

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**Szimpatrikus vércsefajok populációdinamikáját
alakító tényezők vizsgálata és fajmegőrzési
alkalmazásuk**

Solt Szabolcs István

Témavezető: Dr. Szép Tibor



DEBRECENI EGYETEM

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2026.

I. Általános bevezetés és célkitűzések

A Pannon-medence pusztai élőhelyein költ két, az itteni ökoszisztémák táplálékláncainak és hálózati stabilitásának fenntartásában kulcsfontosságú szerepet játszó kistestű sólyom: a kék vércse (*Falco vespertinus*, Linnaeus 1766) és a vörös vércse (*Falco tinnunculus*, Linnaeus 1758). Bár mindkét faj másodlagos fészekfoglalóként erősen függ a fészeképítő varjúféléktől (*Corvidae*), életmenet-stratégiájukban, adaptációs képességeikben és természetvédelmi státuszukban jelentős különbségek mutatkoznak. Míg a vörös vércse parciális vonuló, illetve részben állandó, eredendően területiális faj (Kirwan et al., 2025), a kék vércse az egyetlen koloniális ragadozómadarunk, obligát hosszútávú vonuló (Katzner et al., 2016; Palatitz et al., 2018). A kék vércse, mint Natura2000 jelölő, valamint kiemelt ökológiai jelentőségű ernyőfaj (BirdLife International, 2015, 2021) megőrzése az elmúlt évtizedekben intenzív természetvédelmi beavatkozásokat igényelt (Palatitz et al., 2018). A telepes fészkelő-helyet biztosító vetési varjú (*Corvus frugilegus*) (Schenk, 1911; Solt, 2009; Burner et al., 2019; Lovászi & Solt, 2021; Katzner et al., 2021) populációinak hazai összeomlása (Kalotás, 1987), valamint az agrárium strukturális átalakulásai miatt (Tóth, 1995; Bagyura & Palatitz, 2004) a faj európai és hazai állománya egyaránt drasztikusan visszaesett (Tomialojc, 1995; Palatitz et al., 2009, 2010). A fajmegőrzési célokkal létrehozott, kiterjedt mesterséges költőláda-hálózat azonban új ökológiai helyzetet teremtett: a telepeken a vörös vércsék is növekvő mértékben aggregálódtak (Bagyura & Palatitz, 2004; Palatitz et al., 2018; Solt et al., 2019). Így a kék vércse megőrzésével összefüggésben is elengedhetlenné vált a szimpatrikus vörös vércse ökológiai szerepének megértése és a két faj együttes védelmének megalapozása.

Doktori munkám a Vásárhelyi-pusztán végzett, két évtizedet felölelő vizsgálatokra épül, ahol a kezdeti, kizárólag mesterséges fészekkinálatot (Kotymán et al., 2015) 2009-től 2023-ig a vetési varjak látványos

visszatérése és állományuk spontán regenerációja követte (Solt et al., 2019). Ez a radikális infrastrukturális átrendeződés egy olyan dinamikus környezeti mátrixot – egy élet-adta természetes kísérleti terepet – hozott létre, amelyben hosszú távon és módszertani torzításoktól mentesen vált vizsgálhatóvá a két kistestű sólyomfaj adaptációs válasza.

Értekezésemben azt vizsgáltam, hogy a fészekinfrastruktúra drasztikus átalakulása (műfészkek → természetes varjútelepek) mellett a két faj a saját élettörténeti kényszerei mentén milyen eltérő stratégiákkal reagál a környezet korlátaira és lehetőségeire. Ezt a dinamikusan változó, többfajos rendszert, majd a mesterséges telepek okozta aggregáció következtében előállt (Solt et al., 2019) helyzetre és egy kritikus antropogén hatásra adható természetvédelmi célú reakciót öt egymásra épülő vizsgálaton keresztül elemzem:

- Elsőként a rendszer térbeli szerkezetét és a sűrűségfüggő fészkelőhely-választást tárom fel (1. vizsgálat),
- majd elemzem a kékvércse-populáció, reprodukciós sikerét és annak környezeti és társas mozgatórugóit a költségkezdéstől a fiókakondícióig (2. vizsgálat).
- Ezt követően bemutatok egy szélsőséges, opportunista választ a vörös vércse időbeli reprodukatív plaszticitásán (átfedő másodköltségein) keresztül (3. vizsgálat).
- A lokális folyamatokat hosszú távú és globális kontextusba helyezem a jelölés-visszafogási adatok és a kontinenseken átvívelő, afrikai telelőhelyekről áthúzódó *carry-over* hatások modellezésével (4. vizsgálat).
- Mindezek után a két vércsefajnál a természetvédelmi beavatkozások következtében megfigyelhető jelentős mértékű aggregálódás és állományaik térbeli átfedése (Solt et al., 2019; Kotymán és Solt, 2021), mind a recens klímaváltozás mellett (Walther et al., 2002; Parmesan & Yohe, 2003; Brook et al., 2008) lokális, de globális léptékben is súlyos antropogén hatás (Lehman et al., 2007; Guil & Pérez-García, 2022; APLIC, 2026)

– a közép feszültségű áramhálózatokon fellépő, tömeges áramütéses mortalitás – közvetlen természetvédelmi kezelésére mutatók be egy mérnöki szemléletű fajmegőrzési technológiai módszert. Végül a módszer alkalmazására és a probléma megoldására ismertetem egy jó műszaki megoldás országos léptékű, iparági szintű eredményes érvényesítését az áramütéses mortalitás ellen.

II. Esettanulmányok

Funkcionálisan koloniális versus forrásvezérelt aggregációk lehatárolása

Bevezetés és célkitűzések

A valódi vagy funkcionális kolonialitás esetében a telepes költés a faj evolúciósan kialakult szociális rendszerének része, az egyedek aktívan keresik a fajtársak közelségét, mert abból közvetlen előnyük származik (Wittenberger & Hunt, 1985; Danchin & Wagner, 1997). A kolóniák tehát nem pusztán térbeli sűrűsödések, hanem olyan társas rendszerek, ahol a költőhelyek aggregációja önmagában adaptív viselkedési stratégia (Reed & Dobson, 1993). Ezzel szemben a mesterséges fészkek vagy költőládák következtében aggregálódó fajoknál az aggregáció gyakran másodlagos, az élőhelystruktúra vagy a fészkelőhely-kínálat mesterséges koncentrációjának következménye. Ilyen esetekben a faj eredendően lehet szoliter vagy lazán telepes költő is, de a korlátozottan elérhető, ember által koncentrált fészkelőhelyek (pl. költőládák, mesterséges platformok) lokálisan nagy sűrűséget eredményeznek (Kotymán & Solt, 2021, 2022). Az egyedek ilyenkor nem feltétlenül a társas előnyök miatt tömörülnek, hanem mert a megfelelő költőhelyek térben aggregáltak (Newton, 1998). Mivel egy költőládás állomány térbeli aggregációja önmagában nem tekinthető automatikusan valódi kolonialitásnak, inkább forrás-vezérelt jelenségről beszélhetünk, ahol a költőhelyek eloszlása szervezi az egyedek térbeli mintázatát, jelentős eltérések várhatók a két,

együtt költő vércse faj esetében is. Céлом annak vizsgálata volt, hogy tökéletesen azonos táji környezetben és fészekkínálat mellett a két kistestű sólyomfaj hogyan alakítja ki fajon belüli társas térszerkezetét. A cél a valódi koloniális vonzás (*conspecific attraction*) és a kényszerített térbeli aggregáció elkülönítése volt a mesterséges vs. természetes fészekkínálati mintázatban.

Anyag és módszer

Tájléptékű távolságanalízist és térbeli lehatárolást végeztem a mintaterületen költő teljes állományon, egyazon fészkelési ciklusra standardizálva a térbeli pontmintázat-elemzési módszerekkel. Annak érdekében, hogy populációs léptékű vizsgálatainkhoz le tudjuk határolni a funkcionálisan telepes kékvércse-párok egy kolóniához tartozó körét, összevetettük a két vércsefajra jellemző párok közötti távolságot. Négy éves census alapján határoztuk meg évenként a vörösvércse-párok, és a hosszú távú monitoring alapján rendelkezésre álló teljes adatsor alapján évenként a kékvércse-párok egymástól való távolságát a legközelebbi szomszédok távolságait mérve. Az éves összehasonlító elemzések mellett fajonként a teljes, négyéves adatsorra vonatkozó kumulatív eloszlásfüggvényeket (ECDF) is készítettük, figyelembe véve az évjáratok közötti mintázatok stabilitását, a két faj térbeli szerveződésének eltéréseit (Tukey, 1977), valamint azt a 90%-os távolsági küszöböt, amelyen belül a legközelebbi szomszédok döntő többsége koncentrálódik (Worton, 1989; Getis & Ord, 1992; Anselin, 1995; Diggle, 2013). Mivel a távolsági adatok jellegzetesen aszimmetrikus eloszlást mutatnak, a mintavételből fakadó becslések bizonytalanságának és stabilitásának jellemzésére egy nemparametrikus, 2000 ismétléses bootstrap (újra-mintavételezéses) eljárással határoztuk meg a 90%-os kvantilisok körüli 95%-os konfidenciaintervallumokat (Efron & Tibshirani, 1994; Manly, 2018).

A két szimpatrikus faj legközelebbi szomszéd távolságai közötti összehasonlításokat nemparaméteres inferenciális statisztikai

eljárásokkal (KS-próba, Wilcoxon, Cliff- δ) hajtottuk végre (Hollander et al., 2013; Cliff, 1993). Ahhoz, hogy megtaláljuk, meddig érvényesül a fészekkínálat okozta aggregáció, a legközelebbi szomszéd távolságok (NND) eloszlásából számított sűrűségfüggvényekre szegmentált regressziót (töréspont-analízis) illesztettünk (Toms & Lesperance, 2003).

Eredmények és megvitatásuk

A fészekkínálat tájleptéktű szerkezete alapvetően, de fajspecifikus módon határozhatja meg a két szimpatrikus vércsefaj térbeli szerveződését. A fészekkínálat hosszú távú megváltozása (műfészek $\rightarrow$ varjútelepek) eltérő fajon belüli társas szerkezetet kényszeríthet ki. A vörös vércsék esetében gyakorlatilag kétszer akkora átlagos távolságok mutatkoztak, alacsony éves fluktuációkkal, mint a kék vércsénél, ahol nagy évközi plaszticitás mutatkozott. Az evolúciósan koloniális faj térbeli mintázatát a fajtársak aktív és szelektív vonzása, valamint a szociális információk közvetlen kiaknázása befolyásolhatja (Serrano et al., 2004). Ez a kínálat függvényében jelentős éves dinamikát mutat (Newton, 1979). A töréspont analízis alapján (Toms & Lesperance, 2003) a közös kolóniák belső sűrűségi gócai 8-10 méternél (közvetlen szomszédok), a kolóniák közös magja 97 méteren rajzolódik ki, ami rendkívül közel esik a Serrano-ék által fehérkarmú vércse (*Falco naumanni*) esetén kimutatott 100-120 méteres kritikus szociális zónához (Serrano et al., 2004), míg a vörös vércse amennyire teheti, megőrzi territoriális karakterét, csupán a ládahálózat mint mesterséges erőforrás-koncentráció miatt komprimálja a territóriumait egy számára elviselhető, 260 méternél azonosított határig. Míg tehát a kék vércse adaptív előnyként éli meg a sűrűsödést, a vörös vércse számára a kompresszió minden bizonnyal a költőládák okozta forrásvezérelt aggregáció, amely a szomszédos párok közötti lokális agresszió és a territórium-védelem energetikai költségeinek növekedésével jár (Sergio & Penteriani, 2005). A funkcionális kolóniahatár terén konzervatív közelítéssel ezért a vörös vércse esetén mutatózó funkcionális kolóniahatárt jelöltük meg a következő vizsgálat

kapcsán alkalmazandó külső telephatárként. Eredményeinket alapul véve tudtuk azonos kolónia részeként figyelembe venni az egy telephez sorolható vércsék és egyéb fajok paramétereit és lokális sűrűségértékeit.

Kék vércsék reprodukciós sikerének modellezése

Bevezetés és célkitűzések

Vonuló madaraknál a költéskezdés időzítése döntő módon határozza meg a fészekalj méretét és a fiókák túlélési esélyeit (Lack, 1947). A globális klímaváltozás ugyanakkor torzítja ezeket a finom tavaszi időzítéseket, befolyásolva a lokális meteorológiai ablakok pontos azonosítását (Visser & Both, 2005). A fészket nem építő kék vércse esetében ezt az energetikai láncolatot, a költés tényleges kimenetelét és a kirepített fiókaszámot alapjaiban módosítják a kettős ökológiai szerepet betöltő, fészekinfrastruktúrát biztosító, egyben fészekpredátor ökoszisztéma-mérnök vetési varjak (Jones et al., 1994; Sergio et al., 2003), valamint a telepeken belüli heterospecifikus kompetíció ami drasztikusan modulálja a fészekpredációt (Holt, 1977), amely a telepes fészkelőknél a reprodukív kudarcok elsődleges forrása (Ricklefs, 1969). A vizsgálat célja a szaporodási siker egymást követő szaporodási fázisok szerinti (költéskezdés időzítése, fészekaljméret, kirepült fiókaszám, utódok kondíciója) strukturált, hierarchikus elemzése volt (Wootton, 1994; Shipley, 2016). A vizsgált populáció a faj Pannon-régiós elterjedésének egyik kulcsfontosságú magterülete (Palatitz et al., 2018), ahol az 1996-2023 között gyűjtött fészek szintű monitoring adatok egyedülálló alkalmat adtak arra, hogy hosszú távú adatsorok segítségével (Fehérvári et al., 2012) nyerjünk betekintést a költési sikert formáló háttérfolyamatokba, és tárjuk fel a környezeti kovariánsok és a biotikus interakciók (varjú-predáció) hatásmechanizmusait (Caswell, 2001; Stephens et al., 2007). A korlátozó tényezők ilyen jellegű szétválasztása elengedhetetlen a ragadozó madarak populációdinamikájának megértéséhez (Newton, 1998).

Anyag és módszer

A kékvércse-kolóniákat és telepméretet az előző vizsgálat eredményei alapján évenként három, populációs léptéken egyszerűsített távolságkülöbség (10m, mint belső gócok, 100m mint kolóniamag és 250m mint kolóniahatár) mentén, a kék vércse költségek pozícióira létrehozott, összeolvasztott térbeli pufferek szerinti poligonokkal határoltuk le (Fletcher & Fortin, 2018). A biztosan ismert pótköltségek kezdő dátumai alapján az egyértelműen első költségre szűkítettük adatainkat (Newton, 2007; Gienapp et al., 2005; Visser & Both, 2005). Komplex, lépcsőzetes modellezéseken keresztül kerestük, mely lokális környezeti és társas, sűrűségfüggő faktorok magyarázzák legjobban a reprodukzív teljesítményt, a legfontosabb paraméterek alapján (Newton, 1994; Martin, 1995b; Sergio & Penteriani, 2005; Sergio et al., 2007). A modellekbe integráltuk a kék vércsével potenciálisan fészekkonkurenciában vagy egyéb biotikus interakcióban álló társfajok, vörös vércse, csóka (*Corvus monedula*), dolmányos varjú (*Corvus cornix*) és vetési varjú) fészkelő párjainak számát. A releváns lokális klíma-adatokat (E-OBS, Cornes et al., 2018) a vizsgált fázisra legmeghatározóbb, „legjobb ablakot” választottuk ki (van de Pol et al., 2016), figyelembe véve a nyitási és zárási napokat.

Minden folytonos változót standardizáltunk, ám két kritikus fontosságú környezeti változó jellege és skálázása megkövetelte a kategorikus faktorként történő használatot (mezeipocok-kínálat és fészektípus).

Általánosított Lineáris Vegyes Modelleket (GLMM) illesztettünk minden egyes függő változóra külön-külön (Bates et al., 2015). Lépcsőzetesen futtattuk a modelleket a költségszám → fészekméret → repített fiókszám → fiókakondíció tengelyen, melyek felépítése során deklarált célunk volt a térbeli léptékek mellett a beágyazott és keresztezett random struktúrák hatékonyságának szisztematikus tesztelése, követve a kevert modellezés ökológiai alapszempontjait (Zuur et al., 2009; Harrison et al., 2018).

Eredmények és megvitatásuk

A populációs szintű modellezés során, feltártuk, hogy a kék vércse reprodukciós sikerét az egymást követő fészkelési fázisokban eltérő térbeli léptékű és mechanizmusú tényezők formálják. A költséskedzés időzítésére döntően a makroklimatikus folyamatok (Forchhammer et al., 1998; Crick & Sparks, 1999; Crick, 2004; Stenseth et al., 2002) és a legkisebb térbeli léptékű szomszédsági sűrűség (10 m-es belső gócok társas stimulációja) vannak legnagyobb hatással. A stabil táplálékkínálatú és kedvező időjárású évek pedig képesek lehetnek feloldani a tojástermelés energetikai gátjait, lehetővé téve korábbi költséskedzést. A mesterséges költőládák által biztosított stabilitás korábbi tojásrakást tesz lehetővé (Kotymán et al, 2015).

A fészkealjméret (tojásszám) konzervatív, szűk reakciónormájú bélyeg (Daan et al., 1990), amely nagymértékben független a lokális térbeli sűrűségtől és a rágszálógradációktól (Lack, 1947). A környezeti erőforrások és a táplálékkínálat fluktuációira a faj nem a fészkealjméret korrigálásával, hanem a kelés-aszinkronitáson alapuló fakultatív fészkealj-redukcióval reagálhat (Lack, 1954; Angelstam et al., 1984; Wiebe & Bortolotti, 1994).

A kirepített fiókák számát a tágabb makro-környezeti feltételek (250 m-es kolóniahatár) (Brown & Brown, 1996, Serrano & Tella, 2007), az információáramlás (Ward & Zahavi, 1973), az egyedi fiókakondíciót pedig alapvetően mikroszintű fészkehatások (szülői minőség, testvérkompetíció) befolyásolhatja leginkább (Smiseth et al., 1998; Wegrzyn et al., 2023). Szűkösebb években (kedvezőtlen időjárás, alacsony táplálékkínálat) a fiókaelhullások következtében megmaradó túlélő fiókák a csökkent testvérkompetíció miatt szignifikánsan jobb fizikai kondícióban érhetik el a kirepülést (Amundsen & Slagsvold, 1991; Martínez-Padilla et al., 2017).

A zárt mesterséges költőládák a természetes nyitott gallyfészkekhez képest jelentős védelmet biztosítanak, nagy mértékben moderálva a varjúfélék által kifejtett predációs veszteségeket (Charter et al., 2010). A

kolóniaméret kettős hatással van erre a rendszerre: a nagy méretű vércse-kolóniák jelentős vetésivarjú-állomány mellett egyrészt fokozhatják a helyi táplálék-kompetíciót (Serrano et al., 2005, 2007) és a sűrűségfüggő negatív hatásokat, mint pl. az ektoparaziták terhelését (Møller, 1993; Rosenheim, 1990), másrészt viszont a kollektív riasztás és támadás (mobbing) révén hatékony szociális védelmet nyújtanak a predátorokkal szemben (Brown & Brown, 1996; Quinn & Ueta, 2008).

Ezen a modellezésen keresztül láthattuk, hogy a mikro- és makro-térskálák nem csupán eloszlási mintázatokat hoznak létre, hanem erőteljes hatásuk van a költéskezdés időzítésétől, a kirepített fiókaszámon és a kolónia szociális védelmének szerveződésén keresztül még a varjúfélék predációs nyomására is.

A vörös vércse időbeli plaszticitása - Vörös vércsék rendkívüli léptékű másodköltése Magyarországon

Bevezetés és célkitűzések

A mérsékelt övi nappali ragadozómadarak többsége évente egyetlen költést nevel fel, ezért a sikeres másodköltés kivételes jelenségnek számít (Newton, 1979). Amennyiben azonban előfordul, jelentősen növelheti az egyed teljes éves reprodukzív teljesítményét, és kedvező környezeti feltételek mellett a populáció utánpótlásához is érdemben hozzájárulhat. Miközben az obligát vonuló kék vércse merev időbeli korlátok között mozog, a parciális vonuló vörös vércse elméletileg képes lehet a biológiai időablak tágítására, bár erre eddig kizárólag szórványos, ritka előfordulásként tekintettek (Závalský, 1985; Fargallo et al., 1996; Charter et al., 2005). Az 1995 és 2019 között, vörös vércséken végzett hosszú távú állomány-monitoring a mintaterületen is több alkalommal is azonosított, lehetséges másodköltéseket (Bagyura et al., 2006). Ezt követően 2020-ban egyértelműen sikerült bizonyítani másodköltés előfordulását ugyanazon költési időszakban (Kotymán & Solt, 2022). 2023-ban, egy rendkívül erős mezei pocok gradációs évben aztán több

hullámban azonosítottuk, összesen 42 második költés megkezdését. A vizsgálat célja a jelenség az irányú értékelése és elemzése volt, hogy a parciális vonuló státuszú faj miként képes átlépni a mérsékelt övi ragadozómadarakra jellemző egyszeri éves költés korlátait (Newton, 1979) ideális körülmények együtt állása idején, és hogyan maximalizálja reprodukív sikerét az idődimenzió feszítésével.

Anyag és módszer

2020–2023 között teljes állományfelmérést végeztünk a 28 500 hektáros mintaterületen, amely valamennyi ismert költőhelytípusra kiterjedt. A 2023-as vizsgálat során az intenzív, sűrűn ismételt fészekellenőrzéseken keresztül követtük nyomon a fészekaljok sorsát, a tojásrakás és a kirepülés pontos időzítését, valamint, ahol lehetett, egyedileg azonosítottuk a költő egyedeket az első és a feltételezett másodköltések során. Másodköltésként kizárólag azokat az eseteket vettük figyelembe, amikor az első költés bizonyítottan sikeres volt. Az elemzések során a költések időzítését, a fészekaljok méretét, valamint a kirepített fiókaszámot vettük alapul, melyek alapján összehasonlítottuk az egyszeri költéseket, pótköltéseket és másodköltéseket. A statisztikai elemzésekhez nemparaméteres módszereket (Wilcoxon-, Kruskal–Wallis-, Dunn- és Spearman-próbák) alkalmaztunk (R Core Development Team, 2021).

Eredmények és megvitatásuk

A vörös vércse a kedvező környezeti feltételekre elsősorban nem térbeli, hanem időbeli rugalmassággal reagált. A mintaterületen a vörösvércsepopuláció közel 17%-ánál dokumentáltuk a sikeres első költést követő, részben átfedő másodköltések előfordulását. Hasonló jelenséget korábban amerikai tarka vércsénél (*Falco sparverius*) írtak le (Porter & Wiemeyer, 1972; Toland, 1985). A másodköltő párok esetében sem fészekváltás, sem partnerváltás nem történt, valamennyi pár ugyanabban a költőlárában folytatta a második költést, amelyben az első zajlott. A párok közel 70%-a már az első fészekalj kirepülése előtt megkezdte a

második tojásrakást, a tojók az új fészekalj első tojását átlagosan két nappal az első költés utolsó fiókájának kirepülése előtt rakták le. A két költési ciklus tehát jelentős időbeli átfedést mutatott. Ez a szülői feladatok átmeneti megosztását eredményezte: miközben a tojó már a második fészekaljat kotlotta, a hím továbbra is ellátta az első költés kirepült fiókáit és a tojót.

Eredményeink alapján a másodköltés nem kompenzációs válasz egy sikertelen első költésre, hanem olyan reprodukív stratégia, amely kedvező környezeti feltételek mellett maximalizálja az éves szaporodási teljesítményt. Ezt jól tükrözi, hogy a másodköltő párok éves kirepült fiókaszáma közel kétszerese volt az egyszer költő pároknak. A térbeli és szociális stabilitás fenntartása mellett megvalósuló időbeli plaszticitás a faj újszerű adaptív válaszát tükrözi a klímaváltozásra (felmelegedés, enyhe telek, szárazabb nyarak) és a kulcszsfakmányt jelentő mezei pocok (*Microtus arvalis*) többéves fluktuációi során fellépő gradációkra (Tkadlec & Stenseth, 2001; Jacob et al., 2014). Ez egyben lényeges szempontot jelent a vegyes kék és vörös vércse kolóniák populációdinamikájának értelmezésében.

Carry-over és lokális hatások egy magyarországi kékvércse-populáció túlélésére és diszperziójára

Bevezetés és célkitűzések

A veszélyeztetett fajok hosszú távú megörzése a populációdinamikát meghatározó demográfiai folyamatok megértésére épül (Morrison et al., 2021). Az ilyen madárfajok demográfiai paramétereinek becslését nehezíti, hogy a túlélést és a populációdinamikát meghatározó tényezők gyakran a költőterületeken kívül, nagyon távol hatnak, és áthúzódó (carry-over) hatást gyakorolnak a demográfiára és diszperzióra. Márpedig a költőhelyi élőhely-kezelések és a szaporodási siker növelése csak akkor igazán eredményes, ha a populációk alakulását valóban a helyi tényezők limitálják (Studds et al., 2008). Hosszú távú vonuló

madaraknál a globális éghajlat- és földhasználat-változás telelő- és vonulási területeken érvényesülő hatásai alapvetően befolyásolják a demográfiát és a túlélést (Newton, 1998; Marra et al., 2015; Cohen et al., 2018). Vizsgálatunk célja ezért az volt, hogy egy 17 éves adatsoron keresztül feltárjuk a kék vércsék látszólagos túlélését (Φ), visszafogási valószínűségét (p) és diszperziós dinamikáját a lokális hatásokon túl a vonulási folyosókon (Száhel-övezet), valamint a telelőterületen - vonulás előtti gyülekezőhelyen - (Falcopolis, Angola) érvényesülő környezeti változók hatásait is figyelembe véve. Mivel az életkorfüggő túlélés számos madárfajnál általános jelenség (Loery et al., 1987; Angelier et al., 2007; Sergio et al., 2021), és a fiatal egyedek rendszerint alacsonyabb túlélési rátát mutatnak (Martin, 1995a; Newton et al., 2016), továbbá több taxon esetében is dokumentáltak ivarspecifikus különbségeket a túlélésben (Tavecchia et al., 2002; Badyaev et al., 2006; Colchero et al., 2017; Millsap et al., 2023), amelyek háttérben eltérő szaporodási ráfordítás (Tavecchia et al., 2001) vagy az ivarok különböző energetikai igényei állhatnak (Torres & Drummond, 1997), ugyanakkor az eredmények korántsem egységesek, mivel több kutatás elhanyagolható vagy nem kimutatható ivari különbségekről számolt be (Kenward et al., 2000; Jonker et al., 2014; Zsinka et al., 2024; Ottensmann et al., 2025), ezért vizsgálatunkban a környezeti kovariánsok relatív jelentőségét is értékelni szerettük volna, azonosítva a fő hajtóerőket, azok lehetséges dominanciáját és a látszólagos túlélést befolyásoló kölcsönhatásokat. A genetikai vizsgálataink eredményei megerősítették a korábbi terepi megfigyeléseket, miszerint a telepesen költő kék vércsék párzási rendszerében az alternatív reprodukciós stratégiák ritkán fordulnak elő (Magonyi et al., 2021). Emellett a molekuláris ivarmeghatározás alapján a vizsgált fiókák ivararánya nem tért el szignifikánsan az 1:1 aránytól, ami fontos kiindulási feltételt biztosított a későbbi túlélési és visszatérési modellek nemek szerinti összehasonlításához. Ennek háttérét az általunk sok éven keresztül egyedi színes gyűrűvel jelölt fészekaljak, és a fészeknél befogott és azonosított szociális szülők vér- és/vagy tollmintái

szolgáltatták (Magonyi et al., 2021). Vizsgáltuk továbbá, hogy a visszafogási valószínűség változik-e az ivar vagy az életkor függvényében, illetve, hogy azt helyi és regionális kovariánsok befolyásolják-e. A hasonló vizsgálatokban kritikus terepi mintavételi intenzitáson túl (Clobert et al., 1985; Lebreton et al., 1992; Serrano & Tella, 2003; Horswill et al., 2018) elemeztük, hogy a diszperziót vagy az ideiglenes emigrációt meghatározó tényezők milyen mértékben hatnak a visszafogási valószínűségekre, illetve, hogy valamely kovariáns betölt-e domináns szerepet, vagy eredményez-e új interakciókat. A vizsgált populáció kapcsán, független adatkészletként rendelkezésre álló diszperziós adatok alapján elemeztük a születési és a költési diszperzió mintázatait annak feltárására, hogy mutatkoznak-e életkor- és ivarfüggő különbségek. Az olyan párzási rendszerekben, ahol a hímek az erőforrások védelmére épülő stratégiát követnek, tojók felé torzult diszperziós mintázat várható (Greenwood & Harvey, 1980, 1982; Arlt & Pärt, 2008), ami a tojók nagyobb valószínűségű születési elvándorlását eredményezheti. A felnőtt madarak esetében pedig a nagyobb fitneszelőnyt biztosító helyhűség alapján a diszperziós ráták várhatóan eltérnek, és a költési diszperzió kisebb mértéket mutat a születési diszperzióhoz képest (Pärt, 1995; Limiñana et al., 2012; Serrano et al., 2021).

Anyag és módszer

A 2006–2023 között gyűjtött, egyedi jelölés-visszafogásos (CMR) adatsor modellezése a látszólagos túlélés (Φ) és a visszafogási valószínűség (p) becslésére, a modellépítés, -kiválasztás és a beágyazott modellek összehasonlítása Lebreton és munkatársai (1992), valamint Burnham és Anderson (2002) módszertana alapján történt, külön kezelve az első éves és az idősebb (második év vagy idősebb) egyedeket, valamint az ivarokat. Az elemzéseket az rMARK programcsomag segítségével végeztük (Laake, 2013), a nem visszafogott, ismeretlen ivarú fiókák esetében kiegyenlített ivararányt feltételezve (Bertók, 2017;

Magonyi et al., 2019, 2021). A modellek illeszkedését Cormack–Jolly–Seber (CJS) keretrendszerben (Choquet et al., 2009, 2020), U-CARE programmal teszteltük. Vizsgáltuk, hogy a közelmúltban feltárt afrikai telelőterületi gyülekezőhely (Huambo, Angola; „Falcopolis”, Palatitz et al., 2019) és a Száhel-övezet csapadékviszonyai (NOAA CMAP database, Xie et al., 1997), valamint megfigyelési ráfordítás, a lokális paraméterek (érkezés évében fészket foglalo kék vércsék, vetési varjak lokális állománya, költöladás vs. varjúfészkes kékvércse-állomány aránya és a magyarországi, mintaterületen kívüli kékvércse-állomány alakulása) miként befolyásolják a túlélést és diszperziót. Független adatkészlet elemzésével (Fisher-, Wilcoxon-teszt és khi-négyzet próba) értékeltük a születési és költési diszperziót, valamint a permanens emigrációt és utóbbit befolyásoló paramétereket.

Eredmények és megvitatásuk

A Vásárhelyi-pusztán 2006 és 2023 között végzett színesgyűrűzési és jelölés-visszafogási adatsor (Cormack–Jolly–Seber modellezés) alapján a kék vércsék látszólagos túlélését (Φ) alapvetően befolyásolják az afrikai telelő- és vonulási területek csapadékviszonyai. Klímafüggő és ivarspecifikus túlélés: a tojók túlélése mind az elsőéves, mind az idősebb (≥ 2 éves) korosztályban egyértelműen pozitív kapcsolatot mutatott az angolai telelőterület (Huambo/„Falcopolis”) és a Száhel-övezet csapadékmennyiségével. A hímeknél a telelési csapadék kedvező hatása szorosan függött a Száhel-övezet csapadékszintjétől. Korosztályi különbségek és észlelhetőség: a látszólagos túlélés az elsőéveseknél szignifikánsan alacsonyabb volt, mint az idősebb korosztályoknál (Strandberg et al., 2010; McGrady et al., 2015; Beauchamp, 2022; Rolek et al., 2022). Ez megfelel az életkorfüggő túlélés kapcsán számos madárfajnál leírt jelenségnek (Loery et al., 1987; Angelier et al., 2007; Sergio et al., 2021), miszerint a fiatal egyedek rendszerint alacsonyabb túlélési rátát mutatnak (Martin, 1995a), ám egyben a gyűrűzés-visszalátás alapú adatokkal nehezen detektálható, nagyobb mértékű

diszperzióra is utal (Newton et al., 2016). Az ivarok közötti alapvető túlélésben nem volt érdemi eltérés. A legmagasabb megfigyelési ráfordítású időszakban (2006–2019) becsült éves túlélési ráták (tojók: 0.573; hímek: 0.611) megegyeznek a hasonló testméretű sólyomfélék szakirodalmi értékeivel (Hiraldo et al., 1996; Prugnolle et al., 2003; Newton, 1979; James et al., 1989). Az idősebb felnőtt madarak észlelési valószínűsége szignifikánsan meghaladta a fiatalokét. Aszimmetrikus fiatakori diszperzió: A 2642 megjelölt fióka adatai alapján a születési diszperzió nagyon alacsony mértékű volt. A fiatal tojók végleges elvándorlása döntően a Száhel-övezet száraz éveit követően alakult ki, ami a vonulási folyosó szűkös energiabiztosító kapacitásának diszperziót kiváltó hatására utal. Ezek a körülmények felboríthatják az egyébként stabil filopatikus megtelepedési mintázatokat, és fokozhatják a túlélő egyedek nomád jellegű szétszóródását, különösen a rosszabb kondícióban lévő madarak körében, amely egyben torzíthatja a túlélési becsléseket. A helyben kelt és később véglegesen emigrált egyedek független adatkészletén alapuló diszperziós vizsgálatok megerősítették ezeket a mintázatokat: a permanens emigráció mindkét ivarnál gyakoribbá vált, amikor Huambo térségében az átlagosnál több csapadék hullott, ami arra utal, hogy a kedvező telelési körülmények növelik a túlélést, és ezáltal több egyed áll rendelkezésre a diszperzióhoz. A fiatakori diszperziós mintázatok hasonlóan bizonyultak a fehérkarmú vércsénél leírtakhoz (Prugnolle et al., 2003). Felnőttkori költési helyhűség: a felnőtt egyedek ivartól függetlenül rendkívül erős helyhűséget mutattak, melynek léptéke szintén összecseng a fehérkarmú vércsénél leírt spanyol tapasztalatokkal (Prugnolle et al., 2003; Serrano & Tella, 2003; Serrano et al., 2021). A visszatérő hímek 86,4%-a, a tojók 80,3%-a visszatért, és az egyedek többsége azon a költőhelyen maradt, ahol először sikeresen költött. A költőhelyet váltó felnőttek 46,7%-a is a mintaterület 30 km-es körzetén belül maradt, igazolva a felnőtt populáció térbeli stabilitását, ami szintén párhuzamba állítható a fehérkarmú vércsénél megfigyelt mintázatokkal (Serrano et al., 2001, 2021; Serrano

& Tella, 2003). A visszafogási (észlelési) valószínűséget mind a megfigyelési ráfordítás, mind a fészkelőhely típusa jelentősen befolyásolta: a nagyobb ráfordítás növelte a detektálhatóságot, különösen a költőládás telepeken, ahol a tojók erős helyhűséget és magasabb költési sikert mutattak (Kotymán et al., 2015). A mesterséges költőládákat eredendően a populációcsökkenés mérséklését célzó természetvédelmi beavatkozásként helyeztük ki (Palatitz et al., 2018), ám ezek alapvető fontosságúvá váltak a fészkelőhely-kínálat biztosításában. A fészkelőhelyek korlátozott száma ugyanis a ragadozó madarak – különösen a sólyomfélék és más, fakultatívan telepesen fészkelő fajok – populációinak egyik fő limitáló tényezője (Newton, 1979, 1998; Sarà et al., 2012). Módszertani korrekció: A költőládák természetvédelmi jelentősége ellenére ugyanakkor a kék vércsék hosszú távon erősen kötődnek a természetes fészekkínálathoz, a vetésivarjú-telepekhez. A mesterséges költőládákról a természetes vetési varjútelepekre történő áttelepülésből adódó alacsonyabb egyedi azonosíthatóságot a megfigyelési ráfordítás és a varjúállomány változásainak beépítésével sikerült módszertanilag korrigálni.

Eredményeink rámutatnak az afrikai telelőterület és vonulási régiók kulcsszerepére a kék vércsék túlélési és diszperziós dinamikájában, valamint arra, hogy a diszperzió és a kimutathatóság jelentősen torzíthatja a látszólagos túlélési becsléseket természetes telepeken költő fajok esetében.

Elméleti modellezéstől a gyakorlatig: közép feszültségű hálózatok fejszerkezeteinek madárbarát méretezése

In memoriam Serfőző József és Szügyi Kálmán

Bevezetés és célkitűzések

Természetvédelmi problémák közül az áramhálózatokon (a közép feszültségű elosztóhálózatok oszlopain) előforduló áramütéses balesetek jelentik az egyik jól dokumentált, tömeges elhullást okozó antropogén hatást (Olendorff et al., 1981; APLIC, 1996; Lehman et al., 1999), amely még a tetemeket rendszeresen elhordó és ezzel a megtalálás valószínűségét is jelentősen módosító „dögevők” (DeVault et al., 2003; Tóth, 2007) befolyásoló hatása ellenére is jelentős számokat takar. A probléma számos madárfajt érint világszerte (Janss & Ferrer, 2001; Lehman et al., 1999), hiszen a különböző madárfajok jelentős mértékben használják mind a bel- mind a külterületi hálózatok oszlopait (Demeter et al., 2018). Hazai léptékben a leggyakoribb áldozatok között szerepelnek az egerészölyv és fehér gólya mellett a vörös vércsék (Solt et al., 2022; Bagyura et al., 2024). Baleseteik megelőzése a nem vezetőképes alapanyagok (kompozit, üvegszálás technológia, vagy szilikon burkolattal fedett felületek) alkalmazásával, vagy előrelátó méretezéssel és geometriai elrendezéssel érhető el (APLIC, 1996, 2006, 2026; Dwyer et al., 2014). Tanulmányom a fentiek ismeretében kapcsolható erőteljesen a hazai vércse-fajokhoz. A két vizsgált faj ugyanis, a kékvércse-megőrzési erőfeszítések járulékos következményeként térben nagyon jelentősen átfedő elterjedésűvé vált, és a funkcionálisan telepes kék vércsék mesterséges kolóniái (Solt et al., 2019) a közelmúlta egyben a haza vörösvércse-állomány jelentős részét aggregálták, így elterjedésük a keleti országrészben nagyon jelentősen átfed (Kotymán & Solt, 2021). Élőhelyüket, vadászterületeiket pedig legtöbb esetben olyan nyílt, kitett területek nyújtják, ahol épp a szabadvezeték-hálózat oszlopai a legkönnyebben elérhető kiülőhelyek, vártavadászataik megfigyelő-pontjai. Kistermetű fajként pedig a vércsék

kiváló visszajelzői, minősítői azon, madárvédelmi célú technológiai módosításoknak, amelyek az áramütéses balesetek megelőzését, egy jó gyakorlatot céloznak országosan elterjeszteni. Elindult egy minősítési, illetve fejlesztési folyamat, a fejszerkezetek geometriájának és méretezésének módosítására, aminek eredményeként számos innovatív típus jelent meg hazánkban. Alapvető célunk volt tehát a legveszélyesebb megoldások kiváltására alkalmas új típusok minősítése, hogy egy innovatív tervezési technika segítségével lehetőleg olyan, az áramütés megelőzése szempontjából megfelelő típusokat találjunk, amelyek nem igényelnek utólagos kezelést, mert felépítésüknél, geometriájuknál és méretezésüknél fogva megelőzik a madárpusztulást.

Anyag és módszer

Horváth et al., (2010) alapján saját fejlesztésű háromdimenziós (3D) oszlopfaj-minősítési modellt dolgoztam ki, a gyakori áldozatokat egyszerűsített méret-kategóriák (A: nagy-, B: közepes-, C: kis- és D: apró-termetű kategória) szerint csoportosító logika alapján, ahol a vörös vércse szolgált egyik fő minta-fajként (kistermetűek).

2015 júniusára természetvédelmi célú forrásokból (LIFE, LIFE+, KEOP projektek) mintegy 14 300 oszlop, az akkori ÉMÁSZ Hálózati Kft. által üzemeltetett vezetékhálózat 90%-a madárvédelmi célú kiegészítésre, átalakításra és átépítésre került, melynek keretében közel 1400 oszlop erejéig hat különböző, új tervezésű tartó fejszerkezet-típus is megjelent az élő hálózaton. Ezen a területen történt meg 2017-ben egy, összesen 6123 oszlopot fedő nagymintás terepi visszaellenőrzés és mortalitás-felmérés (Tóth, 2018), ami a kiterjedt hazai közép feszültségű hálózat közel 1%-át jelenti. A felmérés területe (Hevesi-sík, Borsodi-mezőség) egyben „Magyarország madáratlasza” (Szép et al., 2021) adatai alapján a költséget követő őszi, majd téli időszakban az ország legmagasabb vörösvércse-denzitású régiója, emellett hazánk egyik kiemelt kékvércse-költőterülete, jelentős vonulás előtti őszi gyülekezőhelyekkel. Ez a térbeli fedés tette lehetővé, hogy az új fejszerkezetek madárvédelmi

hatékonyságát magas mortalitási kockázat mellett igazolhassuk olyan feltételek mellett (párhuzamosan minden korábbi, eltérő technológiájú korszakra jellemző kezeléstípus), amelyeket az ország más részein nem is lehetett volna vizsgálni. Az adatok alapján egy átfogó, az összes eddig alkalmazott utólagos kezelési technológia hatékonyságát is feltáró elemzés vált lehetővé.

Eredmények és megvitatásuk

A háromdimenziós modell alapján aktualizáltam a Horváth és munkatársai (2010) által fázis-fázis zárlat megelőzésére kidolgozott követelményeket, a hazai hálózatra bevezetett új, függőszigetelős oszlopképek kialakítása és a közös, kompromisszumos álláspontok alapján, amely összhangban van a legfrissebb nemzetközi ajánlásokkal (APLIC, 2026). A közép feszültségű elosztóhálózat legnagyobb része tartóoszlop (a hazai hálózat legalább kétharmada). Az ÉMÁSZ Hálózati Kft. szakaszain végzett visszaellenőrzés értékelésének fő fókusza így a tartó funkciójú, leggyakoribb oszloptípusok minősítése volt. Az utólagos kiegészítések nagyságrendi előrelépést hoztak ugyan, ám a szerelők kényszerű sietsége és a szűkös időszávok miatt az ilyen megoldások (burkolatok, műanyag szerelvények) telepítésekor szinte elkerülhetetlenek a hibák (Dwyer et al., 2017), és a szerelvények amortizációja már akár néhány év alatt érdemi mértékű (Tóth, 2018). Az átépítéseket követő visszaellenőrző felmérés nyomán végül három konkrét új fejszerkezet típus esetében bizonyosodott be, hogy ténylegesen madárbarát megoldások: nem okoztak madárelhullást. A modellezés alapján megfelelő és terepen verifikált TvBH-II jelű fejszerkezet típus (és releváns változatai) pedig ezt követően, az elosztói engedélyesekkel való együttműködés eredményeként a hazai szabadvezeték-hálózat fejlesztésének országosan alapértelmezett műszaki megoldásává vált.

III. Új tudományos eredmények

3.1. A fészkelési térskálák és a viselkedési plaszticitás fajspecifikus elválása

A négy vizsgálati év összevont adatai alapján igazoltam, hogy a kék vércse és a vörös vércse legközelebbi szomszéd-távolságainak eloszlása mind az eloszlást, mind a helyparamétereket tekintve szignifikánsan különbözik egymástól.

Leírtam, hogy a két szimpatikus faj alapvetően eltérő funkcionális térskálán hozza meg fészkelőhely-választási döntéseit: a vörös vércse funkcionális térskálája a 4 éves összevont adatsor alapján 829,2 méter. A faj eredendően territoriális, még a sűrű mesterséges fészekkínálat mellett is törekedhet egy biológiailag determinált minimális térköz fenntartására a fajtársaktól. A kék vércse funkcionális térskálája 440,0 méter, ugyanakkor extrém évközi plaszticitást mutat. Ennek széles tartománya támasztja alá a faj koloniális természetét, amelyet a fajtársak aktív vonzása és a szociális információk kontextusfüggő, dinamikus kiaknázása befolyásol.

3.2. A szimpatikus fészkelőközösség hierarchikus, több-skálás (*multi-scale*) ökológiai zónái

Feltártam, hogy a két faj fészkelő közösségének térszerkezetét egy hierarchikusan felépülő, több-skálás struktúra szabályozza. Azonosítottam a térbeli szerveződés alábbi funkcionális szintjeit:

1. *Mikro-léptékű fészkelési gócok (8–10 méter)*: a legbelső sűrűségi csúcs az egyazon fán vagy közvetlenül szomszédos ládában költő párok közötti közvetlen fizikai kontaktust és a legmagasabb szociális toleranciát képviseli.
2. *Szociális kolóniamag (97–100 méter)*: a kék és a vörös vércse közötti maximális heterospecifikus vonzás és a szoros értelemben

vett szociális kolóniamag külső határa 97 méternél (populációs szinten 100 m).

3. *Lokális funkcionális kolóniahatár (250–260 méter):* A 4 éves összevont szegmentált regressziós modellek alapján a vörös vércse funkcionális kolóniahatára 260 méterig terjed. Ez a küszöbérték jelöli ki a sűrű telepi mag és a táji háttéreloszlás közötti biológiailag konzervatív határt.

3.3. Térbeli léptékváltás és hierarchikus szabályozás leírása a reprodukciós szakaszokban

Leírtam, hogy a kék vércse reprodukciós sikerét az egymást követő fészkelési fázisokban eltérő térbeli léptékű és mechanizmusú tényezők szabályozzák (a költéskezdés időzítését döntően makroklimatikus folyamatok és a legkisebb léptékű szomszédság, a 10 m-es belső gócok társas stimulációja; a kirepített fiókaszámot makro-környezeti feltételek, a 250 m-es kolóniahatár; az egyedi fiókakondíciót pedig a mikroszintű fészekhatások, szülői minőség, testvérkompetíció befolyásolják).

3.4. A fészekaljméret evolúciós konzervativizmusa és a fakultatív fészekalj-redukció mechanizmusa

Megállapítottam, hogy a kék vércse lerakott tojásszáma (fészekaljmérete) konzervatív, szűk reakciónormájú bélyeg, amely nagymértékben független lehet a lokális térbeli sűrűségtől és a rágszálógradációktól. A faj a környezeti erőforrások és a táplálékkínálat fluktuációira nem a tojásszám korrigálásával, hanem a kelés-aszinkronitáson alapuló fakultatív fészekalj-redukcióval reagálhat.

3.5. A mesterséges fészekinfrastruktúra és a vetési varjú koloniális védőernő-hatása

Számszerűsítettem a fészekarchitektúra és a koloniális viszonyok védelmi szerepét a fészekpredáció mérséklésében: Leírtam, hogy a zárt mesterséges költőládák a természetes nyitott gallyfészkekhez képest jelentősen csökkentik a varjúfélék által kifejtett predációs veszteségeket; megerősítettem a kolóniaméret kettős hatását, miszerint a nagy méretű vércse- és varjútelepek egyrészt fokozhatják a helyi táplálék-kompetíciót és az ektoparaziták terhelését, másrészt viszont a kollektív riasztás és támadások révén hatékony szociális védelmet nyújthatnak a predátorokkal szemben.

3.7. A vörös vércse tömeges másodköltésének (*sequential double brooding*) első nagymintás bizonyítása a mérsékelt övi Palearktiszban

Igazoltuk, hogy a vörös vércse szaporodási stratégiája nem mereven egyköltéses, hanem a környezeti feltételekhez rugalmasan alkalmazkodó életmenet-stratégia. Dokumentáltuk, hogy ehhez megfelelő körülmények között a sikeresen első költést nevelő párok 16,6%-a második költést is megkezdett. Ez az eredmény rávilágít arra, hogy a mérsékelt övi ragadozómadarak reprodukív plaszticitása lényegesen nagyobb lehet a korábban feltételezetténél.

3.8. A másodköltés időbeli, fenológiai és viselkedési mintázatainak feltárása

Sikerült leírunk a sikeres másodköltések kulcsfontosságú szaporodásbiológiai feltételeit és mechanizmusait:

- *Korai kezdés:* A másodköltésbe kezdő párok az első költésüket szignifikánsan korábban kezdték, mint a kizárólag egyszer költő egyedek.

- *Időbeli átfedés (párhuzamos gondozás):* A másodköltő párok közel 70%-ánál a két szaporodási ciklus átfedett (átlagosan 2 napos átfedéssel).
- *Fészekhűség:* A vizsgálati területen a másodköltő párok kivétel nélkül (100%-ban) ugyanazt a fészket használták a második költéshez is.

3.9. A másodköltés reprodukív hozamának igazolása

Igazoltuk, hogy a másodköltés nem alacsony sikerű első költségek kompenzációja, hanem az éves szaporodási teljesítményt maximalizáló stratégia. A másodköltő párok éves kirepített fiókaszáma közel kétszerese volt az egyszeri költést végző pároknak. A sikeres másodköltések szignifikánsan korábban indultak és nagyobb második fészkealjmérettel rendelkeztek, mint a sikertelenek.

3.10. Az afrikai telelő- és vonulóterületek csapadékviszonyai és a magyarországi kékvércse-állomány látszólagos túlélése közötti szoros, ivarspecifikus kapcsolat igazolása egy mintaterületi merítés alapján

A Vásárhelyi-pusztán 2006 és 2023 között végzett, nagymintás színesgyűrűzési és jelölés-visszafogási adatsor alapján elsőként írtuk le, hogy a Pannon-medencei kék vércsék látszólagos túlélését (Φ) alapvetően az afrikai telelési/vonulási területek éghajlati viszonyai befolyásolják. A tojók látszólagos túlélése mind az elsőéves, mind a felnőtt (≥ 2 éves) korosztályban egyértelműen pozitív kapcsolatot mutat az angolai telelőterület (Huambo / „Falconopolis”) és a Száhel-övezet csapadékmennyiségével. Megállapítottuk, hogy a hímek esetében a telelőterületi csapadék túlélésre gyakorolt kedvező hatása szorosan függ a Száhel-övezet csapadékszintjétől, jelezve a vonulási folyosó és a telelőterület környezeti feltételeinek összetett, ivarfüggő kölcsönhatását.

3.11. A túlélési ráták alapvető életkorfüggésének és átlagos értékeinek meghatározása

A látszólagos túlélés különbözik az első éves és idősebb korosztályok között, míg az ivarak közötti alapvető túlélési különbségek nem érnek el szignifikáns szintet.

3.12. A születési diszperzió és a végleges elvándorlás (emigráció) környezeti hajtóerőinek feltárása

A fiatal egyedek születési diszperzióját és a fészkelőterületről való végleges elvándorlását az afrikai vonulási és telelési feltételek, valamint a helyi fészkelőhely-kínálat szerkezete együttesen szabályozhatják. Feltártuk a Száhel-övezet csapadékviszonyai által kiváltott aszimmetrikus, ivarspecifikus diszperziós hatást: a fiatal tojók végleges elvándorlása döntően a Száhel-övezet száraz éveit követően tapasztalható, míg a csapadékos, táplálékban gazdagidőszakok után ez a jelenség lényegesen ritkább. A vonulási útvonal száraz évjáratokban egyfajta környezeti küszöbérték-hatásként befolyásolhatja a tojók elvándorlási stratégiáját.

Megállapítottuk, hogy a telelőterület (Huambo) bőséges csapadéka és a hazai mintaterület növekvő vetésivarjú-állományának tavaszi értéke egyidejűleg magasabb elvándorlási rátával párosulhat mindkét ivarnál, a mely a hímek esetében erőteljesebb lehet. Ez azt jelzi, hogy a sűrűn lakott, telített lokális műfészek-telepek helyett nagyobb eséllyel kényszerülhetnek azonosításukat nehezítő varjútelepekre, vagy távolabbi költőhelyekre.

3.13. Erős helyhűség és a költési diszperzió korlátozott léptékének kimutatása felnőtt egyedeknél

Kimutattuk, hogy a felnőtt kék vércsére rendkívül erős költési helyhűség jellemző, ivari különbségek nélkül. Igazoltuk, hogy a fészek-helyet váltó vagy elvándorló felnőtt egyedek közel fele is a mintaterület 30 km-es körzetén belül maradt, ami ugyancsak a felnőtt populáció térbeli stabilitására utal.

3.14. A mintavételi torzítások és a fészkelési szerkezetváltás észlelési valószínűsége (p) gyakorolt hatásának módszertani leírása

Feltártuk, hogy a felnőtt madarak visszafogási/észlelési valószínűsége szignifikánsan magasabb, mint az elsőéveseké. Rávilágítottunk arra a módszertani összefüggésre is, hogy a mesterséges költőládákról a természetes vetésivarjú-telepekre történő áttelepülés a zárt lombkorona és az ott mozgó, költési időszakuk terén átfedő madárfajok miatt szisztematikusan nehezíti az egyedi azonosítást, amit a megfigyelési ráfordítás és a helyi varjúállomány változó interakcióinak beépítésével sikerült korrigálnunk a túlélési modellekben.

3.15. A hazai avifaunára dedikált, térbeli (3D) madárvédelmi biztonsági terek matematikai és geometriai modellezési módszertanának kidolgozása

A hazai madárfajok biometria adataira és viselkedésmintázataira építve négy testméret-kategóriára elsőként írtam le a madarak beülő tereit szabályos 3D forgástestekként és azok 2D síkmetszeteiként. Ez a módszertan mérnöki alapot nyújt a hálózattervezéshez anélkül, hogy drága és hosszú átfutású alapanyag-váltást kényszerítene ki.

3.16. A közép feszültségű szabadvezeték-hálózatok fázis–fázis és fázis–föld zárlati kritériumainak újra gondolása és határértékeinek meghatározása

Pontosítottam és kiegészítettem a hazai hálózati oszlopképekre vonatkozó kritikus biztonsági távolságokat a fázis–fázis zárlatok elkerülésére. Igazoltam, hogy a hagyományos háromszög-elrendezésű oszlopképek még a kistermetű ragadozómadarak (pl. vörös vércse) esetében is óhatatlanul a biztonsági zónákon belüli sodrony- és szigetelőérintést eredményeznek, ami bizonyítja a hagyományos konstrukciók alapvető madárvédelmi alkalmatlanságát.

3.17. Új, konstruktívan madárbarát fejszerkezetek elméleti tervezése, megfeleltetése és hatékonyságának terepi verifikációja

A háromdimenziós modell feltételeinek megfelelő, két innovatív, függőszigetelő és egy, szilikon burkolattal ellátott, üvegszálás rúdszigetelőkből álló fejszerkezet madárvédelmi hatékonyságát az őszi időszakban legmagasabb vörösvércse-denzitású régióban végzett egyedülálló, nagymintás terepi vizsgálat adatainak feldolgozásával verifikáltuk. Igazoltuk, hogy a kezeletlen kontroll és az utólagos burkolások hatékonyságához képest egyes, optimális geometriájú fejszerkezetek nem okoztak mortalitást.

3.18. Tudományos eredmények átültetése a nemzeti szabványosítási és áramszolgáltatói alapértelmezett gyakorlatba

A vizsgálatok keretében modellezett és terepen igazolt, TvBH-II jelű fejszerkezetet (és fokozott, vagy különleges biztonságra vonatkozó változatait) az elosztói engedélyesekkel folytatott együttműködés, valamint az európai uniós szabványadaptáció keretében sikerült a hazai közép feszültségű hálózatfejlesztések alapértelmezett iparági

standardjává tenni, megfelelően az új építésű hálózatokra vonatkozó hazai természetvédelmi jogszabályi kereteknek.

IV. Köszönetnyilvánítás

Hálával tartozom első sorban páromnak és családtagjaimnak, akik feltétel nélkül, és végtelen türelemmel támogatták egész eddigi munkámat. Köszönöm Dr. Szép Tibornak, hogy igazi mentorként segítette szakmai fejlődésemet, nélkülözhetetlen módon terelte a feldolgozásokat, publikációim elkészülési folyamatát. Köszönöm Dr. Németh Zoltánnak és Dr. Barta Zoltánnak az inspirációkat, és közreműködésüket.

Külön köszönöm Dr. Marton Attilának és Dr. Végvári Zsoltnak, oppeneseimnek a bírálataikban tett hasznos javaslatokat és konstruktív észrevételeket.

Számtalan hasznos tanáccsal, közös gondolkodással és több évtizedes terepi együttműködéssel gazdagította életemet, és ezt a sok élethelyzetben minden egyéb fölé sorolt közös ügyet Dr. Palatitz Péter, Dr. Fehérvári Péter, Dr. Erdélyi Károly, Nagy Attila és Tóth Péter barátom, akiknek örökké hálás maradok ezért.

Ez a feldolgozás létre sem jöhetett volna az immár 30 éves múlta visszatekintő mintaterület megalapozója, Kotymán László elkötelezettsége, barátsága, szakmai kíváncsisága és állhatatos munkája nélkül, amelyre a Vásárhelyi-pusztá mintaterület működése ma is épül.

A mintaterületen zajló tevékenységek alapja a *Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság* szakmai elkötelezettsége, melynek kapcsán kiemelt köszönet illeti Dr. Tirják Lászlót, Bánfi Pétert, Ezer Ádámot, Molnár Gézát, Lengyel Györgyöt és Vizi Évát. Az igazgatóság egykori alkalmazottjaiként Kocsis Péter nyújtott nélkülözhetetlen segítséget, kitartó szakmai és emberi támogatást.

Felbecsülhetetlen segítséget jelentett ennek a közel három évtizedes munkának a végrehajtásában minden szerzőtársam, aki szakmai

tapasztalatával, meglátásaival és ötleteivel járult hozzá folyamatosan a közös eredményeinkhez.

Köszönöm a terepi munkákban, gyűrűzésben és visszafogásokban, adatrögzítésben és előkészítésben részt vevő kollégák és önkéntesen csatlakozó barátaink sorának az erre szánt idejüket és életerejüket.

Köszönöm az elkötelezettségét minden együttműködő kollégának, aki akár az állami természetvédelem, akár civil szervezetek részéről hozzájárult a közösen elért eredményekhez, közülük is külön kiemelve Schmidt Andrást, Tihanyi Gábort és Dr. Horváth Mártont. Köszönöm minden elosztói engedélyes partnernek és konkrét kollégának, külön kiemelve az egykori Elmű-Émász Energiaszolgáltató Zrt., az ÉMÁSZ Hálózati Kft. szakembereinek és az innovatív megoldások tervezőinek, gyártóinak azt a nyitott és felelősségteljes hozzáállást, ami a hazai madárvilág megőrzését, valamint az innovatív technológiai megoldások beépülését elősegítette, és ezzel számtalan madár életét segített megőrizni.

A vizsgálatok részben a 1017824 számú projekt a Kulturális és Innovációs Minisztérium Nemzeti Kutatási Fejlesztési és Innovációs Alapból nyújtott támogatásával, a Kooperatív Doktori Program Doktori Hallgatói Ösztöndíj pályázati program finanszírozásában valósultak meg.

V. Az értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények listája

Magonyi, N., Szabó, K., Fehérvári, P., **Solt, Sz.**, Palatitz, P., Vili, N., Mátics, R. (2021). Extra-pair paternity, intraspecific brood parasitism, quasi-parasitism and polygamy in the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*). *Ibis*, 163, 1087-1092. <https://doi.org/10.1111/ibi.12932>

Solt, Sz., Kotymán, L., Horváth, É., Szép, T. (2026): Extreme number of second clutches in Common Kestrels (*Falco tinnunculus*) in Hungary. *Ornis Hungarica*, 34(1), 166–185. <https://doi.org/10.2478/orhu-2026-0015>

Solt, Sz., Kotymán, L., Horváth, É., Fehérvári, P., Palatitz, P., Szép, T. (submitted): How do conditions during wintering and migration influence survival and dispersal in a Hungarian population of the Red-footed Falcon? (*Journal of Ornithology*)



Nyilvántartási szám: DEENK/562/2026.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Solt Szabolcs
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10074232

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

1. **Solt, S.**, Kotymán, L., Horváth, É., Szép, T.: Extreme number of second clutches in Common Kestrels in Hungary.
Ornis Hung. 34 (1), 166-185, 2026. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2026-0015>
IF: 0.4 (2025)

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (1)

2. Magonyi, N. M., Szabó, K., Fehérvári, P., **Solt, S.**, Palatitz, P., Vili, N., Bertók, P., Mátics, R.:
Extra-pair paternity, intraspecific brood parasitism, quasi-parasitism and polygamy in the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*).
Ibis. 163 (3), 1087-1092, 2021. ISSN: 0019-1019.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/ibi.12932>
IF: 2.351

További közlemények

Idegen nyelvű, hazai könyvek (1)

3. Szerk. Palatitz, P., **Solt, S.**, Fehérvári, P.: The Blue Vesper: Ecology and Conservation of the Red-footed Falcon. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, 240 p., 2018.
ISBN: 9786158092548

Magyar nyelvű könyvrészletek (2)

4. Bagyura, J., Péchy, T., **Solt, S.**: Áramütés és megoldások keresése.
In: A Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület első 50 éve. Szerk.: Haraszthy László, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, 230-235, 2024. ISBN: 9786158174589





5. **Solt, S.**, Demeter, I., Tóth, P., Bagyura, J., Horváth, M.: Áramütéses madárpusztulások, vezetékekkel történő ütközések és megelőzésük.
In: Magyarország ragadozó madarai és baglyai / (szerk.) Haraszthy, László; Bagyura, János, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, 659-673, 2022. ISBN: 9786158174534

Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

6. Széles, Z., Fehérvári, P., Palatitz, P., **Solt, S.**, Gyüre, P., Borbáth, P.: Kék vércse gyülekezéskori élőhely-használatának és táplálék-összetételének vizsgálata a Dél hevesi régióban.
Tudományos Diákköri Közlemények 1, 97-106, 2011.

Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (9)

7. Palatitz, P., Fehérvári, P., **Solt, S.**, Horváth, É.: Breeding population trends and pre-migration roost site survey of the Red-footed Falcon in Hungary.
Ornis Hung. 23 (1), 77-93, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0007>
8. Kotymán, L., **Solt, S.**, Horváth, É., Palatitz, P., Fehérvári, P.: Demography, breeding success and effects of nest type in artificial colonies of Red-footed Falcons and allies.
Ornis Hung. 23 (1), 1-21, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0001>
9. Palatitz, P., **Solt, S.**, Horváth, É., Kotymán, L.: Hunting efficiency of Red-footed Falcons in different habitats.
Ornis Hung. 23 (1), 32-47, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0003>
10. Piross, I. S., Fehérvári, P., Vas, Z., **Solt, S.**, Horváth, É., Palatitz, P., Giosele, C., Gustin, M., Pedrelli, M., Kumar, R. S., Williams, N. P., Pretorius, R., Bernitz, Z., Bernitz, H., Harnos, A.: Louse (Insecta: Phthiraptera) infestations of the Amur Falcon and the Red-footed Falcon.
Ornis Hung. 23 (1), 58-65, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0005>
11. Horváth, É., **Solt, S.**, Kotymán, L., Palatitz, P., Piross, I. S., Fehérvári, P.: Provisioning nest material for Rooks; a potential tool for conservation management.
Ornis Hung. 23 (1), 22-31, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0002>
12. Fehérvári, P., Piross, I. S., Kotymán, L., **Solt, S.**, Horváth, É., Palatitz, P.: Species specific effect of nest-box cleaning on settlement selection decisions in an artificial colony system.
Ornis Hung. 23 (1), 66-76, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0006>





13. Fehérvári, P., Lázár, B., Palatitz, P., **Solt, S.**, Nagy, A., Prommer, M., Nagy, K., Harnos, A.: Pre-Migration Roost Site use and Timing of Postnuptial Migration of Red-Footed Falcons (*Falco Vespertinus*) Revealed by Satellite Tracking.
Ornis Hung. 22 (1), 36-47, 2014. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2014-0009>
14. Palatitz, P., Fehérvári, P., **Solt, S.**, Kotymán, L., Neidert, D., Harnos, A.: Exploratory analyses of foraging habitat selection of the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*).
Acta Zoolog Acad Sci Hung. 57 (3), 255-268, 2011. ISSN: 1217-8837.
IF: 0.564
15. Fehérvári, P., Harnos, A., Neidert, D., **Solt, S.**, Palatitz, P.: Modeling habitat selection of the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*): A possible explanation of recent changes in breeding range within Hungary.
Appl. Ecol. Environ. Res. 7 (1), 59-69, 2009. ISSN: 1589-1623.
- Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (8)
16. Piross, I. S., **Solt, S.**, Horváth, É., Kotymán, L., Palatitz, P., Bertók, P., Szabó, K., Vili, N., Vas, Z., Rózsa, L., Harnos, A., Fehérvári, P.: Sex-dependent changes in the louse abundance of red-footed falcons (*Falco vespertinus*).
Parasitol. Res. 119 (4), 1327-1335, 2020. ISSN: 0932-0113.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00436-020-06634-2>
IF: 2.289
17. Piross, I. S., Siliwal, M., Kumar, R. S., Palatitz, P., **Solt, S.**, Borbáth, P., Vili, N., Magonyi, N. M., Vas, Z., Rózsa, L., Harnos, A., Fehérvári, P.: Sex interacts with age-dependent change in the abundance of lice-infesting Amur Falcons (*Falco amurensis*).
Parasitol. Res. 119 (8), 2579-2585, 2020. ISSN: 0932-0113.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00436-020-06753-w>
IF: 2.289
18. Magonyi, N. M., Mátics, R., Szabó, K., Fehérvári, P., **Solt, S.**, Palatitz, P., Vili, N.: Characterization of novel microsatellite markers for the red-footed falcon (*Falco vespertinus*) and cross-species amplification in other *Falco* species.
Eur. J. Wildl. Res. 65 (4), 1-5, 2019. ISSN: 1612-4642.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10344-019-1300-8>
IF: 1.381
19. Demeter, I., Horváth, M., Nagy, K., Görögh, Z., Tóth, P., Bagyura, J., **Solt, S.**, Kovács, A., Dwyer, J. F., Harness, R. E.: Documenting and reducing avian electrocutions in Hungary: a conservation contribution from citizen scientists.
Wilson J Ornithol. 130 (3), 600-614, 2018. ISSN: 1559-4491.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1676/17-031.1>
IF: 0.634





20. Soltész, Z., Erdélyi, K., Bakonyi, T., Barna, M., Szentpáli-Gavallér, K., **Solt, S.**, Horváth, É., Palatitz, P., Kotymán, L., Dán, Á., Papp, L., Harnos, A., Fehérvári, P.: West-Nile virus host-vector-pathogen interactions in a colonial raptor.
Parasites Vectors. 10 (1), 1-10, 2017. ISSN: 1756-3305.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1186/s13071-017-2394-z>
IF: 3.163
21. Fehérvári, P., **Solt, S.**, Erdélyi, K., Yosef, R.: Hatching Rank Influences Nutritional Condition in the Common Buzzard: Evidence from Ptilochronology.
J. Raptor Res. 48 (3), 280-284, 2014. ISSN: 0892-1016.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3356/JRR-13-51.1>
IF: 0.631
22. Gyuranecz, M., Foster, J. T., Dán, Á., Ip, H. S., Egstad, K. F., Parker, P. G., Higashiguchi, J. M., Skinner, M. A., Höfle, U., Kreizinger, Z., Dorrestein, G. M., **Solt, S.**, Sós, E., Kim, Y. J., Uhart, M., Pereda, A., González, H. G., Hidalgo, H., Blanco, J. M., Erdélyi, K.: Worldwide Phylogenetic Relationship of Avian Poxviruses.
J. Virol. 87 (9), 4938-4951, 2013. ISSN: 0022-538X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1128/JVI.03183-12>
IF: 4.648
23. Fehérvári, P., **Solt, S.**, Palatitz, P., Barna, K., Ágoston, A., Gergely, J., Nagy, A., Nagy, K. M., Harnos, A.: Allocating active conservation measures using species distribution models: a case study of red-footed falcon breeding site management in the Carpathian Basin.
Anim. Conserv. 15 (6), 648-657, 2012. ISSN: 1367-9430.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00559.x>
IF: 2.692

A közlő folyóiratok összesített impact faktora: 21,042

**A közlő folyóiratok összesített impact faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre):
2,751**

A DEENK a Jelölt által a Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2026.08.27.



Short thesis for the degree of doctor of philosophy (PhD)

**Drivers of population dynamics in sympatric small
falcons and their conservation applications**

by Szabolcs István Solt

Supervisor: Dr. Tibor Szép



UNIVERSITY OF DEBRECENI

Doctoral School of Juhász-Nagy Pál

Debrecen, 2026.

I. General Introduction and Objectives

Two small falcons—the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*, Linnaeus 1766) and the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*, Linnaeus 1758)—breed in the steppe habitats of the Pannonian Basin, playing a key role in maintaining the food webs and network stability of these ecosystems. Although both species are secondary nest-using raptors that rely heavily on nest-building corvids (Corvidae), they exhibit marked differences in their life-history strategies, adaptive capacities, and conservation status. While the Common Kestrel is a partial migrant or partially sedentary, fundamentally territorial species (Kirwan et al., 2025), the Red-footed Falcon is our only colonial raptor and an obligate long-distance migrant (Katzner et al., 2016; Palatitz et al., 2018). The conservation of the Red-footed Falcon—as a Natura 2000 target species and a conservation umbrella species of paramount ecological importance (BirdLife International, 2013, 2021)—has required intensive conservation interventions over recent decades (Palatitz et al., 2018). Due to the domestic collapse of Rook (*Corvus frugilegus*) populations, which provide colonial breeding sites (Schenk, 1911; Solt, 2009; Burner et al., 2019; Katzner et al., 2021; Lovász & Solt, 2021), and structural shifts in agricultural land use (Kalotás, 1987, 1988; Tóth, 1995; Bagyura & Palatitz, 2004), European and domestic populations of the species declined drastically (Tomialojc, 1995; Palatitz et al., 2009, 2010). However, the extensive artificial nest-box network established for species recovery created a novel ecological scenario: Common Kestrels also increasingly aggregated within these colonies (Bagyura & Palatitz, 2004; Palatitz et al., 2018; Solt et al., 2019). Consequently, understanding the ecological role of the sympatric Common Kestrel and establishing a joint conservation framework for both species became indispensable for the effective conservation of the Red-footed Falcon. My doctoral research is based on two decades of study conducted in the Vársárhelyi-puszta, where an initial reliance solely on artificial nest provision

(Kotymán et al., 2015) was followed between 2009 and 2023 by a spectacular return and spontaneous population recovery of Rooks (Solt et al., 2019). This radical infrastructural reorganization generated a dynamic environmental matrix—a real-world natural experiment—allowing us to investigate the adaptive responses of these two small falcon species over the long term and free from methodological bias. In my dissertation, I investigated how these two species—operating under their respective life-history constraints—use distinct strategies to respond to environmental limitations and opportunities amidst the drastic transformation of the nesting infrastructure (artificial nest boxes → natural Rook colonies). I analyze this dynamically changing, multi-species system, as well as the conservation response to the spatial aggregation caused by artificial colonies (Solt et al., 2019) and a critical anthropogenic threat, across five interconnected studies:

- First, I elucidate the spatial structure of the system and density-dependent nest-site selection (Study 1);
- Second, I analyze the reproductive success of the Red-footed Falcon population and its environmental and social drivers, spanning from lay date initiation to nestling condition (Study 2);
- Third, I present an extreme opportunistic response demonstrated by the temporal reproductive plasticity of the Common Kestrel through overlapping double-brooding (Study 3);
- Fourth, I contextualize these local processes within a long-term, global framework by modeling mark-recapture data and cross-continental carry-over effects extending from African wintering grounds (Study 4);
- Finally, addressing both the substantial aggregation and spatial overlap observed in both falcon species due to conservation interventions (Solt et al., 2019; Kotymán & Solt, 2021), as well as a severe anthropogenic threat operating globally and locally alongside recent climate change (Walther et al., 2002; Parmesan & Yohe, 2003; Lehman et al., 2007; Brook et al., 2008; Guil &

Pérez-García, 2022; APLIC, 2026)—namely, mass electrocution mortality on medium-voltage power lines—I present an engineering-oriented technology method for species conservation (Study 5). Lastly, I outline the successful implementation of an effective technical solution at an industry-wide, nationwide scale to mitigate electrocution mortality.

II. Studies

1. Delineating Functional Colonial versus Resource-Driven Aggregations

Introduction and Objectives

In true or functional coloniality, colonial breeding represents an evolved component of a species' social system, where individuals actively seek proximity to conspecifics due to direct fitness benefits (Wittenberger & Hunt, 1985; Danchin & Wagner, 1997). Colonies are thus not merely spatial clusters, but social systems in which the aggregation of breeding sites constitutes an adaptive behavioral strategy per se (Reed & Dobson, 1993). Conversely, in species aggregating as a result of artificial nest provision or nest boxes, spatial clustering is often secondary—a consequence of the artificial concentration of habitat structure or nest-site availability. In such cases, the species may be inherently solitary or loosely colonial, yet restricted and human-concentrated nesting resources (e.g., nest boxes, artificial platforms) induce locally high densities (Kotymán & Solt, 2021, 2022). Here, individuals do not aggregate primarily for social benefits, but rather because suitable nesting sites are spatially clustered (Newton, 1998). Because spatial clustering in a nest-box-provisioned population cannot automatically be regarded as true coloniality, it is better conceptualized as a resource-driven phenomenon where the distribution of nesting sites organizes the spatial pattern of individuals; thus, substantial differences are expected between the two co-nesting falcon species. My objective was to evaluate how these two

small falcons shape their intraspecific social spatial structure within identical landscape environments and under identical nest provision. The aim was to decouple true conspecific attraction from constrained spatial aggregation across artificial versus natural nest-provisioning patterns.

Material and Methods

I conducted a landscape-scale distance analysis and spatial delineation across the entire breeding population within the study area, standardized to a single breeding cycle using spatial point-pattern analysis techniques. To delineate the boundaries of functional colonies for Red-footed Falcon pairs at the population scale, we compared inter-pair distances between the two falcon species. Based on a four-year census for the Common Kestrel and the comprehensive long-term monitoring dataset for the Red-footed Falcon, we annually calculated inter-pair nearest-neighbor distances (NND). In addition to annual comparative analyses, we generated empirical cumulative distribution functions (ECDF) for the complete four-year dataset per species, accounting for inter-annual pattern stability, differences in spatial organization between the two species (Tukey, 1977), and the 90th percentile distance threshold within which the vast majority of nearest neighbors concentrate (Worton, 1989; Getis & Ord, 1992; Anselin, 1995; Diggle, 2013). Given the characteristic right-skewness of spatial distance distributions, we calculated 95% confidence intervals around the 90th percentiles using a non-parametric bootstrap resampling procedure with 2,000 iterations to quantify sampling estimate uncertainty and stability (Efron & Tibshirani, 1994; Manly, 2018). Comparisons between nearest-neighbor distances of the two sympatric species were performed using non-parametric inferential statistical tests (Kolmogorov–Smirnov test, Wilcoxon signed-rank test, Cliff's δ) (Cliff, 1993; Hollander et al., 2013). To identify the spatial extent to which nest-provision-induced aggregation persists, we fitted segmented regression models (piecewise/breakpoint analysis) to

the probability density functions derived from nearest-neighbor distance distributions (Toms & Lesperance, 2003).

Results and Discussion

The landscape-scale structure of nest availability fundamentally—yet species-specifically—shapes the spatial organization of these two sympatric falcons. Long-term shifts in nesting infrastructure (artificial nest boxes – natural Rook colonies) force divergent intraspecific social structures. Common Kestrels exhibited mean inter-pair distances virtually twice as large as Red-footed Falcons, with low annual fluctuations compared to the high inter-annual plasticity observed in Red-footed Falcons. The spatial pattern of the evolutionarily colonial species is driven by active and selective conspecific attraction as well as the direct exploitation of social information (Serrano et al., 2004), displaying marked annual dynamics contingent upon nest availability (Newton, 1979). Based on the breakpoint analysis (Toms & Lesperance, 2003), the internal density hubs of shared colonies emerge at 8–10 meters (immediate neighbors), while the shared colony core delineates at 97 meters. This is remarkably consistent with the 100–120 meter critical social zone identified by Serrano et al. (2004) for the Lesser Kestrel (*Falco naumanni*). In contrast, the Common Kestrel preserves its territorial character as far as possible, compressing its territories only due to the artificial resource concentration of the nest-box network down to a tolerable threshold identified at 260 meters. Thus, while spatial compression confers adaptive advantages for the Red-footed Falcon, territory compression in the Common Kestrel represents a resource-driven aggregation enforced by nest boxes, entailing increased energetic costs of local inter-neighbor aggression and territorial defense (Sergio & Penteriani, 2005). Using a conservative approach, we designated the functional colony boundary identified for the Common Kestrel as the external colony perimeter for subsequent investigations. Based on these

findings, parameters and local density values of falcons and associated species could be accurately assigned to individual functional colonies.

2. Modeling the Reproductive Success of Red-footed Falcons

Introduction and Objectives

In migratory birds, the timing of breeding initiation is a critical determinant of clutch size and offspring survival probability (Lack, 1947). However, global climate change alters these delicate spring phenological timings, complicating the accurate identification of local meteorological windows (Visser & Both, 2005). In the non-nest-building Red-footed Falcon, this energetic sequence, actual breeding performance, and fledging success are fundamentally modified by Rooks. Rooks act as ecosystem engineers that provide essential nesting infrastructure while simultaneously functioning as potential nest predators (Jones et al., 1994; Sergio et al., 2003). Furthermore, intracolony heterospecific competition drastically modulates nest predation (Holt, 1977), which represents the primary driver of reproductive failure in colonial breeders (Ricklefs, 1969).

The objective of this study was to perform a structured, hierarchical analysis of reproductive success across sequential breeding stages—spanning lay date initiation, clutch size, number of fledged young, and offspring body condition (Wootton, 1994; Shipley, 2016). The target population represents a core stronghold of the species' distribution in the Pannonian region (Palatitz et al., 2018). Nest-level monitoring data collected between 1996 and 2023 provided a unique opportunity to utilize long-term datasets (Fehérvári et al., 2012) to uncover the underlying mechanisms driving breeding success and to disentangle the impacts of environmental covariates and biotic interactions, such as corvid predation (Caswell, 2001; Stephens et al., 2007). Decoupling these limiting factors is essential for understanding raptor population dynamics (Newton, 1998).

Material and Methods

Based on the spatial boundaries delineated in the previous study, Red-footed Falcon colonies and colony sizes were defined annually across three simplified population-level distance thresholds:

- 10 m: Internal density hubs
- 100 m: Colony core
- 250 m: External colony perimeter

These boundaries were constructed using merged spatial buffer polygons centered on active Red-footed Falcon nest locations (Fletcher & Fortin, 2018). Based on known replacement clutch initiation dates, the dataset was strictly filtered to include only confirmed first breeding attempts (Gienapp et al., 2005; Visser & Both, 2005; Newton, 2007). Using complex, multi-stage modeling frameworks, we evaluated which local environmental, social, and density-dependent factors best explained reproductive performance based on key demographic parameters (Newton, 1994; Martin, 1995b; Sergio & Penteriani, 2005; Sergio et al., 2007). Models integrated the breeding pair counts of sympatric species potentially competing for nest sites or engaging in biotic interactions with Red-footed Falcons, specifically the Common Kestrel, Western Jackdaw (*Corvus monedula*), Hooded Crow (*Corvus cornix*) and Rook. High-resolution local climate data (E-OBS; Cornes et al., 2018) were extracted by selecting the critical temporal "best window" for each specific breeding phase (van de Pol et al., 2016), explicitly defining opening and closing days. All continuous variables were standardized; however, two critically important environmental variables were included as categorical factors due to their discrete properties and scaling: common vole (*Microtus arvalis*) availability and nest cavity type. Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) were fitted separately for each response variable (Bates et al., 2015). Models were executed sequentially along the functional axis:

Laying Date → Clutch Size → Fledged Young → Nestling Condition. During model specification, we systematically tested the performance of nested versus crossed random effect structures across spatial scales, adhering to standard ecological mixed-modeling protocols (Zuur et al., 2009; Harrison et al., 2018).

Results and Discussion

Population-level modeling revealed that Red-footed Falcon reproductive success is shaped by distinct environmental drivers operating across different spatial scales and via varying biological mechanisms throughout successive breeding phases. The timing of breeding initiation was primarily driven by macroclimatic processes (Forchhammer et al., 1998; Crick & Sparks, 1999; Stenseth et al., 2002; Crick, 2004) and local neighborhood density operating at the finest spatial scale (social stimulation within the 10 m internal hubs). Years with stable food availability and favorable weather relaxed the energetic constraints on egg production, enabling earlier laying dates. Furthermore, the structural stability offered by artificial nest boxes facilitated earlier laying compared to natural nests (Kotymán et al., 2015). Clutch size (egg count) exhibited a conservative, narrow reaction norm (Daan et al., 1990) that was largely independent of local spatial density and rodent population cycles (Lack, 1947). Rather than adjusting initial clutch size, the species responds to environmental fluctuations and prey scarcity through facultative brood reduction mediated by hatching asynchrony (Lack, 1954; Angelstam et al., 1984; Wiebe & Bortolotti, 1994). The number of fledged young was predominantly governed by broader macro-environmental conditions within the 250 m colony perimeter (Brown & Brown, 1996; Serrano & Tella, 2007) and colony-level information transfer (Ward & Zahavi, 1973). In contrast, individual nestling condition could be driven primarily by micro-level nest effects, including parental quality and sibling competition (Smiseth et al., 1998; Węgrzyn et al., 2023). Under resource-poor conditions (adverse weather or low prey

availability), nestlings that survived partial brood loss achieved significantly higher physical condition at fledging due to relaxed sibling competition (Amundsen & Slagsvold, 1991; Martínez-Padilla et al., 2017). Enclosed artificial nest boxes provided substantial physical protection compared to natural open stick nests, strongly mitigating nest predation losses inflicted by corvids (Charter et al., 2010). Colony size exerted a dual effect on this system: large falcon colonies co-occurring with substantial Rook populations heightened local food competition (Serrano et al., 2005, 2007) and density-dependent costs, such as ectoparasite loads (Rosenheim, 1990; Møller, 1993). Conversely, large aggregations enhanced social defense through communal alarm calling and mobbing, effectively deterring predators (Brown & Brown, 1996; Quinn & Ueta, 2008). Overall, this hierarchical modeling framework demonstrates that micro- and macro-spatial scales do not merely dictate spatial distribution patterns; they directly modulate key demographic processes ranging from laying phenology and fledging output to social anti-predator defense and corvid predation pressure.

3. Temporal Plasticity of the Common Kestrel: Extraordinary Scale of Double-Brooding in Hungary

Introduction and Objectives

The majority of temperate diurnal raptors raise a single brood per year; thus, successful double-brooding is considered an exceptional phenomenon (Newton, 1979). However, when it occurs, it can substantially enhance an individual's total annual reproductive output and, under favorable environmental conditions, contribute significantly to population recruitment. While the obligate migrant Red-footed Falcon operates within rigid temporal constraints, the partially migratory Common Kestrel may theoretically possess the capacity to expand its biological time window. Nevertheless, double-brooding in this species has historically been viewed as a sporadic and rare event (Závalský,

1985; Fargallo et al., 1996; Charter et al., 2005). Long-term population monitoring of Common Kestrels between 1995 and 2019 identified several potential double-brooding events within the study area (Bagyura et al., 2006). Subsequently, in 2020, double-brooding within a single breeding season was definitively confirmed (Kotymán & Solt, 2022). In 2023, during an exceptionally strong common vole outbreak year, we recorded a total of 42 second breeding attempts initiated in multiple waves. The objective of this study was to evaluate and analyze this phenomenon to understand how a partially migratory raptor can surpass the constraints of single annual breeding typical of temperate raptors (Newton, 1979) during the alignment of ideal environmental conditions, thereby maximizing its reproductive success by stretching the temporal dimension.

Material and Methods

Between 2020 and 2023, we conducted a comprehensive population census across the 28,500-hectare study area, covering all known nest-site types. During the 2023 season, intensive, highly repeated nest inspections were used to track brood fates, the precise timing of egg laying and fledging, and—where feasible—to individually identify breeding birds across first and presumed second attempts. Second broods were strictly defined as attempts initiated only after a proven successful first brood. Analytical comparisons of lay dates, clutch sizes, and the number of fledged young were conducted among single broods, replacement broods, and second broods. Statistical evaluations were performed using non-parametric inferential methods (Wilcoxon, Kruskal–Wallis, Dunn, and Spearman rank-correlation tests) (R Core Development Team, 2021).

Results and Discussion

Common Kestrels responded to favorable environmental conditions primarily through temporal rather than spatial flexibility. Within the study area, we documented overlapping sequential double-brooding following a successful first brood in nearly 17% of the Common Kestrel

population—a phenomenon previously described in the American Kestrel (*Falco sparverius*) (Porter & Wiemeyer, 1972; Toland, 1985). Among double-brooding pairs, neither nest-site switching nor mate switching occurred; all pairs initiated their second attempt in the exact same nest box used for their first brood. Nearly 70% of double-brooding pairs commenced laying their second clutch before the fledging of the first brood, with females laying the first egg of the second clutch an average of two days prior to the fledging of the last chick from the initial brood. Consequently, the two breeding cycles exhibited significant temporal overlap. This resulted in a temporary division of parental duties: while the female incubated the second clutch, the male continued to provision the fledged young from the first brood as well as the female. Our results demonstrate that double-brooding is not a compensatory response to a failed first attempt, but an adaptive reproductive strategy that maximizes annual reproductive output under optimal environmental conditions. This is clearly reflected by the fact that double-brooding pairs produced nearly twice as many fledged young annually compared to single-brooding pairs. This temporal plasticity—achieved while maintaining spatial and social stability—reflects a novel adaptive response of the species to climate change (warming temperatures, mild winters, drier summers) and to population outbreaks during multi-annual fluctuations of its primary prey, the common vole (Tkadlec & Stenseth, 2001; Jacob et al., 2014). Furthermore, this phenomenon represents a crucial consideration for understanding the population dynamics of mixed Red-footed Falcon and Common Kestrel colonies.

4. Carry-Over and Local Effects on the Survival and Dispersal of a Hungarian Red-footed Falcon Population

Introduction and Objectives

The long-term conservation of threatened species relies on a fundamental understanding of the demographic processes driving population

dynamics (Morrison et al., 2021). However, estimating demographic parameters in migratory birds is often complicated by the fact that drivers of survival and population trajectory operate far beyond the breeding grounds, exerting carry-over effects on demography and dispersal. Local habitat management and measures to enhance breeding success are truly effective only when populations are genuinely limited by local factors (Studds et al., 2008). In long-distance migratory birds, the impacts of global climate and land-use change occurring across wintering grounds and migratory corridors fundamentally shape demography and annual survival (Newton, 1998; Marra et al., 2015; Cohen et al., 2018). The objective of our study was to analyze a 17-year dataset to disentangle the apparent survival (Φ), recapture probability (p), and dispersal dynamics of the Red-footed Falcon. Beyond local parameters, we incorporated environmental covariates operating along migratory corridors (the Sahel region) and key wintering/pre-migratory staging sites (Huambo, Angola; "Falcopolis"). Age-dependent survival is widespread across avian taxa (Loery et al., 1987; Angelier et al., 2007; Sergio et al., 2021), with juveniles typically exhibiting lower survival rates (Martin, 1995a; Newton et al., 2016). Furthermore, sex-specific survival differences have been documented in multiple taxa (Tavecchia et al., 2002; Badyaev et al., 2006; Colchero et al., 2017; Millsap et al., 2023), potentially driven by differential reproductive effort (Tavecchia et al., 2001) or distinct energetic demands between sexes (Torres & Drummond, 1997). However, literature findings remain equivocal, as several studies report negligible or non-detectable sex differences (Kenward et al., 2000; Jonker et al., 2014; Zsinka et al., 2024; Ottensmann et al., 2025). Therefore, we evaluated the relative importance of these environmental covariates to identify primary drivers, potential dominance hierarchies, and interactions influencing apparent survival. Our genetic analyses confirmed previous field observations indicating that alternative reproductive tactics are rare within the mating system of this colonial falcon (Magonyi et al., 2021). Furthermore, molecular sexing revealed

that nestling sex ratios did not deviate significantly from parity (1:1), providing a solid baseline for sex-specific comparisons in subsequent survival and return models. These molecular data were corroborated by blood and feather samples collected from uniquely color-ringed broods and identified social parents captured at the nest over multiple years (Magonyi et al., 2021). We also investigated whether recapture probability varied as a function of sex or age, and whether it was influenced by local and regional covariates. Beyond field sampling intensity—a critical parameter in capture-mark-recapture designs (Clobert et al., 1985; Lebreton et al., 1992; Serrano & Tella, 2003; Horswill et al., 2018)—we analyzed the degree to which factors driving natal/breeding dispersal or temporary emigration affected recapture probability, evaluating whether specific covariates exerted a dominant influence or generated novel interactions. Utilizing an independent dataset from the target population, we analyzed natal and breeding dispersal patterns to test for age- and sex-dependent differences. In mating systems where males defend resource-based territories, female-biased natal dispersal is expected (Greenwood & Harvey, 1980, 1982; Arlt & Pärt, 2008). For adults, strong fidelity conferred by fitness advantages suggests lower breeding dispersal compared to natal dispersal (Pärt, 1995; Limiñana et al., 2012; Serrano et al., 2021).

Material and Methods

To estimate apparent survival (Φ) and recapture probability (p), we modeled a 2006–2023 individual capture-mark-recapture (CMR) dataset. Model construction, selection, and nested model comparisons followed the methodologies of Lebreton et al. (1992) and Burnham and Anderson (2002), parameterizing first-year and older (age ≥ 2 years) individuals, as well as sexes, separately. Analyses were executed using the `rMARK` package (Laake, 2013). Equal sex ratios were assumed for non-recaptured nestlings of unknown sex (Bertók, 2017; Magonyi et al., 2019, 2021). Model goodness-of-fit was verified within a Cormack–Jolly–

Seber (CJS) framework using the U-CARE program (Choquet et al., 2009, 2020). We evaluated the influence of precipitation regimes across the main African wintering roost (Huambo, Angola; "Falconopolis"; Palatitz et al., 2019) and the Sahel zone (NOAA CMAP database; Xie et al., 1997), alongside monitoring effort and local parameters (number of settling pairs upon spring arrival, local Rook population size, ratio of nest-box vs. natural nest utilization, and population trends outside the primary study area in Hungary). Using an independent dataset, we evaluated natal and breeding dispersal, permanent emigration, and their associated drivers using Fisher's exact tests, Wilcoxon rank-sum tests, and chi-square tests.

Results and Discussion

Cormack–Jolly–Seber modeling of the 2006–2023 color-marking and CMR dataset from Vásárhelyi-puszta revealed that apparent survival (Φ) in Red-footed Falcons is fundamentally governed by precipitation dynamics across African wintering and staging grounds. Climate-Dependent and Sex-Specific Survival: Female survival across both first-year and adult (age ≥ 2 years) age classes exhibited a clear positive relationship with rainfall amounts in both the Angolan wintering grounds (Huambo/"Falconopolis") and the Sahel zone. For males, the positive effect of wintering precipitation was strongly contingent upon rainfall levels in the Sahel corridor. Age-Specific Differences and Detectability: Apparent survival was significantly lower in first-year birds than in adults (Strandberg et al., 2010; McGrady et al., 2015; Beauchamp, 2022; Rolek et al., 2022). This aligns with established age-dependent survival patterns in birds (Loery et al., 1987; Angelier et al., 2007; Sergio et al., 2021; Martin, 1995a), but also reflects higher natal dispersal that is inherently difficult to detect using mark-resighting data alone (Newton et al., 2016). Baseline survival did not differ significantly between sexes. During the peak monitoring effort period (2006–2019), estimated annual adult survival rates (females: 0.573; males: 0.611) matched established

literature values for small falcons (Newton, 1979; James et al., 1989; Hiraldo et al., 1996; Prugnolle et al., 2003). Resighting probability of adult birds was significantly higher than that of juveniles. Asymmetric Juvenile Dispersal: Based on 2,642 marked nestlings, natal philopatry was high, and overall natal dispersal was low. Permanent emigration of young females occurred predominantly following dry years in the Sahel, pointing to the dispersal-inducing effect of restricted energetic carrying capacity along the migratory corridor. Such adverse conditions can disrupt otherwise stable philopatric settlement patterns and trigger nomadic wandering among surviving individuals, particularly those in poorer physical condition, which secondarily biases apparent survival estimates. Independent dispersal analyses confirmed these mechanisms: permanent emigration increased in both sexes when Huambo received above-average rainfall, indicating that favorable wintering conditions enhance overall survival, thereby increasing the pool of potential dispersers. Juvenile dispersal patterns mirrored those reported for the Lesser Kestrel (Prugnolle et al., 2003). Adult Breeding Site Fidelity: Adult falcons exhibited remarkably strong breeding site fidelity regardless of sex, consistent with findings for Lesser Kestrels in Spain (Prugnolle et al., 2003; Serrano & Tella, 2003; Serrano et al., 2021). Among returning adults, 86.4% of males and 80.3% of females returned to, and remained at, the site of their first successful breeding attempt. Of the adults that did shift breeding sites, 46.7% remained within a 30 km radius of the study area, confirming high spatial population stability (Serrano et al., 2001, 2021; Serrano & Tella, 2003). Recapture Probability and Nest Infrastructure: Recapture (resighting) probability was strongly dictated by both monitoring effort and nest site type. Higher field effort increased detectability, particularly at nest-box colonies where females displayed high site fidelity and elevated breeding success (Kotymán et al., 2015). Although artificial nest boxes were originally introduced as a conservation measure to halt population declines (Palatitz et al., 2018), they became vital in providing nesting opportunities. Nest

site availability represents a primary limiting factor for raptor populations, particularly falcons and other facultatively colonial species (Newton, 1979, 1998; Sarà et al., 2012). Methodological Adjustment: Despite the conservation value of nest boxes, Red-footed Falcons retain a strong long-term affinity for natural Rook colonies. The reduced individual detectability resulting from birds shifting from nest boxes to natural open corvid nests was methodologically corrected by incorporating field effort covariates and corvid population dynamics into the CMR modeling framework.

Our findings highlight the pivotal role of African wintering grounds and migratory corridors in governing the survival and dispersal dynamics of Red-footed Falcons, demonstrating that unmodeled dispersal and detectability shifts can severely bias apparent survival estimates in species breeding in natural colonies.

5. From Theoretical Modeling to Practice: Avian-Safe Dimensioning of Medium-Voltage Power Line Crossarms

In memoriam József Serfőző and Kálmán Szügyi

Introduction and Objectives

Among major conservation challenges, avian electrocution on medium-voltage distribution power line structures represents a well-documented anthropogenic threat driving mass mortality (Olendorff et al., 1981; APLIC, 1996; Lehman et al., 1999). Significant mortality persists despite the presence of scavengers, which regularly remove carcasses and substantially reduce carcass detection probabilities (DeVault et al., 2003; Tóth, 2007). Electrocution affects a wide range of avian species globally (Lehman et al., 1999; Janss & Ferrer, 2001), as birds heavily utilize utility poles in both urban and rural environments (Demeter et al., 2018). In Hungary, the most frequent electrocution victims include the Common Buzzard (*Buteo buteo*), the White Stork (*Ciconia ciconia*), and the

Common Kestrel (Solt et al., 2022; Bagyura et al., 2024). Mitigating electrocution risk can be achieved through the application of non-conductive materials (e.g., composite, fiberglass technology, or silicone-covered surfaces) or through proactive design dimensioning and geometric crossarm configuration (APLIC, 1996, 2006, 2026; Dwyer et al., 2014). This issue is directly linked to domestic falcon species. As a byproduct of conservation efforts targeting the Red-footed Falcon, the spatial distributions of the two sympatric falcon species have overlapped substantially. Artificial colonies established for the functionally colonial Red-footed Falcon (Solt et al., 2019) have aggregated a significant portion of the domestic Common Kestrel population, resulting in extensive spatial overlap across eastern Hungary (Kotymán & Solt, 2021). Their foraging habitats predominantly consist of open, exposed landscapes where distribution line poles serve as the most accessible perches for hunting and surveillance. Being small-bodied raptors, falcons serve as sensitive indicators for evaluating bird-safety modifications designed to prevent electrocution and scale best practices nationwide. To replace the most hazardous structural configurations, a formal certification and development initiative was launched to modify crossarm geometry and dimensions, leading to the introduction of several innovative pole-head designs in Hungary. Our primary objective was to evaluate and certify new structural designs capable of replacing high-risk configurations using innovative design techniques. We aimed to identify avian-safe crossarm types that prevent electrocution intrinsically through their structural build, spatial geometry, and physical dimensions, thereby eliminating the need for retrofitting.

Material and Methods

Building upon Horváth et al. (2010), I developed a proprietary three-dimensional (3D) crossarm qualification model. This framework categorizes frequent electrocution victims into simplified morphometric size classes:

- Class A: Large-sized
- Class B: Medium- sized
- Class C: Small- sized (with the Common Kestrel serving as the primary model species)
- Class D: Tiny- sized

By June 2015, supported by conservation funding sources (LIFE, LIFE+, and KEOP projects), approximately 14,300 poles—representing 90% of the distribution network operated at the time by ÉMÁSZ Hálózati Kft.—underwent bird-safety retrofitting, modification, or complete structural reconstruction. Within this initiative, nearly 1,400 poles were equipped with six newly designed tangent crossarm configurations on active power lines. In 2017, a large-scale field audit and mortality assessment covering 6,123 poles was conducted across this region (Tóth, 2018), sampling nearly 1% of the extensive national medium-voltage network. According to data from the *Bird Atlas of Hungary* (Szép et al., 2021), the survey area (Hevesi-sík, Borsodi-mezőség) supports the highest autumn post-breeding and winter densities of Common Kestrels in Hungary, alongside key Red-footed Falcon breeding sites and major pre-migratory roosting aggregations. This spatial overlap provided an ideal scenario to test the mitigation efficiency of new crossarm designs under elevated mortality risk and alongside legacy retrofitting technologies from earlier periods that could not have been evaluated elsewhere in the country. This dataset enabled a comprehensive evaluation of the real-world efficiency of all previously applied retrofitting techniques.

Results and Discussion

Using the 3D spatial model, I updated the structural requirements originally developed by Horváth et al. (2010) for preventing phase-to-phase short circuits, adapting them to new suspension insulator configurations introduced across the domestic network following consensus-driven compromise solutions aligned with the latest international guidelines (APLIC, 2026). Tangent poles comprise the vast

majority of the medium-voltage distribution system (accounting for at least two-thirds of the national grid). Consequently, the evaluation focused primarily on certifying these standard, high-density pole types across the ÉMÁSZ Hálózati Kft. grid network. While retrofitted insulation retrofits marked an order-of-magnitude improvement, installation errors during field mounting (e.g., line covers, plastic caps) proved almost inevitable due to time constraints faced by maintenance crews (Dwyer et al., 2017). Furthermore, retrofitted hardware exhibited substantial physical degradation within just a few years of exposure (Tóth, 2018). The post-reconstruction audit identified three specific new crossarm designs as genuinely avian-safe, recording zero electrocution events. Among these, the *TvBH-II* crossarm type (and its relevant design variants)—which passed 3D modeling criteria and was field-verified during post-construction surveys—was formally adopted as the default national engineering standard for overhead power line development across Hungary in collaboration with regional distribution system operators (DSOs).

III. New Scientific Results

3.1. Species-Specific Divergence of Nesting Spatial Scales and Behavioral Plasticity

Based on the pooled dataset across the four study years, I proved that the distributions of nearest-neighbor distances (NND) between the Red-footed Falcon and the Common Kestrel differ significantly in both their distribution shapes and location parameters.

I demonstrated that these two sympatric species make nest-site selection decisions across fundamentally distinct functional spatial scales:

Common Kestrel: The 4-year pooled functional spatial scale for this species was 829.2 meters. Being inherently territorial, the species maintains a biologically determined minimum spacing from conspecifics, even in the presence of dense artificial nest infrastructure.

Red-footed Falcon: The functional spatial scale for this species was 440.0 meters, exhibiting extreme interannual plasticity. This broad scale range supports the colonial nature of the species, driven by active conspecific attraction and the dynamic, context-dependent exploitation of social information.

3.2. Hierarchical, Multi-Scale Ecological Zones of the Sympatric Nesting Community

I revealed that the spatial architecture of the sympatric nesting community is governed by a hierarchical, multi-scale structure. I identified the following functional levels of spatial organization:

Micro-scale Nesting Hubs (8–10 m): Represents the innermost density peak, corresponding to direct physical proximity and maximum social tolerance between pairs nesting on the same tree or in immediately adjacent nest boxes.

Social Colony Core (97–100 m): The outer boundary of maximum heterospecific attraction between Red-footed Falcons and Common

Kestrels, defining the strict social colony core at 97 m (100 m at the population level).

Local Functional Colony Boundary (250–260 m): Based on 4-year pooled segmented regression models, the functional colony boundary of the Red-footed Falcon extends to 260 m. This threshold marks the biologically conservative boundary between the dense colonial core and the background landscape distribution.

3.3. Spatial Scale Shifts and Hierarchical Regulation Across Reproductive Stages

I established that the reproductive success of the Red-footed Falcon is governed by distinct drivers operating across different spatial scales and via varying biological mechanisms throughout successive breeding phases:

Lay Date Initiation: Primarily driven by macroclimatic processes and social stimulation within the finest spatial neighborhood (10 m internal hubs).

Fledged Young Output: Controlled by macro-environmental conditions within the 250 m colony boundary.

Nestling Body Condition: Governed by micro-level nest effects, including parental quality and sibling competition.

3.4. Evolutionary Conservatism of Clutch Size and the Mechanism of Facultative Brood Reduction

I determined that the laid clutch size of the Red-footed Falcon is an evolutionarily conservative trait with a narrow reaction norm, remaining largely independent of local spatial density and rodent population outbreaks (*Microtus arvalis* gradations). Rather than adjusting initial clutch size, the species responds to environmental fluctuations and prey

availability through facultative brood reduction mediated by hatching asynchrony.

3.5. Protective Umbrella Effect of Artificial Nest Infrastructure and Colonial Rookeries

I quantified the protective role of nest architecture and colonial structure in mitigating nest predation:

Infrastructure Safety: Enclosed artificial nest boxes significantly reduce predation losses inflicted by corvids compared to natural open stick nests.

Dual Effect of Colony Size: Large falcon aggregations co-occurring with substantial Rook colonies can heighten local food competition and ectoparasite loads; conversely, they provide effective social anti-predator defense through collective alarm calling and mobbing.

3.7. First Large-Scale Evidence of Sequential Double-Brooding in the Common Kestrel within the Temperate Palearctic

We provided the first large-scale empirical evidence demonstrating that the reproductive strategy of the Common Kestrel is not strictly single-brooded, but represents a flexible life-history strategy adaptive to environmental conditions. We documented that under optimal conditions, 16.6% of pairs that successfully raised a first brood initiated a second sequential attempt. This finding highlights that the reproductive plasticity of temperate diurnal raptors is substantially greater than previously assumed.

3.8. Temporal, Phenological, and Behavioral Patterns of Double-Brooding

We identified the key breeding biology parameters and mechanisms facilitating successful double-brooding:

Early Initiation: Pairs that initiated a second brood started their first breeding attempt significantly earlier than single-brooding pairs.

Temporal Overlap (Parallel Provisioning): Nearly 70% of double-brooding pairs exhibited overlapping breeding cycles (with a mean overlap of 2 days between clutches).

Nest-Site Fidelity: Double-brooding pairs exhibited 100% nest-site fidelity, utilizing the exact same nest box for both consecutive attempts.

3.9. Reproductive Yield of Double-Brooding

We proved that double-brooding is not a compensatory mechanism following poor first attempts, but a reproductive strategy that maximizes total annual reproductive output. Double-brooding pairs produced nearly twice as many fledged young annually compared to single-brooding pairs. Furthermore, successful double-brooding attempts were initiated significantly earlier and had larger second clutch sizes than unsuccessful ones.

3.10. Sex-Specific Links Between African Precipitation Regimes and Apparent Survival of Hungarian Red-footed Falcons

Based on a long-term (2006–2023) color-marking and capture-mark-recapture (CMR) dataset from Vásárhelyi-puszta, we provided the first empirical description demonstrating that the apparent survival (Φ) of Pannonian Red-footed Falcons is fundamentally governed by climatic conditions across African wintering and staging grounds:

Female Survival: Showed a strong positive relationship across both first-year and adult (age ≥ 2 years) age classes with rainfall levels in both the Angolan wintering grounds (Huambo / "Falconopolis") and the Sahel zone.

Male Survival: The positive effect of wintering precipitation was strongly contingent upon rainfall levels in the Sahel, indicating complex, sex-dependent interactions along the migratory corridor.

3.11. Age-Dependent Survival Rates and Baseline Estimates

We demonstrated that apparent survival differs significantly between first-year (juvenile) and older age classes, whereas baseline survival differences between sexes do not reach statistical significance.

3.12. Environmental Drivers of Natal Dispersal and Permanent Emigration

We showed that natal dispersal and permanent emigration of juveniles are jointly regulated by African migratory/wintering conditions and local nest-site availability:

Asymmetric, Climate-Driven Dispersal: Permanent emigration of young females occurred predominantly following dry years in the Sahel corridor (operating as an environmental threshold effect), whereas emigration was significantly lower following wet, resource-rich years.

Density-Driven Emigration: High precipitation in the wintering grounds (Huambo) combined with increasing local Rook populations in spring correlated with elevated permanent emigration in both sexes (more pronounced in males). This indicates that birds are driven away from saturated, high-density artificial nest colonies toward natural corvid rookeries—where individual identification is hampered—or toward distant breeding grounds.

3.13. Adult Breeding Site Fidelity and Restricted Dispersal Scale

We proved that adult Red-footed Falcons exhibit remarkably high breeding site fidelity, with no significant differences between sexes. Nearly half (46.7%) of the adults that shifted breeding sites remained within a 30 km radius of the study area, confirming high spatial population stability among adults.

3.14. Methodological Correction for Sampling Biases and Habitat Shifts on Recapture Probability (p)

We established that the recapture/resighting probability (p) of adult falcons is significantly higher than that of first-year individuals. Furthermore, we identified a critical sampling bias: shifts from open artificial nest boxes to natural corvid colonies systematically reduce individual identification due to closed canopy cover and syntopic, co-breeding bird species. We successfully corrected for this bias in our CJS survival models by incorporating field effort covariates and local corvid population dynamics.

3.15. Mathematical and Geometric 3D Modeling of Avian Safety Volumes for the Hungarian Avifauna

Utilizing biometric and behavioral data of Hungarian bird species, I developed the first mathematical framework modeling avian perching spaces as regular 3D solids of revolution and their 2D cross-sections across four body-size categories. This methodology provides a precise engineering foundation for power line infrastructure design without necessitating immediate, cost-prohibitive material upgrades.

3.16. Re-evaluating Phase-to-Phase and Phase-to-Ground Fault Criteria on Medium-Voltage Overhead Lines

I refined and expanded the critical safety clearances required to prevent phase-to-phase and phase-to-ground flashovers on domestic utility poles. I demonstrated that traditional triangular crossarm configurations inevitably result in conductor and insulator contact within safety zones even for small raptors (e.g., Common Kestrel), proving the fundamental inadequacy of legacy designs for avian conservation.

3.17. Theoretical Design, Matching, and Field Verification of Constructively Avian-Safe Crossarms

I evaluated the bird-safety efficiency of three innovative crossarms designed according to the 3D model criteria (two featuring suspension insulators and one utilizing fiberglass rod insulators with silicone covers). Based on a large-scale field verification in the region supporting Hungary's highest post-breeding Common Kestrel density, I verified that optimized crossarm geometries resulted in zero electrocution mortality, significantly outperforming both unmanaged control poles and legacy retrofitted insulation covers.

3.18. Translation of Scientific Results into National Standardization and Default Industry Practice

Through collaboration with regional Distribution System Operators (DSOs) and European Union standard adaptation frameworks, the *TvBH-II* crossarm design (alongside its enhanced safety variants)—modeled and field-verified in this study—was formally adopted as the default national engineering standard for medium-voltage overhead line construction in Hungary, fully complying with national environmental protection legislation for new utility builds.

IV. Acknowledgments

First and foremost, I express my deepest gratitude to my partner and family members, whose unconditional support and boundless patience sustained my work throughout this entire journey. I am profoundly grateful to Dr. Tibor Szép, who guided my professional development as a true mentor and whose indispensable direction steered the data processing and publication workflows. I also extend my sincere thanks to Dr. Zoltán Németh and Dr. Zoltán Barta for their inspiration and invaluable contributions.

Special thanks are due to my opponents, Dr. Attila Marton and Dr. Zsolt Végvári, for their constructive remarks and helpful recommendations provided during the peer review process.

My life and professional outlook have been enriched by countless pieces of insightful advice, joint intellectual endeavors, and decades of field collaboration with Dr. Péter Palatitz, Dr. Péter Fehérvári, Dr. Károly Erdélyi, Attila Nagy, and my dear friend Péter Tóth. They prioritized this shared cause above all else in numerous life situations, for which I shall remain eternally grateful.

This synthesis could not have been realized without the dedication, friendship, professional curiosity, and steadfast effort of László Kotymán, founder of the 30-year-old study site upon which the operation of the Vásárhelyi-puszta research area continues to rely today.

The research activities conducted within the study area rest upon the professional commitment of the Körös-Maros National Park Directorate. In this regard, special thanks go to Dr. László Tirják, Péter Bánfi, Ádám Ezer, Géza Molnár, György Lengyel, and Éva Vizi. As former employees of the Directorate, Péter Kocsis provided indispensable assistance alongside persistent professional and personal support.

Inestimable help in executing this nearly three-decade endeavor was provided by all of my co-authors, whose professional experience, insights, and ideas continuously contributed to our collective achievements.

I sincerely thank the long line of colleagues and volunteer friends who participated in field sampling, bird ringing, recaptures, data entry, and processing, devoting their time and energy to this work.

I am grateful for the commitment of all collaborating colleagues—representing both state nature conservation authorities and non-governmental organizations—who contributed to these joint achievements; among them, I would particularly like to highlight András Schmidt, Gábor Tihanyi, and Dr. Márton Horváth.

Furthermore, I extend my appreciation to all distribution system operator partners and dedicated utility professionals—with special recognition to the specialists of the former ELMŰ-ÉMÁSZ Energiaszolgáltató Zrt. and ÉMÁSZ Hálózati Kft., as well as the designers and manufacturers of innovative technical solutions. Their open, responsible approach facilitated the conservation of Hungary's avifauna and the integration of progressive engineering standards, ultimately safeguarding countless bird lives.

This research was supported in part by Project No. 1017824, and has been implemented with the support provided by the Ministry of Culture and Innovation of Hungary from the National Research, Development and Innovation Fund, financed under the Cooperative Doctoral Program Student Scholarship Framework funding scheme.

V. List of scientific sublications on which the thesis is based

Solt, Sz., Kotymán, L., Horváth, É., & Szép, T. (2026). Extreme number of second clutches in Common Kestrels (*Falco tinnunculus*) in Hungary. *Ornis Hungarica*, 34(1), 166–185. <https://doi.org/10.2478/orhu-2026-0015>

Magonyi, N., Szabó, K., Fehérvári, P., **Solt, Sz.**, Palatitz, P., Vili, N., & Mátics, R. (2021). Extra-pair paternity, intraspecific brood parasitism, quasi-parasitism and polygamy in the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*). *Ibis*, 163(3), 1087–1092. <https://doi.org/10.1111/ibi.12932>

Solt, Sz., Kotymán, L., Horváth, É., Fehérvári, P., Palatitz, P., & Szép, T. (Submitted). How do conditions during wintering and migration influence survival and dispersal in a Hungarian population of the Red-footed Falcon? *Journal of Ornithology*.



Registry number: DEENK/562/2026.PL
Subject: PhD Publication List

Candidate: Szabolcs Solt

Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences

MTMT ID: 10074232

List of publications related to the dissertation

Foreign language scientific articles in Hungarian journals (1)

1. **Solt, S.**, Kotymán, L., Horváth, É., Szép, T.: Extreme number of second clutches in Common Kestrels in Hungary.
Ornis Hung. 34 (1), 166-185, 2026. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2026-0015>
IF: 0.4 (2025)

Foreign language scientific articles in international journals (1)

2. Magonyi, N. M., Szabó, K., Fehérvári, P., **Solt, S.**, Palatitz, P., Vili, N., Bertók, P., Mátics, R.: Extra-pair paternity, intraspecific brood parasitism, quasi-parasitism and polygamy in the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*).
Ibis. 163 (3), 1087-1092, 2021. ISSN: 0019-1019.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/ibi.12932>
IF: 2.351

List of other publications

Foreign language Hungarian books (1)

3. Szerk. Palatitz, P., **Solt, S.**, Fehérvári, P.: The Blue Vesper: Ecology and Conservation of the Red-footed Falcon. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, 240 p., 2018.
ISBN: 9786158092548

Hungarian book chapters (2)

4. Bagyura, J., Péchy, T., **Solt, S.**: Áramütés és megoldások keresése.
In: A Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület első 50 éve. Szerk.: Haraszthy László, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, 230-235, 2024. ISBN: 9786158174589





5. **Solt, S.**, Demeter, I., Tóth, P., Bagyura, J., Horváth, M.: Áramutéses madárpusztulások, vezetékekkel történő ütközések és megelőzésük.
In: Magyarország ragadozó madarai és baglyai / (szerk.) Haraszthy, László; Bagyura, János, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, 659-673, 2022. ISBN: 9786158174534

Hungarian scientific articles in Hungarian journals (1)

6. Széles, Z., Fehérvári, P., Palatitz, P., **Solt, S.**, Gyüre, P., Borbáth, P.: Kék vércse gyülekezéskori élőhely-használatának és táplálék-összetételének vizsgálata a Dél hevesi régióban.
Tudományos Diákköri Közlemények 1, 97-106, 2011.

Foreign language scientific articles in Hungarian journals (9)

7. Palatitz, P., Fehérvári, P., **Solt, S.**, Horváth, É.: Breeding population trends and pre-migration roost site survey of the Red-footed Falcon in Hungary.
Ornis Hung. 23 (1), 77-93, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0007>
8. Kotymán, L., **Solt, S.**, Horváth, É., Palatitz, P., Fehérvári, P.: Demography, breeding success and effects of nest type in artificial colonies of Red-footed Falcons and allies.
Ornis Hung. 23 (1), 1-21, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0001>
9. Palatitz, P., **Solt, S.**, Horváth, É., Kotymán, L.: Hunting efficiency of Red-footed Falcons in different habitats.
Ornis Hung. 23 (1), 32-47, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0003>
10. Piross, I. S., Fehérvári, P., Vas, Z., **Solt, S.**, Horváth, É., Palatitz, P., Giosele, C., Gustin, M., Pedrelli, M., Kumar, R. S., Williams, N. P., Pretorius, R., Bernitz, Z., Bernitz, H., Harnos, A.: Louse (Insecta: Phthiraptera) infestations of the Amur Falcon and the Red-footed Falcon.
Ornis Hung. 23 (1), 58-65, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0005>
11. Horváth, É., **Solt, S.**, Kotymán, L., Palatitz, P., Piross, I. S., Fehérvári, P.: Provisioning nest material for Rooks; a potential tool for conservation management.
Ornis Hung. 23 (1), 22-31, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0002>
12. Fehérvári, P., Piross, I. S., Kotymán, L., **Solt, S.**, Horváth, É., Palatitz, P.: Species specific effect of nest-box cleaning on settlement selection decisions in an artificial colony system.
Ornis Hung. 23 (1), 66-76, 2015. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2015-0006>





13. Fehérvári, P., Lázár, B., Palatitz, P., **Solt, S.**, Nagy, A., Prommer, M., Nagy, K., Harnos, A.: Pre-Migration Roost Site use and Timing of Postnuptial Migration of Red-Footed Falcons (*Falco Vespertinus*) Revealed by Satellite Tracking.
Ornis Hung. 22 (1), 36-47, 2014. ISSN: 1215-1610.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2014-0009>
14. Palatitz, P., Fehérvári, P., **Solt, S.**, Kotymán, L., Neidert, D., Harnos, A.: Exploratory analyses of foraging habitat selection of the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*).
Acta Zoolog Acad Sci Hung. 57 (3), 255-268, 2011. ISSN: 1217-8837.
IF: 0.564
15. Fehérvári, P., Harnos, A., Neidert, D., **Solt, S.**, Palatitz, P.: Modeling habitat selection of the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*): A possible explanation of recent changes in breeding range within Hungary.
Appl. Ecol. Environ. Res. 7 (1), 59-69, 2009. ISSN: 1589-1623.

Foreign language scientific articles in international journals (8)

16. Piross, I. S., **Solt, S.**, Horváth, É., Kotymán, L., Palatitz, P., Bertók, P., Szabó, K., Vili, N., Vas, Z., Rózsa, L., Harnos, A., Fehérvári, P.: Sex-dependent changes in the louse abundance of red-footed falcons (*Falco vespertinus*).
Parasitol. Res. 119 (4), 1327-1335, 2020. ISSN: 0932-0113.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00436-020-06634-2>
IF: 2.289
17. Piross, I. S., Siliwal, M., Kumar, R. S., Palatitz, P., **Solt, S.**, Borbáth, P., Vili, N., Magonyi, N. M., Vas, Z., Rózsa, L., Harnos, A., Fehérvári, P.: Sex interacts with age-dependent change in the abundance of lice-infesting Amur Falcons (*Falco amurensis*).
Parasitol. Res. 119 (8), 2579-2585, 2020. ISSN: 0932-0113.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00436-020-06753-w>
IF: 2.289
18. Magonyi, N. M., Mátics, R., Szabó, K., Fehérvári, P., **Solt, S.**, Palatitz, P., Vili, N.: Characterization of novel microsatellite markers for the red-footed falcon (*Falco vespertinus*) and cross-species amplification in other *Falco* species.
Eur. J. Wildl. Res. 65 (4), 1-5, 2019. ISSN: 1612-4642.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10344-019-1300-8>
IF: 1.381
19. Demeter, I., Horváth, M., Nagy, K., Görögh, Z., Tóth, P., Bagyura, J., **Solt, S.**, Kovács, A., Dwyer, J. F., Harness, R. E.: Documenting and reducing avian electrocutions in Hungary: a conservation contribution from citizen scientists.
Wilson J Ornithol. 130 (3), 600-614, 2018. ISSN: 1559-4491.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1676/17-031.1>
IF: 0.634





20. Soltész, Z., Erdélyi, K., Bakonyi, T., Barna, M., Szentpáli-Gavallér, K., **Solt, S.**, Horváth, É., Palatitz, P., Kotymán, L., Dán, Á., Papp, L., Harnos, A., Fehérvári, P.: West-Nile virus host-vector-pathogen interactions in a colonial raptor.
Parasites Vectors. 10 (1), 1-10, 2017. ISSN: 1756-3305.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1186/s13071-017-2394-z>
IF: 3.163
21. Fehérvári, P., **Solt, S.**, Erdélyi, K., Yosef, R.: Hatching Rank Influences Nutritional Condition in the Common Buzzard: Evidence from Ptilochronology.
J. Raptor Res. 48 (3), 280-284, 2014. ISSN: 0892-1016.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3356/JRR-13-51.1>
IF: 0.631
22. Gyuranecz, M., Foster, J. T., Dán, Á., Ip, H. S., Egstad, K. F., Parker, P. G., Higashiguchi, J. M., Skinner, M. A., Höfle, U., Kreizinger, Z., Dorrestein, G. M., **Solt, S.**, Sós, E., Kim, Y. J., Uhart, M., Pereda, A., González, H. G., Hidalgo, H., Blanco, J. M., Erdélyi, K.: Worldwide Phylogenetic Relationship of Avian Poxviruses.
J. Virol. 87 (9), 4938-4951, 2013. ISSN: 0022-538X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1128/JVI.03183-12>
IF: 4.648
23. Fehérvári, P., **Solt, S.**, Palatitz, P., Barna, K., Ágoston, A., Gergely, J., Nagy, A., Nagy, K. M., Harnos, A.: Allocating active conservation measures using species distribution models: a case study of red-footed falcon breeding site management in the Carpathian Basin.
Anim. Conserv. 15 (6), 648-657, 2012. ISSN: 1367-9430.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00559.x>
IF: 2.692

Total IF of journals (all publications): 21,042

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 2,751

The Candidate's publication data submitted to the Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

27 August, 2026



VI. Irodalomjegyzés/References

- Amundsen, T. & Slagsvold, T. (1991). Asynchronous hatching in the pied flycatcher: An experiment. *Ecology*, 72(3), 797–804. <https://doi.org/10.2307/1940582>
- Angelier, F., Moe, B., Weimerskirch, H. & Chastel, O. (2007). Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology*, 76, 1181–1191. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01295.x>
- Angelstam, P., Lindström, E. & Widén, P. (1984). Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia*, 62, 199–208. <https://doi.org/10.1007/BF00379014>
- Anselin, L. (1995). Local Indicators of Spatial Association — LISA. *Geographical Analysis*, 27(2), 93–115. <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.1995.tb00338.x>
- Arlt, D. & Pärt, T. (2008). Sex-Biased Dispersal: A Result of a Sex Difference in Breeding Site Availability. *The American Naturalist*, 171, 844–850. <https://doi.org/10.1086/587521>
- Avian Powerline Interaction Committee (APLIC) (1996). Suggested Practices for Raptor Protection on Power Lines - The State of the Art in 1996. Edison Electric Institute and Raptor Research Foundation. Washington, D.C. pp. 1–173.
- Avian Powerline Interaction Committee (APLIC) (2006). Suggested Practices for Avian Protection on Power Lines - The State of the Art in 2006. Edison Electric Institute, APLIC and the California Energy Commission. Washington, D.C. & Sacramento, CA. pp. 1–227.
- Avian Power Line Interaction Committee (APLIC) (2026). Suggested Practices for Avian Protection on Power Lines, Delaware. pp. 1–159.

- Badyaev, A.V., Hamstra, T.L., Oh, K.P. & Seaman, D.A.A., (2006). Sex-biased maternaleffects reduce ectoparasite-induced mortality in a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(39), 14406–14411. <https://doi.org/10.1073/pnas.0602452103>
- Bagyura, J. & Palatitz, P. (2004). Fajmegőrzési Tervek, Kék vércse (*Falco vespertinus*). Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium, Természetvédelmi Hivatal. pp. 1-39.
- Bagyura, J., Kotymán, L. & Sándor, I. (2006). A vörös vércsék második költése [Second brood of Common Kestrels]. *Heliaca*, 72.
- Bagyura, J., Péchy, T. & Solt, Sz. (2024). Áramütés és megoldások keresése. In Haraszthy, L. (szerk.): A Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület első 50 éve. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest pp 230–235.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beauchamp, G. (2022). Annual apparent survival across species is lower in juvenile than adult birds but has similar ecological correlates. *Ibis*, 165(2), 448-457. <https://doi.org/10.1111/ibi.13167>
- Bertók, P. (2017). Extra-pár fertilitás vizsgálata egy telepesen költőragadozó madárnál (Study of extra-pair fertility in a colonial bird of prey) Master's thesis. University of Veterinary Medicine, Budapest
- BirdLife International. (2015). European Red List of Birds. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- BirdLife International (2021). "Falco vespertinus". IUCN Red List of Threatened Species. 2021e.T22696432A200136196. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T22696432A200136196.en>. Retrieved 12 November 2021.

- Brook, B., Sodhi, N. & Bradshaw, C. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(8), 453–60. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.03.011>.
- Brown, C.R. & Brown, M.B. (1996). *Coloniality in the Cliff Swallow: The Effect of Group Size on Social Behavior*. University of Chicago Press, Chicago. ISBN:0226076253, 9780226076263.
- Burner, R.C., Gombobaatar, S., van Els, P., Burner, L.R., Usukhjargal, D. & Bayasgalantselmeg, M. (2019). Nesting ecology of solitary-nesting Amur Falcons (*Falco amurensis*) in central Mongolia. *Journal of Field Ornithology*, 90(3), 266–276. <https://doi.org/10.1111/jof.12307>
- Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation* (2nd Edition). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. ISBN: SBN 0–87893–096–5
- Charter, M., Bouskila, A. & Leshem, Y. (2005). Second clutches by Common Kestrels *Falco tinnunculus* breeding on buildings in Israel. *Sandgrouse*, 27(2), 165–167.
- Charter, M., Izhaki, I. & Leshem, Y. (2010). Effects of the risk of competition and predation on large secondary cavity breeders. *Journal of Ornithology*, 151(4), 791–795. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0514-z>
- Choquet, R., Lebreton, J.D., Gimenez, O., Reboulet, A.M. & Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture–REcapture data. *Ecography*, 32(6), 1071–1074. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x>
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Lebreton, J.D., Gimenez, O. & Pradel, R. (2020). U-CARE 3.3 User’s Manual. CEFÉ, Montpellier, France.
- Cliff, N. (1993). Dominance statistics: Ordinal analyses to answer ordinal questions. *Psychological Bulletin*, 114(3), 494–509. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.114.3.494>

- Clobert, J., Lebreton, J.D., Clobert–Gillet, M. & Coquillart, H. (1985). The Estimation of Survival in Bird Populations By Recaptures or Sightings of Marked Individuals. In B.J.T. Morgan & P.M. North, (eds.), *Statistics in Ornithology. Lecture Notes in Statistics*, vol 29. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5138-5_16
- Cohen J., Lajeunesse M. & Rohr J. (2018). A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change* 8, 224–228. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0067-3>
- Colchero, F., Aliaga, A.E., Jones, O.R. & Conde, D.A. (2017). Individual heterogeneity determines sex differences in mortality in a monogamous bird with reversed sexual dimorphism. *Journal of Animal Ecology*, 86(4), 899–907. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12677>
- Cornes, R.C., van der Schrier, G., van den Besselaar, E.J.M. & Jones, P.D. (2018). An ensemble version of the E–OBS temperature and precipitation data sets. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 123(17), 9391–9409. <https://doi.org/10.1029/2017JD028200>
- Crick, H.Q.P. & Sparks, T.H. (1999). Climate change related to egg–laying trends. *Nature*, 399, 423–424.
- Crick, H.Q.P. (2004). The impact of climate change on birds. *Ibis*, 146(s1), 48–56. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00327.x>
- Daan, S., Dijkstra, C. & Tinbergen, J.M. (1990). Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): The Ultimate Control of Covariation of Laying Date and Clutch Size. *Behaviour*, 114(1–4), 83–116. <https://doi.org/10.1163/156853990X00068>
- Danchin, E. & Wagner, R.H. (1997). The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(9), 342–347. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01124-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01124-5)

- Demeter, I., Horváth, M., Nagy, K., Görögh, Z., Tóth, P., Bagyura, J., Solt, Sz., Kovács, A., Dwyer, J.F. & Harness, R.E. (2018). Documenting and reducing avian electrocutions in Hungary: a conservation contribution from citizen scientists. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(3), 600–614. <https://doi.org/10.1676/17-031.1>
- DeVault, T.L., Rhodes, Jr.O.E. & Shivik, J.A. (2003). Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102(2), 225-234.
- Diggle, P.J. (2013). Statistical analysis of spatial and spatio-temporal point patterns. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b15326>
- Dwyer, J.F. Harness, R.E. & Donohue, K. (2014). Predictive Model of Avian Electrocution Risk on Overhead Power Lines. *Conservation Biology*, 28(1), 159–168. <https://doi.org/10.1111/cobi.12145>
- Dwyer, J.F., Harness, R.E. & Eccleston, D. (2017). Avian electrocutions on incorrectly retrofitted power poles. *Journal of Raptor Research*, 51(3), 293–304.
- Efron, B. & Tibshirani, R.J. (1994). An introduction to the bootstrap. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780429246593>
- Fargallo, J.A., Blanco, G. & Soto-Largo, E. (1996). Possible second clutches in a Mediterranean mountain population of the Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*). *Journal of Raptor Research*, 30(2), 70–73.
- Fehérvári, P., Solt, Sz., Palatitz, P., Barna, K., Ágoston, A., Gergely, J., Nagy A., Nagy, K. & Harnos, A. (2012). Allocating active conservation measures using species distribution models: a case study of red-footed falcon breeding site management in the Carpathian Basin. *Animal Conservation*, 15(6), 648–657. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00559.x>

- Fletcher, R. & Fortin, M.J. (2018). *Spatial Ecology and Conservation Modeling: Applications with R*. Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-01989-1>.
- Forchhammer, M., Post, E. & Stenseth, N. (1998). Breeding phenology and climate. *Nature*, 391(6662), 29–30. <https://doi.org/10.1038/34070>
- Getis, A. & Ord, J.K. (1992). The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics. *Geographical Analysis*, 24(3), 189-206. <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.1992.tb00261.x>
- Gienapp, P., Hemerik, L. & Visser, M.E. (2005). A new statistical tool to predict phenology under climate change scenarios. *Global Change Biology*, 11(4), 600–606. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00925.x>
- Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28(4), 1140–1162. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(80)80103-5)
- Greenwood, P.J. & Harvey, P.H. (1982). The natal and breeding dispersal in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 1–21.
- Guil, F. & Pérez–García, J.M. (2022). Bird electrocution on power lines: Spatial gaps and identification of driving factors at global scales. *Journal of Environmental Management*, 301, 113890. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.113890>
- Harrison, X.A., Donaldson, L., Correa-Cano, M.E., Evans, J., Fisher, D.N., Goodwin, C.E.D., Robinson, B.S., Hodgson, D.J. & Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*. 6:e4794. <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>.
- Hiraldo, F., Negro, J.J., Donázar, J.A. & Gaona, P. (1996). A Demographic Model for a Population of the Endangered Lesser Kestrel in Southern Spain. *Journal of Applied Ecology*, 33(5), 1085–1093. <https://doi.org/10.2307/2404688>

- Hollander, M., Wolfe, D.A. & Chicken, E. (2013). Nonparametric statistical methods. (Third edition.) John Wiley & Sons, Inc. <http://onlinelibrary.wiley.com/book/10.1002/9781119196037>
- Holt, R.D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12(2), 197–229. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90042-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90042-9)
- Horswill, C., Humphreys, E.M. & Robinson, R.A. (2018). When is enough ... enough? Effective sampling protocols for estimating the survival rates of seabirds with mark–recapture techniques. *Bird Study*, 65(3), 290–298.
- Horváth, M., Demeter, I., Bagyura, J., Kovács, A., Lovászi, P., Nagy, K., Szügyi, K. & Tóth, P. (2010). Madarak és légvezeték. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület (MME), Budapest. pp. 1-44.
- Jacob, J., Manson, P., Barfknecht, R. & Fredricks, T. (2014). Common vole (*Microtus arvalis*) ecology and management: implications for risk assessment of plant protection products. *Pest Management Science*, 70(6), 869–878. <https://doi.org/10.1002/ps.3695>
- James, P.C., Warkentin, I. & Oliphant, L.W. (1989). Turnover and dispersal in urban merlins *Falco columbarius*. *Ibis*, 131(3), 426–429.
- Janss, G.F.E. & Ferrer, M. (2001). Avian electrocution mortality in relation to pole design and adjacent habitat in Spain. *Bird Conservation International*, 11(1), 3–12.
- Jones, C.G., Lawton, J. H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69(3), 373–386. <https://doi.org/10.2307/3545850>
- Jonker, R.M., Chakarov, N. & Krüger, O. (2014). Climate change and habitat heterogeneity drive a population increase in common buzzards (*Buteo buteo*) through effects on survival. *Ibis*, 156(1), 97–106. <https://doi.org/10.1111/ibi.12124>

- Kalotás, Zs. (1987). A vetési varjú (*Corvus frugilegus* L.) hazai állományának felmérése 1984 tavaszán. *Állattani Közlemények*, 74, 65–76.
- Katzner, T.E., Bragin, A., Bragin, E., McGrady, M.J., Miller, T.A. & Bildstein, K.L. (2016). Unusual clockwise loop migration lengthens travel distances and increases potential risks for a central Asian, long distance, trans-equatorial migrant, the Red-footed Falcon *Falco vespertinus*. *Bird Study*, 63(3), 406–412. <https://doi.org/10.1080/00063657.2016.1214107>
- Katzner, T.E., Bragin, E.A. & Miller, T.A. (2021). Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*). CRC Press
- Kenward, R.E., Walls, S.S., Hodder, K.H., Pahkala, M., Freeman, S.N. & Simpson, V.R. (2000). The prevalence of non-breeders in raptor populations: evidence from rings, radio-tags and transect surveys. *Oikos*, 91(2), 271–279. <https://www.jstor.org/stable/3547547>
- Kirwan, G.M., Pyle, P. & Hansasuta, C. (2025). Eurasian Kestrel (*Falco tinnunculus*), version 1.1. In G.M. Kirwan & B.K. Keeney, (eds), Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.eurkes.01.1>
- Kotymán, L., Solt, Sz., Horváth, É., Palatitz, P. & Fehérvári, P. (2015). Demography, breeding success and effects of nest type in artificial colonies of Red-footed Falcons and allies. *Ornis Hungarica*, 23(1), 1–21. <https://doi.org/10.1515/orhu-2015-0001>
- Kotymán, L. & Solt, Sz. (2021). Vörös vércse. In Szép, T., Csörgő, T., Halmos, G., Lovászi, P., Nagy, K., Schmidt, A. (szerk.): Magyarország madáratlasza. Agrárminisztérium, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, pp. 441–443.
- Kotymán, L. & Solt, Sz. (2022). Vörös vércse. In Haraszthy, L. (szerk.) Magyarország ragadozó madarai és baglyai. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, pp. 112–157.

- Laake, J (2013). "RMark: An R Interface for Analysis of Capture–Recapture Data with MARK." AFSC Processed Report 2013–01, Alaska Fisheries Scient Center., NOAA, National Marine Fisheries Service, Seattle, WA.
- Lack, D. (1947). The significance of clutch–size. *Ibis*, 89(2), 302–352. <https://doi.org/10.1111/j.1474–919X.1947.tb04155.x>
- Lack, D. (1954). The Natural Regulation of Animal Numbers. Clarendon Press, Oxford. ISBN: 978–0198573210
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992). Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62(1), 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lehman, R.N., Ansell, A.R., Garrett, M.G., Miller, D.A. & Ollendorff, R.R. (1999). Suggested Practices for Raptor Protection on Power Lines: The American Story. In M. Ferrer & G.F.E. Janss (eds.), *Birds and power lines: collision, electrocution, and breeding*. Quercus, Madrid, Spain. pp. 125–144.
- Lehman, R.N., Kennedy, P.L. & Savidge, J.A. (2007). The state of the art in raptor electrocution research: A global review. *Biological Conservation*, 136(2), 159–174. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.09.015>
- Limiñana, R., García, J., Gonzalez, J., Guerrero, Á., Lavedán, J., Moreno, J., Román–Muñoz, A., Palomares, L., 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. <https://doi.org/10.1007/s10344–011–0602–2>
- Loery, G., Pollock, K.H., Nichols, J.D. & Hines, J.E., (1987). Age–specificity of avian survival rates: an analysis of capture–recapture data for a black–capped chickadee population. *Ecology*, 68(4), 1038–1104

- Lovászi, P. & Solt, Sz. (2021). Vetési varjú. In Szép, T., Csörgő, T., Halmos, G., Lovászi, P., Nagy, K., Schmidt, A. (szerk.): Magyarország madáratlasza. Agrárminisztérium, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, pp. 476–478.
- Magonyi, M.N., Mátics, R., Szabó, K., Fehérvári, P., Solt, Sz., Palatitz, P. & Vili, N. (2019). Characterisation of novel microsatellite markers for Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*) and cross-species amplification in other Falco species. *European Journal of Wildlife Research*, 65(4), id62. <https://doi.org/10.1007/s10344-019-1300-8>
- Magonyi, N.M., Szabó, K., Fehérvári, P., Solt, Sz., Palatitz, P., Vili, N., Bertók, P. & Mátics, R. (2021). Extrapair paternity, intraspecific brood parasitism, quasiparasitism and polygamy in the Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*). *Ibis*, 163(3), 1087–1092, <https://doi.org/10.1111/ibi.12932>
- Manly, B.F. (2018). Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781315273075>
- Marra, P.P., Cohen, E.B., Loss, S.R., Rutter, J.E. & Tonra, C.M. (2015). A call for full annual cycle research in animal ecology. *Biology Letters*, 11, 20150552. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0552>
- Martin, K. (1995a). Patterns and Mechanisms for Age-dependent Reproduction and Survival in Birds. *American Zoologist*, 35(4), 340–348, <https://doi.org/10.1093/icb/35.4.340>
- Martin, T.E. (1995b). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*, 65(1), 101–127. <https://doi.org/10.2307/2937160>
- Martínez–Padilla, J., Vergara, P. & Fargallo, J.A. (2017). Increased lifetime reproductive success of first-hatched siblings in Common Kestrels (*Falco tinnunculus*). *Ibis*, 159(10), 803–811. <https://doi.org/10.1111/ibi.12494>

- McGrady, M., Fazari, W., Jahdhami, M., Hines, J. & Oli, M. (2015). Survival of Sooty Falcons (*Falco concolor*) breeding in Oman. *Journal of Ornithology*, 157(2), 427–437. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1302-6>
- Millsap, B.A., Gedir, J.V., Abadi, F., Gould, M.J. & Madden, K. (2023). “A Two–Sex Integrated Population Model Reveals Intersexual Differences in Life History Strategies in Cooper's Hawks.” *Ecosphere*, 14(1), e4368. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4368>
- Møller, A.P. (1993). Ectoparasites increase the cost of reproduction in their hosts. *Journal of Animal Ecology*, 62(2), 309–322. <http://www.jstor.org/stable/5362>
- Morrison, C.A., Butler, S.J., Robinson, R.A., Clark, J.A., Arizaga, J., Aunins, A., Baltà, O., Cepák, J., Chodkiewicz, T., Escandell, V., Foppen, R.P.B., Gregory, R.D., Husby M., Jiguet, F., Kålås, J.A., Lehtikoinen, A., Lindström, Å., Moshøj, C.M., Nagy, K., Nebot, A.L., Piha, M., Reif, J., Sattler, T., Škorpilová, J., Szép, T., Teufelbauer, N., Thorup, K., van Turnhout, C., Wenninger, T. & Gill, J.A. (2021). Covariation in population trends and demography reveals targets for conservation action. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288, 20202955. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2955>
- Newton, I. (1979). Population Ecology of Raptors. Buteo Books, Vermilion South Dakota, USA.
- Newton, I. (1994). The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds. *Biological Conservation*, 70(3), 265–276. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90172-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90172-4)
- Newton, I. (1998). Population Limitation in Birds. Academic Press, London. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-517365-0.X5000-5>
- Newton, I. (2007). The Migration Ecology of Birds. Academic Press, London. ISBN: 978-0125173674

- Newton, I., McGrady, M.J. & Oli, M.K. (2016). A review of survival estimates for raptors and owls. *Ibis*, 158(2), 227–248. <https://doi.org/10.1111/ibi.12355>
- Olendorff, R.R., Miller, A.D. & Lehman, R.N. (1981). Suggested Practices for Raptor Protection on Power Lines: the State of the Art in 1981. Minnesota. Raptor Research Foundation, pp 1-111.
- Ottensmann, M., Wiegmann, A., Kruger, O., Rinaud, T., Strube, C., Winternitz, J. & Chakarov, N. (2025). Surviving in a changing world: weather and juvenile condition matter for a long-lived avian predator, but blood parasites do not appear to. *Oikos*, 2025(7), e11072. <https://doi.org/10.1002/oik.11072>
- Palatitz, P., Fehérvári, P., Solt, Sz. & Barov, B. (2009). European Species Action Plan for the Red-footed Falcon *Falco vespertinus* Linnaeus, 1766. pp. 1-49.
- Palatitz, P., Solt, S., Fehérvári, P., Ezer, Á. & Bánfi, P. (2010). Az MME Kékvércse–védelmi Munkacsoport beszámolója - a LIFE projekt (2006–2009) főbb eredményei. *Heliaca*, 7, 14–23.
- Palatitz, P., Solt, Sz. & Fehérvári, P. (2018). The Blue Vesper - Ecology and Conservation of the Red-footed Falcon. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest.
- Palatitz, P., Fehérvári, P. & Solt, Sz. (2019). Using Individual Animal Movements to Aid Global Conservation: a Case Study of Red-footed Falcon (*Falco vespertinus*). Raptor Research Foundation Annual Conference, 5-10. November 2019, Ft. Collins, Colorado
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>.

- Pärt, T. (1995). The importance of local familiarity and search costs for age- and sex-biased philopatry in the collared fly-catcher. *Animal Behaviour*, 49(4), 1029–1038. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0132>
- Porter, R.D. & Wiemeyer, S.N. (1972). Reproductive Patterns in Captive American Kestrels (Sparrow Hawks). *The Condor: Ornithological Applications*, 74(1), 46–53. <https://doi.org/10.2307/1366448>
- Prugnolle, F., Pilard, P., Brun, L. & Tavecchia, G. (2003). First-year and adult survival of the endangered Lesser Kestrel *Falco naumanni* in southern France. *Bird Study*, 50, 68–72. <https://doi.org/10.1080/00063650309461292>
- Quinn, J.L. & Ueta, M. (2008). Protective nesting associations in birds. *Ibis*, 150(s1), 146–167. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00823.x>
- R Core Development Team (2021). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Reed, J.M. & Dobson, A.P. (1993). Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(7), 253–256. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90201-Y](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90201-Y)
- Ricklefs, R.E. (1969). An analysis of nesting mortality in passerine birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 9, 1–48. <http://dx.doi.org/10.5479/si.00810282.9>
- Rolek, B., Dunn, L., Pauli, B., Macías-Duarte, A., Mutch, B., Juergens, P., Anderson, T., Parish, C., Johnson, J., Millsap, B. & McClure, C. (2022). Long-term demography of a reintroduced population of endangered falcons. *Global Ecology and Conservation*, 38(3–4), e02226. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02226>

- Rosenheim, J. (1990). Density–Dependent Parasitism and the Evolution of Aggregated Nesting in the Solitary Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 83(3), 277–286. <https://doi.org/10.1093/aesa/83.3.277>
- Sarà, M., Campobello, D. & Zanca, L. (2012). Effects of Nest and Colony Features on Lesser Kestrel (*Falco naumanni*) Reproductive Success. *Avian Biology Research*, 5, 209–217. <https://doi.org/10.3184/175815512X13535044854571>.
- Schenk, J. (1911): A kék vércse fészkelésének tárgyalása az irodalomban. *Aquila*, 18 (1–41–4), 243–312 p.
- Sergio, F., Marchesi, L. & Pedrini, P. (2003). Spatial refugia and the coexistence of a diurnal raptor with its intraguild owl predator. *Journal of Animal Ecology*, 72(2), 232–245. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00693.x>
- Sergio, F. & Penteriani, V. (2005). Public Information and Territory Establishment in a Loosely Colonial Raptor. *Ecology*, 86(2), 340–346. <http://www.jstor.org/stable/3450953>
- Sergio, F., Marchesi, L., Pedrini, P. & Penteriani, V. (2007). Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance? *Animal Behaviour*, 74(6), 1607–1616. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.022>.
- Sergio, F., Tavecchia, G., Blas, J., Tanferna, A. & Hiraldo, F. (2021). Demographic modeling to fine–tune conservation targets: importance of pre–adults for the decline of an endangered raptor. *Ecological Applications*, 31(3), e02266.10.1002/eap.2266. <https://doi.org/10.1002/eap.2266>
- Serrano, D., Tella, J., Forero, M. & Donázar, J.A. (2001). Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology*, 70(4), 568–578. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00512.x>

- Serrano, D. & Tella, J.T. (2003). Dispersal within a Spatially Structured Population of Lesser Kestrels: The Role of Spatial Isolation and Conspecific Attraction. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 400–410
- Serrano, D., Forero, M., Zar, J. & Tella, J. (2004). Dispersal and social attraction affect colony selection and dynamics of Lesser Kestrels. *Ecology*, 85(12), 3438–3447. <https://doi.org/10.1890/04-0463>
- Serrano, D., Oro, D., Ursúa, E. & Tella, J.L. (2005). Colony Size Selection Determines Adult Survival and Dispersal Preferences: Allee Effects in a Colonial Bird. *The American Naturalist*, 166(2), E22–E31. <https://doi.org/10.1086/431255>
- Serrano, D. & Tella, J.L. (2007). The Role of Despotism and Heritability in Determining Settlement Patterns in the Colonial Lesser Kestrel. *The American Naturalist*, 169(2), E53–67. <https://doi.org/10.1086/510598>
- Serrano, D., Cortés–Avizanda, A., Zuberogoitia, Í., Blanco, G., Benítez, J., Ponchon, C., Grande, J., Ceballos, O., Morant, J., Arrondo, E., Zabala, J., Montelío, E., Ávila, E., González, J., Arroyo, B., Frías, Ó., Kobierzycki, E., Arenas, R., Tella, J. & Donázar, J. (2021). Phenotypic and environmental correlates of natal dispersal in a long-lived territorial vulture. *Scientific Reports*, 11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84811-8>
- Shipley, B. (2016). Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference with R (2nd ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139979573>
- Smiseth, P.T., Amundsen, T. & Hansen L.T.T. (1998). Do males and females differ in the feeding of large and small siblings? An experiment with the bluethroat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(5), 321–328. <https://doi.org/10.1007/s002650050444>
- Solt, Sz. (2009). Vetési varjú Konfliktuskezelési Javaslatok. MME 32 p.

- Solt, Sz., Palatitz, P., Fehérvári, P. & Horváth, É. (2019). Fajmegőrzési Terv – Kék vércse. Agrárminisztérium Környezetügyért Felelős Államtitkárság. 93.p.
- Solt, Sz., Demeter, I., Tóth, P., Bagyura, J. & Horváth, M. (2022). Áramütéses madárpusztulások, vezetékkel történő ütközések és megelőzésük. In Haraszthy, L. (szerk.): Magyarország ragadozó madarai és baglyai. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest, pp. 658–673.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297, 1292–1296. <https://doi.org/10.1126/science.1071281>
- Stephens, P.A., Buskirk, S.W. & del Rio, C.M. (2007). Inference in ecology and evolution: alternative approaches to existing paradigms. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(4), 192–197. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.12.003>
- Strandberg, R., Klaassen, R.H.G., Hake, M. & Alerstam, T. (2010). How hazardous is the Sahara Desert crossing for migratory birds? Indications from satellite tracking of raptors. *Biology Letters*, 6, 297–300. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0785>
- Studds, C.E., Kyser, T.K. & Marra, P.P. (2008). Natal dispersal driven by environmental conditions interacting across the annual cycle of a migratory songbird. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 105(8), 2929–2933. <https://doi.org/10.1073/pnas.0710732105>
- Szép, T., Csörgő, T., Halmos, G., Lovászi, P., Nagy, K. & Schmidt, A. (szerk.) (2021). Magyarország madáratlasza – Bird Atlas of Hungary. Agrárminisztérium, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület 799 p.

- Tavecchia, G., Pradel, R., Boy, V., Johnson, A.R. & Cézilly, F. (2001). Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in Greater Flamingos. *Ecology*, 82(1), 165–174. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0165:SAARVI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0165:SAARVI]2.0.CO;2)
- Tavecchia, G., Pradel, R., Lebreton, J.-D., Biddau, L. & Mingozi, T. (2002). Sex-biased survival and breeding dispersal probability in a patch population of the Rock Sparrow *Petronia petronia*. *Ibis*, 144(2), E79–E87.
- Tkadle, E. & Stenseth, N.C. (2001). A New Geographical Gradient in Vole Population Dynamics. *Proceedings: Biological Sciences*, 268(1476), 1547–1552. <http://www.jstor.org/stable/3068010>
- Toland, B.R. (1985). Double brooding by American Kestrels in central Missouri. *Condor*, 87(3), 434–436. <https://doi.org/10.2307/1367233>
- Tomialojc, L., Grimmett, R.F.A., Tucker, G.M. & Heath, M.F. (1995). Birds in Europe: Their Conservation Status (Birdlife Conservation Series No. 3), Smithsonian, Birdlife International
- Toms, J.D. & Lesperance, M.L. (2003). Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 84(8), 2034–2041. <https://doi.org/10.1890/02-0472>
- Torres, R. & Drummond, H. (1997). Female-biased mortality in daughters of a bird with size dimorphism. *Journal of Animal Ecology*, 66(6), 859–865. <https://doi.org/10.2307/6001>
- Tóth, I. (1995). A Békés megyei ragadozómadár állomány helyzete és változása 1990–1995. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest.
- Tóth, P. (2007). Középfeszültségű elektromos szabadvezetékek okozta madárpusztulás a Hevesi Füves Pusztákon. Szakdolgozat; Debreceni Egyetem, Agrártudományi Centrum, Mezőgazdaságtudományi Kar, Természetvédelmi, Állattani és Vadgazdálkodási Tanszék, Debrecen.

- Tóth, P. (2018). Európai közösségi jelentőségű (védett és fokozottan védett) madárfajok pusztulását eredményező 22 kV-os vezetékszakaszok oszlopainak felmérése Borsod–Abaúj–Zemplén és Heves megye (Jász–Nagykun–Szolnok megye is érintve) kijelölt területein. Szalakóta Egyesület, Cserépfalu – Eger.
- Tukey, J. W. (1977). Exploratory data analysis. Addison-Wesley.
- van de Pol, M., Bailey, L.D., McLean, N., Rijdsdijk, L., Lawson, C.R. & Brouwer, L. (2016). Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(10), 1246–1257. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12590>
- Visser, M.E. & Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1581), 2561–2569. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3346>
- Walther, G–R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T., Fromentin, J–M., Hoegh–Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological Responses to Recent Climate Change. *Nature*, 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>.
- Ward, P. & Zahavi, A. (1973). The importance of certain assemblages of birds as "information–centres" for food–finding. *Ibis*, 115(4), 517–534. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1973.tb01990.x>
- Węgrzyn, E., Węgrzyn, W. & Leniowski, K. (2023). Hatching asynchrony as a parental reproductive strategy in birds: a review of causes and consequences. *Journal of Ornithology*, 164, 477–497. <https://doi.org/10.1007/s10336-023-02066-8>.
- Wiebe, K.L. & Bortolotti, G.R. (1995). Food–dependent benefits of hatching asynchrony in American kestrels *Falco sparverius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 49–57. <https://doi.org/10.1007/BF00175728>

- Wittenberger, J.F. & Hunt G.L. (1985). The adaptive significance of coloniality in birds. pp. 1–78. In D.S. Farner & J.R. King (eds), *Avian biology*. Volume 8. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Wootton, J.T. (1994). Predicting Direct and Indirect Effects: An Integrated Approach Using Experiments and Path Analysis. *Ecology*, 75(1), 151–165. <https://doi.org/10.2307/1939391>
- Worton, B.J. (1989). Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, 70(1), 164–168. <https://doi.org/10.2307/1938423>
- Xie P. & Arkin P.A. (1997). Global precipitation: A 17–year monthly analysis based on gauge observations, satellite estimates, and numerical model outputs. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 78(11), 2539–2558. [https://doi.org/10.1175/1520-0477\(1997\)078<2539:GPAYMA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(1997)078<2539:GPAYMA>2.0.CO;2)
- Závalský, O. (1985). Dvojí hnízdění poštolky obecné (*Falco tinnunculus*) v témž roce [Double brooding of the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) in the same year]. *Zprávy MOS* 43, 125–126. <https://doi.org/10.2478/srj-2024-0002> (in Czech and German)
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>
- Zsinka, B., Pásztor–Kovács, S., Kövér, S., Vili, N. & Horváth, M. (2024). Moderate evidence for the sex–dependent effect of poisoning on adult survival in a long–lived raptor species. *Ecology and Evolution*, 14(9), e70295. <https://doi.org/10.1002/ece3.70295>