt látunk, az a minta egy tojó egyedhez, amelyikben 1 szakaszt, az egy hím egyedhez tartozik. A jobb szélső oszlopban a DNS létra látható, ismert bázispár hosszúságú szakaszokkal.

3.4. Elemzésekhez használt statisztikai módszerek

Az elemzések során egyaránt felhasználtuk a mintavételezés éveiben fogott egyedek és a korábban gyűrzött adatait. A fészkelési időszakban, vagy esetleg korábban tavasszal megfogott és terepen ivarhatározott egyedek ivarát kikeresve és az őszi megfogásukhoz beírva lehetőségünk adódott több éves adatsort használni az ivarok időzítésének és vonulási mintázatának vizsgálatára. A terepi ivarmeghatározás adatait augusztus 19-ig használtuk az énekes nádiposzáta és augusztus 29-nél a másik két faj esetén, mivel ezen időpontokig tapasztalatok szerint lehetett meghatározni az ivart a kotlófolt illetve a kloákadudor alapján.

Elsőként a mintavételezés két évében fogott átvonuló állományok ivararány alakulását kívántuk vizsgálni. Ehhez a vonulási időszakot már a mintavételezés kialakításakor 10 napos periódusokra osztottuk. Így magyarázó változóként nem csak a korábban használatos „évnapot” (fogás időpontja az év hányadik napja, ha az első nap január 1.), hanem a dekádokat is használtuk.

Az ivararányok dekád függését Fisher-féle egzakt próbával vizsgáltuk a két évben külön-külön. A mintavételezés minden időszakban egyforma ráfordítással zajlott és feltételeztük, hogy a két ivar megfogási valószínűsége ugyanakkora volt. A két év együttes vizsgálatához a logisztikus regressziót használtunk, magyarázó változóként az évet és a dekádokat vagy a fogás évnapjait, valamint ezen két változó interakcióját. Az időzítésben történt változások és az ivar- és korcsoportok közötti összefüggések vizsgálatához a lineáris regressziót használtuk (REICZIGEL, et al., 2014), elsőként az 1989-2013 közötti időszakra, majd külön a mintavételi periódusra (2012-2013) is. Elvégeztük az elemzéseket úgy is, hogy

kizártuk az itt költő állomány vonulás alatti megfogásait, valamint a hang használata mellett fogott egyedeket, hogy az esetleges helyi költőállományok felülreprezentáltsága vagy éppen a hívóhangra eltérőképpen reagáló ivarok torzító hatását kiküszöböljük. A hívóhanggal és anélkül fogott egyedek ivararányát Fisher-féle próbával hasonlítottuk össze. Ezenkívül összehasonlítottuk a hímek és a tojók visszafogási rátáját is. A helyi költőállomány és az átvonuló állományok elkülönítéséhez egy új változót vezettünk be. A költési időszakban végzett állandó ráfordítású gyűrűzés (CES) során fogott vagy visszafogott egyedeket jelöltük helyieknek, a többi átvonulónak. A tartózkodási idő becslésekor az átvonulók adatait használtuk, az eltelt időt az első megfogás és az utolsó visszafogás között eltelt idővel jellemeztük.

A hímek és a tojók közötti átlagos biometriaik különbségeket (szárnyhosszban és testtömegben megfigyelhető) kimutatására a Welch-próbát alkalmaztunk. A tojók és a hímek szárnyhossz és testtömeg eloszlásait simított hisztogramokkal ábrázoltuk és QQ-ábrával hasonlítottuk össze (REICZIGEL, et al., 2014). Ezt az összehasonlítást a mintavételezés éveiben a fiatalokra is lehetőségünk volt elvégezni.

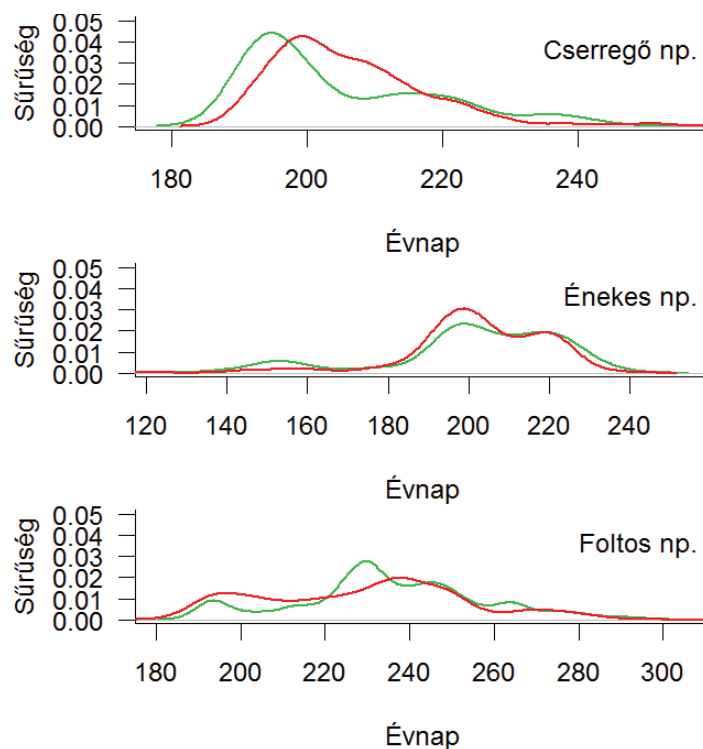
A biometriaik jellemzők szerinti időzítés vizsgálatához szintén lineáris regressziót használtunk, az elmúlt két évben megfigyelhető mintázatot vizsgáltuk meg. A modellek függő változói a szárnyhossz és a testtömeg voltak, a szárnyhossz esetén az évnapot vagy a dekádát, valamint az ivart használtuk magyarázó változókként, míg a testtömeg esetén a szárnyhosszt is magyarázó változóként beletettük a modellbe.

Az elemzések az R 3.0.2 statisztikai program segítségével végeztük el (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010), az ábrázoláshoz használt scatterplotot a „car” nevű csomagból (FOX and WEISBERG, 2011), az átlagokat és standard hibáikat megjelenítő ábrákat a „scplot” nevű csomagból választottuk (REICZIGEL, et al. 2014).

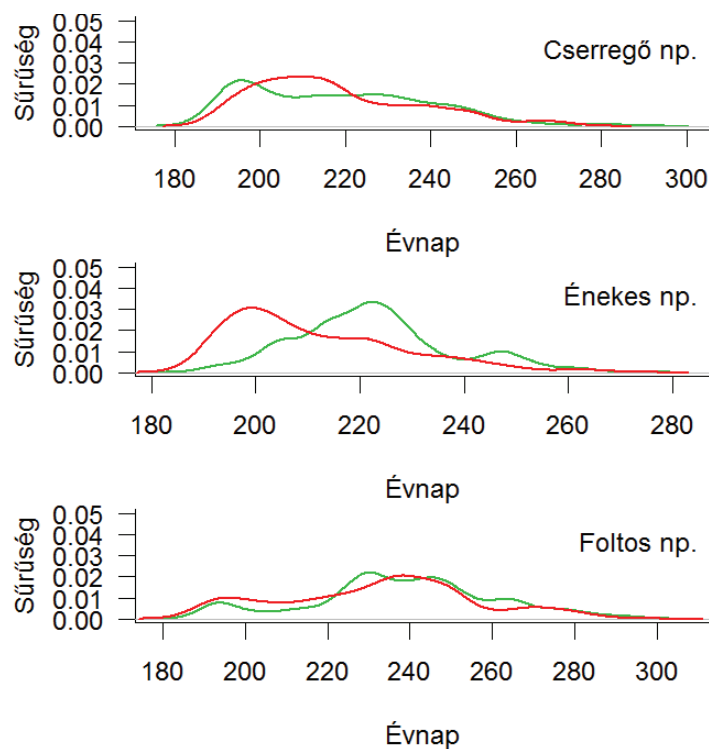
4. Eredmények

4.1. Ivararány változás az őszi vonulás során

Előzetets vizsgálataink során kiderült, hogy a mintavételezés 2 évének adatait nem összesíthetjük, mivel az évek között jelentős eltérés figyelhető meg a vonulási hullámban mindkét korcsoport esetén, a vonulási csúcsok nem esnek egybe (2.- és 3. ábra).



2. ábra: Nádiposzták őszi vonulási hullámának simított hisztogramja az öreg korcsoportban (zöld görbe 2012, piros görbe 2013)



3. ábra: Nádiposzták őszi vonulási hullámának simított hisztogramja a fiatal korcsoportban (zöld görbe 2012, piros görbe 2013)

A molekuláris módon meghatározott ivarú egyedek aránya 2012-ben a vonulás vége felé a tojók irányába tolódott el, azonban ez a különbség csak az énekes nádiposzáta öreg korcsoportjában volt szignifikáns (3. táblázat). A következő mintavételezési évben egyik fajnál sem volt kimutatható ivararány változás, a foltos nádiposzáta fiataljainál a tojók arányának növekedése volt megfigyelhető a vonulás vége felé (4. táblázat).

3. táblázat: Ivarhatározás eredményei a 2012-s mintavételezés során. Az egyes időszakok az egyes mintavételi periódusokat jelentik, a cellánkénti darabszám pedig a sikeres molekuláris határozás eredményeit jelentik.

	1.időszak (db)	2.időszak (db)	3.időszak (db)	4.időszak (db)	Fisher-próba eredménye
Cserregő nádiposzáta					
Öreg korcsoport	Hím: 13 Tojó: 5	Hím: 10 Tojó: 5	Hím: 0 Tojó: 3		p-érték= 0,086
Fiatal korcsoport	Hím: 12 Tojó: 12	Hím: 15 Tojó: 9	Hím: 8 Tojó: 12	Hím: 15 Tojó: 16	p-érték= 0,542
Énekes nádiposzáta					
Öreg korcsoport	Hím: 13 Tojó: 8	Hím: 9 Tojó: 18	Hím: 0 Tojó: 3		p-érték= 0,039
Fiatal korcsoport	Hím: 11 Tojó: 9	Hím: 11 Tojó: 11	Hím: 9 Tojó: 12	Hím: 3 Tojó: 6	p-érték= 0,711
Foltos nádiposzáta					
Öreg korcsoport	Hím: 7 Tojó: 5	Hím: 10 Tojó: 8	Hím: 6 Tojó: 15		p-érték= 0,144
Fiatal korcsoport	Hím: 16 Tojó: 12	Hím: 12 Tojó: 11	Hím: 9 Tojó: 11	Hím: 19 Tojó: 21	p-érték= 0,837

4. táblázat: Ivarhatározás eredményei a 2013-s mintavételezés során. Az egyes időszakok az egyes mintavételi periódusokat jelentik, a cellánkénti darabszám pedig a sikeres molekuláris határozás eredményeit jelentik. Az üres cellákhoz tartozó időszakban az öreg korcsoport nem történt mintavételezés, a jól azonosítható külső ivari bélyegek miatt.

	1.időszak (db)	2.időszak (db)	3.időszak (db)	4.időszak (db)	Fisher-próba eredménye
Cserregő nádiposzáta					
Öreg korcsoport		Hím: 10 Tojó: 1			
Fiatal korcsoport	Hím: 6 Tojó: 12	Hím: 7 Tojó: 9	Hím: 7 Tojó: 11	Hím: 7 Tojó: 6	p-érték= 0,691
Énekes nádiposzáta					
Öreg korcsoport		Hím: 10 Tojó: 4			
Fiatal korcsoport	Hím: 9 Tojó: 10	Hím: 13 Tojó: 13	Hím: 10 Tojó: 6	Hím: 9 Tojó: 2	p-érték= 0,247
Foltos nádiposzáta					
Öreg korcsoport	Hím: 4 Tojó: 1	Hím: 6 Tojó: 4	Hím: 4 Tojó: 11		
Fiatal korcsoport	Hím: 5 Tojó: 9	Hím: 9 Tojó: 11	Hím: 9 Tojó: 11	Hím: 5 Tojó: 12	p-érték= 0,515

Mivel a kotlófolt és kloákadudor megbízható ivarhatározási bélyegnek bizonyult, ezért a két évre külön-külön megvizsgáltuk, hogy az öreg korcsoportban a vérmintákból nyert és terepi adatokat összevonva tapasztalható-e ivararány változást. A terepi adatok közül csak a vérmintákkal megegyező időszakból származóakat vettük bele az elemzésbe. Az első évben hasonló eredményt kaptunk, mint az előző táblázat alapján, az énekes nádiposzáta öreg korcsoportjában a vonulás vége felé marginálisan több a tojó, mint a hím (5. táblázat). A másik két fajnál is növekedett a tojók aránya, azonban a különbség még éppen nem bizonyult szignifikánsnak.

5. táblázat: Molekulárisan és terepen meghatározott ivarú öreg egyedek összevont száma a mintavételezési időszakokban 2012-ben.

	1.időszak (db)	2.időszak (db)	3.időszak (db)	Fisher-próba eredménye
Cserregő nádiposzáta	Hím: 44 Tojó: 41	Hím: 18 Tojó: 15	Hím: 2 Tojó: 8	p-érték= 0,155
Énekes nádiposzáta	Hím: 20 Tojó: 22	Hím: 13 Tojó: 26	Hím: 0 Tojó: 6	p-érték= 0,053
Foltos nádiposzáta	Hím: 15 Tojó: 17	Hím: 21 Tojó: 16	Hím: 33 Tojó: 41	p-érték= 0,466

A második évben a mintaelemszámok az azonos kiválasztott időszakokban jelentősen eltértek az előző évhez képest, amit a már korábban tárgyalt vonulási hullámbeli különbségek okozhattak (lásd 2. és 3. ábra). Egyedül a foltos nádiposzáta esetén figyelhető meg trendszerű, de nem szignifikáns változás az ivararányban a vonulás során, a tojók aránya nő a vonulás vége felé (6. táblázat).

6. táblázat: Molekulárisan és terepen meghatározott ivarú öreg egyedek összevont száma a mintavételezési időszakokban 2013-ben.

	1.időszak (db)	2.időszak (db)	3.időszak (db)	Fisher-próba eredménye
Cserregő nádiposzáta	Hím: 12 Tojó: 17	Hím: 12 Tojó: 15		p-érték= 0,999
Énekes nádiposzáta	Hím: 12 Tojó: 13	Hím: 10 Tojó: 10		p-érték= 0,999
Foltos nádiposzáta	Hím: 24 Tojó: 16	Hím: 8 Tojó: 11	Hím: 4 Tojó: 11	p-érték= 0,066

Az eredményekből kiderült, hogy az évhatást figyelembe kell venni a logisztikus regresszióban. A regresszióban függő változó az ivar, míg magyarázó változó az év, a dekád, az évnap volt és figyelembe vettük az évvel való interakciót is. A cserregő nádiposzáta esetén az öreg korcsoportban sem a dekádoknak sem a fogás évnapjainak nem volt szignifikáns hatása az ivarokra ($n= 430$, $p= 0,388$ és $0,291$), ugyanezt az eredményt kaptuk a fiatal korcsoportban is ($n=254$, $p= 0,107$ és $0,262$). Az énekes nádiposzáta öregek esetén szintén nem figyelhető meg szignifikáns változás a tojók és hímek arányában ($n= 150$, $p= 0,883$ és $0,067$). A fiataloknál ($n=178$, 7. táblázat) azonban igen, 2013-ben több tojó került a mintavételezésbe ($p= 0,034$), mint 2012-ben. A vonulás vége felé pedig egyre nagyobb arányban vannak tojók jelen a területen ($p= 0,027$) és ennek a mértéke az évek között eltérő (év:évnap interakció, $p= 0,027$). Ha 10 napos dekádonként nézzük az ivararányt, akkor nem találunk hasonló összefüggést ($p= 0,876$). A foltos nádiposzáta öreg csoportjában szignifikáns összefüggést találtunk az ivararány változás és az évek ($n= 336$, $p= 0,009$, 5. táblázat), valamint az időzítés évnapjai között ($p= 0,007$). A második mintavételezési évben a hímekhez képest több tojó került a mintavételezésbe, míg 2012-ben arányaiban több hímet, mint tojót fogtunk. Dekádonként nézve a 4. ($p= 0,048$) és 5. dekádban ($p= 0,016$) figyelhető meg szignifikáns összefüggés, valamint az év és a dekádok között szignifikáns ($p= 0,049$ és $0,016$) interakció is fennáll. A vonulás 4. dekádjában egy magas kiugró értéket kaptunk 2012-ben (68 hím és 49 tojó egyed), így ennél a fajnál elvégeztük az elemzést a helyi költőállomány és a hanggal fogott egyedek kizárásával is, hogy megvizsgáljuk, mi okozhatja a torzítást. A fiatal korcsoportban nem találtunk szignifikáns összefüggést sem a fogás évnapjával, sem a dekádokkal ($n=225$, $p= 0,781$ és $0,653$).

7. táblázat: A mintavételezés két éve alatt megfigyelhető ivarszámok a vonulás során, azoknál a fajoknál és csoportoknál, ahol a logisztikus regresszió változást mutatott ki. A dekádok nem a mintavételezés időpontját jelölik, hanem a vonulási időszak 10 naponkénti felosztását jelentik.

	1.dekád (db)	2.dekád (db)	3.dekád (db)	4.dekád (db)	5.dekád (db)
2012					
Énekes nádiposzáta					
Fiatal korcsoport	Hím: 14 Tojó: 27	Hím: 4 Tojó: 5	Hím: 4 Tojó: 24	Hím: 6 Tojó: 9	
Foltos nádiposzáta					
Öreg korcsoport	Hím: 21 Tojó: 24	Hím: 1 Tojó: 3	Hím: 16 Tojó: 18	Hím: 68 Tojó: 49	Hím: 9 Tojó: 8
2013					
Énekes nádiposzáta					
Fiatal korcsoport	Hím: 19 Tojó: 19	Hím: 1 Tojó: 10	Hím: 11 Tojó: 12	Hím: 0 Tojó: 2	
Foltos nádiposzáta					
Öreg korcsoport	Hím: 26 Tojó: 22	Hím: 2 Tojó: 16	Hím: 9 Tojó: 13	Hím: 3 Tojó: 8	Hím: 3 Tojó: 17

A foltos nádiposzátánál megvizsgáltuk 2012-ben, hogy a 4. dekádban fogott kiugróan magas egyedszám minek lehet az oka, de 2 hím egyedre leszámítva minden madár az átvonuló állományokba tartozott és nem hívóhanggal lett megfogva.

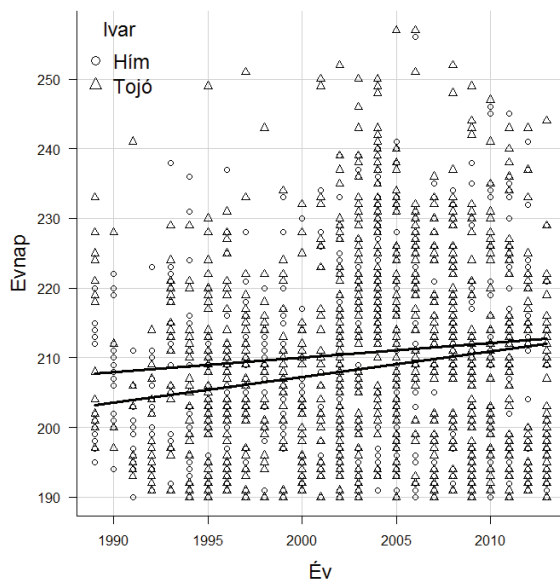
4.2. Időzítésben történt változások és ivari különbségek

4.2.1. Hosszútávú adatsor alapján detektálható változások

A cserregő nádiposzáta öreg korcsoportjában az érkezési idő 2,3 nappal későbbre tolódott az elmúlt 24 év alatt (meredekség (m)= 0,0962 nap, p = 0,006), a fiatal korcsoportban nem történt szignifikáns eltolódás (m = -0,0071, p = 0,778). Az énekes nádiposzátánál mindkét korcsoport időzítésében történt változás, az öregek érkezési ideje 3,3 nappal tolódott későbbre a vizsgálati periódus alatt (m = 0,1365, p < 0,001), a fiataloké 4,8 nappal (m = 0,1991, p < 0,001). A foltos nádiposzáta időzítése is jelentős mértékben későbbre tolódott a vizsgálati

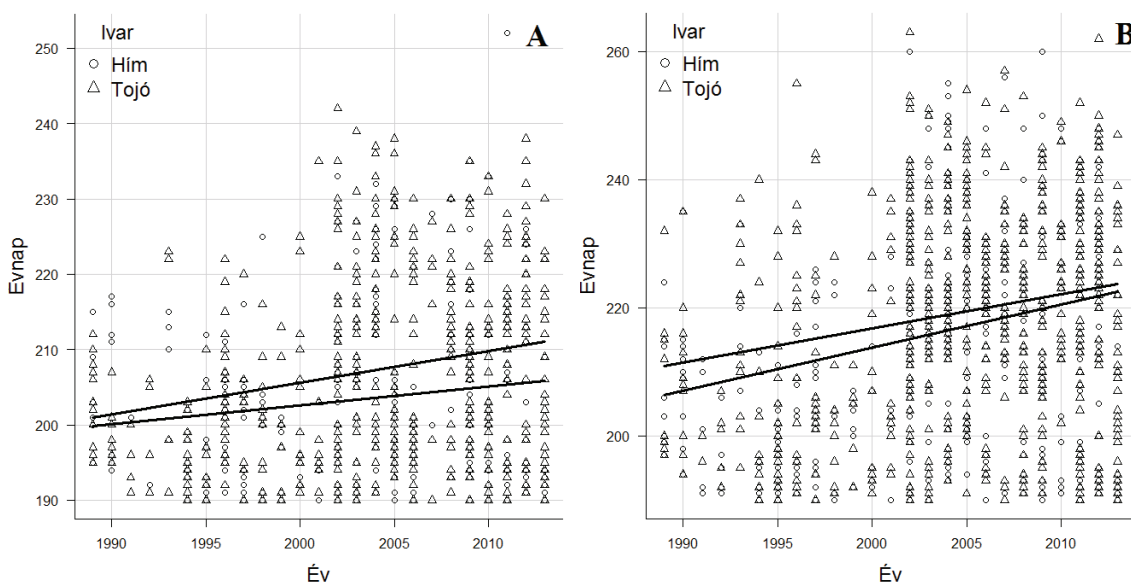
periódus alatt, az öreg korcsoportban 7 nappal ($m= 0,2925$, $p< 0,001$), a fiataloknál 11 nappal ($m= 0,4575$, $p< 0,001$).

A második lineáris modellben az öreg korcsoport egyedeit használtuk fel és magyarázó változóként belevettük az ivar változót is. A cserregő nádiposzáta esetén mind a tojók mind a hímek vonulása későbbre tolódott, a 24 év alatt 7 nappal ($n= 2776$, $m= 0,29$, $p< 0,001$, 4. ábra), és kiderült, a tojók a hímekhez képest később vonulnak át a területen (4. ábra). Az illesztett egyenesek alapján ez a különbség egyre csökken, azonban a modellben az interakció nem volt szignifikáns ($p= 0,063$).



4. ábra: Cserregő nádiposzáta öreg korcsoportjában az időzítésben történt változás. Az ábra egyenesei a két ivarra külön külön lettek illesztve (felső egyenes: tojók, alsó egyenes: hímek).

Az énekes nádiposzáta ivarcsoportjainak időzítésében is későbbre tolódás tapasztalható, 8,4 nappal érkeznek később ($n= 1246$, $m= 0,35$, $p< 0,001$) és ennél a fajnál is a tojók érkeznek átlagosan később, ami az illesztett egyenesek szerint évről-évre növekvő különbséget mutat (5A ábra), azonban a lineáris modellben az interakció nem volt szignifikáns ($p= 0,105$). A foltos nádiposzátnál is hasonló mintázat figyelhető meg, esetében 14,4 nappal tolódott későbbre a vonulás ($n= 2815$, $m= 0,60$, $p< 0,001$; 5B ábra).



5. ábra: Énekes és foltos nádiposzáta öreg korcsoportjában az időzítésben történt változás. Az ábrán ivarcsoportokként külön-külön lettek illesztve az egyenesek.

4.2.2. Rövidtávú adatsor alapján detektálható különbségek

Ezekhez az elemzésekhez kizárólag a 2012-ben és 2013-ban fogott egyedeket használtuk fel. A cserregő nádiposzáta öreg korcsoportjában az összesített minta alapján egyik évről a másikra 3,3 nappal érkeznek később az egyedek ($n= 650$, $p< 0,001$), ha csak az ismert ivarú egyedeket néztük, akkor a változás 3,7 nap és a tojók hasonlóan az előző modellekhez átlagosan később jönnek a hímekhez képest, átlagosan 3,3 nappal ($n= 430$, p -érték= $0,003$). A fiataloknál ezalatt a két év között nincs szignifikáns különbség az időzítésben ($n= 2411$, különbség(d)= $0,10$, $p= 0,899$) és az ismert ivarú egyedek csoportjában sem ($n= 254$, $d= -2,13$, $p= 0,515$).

Az énekes nádiposzáta öreg korcsoportjában 3,8 nappal korábban érkeznek ősszel az átvonuló egyedek 2013-ban ($n= 316$, $p= 0,003$), ha az ismert ivarú egyedeket néztük, akkor ez a változás 4,2 nap ($n= 167$, $p= 0,028$) és az ivarok között nincs szignifikáns különbség ezalatt a két év alatt ($d= 3,6$, $p= 0,064$). A fiatal korcsoportban átlagosan 12 nappal zajlott korábban a

vonulás ($n= 949$, $p< 0,001$), azonban az ivarhatározott egyedek esetén nem mutatható ki szignifikáns változás ($n= 178$, $d= -3,6$, $p= 0,252$).

A foltos nádiposzáta esetén az öreg csoportban 7,8 nappal korábban érkeztek a madarak a területre 2013-ban ($n= 526$, $p< 0,001$), ha az ismert ivarúakat vizsgáljuk, akkor ez a különbség 10,8 napos ($n= 349$, $p< 0,001$), de a tojók és a hímek között nincs szignifikáns különbség ($d= 2,85$, $p= 0,108$). A fiatalok esetén szintén korábban zajlik a vonulás, 2013-ban átlagosan 7 nappal korábban érkeztek a vonuló egyedek ($n= 2190$, $p< 0,001$), az ismert ivarú fiataloknál pedig nem mutatható ki szignifikáns eltérés ($n= 225$, $d= -1,35$, $p= 0,723$).

4.2.3. Lehetséges zavaró hatások vizsgálata

Elsőként az 1989-2013 között gyűrűzött egyedek adataiból kizártuk a hívóhang segítségével fogottakat. A cserregő nádiposzáta öreg korcsoportjában az érkezési idő nem változott szignifikánsan az elmúlt 24 év alatt ($n= 3654$, $\text{meredekség}(m)= -0,037$, $p= 0,272$). Ha az ismert ivarúakat nézzük, akkor az időzítés 6,3 nappal későbbre tolódott az elmúlt 24 évben ($n= 3654$, $m= 0,261$, $p< 0,001$) és a tojók 1,7 nappal átlagosan később vonulnak át a területen, mint a hímek ($p= 0,001$). A fiatalok esetén az eredmények szintén nem változtak a hanggal fogott madarak kizárása esetén ($n= 11686$, $m= -0,023$, $p= 0,380$). Az énekes nádiposzáta időzítése a nem hanggal fogott madarak esetén későbbre tolódást mutatott 3,2 nappal ($n= 2047$, $m= 0,135$, $p< 0,001$). Az ismert ivarúak esetén szintén, 9,4 nappal vonulnak később ($n= 1115$, $m= 0,40$, $p< 0,001$), a tojók pedig átlagosan 3,4 nappal később érkeznek a hímeknél ($p\text{-érték}< 0,001$). A fiatalok megfogási ideje is évente későbbre tolódott 4,6 nappal a 24 év során ($n= 4793$, $m= 0,19$, $p< 0,001$). A foltos nádiposzáta időzítésében, ha kizártuk a hanggal fogottakat, 7,8 napos későbbre tolódás figyelhető meg ($n= 2908$, $m= 0,33$, $p< 0,001$). Az ismert ivarú egyedek esetén ez a változás még drasztikusabb, átlagosan 17 nappal később érkeznek a területre az egyedek ($n= 1981$, $m= 0,71$, $p< 0,001$), a tojók pedig 2,3 nappal vonulnak később a hímeknél ($p< 0,001$). A fiatalok vonulásának időzítése szintén későbbre tolódott, mintegy 11 nappal ($n= 12026$, $m= 0,46$, $p< 0,001$).

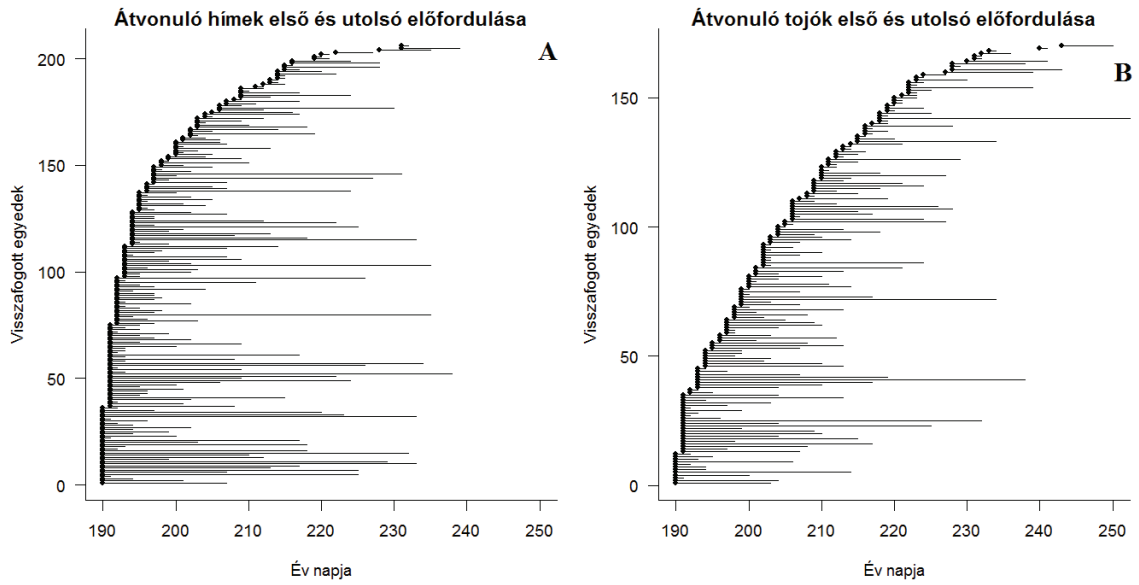
A helyi költőállomány kizárásakor a cserregő nádiposzáta esetén az öregek 2,4 nappal érkeznek később ($n= 4269$, $m= 0,101$, $p= 0,003$), míg az ismert ivarú egyedek 7,2 nappal érkeznek később ($n= 2619$, $m= 0,30$, $p< 0,001$), a tojók a hímekhez képest átlagosan 2,1 nappal később ($p< 0,001$). A fiatalok esetén pedig, ha csak az átvonulókat nézzük, nincs szignifikáns változás az időzítésükben ($n= 12255$, $m= 0,023$, $p= 0,356$). Az énekes nádiposzáta öreg korcsoportjában 3,7 napos későbbre tolódás figyelhető meg az érkezésben

($n=2242$, $m=0,13$, $p<0,001$), az ivarcsoportokban ez az eltolódás 8,1 nap ($n=1189$, $m=0,34$, $p<0,001$), a tojók pedig 3,4 nappal érkeznek később a hímeknél ($p<0,001$). A fiataloknál a későbbre tolódás 4,9 nap az elmúlt 24 év során ($n=5738$, $m=0,21$, $p<0,001$). A foltos nádiposzáta esetén a változás 6,5 napos későbbre tolódás az öreg korcsoport ($n=4154$, $m=0,27$, $p<0,001$) és 13,8 nap az ismert ivarú egyedek esetén ($n=2777$, $m=0,58$, $p<0,001$), tojók átlagosan 2,1 nappal érkeznek később a hímekhez képest ($p<0,001$). A fiatalok esetén a változás 10,8 napos későbbre tolódás ($n=14237$, $m=0,45$, $p<0,001$).

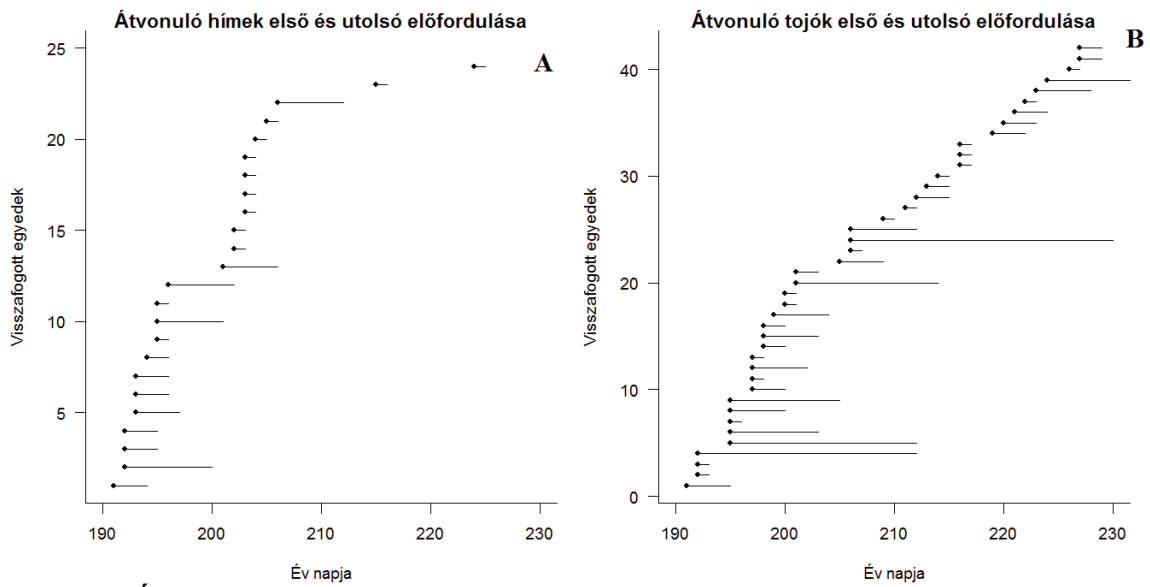
A különböző adatsorokon végzett elemzések összesített táblázatát a Függelékben olvashatják.

A hívóhanggal fogott madarak ivararánya Fisher-féle próbával összehasonlítva nem különbözik szignifikánsan a nem hang segítségével fogott egyedektől a cserregő nádiposzáta és a foltos nádiposzáta esetén ($p=0,234$ és $p=0,619$). Ezzel ellentétben az énekes nádiposzáatánál van különbség, a hímekhez képest hang segítségével szignifikánsan több tojó akad a hálóra, mint hang használata nélkül ($p=0,009$).

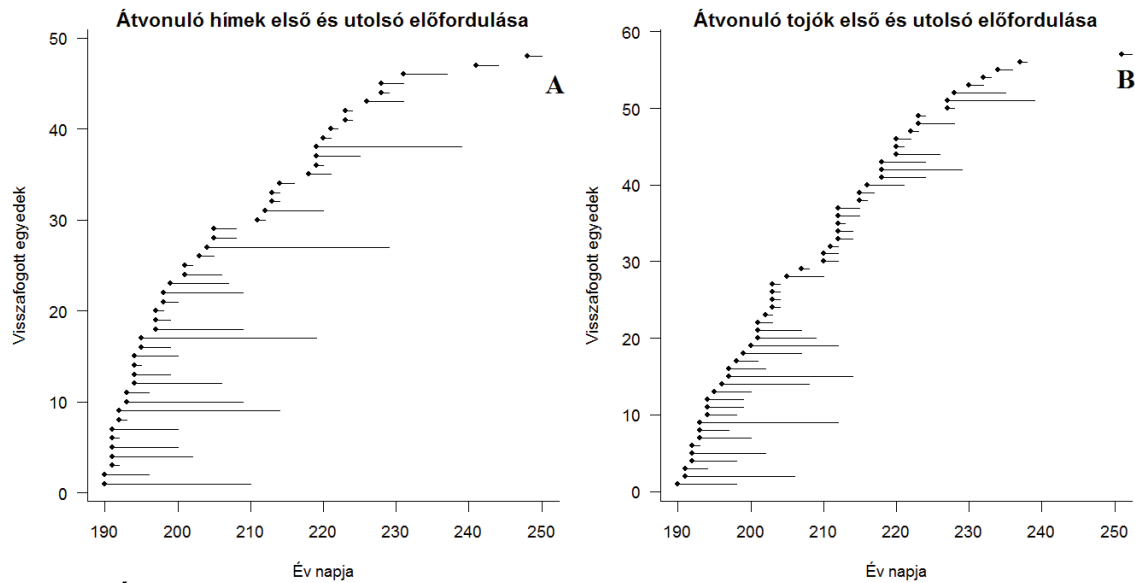
A cserregő nádiposzáta esetén a hímek tartózkodási idejének mediánja 6 nap volt (terjedelem: $[1,47]$, $n=206$), a tojóké szintén 6 nap (terjedelem: $[1,51]$, $n=170$; 6. ábra). Az énekes nádiposzáta gyorsan átvonulnak a területen, a hímek tartózkodási idejének mediánja 1 nap (terjedelem: $[1,8]$, $n=25$), míg a tojóké 2 nap (terjedelem: $[1,24]$, $n=42$; 7. ábra) voltak csak visszafoghatóak. A foltos nádiposzáta esetén a hímeket 3 napig (terjedelem: $[1,20]$, $n=49$) fogtuk vissza, míg a tojókat szintén 3 napig (terjedelem: $[1,19]$, $n=58$; 8. ábra). A cserregő nádiposzáatánál megfigyelhető néhány extrém hosszú tartózkodási idő néhány helyi költő egyed adata lehet, ha leválasztjuk ezeket is, akkor a leghosszabb visszafogási idő 18 nap körüli.



6. ábra: Átvonuló cserregő nádiposzáta hímek (A) és tojók (B) első megfogása és utolsó visszafogása között eltelt idő



7. ábra: Átvonuló énekes nádiposzáta hímek (A) és tojók (B) első megfogása és utolsó visszafogása között eltelt idő



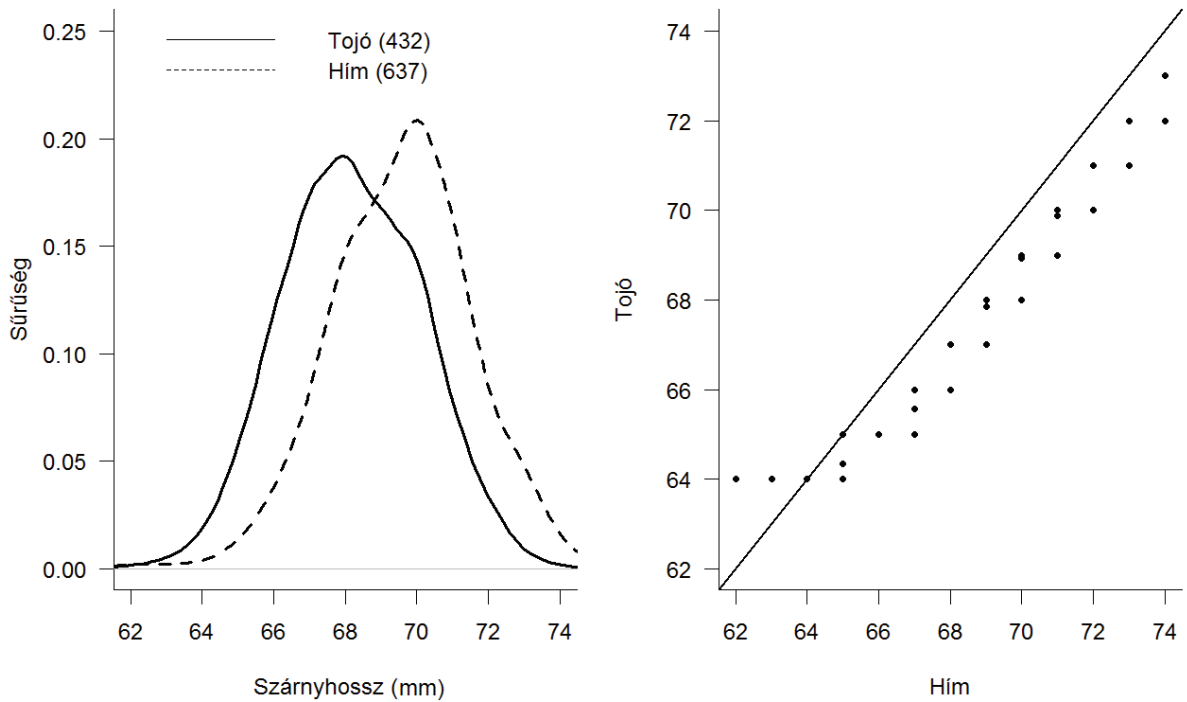
8. ábra: Átvonuló foltos nádiposzáta hímek (A) és tojók (B) első megfogása és utolsó visszafogása között eltelt idő

4.3. Biometriai különbségek az ivarcsoportok között

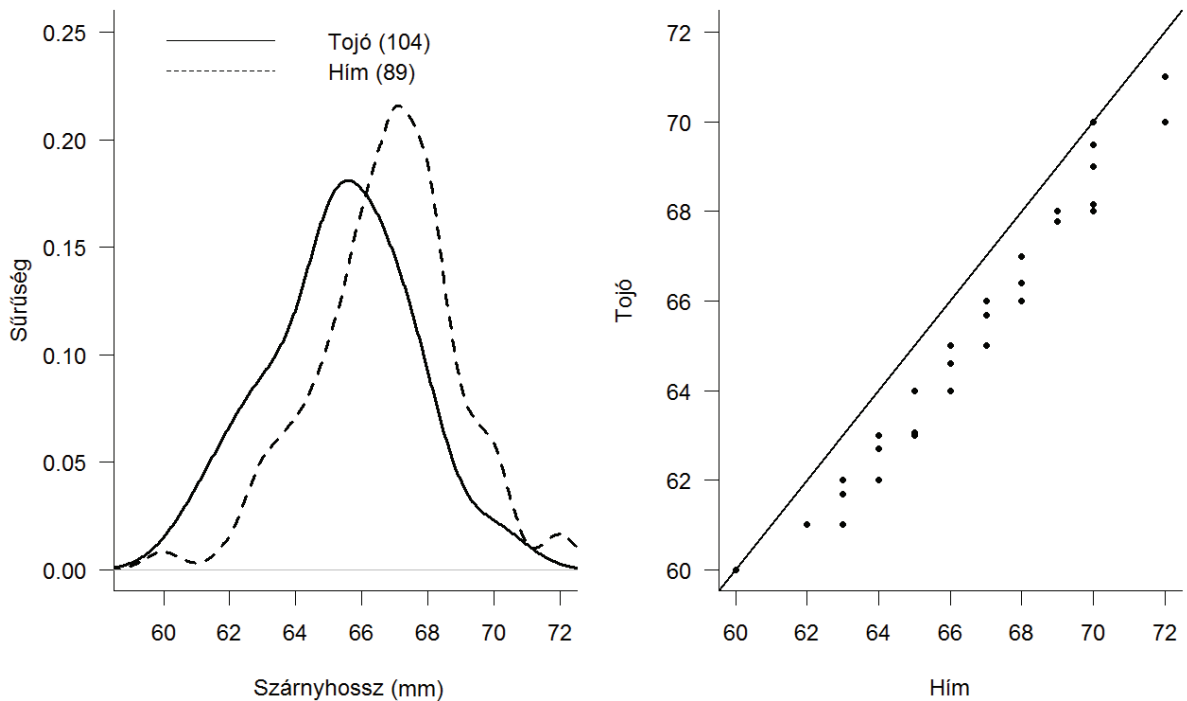
4.3.1. Különbségek a szárnyhosszban

A Welch-próba eredményei alapján az énekes nádiposzáta kivételével ($p=0,288$; 11. ábra) az öreg korcsoportokban a hímek átlagosan hosszabb szárnyúak, mint a tojók ($p<0,001$). A cserregő nádiposzátnál (9. ábra) a tojók ($n=398$) átlagos szárnyhossza $65,6\pm 0,09$ mm (átlag \pm SE), míg a hímeké $67,3\pm 0,07$ mm ($n=563$). Az énekes nádiposzátnál (11. ábra) a tojók szárnyhossza $67,6\pm 0,17$ mm ($n=150$), a hímeké $68,6\pm 0,23$ mm ($n=105$). A foltos nádiposzáta (13. ábra) esetén pedig a hímek szárnyhossza átlagosan $67,8\pm 0,09$ mm ($n=364$), míg a tojóké $66\pm 0,12$ mm ($n=310$).

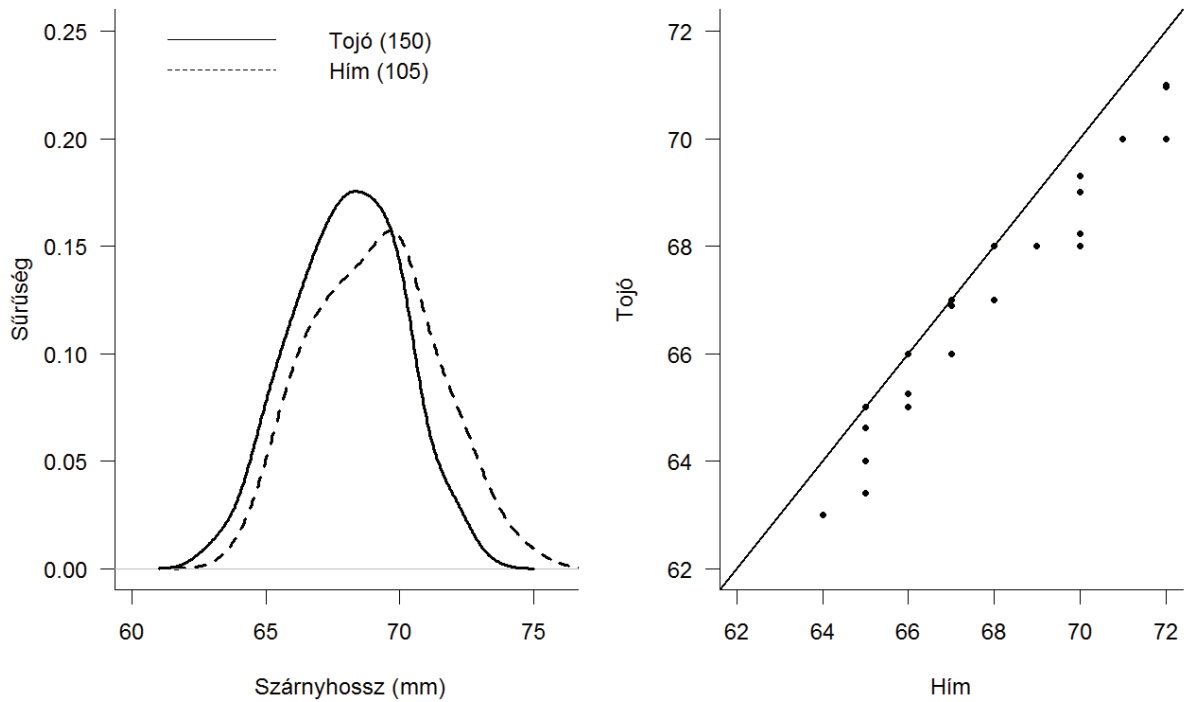
A fiatal korcsoportban az összehasonlítás során nem találtunk szignifikáns különbséget az ivarok között a cserregő nádiposzátnál, ahol a hímek szárnyhossza $65,9\pm 0,22$ mm ($n=89$), a tojóké $64,8\pm 0,22$ mm volt ($n=104$, $p=0,219$; 10. ábra). Az énekes nádiposzáta fiataljai közt sem mutatható ki szignifikáns ivari különbség, a hímek átlagos szárnyhossza $67,7\pm 0,22$ mm ($n=78$), míg a tojóké $66,4\pm 0,21$ mm volt ($n=80$, $p=0,283$; 12. ábra). A foltos nádiposzátnál sem figyelhető meg szignifikáns különbség, a hímeknél az átlagos szárnyhossz $67\pm 0,23$ mm ($n=84$), a tojóknál $65,6\pm 0,18$ mm ($n=99$, $p=0,169$; 14. ábra).



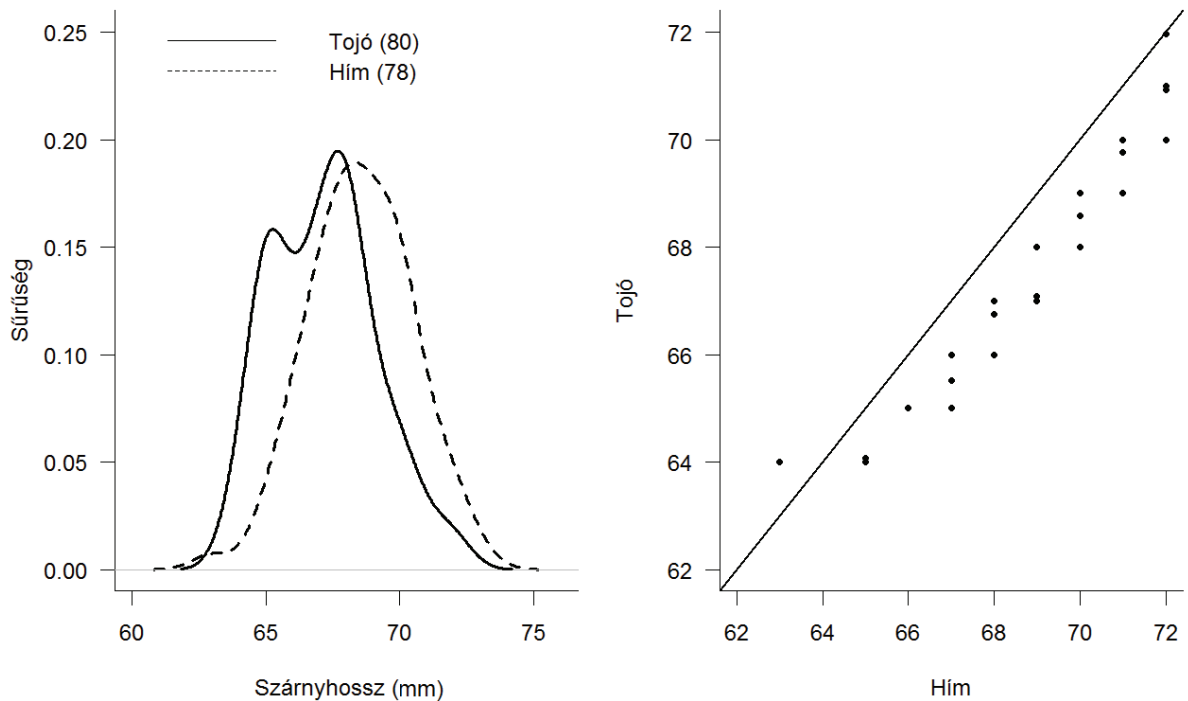
9. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok szárnyhosszának összehasonlítására a cserregő nádiposzáta öreg korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.



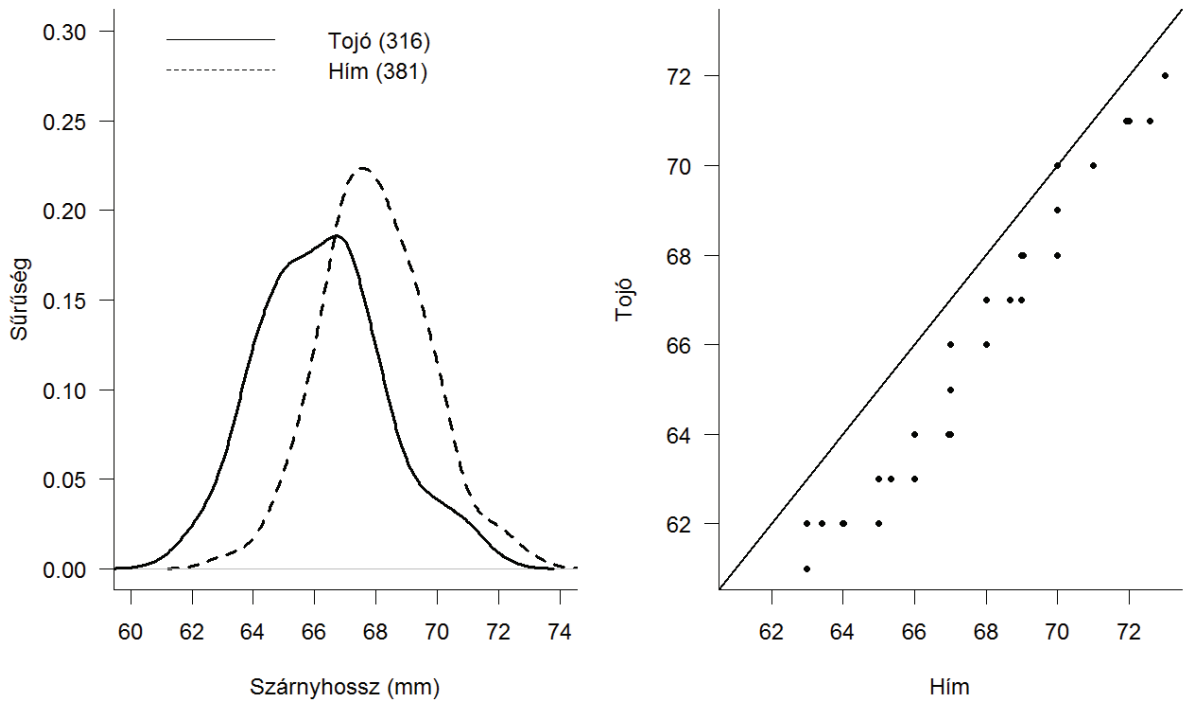
10. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok szárnyhosszának összehasonlítására a cserregő nádiposzáta fiatal korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.



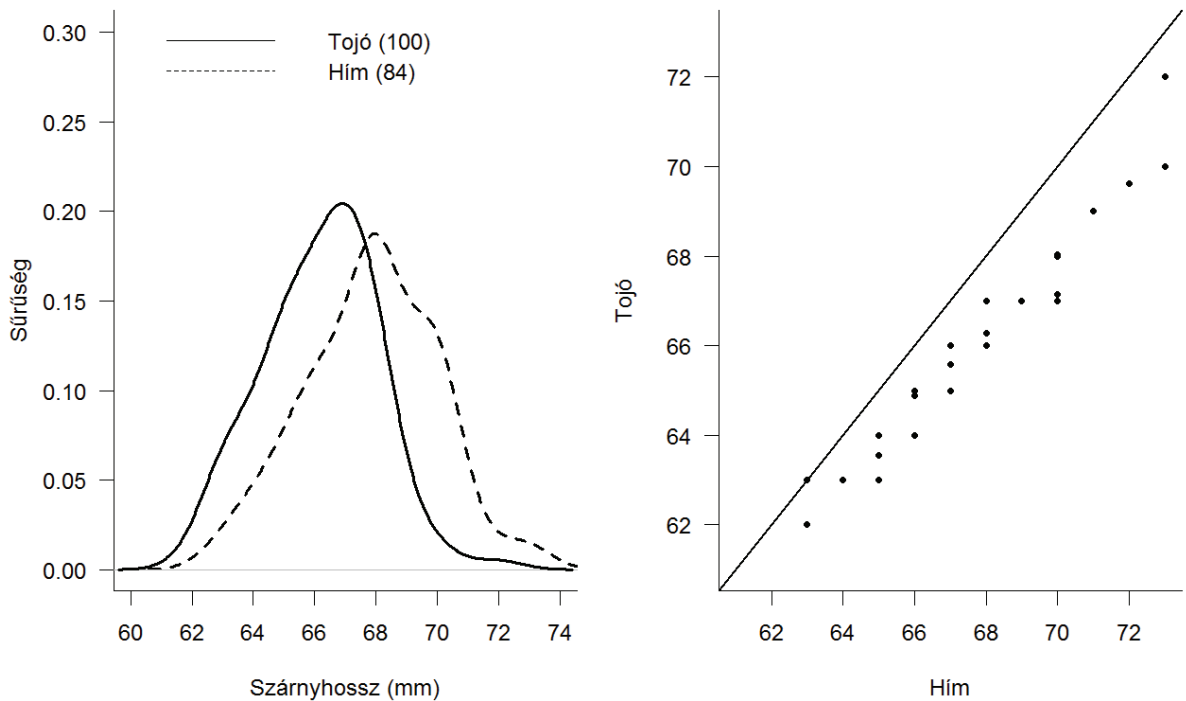
11. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok szárnyhosszának összehasonlítására az énekes nádiposzáta öreg korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.



12. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok szárnyhosszának összehasonlítására az énekes nádiposzáta fiatal korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.



13. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok szárnyhosszának összehasonlítására a foltos nádiposzáta öreg korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.

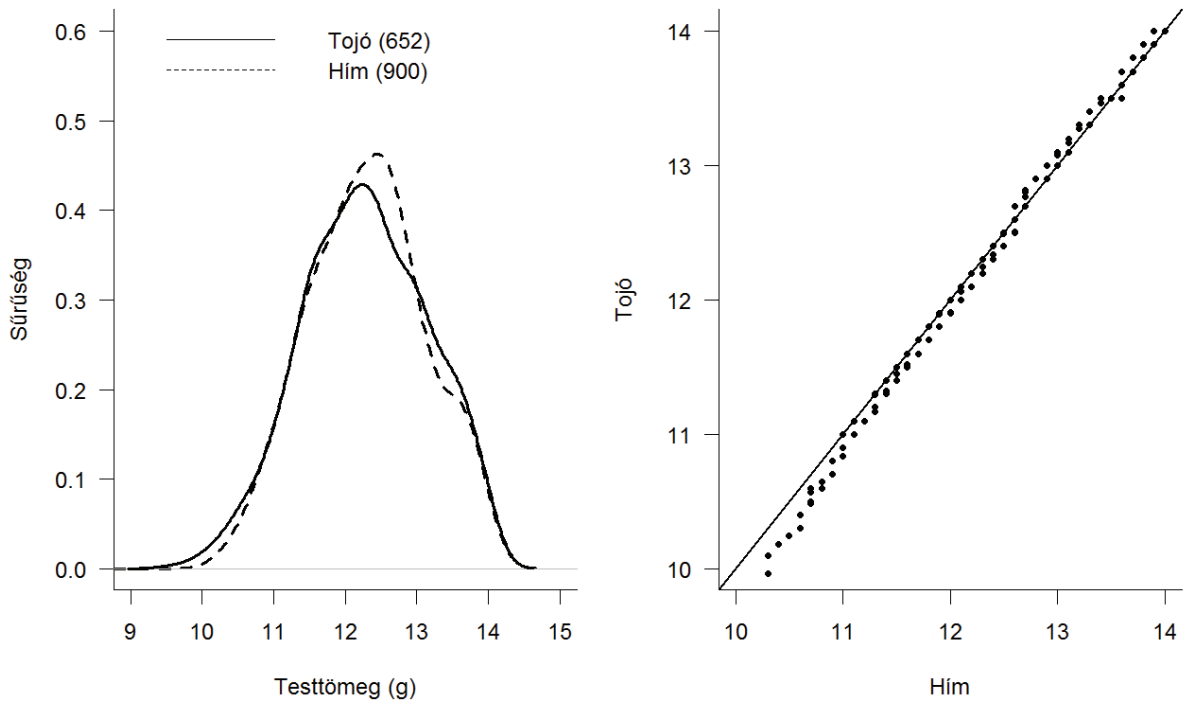


14. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok szárnyhosszának összehasonlítására a foltos nádiposzáta fiatal korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.

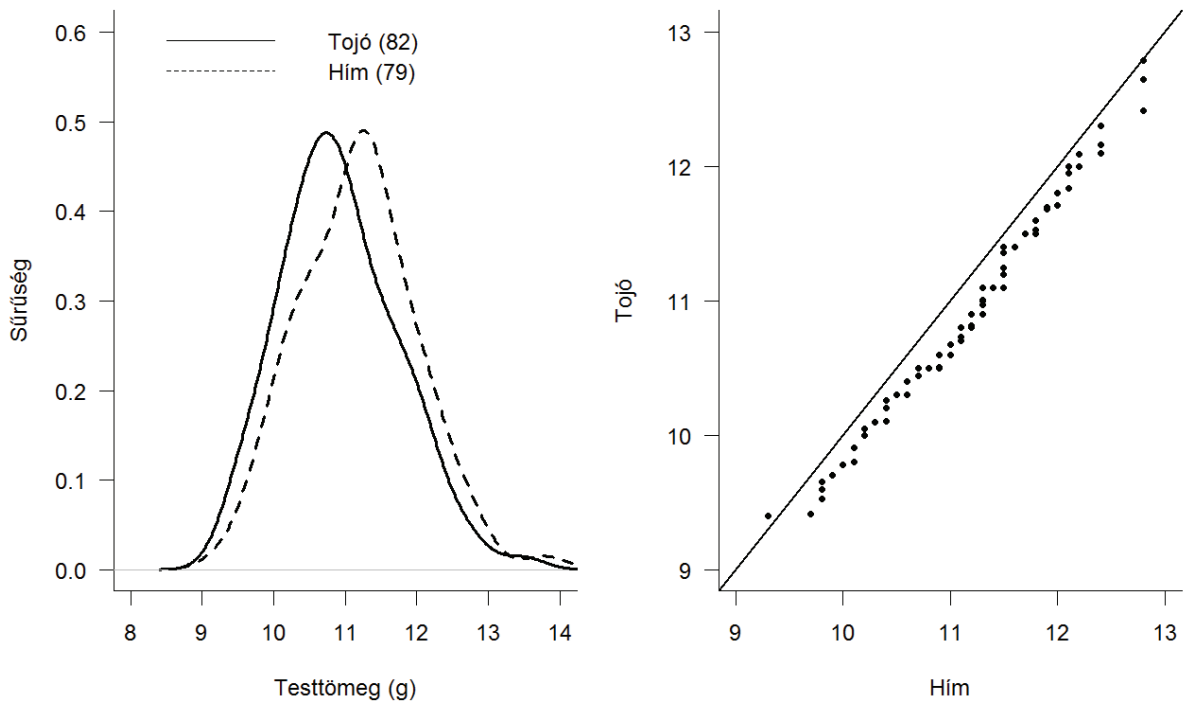
4.3.2. Különbségek a testtömegben

Az öreg madarak testtömege nem különbözött szignifikánsan az ivarok között a cserregő nádiposzáta (hímek: $n= 907$, $11,7\pm 0,03$ g, tojók: $n= 652$, $11,6\pm 0,04$ g, $p= 0,08$; 15. ábra) és az énekes nádiposzáta esetén (hímek: $n= 136$, $12\pm 0,06$ g, tojók: $n= 168$, $11,9\pm 0,006$ g, $p= 0,858$; 17. ábra). Szignifikáns különbséget csak a foltos nádiposzátnál kaptunk, a hímek ($n= 634$, $11,8\pm 0,03$ g) átlagosan nagyobb testtömegűek, mint a tojók ($n= 500$, $11,5\pm 0,04$ g, $p< 0,001$; 19. ábra). Ha a testtömeg és a szárnyhossz összefüggését néztük, akkor a cserregő nádiposzáta esetén nem találtunk szignifikáns összefüggést (meredekség (m)= $0,008$, $p= 0,579$), míg a másik két fajnál az átlagosan hosszabb szárnyú madarak átlagosan nagyobb testtömegűek voltak (énekes np.: $m= 0,049$, $p= 0,034$; foltos np.: $m= 0,109$, $p< 0,001$). A tojók átlagosan kisebb testtömegűek, mint a hímek, de az ivarok között a különbség a modellek szerint egyik faj esetén sem szignifikáns.

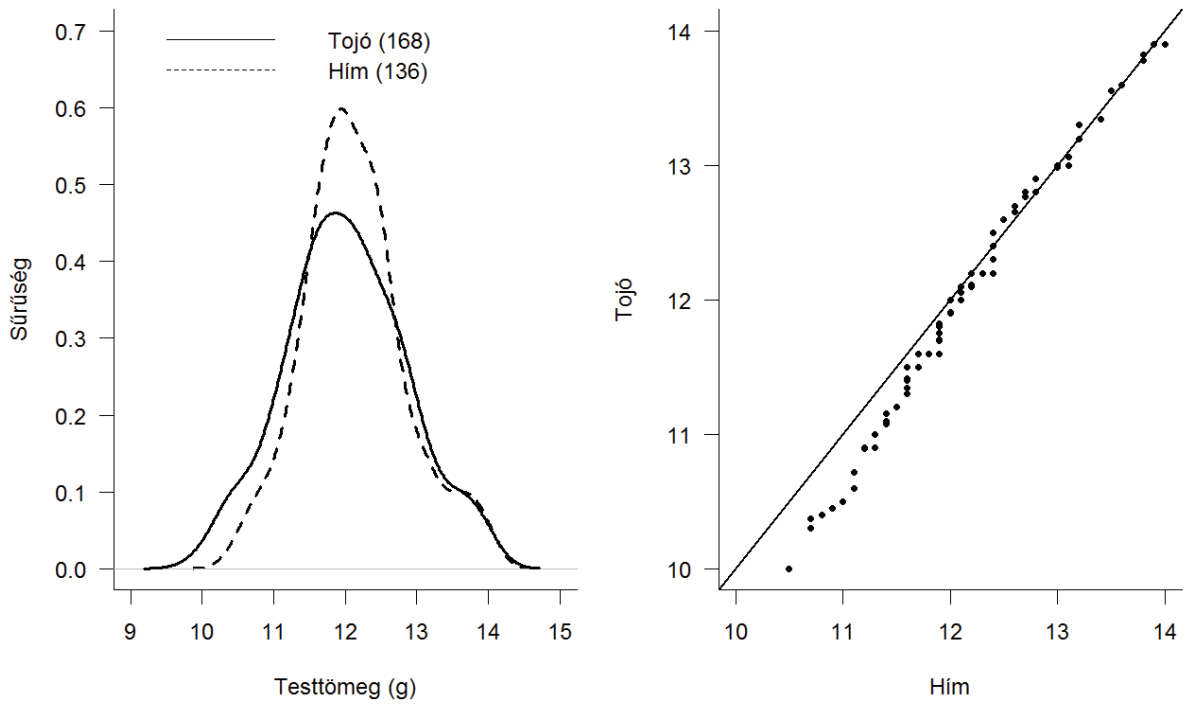
A fiatal madarak testtömege között nincsen szignifikáns ivari eltérés a cserregő nádiposzáta (hímek: $n= 89$, $11,1\pm 0,08$ g, tojók: $n= 104$, $10,8\pm 0,08$ g, $p= 0,204$; 16. ábra) és az énekes nádiposzáta (hímek: $n= 79$, $11,6\pm 0,11$ g, tojók: $n= 82$, $11,2\pm 0,11$ g, $p= 0,178$; 18. ábra) esetén. A foltos nádiposzáta fiataljai között azonban kimutatható minimális ivari különbség, a hímek átlagos testtömege $11\pm 0,07$ g ($n= 94$), míg a tojóké $10,6\pm 0,07$ g volt ($n= 125$, $p= 0,02$, 20. ábra). A cserregő nádiposzáta fiataljai esetén a szárnyhossz és a testtömeg között nincsen szignifikáns összefüggés ($m= 0,041$, $p= 0,134$), míg a másik két faj fiataljainál az átlagosan hosszabb szárnyú egyedek tömege nagyobb, mint a rövidebb szárnyúaké (énekes np.: $m= 0,094$, $p= 0,042$; foltos np.: $m= 0,088$, $p= 0,002$). Ivarok közötti különbség hasonlóan alakult az öreg egyedekhez képest, a tojók a fiataloknál is átlagosan kisebb tömegűek, de ez a különbség csak a foltos nádiposzáta fiataljainál szignifikáns ($m= -0,281$, $p= 0,024$).



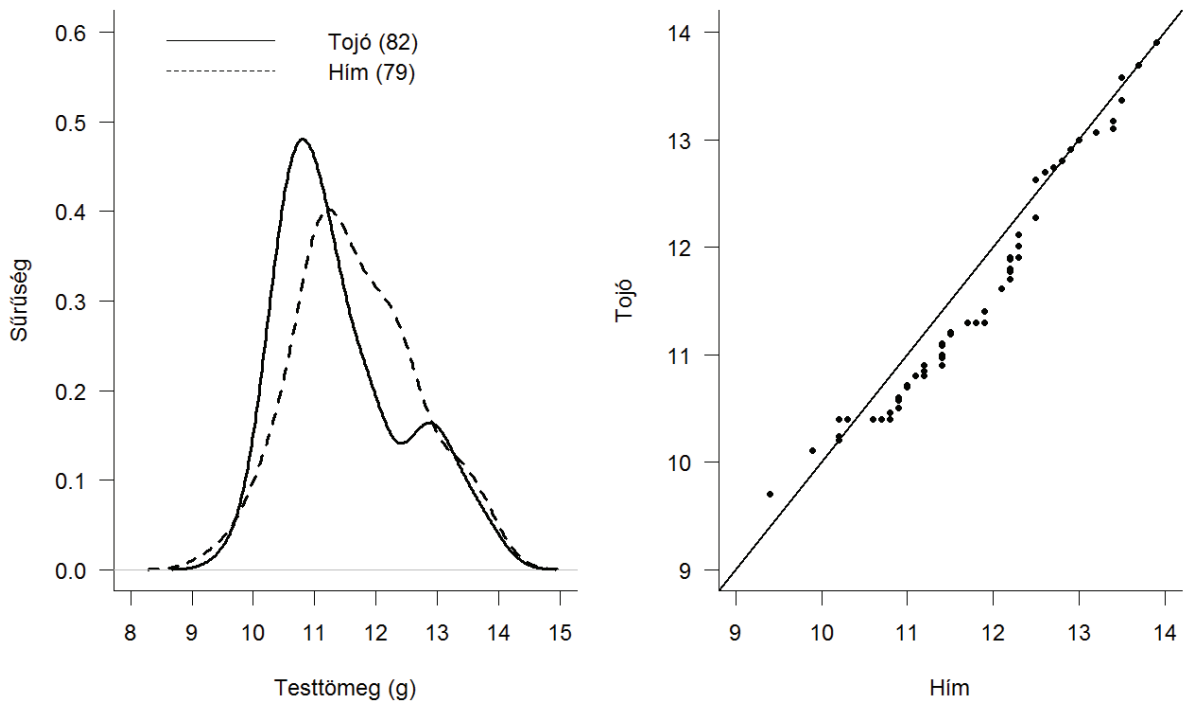
15. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok testtömegének összehasonlítására a cserregő nádiposzta öreg korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.



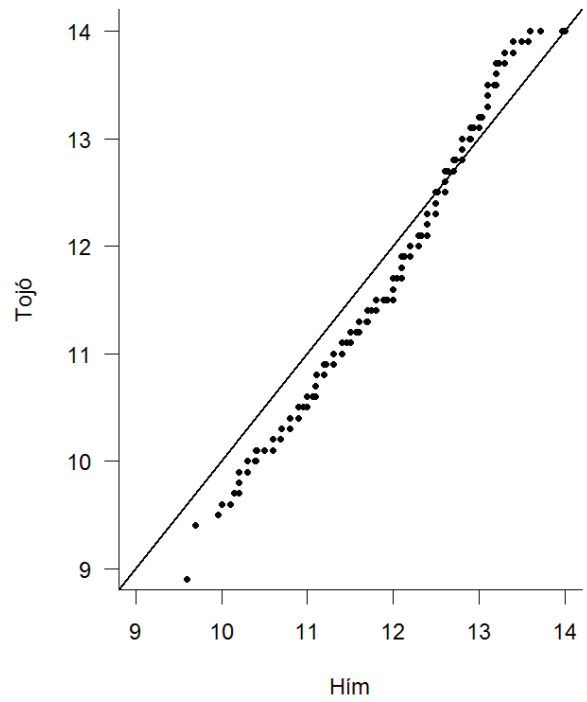
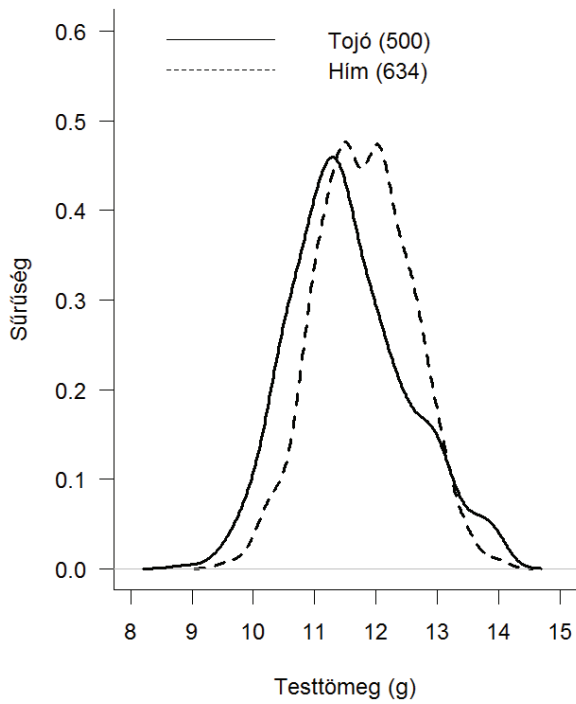
16. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok testtömegének összehasonlítására a cserregő nádiposzta fiatal korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.



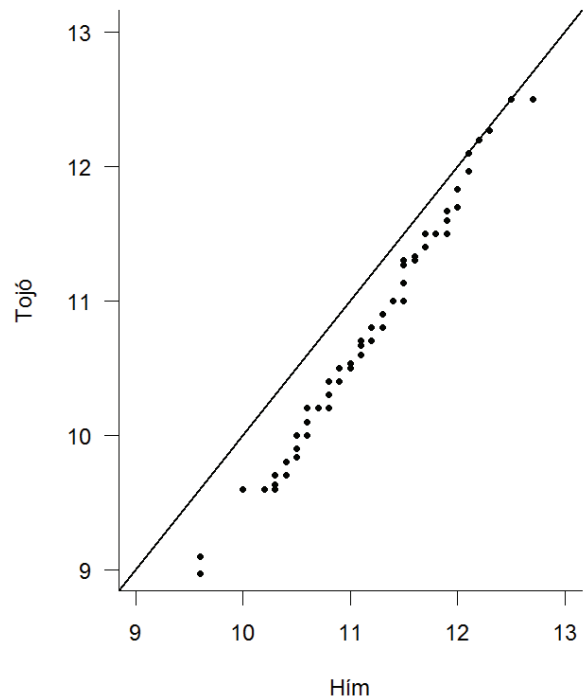
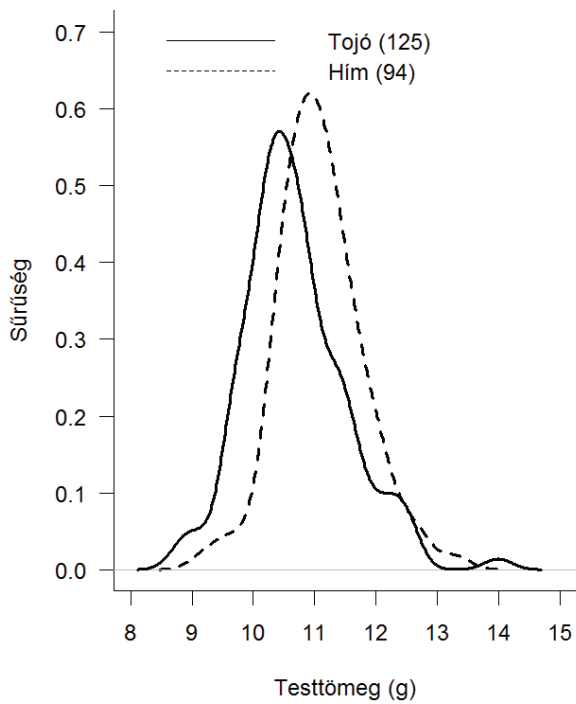
17. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok testtömegének összehasonlítására az énekes nádiposzáta öreg korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.



18. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok testtömegének összehasonlítására az énekes nádiposzáta fiatal korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.



19. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok testtömegének összehasonlítására a foltos nádiposzáta öreg korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.

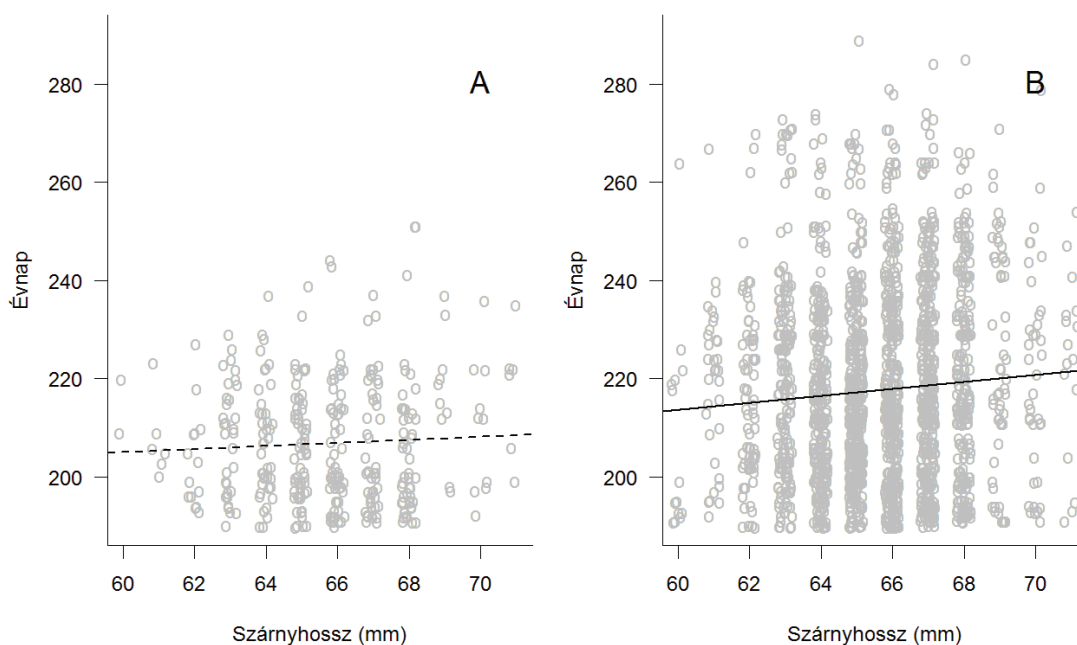


20. ábra: Simított hisztogram és QQ-plot az ivarok testtömegének összehasonlítására a foltos nádiposzáta fiatal korcsoportjában. A zárójelben lévő számok a mintaelemszámok.

4.4. Biometriai jellemzők szerinti időzítés vizsgálata

4.4.1. Szárnyhossz-időzítés összefüggés

A biometriai jellemzők szerinti időzítésben az első vizsgált jellemző a szárnyhossz volt. A cserregő nádiposzáta öreg korcsoportjában nincs szignifikáns összefüggés az érkezés napja és a szárnyhossz között (meredekség(m)= 0,096, p= 0,769; 21A ábra), ha azonban dekádokra osztjuk a vonulást, akkor a második és a negyedik dekádban átlagosan rövidebb szárnyú madarak vonulnak át a területen a többi időszakhoz képest (m= -1,36 és m= -1,03, p= 0,036). A fiataloknál ellenben az a mintázat figyelhető meg, hogy az átlagosan hosszabb szárnyúak érkeznek később (m= 0,683, p-érték= 0,002; 21B ábra).

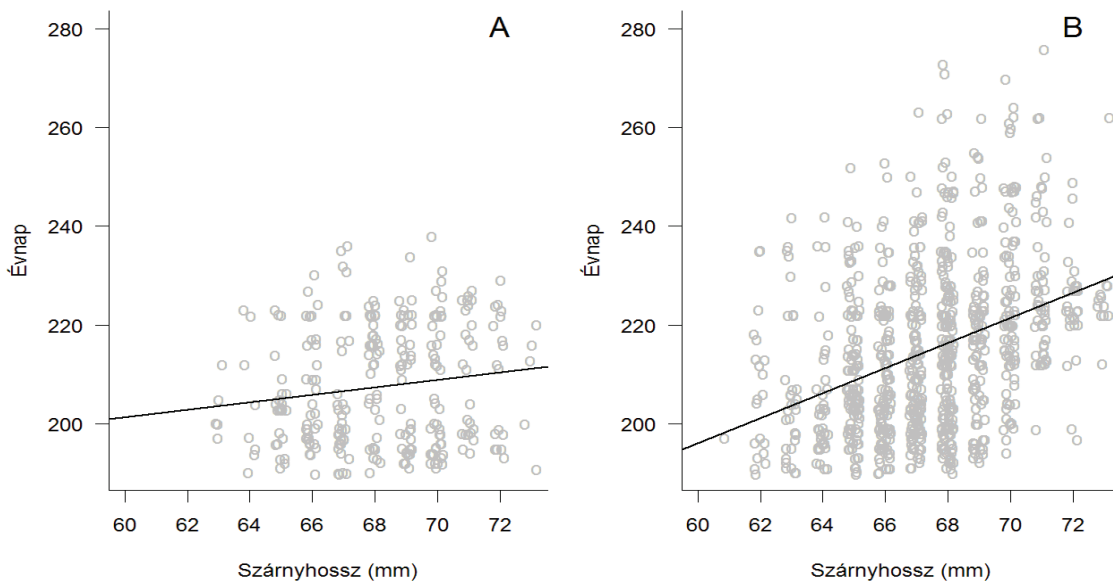


21. ábra: A cserregő nádiposzáta öreg (A) és fiatal (B) korcsoportjában a szárnyhossz és az évnap közötti összefüggés, az illesztett egyenes a lineáris modell alapján készült, a szaggatott vonal a nem szignifikáns összefüggést jelzi

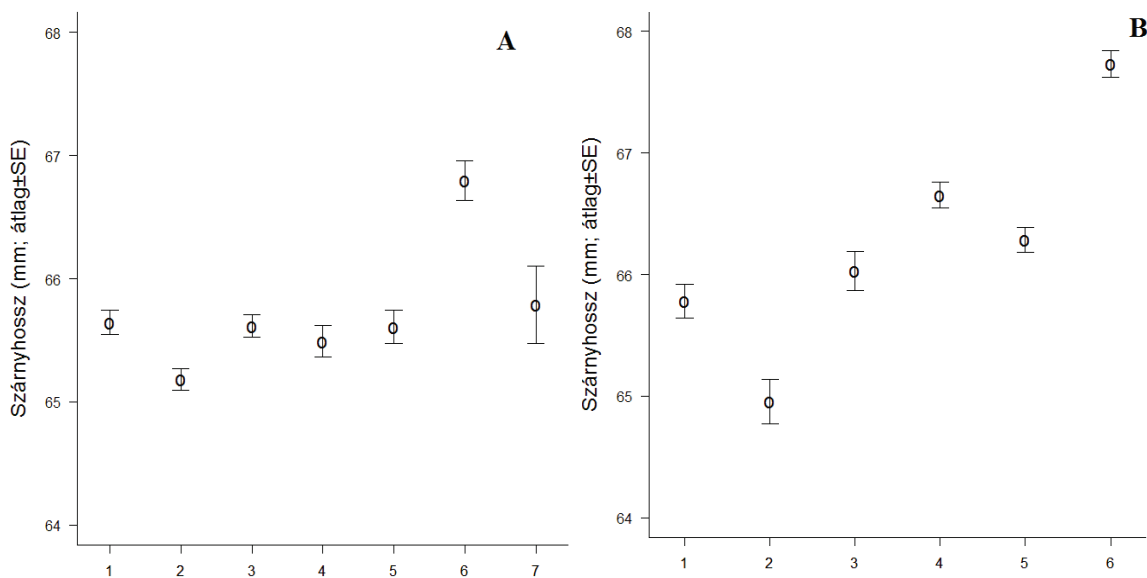
Ha dekádonként nézzük az összefüggést, akkor pedig a második dekádban az egyedek átlagosan rövidebb szárnyúak (m= -0,44, p< 0,001), míg a hatodik dekádban (m= 1,12, p-érték< 0,001) és a vonulás vége felé átlagosan hosszabb szárnyúak (m= 1,82, p< 0,001; 23A ábra).

Az énekes nádiposzáta esetén az öregeknél az átlagosan rövidebb szárnyúak érkeznek korábban (m= 0,766, p= 0,014; 22A ábra) és a fiataloknál is ugyanez a mintázat figyelhető

meg ($m= 2,49$, $p< 0,001$; 22B ábra). Ha a fiataloknál dekádonként nézzük az időzítést, akkor közel folyamatosan egyre hosszabb szárnyú egyedek figyelhetők meg dekádról-dekádra ($m= 0,02$ (2. dekád) $m= 3,41$ (6. dekád), $p< 0,001$; 23B ábra). Az öregeknél a második dekádban rövidebb, míg a negyedik dekádban hosszabb szárnyú egyedek figyelhetők meg ($m= -1,14$, $p= 0,003$ (2. dekád); $m= 1,07$, $p= 0,023$ (4. dekád)).

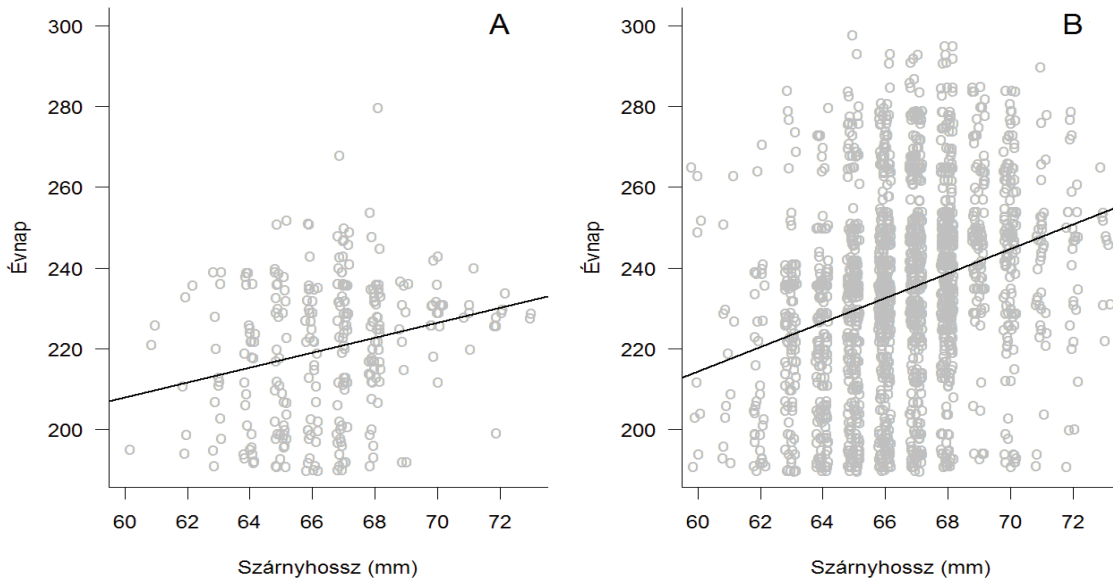


22. ábra: Az énekes nádiposzáta öreg (A) és fiatal (B) korcsoportjában a szárnyhossz és az évnap közötti összefüggés, az illesztett egyenes a lineáris modell alapján készült

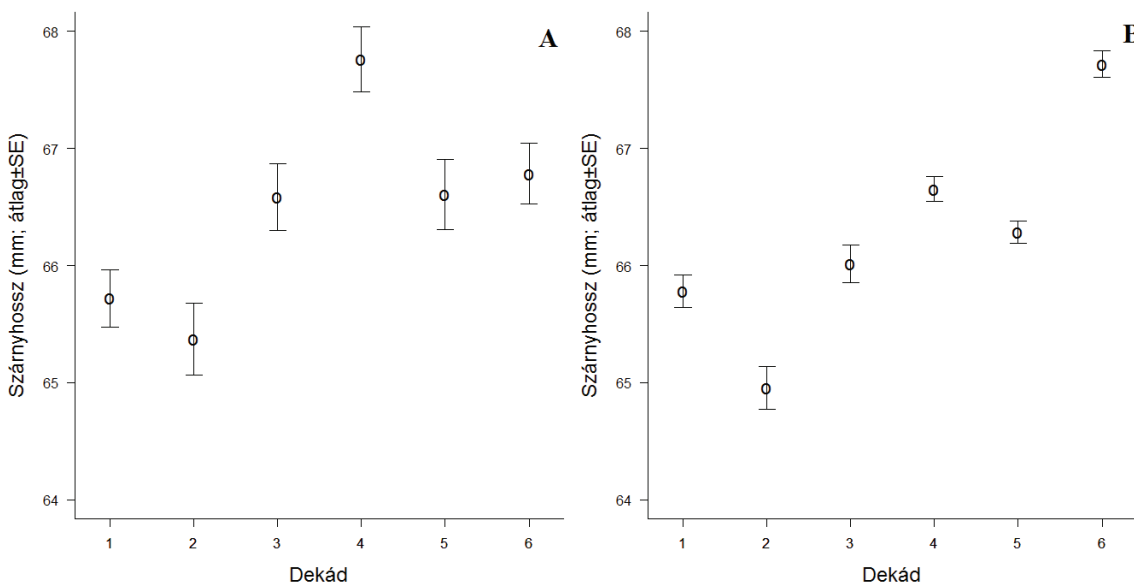


23. ábra: A cserregő (A) és az énekes nádiposzáta fiataljainak (B) dekádonként átlagos szárnyhossza (üres karika) és a becslések standard hibája

A foltos nádiposzáta vonulási mintázatáról elmondható, hogy az öreg és a fiatal korcsoportban is az átlagosan rövidebb szárnyúak érkeznek korábban (öreg: $m=1,85$, $p<0,001$; 24A ábra; fiatalok: $m=3,0$, $p<0,001$; 24B ábra). Ha dekádonként nézzük, akkor az öreg korcsoportban a vonulás közepétől kezdve nő az átlagos szárnyhossz, egy kiugró értékkel a negyedik dekádban ($m=0,86$ (3. dekád), $m=2,04$ (6. dekád), $p<0,001$; 25A ábra), akárcsak a fiataloknál ($m=0,51$ (2. dekád), $m=1,94$ (3. dekád), $p<0,001$; 25B ábra).



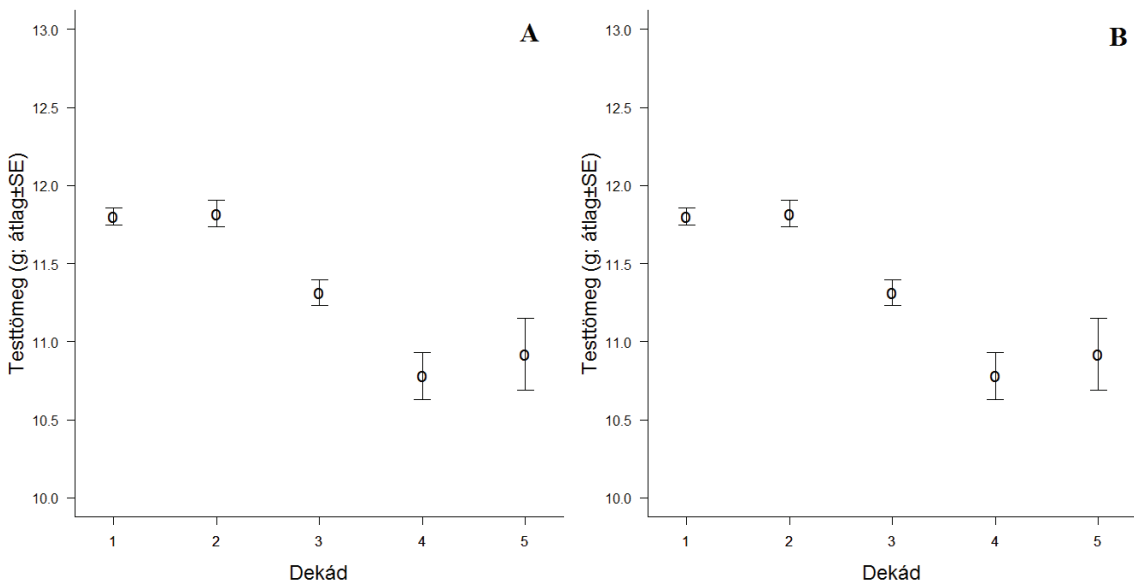
24. ábra: A foltos nádiposzáta öreg (A) és fiatal (B) korcsoportjában a szárnyhossz és az évnap közötti összefüggés, az illesztett egyenes a lineáris modell alapján készült



25. ábra: A foltos nádiposzáta öreg (A) és fiatal (B) korcsoportjában a dekádonkénti átlagos szárnyhossz és a becslések standard hibája.

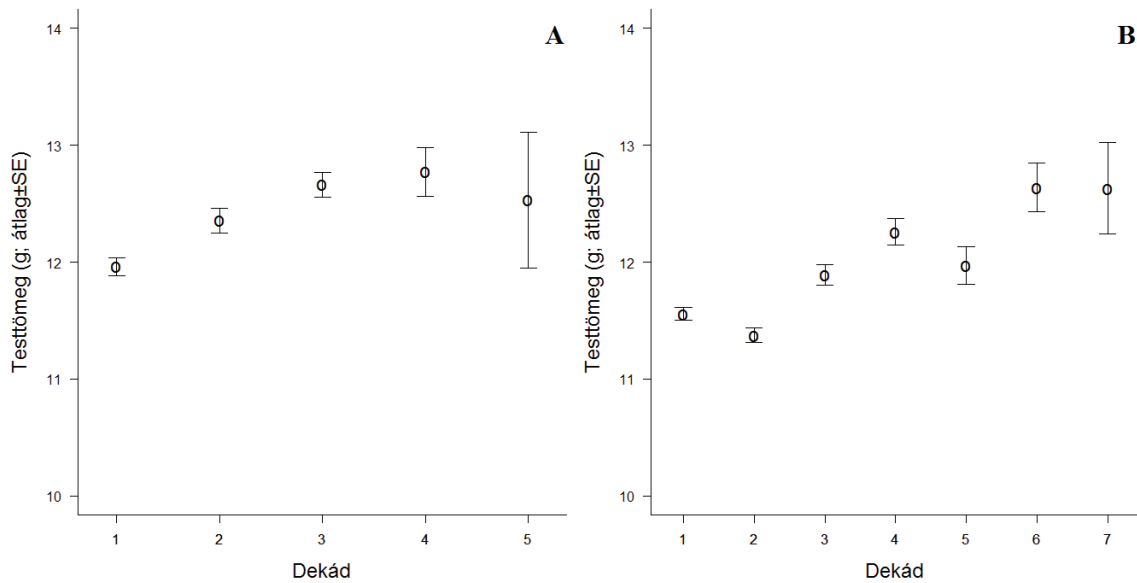
4.4.2. Testtömeg-időzítés összefüggés

A testtömeg-időzítés összefüggést vizsgálva azt figyeltük meg, hogy a cserregő nádiposzáta mindkét korcsoportjában az átlagosan nagyobb testtömegűek jönnek korábban (öreg: meredekség(m)= -0,026, $p < 0,001$, fiatalok: $m = -0,008$, $p < 0,001$). Ha dekádonként nézzük, akkor a csökkenés az átlagos testtömegben a harmadik dekádban kezdődik el (öreg: $m = -0,62$, $p < 0,001$, fiatalok: $m = -0,43$, $p < 0,001$; 26A és B ábra).



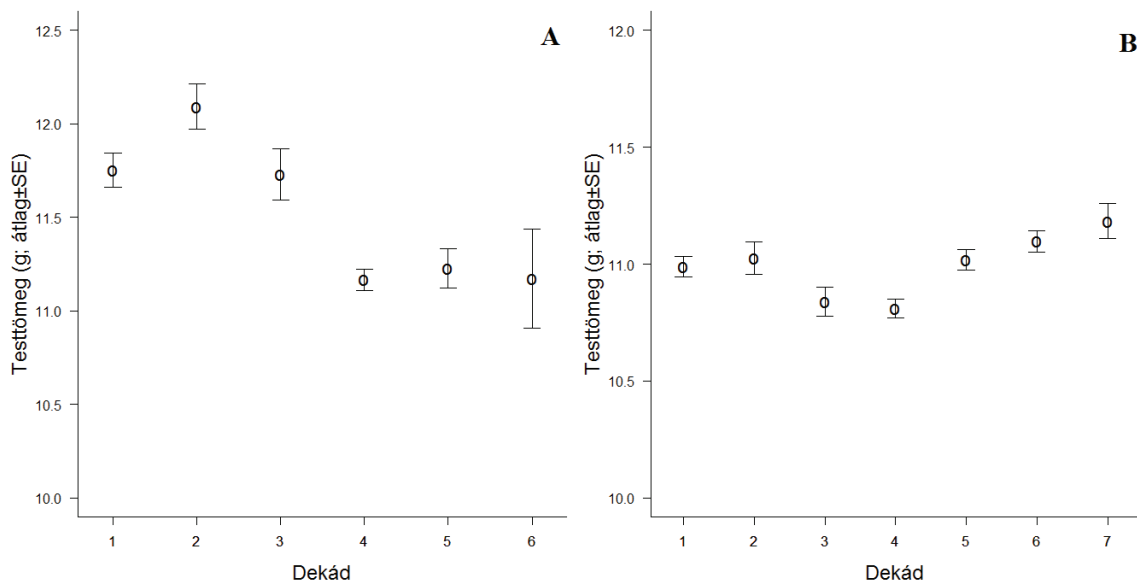
26. ábra: A cserregő nádiposzáta öreg (A) és fiatal (B) korcsoportjában a dekádonkénti átlagos testtömeg és a becslések standard hibája.

Az énekes nádiposzátánál ellentétes mintázat figyelhető meg, a vonulás vége felé haladva nő az átlagos testtömeg mindkét korcsoportban (öreg: $m = 0,022$, $p < 0,001$, fiatalok: $m = 0,017$, $p < 0,001$), dekádokra osztva a növekedés a vonulás alatt, a negyedik dekádig folyamatos (27. ábra).



27. ábra: Az énekes nádíposzáta öreg (A) és fiatal (B) korcsoportjában a dekádonkénti átlagos testtömeg és a becslések standard hibája.

A foltos nádíposzáta esetén szintén az átlagosan nagyobb testtömegűek érkeznek meg korábban a területre mindkét korcsoport esetén (öreges: $m= 0,022$, $p< 0,001$, fiatalok: $m= 0,005$, $p< 0,001$). A testtömeg csökkenés dekádonként folyamatos a 2., 3. és 4. dekádban az öregeknél (28A ábra), a fiataloknál (28B ábra) a vonulás közepén csökkenés ($m= -0,177$, $p= 0,036$), míg a vége felé növekedés figyelhető meg ($m= 0,42$, $p< 0,001$).



28. ábra: A foltos nádíposzáta öreg (A) és fiatal (B) korcsoportjában a dekádonkénti átlagos testtömeg és a becslések standard hibája.

5. Megbeszélés

5.1. Ivarok időzítése az őszi vonulás során

A tavaszi vonulás során az ivarok időzítésében megfigyelhető egy nagyjából egységes trend, a hímek érkeznek meg korábban a pihenő- és a költőterületre is (MORBEY and YDENBERG, 2001; MØLLER, 2004; KOKKO, et al., 2006; EDWARDS and FORBES, 2007; MØLLER, et al., 2009; COPPACK and PULIDO, 2009; SAINO, et al., 2010b; NEWTON, 2011). Kivételt képeznek azok a fajok, ahol nincs jelentős különbség, vagy a fordított szexuális dimorfizmust mutató fajoknál, ahol a tojók jönnek hamarabb (MILLS, 2005). Ősszel azonban változatosabb stratégia figyelhető meg az ivarok időzítésében, előfordul, hogy nincs jelentős különbség az ivarok időzítése között, vagy a tojók korábbi vonulása figyelhető meg, mint például kutatócsoportunk eredményei szerint a csilpcsalpfűzike esetén (CSÖRGŐ and HARNOS, 2011).

Eredményeink alapján az énekes nádiposzáta mindkét korcsoportjában és a foltos nádiposzáta öreg korcsoportjában a tojók egyre nagyobb arányban vannak jelen a területen a vonulás vége felé, a hímek hamarabb vonulnak el. A vizsgálatban kihagytuk azt az időszakot, amikor a terepei ivarhatározás már bizonytalan, azonban még ezek az eredmények is azt mutatták, néhány nappal később vonulnak át a területen a tojók a hímeknél. Csak a molekuláris ivarhatározás eredményeit figyelembe véve is ezt az eredményt kaptuk, tehát ezt a különbséget feltételezhetően nem az okozza, hogy a kottlófolt terepen tovább megállapítható bélyeg, mint a kloákadudor és ebből a detektálási különbségből adódik az időzítés eltérése.

Hasonló módszerekkel végeztek egy vizsgálatot a cserregő és a foltos nádiposzáttal Észak-Lengyelországban. Ebben a vizsgálatban a foltos nádiposzáta esetén nem találtak különbséget az ivarok időzítésében, míg a cserregő nádiposzáta fiatal hímjei 9 nappal később vonulnak át a területen, mint a tojók, a hímek aránya a vonulás végére 67%-ra emelkedett (JAKUBAS and WOJCZULANIS-JAKUBAS, 2010). A megfigyelt különbség oka egyrészt a mintavételi periódus eltérése, az ő vizsgálatukban 1 éves adatok állnak rendelkezésre 2008-ból, július 27. és szeptember 4. között. Ezeken a területeken hamarabb véget ér a vonulás, szeptember első két hetétől kezdve már csak nagyon kevés madár vonul át a területükön (KOZŁOWSKA, et al., 2009), de a vonulás legvégén megjelenő egyedek így nem kerültek bele a mintavételezésbe. A mintavételezésből továbbá kihagyták a július első felében még a területen tartózkodó helyi költőállomány egyedeit is. Másrészt a mintavételezési periódusok

beosztása is eltért, ebben a vizsgálatban folyamatosan zajlott a vérminták vétele és 5 napos időszakokra osztották a vonulást, amikor az ivararányt nézték. A mi vizsgálatunkban ezzel szemben 10 napos mintavételezés zajlott és két mintavételi időszak között volt 10 nap szünet. A mintavételezés eltérését a mi esetünkben a nádiposzáta fajok elhúzódobb, július közepétől októberig való tartózkodása indokolta, míg a lengyel vizsgálatban előbb befejeződik a standard gyűrűzési időszak is. Szintén ezen a lengyel gyűrűző állomáson (Druzno, É.sz. 54°05', K.h. 19°27') készült vizsgálatban szeptember 1-t jelölték ki az utolsó napként a vonulás dinamikájának leírásakor (KOZŁOWSKA, et al., 2009). Ezen szempontok alapján a két vizsgálat eredményei nem vethetőek össze teljes mértékben.

Az őszi protandriára sokkal kevesebb példát lehet említeni, mint protogyniára, főként a telelő területre való megérkezésben mutattak ki a hímek korábbi érkezését, például a kékbegy öreg korcsoportban ez az eltérés akár 2 hét is lehet (BERMEJO and DE LA PUENTE, 2004) és hasonló eltérést figyeltek meg a nádi sármány (*Emberiza schoeniclus*) esetében is (VILLARÁN and PASCUAL-PARRA, 2003). Ennek a stratégiának a kialakítója a telelőhely használatban való eltérés lehet, mivel elképzelhető, hogy a hímek a telelő területen is erősen territoriális viselkedést mutatnak (MARRA, 2000b; CATRY, et al., 2005; NEWTON, 2008; COPPACK and PULIDO, 2009), azonban még kevésbé ismert, hogy nádiposzáta esetén is fennállhat-e ez a különbség az ivarok között.

5.2. Őszi vonulás időzítésében történt változások

Jelen dolgozat eredményei alapján a cserregő nádiposzáta fiatal korcsoportját leszámítva mindegyik faj mindegyik kor- és ivarcsoportjában egységesen későbbre tolódás figyelhető meg, a legdrasztikusabb változás a foltos nádiposzáta időzítésében volt tapasztalható. Ezen eredmények egybevágóak kutatócsoportunk korábbi eredményeivel is, miszerint a nádiposzáta fajok érkezési idejének mediánja az elmúlt 20 év során évről évre későbbre tolódott, július végétől augusztus közepére az öreg korcsoport, míg augusztus közepéről a végére a fiatal korcsoport esetén. A fiatalok vonulása mindhárom faj esetén később zajlik, mint az öregeké. A legnagyobb különbség a foltos nádiposzáta esetén figyelhető meg, átlagosan 17,3 nappal később vonulnak át a területen (NAGY, et al., 2009; KOVÁCS, et al., 2012).

A kapott eredmények azonban eltérnek a nyugat-európai populációkon végzett vizsgálatok eredményeitől, például a foltos és a cserregő nádiposzáta vonulásának eleje évről évre korábban zajlik Oxfordshire-ben egy 1971 és 2000 közötti adatsor alapján, átlagosan

11,3 a foltos és 13,4 nappal a cserregő nádiposzáta esetén. Ez a változás a minimum hőmérséklettel erős összefüggésben áll, ha egyre melegebb van, egyre korábban hagyják el a madarak a vizsgálati területet (COTTON, 2003). Egy másik kutatás eredményei szerint is korábbra tolódott a foltos és a cserregő nádiposzáta vonulási csúcsa (1985-2005 közötti adatok alapján) (PÉRON, et al., 2007) és dán vizsgálatok is korábbra tolódást találtak mind a cserregő, mind a foltos nádiposzáta esetén (TØTTRUP, et al., 2006). A megfigyelt korábbra tolódás lehetséges magyarázata az lehet, hogy a tőlünk északabbi költőterületeken a felmelegedés következtében a táplálék szezonális eloszlása megváltozott (PÉRON, et al., 2007), ezáltal a költési időszak is korábbra tolódott. Így lehetővé válhat általuk, hogy az egyedek hamarabb fel tudnak készülni a vonulás megkezdésére (COTTON, 2003). Az sem kizárt azonban, hogy az eltérő elemzési módszerek okozták az eltérő eredményeket, például az ivar és korcsoportok figyelmen kívül hagyása, vagy az, hogy nem a teljes vonulási periódust vizsgálják, nagyban torzíthatja az eredményt és nehezítheti az összevethetőséget. A fiatalok vonulása a legtöbb fajnál később kezdődik és akár tovább elhúzódik, mint az öregeké, ezért fontos elkülönítenünk őket, mikor a vonulás dinamikáját és az időzítésben történt változásokat vizsgáljuk (GYURÁ CZ and CSÖRGŐ, 1991; BERMEJO and DE LA PUENTE, 2004; MARKOVETS, et al., 2008; KISS et al., 2009; KOVÁCS et al., 2009, 2010, 2011; NAGY et al., 2009; ÁGH, 2012). Ha nem tesszük meg ezt az elkülönítést, a korcsoportok közötti finom eltérések elvesznek.

A rövidtávú adatsor alapján a cserregő nádiposzáta esetén 2013-ban átlagosan később érkeztek az öreg madarak a vizsgálati területre, mint 2012-ben. A másik két faj esetén viszont ellentétes változást figyeltünk meg, mind az öregek, mind a fiatalok 2012-ben átlagosan korábban vonultak át a területen, mint 2013-ban, az öreg korcsoport hímjei és tojóit esetén is. A különbséget feltételezhetően az évek közötti időjárásbeli különbség okozhatta, a szárazabb években ugyanis például kisebb lehet a szaporodási sikerük, ezekben az években kevesebb fiatal és átlagosan korábban vonul át az Öreg-turjánon (KOVÁCS, et al., 2012).

A lehetséges zavaró hatások közül a hívóhangot vizsgáltuk. Kizárva az így fogott egyedeket a cserregő nádiposzáta összesített mintájában eltűnt a változás trendje az időzítésben, ha csak az ismert ivarú egyedeket néztük, akkor megmaradt. Feltételezhetően azért figyeltük meg ezt a különbséget, mivel az ismert ivarú egyedek között döntő többségben voltak a helyi költő egyedek, míg a hívóhang hatására az éjszaka átvonuló, más területről érkezőket fogtuk meg nagyobb arányban. A többi faj esetén szintén későbbre tolódás volt megfigyelhető, a hívóhangos fogások kizárása esetén az eredmények nem változtak jelentősen a 24 éves adatsor alapján. A hang segítségével fogott madarak az ivararányt sem torzítják el

egyik ivar irányába sem, mindössze az énekes nádiposzáta esetén fogtak több tojót a hímekhez képest. Korábbi vizsgálatban a hívóhang használatával fogott nádiposzátáknál azt figyelték meg, hogy az eddig megfigyelt vonulási dinamikán nem változtattak ezek az adatok, viszont a kor arányon és a biometriai jellemzők eloszlásán igen. Több öreg egyed fogtak hívóhang mellett, mint fiatal és mind a három fajnál a befogott egyedeknél átlagosan nagyobb testtömeget, nagyobb zsírkategóriákat figyeltek meg. A cserregő nádiposzáta esetén pedig a hívóhanggal fogott egyedek átlagos szárnyhossza is nagyobb volt (CSÖRGŐ, et al., 2008). Így az látszódik, hogy a hívóhang csak az évenkénti fogásszámot növelheti és a biometriai jellemzők eloszlását változtathatja meg, de nem változtat számottevően a megfigyelhető vonulási dinamikán, az időzítés évenkénti változásában.

Az ivarok tartózkodási ideje sem tér el jelentősen egymástól, a visszafogási adatok alapján az átvonuló állományokban nagyjából ugyanannyi ideig tartózkodik a területen egy öreg hím, mint egy öreg tojó. Az énekes nádiposzáták gyorsan átvonulnak a területen, őket csak 1-2 napig lehet visszafogni, viszont a másik két faj jelentősebb időt tölt a területen, számukra feltételezhetően táplálkozó helynek számíthat az Öreg-turján. Egy nagyobb geográfiai skálán vizsgálták a fiatal cserregő és a foltos nádiposzáták pihenőhelyeken való tartózkodását és a tartózkodási idő összefüggését a vedléssel. Eredményeik alapján a nyugati vonulási útvonalat használó cserregő nádiposzáták átlagosan 10 napig tartózkodnak egy-egy területen, viszont az Ibériai-félszigeten, ahol már sok a vedlő egyed, azok akár 30 napig is maradhatnak (SCHAUB and JENNI, 2001). Ebben a vizsgálatban azonban, szemben a mi elemzésünkkel, nem különítették el a helyi költő és az átvonuló állományokat, így lehet, hogy a kiugróan nagy értékek a helyi költő populáció egyedeinek tartózkodási ideje. A két populáció kettéválasztása után is feltételezhetően nagy különbség lesz a vedlő és nem vedlő egyedek tartózkodási idejében, mivel a vedlés energiaigényes folyamat, tovább tart összegyűjteni a megfelelő tápanyagraktárt a továbbinduláshoz (SCHAUB and JENNI, 2000).

Másik lehetséges zavaró hatásként ezért mi megvizsgáltuk azt, hogy a helyi költőállomány kizárása módosítja-e a vonulás időzítéséről készített lineáris modellek eredményeit. Azt tapasztaltuk, hogy nincs lényeges eltérés a kétféle modell eredményei között, mindhárom faj mindegyik vizsgálati csoportjában az eddig megfigyelt későbbre tolódás megmaradt. Az eltolódás napjaiban a különbség mértéke elhanyagolható, a legnagyobb különbség a foltos nádiposzáta hímjeinek és tojóinak időzítésében volt, ha kivettük a helyi költőket 13,8 nappal, a költőállomány tagjaival együtt 14,4 nappal tolódott későbbre a vonulás. A cserregő nádiposzáta esetén, mivel a Kárpát-medencétől északabbra költő populációk tagjai kis arányban vonulnak át a vizsgálati területünkre (CSÖRGŐ and

GYURÁ CZ, 2009c), valószínűleg nincs kimutatható, számottevő különbség az átvonuló és a helyi költőállományok időzítése között. A másik két faj esetén a visszafogási adatok alapján már átvonulnak az Öreg-turjánon a tőlünk északabbra költő populációkból származó egyedek is (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009b,d), de valószínűleg nincs olyan mértékű aránybeli különbség, ami jelentős eltérést mutatna a két csoport között, illetve valószínűleg trendszerű, egységes, költőterülettől független változás állhat fenn az időzítésben.

5.3. Biometria különbségek és biometria jellegek szerinti időzítés

A madárvonulás során nem pusztán csak az ivar- és korcsoport szerinti időzítés lehet érdekes kérdés, hanem az egyes biometria jellegek alakulása a vonulás során egy-egy vizsgálati területen szintén sok mindent elárulhat az átvonuló fajok stratégiájáról, a vonulási mintázatokról.

A jelen vizsgálat eredményei alapján a hímek mindhárom faj esetén átlagosan hosszabb szárnyúak, mint a tojók. A tojók átlagosan kisebb testtömegűek, mint a hímek, de csak a foltos nádiposzáta volt a különbség szignifikáns.

A vizsgálat két éve alatt a cserregő nádiposzáta öreg korcsoportjában nem figyelhető meg szignifikáns összefüggés az időzítés és a szárnyhossz között, míg a fiataloknál az átlagosan rövidebb szárnyúak érkeznek korábban. Az énekes és a foltos nádiposzáta mindkét korcsoportja esetén egységes mintázat figyelhető meg, az ő esetükben is az átlagosan hosszabb szárnyúak érkeznek később a vizsgálati területre. Ezek az eredmények, a cserregő nádiposzáta kivételével, megegyeznek egy korábbi hosszabbtávú adatsor eredményeivel. Ezen elemzés eredményei alapján a cserregő nádiposzáta mindkét korcsoportjában az átlagosan hosszabb szárnyúak jöttek korábban ősszel a vizsgálati területre (PÁSZTORY-KOVÁCS, 2013). Feltételezhetjük, hogy egységes trend jellemzheti a szárnyhossz szerinti időzítést, amit nem, vagy csak kis mértékben befolyásolhatnak az évek közötti időjárásbeli vagy egyéb különbségek. A cserregő nádiposzáta esetén eddigi kutatásainkban azt feltételeztük, hogy a hosszabb, nyugati útvonalat használó egyedek vonulnak el korábban a vizsgálati területről és ez a magyarázata a megfigyelt mintázatnak (MIHOLCSA, et al., 2009; KOVÁCS, et al. 2012; PÁSZTORY-KOVÁCS, 2013). Jelen dolgozat eredményei alapján azonban az lehet a magyarázat, hogy a tojók vonulnak át később a területen, ezért lett az átlagos szárnyhossz a vonulás végére kisebb. Az énekes és a foltos nádiposzáta esetén, ahol szintén a tojók vannak túlsúlyban a vonulás vége felé, valószínűleg nem az ivari, hanem a populációs különbségek magyarázhatják a kapott mintázatot. A foltos nádiposzáta esetén végeztek hasonló

vizsgálatokat a sumonyi (Dél-Magyarország) gyűrűző állomáson, ahol azt az eredményt kapták, hogy a vonulás vége felé (augusztus második fele - szeptember eleje) átlagosan hosszabb szárnyú egyedek tartózkodtak a területen (GYURÁ CZ and BANK, 1995). Ez a mintázat a visszafogási adatok alapján is igazolható, ebben az időszakban a megfogott külföldi gyűrűs egyedek a Balti-tengerhez közeli költőterületekről, vagy éppen Skandináviából indultak. Az elhanyagolhatóan kevés visszafogás a Kárpát-medencétől délre pedig azzal magyarázható, hogy innen már a foltos nádiposzáta folyamatos repüléssel érik el telelőterületeik északi határát (CSÖRGŐ and GYURÁ CZ, 2009b).

A testtömeg tekintetében a vizsgálataink alapján nincs számottevő ivari különbség egyik faj esetén sem, mindössze a foltos nádiposzáta hímek voltak szignifikánsan nehezebbek a tojóknál. Ellentétes mintázatot kaptunk a szárnyhossz szerinti időzítéssel, a cserregő nádiposzáta esetén mindkét korcsoportban a nagyobb testtömegűek érkeztek korábban, a vonulás közepétől kezdve (augusztus eleje) fokozatosan csökkent az átlagos testtömeg. Feltételezhetően a vonulás vége felé már rosszabb kondícióban érkeztek a madarak a területre és mivel a vonulás során több pihenőhelyen állnak meg, így nem halmoznak fel nagymértékben zsírt. Az énekes és foltos nádiposzáta esetén a testtömeg szerinti időzítés egybeesik a szárnyhossz szerintivel. Az átlagosan nagyobb testtömegűek érkeznek később a területre, kivéve a foltos nádiposzáta öreg egyedeit, ahol csökken az átlagos testtömeg a vonulás végére. Az énekes nádiposzáta fogás-visszafogásai alapján rövid ideig tartózkodik a területen, ezért lehetséges, hogy nem kifejezetten ezen a területen töltik fel a zsírraktáraikat, vagy ha igen, akkor nagyon gyorsan fejezik be.

6. Összefoglalás

A madárgyűrűzési adatsorok alkalmasak lehetnek az egyes fajok vonulásának időzítésében és a fenológiájában történt változások kimutatására. A korrekt eredményekhez az elemzések során figyelembe kell vennünk a rétegzettséget okozó tényezőket is, különös tekintettel az ivarokat és a korcsoportokat az eltérő vonulási viselkedés miatt. Ezenkívül még érdemes megvizsgálni a hívóhang lehetséges zavaró hatását, illetve a költő- és átvonuló állomány közti eltéréseket. A biometriai jellegek szerinti időzítés vizsgálata pedig képet adhat egy-egy faj vonulási mintázatáról is.

Az Ócsai Madárvárta Egyesület 30 éve végez monitoring tevékenységet az Ócsai Öreg-turján területen, évről évre állandó hálóállásokkal és meghatározott munkarendben. Kutatásunkhoz az 1989 és 2013 között gyűrűzött 20508 darab cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*), 8806 darab énekes nádiposzáta (*A. palustris*) és 20407 darab foltos nádiposzáta (*A. schoenobanus*) adatát használtuk fel. Ezeknél a fajoknál az ivarok a tollazat alapján nem különböztethetőek meg egymástól a tojók és a hímek, ezért az ivari különbségek vizsgálatához a 2012-es és 2013-as években az őszi vonulás során vett vértmintákból, molekuláris módszerekkel állapítottuk meg az ivart. A korcsoportok úgy kerültek kijelölésre, hogy a fogás évében kelt egyedek a fiatal, míg az ennél idősebbek az öreg korcsoportba kerültek.

Az időzítésben történt változások vizsgálatához kétféle adatsort használtunk, a teljes adatsort és a 2012-ben és 2013-ban fogott egyedek adatait. A teljes adatsor esetén a fészkelési időszakban, vagy esetleg korábban tavasszal megfogott és terepen ivarhatározott egyedek ivarát kikeresve és visszaírva lehetőségünk adódott az ivarok között lévő különbségek vizsgálatára. A biometriai szerinti időzítés vizsgálatához a mintavételezés 2 évében fogott egyedek adatait használtuk fel. A visszaírt adatokat augusztus 19-ig használtuk fel az énekes nádiposzáta és augusztus 29-ig a másik két faj esetén.

Eredményeink alapján az énekes nádiposzáta és a foltos nádiposzáta esetén a vonulás vége felé nagyobb arányban vannak jelen tojók a területen. Lineáris regresszióval vizsgálva - a cserregő nádiposzáta fiataljait leszámítva - mindegyik faj esetén későbbre tolódott a vonulás időzítése, és kiderült, hogy a tojók átlagosan később vonulnak át a területen, mint a hímek. A 2013-as évben azonban az egyedek korábban vonultak át a területen, mint 2012-ben. A hosszú adatsort nézve, ha kizártuk a hívóhanggal fogott egyedeket, akkor a cserregő nádiposzátnál eltűnik a változás az időzítésben, a többi csoport esetén maradt az eddig

megfigyelt változás. A helyi költőállomány kizárásakor – azaz csak az átvonulókat vizsgálva – kapott eredmények nagyobb mértékű későbbre tolódást mutatnak, mint a teljes adatsor alapján. A hívóhang segítségével fogott egyedek ivararánya egyik faj esetén sem mutat torzítást a hímek irányába, a visszafogási adatok alapján pedig nem tapasztalható különbség a területen való tartózkodásban sem az ivarok között.

A cserregő nádiposzáta fiatal korcsoportjában és a másik két faj mindkét korcsoportjában az átlagosan rövidebb szárnyúak érkeznek korábban a vizsgálati területre. A testtömeg szerinti időzítést nézve a cserregő nádiposzátaik közül az átlagosan nagyobb testtömegűek érkeznek korábban, míg a másik két fajnál az átlagosan kisebb testtömegűek. A hímek szárnya mindegyik faj esetén hosszabb, mint a tojóké, a testtömegükben azonban nincs jelentős különbség.

Az őszi vonulás során mindhárom fajnál protandria figyelhető meg, vagyis a hímek korábban vonulnak a tojóknál és a mintázat kimutathatóságát feltételezhetően nem befolyásolja, hogy a költőfolt hosszabb ideig detektálható, mint a kloákadudor. A biometria szerinti időzítés eredményeinek új értelmezést adott az ivarok közti különbség ismerete. Új eredményeink alapján az eddig megfigyelt mintázatok hátterében sokkal inkább az eltérő költőterületről származó állományok szárnyhossz átlagában és eloszlása lévő különbség állhat. Az elemzéseknél az időtáv és a lehetséges zavaró csoportok tényezők figyelembe vétele kiemelkedően fontos, mert a megfigyelt változások és mintázatok nagyban függhetnek az évek közötti fluktuációktól vagy éppen a költő populáció felülreprezentáltságától. Ezen tényezők figyelembe vételével érdemes a madárgyűrűzési adatokra alapozott vizsgálatokat megtervezni.

7. Summary: Age and sex related autumn migration phenology of the Reed, Marsh and Sedge Warbler

Using long-term bird ringing data base it is possible to study the changes in the migration phenology and compare differences among the migratory species. The results could depend on the different migratory behaviour of sex and age groups also, to get correct conclusions we need to separate this groups during the analysis. Furthermore it is important to study the effect of the call sound and to take into account the differences between the breeding and migratory populations. Studying the biometrical traits dependent timing help us to study the migration patterns of the species.

We have used the long-term ringing dataset of the Ócsa Bird Ringing Society to compare the migration phenology and the sex and age related differences in the migration of the Reed Warbler - *Acrocephalus scirpaceus*, Marsh Warbler - *A. palustris*, Sedge Warbler – *A. schoenobaenus*. In 2012 and 2013 we took a small amount of blood from the brachial vein for molecular sexing. During this work we used the ringing data of 20.508 Reed, 8806 Marsh and 20.407 Sedge Warbler individuals between 1989 and 2013. In the complex dataset we handled the age groups and the sex groups also, based on the sex determination data of the breeding season and compared to the results based on molecular sexing. We analysed the long term dataset for trends and the 2012-2013 data to compare the two years.

According to our study in the case of Marsh and Sedge Warbler at the end of the migration there were more females in the region. Based on linear regression – except of the juvenil Reed Warbler – the timing of the passage delayed and the females arrived significantly later than the males. In 2013 the Warblers crossed the studied area earlier than in 2012. When we discarded the data with call sound, the detected changes were the same, except in the case of the Reed Warbler where it disappered. The call sound did not cause change on the sex ratio of the caught individuals. The recapture time was similar in the case of the sexes. Without the local breeding population the changes were similar.

In case of the studied species on average shorter winged individuals arrive earlier in autumn and except of the Reed Warbler on average heavier individuals arrived later. The males had longer wings on average than females.

During the autumn migration we could observe protandry in case of all studied species. To know the sex related differences in migration on our study site, the explanation of

the patterns in our results will be rather differences between the different breeding population, than the differences in the timing of the sexes.

Köszönetnyilvánítás

Jelen dolgozat létrejöttéhez nagyon sok ember áldozatos munkájával és türelmével járult hozzá. Szeretnék ezért köszönetet mondani elsőként Témavezetőimnek, akik szakmai és szakmán túli segítséggel is előremozdították ezt a kutatás. Külön szeretném megköszönni Pásztor-Kovács Szilviának, hogy a kutatás megtervezésétől kezdve, a mintagyűjtésen át egészen a dolgozat megírásáig mellettem volt. Köszönet illeti az Ócsai Madárvárta Egyesület minden önkéntesének egész éves áldozatos munkáját, külön kiemelve Prohászka Violát és Privigyei Csabát, akik a 2012-s mintavételezésben voltak nagy segítségünkre. Köszönöm a Konzerváció-genetikai Munkacsoport tagjainak, Vili Nórának, Nemesházi Edinának, Szabó Krisztiánnak és Gyarmati Ádámnak, hogy megtanítottak a labormódszerek alapjaira és mindig segítségemre voltak a hosszú laboros napokon. A Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék minden oktatójának és Szabó Gabriellának is szeretnék köszönetet mondani, hogy segítették szakdolgozatom létrejöttét. Végül, de nem utolsó sorban végtelenül hálás vagyok a családomnak, a barátaimnak és a csoporttársaimnak, amiért mindvégig mellettem álltak az egyetemi évek alatt.

A kutatás finanszírozását az NKB és az OTKA 108571. pályázatok tették lehetővé.

8. Függelék

Összefoglaló táblázat az időzítésben történt változásokról

Faj/korcsoport	Ivar	Hosszú adatsor (nap; p-érték)		Rövid adatsor (nap; p-érték)		Hívóhang (nap; p-érték)		Átvonulók (nap; p-érték)	
Cserregő np.									
Öreg	Σ	2,3	0,006	3,3	< 0,001	-0,88	0,272	2,4	0,003
	Hím+Tojó	7	< 0,001	3,7	< 0,001	6,26	< 0,001	7,2	< 0,001
Fiatal	Σ	-0,17	0,778	0,2	0,899	-0,05	0,380	0,55	0,356
	Hím+Tojó			-4,26	0,515				
Énekes np.									
Öreg	Σ	3,3	< 0,001	-3,8	0,003	3,2	< 0,001	3,2	< 0,001
	Hím+Tojó	8,4	< 0,001	-4,2	0,028	9,4	< 0,001	8,1	< 0,001
Fiatal	Σ	4,8	< 0,001	-12	< 0,001	4,6	< 0,001	5	< 0,001
	Hím+Tojó			-7,2	0,252				
Foltos np.									
Öreg	Σ	7	< 0,001	-7,8	< 0,001	7,8	< 0,001	6,5	< 0,001
	Hím+Tojó	14,4	< 0,001	-11	< 0,001	17	< 0,001	13,8	< 0,001
Fiatal	Σ	11	< 0,001	7	< 0,001	11	< 0,001	10,8	< 0,001
	Hím+Tojó			-2,7	0,723				

A táblázatban szereplő értékek a vonulás időzítésének eltolódása napokban. A „ Σ ” csoport az összevont mintát jelöli, míg a „Hím+Tojó” csak az ismert ivarú egyedeket. Az első oszlopban a 24 éves, míg a második a 2 éves adatsor alapján kiszámított értékek szerepelnek. A „Hívóhang” oszlopban a hívóhang segítségével fogott egyedek kizárásakor kapott eredmények, az „Átvonulók” oszlopban a helyi költők kizárása után kapott eredmények szerepelnek a hosszútávú adatsor alapján.

9. Irodalomjegyzék

ÁGH, N.: 2012. Két légykapó faj vonulási mintázatában történt változások vizsgálata madárgyűrűzési adatsorok elemzésével. BSc. Szakdolgozat, Budapest: Szent István Egyetem

AHOLA, M., LAAKSONEN, T., SIPPOLA, K., EEVA, T., RAINIO, K., LEHIKOINEN, E.: 2004. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology*, 10(9), pp.1610–1617.

ALERSTAM, T.: 1993. Bird Migration. Cambridge: Cambridge University Press

ÁLVAREZ, D., PAJUELO, M. A. F.: 2004. Differential migration in a wintering population of Common guillemots *Uria aalge* affected by the Prestige oil spill. *Ardeola*, 51(2), pp.451–454.

ANDREWS, D. G., HOLTON, J. R., LEOVY, C. B.: 2003. Inter Tropical Convergence Zones. *Atmospheric Sciences*, 56, pp.374–399.

ARIZAGA, J., CUADRADO, J. F., ROMERO, L.: 2009. Seasonal individual and population-associated patterns of migration of Goldfinches *Carduelis carduelis* through the western edge of Pyrenees. *Ardeola*, 56(1), pp.57–69.

ARMENTA, J. K., DUNN, P. O., WHITTINGHAM, L. A.: 2008. Quantifying avian sexual dichromatism: a comparison of methods. *Journal of Experimental Biology*, 211(15), pp.2423–2430.

ASKEYEV, O. V., SPARKS, T. H., ASKEYEV, I. V., TRYJANOWSKI, P.: 2007. Is earlier spring migration of Tatarstan warblers expected under climate warming? *International Journal of Biometeorology*, 51(6), pp.459–463.

BÄCHLER, E., HAHN, S., SCHAUB, M., ARLETTAZ, R., JENNI, L., FOX, J. W., AFANASYEV, V., LIECHTI, F.: 2010. Year-round tracking of small Trans-Saharan migrants using light-level geolocators. *PLoS ONE*, 5(3), pp. 95–66.

BAI, M. L., SCHMIDT, D.: 2011. Differential migration by age and sex in central European Ospreys *Pandion haliaetus*. *Journal of Ornithology*, 153(1), pp.75–84.

BAILLIE, S. R., PEACH, W. J.: 1992. Population limitation in Palaearctic-African migrant passerines. *Ibis*, 134, pp.120–132.

BAIRLEIN, F.: 1985. Efficiency of food utilisation during fat deposition in the long-distance migratory Garden warbler, *Sylvia borin*. *Oecologia*, 68, pp.118–125.

BAIRLEIN, F., NORRIS, D. R., NAGEL, R., BULTE, M., VOIGT, C. C., FOX, J. W., HUSSELL, D. J. T., SCHMALJOHANN, H.: 2012. Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biology Letters*, 8(4), pp.505–507.

BAYLY, N. J., ATKINSON, P. W., RUMSEY, S. J. R.: 2012. Fuelling for the Sahara crossing: variation in site use and the onset and rate of spring mass gain by 38 Palearctic migrants in the western Sahel. *Journal of Ornithology*, 153(3), pp.931–945.

BÉDARD, J., LAPOINTE, G.: 1984. Banding returns, arrival times, and site fidelity in the Savannah Sparrow. *The Wilson Bulletin*, 96(2), pp.196–205.

BELL, C. P.: 1997. Leap-frog migration in the Fox sparrow: Minimizing the cost of spring migration. *The Condor*, 99, pp.470–477.

VAN BELLE, J., SHAMOON-BARANES, J., VAN LOON, E., BOUTEN, W.: 2007. An operational model predicting autumn bird migration intensities for flight safety. *Journal of Applied Ecology*, 44(4), pp.864–874.

BERMEJO, A., DE LA PUENTE, J.: 2004. Wintering and migration of Bluethroat *Luscinia svecica* in Central Spain. *Ardeola*, 51(2), pp.285–296.

BERTHOLD, P.: 1993. Bird Migration - A General Survey. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press

BERTHOLD, P., KAISER, A., QUERNER, U., SCHLENKER, R.: 1993. Analysis of trapping figure at Mettnau Station (S-Germany), with respect to the population development in small birds - A 20 years summary 34 report of the MRI-program. *Journal für Ornithologie*, 134(3), pp.283–299.

BIEBACH, H., 1990. Strategies of trans-desert migrants. In Gwinner, E. (ed.): *Bird Migration - Physiology and ecophysiology*. Berlin: Springer-Verlag

BØNLØKKE, J. J., THORUP, K., PEDERSEN, K. T., BJERUM, M., RAHBEK, C.: 2006. Dansk trækfugleatlas - The Danish bird migration atlas, Humlebæk; Københavns: Rhodos; Zoologisk Museum., pp. 686–689.

BOTH, C., VISSER, M. E.: 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411, pp.296–298.

BOTH, C., ARTEMYEV, A. V., BLAAUW, B., COWIE, R. J., DEKHUIJZEN, A. J., EEVA, T., ENEMAR, A., GUSTAFSSON, L., IVANKINA, E. V., JÄRVINEN, A., METCALFE, N. B., NYHOLM, N. E. I., POTTI, J., RAVUSSIN, P. A., SANZ, J. J., SILVERIN, B., SLATER, F. M., SOKOLOV, L. V., TÖRÖK, J., WINKEL, W., WRIGHT, J., ZANG, H., VISSER, M. E.: 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 271(1549), pp.1657–1662.

BOTH, C., BIJLSMA, G. R., VISSER, M. E.: 2005. Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, 36(5), pp.368–373.

BOTH, C., BOUWHUIS, S., LESSELLS, C. M., VISSER, M. E.: 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441(7089), pp.81–83.

BOTH, C.: 2010. Flexibility of timing of avian migration to climate change masked by environmental constraints en route. *Current Biology*, 20(3), pp.243–248.

BOWLIN, M. S.: 2007. Sex, wingtip shape, and wing-loading predict arrival date at a stopover site in the Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*). *The Auk*, 124(4), pp.1388–1396.

CALMAESTRA, R. G., MORENO, E.: 2000. Ecomorphological patterns related to migration: a comparative osteological study with passerines. *Journal of Zoology*, 252, pp.495–501.

CATRY, P., CAMPOS, A., ALMADA, V., CRESSWELL, W.: 2004. Winter segregation of migrant European robins *Erithacus rubecula* in relation to sex, age and size. *Journal of Avian Biology*, 35, pp.204–209.

CATRY, P., LECOQ, M., ARAÚJO, A., CONWAY, G., FELGUEIRAS, M., KING, J. M. B., RUMSEY, S., SALIMA, H., TENREIRO, P.: 2005. Differential migration of Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *P. ibericus* in Europe and Africa. *Journal of Avian Biology*, 36, pp.184–190.

CERIT, H., AVANUS, K.: 2007. Sex identification in avian species using DNA typing methods. *World's Poultry Science Journal*, 63, pp.91–99.

CHERNESTOV, N.: 1996. Preliminary hypotheses on migration of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobanus*) in the Eastern Baltic. *Die Vogelwarte*, 38, pp.201–210.

COPPACK, T., BOTH, C.: 2002. Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change. *Ardea*, 90(3), pp.369–378.

COPPACK, T., TØTTRUP, A. P., SPOTTISWOODE, C.: 2006. Degree of protandry reflects level of extrapair paternity in migratory songbirds. *Journal of Ornithology*, 147(2), pp.260–265.

COPPACK, T., TINDEMANS, I., CZISCH, M., VAN DER LINDEN, A., BERTHOLD, P., PULIDO, F.: 2008. Can long-distance migratory birds adjust to the advancement of spring by shortening migration distance? The response of the pied flycatcher to latitudinal photoperiodic variation. *Global Change Biology*, pp.2516–2522.

COPPACK, T., PULIDO, F.: 2009. Proximate control and adaptive potential of protandrous migration in birds. *Integrative and Comparative Biology*, 49(5), pp.493–506.

COTTON, P. A.: 2003. Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 100(21), pp.12219–12222.

CRAMP, S.: 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Vol. 8., Oxford: Oxford University Press

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

CSÖRGŐ, T., LÖVEI, G.: 1986. Egy fészkelő csilpcsalpfüzike (*Phylloscopus collybita*) populáció szárnyalakjának jellemzése. In: Molnár, Gy. (ed.): Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület II. Tudományos Ulése, Szeged. pp.155–158.

CSÖRGŐ, T., HALMOS, G.: 2002. Átkelés a Mediterráneumon - Pihenőhelyek szerepe a madárvonulásban. *Állattani Közlemények*, 87, pp.165–177.

CSÖRGŐ, T., HALMOS, G., LÓRÁNT, M.: 2008. Mi a különbség a standard módszerekkel és a mesterséges hívóhang használatával fogott nádiposzták között? *Ornis Hungarica*, 15-16, pp.77.

CSÖRGŐ, T., GYURÁ CZ, J.: 2009a. Kerti Geze. In: Csörgő, T., Karcza, Zs., Halmos, G., Magyar, G., Gyurá cz, J., Szé p, T., Bankovics, A., Schmidt, A., Schmidt, E.. *Magyar Madárvonulási Atlasz*. Budapest: Kossuth Kiadó, pp. 502–503.

CSÖRGŐ, T., GYURÁ CZ, J.: 2009b. Foltos nádiposztá ta. In: Csörgő, T., Karcza, Zs., Halmos, G., Magyar, G., Gyurá cz, J., Szé p, T., Bankovics, A., Schmidt, A., Schmidt, E. *Magyar Madárvonulási Atlasz*. Budapest: Kossuth Kiadó, pp. 483–488.

CSÖRGŐ, T., GYURÁ CZ, J.: 2009c. Cserregő nádiposztá ta. In: Csörgő, T., Karcza, Zs., Halmos, G., Magyar, G., Gyurá cz, J., Szé p, T., Bankovics, A., Schmidt, A., Schmidt, E.. *Magyar Madárvonulási Atlasz*. Budapest: Kossuth Kiadó, pp. 489–493.

CSÖRGŐ, T., GYURÁ CZ, J.: 2009d. Énekes nádiposzáta. In: Csörgő, T., Karcza, Zs., Halmos, G., Magyar, G., Gyurá cz, J., Szép, T., Bankovics, A., Schmidt, A., Schmidt, E.. *Magyar Madárvonulási Atlasz*. Budapest: Kossuth Kiadó, pp. 494–496.

CSÖRGŐ, T., HARNOS, A.: 2011. A csilpcsalpfüzike (*Phylloscopus collybita*) vonulásának változása 23 év alatt. *Ornis Hungarica*, 19, pp.53–63.

CSÖRGŐ, T., KARCZA, ZS., HALMOS, G., MAGYAR, G., GYURÁ CZ, J., SZÉ P, T., BANKOVICS, A., SCHMIDT, A., SCHMIDT, E.: 2009. Magyar Madárvonulási Atlasz. Budapest: Kossuth Kiadó. pp.16–28.

CSÖRGŐ, T., MIKLAY, GY., HALMOS, G.: 2000. A Fekete-tenger partvidékének szerepe a nádiposzáták (*Acrocephalus sp.*) őszi vonulásában. *Ornis Hungarica*, 10, pp.141–147.

CUADRADO, M.: 1997. Why are migrant Robins (*Erithacus rubecula*) territorial in winter?: the importance of the anti-predatory behaviour. *Ethology Ecology & Evolution*, 9(1), pp.77–88.

DIERSCHKE, V., MENDEL, B., SCHMALJOHANN, H.: 2004. Differential timing of spring migration in northern Wheatears *Oenanthe oenanthe*: hurried males or weak females? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(5), pp.470–480.

DONOHUE, K. C., DUFTY, A. M.: 2006. Sex determination of Red-tailed hawks (*Buteo jamaicensis calurus*) using DNA analysis and morphometrics. *Journal of Field Ornithology*, 77(1), pp.74–79.

DOWSETT-LEMAIR, F., DOWSETT, R. J.: 1987. European Reed and Marsh warblers in Africa: migration patterns, moult and habitat. *Ostrich*, 58, pp.65–85.

DUNN, P. O., WHITTINGHAM, L. A., PITCHER, T. E.: 2001. Mating systems, sperm competition and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, 55(1), pp.161–175.

- EDWARDS, D. B., FORBES, M. R.: 2007. Absence of protandry in the spring migration of a population of Song sparrows *Melospiza melodia*: Absence of protandry in Song sparrows. *Ibis*, 149(4), pp.715–720.
- ELLEGREN, H.: 1993. Speed of migration and migratory flight length of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden. *Ornis Scandinavica*, 24(3), pp.220–228.
- FIGUEROLA, J., BERTOLERO, A.: 1996. Differential autumn migration of Curlew sandpiper (*Calidris ferruginea*) through the Ebro delta, northeast Spain. *Ardeola*, 43(2), pp.169–175.
- FLETCHER, K. L., HAMER, K. C.: 2003. Sexing terns using biometrics: the advantage of within-pair comparisons: Within-pair comparisons substantially improve the accuracy of sexing from biometrics for two congeneric species of seabird with monomorphic plumage and soft-tissue colouration. *Bird Study*, 50(1), pp.78–83.
- FORMELLA, M., BUSSE, P.: 2002. Directional preferences of the Reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and the Sedge warbler (*A. schoenobaenus*) on autumn migration at Lake Druzno (North Poland). *Ring*, 24(2). pp. 15–29.
- FOX, J., Weisberg, S.: 2011. An R companion to applied regression. 2nd ed., Thousand Oaks, Calif: SAGE Publications
- FRIDOLFSSON, A. K., ELLEGREN, H.: 1999. A simple and universal methods for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology*, 30(1), pp.116–121.
- GEMMELL, N. J., AKIYAMA, S.: 1996. An efficient method for the extraction of DNA from vertebrate tissues. *Trends in Genetics*, 12, pp.338–339.
- GORDO, O.: 2007. Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research*, 35, pp.37–58.
- GRIFFITHS, R., DOUBLE, M. C., ORR, K., DAWSON, R. J. G.: 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology*, 7, pp.1071–1075.

GRINKEVICH, V., CHERNETSOV, N., MUKHIN, A.: 2009. Juvenil Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* see the world but settle close to home. *Avian Ecology and Behaviour*, 16, pp.3–10.

GYIMÓTHY, ZS., GYURÁCZ, J., BANK, L., BÁNHIDI, P., FARKAS, R., NÉMETH, Á., CSÖRGŐ, T.: 2011. Wing-length, body mass and fat reserves of Robins (*Erithacus rubecula*) during autumn migration. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 57(2), pp.203–218.

GYURÁCZ, J., CSÖRGŐ, T.: 1991. Az öreg és fiatal madarak őszi vonulása közti különbségek három nádiposzáta (*Acrocephalus spp.*) fajnál. MME III. Tudományos Ülése, Szombathely, pp.164–171.

GYURÁCZ, J., CSÖRGŐ, T.: 1994. Autumn migration dynamics of the Sedge warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Hungary. *Ornis Hungarica*, 4, pp.31–37.

GYURÁCZ, J., BANK, L.: 1995. Study of autumn migration and wing shape of Sedge warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) in Southern Hungary. *Ornis Hungarica*, 5(1), pp.23–32.

HAGEMEIJER, W. J. M., BLAIR, M. J.: 1997. The EBCC Atlas of European breeding birds: their distribution and abundance, London: T & AD Poyser

HALLGRIMSSON, G. T., GUNNARSSON, H., TORFASON, O., BUIJS, R. J., CAMPHUYSEN, K. C.: 2012. Migration pattern of Icelandic Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus graellsii*: indications of a leap-frog system. *Journal of Ornithology*, 153(3), pp.603–609.

HALMOS, G., 2009. A hosszútávú vonuló énekesmadár fajok állományváltozásának és populációdinamikájának vizsgálata. Doktori értekezés. Budapest: Eötvös Loránd Tudomány Egyetem - Természettudományi Kar

HANSSON, M. C., BENSCH, S., BRÄNNSTRÖM, O.: 2000. Range expansion and the possibility of an emerging contact zone between two subspecies of Chiffchaff *Phylloscopus collybita ssp.* *Journal of Avian Biology*, 31(4), pp.548–558.

HARNOS, A., CSÖRGŐ, T.: 2011. Ivarmeghatározás biometriai adatok alapján - esettanulmány a csilpcsalpfüzikére. *Ornis Hungarica*, 19, pp.40–52.

HEDENSTRÖM, A., PETTERSSON, J.: 1986. Differences in fat deposits and wing pointedness between male and female willow warblers caught on spring migration at Ottenby, SE Sweden. *Ornis Scandinavica*, 17, pp.182–185.

HJERNQUIST, M. B., VEEN, T., FONT, L., KLAASSEN, M.: 2009. High individual repeatability and population differentiation in stable isotope ratios in winter-grown Collared flycatcher *Ficedula albicollis* feathers. *Journal of Avian Biology*, 40(2), pp.102–107.

LE HOURÉOU, H. N.: 1996. Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environment*, 34, pp.133–185.

HUBÁLEK, Z.: 2003. Spring migration of birds in relation to North Atlantic Oscillation. *Folia Zoologica*, 52(3), pp.287–298.

HÜPPOP, O., HÜPPOP, K. H.: 2003. North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 270(1512), pp.233–240.

HÜPPOP, K. H., WINKEL, W.: 2006. Climate change and timing of spring migration in the long-distance migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe: the role of spatially different temperature changes along migration routes. *Journal of Ornithology*, 147(2), pp.344–353.

HUNTLEY, B., GREEN, R. E., COLLINGHAM, Y. C., WILLIS, S. G.: 2007. A climatic atlas of European breeding birds, Lynx: Barcelona

HUYVAERT, K. P., ANDERSON, D. J., PARKER, P. G.: 2006. Mate opportunity hypothesis and extrapair paternity in Waved albatrosses (*Phoebastria irrorata*). *The Auk*, 123(2), pp.524–536.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE: 2007. Climate change 2007: the physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change S. Solomon, ed., Cambridge ; New York: Cambridge University Press

JAKUBAS, D., WOJCZULANIS-JAKUBAS, K.: 2010. Sex- and age-related differences in the timing and body condition of migrating Reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge warblers *Acrocephalus schoenobaenus*. *Naturwissenschaften*, 97(5), pp.505–511.

JENNI, L., KERY, M.: 2003. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 270(1523), pp.1467–1471.

JONZÉN, N.: 2006. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science*, 312(5782), pp.1959–1961.

KENNERLEY, P., PEARSON, D.: 2010. Reed and bush warblers, London: C. Helm

KETTERSON, E. D., NOLAN, V. J.: 1983. The evolution of differential migration. *Current Ornithology*, 1, pp.357–402.

KISS, A., CSÖRGŐ, T., HARNOS, A., KOVÁCS, SZ., NAGY, K.: 2009. A sisegő füzike (*Phylloscopus sibilatrix*) vonulásának változása a klímaváltozás szempontjából. *Klíma 21 Füzetek*, 56, pp.91–99.

KLAASSEN, M., BAUER, S., MADSEN, J., TOMBRE, I.: 2005. Modelling behavioural and fitness consequences of disturbance for Geese along their spring flyway. *Journal of Applied Ecology*, 43(1), pp.92–100.

KOKKO, H., GUNNARSSON, T. G., MORRELL, L. J., GILL, J. A.: 2006. Why do female migratory birds arrive later than males? *Journal of Animal Ecology*, 75(6), pp.1293–1303.

KOVÁCS, SZ., CSÖRGŐ, T., HARNOS, A., NAGY, K., REICZIGEL, J.: 2009. A kerti poszáta (*Sylvia borin*) vonulási fenológiájának változása Ócsán 1984-2007 között. *Természetvédelmi Közlemények*, 15, pp.422–433.

KOVÁCS, SZ., CSÖRGŐ, T., HARNOS, A., FEHÉRVÁRI, P., NAGY, K.: 2010. Change in migration phenology and biometrics of two conspecific *Sylvia* species in Hungary. *Journal of Ornithology*, 152(2), pp.365–373.

KOVÁCS, SZ., CSÖRGŐ, T., HARNOS, A., REICZIGEL, J., NAGY, K., 2011. 12 énekesmadárfaj vonulás fenológiájának és biometriai tulajdonságainak változása. Akadémiai Beszámoló. Budapest

KOVÁCS, SZ., HARNOS, A., FEHÉRVÁRI, P., CSÖRGŐ, T.: 2012. Impacts of weather parameters on migrating population of Reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) in autumn. International Eurasian Ornithology Congress. Baja

KOVÁCS, SZ., FEHÉRVÁRI, P., NAGY, K., HARNOS, A., CSÖRGŐ, T.: 2012. Changes in migration phenology and biometrical traits of Reed, Marsh and Sedge warblers. *Central European Journal of Biology*, 7(1), pp.115–125.

KOZŁOWSKA, A., STĘPNIEWSKA, K., STĘPNIEWSKI, K., BUSSE, P.: 2009. Dynamics of Autumn Migration of the *Acrocephalus* Warblers Through the Polish Baltic Coast. *Ring*, 31(2). pp.15–43.

LEHIKONEN, A., JAATINEN, K.: 2012. Delayed autumn migration in northern European Waterfowl. *Journal of Ornithology*, 153(2), pp.563–570.

LEHIKONEN, E., SPARKS, T. H., ZALAKEVICIUS, M.: 2004. Arrival and departure dates. *Birds and Climate Change*, 35, pp.1–31.

- LEIMARE, F.: 1997. Mixed song, interspecific competition and hybridization in the Reed and Marsh warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*). *Behaviour*, 63, pp.215–240.
- LOCKWOOD, R., SWADDLE, J. P., RAYNER, J. M. V.: 1998. Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology*, 29(3), pp.273.
- LÖVEI, G., CSÖRGÖ, T., MIKLAY, GY.: 2001. Capture efficiency of small birds by mist nets. *Ornis Hungarica*, 11, pp.19–25.
- MACMYNOWSKI, D. P., ROOT, T. L.: 2007. Climate and the complexity of migratory phenology: sexes, migratory distance, and arrival distributions. *International Journal of Biometeorology*, 51(5), pp.361–373.
- MAIN, I. G.: 2000. The partial migration of Fennoscandian Greenfinches *Carduelis chloris*. *Ringing and Migration*, 20, pp.167–180.
- MARKOVETS, M. L., ZDUNIAK, P., YOSEF, R.: 2008. Differential sex- and age-related migration of Bluethroats *Luscinia svecica* at Eilat, Israel. *Naturwissenschaften*, 95, pp.655–661.
- MARRA, P. P., HOBSON, K. A., HOLMES, R. T.: 1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, 282(5395), pp.1884–1886.
- MARRA, P. P.: 2000a. The role of behavioral dominance in structuring patterns of habitat occupancy in a migrant bird during the nonbreeding season. *Behavioral Ecology*, 11(3), pp.299–308.
- MARRA, P. P.: 2000b. Sex, wingtip shape, and wing-loading predict arrival date at a stopover site in the Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*). *Behavioral Ecology*, 11(3), pp.299–308.

MARRA, P. P., HOMES, R. T.: 2001. Consequences of dominance-mediated habitat segregation in American Redstarts during the nonbreeding season. *The Auk*, 118(1), pp.92–104.

MIHOLCSA, T.: 2007. Az éghajlatváltozás hatása hosszútávú vonuló énekesmadarak őszi vonulására. Szakdolgozat, Budapest: Eötvös Loránd Tudomány Egyetem

MIHOLCSA, T., TÓTH, A., CSÖRGŐ, T.: 2009. Change of timing of autumn migration in *Acrocephalus* and *Locustella* genus. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 55(2), pp.175–185.

MILLS, A. M.: 2005. Protogyny in autumn migration: do male birds play chicken? *The Auk*, 122(1), pp.71–81.

MØLLER, A. P.: 2004. Protandry, sexual selection and climate change. *Global Change Biology*, 10(12), pp.2028–2035.

MØLLER, A. P., BALBONTIN, J., CUERVO, J. J., HERMOSELL, I. G., DE LOPE, F.: 2008. Individual differences in protandry, sexual selection, and fitness. *Behavioral Ecology*, 20(2), pp.433–440.

MORBEY, Y. E., YDENBERG, R. C.: 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecology Letters*, 4, pp.663–673.

MOREAU, R. E.: 1972. The Palearctic-African bird migration system, London: Academic Press

MUELLER, H. C.: 1990. Can saw-whet Owls be sexed by external measurements? *Journal of Field Ornithology*, 61(3), pp.339–346.

MULVIHILL, R. S., CHANDLER, C.: 1990. The relationship between wing shape and differential migration in the Dark-eyed Junco. *Auk*, (107), pp.490–499.

- MYERS, J. P.: 1981. A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. *Canadian Journal of Zoology*, 59(8), pp.1527–1534.
- NAGY, K., CSÖRGŐ, T., HARNOS, A., KOVÁCS, SZ.: 2009. A cserregő és az énekes nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*, *A. palustris*) vonulásának fenológiai változásai. *Természetvédelmi Közlemények*, (15), pp.434–445.
- NEWTON, I.: 2008. *The migration ecology of birds*, Amsterdam; London: Elsevier-Academic Press
- NEWTON, I.: 2011. Migration within the annual cycle: species, sex and age differences. *Journal of Ornithology*, 152(S1), pp.169–185.
- NILSSON, A. L. K., JONZÉN, N., NILSSON, S. G., KARLSSON, L.: 2006. The effect of climate change on partial migration? The blue tit paradox. *Global Change Biology*, 12(10), pp.2014–2022.
- ORMEROD, S. J.: 1990. Time of passage, habitat use and mass change of *Acrocephalus* warblers in South Wales reedswamp. *Ringing and Migration*, 11(1), pp.1–11.
- OTTERBECK, A., DALE, S., LINDÉN, A., MATHINSEN, G.: 2013. A male Reed warbler and Marsh warbler hybrid *Acrocephalus scirpaceus* × *A. palustris* in Norway documented with molecular methods. *Ornis Norvegica*, 36, pp.6–13.
- PARMESAN, C., YOHE, G.: 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), pp.37–42.
- PÁSZTORY-KOVÁCS, SZ., 2013. Az énekesmadarak vonulásának vizsgálata hosszútávú gyűrűzési adatsorok alapján. Doktori értekezés. Szent István Egyetem. Állatorvos-tudományi Kar
- PEIRÓ, I. G.: 2003. Intraspecific variation in the wing shape of the long-distance migrant Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*: effects of age and distance of migration. *Ardeola*, 50(1), pp.31–37.

PÉRON, G., HENRY, P., PROVOST, P., DEHORTER, O., JULLIARD, R.: 2007. Climate changes and post-nuptial migration strategy by two reedbed passerines. *Climate Research*, 35, pp.147–157.

PROCHÁZKA, P., REIF, J.: 2002. Movements and Settling patterns of Sedge warblers (*Acrocephalus schoenobanus*) in the Czech Republic and Slovakia - An analysis of ringing recoveries. *Ring*, 24(2), pp.3–13.

R DEVELOPMENT CORE TEAM: 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.r-project.org>.

REICZIGEL JENŐ, HARNOS, A., NORBERT, S.: 2014. Biostatisztika nem statisztikusoknak, Javított utánnomás, Nagykovácsi: Pars Kft.

ROBSON, D., BARRIOCANAL, C.: 2011. Ecological conditions in wintering and passage areas as determinants of timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 80(2), pp.320–331.

ROOT, T. L., SCHNEIDER, S. H.: 2002. Climate change: overview and implications for wildlife. In ROOT, T. L., SCHNEIDER, S. H.: *Wildlife responses to climate change: North American case studies*. Washington: Island Press

RUBOLINI, D.: 2004. Protandry and sexual dimorphism in Trans-Saharan migratory birds. *Behavioral Ecology*, 15(4), pp.592–601.

SAINO, N., RUBOLINI, D., SERRA, L., CAPRIOLI, M., MORGANTI, M., AMBROSINI, R., SPINA, F.: 2010a. Sex-related variation in migration phenology in relation to sexual dimorphism: a test of competing hypotheses for the evolution of protandry. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(10), pp.2054–2065.

SAINO, N., RUBOLINI, D., HARDENBERG, J. V., AMBROSINI, R., PROVENZALE, A., ROMANO, M., SPINA, F.: 2010b. Spring migration decisions in relation to weather are predicted by wing morphology among Trans-Mediterranean migratory birds. *Functional Ecology*, 24(3), pp.658–669.

- SAINO, N., AMBROSINI, R., RUBOLINI, D., HARDENBERG, J. V., PROVENZALE, A., HÜPPOP, K., HÜPPOP O., LEHIKOINEN, A., LEHIKOINEN, E., RAINO, K., ROMANO, M., SOKOLOV, L.: 2011. Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 278(1707), pp.835–842.
- SCHAUB, M., JENNI, L.: 2000. Body mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route. *Journal of Ornithology*, 141(4), pp.441–460.
- SCHAUB, M., JENNI, L.: 2001. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route. *Oecologia*, 128(2), pp.217–227.
- SCHLENKER, R.: 1988. Southeast migration of the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) population from Lake Neusiedl (Austria) according to ringing recoveries. *Die Vogelwarte*, 34, pp.337–343.
- SCHWABL, H.: 1983. Ausprägung und Bedeutung des Teilzugverhaltens einer südwestdeutschen Population der Amsel *Turdus merula*. *Journal of Ornithology*, 124, pp.101–116.
- SEUTIN, G., WHITE, B. N., BOAG, P. T.: 1991. Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. *Canadian Journal of Zoology*, 69, pp.82–90.
- SPARKS, T. H.: 1999. Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *International Journal of Biometeorology*, 42(3), pp.134–138.
- SPINA, F., VOLPOLINI, S.: 2008. Atlante della migrazione degli uccelli in Italia, Roma : Bologna : ISPRA: Ministero dell'ambiente e della tutela del territorio e del mare
- SPINA, F.: 2011. Joint ringing efforts to unravel complex migratory patterns across ecological barriers: the potential of networking. *Journal of Ornithology*, 152(S1), pp.41–48.
- SPOTTISWOODE, C.: 2004. Extrapair paternity, migration, and breeding synchrony in birds. *Behavioral Ecology*, 15(1), pp.41–57.

- STATTERSFIELD, A. J., BENNUN, L. A., JENKINS, M.: 2008. State of the world's birds indicators for our changing world, Cambridge, UK: BirdLife International
- STERVANDER, M., LINDSTRÖM, A., JONZÉN, N., ANDERSSON, A.: 2005. Timing of spring migration in birds: long-term trends, North Atlantic Oscillation and the significance of different migration routes. *Journal of Avian Biology*, 36(3), pp.210–221.
- STUTCHBURY, B. J. M., GOW, E. A., DONE, T., MACPHERSON, M., FOX, J. W., AFANASYEV, V.: 2010. Effects of post-breeding moult and energetic condition on timing of songbird migration into the tropics. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 278(1702), pp.131–137.
- SUTHERLAND, W. J.: 1998. Evidence for Flexibility and Constraint in Migration Systems. *Journal of Avian Biology*, 29(4), pp.441–446.
- SVENSSON, L.: 1992. Identification guide to European passerines, Stockholm
- SZENTENDREY, G., LÖVEI, G., KÁLLAY, GY.: 1979. Az “Actio Hungarica” mérési módszerei. *Állattani Közlemények*, 66, pp.161–166.
- SZÉP, T.: 1995. Relationship between west African rainfall and the survival of central European Sand Martins *Riparia riparia*. *Ibis*, 137(2), pp.162–168.
- SZÉP, T.: 2007. Madarak monitorozása: Ökológiai és evolúciós folyamatok feltárásának lehetőségei. Doktori értekezés. Nyíregyházi Főiskola
- TEAM, R. D. C.: 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.r-project.org>.
- TERRILL, S. B., BERTHOLD, P.: 1990. Ecophysiological aspects of rapid population growth in a novel migratory Blackcap (*Sylvia atricapilla*) population: an experimental approach. *Oecologia*, 85, pp.266–270.

TIAINEN, J., VICKHOLM, M., PAKKALA, T., PIROINEN, J., VIROLAINEN, E.: 1983. The habitat and spatial relations of breeding *Phylloscopus* warblers and the Goldcrest *Regulus regulus* in southern Finland., *Annales Zoology Fennici*, (20), pp.1–12.

TØTTRUP, A. P., THORUP, K., RAHBEK, C.: 2006. Changes in timing of autumn migration in North European songbird populations. *Ardea*, 94(3), pp.527–536.

TØTTRUP, A. P., THORUP, K.: 2007. Sex-differentiated migration patterns, protandry and phenology in North European songbird populations. *Journal of Ornithology*, 149(2), pp.161–167.

TØTTRUP, A. P., RAINIO, K., COPPACK, T., LEHIKONEN, E., RAHBEK, C., THORUP, K.: 2010. Local temperature fine-tunes the timing of spring migration in birds. *Integrative and Comparative Biology*, 50(3), pp.293–304.

TROCIŃSKA, A., LEIVITS, A., NITECKI, C., SHYDLOVSKY, I.: 2001. Field studies of directional preferences of the Reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and the Sedge warbler (*A. schoenobaenus*) on autumn migration along the eastern and southern coast of the Baltic Sea and in western part of Ukraine. *Ring*, 23(2), pp.109–117.

TRYJANOWSKI, P., KUŹNIAK, S., SPARKS, T.: 2002. Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland. *Ibis*, 144(1), pp.62–68.

VADÁSZ, CS., NÉMET, Á., CSÖRGŐ, T.: 2008a. The effect of reed cutting on habitat usage and diversity of breeding Passerines. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 54(1), pp.177–188.

VADÁSZ, CS., NÉMET, Á., KARCZA, ZS., LÓRÁNT, M., BÍRÓ, CS., CSÖRGŐ, T.: 2008b. Comparative study on the site fidelity of reed warbler species. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 54(1), pp.167–175.

VADÁSZ, CS., CSÖRGŐ, T.: 2009. Az AKG nádgazdálkodási célprogramjában szereplő előírások értékelése a nádban költő énekesmadár fajokra gyakorolt hatásuk alapján. *Természetvédelmi Közlemények*, 15, pp. 235–245.

VARDANIS, Y., KLAASSEN, R. H. G., STRANDBERG, R., ALERSTAM, T.: 2011. Individuality in bird migration: routes and timing. *Biology Letters*, 7(4), pp.502–505.

VILLARÁN, A., PASCUAL-PARRA, J.: 2003. Biometrics, sex ratio and migration periods of Reed Buntings *Emberiza schoeniclus* wintering in the Tajo Basin, Spain. *Ringing and Migration*, 21(4), pp.222–226.

VISSER, M. E., PERDECK, A. C., VAN BALEN, J. H., BOTH, C.: 2009. Climate change leads to decreasing bird migration distances. *Global Change Biology*, 15(8), pp.1859–1865.

WALLIN, K., WALLIN, M., LEVIN, M., JÄRDÄS, T., DUNN, O. P.: 1987. Leap-frog migration in the Swedish Kestrel *Falco tinnunculus* population. *Acta Regiae Societatis Scientiarum Et Litterarum Gothoburgensis Zoologica*, 14, pp.213–222.

WERNHAM, C., 2002. The migration atlas: movements of the birds of Britain and Ireland, London: T. & AD Poyser

WINSTANLEY, D., SPENCER, R., WILLIAMSON, K.: 1974. Where have all the Whitethroats gone? *Bird Study*, 21, pp.1–14.

ZEHTINDJIEV, P., ILIEVA, M., OŽAROWSKA, A., BUSSE, P.: 2003. Directional behaviour of Sedge warbler (*Acrocephalus schoenobanus*) studied in two types of orientation cages during autumn migration - A case study. *Ring*, 25, pp.53–63.