

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

Madárvonulás időzítését befolyásoló tényezők, különös tekintettel az ivarok közti különbségekre

Czikkelyné Ágh Nóra

Témavezető: Dr. Harnos Andrea



ÁLLATORVOSTUDOMÁNYI EGYETEM

Állatorvostudományi Doktori Iskola

Budapest, 2021

Témavezető és témabizottsági tagok:

Dr. Harnos Andrea

Állatorvostudományi Egyetem,
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék
témavezető

Dr. Lang Zsolt

Állatorvostudományi Egyetem,
Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék
témabizottság tagja

Dr. Pásztory-Kovács Szilvia

Állatorvostudományi Egyetem,
Ökológiai Tanszék
témabizottság tagja

Dr. Csörgő Tibor

Eötvös Loránd Tudományegyetem,
Anatómiai, Sejt- és Fejlődésbiológiai Tanszék
témabizottság tagja

.....

Czikkelyné Ágh Nóra

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	4
1.1. Ivarhatározási lehetőségek madaraknál.....	4
1.2. Kor- és ivarfüggő mintázatok a vonulás időzítésében	5
1.3. Madármalária fertőzés hatása a madárvonulásra	7
2. Célkitűzések	8
3. Anyag és módszer	10
3.1. Terepi adatgyűjtés.....	10
3.2. Molekuláris módszerek	11
3.3. Statisztikai módszerek	11
4. Eredmények és értékelésük	14
5. Új tudományos eredmények.....	21
6. A doktori kutatás eredményeinek közlései.....	24
7. Irodalomjegyzék.....	26

1. Bevezetés

1.1. Ivarhatározási lehetőségek madaraknál

A madarak ivarának ismerete kulcsfontosságú lehet mind a tudományos kutatásokban, mind a tenyésztői munka során. Ivart határozni azonban nagyon sok madárfajnál, fiókakorban vagy a szaporodási időszakon kívül, csak molekuláris módszerekkel lehetséges. A használt módszerek közül legszélesebb körben a DNS-alapú technikák terjedtek el, kihasználva azt, hogy az újmadárszabásúak alosztályába (Neognathae) tartozó madaraknál az ivari kromoszómák a használt markerekkel elkülöníthető dimorfizmust mutatnak (Schmid et al., 1989). A legelterjedtebben használt gén az egérben felfedezett CHD1 (kromo-helikáz DNS-kötő fehérje), ami egy nagyon konzervatív gén, CHD1-Z és CHD1-W változat között jól detektálható különbség van az intronikus régiók hosszában (pl. Fridolfsson and Ellegren, 1999). A gén különböző szakaszaira tervezett primerek nagyrészt univerzálisak, azonban a gyakorlat azt mutatja, hogy mégsem működnek egyforma hatékonysággal mindegyik faj és szövetminta esetén. Emiatt egy-egy kutatás előtt szükséges lehet egy előzetesen kipróbált laborprotokoll, ami megkönnyíti az adott madárfajhoz valóban jól működő marker kiválasztását.

1.2. Kor- és ivarfüggő mintázatok a vonulás időzítésében

A madárvonulás összetett része a madarak életciklusának, mivel genetikailag meghatározott elemei és a környezeti faktoroktól egyaránt függő szabályozó rendszere van. A vonuló fajoknak nagyon pontosan kell időzíteniük a vonulásra való felkészülést és az egyes állomások (pihenőhelyek, telelőterület, költőterület) elérését, mivel ez a kulcsa a túlélésüknek és a következő évi szaporodási sikerüknek is. Habár az időzítésnek is van genetikailag meghatározott része, mégis az elmúlt évtizedek kutatásaiból kiderült, hogy ez a merevnek gondolt rendszer képes plasztikusan változni. Például tavasszal egyre korábban melegszik az idő és válik a korai megérkezés és a túlélés szempontjából optimálissá (Ahola et al., 2004; Both et al., 2006). Mivel a költőterületre való minél korábbi megérkezés összefügg az adott évi költési sikerrel, ez erős szelekciós hatást gyakorol az érkezési időre. A változások és a megfigyelt stratégiák pedig gyakran még fajon belül, főként az egyes kor- és ivarcsoportok között is eltérhetnek.

A korcsoportok közötti különbségeket a vonulásban nem csak az első vonulás előtt álló fiatalok tapasztalatlansága okozza. Életük éves ciklusában az egyes események időzítése (pl. vedlés, tápanyag felhalmozás) különbözhet (Newton, 2008), ami kihathat az elindulási és megérkezési időre. Ezen kívül a vonulási távolságban jelentkező különbség is befolyásolhatja az időzítést (pl. Morganti et al., 2011).

Az ivarak időzítése között megfigyelhető különbségeket két csoportja osztjuk; ha a hímek vonulása megelőzi a tojókat, akkor protandriáról, ha a tojók vonulása zajlik korábban, akkor protoginiáról beszélünk (Morbey and Ydenberg, 2001). A tavaszi vonulás során a leggyakrabban protandriát figyeltek meg, ami a költőterületen minél jobb revír elfoglalása miatt alakulhatott ki. A mintázatot többféle tényező is kialakíthatja, mint például a hímek gyorsabb vonulása vagy az érzékenyebb fotoszenzitivitás, és így a korábbi indulás (Coppack and Pulido, 2009). Az őszi vonulási időszakról kevesebb olyan kutatás áll rendelkezésre, mely célzottan ivarfüggő mintázatokat vizsgált és a talált mintázatok sem egységesek. Protandriát főként olyan fajoknál találtak, ahol a hímek kisebb arányban vesznek részt a fiókanevelésben, és ezért hamarabb tudnak felkészülni az indulásra (Lehikoinen et al., 2017). Protogínia pedig inkább azokra a rövid- és középtávú vonuló fajokra jellemző, ahol a hímek nem vagy csak kisebb távolságokra vonulnak el, ezért a tojók jelennek meg hamarabb a vonulás során a pihenő és telelőhelyeken (pl. Catry et al., 2004; Mills, 2005).

A fentebb felsorolt vizsgálatok azonban nagyrészt olyan fajokról szólnak, ahol ivari dimorfizmus figyelhető meg. Viszont fontos lenne a monomorf fajokról is információt szerezni, mert a vonulás időzítésének vizsgálatakor, vagy az évek alatt megfigyelhető változás kimutatásánál akár fontos különbségeket szalaszthatunk el, ha nem vesszük figyelembe a kor- és/vagy ivarfüggő mintázatokat. A kor és ivarcsoportok

közötti különbségek együttes vizsgálatát tovább nehezíti, hogy kevés olyan faj van, ahol molekuláris vagy egyéb invazív módszer használata nélkül lehet mindkét korcsoportban megbízhatóan ivart határozni a szaporodási időszakon kívül.

1.3. Madármalária fertőzés hatása a madárvonulásra

Az egyedek egészségi állapota és kondíciója kulcskérdés a vonulás során, amit a külső vagy belső paraziták befolyásolhatnak. A vonulás egy energiaigényes, megterhelő folyamat, ami legyengítheti az egyedek ellenálló képességét és így fogékonyabbá válhatnak a fertőzésekkel szemben. A fertőzés akut fázisában pedig megnőhet a mortalitás (pl. Ilgūnas et al., 2019), a túlélő egyedeknél pedig módosíthatja a vonulás időzítését. Például a fertőzött egyed lassabban tud felkészülni az indulásra, vagy az egyes pihenőhelyeken hosszabb időt kell töltenie táplálkozással (Hegemann et al., 2018). Emiatt akár az optimálisnál rosszabb időben kell tovább vonulnia, ami csökkenti a túlélési esélyeit és közvetve kihathat a jövő évi szaporodási sikerére is.

Az egyik legszélesebb körben kutatott endoparaziták, a Haemosporidia rendbe tartozó vérparaziták esetén sokféle hatást mutattak ki az egyes madárfajok életmenet történetében, különösen a költési sikert és szaporodási viselkedést képesek befolyásolni (Lapointe et al., 2012). A vonulás során is egyre több hatásukat ismerik fel, a vérparazitákkal fertőzött egyedeknél későbbi érkezési időt, vagy éppen rosszabb

kondíciót találtak a költőterületre való visszaérkezéskor (pl. DeGroot et al., 2010; Emmenegger et al., 2018). Ezzel szemben az őszi vonulásra gyakorolt hatásról kevesebb információnk van.

2. Célkitűzések

A molekuláris ivarhatározáshoz ajánlott univerzális markerek tesztelését 13 madárrendbe tartozó, több mint 60 madárfajon teszteltem. Két fő kérdésre kerestem a választ, egyrészt, hogy összehasonlítva négy gyakran használt primerpárt (P2/P8, 2550F/2718R, CHD1-i16F/R és CHD1-i9F/R) milyen pontossággal használhatóak a különböző fajok esetén. Másrészt pedig, hogy az eltérő szövetminták használata (különböző típusú tollak, vér) befolyásolja-e a határozás sikerességét.

A vonulás időzítését többféle szempont alapján hasonlítottam össze néhány kiválasztott énekesmadár faj esetén. A vizsgált a fajok: kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*), a cserregő- (*Acrocephalus scirpaceus*), a foltos- (*A. schoenobaenus*) és az énekes náiposzata (*A. palustris*) és a vörösbegy (*Erithacus rubecula*) voltak. Kérdéseimet és az összehasonlításokat az alábbi módon csoportosítottam:

Kor és ivarfüggő mintázatok az időzítésben

(1) Változik-e a fogott madarak ivararánya a vonulási szezonon belül ősszel és a kormos légykapó esetén tavasszal is?

(2) Kormos légykapó esetén hogyan változott a vonulás időzítése (érkezési idő) tavasszal és ősszel az egyes kor és ivarcsoportokban az évek során?

(3) Különbözik-e a területen való tartózkodás hossza (első megfogás és utolsó visszafogás között eltelt idő) az átvonuló hímek és tojók között?

Kor és ivarfüggő mintázatok a biometriában és a kondícióban

(4) Különbözik-e az átlagos szárnyhossz és testtömeg a kor- és ivarcsoportok között?

(5) Változik-e az átvonuló egyedek testtömege és szárnyhossza a vonulás során és a változás különbözik-e az egyes kor- és ivarcsoportokban?

(6) Változik-e az átvonuló egyedek kondíciója a vonulás során és a változás különbözik-e az egyes kor- és ivarcsoportokban?

A vörösbegy estén az őszi vonulás során vizsgáltam a vérparazita fertőzés hatását a vonulás időzítésére és az egyedek kondíciójára. Kiszámoltam és összehasonlítottam a

vérparazita fertőzés prevalenciáját a kor- és ivarcsoportok között, valamint összevettem a fertőzött és nem fertőzött egyedeke biometriáját, kondícióját és érkezési idejét.

3. Anyag és módszer

3.1. Terepi adatgyűjtés

A molekuláris ivarhatározás összehasonlító vizsgálatához a szövetminták több forrásból származtak (LIFE projektek, éves gyűrzési program, Actio Hungarica, kutatócsoportok projektjei, tenyésztők, állatkeretek fogságban tartott egyedei). Összesen 799 mintát használtam fel, ebből 315 db toll- és 484 vérminta volt.

A vonuláskutatáshoz használt adatok az Ócsai Madárvárta Egyesület monitoring munkájából származnak. A vizsgálati terület egy jégkorszaki maradványláp, aminek mikroklímája eltér a környező területekétől, és változatos, mozaikos vegetációjával fontos költő, illetve pihenőterület a madarak számára (Csörgő et al., 2016). A vizsgált fajok különféle vonulási stratégiákkal rendelkeznek (hosszú- vagy rövidtávú vonuló, több vagy kevesebb pihenőhelyen megálló, stb.), a kormos légykapón kívül pedig mindegyik faj szexuálisan monomorf. A kormos légykapó esetén tavasszal és ősszel egy hosszútávú adatsort tudtam elemezni 1989-2016 között ($N_{\text{tavasz}} = 434$, $N_{\text{ősz}} = 2289$). A cserregő nádiposzáta ($N = 703$), foltos nádiposzáta ($N = 683$), énekes nádiposzáta ($N = 408$) és a vörösbegy ($N = 1010$) esetén előre meghatározott időpontokban

vérmentát gyűjtöttem az őszi vonulás során 3 év alatt, hogy meg tudjam határozni az ivart is. A vörösbegy esetén a 2016-ban gyűjtött vérmintákból (N=406) a vérparaziták vizsgálatához vérkeneteket is készítettem (későbbi vizsgálatban ezek pozitív kontrollként szerepeltek).

3.2. Molekuláris módszerek

A DNS izolálását a szövetmintáknak megfelelő módon végeztem. Mindegyik fajnál négy univerzális, madarakra fejlesztett primerpárt teszteltem: P2/P8 (Griffiths et al., 1998), 2550F/2718R (Fridolfsson and Ellengren, 1999), CHD1-i16F/R és CHD1-i9F/R (Suh et al., 2011). PCR-termékek szétválasztását agaróz-gélelektroforézissel végeztem, 2%-os gélen.

A vonuláskutatás vizsgálatánál az ivarhatározást P2/P8 és CHD1-i9F/R markerrel végeztem. A vérparaziták azonosításához Waldenström és munkatársai (2004) által kidolgozott kettős, magas érzékenységű „nested PCR” technikát alkalmaztam. Az azonosítás a Haemoproteus és Plasmodium genusba tartozó parazita fajok mitokondriumában található citokróm-b fehérje génjének konzervatív régiójára tervezett primerek segítségével történt (Ricklefs and Fallon, 2002).

3.3. Statisztikai módszerek

Az **ivararány változását az érkezési idő függvényében** általánosított lineáris modellekkel vizsgáltam (GLM), az

érkezési idő minden esetben az adott évi első megfogás napját jelenti (Harnos et al., 2015; továbbiakban évnap). Magyarázó változók az évnap, az év, a kor és évnap*kor és az év*kor interakció voltak.

A **területen való tartózkodási időt** az adott évi, szezonon belüli visszafogások alapján számítottam ki ivaronként és a vörösbegy esetén korcsoportonként is.

A kormos légykapó esetén az **érkezési idő változását az évek alatt szezononként** külön lineáris kevert modellel vizsgáltam (LME), ahol a magyarázó változók az év, a kor, az ivar és ezek interakciója, a random faktor pedig az év volt.

A **biometriai jellemzők változását az érkezési idő függvényében** három változón keresztül vizsgáltam. A **zsírraktár meglétének összefüggését az érkezési idővel** általánosított lineáris modellel vizsgáltam a nádiposzáta fajok és a vörösbegy esetén. A modellekben a függő változó a zsírraktár megléte (0/1), a magyarázó változók az év, kor, az ivar, az évnap, az évnap*ivar, évnap*kor és az ivar*kor interakció volt. A **testtömeget és szárnyhosszt** lineáris modellel vizsgáltam, ahol a közös magyarázó változók az év, kor, ivar, évnap és évnap*ivar, évnap*kor és az ivar*kor interakció volt. A kormos légykapó esetén a hosszútávú adatsor miatt lineáris kevert modellt tudtam alkalmazni, ahol az év fix és random hatásként is szerepelt. Minden modell esetén elvégeztem a modellszelekciót AIC értékek alapján.

A **vérparaziták prevalenciáját** Sterne-féle módszerrel számítottam ki, és a kor és ivarcsoportok között Fisher-tesztel hasonlítottam össze. Az elemzéseket a fiatal korcsoportban végeztem el, az öregeknél alacsony volt a mintaelemszám ($N_{\text{fertőzött}} = 10$). A **fertőzött és nem fertőzött egyedek átlagos szárnyhosszát és testtömegét** kétutas ANOVA-val hasonlítottam össze. A **fertőzöttségi állapot és a zsírraktározás** közötti összefüggést általánosított lineáris modellel teszteltem. A **fertőzött/nem fertőzött egyedek arányának változását** a vonulás során szintén általánosított lineáris modellel hasonlítottam össze, ahol a függő változó a fertőzöttség (igen/nem), a magyarázó változók az évnap, az ivar és ezeknek az interakciója volt. A **fertőzött és nem fertőzött egyedek időzítésének** összehasonlítását általános lineáris modellel végeztem, ahol a függő változó az évnap, a magyarázó változók a fertőzöttségi állapot (igen/nem), az ivar és ezek interakciója volt.

A prevalenciák kiszámítását és összehasonlítását a Quantitative Parasitology 3.0 (Reiczigel et al., 2005) programmal végeztem el, minden más elemzést az R 3.4.2 programmal csináltam (R Development Core Team, 2017).

4. Eredmények és értékelésük

4.1. Molekuláris ivarhatározási markerek

használatának lehetőségei madaraknál

A mintatípusok összehasonlításakor a nagyobb tollak és az alkoholban tárolt vér bizonyult a legkönnyebben használhatónak. A tollak esetén kis arányban volt sikertelen a PCR reakció mind a négy vizsgált primerpárral, a CHD1-i9 marker esetén viszont a minták 35%-nál a hosszabb, Z-kromoszómához kötődő fragment nem volt azonosítható.

A négy primerpár jól használható volt mindegyik vizsgált madár családban. Egyedül a P2/P8 markernél volt olyan kicsi volt a méretbeli különbség a két fragment között némely faj esetén, hogy 120 perces gélelektroforézis után sem lehetett elkülöníteni őket. A CHD1-i16 marker esetén pedig „touchdown” lépést kellett alkalmazni a melléktermékek elkerülése végett.

Tapasztalataim alapján a madarak molekuláris ivarmeghatározásánál az alábbi eljárások betartását javaslom:

- 1.** Szövetminta megválasztásakor, ha toll mellett döntünk, törekedjünk a minél nagyobb méretű, frissen vedlett tollakat használni.
- 2.** Ha nincs előzetes adatunk arról, hogy az általunk választott faj ivarhatározásához melyik primer használható a legmegbízhatóbban, akkor tollminták esetén kerüljük a hosszú, 1000 bázispár feletti terméket adó markereket (mint pl. a CHD1-i9). Ha lehetőség van rá, minden esetben legalább két

markerrel kezdjük meg a tesztelést, a gélelektroforézist pedig legalább 60 percig végezzük.

3. Érdeemes ismert ivarú egyedektől is mintát gyűjteni, hogy adott primerpár esetén a felszaporodó melléktermékeket ki tudjuk zárni, elkerülve a téves azonosítást.

4.2. Vonulás időzítését befolyásoló tényezők

Kor- és ivarcsoport

A kormos légykapónál a tavaszi vonulás során a hímek egyre korábban érkeznek a tojókhoz képest. A hímek egyre korábbi érkezése összefüggést mutatott a hőmérséklet emelkedésével, de a tojók érkezési ideje nem változott. A kapott mintázat megegyezik azzal a több költőhelyen is megfigyelt jelenséggel, hogy az egyre korábban melegedő tavasz kedvez a korai visszaérkezésnek. A szelekciós erő úgy tűnik a hímeknél erősebb, Helm és munkatársai (2019) is azt találták, hogy az elmúlt évtizedek alatt a hímek éves életciklusa korábbra tolódott, de a tojóké nem változott. Egy másik költőpopulációban a vonulási sebességben nem találtak jelentős különbséget a hímek és a tojók között, de a hímek korábban indultak el a telelőterületről (Ouwehand et al., 2017).

Ezzel szemben az őszi vonulás során a kormos légykapónál az ivarok érkezési ideje nem különbözött, ami lehet annak a következménye, hogy a költés időzítésében vagy a vonulásra való felkészülésben nem történtek markáns változások. A vonulásra való felkészülést vizsgálva azt találták, hogy a fiatal

hímeknél az őszi vonulási nyugtalanság később kezdődik, mint a tojóknál, viszont a postjuvenil vedlés ideje, ami kulcsfontosságú a vonulásra való felkészülésben, nem különbözik (Helm et al., 2019). A nádiposzáta fajoknál ellenben az öreg hímek vonulása korábban zajlik mint a tojóké, amihez hozzájárulhat, hogy a tojók több energiát fektetnek az utódgondozásba, míg a hímek hamarabb abbahagyják, és így előbb megkezdhetik a vonulásra való felkészülést (Leisler et al., 2002; Lehikoinen et al., 2017). A fiataloknál feltételezhetően más stratégia érvényesül, a hímek diszperziós mozgása tovább tarthat, vagy több időt töltenek egy területen táplálkozással, és ezért indulnak el később. A három fajnál ráadásul mindegyik évben nagyobb volt a megfogott tojók aránya (kivételem a fiatal cserregő nádiposzátaéknál 2014-ben), de a tartózkodási idő hosszában és a visszafogási arányban, így közvetve a megfogási valószínűségben sincs ivari különbség.

A vörösbegyeknél nem találtam jelentős különbséget az ivarok időzítésében. A különböző költőpopulációból érkező egyedek keveredése miatt elmosódhattak az ivararány változásában látható különbségek. Elképzelhető például, hogy a vonulás végén már azért nem fogtunk nagy arányban újonnan érkező hímet, mert a domináns egyedek északabbra maradtak telelni, vagy már korábban megérkeztek a területre és nem vonultak tovább.

Biometria

A kormos légykapó esetén tavasszal a vonulás során átlagosan egyre nagyobb testtömegű hímek érkeznek a területre később, míg ősszel egyik ivarnál sincs semmilyen megfigyelhető mintázat. Az átlagos szárnyhossz az őszi vonulás vége felé haladva nő az átvonuló egyedek között mindegyik kor- és ivarcsoportban. A tavaszi mintázat háttérében a hímek közötti kompetícióra való előre készülés állhat. A korai vonulók, hogy minél hamarabb érkezzenek a költőhelyre, kevesebbszer szakíthatják meg a vonulásukat és már megfogyatkozott tartalékokkal érkeznek meg Európába. A később érkező hímek viszont még előnyhöz juthatnak a versengésben, ha jobb kondícióban érkeznek meg. Tojóknál ez a szelekciós nyomás feltételezhetően nem érvényesül. Ősszel viszont elképzelhető, hogy a Kárpát-medencében már nem, vagy nem számottevő mértékben halmoznak fel zsírt.

A három nádiposzáta faj esetén a biometriai jellemzők alapján hasonló mintázatokat kaptam. A vonulás elején az átlagosan nagyobb testtömegű, de kisebb zsírraktárral és átlagosan rövidebb szárnyhosszal rendelkező egyedek vonulnak (kivétel a fiatal foltos nádiposzátaéknál, ahol az átlagos testtömeg nő a vonulás során). A kapott mintázatok tovább erősíthetik azt az elméletet, hogy a hímek hamarabb érkezését a korábbi indulás és nem az okozza, hogy jobb kondícióban vannak már a vonulás elején. Az átvonulók átlagos szárnyhossza a vonulás

elején rövidebb, mint a vonulás végén minden vizsgált csoportban. Ez megegyezik azzal a mintázattal, amit hosszútávú adatsoron, de az ivarok ismerete nélkül kaptak korábban a vizsgált területen (Pásztory-Kovács, 2013). Akkor az volt az egyik felvetés, hogy vagy a hímek vonulnak később, vagy az átlagosan nagyobb testméretű, északabbi költőterületről származó egyedek. Kiegészítve a saját eredményeimmel mindhárom fajnál inkább a második állítás valószínűbb (a cserregő nádiposztánál pedig a kétféle vonulási útvonalat használó egyedeke aránya változhat).

A vörösbegyek esetén mindegyik kor és ivarcsoportban az átlagosan nagyobb testtömegű és nagyobb zsírraktárral rendelkező, de rövidebb szárnyhosszú egyedek vonulnak később. Ezt a mintázatot valószínűleg a dominancia viszonyok alakítják. A kisebb testméretű, szubdomináns egyedek érkehetnek meg később a területre, akik arányaiban később tudják megkezdeni a tartaléktápanyag felhalmozást. Így mikor megfoglaljuk őket a vonulás végén, jobb kondícióban vannak, mint a domináns egyedek voltak a vonulás kezdetén.

A kapott eredmények érdekes különbséget tártak fel főként a hosszútávú vonuló fajoknál. Korábbi vizsgálatok azt a megállapítást tették, hogy minél nagyobb a szexuális dimorfizmus mértéke, annál nagyobb a különbség a hímek és a tojók időzítése között. Tavasszal ez korábbi hím érkezést (Saino et al., 2010), míg ősszel inkább későbbi hím indulást

jelenthet (Lehikoinen et al., 2017). Eredményeim alapján viszont, noha a nádiposzáta hímek nagyobb testméretűek a tojóknál, mégis korábban vonulnak el a hímek. Ezen kívül az eltérő szaporodási rendszerük sem eredményezné az egységes protandriát. Elképzelhető, hogy a hímek a vonulás során és a telelőterületen sokkal territoriálisabbak, és nagyobb lehet a szelekciós nyomás náluk arra, hogy a telelőterületre is minél korábban érkezzenek. Továbbá a felkészülési körülmények is okozhatják a különbséget. A nádasban költő nádiposzátáknak tovább állhat rendelkezésre egyenletesen a táplálék, így a később felkészülő tojóknak is hasonló esélyeik vannak a megfelelő kondíció elérésére. Ezzel szemben a lombhullató erdőkben, ahol a kormos légykapóknak már a fészkelési időben is kevésbé egyenletesen áll rendelkezésre táplálék, ott a hímeknek és tojóknak rövidebb idejük van az optimális felkészülésre, így nem tud eltolódni egymáshoz képest az elindulásuk.

4.3. Madármalária fertőzés hatása a vörösbegyek őszi vonulására

A teljes mintában a vérparazita fertőzöttség prevalenciája 14,9% volt, a kor- és ivarcsoportok között nem volt szignifikáns különbség. A fertőzött és nem fertőzött egyedek biometriája és a zsírhalmozási képessége nem különbözött. A fertőzött egyedek aránya kis mértékben nőtt a vonulás során, a fertőzött fiatal egyedek pedig átlagosan 5 nappal később érkeztek a területre, mint a nem fertőzöttek.

A vérparaziták kimutatható prevalenciája időszakos változást mutat, amit egyrészt az életciklusuk, másrészt a gazda fajok fertőzésre való fogékonysága, és végül a detektálási technikák korlátjai határoznak meg (Valkiūnas, 2005). A legnagyobb növekedést a tavaszi időszakban figyeltek meg, emiatt a legtöbb vizsgálat a fertőzés hatásairól és a prevalenciában megfigyelhető különbségekről is ebből az időszakból van. A legtöbb vizsgálat magasabb prevalenciát talált az öreg korcsoportban, az ivarok közötti különbség mértéke és iránya pedig fajonként eltérő mintázatot mutat (pl. Wood et al., 2007; Szöllősi et al., 2016). Ezzel szemben a nálunk megfigyelt különbség hiánya több okból is adódhat:

1. A korcsoportok jelentése az őszi időszakban eltérő: tavasszal a fiatal egyedek is legalább egy évesek, több idejük volt a megfertőződésre, mint ősszel, amikor az adott évben kikelt fiatalokat vizsgáltam.

2. A fertőzés dinamikája eltérő a két korcsoportban ősszel: az öregeknél már lecseng a fertőzés intenzitása és csökken a kimutathatóság is, míg a fertőzéssel frissen találkozó kirepült fiataloknál pedig a diszperziós időszaktól kezdve még nő a prevalencia. Összességében pedig így egyenlőséget tapasztalunk a prevalenciában az őszi vonuláskor.

3. Az ivarok között a szaporodási időszak után nincs különbség a fertőződés valószínűségében, mert megszűnnek azok az

életmódbeli különbségek, amik a szaporodási időszakban fennálltak.

A vonulás során az egyedek kondíciója (testtömeg, zsírraktár jelenléte/hiánya) kulcs tényező a túlélésben és az elindulás időzítésében. A vérparazitákkal kapcsolatban több vizsgálat is kimutatta, hogy akut fázisban növelik a mortalitást (pl. Ilgūnas et al., 2019), és az egyedek aktuális kondícióját is lerontják (pl. Valkiūnas et al., 2006). Emiatt lassabb felkészülést okozhatnak a vonulás során, ami hatással lehet az időzítésre is. Saját és a mások által talált eredményekkel összevetve (pl. Emmenegger et al., 2018) úgy tűnik, hogy ősszel a fertőzöttség nem elsősorban a kondíció lerontásával, de a pihenőhelyen való tartózkodási idő növelésével és a későbbi érkezéssel mégis hat a vörösbegyek őszi vonulásának időzítésére. Ahhoz azonban, hogy jobban megértsük a fertőzés dinamikáját és hatásait ősszel, több összehasonlító vizsgálatra lenne szükség.

5. Új tudományos eredmények

Molekuláris ivarhatározási lehetőségek CHD1 markerek alapján különböző madárrendekben

- 1.** Az esetlegesen keletkező műtermékek elkerülése érdekében a CHD1-i16 primer használatakor javasolt az ún. „touchdown” PCR-protokoll alkalmazása a vizsgált fajoknál.
- 2.** P2/P8 primer esetén több fajnál, ellentétben a korábbi leírásokkal, agaróz gélelektroforézissel is lehetséges az

ivarhatározás, csak hosszabb időt kell hagyni a termékek különválására.

3. Négy vizsgált bagolyfajban a CHD1-W-változat a 2550F/2718R és a CHD1-i16 primer esetén 1000 bázispárnál hosszabb terméket adott, így alkalmasak az ivarhatározásra agaróz gélelektroforézissel is.

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

4. A vizsgálati területen a kormos légykapók esetén tavasszal egyre jobban nőtt a különbség a hímek és tojók érkezési ideje között. A tavaszi időjárás a hím kormos légykapók időzítését befolyásolta, míg a tojókét nem. Ősszel nincs különbség a kormos légykapó hímek és tojók időzítése között. A három nádiposzáta fajnál a hímek vonulása korábban zajlott ősszel. A vörösbegy őszi vonulásában nincs megfigyelhető mintázat a hímek és tojók időzítésében.

5. A visszafogási arányokban és a területen való tartózkodási idő hosszában nem volt markáns különbség egyik faj esetén sem, csak az énekes nádiposzáta tojók tartózkodnak tovább az ócsai Öreg-turjánon.

6. Az általam vizsgált élőhelyen az ivarok testtömege egyforma mértékben változott a vonulás során, különbség a korcsoportok között volt. Az öregeknél csökkent a testtömeg a cserregő és énekes, míg nőtt a foltos nádiposzáta esetén. A fiataloknál nőtt,

vagy nem változott a szezon során az átlagos testtömeg. A vörösbegy esetén mindkét korcsoportban növekedés volt. Emellett a zsírraktárral rendelkezők aránya nőtt a vonulás során mindegyik fajnál. Az átlagosan rövidebb szárnyhosszú egyedek érkeznek korábban minden kor és ivarcsoportban a nádiposzáta fajok esetén. A vörösbegyeknél az átlagosan hosszabb szárnyúak érkeztek korábban a területre, de kicsi a különbség a vonulás elején és végén vonuló egyedek között.

Madármalária fertőzés hatása a vörösbegyek őszi vonulására

7. A vörösbegyeknél az őszi vonulás során a vérparaziták prevalenciája 14,9% volt a vizsgálati területünkön. A kor és ivarcsoportok között nem volt különbség. A fertőzött és nem fertőzött egyedek testtömege, szárnyhossza és kondíciója nem különbözött. Ezzel szemben a fertőzött fiatal vörösbegyek marginálisan később érkeznek, mint a nem fertőzöttek.

6. A doktori kutatás eredményeinek közlései

1. Szakcikk

Harnos A., **Ágh N.**, Kovács Sz., Lang Zs., Csörgő T.: **Increasing protandry in the spring migration of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in Central Europe**, Journal of Ornithology, 156. 543-546, 2015, doi: 10.1007/s10336-014-1148-3 (IF₂₀₁₅: 1,419)

Ágh N., Kovács Sz., Nemesházi E., Szabó K.: **Univerzális, ivarhatározáshoz használt CHD1 markerek alkalmazhatósága különböző madárrendekben**, Magyar Állatorvosok Lapja, 140. 47-59, 2018 (IF₂₀₁₈: 0,143)

Ágh N., Piross I.S., Majoros G., Csörgő T., Szöllősi E.: **Malaria infection status of European Robins seems to associate with timing of autumn migration but not with actual condition**, Parasitology, 146(6). 814-820, 2019, doi: 10.1017/S0031182018002184 (IF₂₀₁₉: 2,456)

2. Konferencia prezentációk

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

Ágh N., Kovács Sz., Harnos A., Csörgő T.: **Nádiposzáta fajok őszi vonulásának kor- és ivarfüggő mintázatai**, Akadémiai

Beszámoló: Parazitológia, állattan, halkórtan szekció,
Budapest, 2015 (előadás)

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

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

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

Czikkelyné Ágh N., Pásztory-Kovács Sz., Harnos A., Csörgő T.: **Nádiposzáta fajok őszi vonulás dinamikájának ivari különbségei**, 6. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, 2016 (előadás) 96

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

7. Irodalomjegyzék

Catry, P.; Campos, A.; Almada, V.; Cresswell, W.: **Winter segregation of migrant European robins *Erithacus rubecula* in relation to sex, age and size.** *Journal of Avian Biology.*, **35**, 204–209., 2004

Coppack, T.; Pulido, F.: **Proximate control and adaptive potential of protandrous migration in birds.** *Integrative and comparative biology.*, **49**, 493–506., 2009

Csörgő, T.; Harnos, A.; Rózsa, L.; Karcza, Z.; Fehérvári, P.: **Detailed description of the Ócsa Bird Ringing Station, Hungary.** *Ornis Hungarica.*, **24**, 91–108., 2016

DeGroot, L. W.; Rodewald, P. G.: **Blood parasites in migrating wood-warblers (*Parulidae*): Effects on refueling, energetic condition, and migration timing.** *Journal of Avian Biology.*, **41**, 147–153., 2010

Emmenegger, T.; Bauer, S.; Hahn, S.; Müller, S. B.; Spina, F.; Jenni, L.: **Blood parasites prevalence of migrating passerines increases over the spring passage period.** *Journal of Zoology.*, 1–5., 2018

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

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

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

Harnos, A.; Fehérvári, P.; Csörgő, T.: **Hitchhikers' guide to analysing bird ringing data.** *Ornis Hungarica.*, **23**, 163–188., 2015

Hegemann, A. *et al.*: **Immune function and blood parasite infections impact stopover ecology in passerine birds.**

Oecologia., **188**, 1011–1024., 2018

Ilgūnas, M. *et al.*: **Patterns of *Plasmodium homocircumflexum* virulence in experimentally infected passerine birds.** *Malaria Journal.*, **18**, 174., 2019

Lapointe, D. A.; Atkinson, C. T.; Samuel, M. D.: **Ecology and conservation biology of avian malaria.** *Annals of the New York Academy of Sciences.*, **1249**, 211–226., 2012

Lehikoinen, A.; Santaharju, J.; Møller, A.: **Sex-specific timing of autumn migration in birds: the role of sexual size dimorphism, migration distance and differences in breeding investment.** *Ornis Fennica.*, **94 (2)**, 2017

Leisler, B.; Winkler, H.; Wink, M.: **Evolution of breeding systems in acrocephaline warblers.** *Auk.*, **119**, 379–390., 2002

Mills, A. M.: **Changes in the timing of spring and autumn migration in North American migrant passerines during a period of global warming.** *Ibis.*, **147**, 259–269., 2005

Morbey, Y. E.; Ydenberg, R. C.: **Protandrous arrival timing to breeding areas: a review.** *Ecology Letters.*, **4**, 663–673., 2001

Morganti, M. *et al.*: **Flexible tuning of departure decisions in response to weather in Black Redstarts *Phoenicurus ochruros* migrating across the Mediterranean Sea.** *Journal of Avian Biology.*, **42**, 323–334., 2011

Morinha, F. *et al.*: **Molecular sexing and analysis of CHD1-Z and CHD1-W sequence variations in wild common quail (*Coturnix c. coturnix*) and domesticated Japanese quail (*Coturnix c. japonica*).** *Journal of Genetics.*, **90**, e39-e43, 2011

Newton, I.: ***The migration ecology of Birds*** Elsevier. London., 2008

Ouwehand, J.; Both, C.: **African departure rather than migration speed determines variation in spring arrival in pied flycatchers.** *Journal of Animal Ecology.*, **86**, 88–97.,

2017

Pásztory-Kovács, S.: **Énekesmadarak vonulásának vizsgálata hosszútávú gyűrzési adatsorok alapján.** Szent István Egyetem., 2013

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

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

Ricklefs, R. E.; Fallon, S. M.: **Diversification and host switching in avian malaria parasites.** *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences.*, **269**, 885–892., 2002

Saino, N. *et al.*: **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**, 2054–2065., 2010

Schmid, M.; Enderle, E.; Schindler, D.; Schempp, W.: **Chromosome banding and DNA replication patterns in bird karyotypes.** *Cytogenetic and Genome Research.*, **52**, 139–146., 1989

Suh, A.; Kriegs, J. O.; Brosius, J.; Schmitz, J.: **Retroposon insertions and the chronology of avian sex chromosome evolution.** *Molecular Biology and Evolution.*, **28**, 2993–2997., 2011

Szöllősi, E. *et al.*: **Haemoproteus infection status of collared flycatcher males changes within a breeding season.** *Parasitology Research.*, **115**, 4663–4672., 2016

Valkiūnas, G. **Avian malaria parasites and other Haemosporidia.** CRC Press, London, New York, Washington., 2005

Valkiūnas, G.; Zickus, T.; Shapoval, A. P.; Lezhova, T. A.: **Effect of *Haemoproteus belopolskyi* (Haemosporida: Haemoproteidae) on body mass of the blackcap *Sylvia atricapilla*.** *The Journal of parasitology.*, **92**, 1123–1125.

Waldenström, J.; Bensch, S.; Hasselquist, D.; Ostman, O.: **A new nested polymerase chain reaction method very efficient in detecting Plasmodium and Haemoproteus infections from avian blood.** *The Journal of Parasitology.*, **90**, 191–194., 2004

Wood, M. J.; Wilkin, T. A.; Sheldon, B. C.: **Within-population variation in prevalence and lineage distribution of avian malaria in blue tits, *Cyanistes caeruleus*,** **16**(15), 3263–3273, 2007

Köszönetnyilvánítás

Hálásan szeretném megköszönni mindazok munkáját, fáradozását és segítségét, akik lehetővé tették ennek a dolgozatnak létrejöttét. Külön köszönök minden szakmai és szakmán túli segítséget témavezetőmnek Dr. Harnos Andreának és társtémavezetőmnek Dr. Csörgő Tibornak. Külön köszönöm Dr. Pásztor-Kovács Szilviának, hogy 2010-ben, egy májusi napon levitt Ócsára és megpecsételte a témaválasztásomat. Köszönöm opponenseimnek, Dr. Kövér Szilviának és Dr. Kováts Dávidnak, hogy részletesen átolvasták és rengeteg javaslattal segítettek a disszertáció végleges változatának elkészítését.

Köszönöm a Biomatematikai és Számítástechnikai, és az Ökológia Tanszék minden dolgozójának a segítségét és a támogatást. A molekuláris munka során mindenben számíthattam az Ökológia Tanszék Konzerváció-genetikai kutatócsoportjára, Dr. Vili Nórára, Dr. Szabó Krisztiánra, Dr. Nemesvári Edinára, Dr. Magonyi Nórára, Jakab Szilviára és a

mindig lelkes szakdolgozókra. Ezúton is szeretném megköszönni az Ócsai Madárvárta Egyesület minden tagjának, a gyűűzőknek és az önkénteseknek, hogy annyi mindent tanulhattam tőlük és mellettem voltak a végeláthatatlan adatgyűűtés nehézségeiben. Külön köszönöm Piross Imre Sándornak, hogy a legjobb szoba- és kutatótársam volt és az MTA-PE Evolúciós Ökológia kutatócsoportnak, hogy türelemmel és mély együttérzéssel kísérték végig a fokozatszerzési folyamatot. Köszönöm Dr. Szöllősi Eszternek, Dr. Majoros Gábornak és mindazoknak a szakmai segítségét, akik bevezettek a vérparazita kutatás szövevényes világába. Köszönöm azoknak a kutatócsoportoknak és személyeknek, akik az ivarhatározós cikkemhez mintákat küldtek.

Végül, de nem utolsó sorban szeretném megköszönni a családomnak, hogy a kezdetektől támogatták azt a furcsa elképzelésem, hogy biológus szeretnék lenni és mindvégig kitartottak mellettem.

Kutatásaim finanszírozását az alábbi pályázatok tették lehetővé:

OTKA 108571

NTP-NFTÖ-16-0493

NKB (2012, 2014, 2015, 2016)