

**Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei**

**Interactions of climate, migration and life history traits  
in the evolutionary history of birds**

**A klíma, a vonulás és az életmenet-jellegek kölcsönha-  
tása madarak evolúciójában**

Nagy Jenő

Témavezető: Prof. Dr. Varga Zoltán



**DEBRECENI EGYETEM**

**Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola**

Debrecen, 2019.

# **Interactions of climate, migration and life history traits in the evolutionary history of birds**

History and religion are inseparable in many nations' culture. In this respect, birds have always been a miraculous group of animals that people admired due to their mysterious behaviour, magnificent appearance or surprising intelligence. For example, birds in Celtic mythology represent knowledge, speech and prowess, and often associated with the message or the messenger. The Romans believed in the role of birds which carried the messages of gods in the form of augurs, priests whom were deeply respected. Furthermore, many raptors represent national and ethnic symbols: e.g. "golden kite" in Japan, "turul" in Hungary, "golden-winged eagle" in Mongolia, representing strength, law of living in harmony with nature, hope and origin.

Imaginations and scientific explanations have already been born in relation to bird migration. Motivated by this curiosity, the desire for knowledge led to turn interest to science.

## **1. Introduction**

Tectonic movements and orogenic events played a fundamental role during the history of Earth, thus in the formation of nowadays geographical surface and climatic zonality. India collided with the southern parts of Eurasia during the Eocene, and the formation of the Alpine-Himalayan collisional orogeny process started (Condie 1997, Cawood et al. 2009). Africa also merged with Eurasia via Arabia, during the Oligocene, whilst the Panama land bridge came into existence connecting North and South America. Hence, the continents had almost occupied their present positions. The uplift of the Eastern Cordilleras and the Andes, along the southern end of the Cordilleran accretionary orogen events, also occurred during the Miocene (Barke and Lamb 2006). The geo-biospheric events in the Tertiary played a significant role in the evolution and radiation of Neognathae, resulting both major barriers and corridors for organisms, also in recent times.

After the Paleocene-Eocene thermal maximum, the Earth's climate cooled during the Oligocene, when the Antarctic ice shield began to extend, but fluctuated including a warmer interval during the Middle Miocene and the Pleistocene (Zachos et al. 2001). The first savanna/grassland formations

appeared during the Late Miocene in Africa (Bonnefille 2010). The cooling climate and aridisation of North Africa led to the formation of the Sahara and the shift of forested and grassy as well as arid climatic zones by the Plio-Pleistocene, becoming similar to present conditions (Hernández Fernánde and Vrba 2006). This phenomenon could be considered as a unique biospheric change different from the history of any other continent.

These global climatic changes and the appearance of new vegetation types during the Miocene fundamentally modified the former biogeographic realms and facilitated the radiation of birds and other animals associated with different adaptations to open grassy biomes.

Nearly all orders of the Neognathae diverged approximately 50 million years ago (Mya), and the diversification of avian lineages increased fast after that (Brusatte et al. 2015, Claramunt and Cracraft 2015, Ksepka and Phillips 2015). I chose two model systems among landbirds (Telluraves) for studies included in my theses because out of a larger set, significant diversity in migratory behaviour and mobility, feeding ecology, reproductive biology, and body measurements, can be observed among the members of both groups (Ferguson-Lees and Christie 2001, del Hoyo et al. 2016), providing an opportunity to investigate relationships of several traits.

Many phylogenetic studies were published to clarify the relationships within a specific group of raptors but only some of those included multiple gene sequences or involved a comprehensive set of taxa and almost none of them dated the radiations of the birds of prey (Griffiths et al. 2007, do Amaral et al. 2009). Moreover, none of the raptor subfamilies are monophyletic, except for the secretarybird (*Sagittarius serpentarius*, Sagittariidae), the osprey (*Pandion haliaetus*, Pandionidae), and the large clade containing the rest of the accipitrids. Only the origin of Buteoninae was investigated more properly, hence a more comprehensive phylogenetic reconstruction of accipitrid raptors was required.

Similarly unclear cases could be found in Turdidae, where nomenclature and taxonomical uncertainties are also presented (Nylander et al. 2008, Voelker et al. 2009). These species mainly belong to *Turdus* or *Zoothera* genera. In some sources, the latter genus includes all former *Geokichla* species (see also Voelker and Outlaw 2008), which implies a thorough revision of phylogenetic relationships within the group.

Both raptors and thrushes are widespread taxa, although some species in each group have very limited distributions that is fundamental for identifying their biogeographical origins. Furthermore, the suggested southern origin for

both groups (Nylander et al. 2008, Ericson 2012) allows the comparison of differences regarding tropical hotspots.

Behavioural traits, such as migration are not likely to be fossilised and hence current ideas are only inferred from phylogenetic or biogeographic studies. The theories of the evolution of migration in birds are categorised into three groups (Rappole and Jones 2002, Bruderer and Salewski 2008). The ‘tropical origin’ hypothesis assumes that migratory birds derive from populations or species occupying regions where environmental conditions were annually constant. An example for this hypothesis was provided for *Catharus* thrushes (Outlaw et al. 2003). The North American migratory thrushes are sister to tropical species, and the ancestral range for them found to be in the Neotropic. In contrast, the ‘northern origin’ hypothesis proposes that climatic or other ecological changes on the breeding ranges of northern species could have led to the evolution of migration due to the leaving of the highly seasonal habitats of temperate and arctic species during winter (Bell 2005). However, this hypothesis has received relatively low support to date. Both the tropical and the northern origin hypotheses predicts that the migration evolved from resident populations or species simultaneously with the range expansion of these birds. Compared to them, the ‘shifting home’ hypothesis suggests the narrowing of formerly wider tropical belt as the source of the evolution of migration (Louchart 2008). According to this hypothesis, which considers paleoclimatic changes, migration evolved as a consequence of winter range shift rather than assuming the existence of an ancestral northern or southern breeding range.

Nevertheless, migratory behaviour does not change only temporally, but also within spatial ranges. The two major geographically distinguishable migratory systems are represented by the Palearctic-Afrotropical and the Nearctic-Neotropical systems (Newton 2008). The most striking difference between the two is resulted by zonality. The vegetation zones follow an East-West direction in the Old World, whilst it follows a North-South axis in the New World, particularly regarding the orientation of significant ecological barriers. Hundreds of species are migrating from the whole Palearctic region to sub-Saharan Africa crossing broad plateaus and mountains (>2000 m) or extremely arid (<50-100 mm of annual precipitation) areas during the journey (Newton 2008). However, the land bridge between North and South America, and the Caribbean islands provide more continuous routes for migration than in the Old World, where the Mediterranean Sea and the Sahara present hazardous areas for the passage of migrants. To a certain extent, the Mexican Plateau may form such a barrier, as indicated by several bird species

wintering on its Northern border. Furthermore, the distinction of Western Palearctic-Afrotropical and East Palearctic-Australasian migratory systems is supported by several reasons. The Europe-African migratory routes resemble the New World routes in the sense that birds face gradual changes of landscapes along these routes, contrary to the more homogenous landscapes along the East Asian migratory flyways. Birds breeding on northern latitudes in East Asia tend to be canalised along nearly barrier-free, continuous routes during migration.

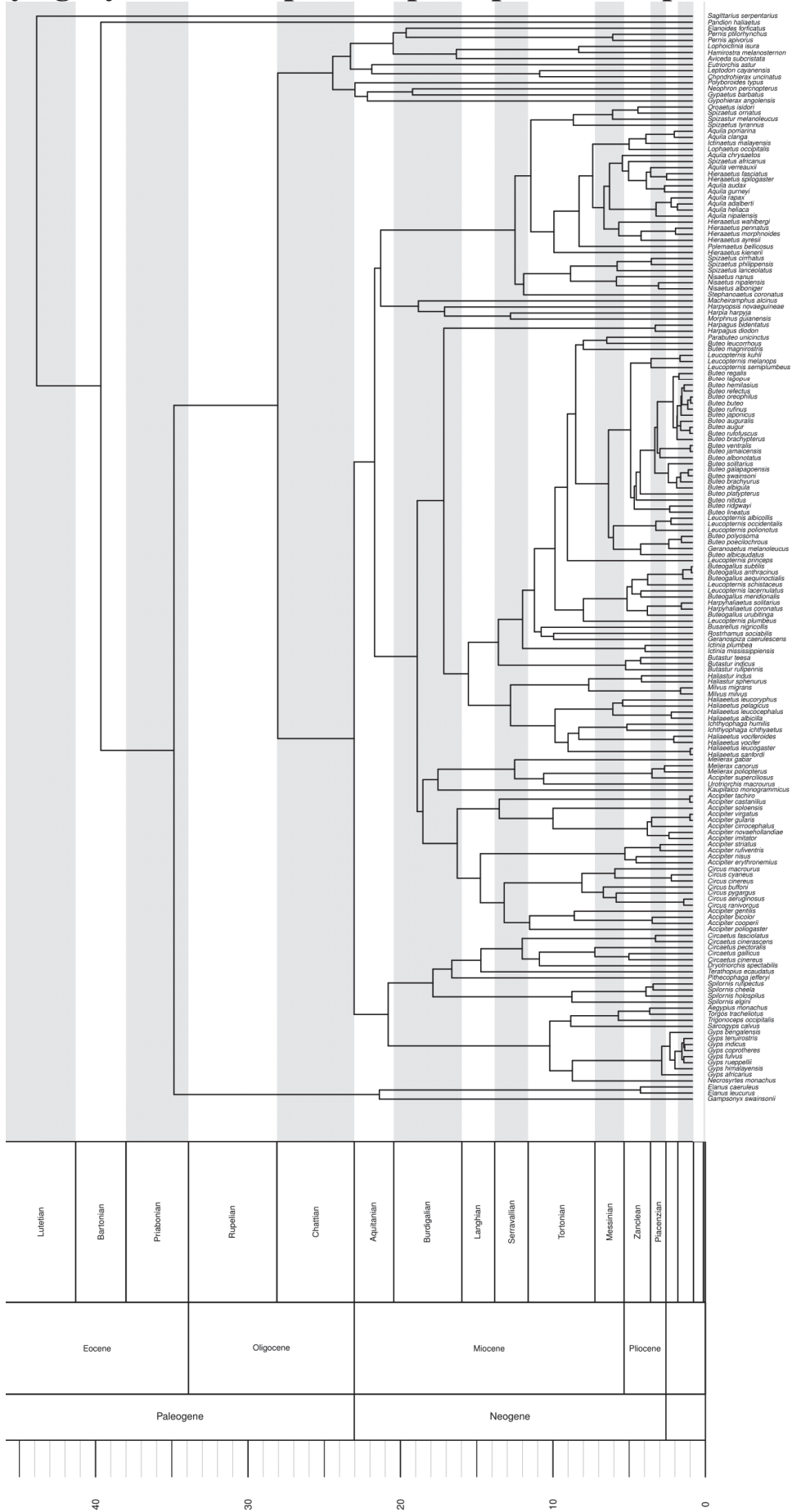
First of all, based on the above points, I collected genetic data on 179 raptors and 155 species of thrush for reconstruction their phylogenetic history. Considering all similarities and differences between Accipitriformes order and the Turdidae family, the question arises: whether is it possible to draw general conclusions which apply for these two groups or even in wider taxonomic ranges? Hence, I designed a comparative phylogenetic framework to investigate the following hypotheses:

1. Larger birds are more likely to become residents or vice versa, resident species might become larger.
2. Food is a major limiting factor during both winter and on the move.
  - a. Species with more generalist diet are more likely to survive at temperate latitudes and be able to stay in winters.
  - b. Moreover, species feeding on alternative food sources are able to cope more easily with food limitations, hence food generalism or the ability of switching between food sources are more frequent among migratory species.
3. Differences in geographically distinct flyways are detectable (e.g. barriers, continuity).
  - a. The availability of suitable habitat types could have influenced the presence of corridors for tropical-temperate dispersal during the evolution of tropical-temperate migration systems.
  - b. Novel niches, as a consequence of the shift in grassy and forested habitats (changes in zonality) could have driven the radiation of birds into areas to be colonised.
4. Because migration may be costly due to the higher mortality during the migratory journey, a definable shift to higher numbers in reproductive attempts, as measured by clutch size, is expectable.

## 2. Materials and methods

- (1) Gene sequences for 12S and 16S ribosomal RNA, ATP synthase subunit 6 and subunit 8,  $\beta$ -fibronin intron 7, cytochrome c oxidase subunit 1, cytochrome b, NADH-ubiquinone oxidoreductase subunit 2 and subunit 6 and recombinase activating gene 1 were searched in the database of GenBank. The raw genetic information was processed using R (R Development Core Team 2017). MAFFT program was used for sequence alignment (Kato et al. 2005), and the alignments were run through Gblocks (Castresana 2000) for cleaning purposes. The RAxML (Stamatakis 2006) approach was applied to identify the best starting tree for the Bayesian MCMC analyses implemented in BEAST v1.8.3 (Drummond and Rambaut 2007). Fossil calibration points were used for dating the trees. A maximum clade credibility tree was performed from independent Bayesian estimations.
- (2) Ancestral range estimations were performed using probabilistic historical biogeography methods (Matzke 2013). The Dispersal-Vicariance (DIVA, Ronquist 1997), the Dispersal-Extinction-Cladogenesis (DEC, Ree and Smith 2008), and the BayArea model (Landis et al. 2013), paired each with founder-event speciation, were included and compared. Although all three of the main biogeographic models can basically deal with dispersal, extinction and narrow sympatry, in DIVA both narrow and widespread vicariance, in DEC subset sympatry and narrow vicariance, and in BayArea widespread sympatry are also allowed to be estimated.
- (3) The evolution of migratory behaviour and its association with life-history traits, ecological and climatic factors were estimated using modern comparative phylogenetic methods. Data on body measurements, breeding biology, foraging behaviour, habitat and bio-climate was analysed applying phylogenetic generalised least squares approach (PGLS) and model selection procedure (Pinheiro et al. 2015, Bartoń 2015). That was completed with ancestral state estimations and correlated evolutionary analyses (Pagel et al. 2004, Pagel and Meade 2006, Drummond and Rambaut 2007, Revell 2012). Bio-climatic variables derived from temperature and precipitation data were included into computer learning maximum entropy modelling (Phillips and Dudík 2008).

# Phylogeny of 179 accipitrid raptor species (Accipitriformes)



### 3. Results

- (A1) The crown Accipitriformes, i.e. the split between the secretarybird (Sagitariidae) and the rest of the raptor species was found to have occurred around 57-37 Mya, during the Eocene. The second oldest descendant is the osprey (Pandionidae), and the rest of the group is estimated to have originated 50-37 Mya. The two earliest branches within the core Accipitridae led to the appearance of elanid kites (Elaninae) between 45-29 Mya and the group including Gypaetinae and Perninae around 35-23 Mya.
- (A2) A southern (tropical) origin was inferred for all raptor subfamilies. The common ancestor of the 179 species could have originated in Africa. Nevertheless, either subfamily has an ancestral range in one of the lands on the Southern Hemisphere.
- (A3) The estimation of ancient behaviour showed multiple independent origin of migratory behaviour in Accipitriformes. However, most of the independent events cover a single species, thus the appearance of migration is limited to the split off from its ancestor. Hence, migration could have evolved in these lineages recently, beginning during the Early Pliocene. Moreover, the oldest among the nodes that are obviously estimated as migratory, the ancestor of the goshawk (*Accipiter gentilis*) and the harriers (*Circus* spp.), is dated to around 16-10 Mya. Evolutionary analysis revealed that both complete and partial migration evolved from a non-migratory state suggesting that partial migration is not an intermediate state between complete migration and the lack of migration.
- (A4) Wintering regions for migratory species are at least suitable than their breeding ranges, i.e. species seek to find areas with similar levels of climatic limitations. Environmental variables related to temperature are the most important limiting factors for long-distance migratory accipitrid raptors. The results also indicate differences between geographically distinct migratory systems. Furthermore, bioclimatic limitation is one of the major factors in the East Palearctic-Indomalayan migratory system.
- (A5) The multivariate analyses of the ecological factors influencing migration suggests that winter diet specialisation and habitat are associated with migration: (1) species with generalist winter diet, and (2) in connection with open habitats are more likely to be migratory. Additionally, migration appeared with a higher rate in lineages with a tropical distribution and transitions to a non-tropical distribution are more likely

in migratory than in non-migratory lineages. Furthermore, migration more likely arises in specialist lineages than in generalists, and a generalist diet is more likely to have evolved in migrants than in non-migrants. Hence, it appears that a wider range of diet is an evolutionary response to the selective environments imposed by migratoriness, rather than predisposing species for migration. The highly significant variables in the models selected different migratory systems are clutch size and hunting strategy with high importance.

- (T6) In Turdidae, the two monophyletic groups following the current nomenclature are represented by the *Catharus* and the three species of *Sialia*. The majority of *Turdus* form the youngest clade within the family and considered polyphyletic, according to the recent nomenclature. Reconsidering the taxonomic position of the five species (*T. rufopalliatu*s, *T. maranonicus*, *T. lawrencii*, *T. subalaris*, *T. hauxwelli*) could prove or refuse the monophyly of *Turdus*. One of the earliest divergence of Turdidae contains mainly the genera of *Alethe*, *Myophonus* and *Brachypteryx*, and together with *Chamaetylas fuelleborni* and *Heinrichia caliginosa*, they form a monophyletic clade. The two most problematic genera are represented by the *Zoothera* and *Geokichla*. Most of the species formerly classified as *Geokichla* are referred as *Zoothera* in some sources, but it seems to be debatable. The type species of *Zoothera*, however, is the long-billed thrush (*Zoothera monticola*, Vigors 1832, Proc. Zool. Soc. London). The clade containing this species is more related to the group including *Catharus*, hence the *Zoothera* is considered to be monophyletic. The species in the other group of *Zoothera* that contains the former *Geokichla* spp. should be transferred to *Geokichla*, which is also presumably monophyletic as the sister to *Turdus* (phylogenetic figure in the Hungarian text).
- (T7) According to the best fitting biogeographic model, the possible ancestral regions for all *Turdus* species are located in East Palearctic and/or Afrotropical realms. The two earliest clades suggest very early dispersal from South-east Asia to Europe and Africa, or eventually vice versa. The group reached South America very early (15-10 Mya), which was followed by several trans-Atlantic movements.
- (T8) In contrast to raptors, migration emerged as an ancestral behaviour in an early phase of the evolution of *Turdus*. Transition rates among states also confirm this finding due to the loss of migration in multiple times. Furthermore, complete migration could only have evolved or lost via

partial migration. Correlated evolution between migration and the ability of along-latitudinal movements show that appearance and disappearance of East-West movements could have frequently changed on migratory lineages, but the loss of this trait is most frequent in sedentary lineages.

- (T9) Similarly to accipitrid raptors, clutch size is higher in migratory *Turdus* species which exhibit shifts of main food type between breeding and non-breeding seasons. The important factors relevant to migration indicate that migratory species tend to be more mobile (rarities), and most of them frequently move along-latitudinal (East-West) axis. Based on the analysis of migration and main food type during the breeding season, transition rates show that the emergence of sedentariness could be more frequent than the evolution of migratory behaviour in herbivorous lineages. Analysis of migration and the shift in main food type during non-breeding seasons demonstrates that change in main food type is highly associated with changes in migratory behaviour. Hence, migration could appear more frequently in lineages with the ability to frequently change food sources.
- (T10) Bioclimatic limitation among 67 *Turdus* species is dominated by temperature related factors.

#### 4. Synthesis

I found consistent patterns which are equally applicable for both Accipitriformes and Turdidae, along with dissimilarities probably due to the different histories of the two groups. However, inferring more general statements for wider taxonomic range requires further research.

First, the southern origin of core landbirds is supported by the historical biogeographic analyses of the studied groups, which is in line with the findings of previous studies (Ericson 2012, Brusatte et al. 2015). However, the importance of Africa and Southeast Asia in the early diversification of the Accipitriformes and of the Turdidae, respectively, is in contrast with the South American origin of landbirds (Claramunt and Cracraft 2015). In that work, biogeographic analyses of 230 species were conducted. More than one-third of the species were partially or exclusively distributed in South America, also including basal clades from this region. Further, considering that among the endemic species of each realm, the majority were of South American origin, it could have biased the estimated origin of landbirds towards the Neotropics. Despite the fact that in my taxon sets a large number of Neotropical species were included, I found that South America could be

an early destination rather than the source of origin. Thus, the hotspot nature of Southeast Asia and Africa is confirmed for these groups (Ericson et al. 2003, Ericson 2012). Nevertheless, further analyses involving more species from different bird families are recommended.

Second, the emergence of grassland vegetation and hence the shift in forested habitats provided novel niches available during the Late Miocene which accelerated the diversification of both Accipitriformes and Turdidae, similarly to a general pattern in all birds (Jetz et al. 2012). For instance, the majority of long-distance migrants in the Nearctic winter in forests, whereas almost none of the Palearctic migrants follow this strategy (Rappole and Jones 2002). The lack of forested habitats in North Africa could have been a dispersal barrier. Therefore, climatic changes including the intensified aridisation, completed with the orogenetic events during the Miocene could have caused the appearance of barely suitable areas which facilitated the evolution of migration in birds.

Third, recent bioclimatic conditions showed several limiting factors, mostly related to temperature that have equal impact on birds' behaviour in both of their breeding and wintering areas. The differences in the geographically identifiable migratory systems (Newton 2008) are related to the connectivity of the distribution of species. Hence, the East Palearctic migratory system significantly differs from the West Palearctic or from the Nearctic-Neotropic systems, especially in Accipitriformes. Additionally, many *Turdus* species are endemic, with patch-like distributions to south of China, and species breeding in northern East Asia have expanded their ranges to the western regions. The result of maximum entropy modelling may show significant signs for predicted population changes in passerine birds (Møller et al. 2010, Zurell et al. 2018). For instance, weakly suitable areas were found for several species (e.g. *Turdus iliacus*, *T. torquatus*, *T. subalaris*, *T. naumanni*), which may indicate decline in population sizes or complete disappearance of species from those areas. These findings can be used in development of biodiversity conservation programmes, especially for species distributed on very small areas.

Fourth, migration appeared multiple times, in raptors independently of non-migratory ancestors, whilst thrushes originated from migratory ancestors which is a substantial difference in the origin of migration between the two groups. Furthermore, migratory behaviour seems to be more facultative among accipitrid raptors which is also indicated by the frequency of vagrants (Ferguson-Lees and Christie 2001). However, in *Turdus* thrushes, migration might be a heritage rooting in the 'along-latitudinal' mobility of ancestors.

Fifth, one of the most important components related to migration is represented by feeding ecology patterns of birds (Boyle et al. 2011, Rainio et al. 2012, Terraube et al. 2014). Although raptors and thrushes depend on significantly different food sources, the evolution of migration highly correlated with evolutionary aspects of feeding behaviour in both groups. Migration could have evolved in species with higher plasticity in diet or on the other way around. Either being a generalist (larger diet breadth in some raptor species, but do not forget that most thrushes are omnivorous), or being able to easily adapt to different food sources (change in main food type in thrushes) are highly associated with migratory lineages. Consequently, migratory species could have easily survived during migration.

Sixth, alongside survival, reproductive success is the other major factor in the evolution of organisms. I measured reproductive attempts in birds by clutch size and compared it with migratory strategy. The generalisation of my findings support that migratory birds suffer from higher mortality during migration (Alerstam et al. 2003, Jahn and Cueto 2012, Barve and Mason 2015, Boyce and Martin 2017), which correlates with increased numbers in clutch sizes that may be an evidence for the trade-off between migration and reproduction/survival. Increased clutch size for migrants has been detected here in all three migratory systems of accipitrid birds of prey and also in *Turdus* thrushes, indicating that this phenomenon could appear multiple times, phylogenetically independently. Also investigating these finding in other bird families would be beneficial.

## **Acknowledgement**

I am grateful to my supervisor, Zoltán Varga, and my colleague, Zsolt Végvári, who gave me important advice and guidance in numerous aspects of scientific design and writing. I also thank for the knowledge of Jácint Tökölyi, who taught me the basics of scientific thinking and programming in R. Furthermore, I owe Mark C. Mainwaring for language revisions of some papers fundamental for this work. My research was founded by a scholarship of Campus Hungary (B2/1R/12754) in 2014, by a grant (NTP-EFÖ-P-15-A-0495) of the Human Capacities Grant Management Office (EMET), an institution of the Hungarian Ministry of Human Capacities (EMMI) in 2016 and by a scholarship as part of Zoltán Varga's OTKA research found (K116694) in 2018.

# **A klíma, a vonulás és az életmenet jellegek kölcsönhatása madarak evolúciójában**

Az emberiség történetében számos példát találhatunk arra, miként töltenek be a madarak különböző szerepeket a kultúrában és hitvilágban. Köszönhető ez titokzatos viselkedésüknek (vonulás), pompás tollazatuknak (paradicsommadarak) és elképesztő leleményességüknek (ággal vadászó új-kaledóniai varjak). Gondolhatunk az egyiptomiak sólyomfejű isteneire vagy a görögök „főnixére”, a rómaiak augúri tisztségére, vagy akár hozzánk közelebbi példákra is, úgy, mint a mongolok „aranyszárnyú sasmadara” vagy a magyarok „turulmadara”.

Ez a nagymértékű érdeklődés vezetett odáig, hogy napjaikban már tudományosan megalapozott ismeretek tömege áll rendelkezésünkre a madarak életmenetéről, ökológiájáról és viselkedéséről. Azonban a tudás bővülése szükségszerűen újabb kérdések megválaszolását vonja maga után.

## **1. Bevezetés és célkitűzések**

A Föld kérgét alkotó kőzetlemezek mozgásuk során jelentős felszínformáló tevékenységet végeznek. Ütközések, felgyűrődések és alábukó lemezek alakították ki és alakítják az egyes földrészek domborzati viszonyait. A nagyszabású változások következményeként bolygónk klímája és bioszférája folyamatosan átformálódik. A harmadidőszaki kontinensvándorlások és hegységképződések hozták létre a ma ismert arculatot. A Tibeti-fennsík és a Himalája felgyűrődése az Eocénban kezdődött, míg Afrika összekapcsolódása Ázsiával az Oligocén időszakra tehető (Condie 1997, Cawood és mtsai. 2009). A Miocén időszakban mind Afrika területén, mind pedig az Andok kiemelkedésével, Dél-Amerikában jelentős változások mentek végbe (Barke és Lamb 2006). Ez az időszak alapvető az újmadárszabásúak (Neognathae) evolúciója szempontjából is.

A Föld klímája ciklikus változást mutat, melyet nemcsak a tektonikus események, hanem a Milanković–Bacsák-ciklus és biotikus tényezők egyaránt befolyásolnak. A Paleocén-Eocén hőmérsékleti maximumot követően a klíma lehűlésnek indult, ahogy az Antarktiszt jégtakarója egyre inkább kiterjedt az Oligocén korszak alatt (Zachos és mtsai. 2001). A Miocén, Pliocén

és a Pleisztocén melegebb éghajlati fázisai ellenére ez a jégképződés folytatódott, és az Északi-sark, valamint a szárazföldi jégtakarók megjelenése következtében a világtengerek szintje lecsökkent. Napjaink egyre szélsőségebb viszonyai ellenére egy viszonylag hűvös időszak uralja Földünk klímáját.

A középső-Miocén alatt elkezdődött változások új élőhelyek megjelenését eredményezték. A lehülés és fokozatos szárazodás következtében Afrika füves és erdős élőhelyei alapvetően átalakultak (Hernández Fernánde és Vrba 2006, Bonnefille 2010). Az erdővel borított területek délebbre tolódtak és északon megjelentek az első szavanna formációk. Ez a változás a többi földrészhez viszonyítva egyedülállónak tekinthető. Mindazonáltal terjeszkedési és differenciálódási lehetőséget biztosított a madarak és más állatcsoportok számára.

Az eddigi kutatások azt mutatják, hogy közel az összes Neognathae lezármazási vonal kialakult már 50 millió évvel ezelőtt (Brusatte és mtsai. 2015, Claramunt és Cracraft 2015), és a fajképződési folyamatok jelentősen felgyorsultak ezt követően (Ksepka és Phillips 2015). Vizsgálódásaim során a szárazföldi madarak (Telluraves) két csoportjával foglalkoztam alaposabban. Egyrészt a vágómadár-alakúakat (Accipitriformes), másrészt pedig a rigók családját (Turdidae) választottam modellrendszerként. Mindkét csoport jelentős viselkedésbeli, ökológiai és alaktani sokféleséget mutat, mely alkalmassá teszi őket az összehasonlításra (Ferguson-Lees és Christie 2001, del Hoyo és mtsai. 2016). Ugyanakkor eléggé különböznek ahhoz, hogy szélesebb körben érvényes megállapításokat is vizsgáljunk.

A ragadozó madarak evolúcióját célzó vizsgálatok csupán az utóbbi néhány évben szolgáltak átfogó eredményekkel, melyhez magam és társszerzőim munkája is jelentősen hozzájárult. Korábbi ismereteink alapján csupán az ölyvek (Buteoninae) eredetéről voltak pontos ismereteink (do Amaral és mtsai. 2009). A halászsast (*Pandion haliaetus*), valamint a kígyászkeselyűt (*Sagittarius serpentarius*) magában foglaló családokat leszámítva további monofiletikus alcsaládokat nem sikerült elkülöníteni (Griffiths és mtsai. 2007). Ezért egy átfogó filogenetikai elemzés szükségesnek bizonyult.

Hasonlóan tisztázatlan eseteket foglal magában a rigófélék családja is, ahol nemcsak filogenetikai, de nevezéktani bizonytalanságokat úgyszintén találhatunk (Nylander és mtsai. 2008, Voelker és mtsai. 2009). Korábbi források alapján a fajok többsége a *Turdus* és *Zoothera* nemekbe tartozik. Ez utóbbi azonban magában foglalja a máshol *Gokichla* nembe sorolt fajokat is

(Voelker és Outlaw 2008). A felsorolt bizonytalanságok megkövetelték a rigók rokonsági kapcsolatainak, genetikai adatok alapján történő újratérképezését.

A vizsgált csoportok őseinek elterjedését illetően, korábbi tanulmányok alapján trópusi eredet valószínűsíthető (Nylander és mtsai. 2008, Ericson 2012). Azonban, néhány esetben csupán feltételezéseket közöltek a téma kutatói. Ezek a hézagok korszerű biogeográfiai elemzések segítségével kitölthetővé válnak. Ezért a főbb fajkeletkezési modellek összehasonlítása újabb megvilágításba helyezheti a két csoport eredetéről alkotott elképzeléseinket.

A rokonsági kapcsolatok és a történeti biogeográfia ismeretében célszerűnek adódott a madarak körében rendkívül jellemző viselkedés, a rendszeres vonulás eredetének és formálódásának vizsgálata. Több elképzelés is született a vonulás első megjelenését illetően (Rappole és Jones 2002, Bruderer és Salewski 2008). A trópusi eredet hipotézis szerint a vonulás az egyenlítő közelében élő populációk fokozatos terjeszkedésének következménye. A madarak találtak olyan területeket magasabb szélességi körökön is, melyek az év bizonyos szakaszaiban alkalmasak voltak a költésre. Az elterjedési terület kiterjesztésével egyetemben jelenhetett meg a vonulási viselkedés, az új költő, és az eredeti terület között (Outlaw és mtsai. 2003). Ezzel szemben az északi eredet hipotézis alapján a magasabb szélességi körökön bekövetkező környezeti változások következményeként jelent meg a vonulás (Bell 2005). Ez az elképzelés eddig viszonylag kevés csoport esetében igazolódott. A legújabb feltételezés szerint az elterjedési terület szűkülése eredményezte a költő és telelő területek szétválását (Louchart 2008). A földtörténet során a szélesebb trópusi öv zsugorodása vont maga után a területek elkülönülését és így a rendszeres vonulás megjelenését.

Ugyanakkor nem csak időben, hanem térben is különbséget lehet tenni a vonulási mintázatokban. Alapvetően három jelentős vonulási rendszert különíthetünk el: Észak- és Dél-Amerika, Afrika és Európa, valamint Északkelet-Ázsia és az Indonéz-szigetvilág vonulási rendszereit (Newton 2008). A legszembevetőbb különbség közöttük, hogy míg az első kettő esetében a vonulásnak jelentős földrajzi akadályai vannak (Mexikói-fennsík, Karibi-térség, Földközi-tenger, Szahara), addig utóbbi gyakorlatilag folytonos rendszert alkot. Felmerülhet a kérdés, hogy milyen további eltérések, esetleg hasonlóságok mutathatóak ki az egyes régiókban?

Az előbb áttekintett szempontokra alapozva, első lépésben 179 ragadozó, valamint 155 rigó faj törzsfáját hoztam létre a genetikai adatbázisban elérhető szekvenciák alapján. Az elkészült fák a biogeográfiai és összehasonlító

filogenetikai vizsgálatok fontos részét képezték. Modern módszerek felhasználásával a vonulás kialakulását és a vele összefüggő tényezőket vizsgáltam a következő állítások próbájaként:

1. Nagytestű fajoknál gyakrabban kialakul a vonulás, hacsak nem a vonulás következménye a testméret növekedése.
2. A táplálék erős korlátozó tényező, mind a téli időszakban, mind pedig a vonulás során.
  - a. Minél változatosabb táplálékot fogyaszt egy faj, annál nagyobb eséllyel képes túlélni a mérsékelt égövben, sőt a téli időszakban is képes költőterülete közelében maradni.
  - b. Ezen túlmenően, azok a fajok, melyek képesek különböző táplálékforrásokat hasznosítani, könnyebben átvészelhetik a fő táplálékforrásban mutató hiányokat. Ennélfogva ez a jelenség gyakoribb a vonuló fajok körében, másrészt a vonuló fajok könnyebben váltanak táplálékforrást.
3. Fontos eltérések azonosíthatóak a földrajzilag elkülöníthető vonulási rendszerekben.
  - a. A trópusi-mérsékelt övi vonulási rendszerek kialakulásában fontos szerepet töltenek be az eltérő élőhelyek, melyek alkalmas folyosókat jelölhetnek ki a létrejövő vonulási útvonalak számára.
  - b. Az újonnan elérhetővé váló élőhelyek (niche-k), úgymint a füves és erdei élőhelyek arányának megváltozása a Miocénben, elősegíthették a madarak szétterjedését.
4. Mivel a vonulás költséges a nagymértékű elhullási arány miatt, ezért a vonuló fajok esetében megnövekedett fészekalj-méret várható a szaporodási siker növelése érdekében.

## **2. Anyag és módszer**

- (1) Mivel minden további elemzés a vizsgált fajok rokonsági kapcsolatait figyelembe véve készült (filogenetikai összehasonlító módszerek), ezért mind a ragadozók, mind pedig a rigók törzsfájának elkészítése alapvető jelentőségű. A GenBank adatbázisából 10 gén (12S és 16S riboszomális RNS, ATP-szintetáz 6-os és 8-as alegységei,  $\beta$ -fibrinogén intron 7, citokróm-c oxidáz 1-es alegység, citokróm-b, NADH-ubikinon oxidoreduktáz 2-es és 6-os alegységei, rekombinációt aktiváló gén 1) szekvenciái lettek letöltve és az R programozási nyelvben feldolgozva (R Development Core Team 2017). A génszekvenciák a MAFFT (Katoh és mtsai. 2005) és a Gblocks (Castresana 2000) programok segítségével

kerültek illesztésre. A RAxML módszer (Stamatakis 2006) alkalmazásával állt elő a Bayes-i MCMC elemzéshez szükséges bemeneti fa, mely a BEAST v1.8.3 (Drummond és Rambaut 2007) program kiinduló pontját képezte. Fosszilis adatok szolgálták a törzsfák időzítésének beállítására. Az egymástól függetlenül lefuttatott rekonstrukciókból konszenzus fa készült a további elemzésekhez.

- (2) A fajok ősi elterjedésének becslése történeti biogeográfiai modellek összehasonlításán alapult (Matzke 2013). A három fő biogeográfiai modell (DIVA: Ronquist 1997, DEC: Ree és Smith 2008, BayArea: Landis és mtsai. 2013) és ezek alapító hatással vett kiegészítése került elemzésre. Mindegyik típus magában foglalja a diszperzió, a kihalás és a keskeny frontú szimpatrikus fajkeletkezés becslését, azonban a DIVA módszer a keskeny és széles frontú vikariancia, a DEC a részleges szimpatria és keskeny frontú vikariancia, míg a BayArea a széles frontú szimpatria vizsgálatát is tartalmazza.
- (3) A vonulási viselkedést és annak kialakulását befolyásoló életmenet-jellegek, ökológiai és klimatikus tényezők meghatározására összehasonlító filogenetikai módszerek segítségével kerültek elemzésre az adatok. Ehhez testtömeg, fészekalj-méret, szárny és farok hosszúság, csőrméret, táplálkozásbiológia (fő táplálékforrás, táplálék sokfélesége), élőhely- és bioklimatikus változók létrehozására volt szükség, melyek számos elektronikus és nyomtatott forrásból származtak. Az adatokat az általánosított legkisebb négyzetek (PGLS) elv alapján felépített modellekben, valamint modellszelekciós eljárás során értékeltem (Pinheiro és mtsai. 2015, Bartón 2015). Ezt egészítették ki az ősi viselkedés rekonstruálásának becslése és korrelatív evolúciós elemzések (Pagel és mtsai. 2004, Pagel és Meade 2006, Drummond és Rambaut 2007, Revell 2012). A bioklimatikus változók a fajok elterjedési területéből vett mintapontok hőmérsékleti és csapadék jellemzőit tartalmazták, melyek számítógépes tanuláson alapuló teljes rendezetlenség (maxent) elemzésen estek át (Phillips és Dudík 2008).

## A rigófélék (Turdidae) 155 fajának filogenetikai törzsfája



### 3. Eredmények

- (A1) A vizsgált 179 ragadozó madárfaj (Accipitriformes) közös őse több, mint 60 millió évvel ezelőtt jelenhetett meg. Ezt követően vált el a kígyászkeselyű, majd a halászsas a többi fajtól (57-37 millió éve). Két további korai elválás következtében (50-20 millió éve) az Elaninae alcsalád, valamint a Gypaetinae/Perninae rokonsági kör különült el a többi alcsaládtól (filogenetikai ábra az angol szövegben).
- (A2) A ragadozó fajok közös őse valószínűsíthetően afrikai eredetű, de bármely alcsaládot vesszük figyelembe, minden esetben valamely déli féltekét alkotó terület adódik ősi elterjedési területnek.
- (A3) A vonulás több különböző leszármazási vonalon, függetlenül jelenhetett meg a ragadozók körében. A teljes vonulás (a faj/populációk összessége vonuló), illetve a részleges vonulás (bizonyos populációk, vagy egyes földrajzi egységek tekintetében figyelhető meg vonulás) egyaránt a nem vonuló állapotból származtatható, átmenet nélkül. Következésképpen, a viselkedésbeli változás párhuzamosan mehetett végbe a fajok mérsékelt égöv irányába történő terjeszkedésével.
- (A4) A bioklimatikus elemzések kimutatták, hogy mind a vonuló, mind pedig a nem vonuló fajok esetében valamely hőmérséklettel összefüggő változó az, amely meghatározza az elterjedési terület megfelelőségét. Ezen változók alapján is jól megkülönböztethetők a földrajzi értelemben elkülönített vonulási rendszerek.
- (A5) A különböző életmenet-jellegek és ökológiai tényezők közül a táplálkozás változatossága, az élőhely és a fészekalj-méret mutatott jelentős összefüggést. A vonulási viselkedés megjelenése vont maga után a szélesebb táplálékforráshoz való alkalmazkodást, mely nyilván az élőhelyek változatosságában is megnyilvánul. Afrikában a nyílt élőhelyekhez, míg máshol főként az erdő borította területekhez kellett alkalmazkodniuk a vonuló fajoknak. Fontos eredmény, hogy mindhárom vonulási rendszerben kimutathatóan több tojást raknak a vonuló fajok a nem vonulókhoz képest.
- (T6) A rigófélék (Turdidae) filogenetikai rokonságával kapcsolatban, ebben a doktori értekezésben kerül először közlésre az a törzsfa, mely az utóbbi évtizedek során használt legátfogóbb fajkészleten alapszik. Az eredmények értelmében a *Turdus* nemzetség – legalábbis a jelenlegi nevezéktan alapján – polifiletikus, amennyiben azt az öt fajt is figyelembe vesszük, amelyek más ágakkal mutatnak rokonságot. A galléros rigót (*Zoothera monticola*) magában foglaló elágazás mono- illetve holofiletikus tekinthető, mivel a közös őst és annak leszármazottait is

tartalmazza. Minthogy a *Zoothera monticola* a nemzetség típusfaja, ezért ez a filogenetikai ág kell, hogy alkossa a *Zoothera* nemzetséget, melynek testvércsoportja az amerikai fülemülerigókat (*Catharus*) is magában foglaló ág. A másik, szintén monofiletikus egység, a *Turdus* testvércsoportja. Az ide tartozó fajokat egységesen, a *Geokichla* nemzetségbe szükséges sorolni, mert egyértelműen elkülönülnek az előbb említett *Zoothera* ágtól.

- (T7) A 72 *Turdus* faj eredete egyértelműen trópusi. Valószínűleg Délkelet-Ázsia és/vagy Afrika lehetett a közös ős elterjedési területe. A csoport szétterjedése során, viszonylag hamar elérte Dél-Amerikát (15-10 millió éve), melyet többszöri transz-atlantikus áttelepülés követett.
- (T8) Alapvető különbség, a ragadozókkal szemben, hogy a vonulási viselkedés lehetett az ősi állapot, melyet a szétterjedés során mutatózó és a mai, vonuló fajok többségénél megfigyelhető költési elterjedés kelet-nyugati lefutása is alátámaszt. A vonulás megjelenése szoros összefüggést mutat a rigók kelet-nyugati mozgékonyásával.
- (T9) Ebben a csoportban is kimutatható a táplálkozás-biológia és fészkalj-méret vonuló fajoknál mutatott eltérése. A vonulási viselkedés a táplálékforrásban történő váltás képességével nagyban összefügg. Ez magyarázata lehet annak a megfigyelésnek is, hogy számos énekes madár költési és telelési időszakban eltérő táplálékot fogyaszt. Hasonlóan a ragadozókhöz, a vonuló rigófajok esetében is, megnövekedett fészkalj-méret jellemző a nem vonuló fajokhoz viszonyítva.
- (T10) Végezetül, eddig még bioklimatikus elemzéseket nem közöltek rigókra, mely eredmények alapján fontos természetvédelmi kérdésekben nyílnak újabb lehetőségek. Az elterjedési területek megfelelősége azt mutatja, hogy egyes peremterületek kevésbé alkalmasak a fajok számára, ami előrejelezhető a közeljövőben bekövetkező, lehetséges elterjedési és populációs változásokat.

#### 4. Szintézis

Eredményeim alapján szélesebb taxonómiai körben is fontos következtetéseket lehet levonni. Annak ellenére, hogy a ragadozó madarak és a rigók két, eltérő csoport, mégis sikerült mindkét modellrendszerben hasonló mintázatot találni.

Először is, eredményeim megerősítik a szárazföldi madarak trópusi eredetét. A korábbi elképzelésekkel (Claramunt és Cracraft 2015) ellentétben azonban, mind a ragadozóknál, mind pedig a rigóknál Délkelet-Ázsia és Afrika bizonyult fontos fajképződési gócterületnek (Ericson és mtsai. 2003,

Ericson 2012). Az itt bemutatott két csoport alapján Dél-Amerika inkább egy nagyon korai célterületnek, mintsem a szétterjedés forrásának tekinthető. Sokfajos elemzések segíthetnek a kérdés további tisztázásában.

Másodszor, az újonnan megjelenő füves élőhelyek, valamint az erdős területek arányának változása a késő-Miocén lehűlés és szárazodás következtében, alapvetően beindíthatta a madárcsoportok szétterjedését, felgyorsítva ezzel a fajképződést (Jetz és mtsai. 2012). Mindazonáltal viselkedésbeli változásokat is előidézhettek, melyek a vonulás kialakulását segítették.

Harmadszor, a jelenkori viszonyok bioklimatikus modellezése lehetővé tette, hogy azonosítsuk a fajok számára megfelelő területeket. Habár a legtöbb faj érzékeny valamely hőmérsékleti változóval szemben, a földrajzilag elkülöníthető vonulási rendszerekben is különbségek mutatkoznak. Ez részint a nagyobb ökológiai akadályok meglétének vagy hiányának is köszönhető. Minden esetre, a modellek alkalmazhatónak bizonyulnak olyan előrejelzések elkészítésére, melyek természetvédelmi szempontból jelentősek lehetnek, előre vetítve a fajok elterjedésében és populációs mintázataiban történő lehetséges változásokat (Møller és mtsai. 2010, Zurell és mtsai. 2018).

Negyedszer, a vonulás kialakulása más-más csoportokban eltérő lehet. A ragadozók esetében ez a viselkedési forma nem vonuló ősből leszármazott vonalakon, többször, egymástól függetlenül jelent meg. Ebben a csoportban, sok esetben inkább fakultatív jellege van a viselkedésnek, melyet a nagyszámú, kóborló egyed megfigyelése is alátámaszt (Ferguson-Lees és Christie 2001). Ezzel ellentétben, a rigók esetében sokkal mélyebben gyökerezik a vonulás, és egyfajta filogenetikai örökségnek tekinthető, összefüggésben a rendszeres kelet-nyugati mozgásokkal.

Ötödször, az egyik legfontosabb, vonulással összefüggő tényező a fajok táplálkozása (Boyle és mtsai. 2011, Rainio és mtsai. 2012, Terraube és mtsai. 2014). Az eredményekből kitűnik, hogy a vonulás kialakulhat akkor is, ha egy faj több, különböző táplálékforrást képes hasznosítani, de akkor is, ha képes a táplálékforrások közötti, rugalmas váltásra.

Végezetül, a vonulás során elszenvedett veszteségek és a madarak szaporodási sikere között csereviszony áll fenn. Több esetben kimutatható megnövekedett fészekalj-méret vonuló fajoknál (Alerstam és mtsai. 2003, Jahn és Cueto 2012, Barve és Mason 2015, Boyce és Martin 2017). Ez a mintázat megerősíti az előbb említett csereviszony jelentőségét. További madárcsoportokon végzett vizsgálatok segíthetnek annak feltárásában, hogy ez a csereviszony többször, származástól (filogenetikailag) függetlenül jelenik meg a madárvilágban, ahogy ilyen irányba mutató bizonyítékokat sikerült dolgozatomban is feltárni, mind a ragadozó madaraknál, mind pedig a rigóknál.

## **Köszönetnyilvánítás**

Hálás vagyok témavezetőmnek, Varga Zoltánnak, társszerzőmnek, Végvári Zsoltnak, akik a kutatómunkában és a tanulmányok megírásában hasznos tanácsokkal láttak el. Köszönettel tartozom Tökölyi Jácintnak, aki a kutatómunka és különösképpen az R programozás alapjait ismertette meg velem. Továbbá, köszönettel tartozom Mark C. Mainwaring-nak, aki az értekezés alapját képező közlemények angol nyelvi lektorálásában nyújtott nélkülözhetetlen segítséget. Kutatásaim 2014. évben a Campus Hungary Ösztöndíj-programja (B2/1R/12754), 2016. évben az Emberi Erőforrások Minisztériuma (EMMI) szervezeti egysége, az Emberi Erőforrás Támogatáskezelő (EMET) pályázata (NTP-EFÖ-P-15-A-0495), és 2018. évben Varga Zoltán OTKA pályázata (K116694) támogatta.

## References / Irodalomjegyzék

- Alerstam, T., Hedenström, A., and Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103, 247–260.
- do Amaral, F. R., Sheldon, F. H., Gamauf, A., Haring, E., Riesing, M., Silveira, L. F., and Wajntal, A. (2009). Patterns and processes of diversification in a widespread and ecologically diverse avian group, the buteonine hawks (Aves, Accipitridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 703–715.
- Barke, R., and Lamb, S. (2006). Late Cenozoic uplift of the Eastern Cordillera, Bolivian Andes. *Earth and Planetary Science Letters*, 249, 350–367.
- Bartoń, K. (2015). MuMIn: multi-model inference. R package version 1.13.4. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn/>.
- Barve, S., and Mason, N. A. (2015). Interspecific competition affects evolutionary links between cavity nesting, migration and clutch size in Old World flycatchers (Muscicapidae). *Ibis*, 157, 299–311.
- Bell, C. P. (2005). The origin and development of bird migration: comments on Rappole and Jones, and an alternative evolutionary model. *Ardea*, 93, 115–123.
- Bonnefille, R. (2010). Cenozoic vegetation, climate changes and hominid evolution in tropical Africa. *Global and Planetary Change*, 72, 390–411.
- Boyce, A. J., and Martin, T. E. (2017). Contrasting latitudinal patterns of life-history divergence in two genera of new world thrushes (Turdinae). *Journal of Avian Biology*, 48, 581–590.
- Boyle, W. A., Conway, C. J., and Bronstein, J. L. (2011). Why do some, but not all, tropical birds migrate? A comparative study of diet breadth and fruit preference. *Evolutionary Ecology*, 25, 219–236.
- Bruderer, B., and Salewski, V. (2008). Evolution of bird migration in a biogeographical context. *Journal of Biogeography*, 35, 1951–1959.
- Brusatte, S. L., O'Connor, J. K., and Jarvis, E. D. (2015). The origin and diversification of birds. *Current Biology*, 25, 888–898.
- Castresana, J. (2000). Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution*, 17, 540–552.
- Cawood, P. A., Kröner, A., Collins, W. J., Kusky, T. M., Mooney, W. D., and Windley, B. F. (2009). Accretionary orogens through Earth history. *The Geological Society, London, Special Publications*, 318, 1–36.

- Claramunt, S., and Cracraft, J. (2015).** A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Science Advances*, 1, e1501005.
- Condie, K. C. (1997).** Plate tectonics and crustal evolution. Butterworth-Heinemann, Oxford.
- Drummond, A. J., and Rambaut, A. (2007).** BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 214.
- Ericson, P. G. P., Irestedt, M., and Johansson, U. S. (2003).** Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds. *Journal of Avian Biology*, 34, 3–15.
- Ericson, P. G. P. (2012).** Evolution of terrestrial birds in three continents: biogeography and parallel radiations. *Journal of Biogeography*, 39, 813–824.
- Ferguson-Lees, J., and Christie, D. A. (2001).** Raptors of the world. Houghton Mifflin Company, Boston.
- Griffiths, C. S., Barrowclough, G. F., Groth, J. G., and Mertz, L. A. (2007).** Phylogeny, diversity, and classification of the Accipitridae based on DNA sequences of the RAG-1 exon. *Journal of Avian Biology*, 38, 587–602.
- Hernández Fernández, M., and Vrba, E. S. (2006).** Plio-Pleistocene climatic change in the Turkana Basin (East Africa): Evidence from large mammal faunas. *Journal of Human Evolution*, 50, 595–626.
- del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A., and de Juana, E. (2016).** Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. URL: <http://www.hbw.com/>.
- Jahn, A. E., and Cueto, V. R. (2012).** The potential for comparative research across New World bird migration systems. *Journal of Ornithology*, 153, 199–205.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., and Mooers, A. O. (2012).** The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491, 444–448.
- Katoh, K., Kuma, K. I., Toh, H., and Miyata, T. (2005).** MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment. *Nucleic Acids Research*, 33, 511–518.
- Ksepka, D. T., and Phillips, M. J. (2015).** Avian diversification patterns across the K-Pg boundary: Influence of calibrations, datasets, and model misspecification. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 100, 300–328.

- Landis, M. J., Matzke, N. J., Moore, B. R., and Huelsenbeck, J. P. (2013).** Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic biology*, 62, 789–804.
- Louchart, A. (2008).** Emergence of long distance bird migrations: a new model integrating global climate changes. *Naturwissenschaften*, 95, 1109–1119.
- Matzke, N. J. (2013).** Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *University of California, Berkeley*.
- Møller, A. P., Fiedler, W., and Berthold, P. (2010).** Effects of climate change on birds. *Oxford University Press, New York*.
- Newton, I. (2008).** The migration ecology of birds. *Academic Press, London*.
- Nylander, J. A. A., Olsson, U., Alström, P., and Sanmartin, I. (2008).** Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: A Bayesian approach to dispersal-vicariance analysis of the thrushes (Aves: Turdus). *Systematic Biology*, 57, 257–268.
- Outlaw, D. C., Voelker, G., Mila, B., and Girman, D. J. (2003).** Evolution of long-distance migration in and historical biogeography of *Catharus* thrushes: a molecular phylogenetic approach. *The Auk*, 120, 299–310.
- Pagel, M., Meade, A., and Barker, D. (2004).** Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic biology*, 53, 673–684.
- Pagel, M., and Meade, A. (2006).** Bayesian analysis of correlated evolution of discrete characters by reversible-jump Markov chain Monte Carlo. *The American Naturalist*, 167, 808–825.
- Phillips, S. J., and Dudík, M. (2008).** Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and R Development Core Team. (2015).** nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–121. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme/>.
- Rainio, M. J., Kanerva, M., Wahlberg, N., Nikinmaa, M., and Eeva, T. (2012).** Variation of basal EROD activities in ten passerine bird species—relationships with diet and migration status. *PLoS One*, 7, e33926.
- Rappole, J. H., and Jones, P. (2002).** Evolution of old and new world migration systems. *Ardea*, 90, 525–537.
- R Development Core Team (2017).** R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. URL: <http://www.R-project.org/>.

- Ree, R. H., and Smith, S. A. (2008).** Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic biology*, 57, 4–14.
- Revell, L. J. (2012).** phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223.
- Ronquist, F. (1997).** Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46, 195–203.
- Stamatakis, A. (2006).** RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22, 2688–2690.
- Terraube, J., Guixé, D., and Arroyo, B. (2014).** Diet composition and foraging success in generalist predators: Are specialist individuals better foragers? *Basic and Applied Ecology*, 15, 616–624.
- Voelker, G., and Outlaw, R. K. (2008).** Establishing a perimeter position: speciation around the Indian Ocean Basin. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 1779–1788.
- Voelker, G., Rohwer, S., Outlaw, D. C., and Bowie, R. C. K. (2009).** Repeated trans-Atlantic dispersal catalysed a global songbird radiation. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 41–49.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, S., Thomas, E., and Billups, K. (2001).** Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292, 686–693.
- Zurell, D., Gallien, L., Graham, C. H., and Zimmermann, N. E. (2018).** Do long-distance migratory birds track their niche through seasons? *Journal of Biogeography*, jbi13351.

## **Publications in peer-reviewed journals related to the thesis**

### **Az értekezés alapját képező referált közlemények**

- Nagy, J. and Tökölyi, J. (2014).** Phylogeny, historical biogeography and the evolution of migration in accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes). *Ornis Hungarica*, 22, 15–35.
- Nagy, J., Végvári, Zs., and Varga, Z. (2017).** Life history traits, bio-climate and migratory systems of accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes). *Biological Journal of the Linnean Society*, 121, 63–71.
- Nagy, J., Végvári, Zs., and Varga, Z. (2019).** Phylogeny, migration and life history: filling the gaps in the origin and biogeography of the *Turdus* thrushes. *Journal of Ornithology*, 160, 529–543.



Registry number:  
Subject:

DEENK/190/2019.PL  
PhD Publikációs Lista

Candidate: Jenő Nagy

Neptun ID: B17M3Q

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

MTMT ID: 10053395

### List of publications related to the dissertation

#### Foreign language scientific articles in Hungarian journals (1)

1. **Nagy, J.**, Tökölyi, J.: Phylogeny, historical biogeography and the evolution of migration in accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes).  
*Ornis Hung.* 22 (1), 15-35, 2014. ISSN: 1215-1610.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2014-0008>

#### Foreign language scientific articles in international journals (2)

2. **Nagy, J.**, Végvári, Z., Varga, Z.: Phylogeny, migration and life history: filling the gaps in the origin and biogeography of the *Turdus* thrushes.  
*J Ornithol.* 160, 1-15, 2019. ISSN: 0021-8375.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-019-01632-3>  
IF: 1.954 (2017)
3. **Nagy, J.**, Végvári, Z., Varga, Z.: Life history traits, bio-climate and migratory systems of accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes).  
*Biol. J. Linnean Soc.* 121 (1), 63-71, 2017. ISSN: 0024-4066.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/biolinnean/blw021>  
IF: 2.532

### List of other publications

#### Hungarian scientific articles in Hungarian journals (11)

4. **Nagy, J.**: A madárfészkek sokfélesége és evolúciója.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK). "Közlésre elfogadva"* 7, 1-7, 2019.  
ISSN: 2063-6059.
5. **Nagy, J.**: A magyar madártan 150 éve III.: újabb 75 év.  
*Termész. világa.* 150 (5), 202-206, 2019. ISSN: 0040-3717





6. **Nagy, J.:** A magyar madártan 150 éve II. Karakterek az első 75 évből.  
*Termész. világa.* 150 (3), 125-131, 2019. ISSN: 0040-3717.
7. **Nagy, J.:** A magyar madártan 150 éve - Kezdetek: Őskortól a hőskorig.  
*Termész. világa.* 150 (1), 10-14, 2019. ISSN: 0040-3717.
8. **Nagy, J.:** Kultúra, hitvilág, mitológia: titokzatos madarak.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 6, 130-142, 2018. ISSN: 2063-6059.
9. **Nagy, J.:** A rendezetlenség elvének felhasználása ragadozó madarak vonulási rendszereinek vizsgálatában.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 5, 177-187, 2017. ISSN: 2063-6059.
10. **Nagy, J.:** A rigófélék (Turdidae) tágabb értelemben vett rokonsági viszonyai, biogeográfiája 2.  
Honnan származhatnak a rigók?  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 4, 169-177, 2016. ISSN: 2063-6059.
11. **Nagy, J.:** A rigófélék (Turdidae) tágabb értelemben vett rokonsági viszonyai, biogeográfiája és a Magyarországon előforduló fajok vonulási mintázatai.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 3, 127-137, 2015. ISSN: 2063-6059.
12. **Nagy, J.:** Madárösök a Kárpát-medencében.  
*Termész. világa.* 146 (9), 402-404, 2015. ISSN: 0040-3717.
13. **Nagy, J.:** Rövid segítség egyetemi hallgatóknak evolúcióbiológiai témájú kutatásaik elkezdéséhez II. Statisztikai elemzések, elterjedési terület rekonstrukció és egyéb problémák.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 2, 157-165, 2013. ISSN: 2063-6059.
14. **Nagy, J.:** Rövid segítség egyetemi hallgatóknak evolúcióbiológiai témájú kutatásaik elkezdéséhez: Néhány módszer rövid áttekintése egy korábbi vizsgálatunk alapján.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 1, 163-168, 2012. ISSN: 2063-6059.

Foreign language scientific articles in Hungarian journals (1)

15. **Nagy, J.:** Phylogeny and evolution of the European Goldfinch (*Carduelis carduelis*) and its allies - a review of the "bird of the year".  
*Ornis Hung.* 25 (2), 1-10, 2017. ISSN: 1215-1610.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2017-0011>

**Total IF of journals (all publications): 4,486**

**Total IF of journals (publications related to the dissertation): 4,486**

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

16 May, 2019





Nyilvántartási szám: DEENK/190/2019.PL  
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Nagy Jenő  
Neptun kód: B17M3Q  
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola  
MTMT azonosító: 10053395

## **A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények**

### Ideggen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

1. **Nagy, J.**, Tökölyi, J.: Phylogeny, historical biogeography and the evolution of migration in accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes).  
*Ornis Hung.* 22 (1), 15-35, 2014. ISSN: 1215-1610.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2014-0008>

### Ideggen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (2)

2. **Nagy, J.**, Végvári, Z., Varga, Z.: Phylogeny, migration and life history: filling the gaps in the origin and biogeography of the Turdus thrushes.  
*J Ornithol.* 160, 1-15, 2019. ISSN: 0021-8375.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-019-01632-3>  
IF: 1.954 (2017)
3. **Nagy, J.**, Végvári, Z., Varga, Z.: Life history traits, bio-climate and migratory systems of accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes).  
*Biol. J. Linnean Soc.* 121 (1), 63-71, 2017. ISSN: 0024-4066.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/biolinnean/blw021>  
IF: 2.532

## **További közlemények**

### Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (11)

4. **Nagy, J.:** A madárfészkek sokfélesége és evolúciója.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK). "Közlésre elfogadva"* 7, 1-7, 2019.  
ISSN: 2063-6059.
5. **Nagy, J.:** A magyar madártan 150 éve III.: újabb 75 év.  
*Termész. világa.* 150 (5), 202-206, 2019. ISSN: 0040-3717





6. **Nagy, J.:** A magyar madártan 150 éve II. Karakterek az első 75 évből.  
*Termész. világa.* 150 (3), 125-131, 2019. ISSN: 0040-3717.
7. **Nagy, J.:** A magyar madártan 150 éve - Kezdetek: Őskortól a hűskorig.  
*Termész. világa.* 150 (1), 10-14, 2019. ISSN: 0040-3717
8. **Nagy, J.:** Kultúra, hitvilág, mitológia: titokzatos madarak.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 6, 130-142, 2018. ISSN: 2063-6059.
9. **Nagy, J.:** A rendezetlenség elvének felhasználása ragadozó madarak vonulási rendszereinek vizsgálatában.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 5, 177-187, 2017. ISSN: 2063-6059.
10. **Nagy, J.:** A rigófélék (Turdidae) tágabb értelemben vett rokonsági viszonyai, biogeográfiája 2. Honnan származhatnak a rigók?  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 4, 169-177, 2016. ISSN: 2063-6059.
11. **Nagy, J.:** A rigófélék (Turdidae) tágabb értelemben vett rokonsági viszonyai, biogeográfiája és a Magyarországon előforduló fajok vonulási mintázatai.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 3, 127-137, 2015. ISSN: 2063-6059.
12. **Nagy, J.:** Madárösök a Kárpát-medencében.  
*Termész. világa.* 146 (9), 402-404, 2015. ISSN: 0040-3717.
13. **Nagy, J.:** Rövid segítség egyetemi hallgatóknak evolúcióbiológiai témájú kutatásaik elkezdéséhez II. Statisztikai elemzések, elterjedési terület rekonstrukció és egyéb problémák.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 2, 157-165, 2013. ISSN: 2063-6059.
14. **Nagy, J.:** Rövid segítség egyetemi hallgatóknak evolúcióbiológiai témájú kutatásaik elkezdéséhez: Néhány módszer rövid áttekintése egy korábbi vizsgálatunk alapján.  
*Szakkoll. tanulm. (Hatvani István Szakkoll. DE TEK).* 1, 163-168, 2012. ISSN: 2063-6059.

Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

15. **Nagy, J.:** Phylogeny and evolution of the European Goldfinch (*Carduelis carduelis*) and its allies - a review of the "bird of the year".  
*Ornis Hung.* 25 (2), 1-10, 2017. ISSN: 1215-1610.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1515/orhu-2017-0011>

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 4,486**

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre): 4,486**

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

Debrecen, 2019.05.16.

