

DIPLOMAMUNKA

Szabó-Csonka Veronika

2022

Állatorvostudományi Egyetem
Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

**A kárpát-medencei parlagi sasok kelési diszperziójának ivar- és
denzitásfüggése**

**The effect of sex and local density on the natal dispersal of eastern
imperial eagles in the Carpathian Basin**

Készítette: Szabó-Csonka Veronika

Témavezető: Dr. Vili Nóra

egyetemi adjunktus

ÁTE, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Társtémavezető: Zsinka Bernadett

PhD-hallgató

ÁTE, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Budapest, 2022

Tartalomjegyzék

| | |
|--|----|
| 1. Rövidítések és idegen szavak jegyzéke | 3 |
| 2. Bevezetés..... | 4 |
| 2.1. A diszperzió jelensége és jelentősége..... | 4 |
| 2.2. A diszperziót befolyásoló tényezők | 4 |
| 2.3. A parlagi sas..... | 6 |
| 3. Célkitűzések | 8 |
| 4. Anyag és módszerek | 9 |
| 4.1. Mintavétel..... | 9 |
| 4.2. A tollak preparálása, DNS-kivonás..... | 10 |
| 4.3. Molekuláris ivarhatározás..... | 10 |
| 4.4. Egyedi azonosítás..... | 12 |
| 4.5. Az egyedi azonosítás ellenőrzése, markertesztelés..... | 14 |
| 4.6. Diszperziós távolságok és denzitás számolása, a territórium elhelyezkedésének meghatározása | 15 |
| 4.7. A diszperziót befolyásoló tényezők vizsgálata..... | 16 |
| 5. Eredmények | 17 |
| 5.1. Mintaelemszám és a markerkészlet tulajdonságai | 17 |
| 5.2. A markertesztelés és az egyedi azonosítás ellenőrzésének eredményei | 17 |
| 5.3. A két ivar diszperziós távolsága | 18 |
| 5.4. A territórium elhelyezkedése..... | 19 |
| 5.5. A denzitás és a diszperziós távolság kapcsolata..... | 20 |
| 5.6. A kelési és költési hely denzitásának viszonya | 23 |
| 6. Diskusszió | 24 |
| 7. Összefoglalás | 27 |
| 8. Summary | 28 |
| 9. Köszönetnyilvánítás..... | 29 |
| 10. Irodalomjegyzék | 30 |

1. Rövidítések és idegen szavak jegyzéke

Amplifikálás: DNS szakasz megsokszorozása

Anelláció: a PCR reakció egy szakasza, mely során a primerek a DNS-hez kötődnek

CHD-1 gén: a Chromodomain-Helicase DNS-kötő I fehérjét kódoló gén

DTT: 1,4-ditio-treitol

HWE: Hardy-Weinberg egyensúly

Lókusz: adott gén vagy DNS-szekvencia helye a kromoszómán

Mikroszatellita: egyedi azonosításra alkalmas genetikai marker, néhány (2-6) bázispárnyi DNS-szakasz ismétlődése

Multiplex PCR: több, különböző DNS-szakasz egyszerre történő felszaporítása több primerpár segítségével

NND: Nearest Neighbour Distance, a legközelebbi szomszédtól való távolság

PCR: Polymerase Chain Reaction, polimeráz-láncreakció

PI: Probability of Identity, annak a valószínűsége, hogy a vizsgálati populációból véletlenszerűen kiválasztott két egyed genotípusa megegyezik

PI_{sib}: PI abban az esetben, ha a populációban testvérek is találhatóak

Primer: rövid, egyszálú, lánckezdő DNS-szakasz, PCR során használják

Propagulum: terjedésre szolgáló képlet, pl. mag

SD: standard deviation, szórás

2. Bevezetés

2.1. A diszperzió jelensége és jelentősége

Az egyedek vagy propagulum olyan mozgását, amely génáramlást eredményezhet, diszperzióknak nevezzük [39]. A jelenség evolúciós és ökológiai szempontból is igen fontos, ugyanis hatással van az egyedek fitneszére, a populációk genetikai struktúrájára, dinamikájára és stabilitására [29, 42]. A diszperzió vizsgálata az alapvető ökológiai ismeretek gyarapítása mellett hatékony fajmegőrzési programok kialakítását is elősegítheti [41].

Az állatvilágban széles körben megfigyelhető a diszperzió, annak ellenére, hogy akár jelentős hátránnyal is járhat az energia- és időráfordítás, a lehetőségek hiánya és a különböző veszélyforrások miatt az egyedek számára [4]. Fontos azonban megjegyezni, hogy nem csak maga a mozgás és a szaporodásra alkalmas hely keresése költséges. A folyamat során nagy lehet a ragadozóknak való kitettség, és a letelepedést a rezidens fajtársak territóriumvédő viselkedése is akadályozhatja, amennyiben egyáltalán sikerül megfelelő területet találni [23]. A diszperzió azonban növelheti az utódok számát és túlélési esélyét azáltal, hogy hozzájárul a beltenyésztés elkerüléséhez [1], csökkentheti a rokonok közötti versengést, és lehetőséget nyújt a jobb minőségű élőhelyek megtalálására [23].

Diszperziókn belül megkülönböztetjük a születési diszperziót (natal dispersal), amely a születési hely és az első szaporodás helyszíne közötti mozgást jelenti, valamint az egyes reprodukciós helyszínek között történő szaporodási diszperziót (breeding dispersal) [39]. Madarak esetében a születési diszperzió helyett a kelési diszperzió kifejezést használjuk. Ragadozó madaraknál a folyamat négy szakaszra bontható: a kirepülést követő függetlenedési időszak során a madár távozik kelési helyéről (1), majd hosszabb területkereső vándorlásba kezd (2), ezután több ideiglenes territóriumot is kialakíthat (3), mielőtt végleg letelepedne leendő fészkelőhelyére (4) [41].

2.2. A diszperziót befolyásoló tényezők

Számos belső és külső tényező hatással lehet a diszperzióra. A belső tényezők közül igen fontos az ivar szerepe – a hím és nőstény egyedek gyakran eltérő távolságra keresnek párt a születési helyüktől, ezáltal csökkentve a beltenyésztés kockázatát [23, 47]. Ez összefügg a párzási rendszerrel és az utódgondozással, illetve azzal, hogy melyik szülő felelős a territórium védelméért, ugyanis ennek a szülőnek fontosabb nagyobb helyismerettel rendelkeznie, azaz érdemes lehet kevésbé eltávolodnia saját születési helyétől. Emlősök esetében, ahol anyai utódgondozás jellemző, inkább hím-eltolt diszperzió figyelhető meg, míg

a fiókákat gyakran együtt nevelő, monogám madaraknál általában a tojók tesznek meg nagyobb távolságot, mivel náluk gyakran a hím felelős a territórium védelméért [12]. A testméret és az étrend hatása szintén kimutatható, a nagyobb testtömegű és a ragadozó fajokra nagyobb diszperziós távolság jellemző [46]. A belső tényezők közé tartozhat továbbá az egyedek kondíciója, hiszen a rosszabb állapotban lévő állatoknak nehezebb lehet nagy távokat megtenni [29].

A diszperzió mértékét befolyásoló külső tényezők között említendő az élőhely típusa [21, 29], valamint madarak esetében a hőmérséklet is, ugyanis a kedvező légáramlatok hozzájárulhatnak nagyobb távolságok megtételéhez [29]. Számos fajnál megfigyelték továbbá a diszperzió pozitív vagy negatív denzitásfüggését [26]. A madarak körében előbbi, azaz, hogy nagyobb denzitás esetén jellemzően nagyobb mértékű a diszperzió, gyakrabban fordul elő, ugyanis a növekvő denzitás fokozott versengést eredményez a forrásokért [26, 29]. Bizonyos esetekben azonban fordított trendet figyelhetünk meg (negatív denzitásfüggés), főleg regenerálódó populációknál [42], mivel a fajtársak nagyobb abundanciája a szaporodásra alkalmas területeket is jelezheti [10].

Nem könnyű általános következtetéseket levonni a diszperzió működésével kapcsolatban, ugyanis vizsgálatakor nemcsak rengeteg potenciális befolyásoló tényezőt kell figyelembe venni, hanem ezek interakcióját is – az egyes fenotípusok másképp reagálhatnak a különböző környezeti hatásokra [42], különösen az ivar tekintetében [41]. A táplálék elérhetősége például más mértékben hatott a gatyáskuvik (*Aegolius funereus*) hímekre és tojókra [22], héjában (*Accipiter gentilis*) csak a hímek [6], vörös vércsében (*Falco tinnunculus*) pedig csak a tojók diszperziójára volt szignifikáns hatással [49]. Megfigyelték továbbá, hogy a territórium védelméért nagyobb mértékben felelős ivar, azaz a hímek diszperziós távolságára kisebb hatással lehet a fajtársak jelenléte és az ebből következő versengés a forrásokért, Serrano és munkatársai vizsgálatában magas fajtárs abundancia mellett is a fehérkarmú vércse (*Falco neumanni*) tojók messzebbre diszpergáltak a hímeknél [43]. Ugyanezt figyelték meg barna kánya (*Milvus migrans*) esetében, azzal kiegészítve, hogy a szaporodási siker nagyobb volt kisebb kelési diszperziójú hímeknél, míg a diszperzió távolsága a tojók szaporodási sikerét közvetlenül nem befolyásolta, azonban a nagyobb távolságot megtevő tojók tapasztaltabb hímekkel tudtak párosodni [12]. Serrano és munkatársai egy másik vizsgálatban pedig döggeszélyű (*Neophron percnopterus*) hímek diszperziós távolságában megnyilvánuló, nagyobb érzékenységet mutatták ki a szociális környezetre, azaz a fajtársak jelenlétére [42].

Összegezve tehát a két ivar fitnessét a kelési diszperzió eltérő szaporodási stratégiájuk fényében befolyásolhatja [7, 12].

2.3. A parlagi sas

Rengeteg kutatás foglalkozik a ragadozó madarak ökológiájával, nemcsak népszerűségük miatt, hanem mert sokan közülük veszélyeztetettek, és zászlóshajó fajokként környezetük működéséről is információval szolgálhatnak [41], a fajvédelmi programok keretei között pedig lehetőség nyílik a populációk átfogó vizsgálatára. Bár számos kutatás irányult már különböző ragadozó madarak diszperziójára [7, 14, 24, 31, 32, 34, 51], a parlagi sas (*Aquila heliaca*) esetében a jelenséggel kapcsolatban még sok a megválaszolatlan kérdés.

A parlagi sas Eurázsia erdős sztyepp zónájában előforduló ragadozó madár [19]. Nagytermetű, testhossza 72-84 cm, szárnyfesztávolsága 180-215 cm [30]. A parlagi sasoknál kismértékű ivari dimorfizmus figyelhető meg. A tojók kissé testesebbek, 3,2-4,5 kg-ot is nyomhatnak, míg a hímek átlagos testtömege 2,5-2,7 kg.

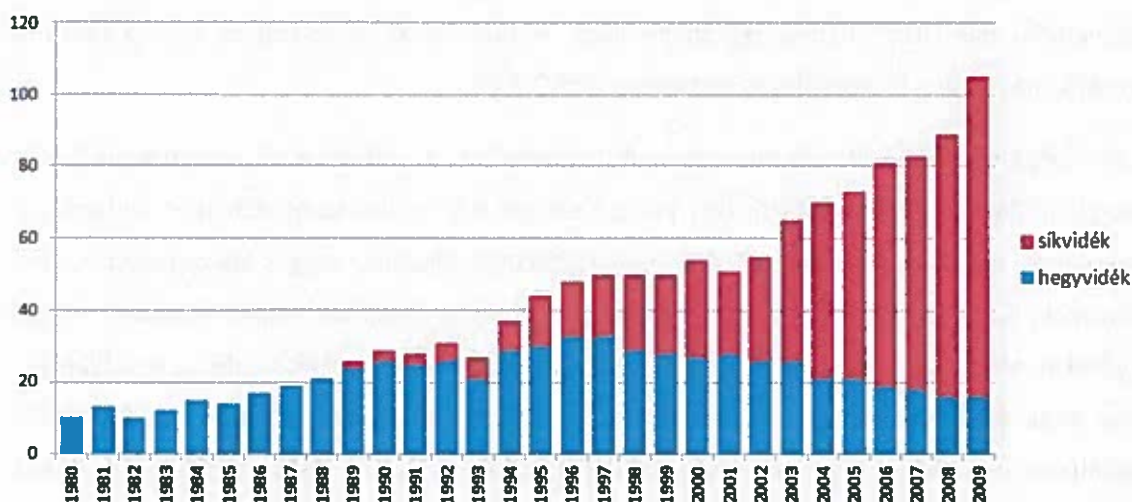
Szociálisan és genetikailag is monogámnak tekinthetőek, és párjukon túl territóriumukhoz is nagyfokú hűséget mutatnak [40]. Egy parlagi sas pár egy territóriumot akár több évtizedig is használhat, melyen belül több váltófészket is építhetnek, általában magas fák csúcsára, zavaró tényezőktől minél távolabb [30]. Márciusban lerakják általában kettő, időnként három tojásukat, melyeket a tojó költ ki. A fiókák kikelése után védelmezésük szintén a tojó feladata, míg párja felel a territórium védelméért és az élelem kereséséért. Később mindkét szülő táplálja az utódokat, elsősorban mezei nyúllal, fácánnal és egyéb madarakkal [20]. A fiókák csak ősszel repülnek ki véglegesen, majd 3-5 év kóborlás után raknak először tojást [25].

A parlagi sasnak Oroszországon és Kazahsztánon kívüli jelentős populációja a Kárpát-medencében és környékén található, költ Magyarországon, Ausztriában, Romániában, Szlovákiában, Bulgáriában és Macedóniában is [19]. Az európai parlagi sasok több, mint 60%-a hazánkban fészkel [50]. Magyarországon fokozottan védett faj, a Természetvédelmi Világszövetség (IUCN) vörös listáján a sebezhető kategóriába tartozik (BirdLife International, 2019). Jelenlegi felnőtt állománya 2500 – 10 000 egyedre becsült, ez azonban hanyatló trendet mutat.

Vadászat, mérgezések és mezőgazdasági tevékenységek következtében a hazai állomány az 1970-es évek végére – 1980-as évek elejére a faj hazai történelmének minimumára, 10-15 költőpárra csökkent, melyek az Északi-középhegység erdeibe húzódtak vissza [1]. A populáció mérete ezután növekedésnek indult a Magyar Madártani és Természetvédelmi

Egyesület monitorozási és védelmi programjának köszönhetően, és az 1990-es években már számos korábbi síkvidéki költőterületet újra benépesítettek a parlagi sasok [2]. A 2021-es saszemle során már 550-578 egyeddel sikerült megfigyelni Magyarországon (mme.hu), a hazai állomány jelenleg 330 költőpárra becsülhető. A kedvező populációs trend és a növekvő produktivitás [19] ellenére komoly fenyegetést jelentenek számukra az illegális mérgezések, a távvezetékeknek történő ütközés miatti áramütések [8], valamint a vadászat, a gázolások, az élőhelyek elvesztése és az emberi zavarás.

Annak ellenére, hogy a populáció kis egyedszámról indult gyors növekedésnek, az ilyen esetben várható magas beltenyésztettséget ezidáig nem mutattak ki. Ez amellet, hogy a populációba kívülről is érkehetnek egyedek, valamilyen rokonelkerülési mechanizmus, például ivarfüggő kelési diszperzió meglétére engedhet következtetni.



1. ábra. Kárpát-medencei parlagi sas költőpárok száma, illetve fészkeik elhelyezkedése az 1980-2009-es időszakban (Horváth et al. 2011 alapján).

A kárpát-medencei parlagi sasok kelési diszperziójával korábban Papp Rita (2013) foglalkozott a szakdolgozatában, és kis mintás kutatással vizsgálta a territóriumok korának, helyének, helyzetének, az egyedek rokonsági fokának és ivarának kelési diszperzióra gyakorolt hatását. Ez alapján a kelési és a fészkelőhely közötti távolság a tojók esetében nagyobbak bizonyult, és a fiókakori territórium helyzetének befolyása is valószínűsíthető, azonban a jelenséget érdemes tovább vizsgálni, lehetőség szerint nagyobb mintaelemszámmal.

3. Célkitűzések

Kutatásunkban azt vizsgáltuk, milyen hatással van a kárpát-medencei parlagi sasok kelési diszperziójára az ivar és a territórium helyzete. Célunk volt a 2011-2016 között kikelt fiókák kelési diszperziós távolságát megállapítani, melyet fióka- és költőkorban gyűjtött tollminták genotípusának meghatározásán alapuló egyedi azonosítással hajtottunk végre, azon fészekkoordináták ismeretében, ahonnan a minták származtak. Az azonosításhoz használt, parlagi sasoknál eddig nem alkalmazott lókuszkok esetén markertesztelést végeztünk.

A populáció diszperziós mintázatának alaposabb megismerése érdekében vizsgálni terveztük a diszperzió távolságának kapcsolatát az ivarral, a territórium sík- vagy hegyvidéki elhelyezkedésével, valamint a kelési és a költési hely körüli lokális denzitással.

4. Anyag és módszerek

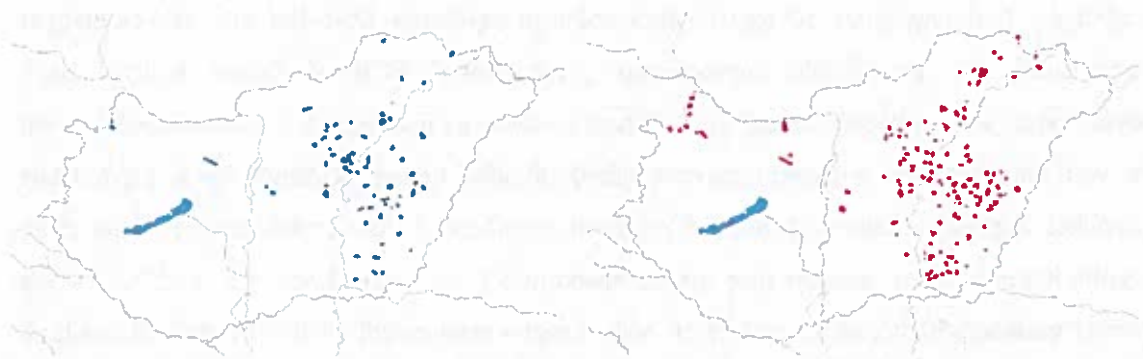
4.1. Mintavétel

A kárpát-medencei parlagi sas populációból származó egyedeket vizsgáltunk, melyek egyedi azonosítását fióka- és felnőttkorban gyűjtött tollakból végeztük el. Ezeket elsősorban a hazai állomány monitorozását végző Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület Parlagisas-védelmi Munkacsoportja és az érintett nemzeti parkok munkatársai gyűjtötték, 2011 és 2016 között az illegális mérgezések visszaszorítására irányuló HELICON Life (LIFE10NAT/HU/019), illetve 2017 és 2019 között a parlagi sasok ember okozta elhullása ellen küzdő PannonEagle Life (LIFE15 NAT/HU000902) projekt keretei között. Mivel a fiatal parlagi sasok első költése nagyjából három-négy éves korukra tehető, a fiókák közül a 2011 és 2016 között kelt egyedek mintáit hasonlítottuk össze azon költő madarak genotípusával, amelyeket az először 2014-ben vagy az ezt követő években azonosítottunk.

A mintavétel fiókák esetében tokos hónalj tollak tépését jelentette, mely a vizsgálati évek júniusában, az éves gyűrűzés során történt. A tollak alkoholos fiolákba kerültek, majd egyedi azonosítót rendeltek hozzájuk, és a mintákat a preparálásig $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os hűtőben tároltuk. Rögzítésre kerültek továbbá a fiókák fészkeinek földrajzi koordinátái is.

Nagytestű ragadozómadarak röpképes egyedeit igen nehéz befogni, ezért a költő madarak esetében egy nem-invazív mintavételi módszert, vedlett tollak gyűjtését alkalmazták. Ennek során nehézséget jelenthet annak megállapítása, hogy a rezidens vagy a territóriumon kóborló egyedektől származik a minta, ám mivel a költőpárok a fiókák kirepüléséig fokozottan territoriális viselkedést mutatnak, ezen időszakban a fészkek és a kiülőfák alól összeszedett tollak nagy valószínűséggel hozzájuk tartoznak. Kizárható továbbá az is, hogy a minták korábbi évekből maradtak hátra, mivel a vedlési időszakot követő meleg és párás időben a tollak erőteljesen degradálódnak [50]. Egy territóriumon belül a pár mindkét tagjának azonosítása céljából több toll gyűjtése is történt. Ez amiatt különösen fontos, hogy a hímek kevesebbet tartózkodnak a fészkek közelében, így tollaik megtalálásának valószínűsége kisebb (Horváth M. saját megfigyelései) [27]. A minták 90%-ban a fészkek 100 méteres körzetéből, 10%-ban pedig a kiülőfák alól származtak, és a begyűjtést követően zárható zacskóba kerültek, majd preparálásukig száraz, sötét helyen tároltuk őket. A fészkek földrajzi koordinátáin kívül a költő madarak tollazat alapján becsült kora is fel lett jegyezve, amennyiben megfigyelték a költő madarakat is. Legtöbb esetben a becsült kor a fészkek rendszeres ellenőrzését végző, helyi természetvédelmi őr jóvoltából állt rendelkezésünkre.

A hazai fészkelőterületek, ahonnan a tollak származnak, a 2. ábrán láthatóak. Magyarországon kívül Ausztriából, Csehországból és Szlovákiából származó, a LIFE projektekben közreműködő külföldi partnerek által gyűjtött mintákat is feldolgoztunk, ezekhez nagyrészt nem volt elérhető földrajzi koordináta.



2. ábra. A gyűjtött mintákhoz tartozó parlagi sasok territóriumai Magyarországon. Bal oldali térkép: hímek. Jobb oldali térkép: tojók. (Forrás: Dr. Horváth Márton)

4.2. A tollak preparálása, DNS-kivonás

A fiókák tollaiból steril szikepengével kipreparáltuk a csévében található véreret és kötőszövetet, majd 20 percig hagytuk száradni, hogy a tároláshoz használt alkohol elpárologhasson. A költő madarak tollaiból azok etanolos fertőtlenítését követően a felső köldök részén található beszáradt vérrögöt vágtuk ki [50], melyben elegendő mennyiségű DNS található a madarak sejtmagot tartalmazó vörösvérsejtjei miatt. A DNS-izolálásig a kivágott darabokat $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on tároltuk.

Az izolálást kereskedelmi DNS-kivonó kitek (Genomic Tissue Kit – Geneaid Biotech Ltd. NucleoSpin Tissue – Macherey-Nagel GmbH & Co., E.Z.N.A. Tissue – Omega Bio-tek Inc.) segítségével végeztük, a gyártó protokollját követve. A tollakhoz DTT-t (1,4-ditio-treitol) adtunk a keratin gyorsabb emésztése végett [52], az izolátumok tárolása pedig $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on történt.

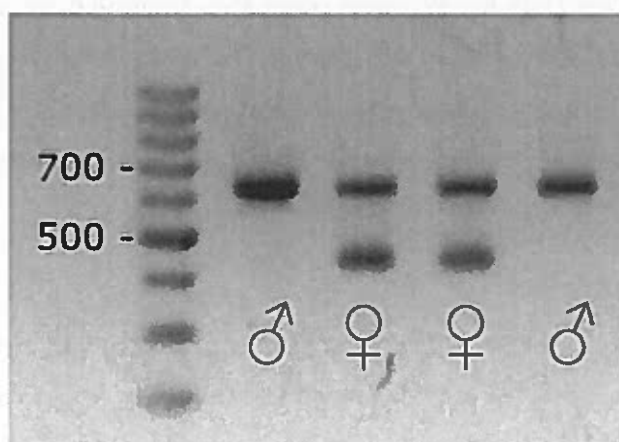
4.3. Molekuláris ivarhatározás

A madaragnál a hímek képviselik a homogametikus ivart ZZ kromoszómáikkal, míg a ZW ivari kromoszómákkal rendelkező tojók heterogametikusak. Bizonyos génszakaszok hossza a két kromoszómán eltér, ami lehetővé teszi a molekuláris ivarhatározást. Ilyen polimorfizmust mutat például a CHD-1 gén is. Az általunk használt primerek, az F2250/R2787 [13] és az

i16F/i16R [45] ezen génnek a W kromoszómán 450, a Z-n primertől függően 600-700 bázispár hosszú szakaszát amplifikálják a PCR-reakciók során.

A PCR-hez 1 μ l forward és 1 μ l reverz primerből, 0,065 μ l DreamTaq polimerázból (Fermentas), 1,7 μ l 10X DreamTaq Green pufferből (Fermentas), 0,65 μ l 25 mM $MgCl_2$ -ből (Thermo Scientific), 0,65 μ l 2 mM dNTP mixből (Thermo Scientific), 8 μ l nukleázmentes vízből és 4 μ l nagyjából 50 ng/ μ l koncentrációjú emésztett DNS-ből álló reakcióelegyet használtunk. Az amplifikálás úgynevezett „Touchdown” PCR-rel történt, mellyel nagy szenzitivitás és specificitás érhető el. A folyamat során az anelláció kezdeti hőmérséklete 60 °C volt, ami magasabb a primer szekvenciájának olvadási hőmérsékleténél, így az aspecifikus termékek képződése elhanyagolható. Ezután ciklusonkénti 1 °C-os csökkenéssel értük el az ideális hőmérsékletet, melyen már sokkal hatékonyabb az amplifikáció. Ez a 2250/2787-es primer esetében 50 °C, az i16-nál 52 °C volt. Ezzel a módszerrel tehát azt tudtuk biztosítani, hogy kezdetben lehetőleg csak a specifikus termékek szaporodjanak fel, és később ezek olyan mértékben sokszorozódnak, hogy az esetleges aspecifikus termékek ne zavarják az eredmények értékelését.

A reakció elvégzése után a felszaporított PCR-termékek agaróz gélelektroforézisével határoztuk meg az ivart. Ennek során 100 V feszültség mellett, 45 percen át futtatuk a termékeket az Eco Safe festékkel (Pacific Image Electronics Co., Ltd) megfestett, 2%-os agaróz gélen, majd a gél UV fényel világítottuk meg, ezzel láthatóvá téve a DNS-szakaszokat. A megvilágított PCR-termékek közül a homogametikus (ZZ) ivar, azaz a hímek esetében csak hosszú, míg a heterogametikus (ZW) tojóknál kétféle, hosszabb és rövidebb szakaszokat láthattunk (3. ábra).



3. ábra. A molekuláris ivarhatározás eredménye gélen.

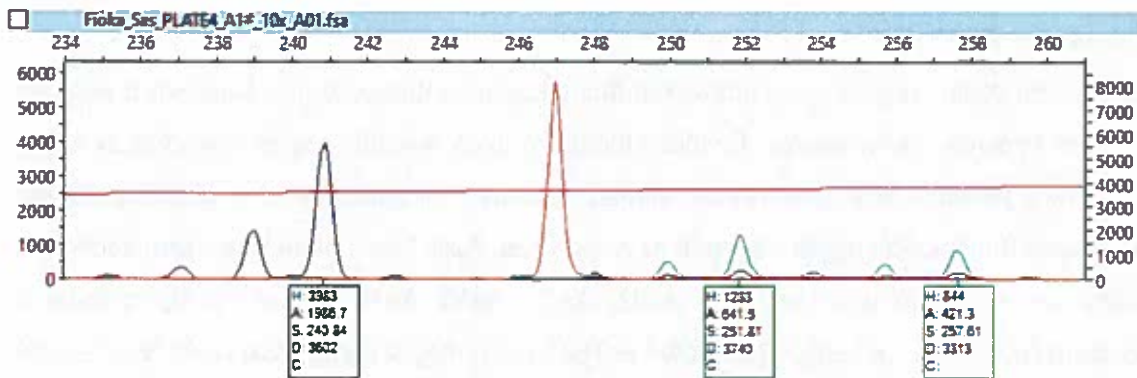
4.4. Egyedi azonosítás

Egyes nem kódoló régiók, így a mikroszatellita lókuszok polimorfizmusa lehetőséget nyújt az egyedek genetikai azonosítására. Ez több különböző ilyen variábilis régiót vizsgálva, az egyes egyedekre jellemző allélkombinációk alapján történik. Vizsgálatunk első fázisában kilenc mikroszatellita lókusz alapján végeztük az azonosítást. Ezek közül dinukleotid ismétlődésű az ibériai sasra (*Aquila adalberti*) leírt Aa02, Aa35, Aa36, Aa39 és Aa43 [28], valamint a rétisasra (*Haliaeetus albicilla*) leírt Hal04 és Hal10 [16], míg a parlagi sasra leírt IEAAAG09 és IEAAAG11 [5] tetranukleotid lókuszok.

Az Aa02-es lókusz kivételével multiplex PCR-eket alkalmaztunk, azaz az Aa35-Aa43, Aa36-Aa39, G09-G11, Hal04-Hal10 lókuszokat páronként amplifikáltuk. Reakcióelegyünk a következőket tartalmazta: 1 µl forward és 1 µl reverz primer, 2 µl 5 x FIREPol Master Mix (Solis BioDyne), 8 µl nukleázmentes víz és 4 µl nagyjából 50 ng/µl koncentrációjú DNS-oldat. A Hal04-Hal10 lókuszpár esetén „Touchdown” szakasz nélkül végeztünk PCR-t, a többi lókusznál a program tartalmazta ezt a szakaszt is. A „Touchdown” ciklusok során az anelláció kezdeti hőmérséklete 66°C volt, mely az Aa02 lókusz, az Aa35-Aa43, Aa36-Aa39 párok esetén 50 °C-ig, a G04-G11 lókuszpár esetében 60 °C-ig csökkent, ciklusonként 1 °C-kal.

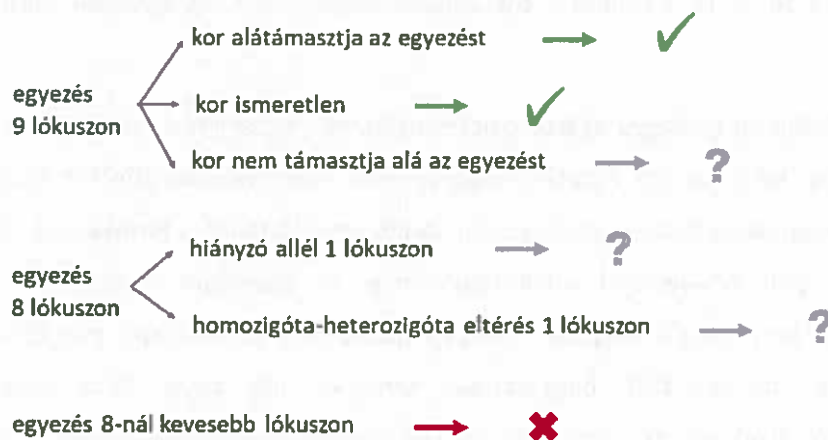
Az amplifikálás sikerességét agaróz gélelektroforézis segítségével ellenőriztük, mintánként és lókuszonként legalább egy futtatást végezve. Eco Safe festékkel (Pacific Image Electronics Co., Ltd) megfestett, 2%-os agaróz gélen, 30 percen át futtatuk a termékeket 100 V feszültség mellett. A gél UV-fénnyel világítottuk meg, és fényképet készítettünk róla, aminek segítségével meg tudtuk állapítani, ha egy minta nem tartalmazott megfelelő mennyiségű DNS-t, vagy ha egy PCR nagymértékű párolgás vagy egyéb hiba miatt nem sikerült megfelelően. Ezekben az esetekben az UV-fénnyel történő megvilágítás során az adott lókuszra jellemző allélok nem voltak megfigyelhetőek, a PCR-t ilyenkor megismételtük.

Az allélok méretének meghatározására szolgáló kapilláris-gélelektroforézist ABI 3130 típusú szekvenátor segítségével végezték a Magyar Természettudományi Múzeum Molekuláris Taxonómiai Laboratóriumának, valamint a Biomi Kft. DNS Laboratóriumának munkatársai. Peak Scanner 1.0 (Applied Biosystems) szoftver segítségével olvastuk le az allélok hosszát, melyeket a szoftver adott hosszúságú, jelölt markerekhez (GS500LIZ) viszonyítva számolt ki (4. ábra). A genotipizálási hibák kizárására, illetve az esetleges null-allélok jelenlétének ellenőrzésére a Micro-Checker 2.2.3. [48] programot használtuk.



4. ábra. Allélhosszak leolvasása Peak Scannerben.

A leolvasásokat MS Excelben rögzítettük. A fiókák és költő egyedek DNS-profiljának összevetését, valamint a markerkészlet további tulajdonságainak vizsgálatát a GenAIEx 6.502 [36] Excel makró segítségével végeztük. A program a genotípusokat összevetve megállapítja az egyezést a lókuszokon, így az azonos allélkészlettel rendelkező fiókák és költő madarak beazonosíthatóak. Az egyezést legalább nyolc allélpár azonossága és a terepi adatok alapján fogadtuk el, az 5. ábrán láthatóak szerint.



5. ábra. Az egyezés elfogadásának feltételei. ✓: biztos egyezés. ?: bizonytalan egyezés. X: egyezés elvetése.

A markerek erejének tesztelése végett GenAIEx-szel kiszámoltuk a Probability of Identity (PI) értékét, azaz annak valószínűségét, hogy a mintából véletlenszerűen kiválasztott két egyed többlókuszos genotípusa megegyezik. Mivel a vizsgálati populációban azonos szülőktől származó egyedek is előfordultak, a testvérek jelenlétét figyelembe vevő változatot használtuk (PI_{sib}). Kiszámoltuk továbbá, fennáll-e a Hardy-Weinberg egyensúly (HWE) az

egyes lókuszokra, azaz egyezik-e két allél gyakorisága azzal, ami egyensúlyi populációban lenne megfigyelhető. Az ettől való eltérések segítségével detektálhatóak az allélkiesések.

4.5. Az egyedi azonosítás ellenőrzése, markertesztelés

A bizonytalan egyezések ellenőrzése, valamint a biztos egyezések megerősítése végett további mikroszatellita lókuszokon is megvizsgáltuk a genotípusok azonosságát. Ehhez először új markereket teszteltünk: egyrészt az ibériai sasra (*Aquila adalberti*) leírt Aa49, Aa53 és Aa56 lókuszokat [28], másrészt a szintén az *Aquila* nemzetségbe tartozó japán szirti sasra (*Aquila chrysaetos japonica*) publikált AQJ71, AQJ72, AQJ79, AQJ84, AQJ88, AQJ91, AQJ118 és AQJ120 [33] markereket.

A markertesztelés során az állományon belüli variancia feltérképezése végett olyan madarak mintáit használtuk, melyek közeli rokonsága a korábban említett 9 lókusz alapján nem volt valószínű. Az amplifikálásnál kétféle megközelítést alkalmaztunk. Az Aa49 és Aa53 markereknél a forward primer a korábban használtakkal megegyezően már tartalmazta a fluoreszcens jelölést. A többi marker esetén viszont jelöletlen lókuszspecifikus forward primerrel és FAM fluoreszcens festésű, Tail A univerzális primerrel [3] dolgoztunk. Utóbbi módszer lényege, hogy PCR során az első ciklusokban a sokszorozandó DNS-szakaszhoz specifikusan kapcsolódó primer használata a domináns, majd ennek mennyiségének csökkenésével kerül sorra a fluoreszcens primer, mely átmenetet az anelláció hőmérsékletének csökkenése is segíti. Ezen módszer költséghatékonyabb a közvetlenül jelölt lókuszspecifikus primerek alkalmazásánál.

A tesztelt markerek közül a dinukleotid ismétlődésű Aa49-et, Aa53-at, Aa56-ot és AQJ84-et, valamint a trinukleotid ismétlődésű AQJ79-et és AQJ120-at vettük be az egyezések ellenőrzésére szolgáló markerkészletbe.

Az Aa49 és Aa53 lókusznál multiplex PCR-t alkalmaztunk az alábbiakat tartalmazó reakcióelegy felhasználásával: 1 µl forward és 1 µl reverz primer, 2 µl 5 x FIREPol Master Mix (Solis BioDyne), 8 µl nukleázmentes víz és 4 µl nagyjából 50 ng/µl koncentrációjú DNS-oldat. Az Aa56, AQJ79, AQJ84 és AQJ120 lókuszok esetén a fenti PCR-rel megegyező reakcióelegyet használtunk, annyi különbséggel, hogy a primer mix a 0,5 µl reverz primer mellett 0,25 µl forward és 0,25 µl FAM Tail A primert tartalmazott.

Az Aa49 és Aa53 lókuszok esetén azt a korábban ismeretett multiplex PCR programot alkalmaztuk, amit a többi ibériai sasra leírt lókusznál is. Az Aa56 lókusz amplifikálása során,

a „Touchdown” szakaszban 66 °C-os kezdeti anellációs hőmérsékletéről ciklusonként 1 °C-kal 55 °C-ra csökkent, amit további 15 55 °C-os és 15 63 °C-os anellációs hőmérsékletű ciklus követett. Az AQJ79, AQJ84 és AQJ120 lókuszoknál hasonló programot alkalmaztunk azzal az eltéréssel, hogy a „Touchdown” szakaszban az anelláció hőmérséklete 65 °C-ról 53 °C-ra csökkent, és a következő 15 ciklusban is 53 °C-on zajlott ez a szakasz.

A kapilláris-gélelektroforézist az új lókuszok esetén is a Biomi Kft. DNS Laboratóriumának munkatársai végezték, de gépcsere miatt egy ABI 3500 típusú szekvenátor segítségével. Mivel az ezen szekvenátor által előállított adatok értelmezése PeakScanner szoftverrel nem lehetséges, ebben az esetben az allélok hosszát OSIRIS 2.16 szoftver [35] segítségével olvastuk le. Ezeket a szoftver a korábban említett, adott hosszúságú, jelölt markerhez (GS500LIZ) viszonyítva számolta ki. Az összehasonlíthatóság érdekében az elektroforézis számos mintán az ABI 3130 és az ABI 3500 szekvenátor alkalmazásával is megtörtént.

MS Excelben rögzítettük a leolvasásokat és vetettük össze az egyezéseket, a PI_{sib} értéket és a Hardy-Weinberg egyensúlyt a GenAlEx makróval számoltuk ki. Az AQJ79 és AQJ120 lókuszok a futások során nem működtek konzisztensen, vagy csak igen alacsony jelerősséggel, így az egyezések ellenőrzését elsősorban az Aa49, Aa53, Aa56 és AQJ84 lókuszok alléljainak alapján végeztük. Amennyiben ezeken a fióka- és felnőttkori minták alléljai között nem találtunk olyan eltérést, ami nem genotipizálási hibából eredhetett, az egyezéseket elfogadtuk.

4.6. Diszperziós távolságok és denzitás számolása, a territórium elhelyezkedésének meghatározása

A kelési és költési hely közötti geodézikus távolságot QGIS 3.20.3 szoftver [37] és a Shape Tools 3.4.1 modul [17] segítségével számoltuk ki. A fészkek koordinátái WGS84 (World Geodetic System) szerint álltak rendelkezésünkre.

A lokális denzitást, azaz egy adott költőhely körüli fészeksűrűséget az alábbi képlet alapján

határoztuk meg: $\frac{\sum_{i=1}^N \frac{1}{D_i}}{N}$, ahol N az azévi összes fészkek száma, D_i az i-edik fészkek távolsága a vizsgált fészektől. A fészkek közötti távolságok kiszámolását QGIS programmal végeztük.

A territórium elhelyezkedését szintén QGIS segítségével vizsgáltuk. Ennek során a fészekkoordinátákat domborzati térképre helyezve állapítottuk meg, hogy a fészkek sík- vagy hegyvidéki területen található.

4.7. A diszperziót befolyásoló tényezők vizsgálata

A két ivar diszperziós távolságának összehasonlítását Brunner-Munzel próbával végeztük, mely a változók eloszlásának különbözősége esetén is alkalmazható rangpróba. A teszt nullhipotézise a sztochasztikus homogenitás megléte. Ez azt jelenti, hogy az egyik csoportból (X_j) az adatok bármelyikét kiválasztva ez az adat ugyanolyan valószínűséggel lesz egy, a teljes populációból (X) véletlenszerűen kiválasztott adatnál kisebb, mint nagyobb, azaz $P_j = 0,5$ az alábbi képlet alapján:

$$P_j = P(X_j > X) + 0,5 * P(X_j = X)$$

A diszperziós távolság és a kelési, valamint költési denzitás közötti összefüggést korrelációval (Kendall-féle tau) vizsgáltuk. Annak vizsgálatára, hogy az egyes egyedek a kelési és költési helyén szignifikánsan különbözött-e a denzitás, páros t-próbát alkalmaztunk.

Az adatok függetlensége érdekében az elemzések során a testvérpárok esetén csak az egyik tag adatait használtuk fel. Ezt minden lehetséges kombinációban (32 féle) végre tudtuk hajtani, és ezáltal egy pontosabb képet kaphattunk az egyes minták kihagyásának a tesztek eredményére gyakorolt hatásáról. Az elemzéseket az R 4.0.2 szoftverrel végeztük [38], szignifikáns értékek minden esetben a $p < 0,05$ értéket fogadtuk el.

5. Eredmények

5.1. Mintaelemszám és a markerkészlet tulajdonságai

A 2011 és 2016 közötti időszakból 543 fióka tollmintáit tudtuk vizsgálni, melyből 273 hím, 270 tojó volt. A 2014 és 2019 közötti időszakból 87 hím, 218 tojó, összesen 305 költő madár mintáit dolgoztuk fel. Fiókák esetében az ivararány 1:1 volt, a költő hímek tojókhoz viszonyított aránya azonban csak 1:2,5. A magyarországi mintákon kívül Ausztriából 14 felnőtt és 5 fióka, Csehországból 16 felnőtt és 10 fióka, Szlovákiából 51 felnőtt madár mintája származott.

471 fióka, közöttük 229 hím és 242 tojó esetében tudtuk megállapítani az allélhosszakat legalább nyolc lókuszra, költő madaraknál pedig 280 egyed, 79 hím és 201 tojó esetében. Egyezési feltételeink alapján 44 egyedet, 13 hímét és 31 tojót azonosítottunk be fióka és költő korában is. Ezek közül biztos egyezést 37 egyed, közöttük 11 hím és 26 tojó, bizonytalan egyezést 2 hím és 5 tojó, összesen 7 madár esetében állapítottunk meg.

Az egyedi azonosítás első körében használt markerkészlet mikroszatellita lókuszainak allélszámait, várt és megfigyelt heterozigócia fokait az 1. táblázat foglalja össze. A PI_{sib} -érték $5,8 \cdot 10^{-4}$ volt. A Hardy-Weinberg egyensúlytól való szignifikáns eltérést az Aa36 lókusz esetében figyeltünk meg ($p < 0,01$), amit a Micro-Checker eredményeivel összevetve valószínűleg a nullallélek jelenléte magyaráz.

1. táblázat. A vizsgált mikroszatellita lókuszok allélszámai (Na), várt (He) és megfigyelt (Ho) heterozigócia fokai.

| lókuszt | Aa02 | Aa35 | Aa36 | Aa39 | Aa43 | G09 | G11 | Ha104 | Ha110 |
|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Na | 6 | 9 | 6 | 7 | 8 | 4 | 5 | 5 | 5 |
| He | 0,760 | 0,818 | 0,763 | 0,758 | 0,517 | 0,572 | 0,703 | 0,720 | 0,601 |
| Ho | 0,823 | 0,798 | 0,667 | 0,805 | 0,493 | 0,555 | 0,708 | 0,758 | 0,623 |

5.2. A markertesztelés és az egyedi azonosítás ellenőrzésének eredményei

Az azonosítás ellenőrzésére szolgáló markerkészlet tesztelése során alkalmazott mintaszámokat és az egyes lókuszokhoz tartozó allélszámokat a 2. táblázat foglalja össze. A tesztelt markerek közül az AQJ79, AQJ84, AQJ91, AQJ120, Aa49, Aa53 és Aa56 lókuszok esetén figyeltünk meg a hatékony egyedi azonosításra alkalmas polimorfizmust, azaz legalább három allélt. Mivel az AQJ91 esetében számos, nehezen értelmezhető jelet is kaptunk, az ellenőrzésbe ezt a lókuszt nem vettük be.

2. táblázat. Az egyezések ellenőrzésére használt lókuszok tesztelése során alkalmazott minták és a megfigyelt allélok száma. Sárgával kiemelve: ellenőrzésre kiválasztott lókuszok.

| | AQJ71 | AQJ72 | AQJ79 | AQJ84 | AQJ88 | AQJ91 | AQJ118 | AQJ120 | Aa49 | Aa53 | Aa56 |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|------|------|------|
| minta | 8 | 4 | 4 | 8 | 8 | 8 | 4 | 4 | 10 | 10 | 8 |
| allél | 2 | 1 | 7 | 3 | 2 | 3 | 1 | 4 | 4 | 4 | 3 |

Az új markerkészletet az egyező mintákra alkalmazva az AQJ79 és AQJ120 lókuszok nem működtek konzisztensen, vagy csak igen alacsony jelerősséggel, a többi esetén ilyen problémát nem tapasztaltunk. A megbízhatóan működő lókuszok bevonásával kiszámolt PI_{sib} -érték $7,3 \cdot 10^{-5}$ -nek adódott. A Hardy-Weinberg egyensúlytól való szignifikáns eltérést nem tapasztaltunk ezen lókuszok esetében sem.

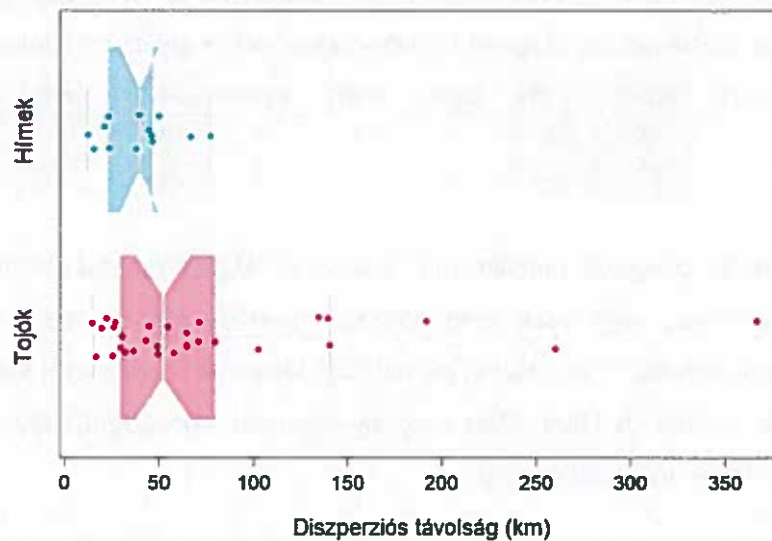
Az azonosítás ellenőrzését a 44 egyezésből 41 esetben tudtuk elvégezni, melyek közül csak egy mintánál figyeltünk meg eltérést a fióka- és felnőttkori allélok között a vizsgált lókuszok egyikén. Ez az eltérés genotipizálási hibának betudható, mivel homozigóta-heterozigóta különbség volt, amit allélkiesés is okozhatott. Ennek fényében az egyezést egyik esetben sem vetettük el, és a további elemzéseket a korábbi bizonytalan egyezések bevonásával végeztük.

5.3. A két ivar diszperziós távolsága

A diszperziós távolság mediánja hímek esetében 38,99 km-nek (SD 19,50 km), tojóknál 51,99 km-nek (SD 78,22 km) adódott a teljes adatsort nézve (N = 44). A teljes adatsorra, valamint a csak biztos egyezésekre (N = 37) számolt további leíró statisztikákat a 3. táblázat szemlélteti.

3. táblázat. A diszperziós távolságok leíró statisztikái a két ivarban (km) az összes és a biztos egyezések esetén.

| | | Minimum | Alsó kvartilis | Medián | Átlag | Felső kvartilis | Maximum | Szórás |
|----------------|-------|---------|----------------|--------|-------|-----------------|---------|--------|
| Összes egyezés | Hímek | 11,93 | 22,64 | 38,99 | 38,30 | 46,02 | 76,79 | 19,50 |
| | Tojók | 14,97 | 29,54 | 51,99 | 77,61 | 77,57 | 366,88 | 78,22 |
| Biztos egyezés | Hímek | 11,93 | 21,54 | 37,48 | 33,78 | 44,78 | 66,23 | 16,52 |
| | Tojók | 14,97 | 29,28 | 48,67 | 64,62 | 70,56 | 260,34 | 55,04 |



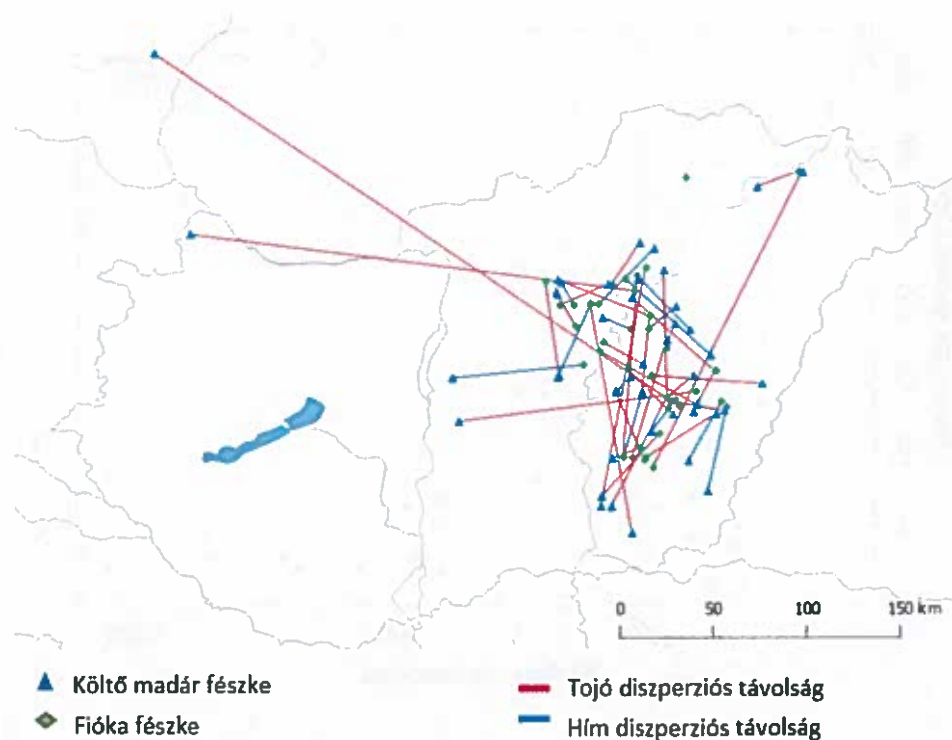
6. ábra. A hímek és a tojók diszperziós távolságának szóródási és boxplot ábrája minden egyezés figyelembevételével.

A 6. ábrán tojók esetében a diszperziós távolságok nagyobb szórását figyelhetjük meg, és jellemzőbbek a nagyobb értékek. Az adatok normális eloszlása a boxplot ábrák alapján erősen vitatható.

Az összes egyezés közül a testvérpárok egyik tagjának kizárásával végzett Brunner-Munzel tesztek során a hímek diszperziós távolsága kisebbnek bizonyult a tojókénál ($P_j < 0,5$ mindegyik kombinációban), az esetek 43,75%-ában (14 eset a lehetséges 32-ből) szignifikánsan.

5.4. A territórium elhelyezkedése

A territórium elhelyezkedésének befolyásoló hatását nem tudtuk érdemben vizsgálni, ugyanis a 44-ből 43 fióka síkvidéken található fészkekben kelt ki, és a költő madarak egy kivétellel szintén mind síkvidéken fészkeltek (7. ábra).



7. ábra. A vizsgált egyedek fészkelőhelyének és diszperziós távolságának ábrázolása. Zöld rombusz: fióka fészkek. Kék háromszög: költő madár fészke. Vonalak: diszperziós távolság (kék: hím, piros: tojó).

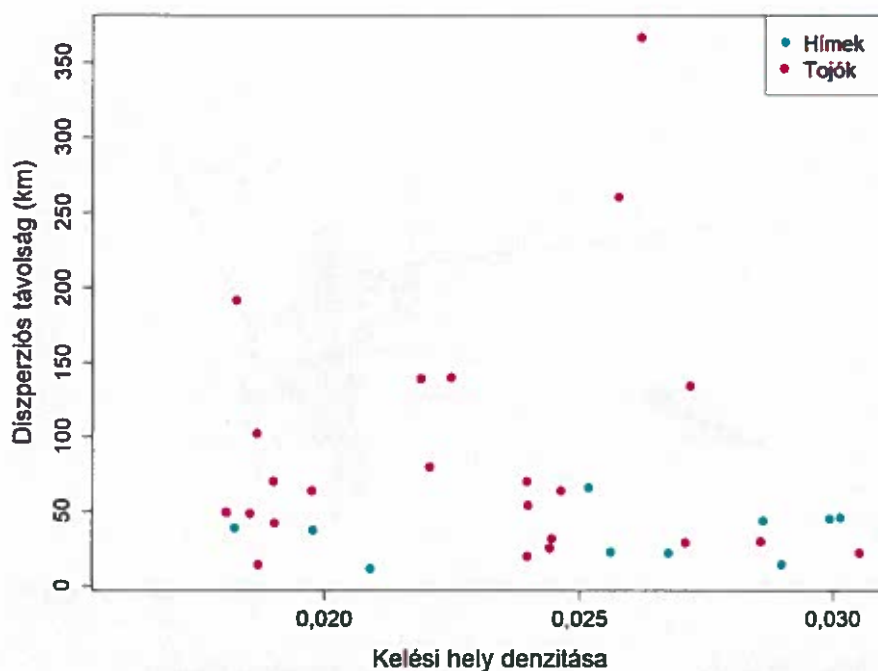
5.5. A denzitás és a diszperziós távolság kapcsolata

A 2011-2012-es évekből nem állt rendelkezésünkre elegendő terepi adat a lokális denzitás kiszámításához. A fészkek körüli lokális denzitást ez és további adathiány miatt 34 fióka esetében tudtuk megállapítani, a költő madarak közül pedig 42 egyednél. A kelési és költési hely denzitásának leíró statisztikáit a 4. táblázat tartalmazza.

4. táblázat. A fiókák és a költő madarak fészkei körül megfigyelt lokális denzitás leíró statisztikái.

| | | Minimum | Alsó kvartilis | Medián | Átlag | Felső kvartilis | Maximum | Szórás | NA |
|---------------|-------|---------|----------------|--------|--------|-----------------|---------|--------|----|
| Fiókák | Hímek | 0,0182 | 0,0220 | 0,0262 | 0,0254 | 0,0290 | 0,0301 | 0,0044 | 3 |
| | Tojók | 0,0160 | 0,0189 | 0,0232 | 0,0226 | 0,0249 | 0,0305 | 0,0039 | 7 |
| Költő madarak | Hímek | 0,0118 | 0,0178 | 0,0186 | 0,0199 | 0,0226 | 0,0279 | 0,0053 | 0 |
| | Tojók | 0,0083 | 0,0156 | 0,0197 | 0,0188 | 0,0227 | 0,0259 | 0,0041 | 2 |

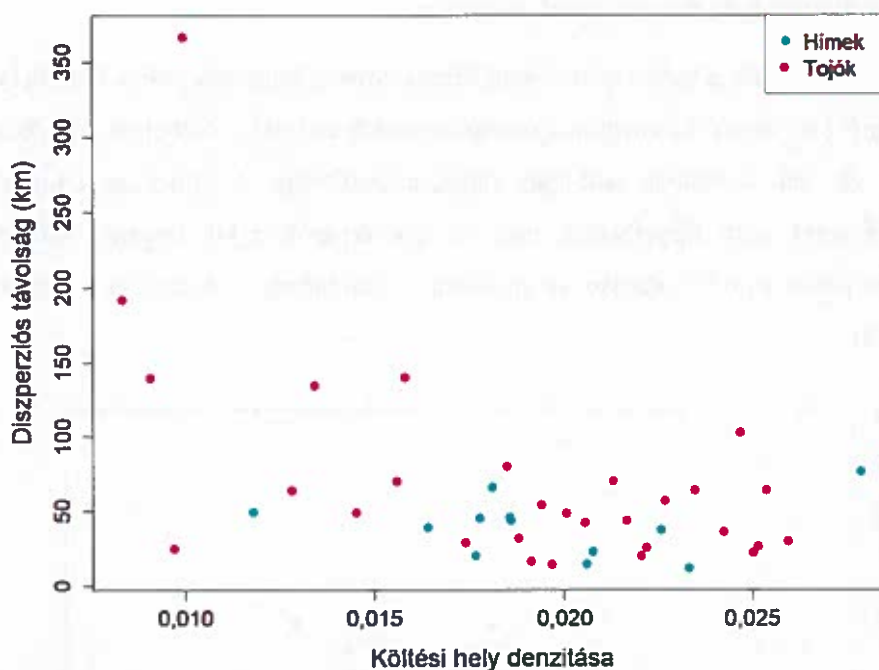
A diszperziós távolság értékeit ábrázolva a variancia növekedésére következtethetünk a kelési hely denzitásának növekedésével tojók esetében. A hímek esetén kisebb és nagyobb denzitások mellett is hasonló diszperziós távolságot figyelhetünk meg (8. ábra).



8. ábra. Diszperziós távolság a kelési hely denzitásának függvényében.

A diszperziós távolság és a kelési hely denzitása közötti összefüggés megismeréséhez korrelációt (Kendall-féle tau) számoltunk a testvérek egyikének elhagyásával, minden kombinációban. A két ivart együtt, valamint a tojókat külön vizsgálva enyhe negatív korrelációt tapasztaltunk a kelési hely denzitása és a diszperziós távolság között, hímek esetében pedig enyhe pozitív korrelációt, de egyik összefüggés sem volt szignifikáns (5. táblázat).

A költőhely denzitásának hatását vizsgálva megfigyelhető, hogy a tojók diszperziós távolságának nagyobb értékei és varianciája inkább az alacsonyabb denzitásnál jellemzőek, míg a hímek diszperziós távolsága itt sem mutat nagy eltérést a különböző denzitások mellett (9. ábra).



9. ábra. Diszperziós távolság a költési hely denzitásának függvényében.

Az összefüggések vizsgálatához itt is korrelációt használtunk a testvérpárok egyik tagjának elhagyásával. A két ivarra együtt számolva megfigyelhettük erősebb negatív korreláció előfordulását is, mely az két ivart együtt nézve a lehetséges 32 kombinációból az esetek 87,5%-ában (28 eset), tojóknál 62,5%-ban (20 eset) szignifikáns volt (5. táblázat).

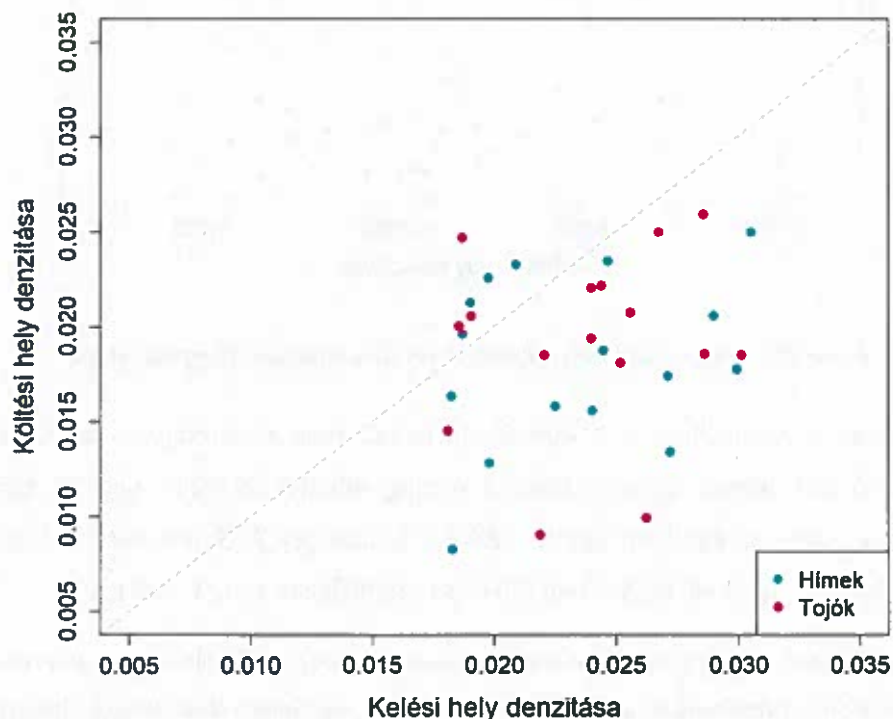
5. táblázat. A kelési, valamint a költőhely denzitása és a diszperziós távolságok korrelációs koefficienseinek leíró statisztikái, azaz a testvérpárok egy tagjának véletlenszerű elhagyásával kapott 32 lehetséges adatsorra becsült koefficiensek minimum, átlag és maximum értékei.

Zölddel kiemelve azok az összefüggések, ahol előfordultak szignifikáns értékek.

| | | Minimum | Átlag | Maximum |
|--------------------|---------------|---------|---------|---------|
| Kelési hely | Együtt | -0,1356 | -0,0900 | -0,0469 |
| | Hímek | 0,0714 | 0,1464 | 0,2857 |
| | Tojók | -0,1193 | -0,0395 | 0,0369 |
| Költőhely | Együtt | -0,2943 | -0,2515 | -0,2042 |
| | Hímek | -0,2051 | -0,1746 | -0,1556 |
| | Tojók | -0,3600 | -0,2917 | -0,2200 |

5.6. A kelési és költési hely denzitásának viszonya

A legtöbb egyed esetében a kelési hely körüli fészeksűrűség nagyobb volt a költőhely körüli fészeksűrűségnél (10. ábra). 25 esetben a madarak kisebb denzitású élőhelyen költöttek, mint ahol kikeltek, és csak 7 esetben volt igaz ennek a fordítottja. A hímek és a tojók között jelentős különbségek nem figyelhetők meg. A testvérpárok egyik tagjának elhagyásával végzett összes páros t-próba alapján szignifikáns a különbség a kelési és a költési hely denzitása között.



10. ábra. Diszperziós távolság a kelési hely denzitásának függvényében. Rózsaszín pontok: tojók. Kék pontok: hímek. A szaggatott vonalra eső pontok esetén egyezne meg az egyedek kelési és költési helyének denzitása.

6. Diskusszió

Annak ellenére, hogy kutatásunk során 543 parlagi sas fióka és 305 költő madár mintáit dolgoztuk fel, igen kevés, mindössze 44 egyed esetében sikerült a megmintázott fiókákat költő korban megtalálni a vizsgált időszak alatt. Ezt részben magyarázhatják szigorú egyezési feltételeink, miszerint a nagyfokú megbízhatóság érdekében az egyedi azonosítás első körében a kilenc vizsgált lókuszból legfeljebb egynél engedtünk meg homozigóta/heterozigóta eltérést vagy hiányos adatot (pl. az egyik egyednél nem sikerült megállapítani az allélhosszokat egy lókuszon), amit okozhatott genotipizálási hiba. Az így beazonosított egyedeknek egyezést kellett mutatniuk ezen felül további, legalább négy lókuszon, melyek közül több, japán szirti sasra publikált marker tudomásunk szerint most került először sikeres alkalmazásra parlagi sas esetében. Ezzel az ellenőrzéssel annak az esélyét, hogy két eltérő egyedet azonosítunk be egyezésként, az eredeti egyedi azonosítás során mérthez képest sikerült egy nagyságrenddel csökkentenünk. Az új lókuszek bevonásával végzett ellenőrzés során nem találtunk ellentmondást a korábban alkalmazott markerszett egyezéseivel, az eredetileg használt, kilenc lókuszon és terepi adatokon alapuló azonosítási módszerünk is megbízhatónak bizonyult.

Az alacsony beazonosítási vagy visszalátási siker háttérében a szigorú egyezési feltételeken kívül más jelenségek is állhatnak. Kirepülés után a parlagi sasok több évet is kóborolva töltenek a fészekrakásig, ez idő alatt mortalitásuk magas lehet [44]. Elképzelhető tehát, hogy az egyedek alacsony visszalátási arányát a fiatal madarak esetleges nagymértékű pusztulása vagy emigrációja okozza.

Mivel a költő hímek kevesebb időt töltenek a fészek környékén [30], mint a tojók, tollaik megtalálási valószínűsége kisebb, ami magyarázhatja azt, hogy az azonosított költő egyedek között is kisebb a hím egyedek aránya. Valószínűleg ez állhat annak háttérében, hogy a visszalátott fiókák között is kisebb a hímek aránya, és kevésbé valószínű, hogy a hímek nagyobb arányban hagyják el a populációt a fiatalkori vándorlás időszakában. Utóbbiról azonban egyelőre nem áll rendelkezésre megfelelő információ, így természetesen ez a lehetőség sem zárható ki.

A kis mintaelemszám nehézségeket okozott az elemzések során, ugyanis így a diszperziós távolság eloszlása nehezen volt vizsgálható. Azt, hogy adatainkból egyértelmű következtetéseket tudjunk levonni, tovább nehezítette a testvérpárok jelenléte, ugyanis ezek nem tekinthetők független mintáknak, ezért az elemzéseket a testvérek egyikének

elhagyásával végeztük el. Ez a mintaszámot tovább csökkentette, illetve a statisztikai elemzések eredményének szignifikanciáját befolyásolta, hogy a testvérpár melyik tagját hagytuk ki, így az elemzéseket az adatsorból elhagyott testvérek mindegyik kombinációjára végrehajtottuk.

A két ivar diszperziós mintázata különbözött, hímek esetében a diszperziós távolság mediánja 38,99 km (SD 19,50 km), tojóknál 51,99 km (SD 78,22 km), azaz a hímek diszperziós távolsága kisebbnek adódott a tojóknál. Habár az eltérés szignifikanciája függött attól, hogy a testvérek közül melyiket hagytuk ki az elemzésből, a különbség az esetek majdnem felében szignifikánsnak adódott. Eredményeink alapján tehát a parlagi sasoknál is megfigyelhető a két ivar eltérő diszperziós stratégiája, ami ragadozómadarakra gyakran jellemző [41].

Ezt támogatja az a megfigyelés is, hogy tojóknál a kelési hely nagy denzitása gyakran nagyobb mértékű diszperzióval járt, illetve a kelési hely magasabb denzitásánál a diszperziós távolságok varianciája is nagyobb volt. A hím madarak hasonló diszperziós távolságot tettek meg alacsony és magas kelési denzitás esetén is.

A nagy diszperziós távolságot megtevő tojók esetében a költőhely körüli lokális denzitás jellemzően alacsony volt, a költési hely kisebb denzitási értékeihez tartozó diszperziós távolság nagy varianciát mutatott. Hímek esetében alacsonyabb és magasabb költési denzitásnál is hasonló volt a diszperzió mértéke.

Ezek alapján feltételezhető, hogy a hímek diszperzióját a fészkelőhely körüli denzitás nem befolyásolja nagy mértékben, amit magyarázhat, hogy a territórium védelméért felelős ivar esetében a helyismeretnek meghatározó szerepe lehet a szaporodási sikerben [43]. Míg döggkeselyűk esetében a szociális környezet a tojóknál nagyobb mértékben hathat a hímek diszperziójára [42], addig a parlagi sas hímeknél elképzelhető, hogy nagyobb denzitás, azaz táplálékforrásokért történő nagyfokú versengés esetében is érdekesebb a kelési helyükhöz közeli területeken megtelepedniük. Ez összhangban van Greenwood „resource competition” hipotézisével, miszerint a hímek szaporodási sikere a jobb minőségű territórium megvédésével lesz magasabb, melyben a helyismeretnek jelentős szerepe van [15].

A tojók esetében a diszperziós távolságokban és azok denzitástól való függésében jelentős variabilitás volt megfigyelhető, ami arra enged következtetni, hogy bizonyos esetekben, például az erőforrásokért és jobb minőségű partnerekért történő versengés során a tojóknak jobban megérheti nagyobb távolságot megtéve fészket rakniuk. Ez a beltenyésztettség elkerülésének vonatkozásában különösen fontos lehet, ha a hímek diszperziós mintázatát

elsősorban a jobb minőségű territóriumokért való versengés befolyásolja, nem pedig az, hogy nagyobb diszperziós távolság megtétele esetén nagyobb eséllyel találnak nem-rokon partnert [15]. Elképzelhető azonban az is, hogy a tojók szaporodási sikerére általánosságban jellemző, hogy nagyobb diszperziós távolság kedvező, mivel a diszperzió pozitív denzitásfüggése madarak körében igen gyakori [26], azonban az utazás költsége miatt nem minden egyed vállalkozik erre.

A két ivart együtt vizsgálva megfigyelhettük, hogy jellemző rájuk a kelési hely denzitásánál szignifikánsan kisebb lokális denzitású területen költeni. Ez a jelenség mutathatja a populáció expanzióját; valószínű, hogy a kirepült madaraknak új területeken, például a populáció szélén kell territóriumot foglalniuk, mivel a belső részek már foglaltak [43]. Lehetséges azonban az is, hogy a madarak egy, a kelési helyük denzitásánál alacsonyabb, ideális fészeksűrűségű territóriumon igyekeznek fészket rakni. Emiatt a jövőben mindenképp szeretnénk a fészkek helyzetének (perifériás vagy központi elhelyezedés) diszperzióra gyakorolt hatását is vizsgálni.

Az eredményeink nagyrészt összhangban vannak Papp Rita korábbi eredményeivel, aki a faj kelési diszperzióját kis mintán vizsgálva eltérő mintázatot figyelt meg hímek és tojók között, valamint arra a következtetésre jutott, hogy a territóriumok egymáshoz viszonyított helyzete is hatással lehet a diszperzió mértékére.

A populáció diszperziós stratégiájának megértéséhez azonban még számos tényezőt fontos lenne megismerni. Érdemes lenne vizsgálni a fiókák alacsony felnőttkori megtalálásának okait, azaz a mortalitást és migrációt a kirepülést követő években, valamint a territóriumok egyéb, diszperziós távolságra potenciálisan ható jellemzőit, például a táplálékmenyiséget és a többi territóriumhoz viszonyított helyzetét nagyobb mintán. A szaporodási siker, valamint ezen keresztül az egyedek fitnesze és a kelési diszperzió közötti esetleges összefüggés vizsgálata is hozzájárulhat a diszperziós stratégiák megismeréséhez, értékes információkat szolgáltatva a populáció életképességének vizsgálatához és a fajvédelmi kezelési tervek hatásainak modellezéséhez.

7. Összefoglalás

A kelési diszperzió, azaz a kikelési helyről az első szaporodási helyre történő átmozgás lehetőséget ad a beltenyésztettség elkerülésére, a rokonok közötti versengés csökkentésére és a kedvezőbb területek megtalálására. Habár az egyedek kelési és a szaporodási helye közötti nyomon követése nehézkes, és a jelenséget befolyásoló sokféle tényező bonyolulttá teszi a diszperzió vizsgálatát, az így nyert információk nagyon hasznosak a fajvédelmi programok számára.

Magyarországon az 1980-as évek végén 15-25 parlagi sas (*Aquila heliaca*) pár költött, az állomány azóta többszöröződött. A populáció gyors növekedése miatt várható magas beltenyésztettség azonban nem volt kimutatható, ami valamilyen rokonelkerülési mechanizmus, például ivarfüggő kelési diszperzió meglétére enged következtetni. Kutatásunkban a diszperziós távolság ilyen jellegű ivarfüggését, valamint a territórium helyzetének esetleges befolyásoló hatását vizsgáltuk a kárpát-medencei populációban.

543 2011-2016 között gyűrűzött fióka és 305 2014-2019 között költő madár kilenc mikroszatellita lókuszon alapuló egyedi azonosítását és molekuláris ivarhatározását végeztük el. Ezután megkerestük a két korcsoportban az egyező genotípusú egyedeket, és az egyezéseket terepi adatok, valamint további négy, újonnan tesztelt mikroszatellita lókuszt segítségével erősítettük meg. A fészekkoordináták alapján kiszámoltuk a diszperziós távolságokat, és megállapítottuk az egyes fészkek körüli lokális denzitást.

Az egyedi azonosítás során 471 fiókát (229 hím, 242 tojó) és 280 költő egyedet (79 hím, 201 tojó) azonosítottunk legalább nyolc mikroszatellita lókuszon, fióka és költő egyed között teljes egyezést 44 esetben (13 hím, 31 tojó) találtunk. A kelési diszperzió mediánja hímek esetében 38,99 km (SD = 19,50 km), tojóknál 51,99 km (SD = 78,22 km) volt. A költő egyedek fészkei körüli denzitás csökkenést mutatott a kelési helyükhöz képest. A tojók esetében a költési hely denzitása és a diszperziós távolság között enyhe negatív korrelációt találtunk.

A hímek és tojók diszperziós távolságának eloszlása különbözött, ami a két ivar eltérő diszperziós stratégiájára, a kelési és költési hely denzitása között megfigyelhető csökkenő tendencia pedig negatív denzitásfüggésre utalhat. A statisztikai elemzést nehezítette a kevés fióka-költő egyezés, amit a szigorú azonosság feltételeken kívül a fiókák elvándorlása, vagy párba állásának esetleges alacsony sikere magyarázhat. Emiatt a továbbiakban fontos lenne a kirepült fiókák mortalitását és költési sikerét figyelembe véve folytatni a vizsgálatot.

8. Summary

Natal dispersal, i.e. the movement from the hatching site to the first breeding site, can reduce the risk of inbreeding and kin competition, while promoting the detection of favorable habitats. Difficulty of tracing individuals between hatching and breeding sites makes it challenging to study dispersal. Nonetheless, information obtained from such studies can be valuable in species conservation.

At the end of the 1980s only 15 to 25 pairs of eastern imperial eagle (*Aquila heliaca*) were nesting in Hungary, but the population has multiplied notably since then. Despite the fast growth, high levels of inbreeding have not been detected, implying some kind of kin avoiding mechanism, such as sex-biased natal dispersal. In our study the effect of sex and the position of territory on dispersal distance were examined.

Identification of individuals based on nine microsatellite loci and molecular sex determination of 543 eastern imperial eagle nestlings and 305 breeding birds were performed using feathers of chicks banded between 2011 and 2016, and shed feathers of nesting birds collected between 2014 and 2019. Subsequently, we searched for matching genotypes between the two age groups. Dispersal distances were calculated using nest coordinates, and local density was determined.

Altogether 471 nestlings (229 males, 242 females) and 280 breeding birds (79 males, 201 females) were genotyped on at least eight microsatellite loci. Full match of alleles was found in 44 pairs (13 males, 31 females). The median of natal dispersal was 38.99 km (SD = 19.50 km) in males and 51.99 km (SD = 78.22 km) in females. Local density at the breeding site compared to the hatching site was lower for most individuals. Weak negative correlation between dispersal distance and local density of the breeding site was observed in females.

Differences in distribution of male and female dispersal distances suggest different strategies, furthermore, the decreasing tendency of density between hatching and breeding sites might indicate negative density dependence. Statistical analyses were complicated by the small number of matches which, besides our strict identity criteria, could also be explained by possible emigration of fledglings or low probability of successful settling down. Therefore, it would be important to continue the research considering the mortality and breeding success of fledglings.

9. Köszönetnyilvánítás

Hálásan köszönöm témavezetőimnek, Dr. Vili Nórának és Zsinka Bernadettnek a rengeteg segítséget a mintafeldolgozás, elemzések és dolgozat megírásának minden területén, valamint a sok türelmet és támogatást is.

A mintákért és a terepi adatok rendelkezésünkre bocsátásáért kiemelt köszönet illeti Dr. Horváth Mártont és Fatér Imrét, valamint az MME Parlagisas-védelmi Munkacsoportjának tagjait és a nemzeti parkok munkatársait.

Köszönettel tartozom a kutatás anyagi és intézményi háttérének biztosításáért az ÁTE Ökológiai Tanszékének és a jelenleg futó PannonEagle LIFE projektnek.

Köszönöm Dr. Kövér Szilviának és Dr. Kis Jánosnak az ötleteiket, a Konzerváció-genetikai Kutatócsoport tagjainak, különösen Dr. Pásztory-Kovács Szilviának és Dr. Szabó Krisztiánnak a korábbi minták feldolgozását, illetve Kalina Csengének az új minták feldolgozásában nyújtott segítségét, valamint családomnak és barátaimnak a támogatást.

10. Irodalomjegyzék

1. Allendorf, F. W., & Luikart, G. 2009. Conservation and the genetics of populations. John Wiley & Sons. 114.
2. Bagyura, J., Szitta, T., Haraszthy, L., Firmánszky, G., Viszló, L., Kovács, A., Demeter, I., Horváth, M. 2002. Population increase of Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) in Hungary between 1980 and 2000. *Aquila* 107 108, 133-144.
3. Blacket, M. J., Robin, C., Good, R. T., Lee, S. F., & Miller, A. D. 2012. Universal primers for fluorescent labelling of PCR fragments—an efficient and cost-effective approach to genotyping by fluorescence. *Molecular ecology resources*, 12(3), 456-463.
4. Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V. M., Vandewoestijne, S., Bagnette, M., Barton, K., Benton, T. G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S. F. C., Turlure, C. & Travis, J. M. 2012. Costs of dispersal. *Biological reviews*, 87(2), 290-312.
5. Busch, J. D., Katzner, T. E., Bragin, E., & Keim, P. 2005. Tetranucleotide microsatellites for aquila and haliaeetus eagles. *Molecular Ecology Notes*, 5(1), 39-41.
6. Byholm, P., Saurola, P., Linden, H., & Wikman, M. 2003. Causes of dispersal in Northern Goshawks (*Accipiter gentilis*) in Finland. *The Auk*, 120(3), 706-716.
7. Cadahía Lorenzo, L., López-López, P., Urios, V., Soutullo, A., & Negro Balmaseda, J. J. 2009. Natal dispersal and recruitment of two Bonelli's Eagles *Aquila fasciata*: a four-year satellite tracking study. *Acta Ornithologica*, 44(2), 193-198.
8. Deák, G., Fatér, I., Juhász, T. & Horváth, M. 2020. Parlagi sasok (*Aquila heliaca*) pusztulási és kézre kerülési okainak alakulása Magyarországon 2010 és 2019 között. *Heliaca* 16, 114-117.
9. Ferrer, M. 1993. Juvenile dispersal behaviour and natal philopatry of a long-lived raptor, the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*. *Ibis*, 135(2), 132-138.
10. Ferrer, M., Morandini, V., & Newton, I. 2015. Floater interference reflects territory quality in the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*: a test of a density-dependent mechanism. *Ibis*, 157(4), 849-859.
11. Ferrer, M., & Morandini, V. 2017. Better nutritional condition changes the distribution of juvenile dispersal distances: an experiment with Spanish imperial eagles. *Journal of Avian Biology*, 48(10), 1342-1347.
12. Forero, M. G., Donazar, J. A., & Hiraldo, F. 2002. Causes and fitness consequences of natal dispersal in a population of black kites. *Ecology*, 83(3), 858-872.
13. Fridolfsson, A. K., & Ellegren, H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of avian biology*, 116-121.
14. González, L. M., Oria, J., Margalida, A., Sánchez, R., Prada, L., Caldera, J., Aranda, A. & Molina, J. I. 2006. Effective natal dispersal and age of maturity in the threatened Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*: conservation implications. *Bird Study*, 53(3), 285-293.
15. Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour*, 28(4), 1140-1162.

16. Hailer, F., Gautschi, B., & Helander, B. 2005. Development and multiplex PCR amplification of novel microsatellite markers in the White-tailed Sea Eagle, *Haliaeetus albicilla* (Aves: Falconiformes, Accipitridae). *Molecular Ecology Notes*, 5(4), 938-940.
17. Hamilton, C., 2021. National Security Agency, qgis-shapetools-plugin, 3.4.1. <https://github.com/NationalSecurityAgency/qgis-shapetools-plugin>
18. Haraszthy, L., Bagyura, J., Szitta, T., Petrovics, Z., & Viszló, L. (1996). Biology, status and conservation of the Imperial Eagle *Aquila heliaca* in Hungary. Meyburg, B.-U. & Chancellor, RD (eds.), 425-428.
19. Horváth, M., Demeter, I., Fatér, I., Firmánszky, G., Kleszó, A., Kovács, A., Szitta, T., Tóth, I., Zalai, T. & Bagyura, J. 2011. Population dynamics of the Eastern Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) in Hungary between 2001 and 2009. *Acta Zoologica Bulgarica* (Suppl. 3), 61-70.
20. Horváth, M., Solti, B., Fatér, I., Juhász, T., Haraszthy, L., Szitta, T., Ballók, Zs. & Pásztory-Kovács, S. 2018. Temporal changes in the diet composition of the Eastern Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) in Hungary. *Ornis Hungarica*, 26(1), 1-26.
21. Kauffman, M. J., Pollock, J. F., & Walton, B. 2004. Spatial structure, dispersal, and management of a recovering raptor population. *The American Naturalist*, 164(5), 582-597.
22. Korpimäki, E. 1987. Selection for nest-hole shift and tactics of breeding dispersal in Tengmalm's owl *Aegolius funereus*. *The Journal of Animal Ecology*, 185-196.
23. Li, X. Y., & Kokko, H. 2019. Sex-biased dispersal: A review of the theory. *Biological Reviews*, 94(2), 721-736.
24. Limiñana, R., García, J. T., González, J. M., Guerrero, Á., Lavedán, J., Moreno, J. D., Román-Muñoz, A., Palomares, L. E., Pinilla, A., Ros, G., Serrano, C., Surroca, M., Tena, J. & Arroyo, B. 2012. Philopatry and natal dispersal of Montagu's harriers (*Circus pygargus*) breeding in Spain: a review of existing data. *European journal of wildlife research*, 58(3), 549-555.
25. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület. 2021. Magyarország madarai: Parlagi sas. <https://www.mme.hu/magyarorszagmadarai/madaradatbazis-aquhel> Letöltés dátuma: 2021. 10. 05.
26. Matthysen, E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, 28(3), 403-416.
27. Margalida A., González L. M., Sánchez R., Oria J., Prada L. 2007. Parental behaviour of Spanish Imperial Eagles *Aquila adalberti*: sexual differences in a moderately dimorphic raptor. *Bird Study*, 54: 112-119.
28. Martínez-Cruz, B., David, V. A., Godoy, J. A., Negro, J. J., O'Brien, S. J., & Johnson, W. E. 2002. Eighteen polymorphic microsatellite markers for the highly endangered Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*) and related species. *Molecular Ecology Notes*, 2(3), 323-326.
29. McCaslin, H. M., Caughlin, T. T., & Heath, J. A. 2020. Long-distance natal dispersal is relatively frequent and correlated with environmental factors in a widespread raptor. *Journal of Animal Ecology*, 89(9), 2077-2088.
30. Meyburg, B. U., & Kirwan, G. M. 2018. Eastern Imperial Eagle (*Aquila heliaca*). *Handbook of the Birds of the World Alive* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, DA Christie, and E. de Juana, Editors). Lynx Edicions, Barcelona, Spain. <https://www.hbw.com/node/53159> Letöltés dátuma: 2021. 10. 16.

31. Miller, K. E., & Smallwood, J. A. 1997. Natal dispersal and philopatry of southeastern American Kestrels in Florida. *The Wilson Bulletin*, 226-232.
32. Millsap, B. A., Harmata, A. R., Stahlecker, D. W., & Mikesic, D. G. 2014. Natal dispersal distance of Bald and Golden eagles originating in the coterminous United States as inferred from band encounters. *Journal of Raptor Research*, 48(1), 13-23.
33. Naito-Liederbach, A. M., Sato, Y., Nakajima, N., Maeda, T., Inoue, T., Yamazaki, T., ... & Inoue-Murayama, M. (2021). Genetic diversity of the endangered Japanese golden eagle at neutral and functional loci. *Ecological Research*, 36(5), 815-829.
34. Nemeth, N. M., & Morrison, J. L. 2002. Natal dispersal of the Crested Caracara in Florida. *Journal of Raptor Research*, 36(3), 203-206.
35. OSIRIS - Open Source Independent Review and Interpretation System Version 2.4, National Center for Biotechnology Information, National Library of Medicine, National Institutes of Health, U.S. Department of Health & Human Services, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/osiris>
36. Peakall, R. O. D., & Smouse, P. E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular ecology notes*, 6(1), 288-295.
37. QGIS Development Team 2021. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
38. R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
39. Ronce, O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38, 231-253.
40. Rudnick, J. A., Katzner, T. E., Bragin, E. A., Rhodes Jr, O. E., & DeWoody, J. A. 2005. Using naturally shed feathers for individual identification, genetic parentage analyses, and population monitoring in an endangered Eastern imperial eagle (*Aquila heliaca*) population from Kazakhstan. *Molecular Ecology*, 14(10), 2959-2967.
41. Serrano, D. 2018. Dispersal in raptors. p. 95–121. In: Sarasola, J. H., Grande, J. M., Negro, J. J. 2021. *Birds of Prey: biology and conservation in the XXI century*. Springer International Publishing, Seville, Spain.
42. Serrano, D., Cortés-Avizanda, A., Zuberogoitia, I., Blanco, G., Benítez, J. R., Ponchon, C., Grande, J. M., Ceballos, O., Morant, J., Arrondo, E., Zabala, J., Montelío, E., Ávila, E., González, J. L., Arroyo, B., Frias, Ó., Kobierzycki, E., Arenas, R., Tella, J. L. & Donázar, J. A. 2021. Phenotypic and environmental correlates of natal dispersal in a long-lived territorial vulture. *Scientific reports*, 11(1), 1-13.
43. Serrano, D., Tella, J. L., Donázar, J. A., & Pomarol, M. 2003. Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Ecology*, 84(11), 3044-3054.
44. Stoychev, S., Demerdzhiev, D., Spasov, S., Dobrev, D., & Meyburg, B. U. 2014. Survival rate and mortality of juvenile and immature eastern imperial eagles (*Aquila heliaca*) from Bulgaria studied by satellite telemetry. *Slovak Raptor Journal*, 8(2014), 53-60.
45. Suh, A., Kriegs, J. O., Brosius, J., & Schmitz, J. 2011. Retroposon insertions and the chronology of avian sex chromosome evolution. *Molecular biology and evolution*, 28(11), 2993-2997.

46. Sutherland, G. D., Harestad, A. S., Price, K., & Lertzman, K. P. 2000. Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation ecology*, 4(1), 16-52.
47. Trochet, A., Courtois, E. A., Stevens, V. M., Baguette, M., Chaine, A., Schmeller, D. S., Clobert, J., Irschick, D. J. & Wiens, J. J. 2016. Evolution of sex-biased dispersal. *The Quarterly Review of Biology*, 91(3), 297-320.
48. Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P., & Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4(3), 535-538.
49. Vasko, V., Laaksonen, T., Valkama, J., & Korpimäki, E. 2011. Breeding dispersal of Eurasian kestrels *Falco tinnunculus* under temporally fluctuating food abundance. *Journal of avian biology*, 42(6), 552-563.
50. Vili, N., Szabó, K., Kovács, S., Kabai, P., Kalmár, L., & Horváth, M. 2013. High turnover rate revealed by non-invasive genetic analyses in an expanding eastern imperial eagle population. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 59(3), 279-295.
51. Whitfield, D. P., Douse, A., Evans, R. J., Grant, J., Love, J., McLeod, D. R., Reid, R. & Wilson, J. D. 2009. Natal and breeding dispersal in a reintroduced population of White-tailed Eagles *Haliaeetus albicilla*. *Bird Study*, 56(2), 177-186.
52. Weigmann, H. D. (1968). Reduction of disulfide bonds in keratin with 1, 4-dithiothreitol. I. Kinetic investigation. *Journal of Polymer Science Part A-1: Polymer Chemistry*, 6(8), 2237-2253.

Alulírott Dr. Vili Nóra igazolom, hogy Szabó-Csonka Veronika „A kárpát-medencei parlagi sasok kelési diszperziójának ivar- és denzitásfüggése” című diplomamunkáját ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2022. 04. 28.

.....
A.L. L.I

Dr. Vili Nóra

Állatorvostudományi Egyetem,

Ökológiai Tanszék

Alulírott, Zsinka Bernadett igazolom, hogy Szabó-Csonka Veronika „A kárpát-medencei
parlagi sasok kelési diszperziójának ivar- és denzitásfüggése” című diplomamunkáját ismerem,
azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2022. 04. 29.

.....
Zsinka Bernadett

Zsinka Bernadett
társtémavezető
Állatorvostudományi Fgyetem, Ökológiai Tanszék

HuVetA
ELHELYEZÉSI MEGÁLLAPODÁS ÉS SZERZŐI JOGI NYILATKOZAT*

Név: Szabó-Csonka Veronika

Elérhetőség (e-mail cím): veronikacsonka1@gmail.com

A feltöltendő mű címe: A kárpát-medencei parlagi sasok kelési diszperziójának ivar- és denzitásfüggése

A mű megjelenési adatai: diplomamunka

Az átadott fájlok száma: 1

Jelen megállapodás elfogadásával a szerző, illetve a szerzői jogok tulajdonosa nem kizárólagos jogot biztosít a HuVetA számára, hogy archiválja (a tartalom megváltoztatása nélkül, a megőrzés és a hozzáférhetőség biztosításának érdekében) és másolásvédett PDF formára konvertálja és szolgáltatssa a fenti dokumentumot (beleértve annak kivonatát is).

Beleegyezik, hogy a HuVetA egynél több (csak a HuVetA adminisztrátorai számára hozzáférhető) másolatot tároljon az Ön által átadott dokumentumból kizárólag biztonsági, visszaállítási és megőrzési célból.

Kijelenti, hogy az átadott dokumentum az Ön műve, és/vagy jogosult biztosítani a megállapodásban foglalt rendelkezéseket arra vonatkozóan. Kijelenti továbbá, hogy a mű eredeti és legjobb tudomása szerint nem sérti vele senki más szerzői jogát. Amennyiben a mű tartalmaz olyan anyagot, melyre nézve nem Ön birtokolja a szerzői jogokat, fel kell tüntetnie, hogy korlátlan engedélyt kapott a szerzői jog tulajdonosától arra, hogy engedélyezhesse a jelen megállapodásban szereplő jogokat, és a harmadik személy által birtokolt anyagrészt mellett egyértelműen fel van tüntetve az eredeti szerző neve a művön belül.

A szerzői jogok tulajdonosa a hozzáférés körét az alábbiakban határozza meg (egyetlen, a megfelelő négyzetben elhelyezett x jellel):

- engedélyezi, hogy a HuVetA-ban -ban tárolt művek korlátlanul hozzáférhetővé váljanak a világhálón,
- az Állatorvostudományi Egyetem belső hálózatára (IP címeire) korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,
- a Könyvtárban található, dedikált elérést biztosító számítógépre korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,
- csak a dokumentum bibliográfiai adatainak és tartalmi kivonatának feltöltéséhez járul hozzá (korlátlan hozzáféréssel),

Kérjük, nyilatkozzon a négyzetben elhelyezett jellel a helyben használatról is:



Engedélyezem a dokumentum(ok) nyomtatott változatának helyben olvasását a könyvtárban.

Amennyiben a feltöltés alapját olyan mű képezi, melyet valamely cég vagy szervezet támogatott illetve szponzorált, kijelenti, hogy jogosult egyetérteni jelen megállapodással a műre vonatkozóan.

A HuVetA üzemeltetői a szerző, illetve a jogokat gyakorló személyek és szervezetek irányában nem vállalnak semmilyen felelősséget annak jogi orvoslására, ha valamely felhasználó a HuVetA-ban engedéllyel elhelyezett anyaggal törvénytörtő módon visszaélne.

Budapest, 2022. június 27.

aláírás
szerző/a szerzői jog tulajdonosa

A HuVetAMagyar Állatorvos-tudományi Archívum – Hungarian Veterinary Archive az Állatorvostudományi Egyetem Hutýra Ferenc Könyvtár, Levéltár és Múzeum által működtetett egyetemi és szakterületi online adattár, melynek célja, hogy a magyar állatorvos-tudomány és -történet dokumentumait, tudásvagyonát elektronikus formában összegyűjtse, rendszerezze, megőrizze, kereshetővé és hozzáférhetővé tegye, szolgálta, a hatályos jogi szabályozások figyelembe vételével.

A HuVetA a korszerű informatikai lehetőségek felhasználásával biztosítja a könnyű, (internetes keresőgépekkel is működő) kereshetőséget és lehetőség szerint a teljes szöveg azonnali elérését. Célja ezek révén

- *a magyar állatorvos-tudomány hazai és nemzetközi ismertségének növelése;*
- *a magyar állatorvosok publikációira történő hivatkozások számának, és ezen keresztül a hazai állatorvosi folyóiratok impakt faktorának növelése;*
- *az Állatorvostudományi Egyetem és az együttműködő partnerek tudásvagyonának koncentrált megjelenítése révén az intézmények és a hazai állatorvos-tudomány tekintélyének és versenyképességének növelése;*
- *a szakmai kapcsolatok és együttműködés elősegítése,*
- *a nyílt hozzáférés támogatása.*