



A gyöngybagoly (*Tyto alba* Scop. 1769)  
mikroevolúciója Európában

Mátics Róbert

Debreceni Egyetem  
Debrecen, 2003

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem TTK Biológiai Doktori Iskola Biodiverzitás programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem TTK doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.  
Debrecen, 2003-12-08

Mátics Róbert

Tanúsítom, hogy Mátics Róbert doktorjelölt 2002- 2004 között a fent megnevezett Doktori Iskola Biodiverzitás programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.  
Debrecen, 2003-12-08

Dr Pecsénye Katalin

Tanúsítom, hogy Mátics Róbert doktorjelölt 2002- 2004 között a fent megnevezett Doktori Iskola Biodiverzitás programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.  
Debrecen, 2003-12-08

Dr Hoffmann Gyula

## Tartalomjegyzék

|   |    |
|---|----|
| Összefoglalás.....  | 1  |
| 1. A baglyok ( <i>Strigiformes</i> ) evolúciója.....  | 6  |
| 1.1 A baglyok rendszerezésének története.....   | 9  |
| 1.2 Fosszilis adatok.....   | 14 |
| 1.3 A <i>Tytonidae</i> és <i>Strigidae</i> anatómiai és fiziológiai különbségei.....  | 18 |
| 1.4 A <i>Strigiformes</i> aktuális rendszere.....   | 20 |
| 1.5 Kísérleti megközelítés – a gyöngybagoly, mint viselkedésökológiai kutatások tárgya.....                                   | 25 |
| 1.5.1 Roulin és társai.....   | 25 |
| 1.5.2 Saját eredmények.....   | 31 |
| 2. A gyöngybagoly <i>Tyto alba alba</i> és <i>Tyto alba guttata</i> alfajainak tranzíciós zónája és párosodási rendszere..... | 34 |
| 2.1 Bevezetés.....  | 34 |
| 2.2 Anyag és módszer.....   | 37 |
| 2.3 Eredmények.....   | 39 |
| 2.4 Diskusszió.....   | 41 |

|  |       |
|--|-------|
| 3. A magyarországi gyöngybaglyok ( <i>Tyto alba</i> ) szétterjedési irányai:<br>génáramlás és barrierék.....                                 | 45    |
| 3.1 Bevezetés.....   | 45    |
| 3.2 Anyag és módszer.....  | 46    |
| 3.3 Eredmények.....  | 49    |
| 3.4 Diskusszió.....  | 54    |
| 4. A genetikai (RAPD) variabilitás megoszlása ivarok és populációk<br>között a gyöngybagoly <i>Tyto alba</i> két európai populációjában..... | 61    |
| 4.1 Bevezetés.....   | 61    |
| 4.2 Anyag és módszer.....  | 64    |
| 4.3 Eredmények.....  | 67    |
| 4.4 Diskusszió.....  | 69    |
| Idézett irodalom.....  | 73    |
| Közlemények.....   | 87    |
| Summary (Angol nyelvű összefoglaló).....   | 90    |
| Appendices.....  | I-XII |

Értekezésemet családomnak ajánlom szeretettel

## Köszönetnyilvánítás

DR. HOFFMANN GYULÁNAK - úgy is, mint külső témavezetőmnek –  
immár olyan sokkal tartozom, hogy az itt rendelkezésre álló hely kevés  
ahhoz, hogy mindent megköszönjek.

Belső témavezetőmnek, DR. PECSENYE KATALINNAK értékes  
tanácsaiért tartozom köszönettel.

PROF. DR. VARGA ZOLTÁN igen sokirányú segítséget nyújtott a  
cikkekhez fűzött kommentároktól a doktori folyamat adminisztrálásáig.

DR. PUTNOKY PÉTER tanszékvezetőmnek a laboratóriumi útmutatást,

DR. ANDREAS HELBIGNEK, DR. PURGER JENŐNEK, DR. DAVE  
RICHARDSONNAK és DR. ALEXANDRE ROULINNAK a kézirat  
különböző részeihez fűzött kommentárjaikat,

a MMTE Gyűrűző Központjának és különösen HALMOS GERGŐNEK az  
adatokhoz való hozzáférést,

BÜKI JÓZSEFNEK, DR. KALOTÁS ZSOLTNÁK, POLOVITZER  
PÉTERNEK, SIKE TAMÁSNAK, DR. JOSÉ L. TELLANAK és  
SIMONE TENANNAK a különböző kiegészítő adatokat,

DR HORVÁTH GYŐZŐNEK valamint a GYÖNGYBAGOLYVÉDELMI  
ALAPÍTVÁNY és a MAGYAR TERMÉSZETKUTATÓ EGYESÜLET  
önkénteseinek a terepi munkákban nyújtott segítségüket,

ILONCZAI TAMARÁNAK, OPPER BALÁZSNAK és VARGA  
SÁNDORNAK a laboratóriumban és az adatfeldolgozásban nyújtott  
segítségüket köszönöm.

Mottó:

„Omnia, quae homines in vita expetunt, cuiuscunque tandem generis illa sint, nulla re certius aut facilius, quam eruditione ac litteris acquiri, conservari, amplificari queunt.”

(„Bármiféle is mindaz, amire az emberek életükben vágynak, semmilyen módon nem nyerhető el, őrizhető meg és gyarapítható biztosabban és könnyebben, mint a tudomány és az irodalom útján.”)

Muretus, 1750

valamint

„Quod scripsi, scripsi.”

(„Amit írtam, megírtam.”)

János evangéliuma 19, 22

## Összefoglalás

A baglyok (Strigiformes) a paleocénben (65-60 millió évvel ezelőtt; továbbiakban MÉE) jelennek meg az élet színpadán. Adaptív radiációjuk az eocénben vagy kissé korábban történik (60-55 MÉE). A gyöngybaglyok (Tytonidae) a recens baglyok legősibb evolúciós ágát képviselik. A tytonid baglyok legősibb fosszilis képviselője a *Nocturnavis incerta* a késői eocénból (34-40 MÉE). Az oligocén és a korai miocén során (35-20 MÉE) a gyöngybaglyok igen diverzek voltak, majd a korai miocén vége felé szinte eltűnnek (20-15 MÉE). Mivel a strigid baglyok először szintén az alsó miocénből kerültek elő (mind Észak-Amerikában, mind Európában), nagy a valószínűsége, hogy a valódi baglyok ebben a korban kezdték el kiszorítani a tytonidákat (23-15 MÉE). Ennek legvalószínűbb oka a kisemlősök diverzifikációja a korai-középső terciér során, mely előremozdította a baglyok újabb adaptív radiációját. Az alsó miocénben a strigid baglyok igen erősen diverzifikálódtak. A középső miocéntől kezdve azonban a tytonidák visszatérnek a modern *Tyto* genussal (kb. 15 MÉE) és inentől kezdve Európában már csak ez a genus ismert. A negyedidőszakban (korai pleisztocén) megjelenik a dolgozat tárgya, a *Tyto alba*, (kb 1,6 MÉE). Mára a tytonidáknak mindössze két genusa maradt fenn: a *Tyto* és a *Phodilus*, mely utóbbit csak a *Ph. badius* képvisel. Ennek neoendemikus diszjunkt elterjedése és morfológiai jellemzői arra utalnak, hogy közelebb áll a paleogén baglyokhoz, mint a *Tyto*.

Mivel a gyöngybagolynak a nyugati Palearktiszbán leírt 7 alfaja közül 3 szigeti endemizmus, egy bizonytalan státuszú (ráadásul Európán kívül él), egy

további pedig csak korlátozott területen fordul elő, az európai area nagy részét lefedő *T. a. alba* és *T. a. guttata* alfajokat vizsgáltam. A jelenleg elfogadott hipotézis szerint ezek az utolsó glaciális során alakultak ki. Jelenkori elterjedésük a refúgiumterületekről történő posztglaciális visszaterjedésükkel magyarázható: a *T. a. alba* a Brit szigeteket Nyugat-Európán keresztül érte el egy délnyugat-európai refúgiumból, míg a *T. a. guttata* az Alpok északi oldala mentén terjeszkedett a La Manche csatornáig a délkelet-európai refúgiumból. Az irodalmi adatok azt mutatták, hogy egy viszonylag keskeny sávban hibridizál egymással a két fenotípus.

Tekintve, hogy terepi tapasztalataim ennek ellentmondani látszottak, először a tranzíciós zóna elhelyezkedését próbáltam feltárni. Ezt követően megvizsgáltam, hogy abban a fenotípusok közötti párosodás milyen szisztémát követ. A mozgási irányok és barrierek leírásával a génáramlás irányairól nyertem információkat, míg a genetikai adatok felhasználásával kvantifikáltam is ezeket. Ehhez egy, a tranzíciós zóna közepén (Svájc) és egy, annak keleti szélén (Magyarország) elhelyezkedő mintát dolgoztam fel RAPD módszerrel. A populációk genetikai szubstruktúráltága, differenciáltsága között különbségek várhatók amiatt, hogy a két területen az utolsó eljegesedést követően nem egyenlő arányban keveredett a korábban elkülönült két alfaj. A szétterjedési távolságok ivari különbözősége ugyanakkor mind az egyes populációkon belüli, mind a populációk közötti differenciálódásra hatással van. Dolgozatom a párzási struktúrát valamint az utolsó glaciális óta eltelt idő, a barrierek és az eltérő szétterjedési stratégiák genetikai következményeit vizsgálja és megpróbálja körülírni a faj mikroevolúciójában szerepet játszó ágenseket.

A dolgozat legfontosabb eredményei:

## 1. Tranzíciós zóna és párzási szisztéma

- 1.1 Egyes – nem vizsgált – területektől eltekintve a teljes európai area a tranzíciós zóna részévé vált.
- 1.2 A zóna keleti oldalán a *guttata* fenotípus több, mint 84%-os arányban van jelen. A viszonylag rövid vizsgálati periódus (3 év) alatt ez az arány stabilnak mutatkozott ( $\chi^2=1,595$ ,  $df=4$ ,  $p>0,7$ ).
- 1.3 A tollazat színét tekintve nem találtam szexuális dimorfizmust ( $\chi^2 = 1.4$ ,  $df=2$ ,  $p=0.50$ ).
- 1.4 A fenotípusok párosodása véletlenszerű (a párok hím és tojó tagjainak átlagos színezete nem korrelál; Spearman korreláció:  $r_s=0.06$ ,  $n=64$ ,  $p>0.50$ ).

## 2. Génáramlás és barrierék

- 2.1 Minden külföldön gyűrzött gyöngybagoly, melyet Magyarországon fogtak vissza, É-ÉNy-Ny-i irányból, azaz a tranzíciós zóna felől érkezett ( $n=29$ ,  $\chi^2=39,14$ ,  $p<0,001$ ).
- 2.2 A Magyarországról történő kivándorlásnak ezzel szemben nincs preferált iránya ( $n=198$ ,  $\chi^2 = 5,92$ , NS).
- 2.3 A vándorlási irányok nem ivarfüggők ( $n_1=43$ ,  $n_2=16$ ,  $\chi^2=7,35$ , NS).

2.4 Magyarországon a korai vagy kései kirepülés nem befolyásolja a mozgások irányát ( $n_1=157$ ,  $n_2=61$ ,  $\chi^2=4,93$ , NS).

2.5 Az európai populációk között génáramlás történik (immigránsok biztosan költenek, genetikai adatok is támogatják az eredményt).

2.6 Magyarországról magasabb a kivándorlás, mint az ide irányuló bevándorlás (azaz „source”-jellegű a populáció;  $n_1=124\ 001$ ,  $n_2=9061$ , Fisher's  $p<10^{-8}$ ).

### 3. A populációk genetikai struktúrája

3.1 Populáción belül a tojók genetikai differenciálódása nagyobb a hímekénél.

3.2 Populációk között a hímek genetikai differenciálódása nagyobb a tojókénál.

3.3 A svájci populációban (a tranzíciós zóna közepén) a területi alapú genetikai differenciálódás nagyobb, mint a magyarban (a tranzíciós zóna keleti szélén).

3.4 A svájci populációban (a tranzíciós zóna közepén) a szexuális differenciálódás szintén nagyobb, mint a magyarban (a tranzíciós zóna keleti szélén).

3.5 A két populáció között az egy generációra eső migránsok száma körülbelül 1. A két ivart külön tekintve hímeknél 0,525, míg tojóknál kb. 1 (nem additív mennyiségek!) . A génáramlás alacsony szintű.

3.6 A faj RAPD-vel detektálható szexuális differenciálódása 7,04% és 14,24% közötti.

3.7 A faj populációinak szubstrukturáltsága más fajokkal összevetve igen jelentős.

3.8 A gyakori palacknyak-hatásoknak köszönhetően a drift jelentős szerepet játszik a faj mikroevolúciójában, mely a génáramlás mértékében is jól követhető.

Az eredmények azt mutatják, hogy a glaciális során differenciálódott két alfaj nem különült el olyan mértékben, hogy a jég visszahúzódását követően közöttük reproduktív izoláció lépett volna fel. Az utolsó mintegy 10.000 évben az alfaji jellegre párosodási preferenciát nem mutató példányok oly mértékben keveredtek egymással, hogy napjainkban az egész európai elterjedési területen megtalálható mindkét fenotípus és azok minden átmenete is. Ugyanakkor a keveredés még nem érte el azt a szintet, hogy – akár fenotípusosan is – ne volna kimutatható a klin. Ez több tényezőnek tudható be, melyek közül a génáramlás mértékének alacsony volta a legfontosabb. Utóbbi magyarázható a barrierekkel, a monogám párzási rendszerrel és a faj rezidens jellegével. A nem túl jelentékeny génáramlás mintegy magával hozza az erős populációs szubstrukturáltságot. A zóna közepe felé irányuló génáramlás jelentékenyebbnek mutatkozik, mint az ellenkező irányú, ami nem meglepő, ha azt feltételezzük, hogy az elterjedési terület szélén a habitatok minősége rosszabb, mint a középső részekben. Ugyanakkor az ivarok eltérő szétterjedési stratégiái a zóna közepén – a területi mellett - erősebb ivari differenciálódást is létrehozhatnak, ami genetikai szempontból előnyösebb lehet, mert növeli a heterozigóciát. A faj mikroevolúciójában jelentős szerep jut a driftnek. Ez abból következik, hogy alapvetően meleg klímához adaptálódott és az európai elterjedési területen a populációk gyakran mennek át palacknyak-hatáson.

## 1. A baglyok (*Strigiformes*) evolúciója

A mikroevolúció fogalma nem teljesen tisztázott. Általában fajon belüli, rövid távú és kis mértékű evolúciós változásokat értenek alatta (Futuyama 1998). Jelen dolgozat címében magam is ilyen értelemben használom. Ennek indoka, hogy egy fajjal foglalkozik a dolgozat, annak is csak az utolsó glaciális óta eltelt idő során végbement evolúciójával. Mielőtt azonban e részletekre rátérnék, egy általánosabb bevezetővel szeretnék szolgálni a baglyok evolúciójáról.

A baglyok főleg éjszakai vagy szürkületi aktivitású ragadozók, melyek jól körülhatárolható rendet alkotnak. Szemeik előre tekintenek, akár az ember esetében. A ragadozó életmódhoz történt adaptációnak köszönhetően csőrük horgas, karmaik hajlottak. Ökológiai szempontból a nappali ragadozók ellenpontjának tekinthetők, bár nincs köztük közeli rokonság. A hasonlóságokat az adaptáció miatt létrejött konvergencia okozza. A szűk értelemben vett baglyoknak (*Strigi*) két családja van, melyek mindegyike reprezentálva van a nyugati Palearktiszbán, így Magyarországon is (*Strigidae* és *Tytonidae*). Az ivarok többé-kevésbé egyformák. A fiókák fészeklakók. A tojó kotlik és gondozza a fiatalokat, amíg azok kellően fejletté nem válnak. Rokonságukat illetően több hipotézis felmerült, ezek két fő irányba mutatnak: legközelebbi rokonaik a *Caprimulgiformes* és/vagy a *Falconiformes*. Utóbbi ellen szól a fészeképítő tevékenység hiánya. A baglyoknak van vakbelük, de nincs begyük, ami a nappali ragadozók esetében éppen fordítva van. A DNS-alapú rendszerekben a lappantyúalkatúak (*Caprimulgiformes*) adódott legközelebbi rokon rendnek (erről bővebben a későbbi fejezetekben).

Szisztematikailag a papagájok (*Psittaciformes*) és a lappantyúk közé helyezik a rendet.

A dolgozat szűkebb témáját adó *Tyto* fajok az egész világon elterjedtek, kivéve Hawaii-t és Új-Zélandot. Ugyanakkor Új-Zélandon szubrecens *Tyto alba* csontok mellett észleltek kóborló példányokat is, Hawaii-ra pedig Californiából hurcolták be a fajt 1958-ban (Voous 1988). Eredeti elterjedési centrumuk valószínűleg az Ausztrálázsiai régió és a Wallacea, így különösen az meglepő, hogy Új-Zélandról hiányoznak.

Elterjedést tekintve nem hatolnak olyan magasra északi irányba, mint a hasonló méretű strigid baglyok, ugyanez igaz a tengerszint feletti magasságra is. Mindössze 5-8 napos éhezést követően már elpusztulnak, mert zsírtartalékaik csak a nettó testtömeg 5,3-6,6 %-át teszik ki, ellentétben a strigid baglyokkal, ahol ez 9 - 12,3% (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980). A táplálék hasznosításának hatékonysága szintén elmarad az előbbi összevetésben (75% a 76,5 ill. 80%-kal szemben, Ceska 1980). Mindezek nagy valószínűséggel annak következményei, hogy alapvetően trópusi-szubtrópusi fajok. Más régiókba történő szétterjedésük csak úgy válik lehetségessé, hogy a bőséges utód-utánpótlás és a random szétterjedés kiegyenlíti a táplálék szűkös volta és a nem kedvező időjárási viszonyok okozta veszteségeket. Klimatikus tényezőkkel magyarázható az is, hogy hiányoznak Szibériából, Kínából és az egész mérsékelt övi Ázsiából. Úgy tűnik, hogy más bagolyfajok nem voltak hatással a gyöngybagoly jelenlegi elterjedésének kialakulására (Voous 1988).

A gyöngybagoly rendkívül változatos faj. Geográfiai változatainak (alfajok) száma 35 (Cramp 1985) és 40 (Eck & Busse 1973) között változik. Legújában 18 alfajt biztosan, további 12-t valószínűsíthetően különállónak

tartanak (König et al. 1999). A fajon élősködő tolltetvek (*Strigophilus: Mallophaga*) két faja ismert, egyik az európai, afrikai és közép-keleti, a másik a dél-ázsiai, ausztráliai és amerikai populációkon él, ami arra utalhat, hogy korábban két csoportja különült el az alfajoknak (Clay 1966).

Mint azt a fülek aszimmetrikus elhelyezkedése is sugallja (a bal fül mintegy 15%-kal magasabban helyezkedik el a koponya teljes méretéhez képest), a gyöngybagoly igen magasan differenciált direkcionális hallással rendelkezik. Tökéletes sötétségben elejti a hangot adó prédát, ha az 5 kHz felett is „sugároz”. Az e feletti tartomány kiszűrésével már nem képes behatárolni a zsákmány hollétét (Payne 1962, 1971). A hangforrás irányát 2° pontossággal tudja megállapítani mind azimut (vízszintes), mind magasság tekintetében (Knudsen 1980). A hallás alapján történő behatárolás a 11 kHz feletti tartományban a legjobb, mely az emberi érzékelési küszöb (8 kHz) felett van.

Az ökológiai hierarchiában a gyöngybagoly a csúcsragadozókhöz áll a legközelebb. Az éjjeli ragadozók közül természetes „ellenségei” a *Bubo* fajok, mind az Ó- (*Bubo bubo*), mind az Újvilágban (*Bubo virginianus*). Egy az uhu táplálkozásával foglalkozó vizsgálat szerint (Mikkola 1983) annak 1 363 zsákmánya közül 46 (3%) volt gyöngybagoly. Az uhun kívül csak a macskabagoly ejtette el, egy alkalommal. A nappali ragadozók közül leggyakrabban a héja (*Accipiter gentilis*), egerészölyv (*Buteo buteo*), vándorsólyom (*Falco peregrinus*), Feldegg-sólyom (*Falco biarmicus*) és a vörös kánya (*Milvus milvus*) ejti el (Mikkola 1983).

## 1.1 A baglyok rendszerezésének története

Linné (1758) a madarak rendszerét a ragadozókkal kezdte, melynek harmadik nemzetsége (a *Vultur*-t és a *Falco*-t követően) a *Strix* volt. Ezt a megközelítést később sokan követték. Nitzsch (1840) a tollak jellemzői alapján elkészített rendszerében a baglyokat két csoportra osztotta, az egyikhez tartoztak a *Hybris* (*Tyto*) és a *Photodilus* (*Phodilus*) nemzetségek, a másikhoz az összes többi bagoly. Tágabb rokonságukat tekintve a *Falconiformes*-t tartotta közelálló taxonnak. Milne-Edwards (1867) Nitzsch verziójával értett egyet, a *Phodilus*-t átmeneti alaknak tekintve a gyöngybaglyok és valódi baglyok között. Huxley (1867) – bár felismerte, hogy a baglyok fontos részletekben különböznek a nappali ragadozóktól – az *Aetomorphae*-ben egyesítette őket. Nitzsch után a morfológiai alapú rendszerek többsége felismeri, hogy a *Tyto* és *Phodilus* genusok – valamilyen szinten – elkülönülnek a többi bagolytól. Sibley (1960) a tojásfehérje-proteinek mintázata alapján megerősíti a tytonid-strigid elkülönülést. A DNS-hibridizáción alapuló rendszer (Sibley & Monroe 1990, Sibley & Ahlquist 1990) ugyanezt az eredményt hozza. A közös őst  $\Delta 13,6$ -nél találja meg, ami a gyorsabb szaporodású fajok esetére érvényes  $\Delta 1,0 = 2,3 - 2,4$  millió év együtthatóval számolva 32 millió évvel ezelőtti időpontot jelent. A lassú szaporodású fajokra jellemző  $\Delta 1,0 = 4,7$  millió év rátával ennek duplája, 64 millió év adódik. Nehéz eldönteni, hogy melyik a valós érték, hisz bár a jelenben a gyöngybaglyok gyors szaporodásúak (az első életévben már költenek), ez a régmúltban lehetett másképpen. Másrészt a strigid baglyok

lassabban szaporodnak a jelenben, mint a tytonidák, s ha a különbség korábban is megvolt, az az ág meghosszabbodásához vezethet.

Az első olyan rendszert, mely felveti, hogy a *Falconiformes* és *Strigiformes* közötti hasonlóságok nem feltétlen bizonyítékai a rokonságnak, Fürbringer (1888) javasolja. Ő a mai *Caprimulgiformes*, *Strigiformes* és a *Coraciiformes* között talált hasonlóságokat, melyek alapján mindegyiküket a *Coraciiformes*-be helyezte. Gadow idézi Fürbringertől (in: Sibley & Ahlquist 1990) a következőket: „a *Coraciae* a fán lakó madarak legelső csoportja és a *Caprimulgi*-val áll rokonságban, távolabbról pedig a baglyokkal, trogonokkal és gyurgyalagokkal. A *Caprimulgi*-hoz tartozik a *Podargidae* és a *Steatornithidae*, míg nyilvánvaló hasonlóságuk a *Cypseli*-vel másodlagos analógiák következménye. Ugyanez igaz a *Striges* és *Accipitres* esetére. A baglyoknak olyan sok közös tulajdonságuk van a *Coraciae*-vel (*Leptosomus*) és főleg a *Podargidae*-vel, hogy ragadozó *Coraciiformes*-nek (...) kell tekinteni őket.”. (A *Cypseli* a mai *Apodiformes* = sarlósfecske-alkatúak, a *Leptosomus* egy madagaszkári bennszülött család, melyet a *L. discolor* képvisel és jelenleg is a *Coraciiformes*-hez tartozik, külön családba. A *Podargidae* a bagolyfecsklék családja. A *Steatornithidae* a szuszókok családja, mely a madarak között az egyetlen echológációs rendszerrel rendelkező család.) Fürbringer tehát nem csak elválasztotta a baglyokat a nappali ragadozóktól, de kapcsolatba hozta őket a lappantyúkkal. A következőkben fog kiderülni, hogy az idő őt igazolta, bár a rendek ma már más kombinációban szerepelnek. Fürbringert követően már többen is plauzibilisnek vélték ezt az elgondolást, például Seebohm (1890), aki a *Falconiformes*-be helyezi ugyan a baglyokat, de megjegyzi, hogy a *Caprimulgi*-val milyen sok közös vonásuk

van. Gadow (1892) szintén a *Coraciiformes*-be helyezi a baglyokat, megjegyezve, hogy „(a baglyok) legközelebbi rokonai a lappantyúk, főként a *Podargus*, de a *Steatornis* is, növényevő táplálkozása ellenére...”. Fürbringer és Gadow mellett Beddard (1898) képviseli a caprimulgiform rokonság elméletét, idézem: „Gadow okosan vette észre: képtelenség elképzelni, hogy a *Striges*-t az *Accipitres*-ből származtassuk, mivel ambiens nélkül szinte azonos a lábuk struktúrája, mint az *Accipitres*-é ambienssel. Nehéz elképzelni, hogy elvesztették volna, így arra a következtetésre jut, hogy ambienssel nem rendelkező madaraktól származnak...”. (Az ambiens a láb egy hosszú, orsó alakú izma, mely közvetlenül a bőr alatt helyezkedik el. Kontrakciója a második és harmadik ujj hajlítását segíti. Érdekessége, hogy krokodiloknál megvan; a madarak egyes rendjei – azok, amelyek „felgallyaznak”, azaz izomkontrakció nélkül tudják „fogni” az ágat – szintén rendelkeznek vele, míg másoknál – melyek nem „gallyaznak fel”, mint például az *Anseriformes* – nincs jelen.) Az említett trió munkásságának köszönhetően 1890 után a caprimulgiform-strigiform rokonság általánosan elfogadottá vált. A XX. század nagy nevei, mint Stresemann (1934) vagy Mayr és Amadon (1951) is ezt a vonalat támogatják. Utóbbi szerzőpár megjegyzi, hogy „a lappantyúk és sarlósfecskék hasonlósága nyilvánvalóan felületes”. A tojásfehérje-proteinek vizsgálata alapján Sibley és Ahlquist (1972) a *Caprimulgiformes*-t tartja a legközelebbi rokonoknak, de további vizsgálatokat tart fontosnak a „*Falconiformes* vagy *Caprimulgiformes*” vita eldöntésére. Cracraft (1981) ismét feléleszti a haldokló falconiform-verziót és Mayr-nek elletmondva kijelenti: „világos, hogy a caprimulgiform madarak morfológiai szerveződése az apodimorf madarakéhoz hasonló, nem pedig a strigidekéhez. Amit a

jelenkori ornitológusok gyakran nem vesznek észre, az az, hogy sok XIX. századi szerző a ragadozók és baglyok közötti számos hasonlóságot a közeli rokonság bizonyítékának látott; a XX. századi szisztematikusok voltak azok, akik túl nagy jelentőséget tulajdonítottak a különbségeknek és konvergenciára következtettek.” A véleményt erős kritikával illették (Olson 1982). Sibley és Ahlquist (1990) DNS-hibridizáción alapuló rendszerében a Strigiformes rendben három alrendet különít el: *Strigi*, *Aegotheli* és *Caprimulgi*. A *Strigi*-n belül két parvorderbe helyezi a *Tytonida*-t és a *Strigida*-t, mindegyikben egy-egy családdal: *Tytonidae* és *Strigidae*. A caprimulgi-strigi elkülönülés ideje náluk  $\Delta$  19,1, azaz kb 45 millió év. A következő legkorábbi közös őst érdekes módon az eddig sehol meg nem említett turákókkal (*Musophagiformes*) adják a baglyok  $\Delta$  20,4-nél, azaz kb 48 millió évnél. Ezt követik – némileg könnyebben érthető módon – a sarlósfecskék és kolibrik által alkotott *Apodiformes*  $\Delta$  21,9-nél (51,5 millió évnél). A turákókra visszatérve: a szerzők csak annyit jegyeznek meg, hogy a rokonság a kakukkokkal (korábban ez volt általánosan elfogadott) nem meggyőző a DNS-adatok alapján, de nem merik védelmezni a bagoly-turákó rokonságot sem. Wink és Heidrich (1999) a cyt-b gén szekvenciája alapján nem tudja eldönteni, hogy mely csoport áll közelebb a baglyokhoz. Az általuk talált monofiletikus csoportok megfelelnek a már felismert rendeknek, de sem a lappantyúk, sem a vágómadarak nem mutatnak közeli rokonságot a baglyokkal. Érdekes módon a *Caprimulgidae* a *Falconidae*-hez, míg a *Tytonidae* és a *Strigidae* a *Psittaciformes*-hez (papagájok) és *Passeres*-hez (énekesek) látszik közelállónak. Meg tudták viszont erősíteni a *Tytonidae*-*Strigidae* családok és a *Tyto*-*Phodilus* nemzetségek elkülönülését (Heidrich & Wink, 1998 és Wink & Heidrich

2000a, 2000b). A *T. alba glaucops* alfajt 8 %-nyi divergenciája okán fajstátuszba helyezik. A *cyt-b* (és más mitochondriális gének is) csak mintegy 100 millió évnnyi evolúció emlékét őrzik, így a távolabbi rokonságok felderítésére nem igazán alkalmasak. Egy konzerválódottabb gén vagy intron szekvenciaanalízise jobban megfelel erre a célra. A Wink és munkatársainak műhelyéből kikerült egészen friss, még publikálatlan eredmények, melyek az LDH gén egyik intronjának szekvenciája alapján kísérelték meg pontosítani a rendszert, ugyanazt az eredményt adták, mint a *cyt-b* gén alapján létrehozott törzsfá. Személyes megbeszéléseink alapján arra jutottunk, hogy gyakorlatilag nem érdemes újabb DNS-szakaszokat szekvenálni, hanem sokkal inkább a nagyobb mintán alapuló, populációsintű vizsgálatok tárhatják fel a fajok (elsősorban a refúgiumterületekre sokszor visszaszorult, majd onnan többször visszaterjedt európai fajok) evolúcióját. Populációik jelenlegi genetikai struktúrájának kialakításában ugyanis ezek az események jelentősebb szerepet játszottak, mint az ezt megelőző időszak történései.

A legutóbbi időben egyre hangsúlyosabb a vokalizáció szerepe a fajok elkülönítésében. Ezzel kapcsolatban a következő elveket állították fel (König et al. 1999): 1. a világosan elkülönülő vokális mintázatok, mint például az ének, külön fajokra engednek következtetni, különösen sympatrikus taxonoknál; 2. allopatrikus, nem vándorló fajok (allospecies) esetében sok vokális mintázat hasonló vagy azonos lehet, de ezt nem szabad közeli rokonságra utaló bélyegként felfogni, lehet, hogy csak a közös ősrre utal. Az allospecieseket normális esetben nagy távolságok választják el egymástól és valószínűtlen, hogy egymással kontaktusba lépjenek, így nem szükségszerű közöttük izolációs mechanizmusok kialakulása. Ez mind morfológiai, mind

vokális mintázatokra igaz. A kulcs ilyen esetekben a konvergencia lehet. 3. Parapatikus fajoknál (paraspecies), ahol az elterjedési területek átfedhetnek, specifikus vokális paramétereket lehetett felismerni minden vizsgált esetben. Ezeket az emberi fül esetleg alig különbözteti meg, de a baglyok számára nyilvánvalóan különböznek. Hibridizáció néha előfordulhat, de a szelekció nem kedvez a hibrideknek és ilyen madarakból álló populációk soha nem jönnek létre.

## 1.2 Fosszilis adatok

Az első bagolyként leírt fosszília egy új család, a *Bradycnemidae* volt a késői krétából (időskálát lásd az Appendix I.-ben), egy angol lelőhelyről (Harrison és Walker 1975). Ezt ma már kis termetű dinoszaurusznak tartják (Feduccia 1996), hasonlóan a szintén krétából származó *Wyleyia* (Harrison és Walker 1973) és *Caenagnatus* (Cracraft 1971) genusokhoz. A legöregebb megbízható fosszilis bagolyelet egy tarsometatarsus (leginkább csüdnek fordítható) a coloradoi paleocén rétegből, melyet Rich és Bohanska (1976) *Ogygoptynx wetmorei*-ként írt le. Kezdetben átmeneti alaknak vélték a tytonid és strigid vonalak között, bár sok tulajdonságában egyedi. A negyedidőszak baglyainak tanulmányozását követően Rich és Bohanska (1981) különálló családba helyezte, az *Ogygoptyngidae*-be. Jelentősen különbözik az Észak-Amerikai protostrigidektől és az európai paleogén baglyoktól, bár tulajdonságai átfednek a tytonid, strigid és protostrigid baglyokéival egyaránt. A paleocénből csak két másik baglyot írtak le, a *Sophornis*-t Franciaországból, melyet Mourer-Chauviré (1987) új családba helyezett (*Sophornitidae*) és egy

nagy méretű, újabban leírt felső-paleocén baglyot, a *Berruornis*-t (Mourer-Chauviré 1994) ugyanebből a családból.

Az eocénben vagy kissé korábban (60-55 millió évvel ezelőtt; továbbiakban MÉE) történt meg a baglyok adaptív radiációja, mely legalább négy családot hozott létre (*Protostrigidae*, *Sophiornithidae*, *Palaeoglaucidae* és *Tytonidae*). Ezek közül három kihalt, ma csak a *Tytonidae* él. Mourer-Chauviré (1987) a franciaországi Phosphorites du Quercy összes strigiform leltének tanulmányozása során arra a következtetésre jutott, hogy azok különböznek a két korábban leírt, már kihalt családtól (paleocén *Ogygoptyngidae* Észak-Amerikából és eocén *Protostrigidae* Európából és Észak-Amerikából). Szerinte a Quercyben talált fossziliák mindegyike a *Tytonidae*-hez áll közelebb, de a tibiotarsus disztális része inkább a *Phodilinae*-re emlékeztet. A *Necrobyas* genust 6 fajjal a jelenleg is élő *Tyto* közelébe helyezi. Ebben a kihalt genusban négy fajból álló sorozatot fedezett fel a felső eocéntől kezdődően az alsó miocénig, melyek: *N. rossignoli*, *N. harpax*, *N. edwardsi* és *N. arvernensis*. A vonalban megfigyelhető a tarsometatarsus hosszabbodása. Ugyanebben a munkájában két, korábban *Bubo*-ként ill. *Asio*-ként leírt baglyot az újonnan létrehozott *Nocturnavis* ill. *Selenornis* genusokba helyezte át valamint leírt három új genust, a *Paleobyas*-t, a *Paleotyto*-t és a *Paleoglaux*-ot és mind a hat genust a *Tytonidae*-be helyezte. Két alcsaládra osztja őket: a *Necrobyinae*-re és *Selenornithinae*-re. A Quercy-ben talált fossziliák az elsődleges bizonyítékai annak, hogy az európai paleogénben igen diverz volt a család. Peters (1992) a németországi Messelből egy további fajt írt le a *Paleoglaux* genusból és eltávolította onnan a Mourer-Chauviré által leírtat.

Az Olaszországhoz tartozó Gargano félszigeten három késő-miocén ill. pliocén gigantizmust találtak, köztük a *Tyto gigantea*-t és a *Tyto robusta*-t. A terület a miocénban valószínűleg még sziget volt. A jégkorszakból (vagy pleisztocénből) a legkülönbözőbb szigeteken találtak óriás-baglyokat, melyek az emlős ragadozók hiányának köszönhetően alakultak ki. A fosszilis óriás-gyöngybaglyok szigeti előfordulásai közönségesnek mondhatók szerte a világon Kubától a Karib-szigeteken keresztül a Mediterráneumig (Mourer-Chauviré és Marco 1988). Kubában három faj gigantizmusát írták le: *Tyto alba*, *T. noeli* és *T. riveroi*, melyek közül főleg a két utóbbi volt igazán gigantikus (Arredondo 1976). A negyedidőszakból számos nagy, de nem gigantikus méretű gyöngybagoly ismert a Bahamákról, Hispanioláról, Majorcáról és Minorcáról. Újabban a kontinentális részeken is találnak gigantizmusokat: a korábban a Baleári-szigetokről leírt *Tyto balearica* előkerült Spanyolországból és Franciaországból is.

Mlíkovsky (1998) írja le a legnagyobb kontinentális fajt, a *Basityto rummeli*-t. Egyben áttekinti a korábbi rendszert, s alaposan feldúlja azt. A *Paleotyto* nemzetséget eltávolítja a *Tytonidae*-ből, hasonlóan a *Paleobyas*-hoz, melyet a *Sophiornithidae*-be helyez. A Mourer-Chauviré (1987) által definiált 6 *Necrobyas* fajból kettőt szinonimizál, így eltűnik a 4 fajból álló vonal fele (*N. rosignoli* és *N. edwardsi*), valamint hozzáfűzi, hogy a megmaradó *N. harpax* és *N. arvernensis* chronospeciesek lehetnek, tehát egy fajként kezelendők. A másik két fajt (*N. minimus* és *N. medius*) áthelyezi a *Prosybris* genusba, melyet még Brodkorb (1971) hozott létre. Minket, magyarokat is érintő változás, hogy a Jánossy (1991) által Polgárdiból leírt modern *Tyto campiterrae* azonosnak bizonyult a *Tyto sanctialbani*-val, mely így a középső miocéntól kezdve van

jelen. Mlíkovsky eltünteti továbbá a *Tyto robusta*-t, mert szerinte azonos a *Tyto gigantea*-val, valamint azonosítja a *Tyto melitensi*-t a modern *Tyto alba*-val.

A Mlíkovsky cikkéhez fűzött kommentárjában Mourer-Chauviré (1999) egyetért a *N. minimus Prosybris antiqua*-vá transzformálásával, ám a *N. medius*-t a *Necrobyas* genusban tartaná. A Mourer-Chauviré kommentárjára adott válaszában Mlíkovsky (1999) védelmezi álláspontját a *N. medius*-t illetően, szerinte *Prosybris medius* a helyes.

Tekintve, hogy a Mlíkovsky – Mourer-Chauviré vita az utolsó idevágó passzus, megkísérlem a lényegi pontokat áttekinthetően felvázolni. A legősibb baglyok a paleocénben jelennek meg (65-60 MÉE). Adaptív radiációjuk az eocénben vagy kissé korábban történik (60-55 MÉE). A szűkebb értelemben vett tytonid baglyok legősibb fosszilis képviselője a *Nocturnavis incerta* a késői eocénből (44-40 MÉE). Az oligocén és a korai miocén során (35-20 MÉE) a gyöngybaglyok igen diverzek voltak, olyan fajokkal, mint a *Necrobyas harpax*, *N. arvernensis*, *Prosybris antiqua*, *Basityto rummeli*. Valószínűleg ide tartozik a *Prosybris media* és a *Selenornis henrici* is. A korai miocén vége felé a gyöngybaglyok szinte eltűnnek (20-15 MÉE). Mivel a strigid baglyok először szintén az alsó miocénből kerültek elő (Milne-Edwards 1863, 1869) mind Észak-Amerikában, mind Európában, nagy a valószínűsége, hogy a valódi baglyok ebben a korban kezdték el kiszorítani a tytonidákat. Ez átfed Burton (1973) hipotézisével, miszerint a korai-középső terciér során a kisemlősök diverzifikációjával igen sok faj alakult ki, mely előremozdította a baglyok újabb adaptív radiációját. A német wintershofi (Ballmann 1969) és a cseh Merkur-beli anyagok (Mlíkovsky 1998) alátámasztják, hogy az alsó miocénben a strigid baglyok igen erősen diverzifikálódtak. A középső

miocéntól kezdve azonban a tytonidák visszatérnek a modern *Tyto* genussal (kb 15 MÉE) és inentől kezdve Európában már csak ez a genus ismert. Fajaik ekkor a *Tyto sanctialbani*, *T. balearica*, *T. gigantea*. A negyedidőszakban (korai pleisztocén) megjelenik a dolgozat tárgya, a *Tyto alba*, (kb 1,6 MÉE) melyet az - oly jelentős - Olduvai-hasadékban lel föl Brodkorb és Mourer-Chauviré (1984). Kifejlődik még nagy számú endemikus faj: Új-Kaledónián a *T. letocarti*, Puerto Rico-n a *T. cavatica*, Haitin a *T. ostologa*, a Bahamákon a *T. pollens* valamint Kubában a már említett *T. noeli* és *T. riveroi*. Mára mindössze két genus maradt fenn: a *Tyto* és a *Phodilus*. A *Phodilus* nemzetséget csak egyetlen faj képviseli (*Ph. badius*), mely neoendemikus diszjunkt elterjedésű. Mind ez a tény, mind pedig morfológiai jellemzői arra utalnak, hogy közelebb áll a paleogén baglyokhoz, mint a *Tyto*.

Az érdekesség kedvéért említem itt, hogy a strigid baglyok között találjuk a valaha élt legnagyobb baglyokat. A kubai *Ornimegalonyx oteroi* több mint egy méter magas, valószínűleg röpképtelen vagy gyengén repülő faj volt.

### 1.3 A *Tytonidae* és *Strigidae* anatómiai és fiziológiai különbségei

Az előző fejezetből is kiderül, hogy a gyöngybaglyok a valódi baglyokhoz képest ősbibb csoportot alkotnak. A két csoport kialakulásának ideje közötti igen jelentékeny különbség mind anatómiai, mind fiziológiai jellemzőikben megmutatkozik (lásd az 1. fejezet ide vonatkozó részeit is).

A gyöngybaglyok *Tytonidae* közepes méretű, éjszakai vagy szürkületi aktivitású fajok, melyek az igazi baglyoktól *Strigidae* első ránézésre szív alakú fátlyukkal különböznek. A csőr a gyöngybaglyoknál hosszabb és keskenyebb,

míg a valódi baglyoknál rövidebb és erőteljesebb, töve szélesebb. A fül nyílása (operculum) gyöngybaglyoknál relatíve nagy és alakja kerek, a valódi baglyoknál a külső fül erősen összetett struktúrát mutat. Újabban vizsgálják a külső fül aszimmetriáját (Norberg 2000), melynek evolúciójában legalább 5 filitikus vonalat lehet felfedezni. Ezek a *Phodilus*-, *Tyto*-, *Bubo-Ciccaba-Strix*-, *Rhinoptynx-Asio-Pseudoscops*- és az *Aegolius*-vonalak. Elképzelhető, hogy a *Bubo-Ciccaba-Strix*-vonal tovább osztható. A fülek aszimmetriájának kialakulása mögött a hang vertikális magasságának meghatározására való minél jobb képességet kialakító szelekciós nyomás áll. Az öt vonalban jól látszik a tytonid-strigid elkülönülés. Különösen érdekes, hogy a *Phodilus*- és *Tyto*-vonal is külön fejlődött.

A *Tytonidae* mellcsontján (sternum) található taraj (carina) a has felé haladva keskenyedik, a *Strigidae* esetében éppen fordítva. A mellcsont abdominális részén tytonid baglyok esetében mindkét oldalon egy, strigid baglyoknál két bemélyedés található. A gyöngybaglyoknál a villacsont (furcula) és a mellcsont (sternum) mindig összenő, valódi baglyoknál nem (König et al 1999).

A tytonid baglyok belső és középső lábujja körülbelül egyforma méretű, a strigid baglyoknál a belső ujj mindig rövidebb a középsőnél. A középső ujj karma a gyöngybaglyoknál fésűvel rendelkezik, mely a valódi baglyoknál hiányzik. Új kutatási irány az ínrgzítő mechanizmusok (tendon locking mechanism, TLM) vizsgálata. A TLM az ujjak flexor (hajlító) ínainak két módosult felszínéből áll, melyek az ujjak hajlítása esetén lehetővé tesznek egy „akasztókapocs-szerű” záródást. Ez elősegíti, hogy az ujjpercközi illesztések hajlított pozícióban maradjanak, lehetővé téve a hosszabb idejű

szorítást úgy, hogy közben a láb flexor izmai nem, vagy csak alig feszülnek. A mechanizmus más állatcsoportokban is jelen van, klasszikus példa a denevérek hátsó (függeszkedő) lába (Simmons és Quinn 1994). A két modifikált régió méret-, alak- és elrendezésbeli különbségeinek vizsgálati eredményei megerősítik a tytonid-strigid elkülönülést (Einoder 2000). A nappali ragadozó madarakra ható igen hasonló szelektív nyomás konvergenciához vezetett, mely a TLM felépítésében is megnyilvánul.

A fiziológiai különbségekből vezethető le, hogy a gyöngybaglyok köpetei mindig rendelkeznek egy fényes, száraz nyálkából álló filmszerű bevonattal, mely a valódi baglyoknál hiányzik. A tytonid baglyok kissé ovális, míg a strigidek gömbölyű tojásokat raknak. A másodköltések megléte jellemző a gyöngybaglyokra, valódi baglyoknál inkább csak ún. „replacement brood” (a valamilyen okból elpusztult költés pótlása) fordul elő. Utóbbi különbség vita tárgyát képezi. A többszöri költés támogatja a gyöngybaglyok trópusi eredetét.

Némileg komplikálja a rokonsági viszonyokról kialakult képet, hogy a *Tyto* és *Strix* genusok immunisak a letális *Hepatosplenitis infectiosa strigum* vírussal szemben, a többi baglyok nem (Mikulica et al. 1981).

További eltéréseket illetően lásd Ridgway (1914) és Sibley & Ahlquist (1972, 1990) munkáit.

#### 1.4 A *Strigiformes* aktuális rendszere

A DNS-hibridizáción alapuló rendszert (Sibley & Ahlquist 1990) ma elfogadottnak tekintik, bár további (rövidebb) DNS-szakaszok szekvenálásával pontosítják. Az 1990-es állapothoz képest (ahol 289 fajjal szerepelt a

*Strigiformes*), történt néhány változás. Az alábbi beosztás a rendszer tekintetében az említett DNS-hibridizáció eredményeit követi az 1993-as update alapján (Monroe & Sibley 1993), míg a genusok és fajok számát tekintve a 2002 szeptemberi Ornitaxa internetes listát (<http://www.ornitaxa.com>), mely tartalmazza az 1993 óta újonnan leírt és más fajokról leválasztott fajokat valamint a más genusba történő áthelyezéseket.

Az elmúlt 9 évben újonnan leírtak 3 *Otus*-(Lambert & Rasmussen 1998, Rasmussen 1998, Lafontaine & Moulaert 1998), 2 *Glaucidium*-(Robbins & Stiles 1999, Robbins & Howell 1995) és 2 *Ninox* fajt (Olsen et al. 2002, Rasmussen 1999), valamint a *Batrachostomus pygmaeus*-t (Alviola 1997), a *Nyctiprogne vielliardi*-t (Lencioni-Neto 1994) és a *Caprimulgus solala*-t (Safford et al. 1995).

A *Tyto alba*-ról - vokalizációjuk különbségei és sympatrikus elterjedésük okán - leválasztották a *Tyto deroepstorffi*-t (König et al. 1999). A *Tyto detorta*-t (Hazevoet 1995) az utóbbi időben a *T. alba* alfajának tekintik. Mint az új leírásokból is látszik, leginkább az *Otus* nemzetség rendszertana forrong, itt 27 leválasztás történt, ezt követi a *Glaucidium* (8), a *Strix* (5), a *Bubo* (3), a *Ninox* (2), a *Pulsatrix* (1) és az *Aegolius* (1) genus. Az *Aegotheli*-ben egy, (*Aegotheles tatei*), a *Caprimulgi*-ban két (*Nyctiphrynus rosenbergi* és *Caprimulgus ekmani*) leválasztás történt (ezt az összesen mintegy 50 hivatkozást mellőzöm, részletek tekintetében lásd a <http://www.ornitaxa.com/> websiteot).

A genusok közötti áthelyezések közül a legjelentősebb 4 *Ketupa* fajnak a *Bubo*-ba sorolása, valamint a *Pyrroglaux*, a *Gymnogaux* és a *Ptilopsis* genusok létrehozása-visszaállítása az *Otus* egy-egy fajából (König et al. 1999).

Az egyetlen *Speotyto* fajt újabban az *Athene* nemzetségben tárgyalják (König et al. 1999). Ezen kívül 3 genusváltás történt különböző taxonoknál (*Asio* → *Pseudoscops*; *Caprimulgus* → *Veles* és *Caprimulgus* → *Eleothreptus*).

A genusok közötti áthelyezés érdekes esete a *Tyto prigoginei* története. 1951-ben Kelet-Zaireben, az Itombwe masszívum észak-nyugati sarkában, Alexandre Prigogine gyűjtőútján került elő egy tojó példány, melyet egy évvel később a *Phodilus* nemzetség második fajaként írtak le (Schouteden 1952). Ez több okból is különös: egyrészt mert a *Phodilus badius* Afrikából nem ismert, hanem Délkelet-Ázsia sűrű őserdeiben él, másrészt inkább síkvidéki, míg az új fajt nagy tengerszint feletti magasságban találták. Azt alátámasztandó, hogy miért a *Phodilus* nemzetségbe sorolták be, a Kelet-Afrikai Törésvonal (Albertine Rift) környezetében megtalálható más, csak ázsiai rokonokkal rendelkező madárfajokat vonultattak fel. Ezek mindegyike monotipikus genushoz tartozott (Butynski et al. 1997). Eszerint az orientális avifaunától a miocénben történt elkülönülés utolsó maradványainak egyike volna a *Phodilus prigoginei*. Mivel csak egy példány volt ismert, 1952 és 1964 között tovább keresték a fajt - sajnos hiába -, majd 1974-ben egy újabb észlelést írtak le (Collar & Stuart 1985), mely azonban nem kellően megbízható. 1990-ben hallották azt a hangot, mely valószínűleg ehhez a fajhoz tartozik (Dowsett-Lemaire 1990). Bár mindkét észlelés a holotípus gyűjtési helyének 50 km-es körzetében történt, a bizonytalanság mit sem csökkent. 1996-ban aztán Butynski és társai Itombwe déli részén vettek részt egy expedíción, mely madarak és nagytestű emlősök kutatásával foglalkozott. Május elsején (!) hálójukba akadt egy kistermetű bagoly, mely a leírások alapján megfelelt a *Phodilus prigoginei*-nek. Lemérték, hat fotót készítettek róla, melyeket

elküldtek M. Louette-nek (Királyi Közép-Afrikai Múzeum, Belgium), aki azonosította azt. Így az elterjedési terület dél felé 95 km-rel bővült, a tengerszint feletti előfordulás pedig mintegy 600 méterrel alacsonyabban kezdődik. Felfedezését 20 évvel követően már maga Prigogine (1973) is felvetette, hogy a *Ph. badius* és az új faj nem olyan közeli rokonai egymásnak, mint azt először gondolták. Később König és társai (1999) a hasonlóságot a konvergencia következményének tulajdonították és az említett fotók alapján átsorolták a *Tyto* genusba, egyben felvetve azt is, hogy a *Tytonidae*-n belül külön genust lehetne létrehozni a számára. Nem ez azonban az egyetlen recens tytonid bagoly, mely csak egy vagy néhány példány alapján ismert. A *Tyto deroeppstorffi* két példány, a *T. nigrobrunnea* mindössze egy példány és egy észlelés, a *T. sororcula* 3 példány alapján ismert. A *T. suomagnei*-t 1934 óta hat alkalommal észlelték, míg a *T. manusi*-t egyszer sem. A családról meglévő tudásunk sok tekintetben kívánnivalót hagy maga után. Egyes esetekben abban sem lehetünk biztosak, hogy kihalt-e az adott faj, kétséges például a *T. nigrobrunnea* léte (a fajok aktuális listáját lásd az Appendix II.-ben).

Természetesen a fentebb javasolt változtatásokat még nem vezették át teljesen a jelenleg érvényes rendszerre, több ponton is viták folynak az egyes fajok státuszát és hovatartozását illetően. A 2002 szeptemberi állapot szerinti rendszer a következő (a superorder szinttől közlöm a legközelebbi rokonságot mutató taxont is; a családok képviselőinek fotóit lásd az Appendix III.-XIII.-ban):

**Infraclass:** Neoaves

**Parvclass:** Passerae

**Superorder:** Apodimorphae

**Superorder:** Strigimorphae

**Order:** Musophagiformes (5 genusban 23 fajjal)

**Order:** Strigiformes (48 genusban 344 fajjal)

**Suborder:** Strigi

**Parvorder:** Tytonida

**Family:** Tytonidae (2 genusban 19 fajjal)

**Parvorder:** Strigida

**Family:** Strigidae (24 genusban 203 fajjal)

**Suborder:** Aegotheli

**Family:** Aegothelidae (1 genusban 9 fajjal)

**Suborder:** Caprimulgi

**Infraorder:** Podagrides

**Family:** Podagridae (1 genusban 3 fajjal)

**Family:** Batrachostomidae (1 genusban 12 fajjal)

**Infraorder:** Caprimulgides

**Parvorder:** Steatornithida

**Superfamily:** Steatornithoidea

**Family:** Steatornithidae (1 genusban 1 fajjal)

**Superfamily:** Nyctibioidea

**Family:** Nyctibiidae (1 genusban 7 fajjal)

**Parvorder:** Caprimulgida

**Superfamily:** Eurostopodoidea

**Family:** Eurostopodidae (1 genusban 7 fajjal)

**Superfamily:** Caprimulgoidea

**Family:** Caprimulgidae (15 genusban 83 fajjal)

**Subfamily:** Cordeilinae

**Subfamily:** Caprimulginae

## 1.5 Kísérleti megközelítés – a gyöngybagoly, mint viselkedésökológiai kutatások tárgya

Az utóbbi évek-évtizedek – más interdiszciplináris megközelítési módokhoz hasonlóan - a viselkedésökológia fellendülését hozták. A gyöngybagolyról is kiderült, hogy sok tulajdonsága predesztinálja arra, hogy kísérletek alanya legyen. Ilyenek a kelésnél tapasztalható erős aszinkronitás, a másodköltések, a hosszú növekedési periódus, az ivari dimorfizmus, a kozmopolita elterjedés és számos más. Ennek megfelelően az 1990-es évek közepén el is kezdték olyan jellegű vizsgálatokra használni, mint korábban a kormos légykapót (*Ficedula hypoleuca*) vagy a széncinegét (*Parus maior*). Az évtized végétől kezdve egyre több eredményt publikált az Alex Roulin nevével fémjelzett berni-cambridgei iskola. Ez a megközelítés már csak eredményessége miatt sem hagyható szó nélkül, másrészt a fajjal foglalkozó friss publikációk nagy részét is ez adja. A következőkben a kísérleti megközelítés legfontosabb eredményeit mutatom be röviden.

### 1.5.1 Roulin és társai

A másodlagos szexuális karakterekről azt gondolják, hogy azok az egyedi minőséget jelzik. Az ivarra jellemző tulajdonságok különösen erős (extravagáns) kifejeződéséhez mind a megfelelő génekre, mind a szükséges táplálkozási forrásokra szükség van. A gének, a környezet és a testi kondíció szexuális tulajdonságok kialakításában játszott relatív szerepének vizsgálata megmutatja, hogy azok - fenotipikusan vagy genotipikusan - mennyiben

szignalizálnak egyedi minőséget. Madaraknál főként a hímek ornamentáltak. A gyöngybagoly esetében mindkét ivarnál vannak nemre jellemző tollazati tulajdonságok: a hímek általában világosabbak, a tojók pedig pettyezettebbek. Egy kísérletben, ahol a fiókaáthelyezést fészekaljméret-manipulációval ötvözték (Roulin et al 1998), meghatározták a gének, a környezet és a testi kondíció relatív hozzájárulását a tollazat színének és a pettyezettségnek a kifejeződéséhez. A parciális áthelyezési kísérlet tesztelte a közös gének és a közös környezet relatív fontosságát a rokon egyedek közötti hasonlóságban. A különböző fészkekben felnőtt testvérek hasonló tulajdonságokat produkáltak és genetikai szüleikhez hasonlítottak, nem a nevelőszülőkhöz. A nem rokon, egy fészekaljban felnőtt egyedek tollazati tulajdonságai nem korreláltak. Az eredményeket nem torzította az anyai hatás, mert az „átlagos nőstény utód – anya” hasonlóság nem volt magasabb az „átlagos hím utód – apa” hasonlóságnál. Ez azt sugallja, hogy a tollazat színe és pettyezettsége erősen genetikai öröklődésűek és a környezetnek nincs komoly hatása e tulajdonságok kifejeződésére. Annak vizsgálatára, hogy a két szexlimitált tulajdonság kondíciófüggő-e, a fészekaljméretet manipulálták. A két fiókával növelt vagy csökkentett méret alacsonyabb illetve magasabb testtömeget eredményezett. Ugyanakkor a növelt vagy csökkentett fészekaljokban felnőtt fiókák nem mutattak világosabb vagy sötétebb színt, valamint erősebb vagy gyengébb pettyezettséget. Nem volt észlelhető genotípus - környezet interakció sem. A szimultán végzett fiókaáthelyezés és fészekaljméret-manipuláció megmutatja, hogy a tollazat színe és a pettyezettség tekintetében az additív genetikai variancia játssza a főszerepet. A hím és tojó ornamentáltságban megnyilvánuló

fenotipikus variancia nagy részéért sem a környezet, sem a testi kondíció nem felelős.

Fészeklakó madárfajok esetén a kirepülő fiatalok arra szelektálódhatnak, hogy nem biológiai szüleik fészket keressék fel, ha felnövekedésük körülményei szegényesek vagy ha nehézségeik támadnak közvetlenül az önállóvá válást követően a táplálék megszerzésével. Ha a fészekváltás (nest-switching) gyakori és az érintett család számára fitnesssel kapcsolatos költséget jelent, rokonfelismerő mechanizmusok fejlődhetnek ki, hogy megkülönböztethetők legyenek az idegen madarak. Bár fészekváltást sok fészeklakó madárfajról leírtak, eddig kísérletesen nem igazolták, hogy a fészekváltók ugyanolyan mértékben fejlődnek, mint fészket nem váltó társaik. Ennek tesztelésére használták a gyöngybaglyot (Roulin 1999c), mely nem koloniális, ám természetes módon előfordul nála a fészekváltás. A fészkek között egy-egy kirepülő korú fiókat kicseréltek, így nem változott a fészekalj mérete és minden családnál adott volt a lehetőség, hogy adoptáljon egy idegen utódot. Kontrollként nem manipulált fészkek szolgáltak. Három nappal az áthelyezést követően ellenőrizték a kísérleti és a kontroll fészkeket is. Az áthelyezett fiókák ugyanolyan gyakorisággal megtalálhatók voltak az idegen fészkekben, mint a nem áthelyezettek és a kontroll egyedek, valamint ugyanolyan testtömeggyarapodást mutattak, mint a származási fészkek tagjai. Eszerint a befogadók tolerálták az idegen fiatalokat vagy nem voltak képesek elűzni őket. Az eredmények alapján feltehető, hogy a gyöngybagoly esetében a fészekváltás elérhető opció a kirepülők számára, hogy emeljék túlélési kilátásaikat, ha a szüleik nem jól látják el őket táplálékkal, vagy ha

nehézségeik támadnak közvetlenül az önállóvá válást követően a táplálékszerzéssel.

A szexuális szelekció „jó gének” hipotézise szerint az ornamentáltság magas genetikai kvalitást jelez a potenciális partnerek felé. Ennek megerősítése kizárólag a hímek ornamentáltságának vizsgálatából származik, míg a tojókkal kapcsolatos ilyen irányú vizsgálatok hiányoznak. A tojó gyöngybaglyok erősebben pettyezettek, mint a hímek. E tulajdonság kifejeződése genetikai alapú és felvetődött, hogy a hímek párosodásuk során preferálják az erősen pettyezett tojókat. Tekintve a paraziták szerepét a szexuálisan szelektált tulajdonságok evolúciójában és az immunrendszer szerepét a parazitákkal szembeni rezisztenciában, feltételezték, hogy a tojók pettyezettsége immunológiai védeltséget jelez (Roulin et al. 2000a). Egy nem patogén antigénre adott specifikus antitestképzés mértékének genetikai variabilitását vizsgálták meg fiókaáthelyezéssel kísérletben, majd ennek a genetikai szülők pettyezettségével mért kovarianciáját számították. Az antitestválasz mértéke pozitív korrelációt mutatott az anya pettyezettségével, de az apáéval nem. Így módon ez az első olyan vizsgálat, mely azt bizonyítja, hogy a tojók ornamentáltsága genetikai minőséget jelez.

A hipotézist, miszerint a különösen kifejezett ornamentáltság parazita-rezisztenciát jelez, ornamentált hímekkel kapcsolatban több fajnál megerősítették. Tojók esetében nem ez a helyzet, bár újabb teóriák felvetették, hogy a tojóknak is sokszor szexuális szelekció alatt kell állniuk. Ezzel összefüggésben jelezhetik a parazita-rezisztencia genetikai hátterét. A hipotézis szerint az jelzi a parazita-rezisztencia mértékét, hogy a tollazat felületének mekkora része pettyekkel fedett (Roulin et al. 2001b). A

feltételezésnek megfelelően azt találták, hogy a *Carnus hemapterus* (egy ektoparazita légy) kisebb abundanciában fordult elő azokon a fiatalokon, melyeket erősen pettyezett tojók neveltek, valamint ezek a legyek kevésbé voltak termékenyek. Egy kísérletben, ahol teljes fészekaljákat cseréltek ki, azt találták, hogy a fiókákon gyűjtött legyek fekunditása negatívan korrelált a genetikai anya pettyezettségével. Eszerint a parazita-rezisztencia összefügg a tojó pettyezettségével. Azon tojók közül, melyeket elpusztulva gyűjtöttek utak mellett, a sűrűn pettyezett bursae Fabriciusae kicsi volt. Tekintve, hogy a paraziták jelenlétében ez az immunszerv nő, a megfigyelés tovább erősíti, hogy a pettyezettebb tojók általában kevésbé parazitáltak. Ugyanezen vizsgálatok a hímeken nem szignifikáns eredményekkel jártak. Ez az első olyan eredmény, mely azt mutatja, hogy egy örökletes másodlagos női (tojó) nemi jelleg parazita-rezisztenciát jelez.

A tojók egyedi minőségét jelző tulajdonságok vizsgálata eddig nagyrészt olyan fajokra terjedt ki, melyeknél azok a hímre jellemző díszítés csökevényes formáját hordozták. Igen hasznos lehet azonban a tojókra specifikus fenotipikus jellegek vizsgálata, mert a szex-specifikus jellegek szex-specifikus minőséget jelezhetnek és a tojók nem csak azért fejleszthetnek ki hím díszítéseket, mert erre szelektálódnak, hanem mert az apák átvisznek lányaikra azok kifejeződését hordozó géneket (ivarok közötti genetikai korreláció). A fiókaáthelyezési kísérletek (Roulin 2001a) megmutatták, hogy a tollazat színe és pettyezettsége genetikailag korrelált a nemek között. Ez azt is jelenti, hogy ha egy adott tulajdonság szelektálódott valamely ivarban, akkor a másik ivar indirekt módon hasonló érték felé fog evolválni. Ezt a predikciót támogatja, hogy a tojók tollazatszíne és pettyezettsége közelít a hímekéhez

mind a *Tyto alba alba* populációk, mind a *Tyto alba* alfajok, mind pedig a *Tyto* fajok szintjén, azaz jobban hasonlít az adott szinten belül a tojó és hím ivar egymáshoz, mint más szintek bármely ivarához. Az eredmények azt mutatják, hogy az ivarspecifikus tulajdonságok ivarspecifikus minőséget jeleznek és hogy egy adott ivarspecifikus tulajdonságot kódoló gén kifejeződik a másik ivarban is a nemek közötti genetikai korreláció következtében.

A gyöngybagollyal kapcsolatos másik jelentős irányvonal a viselkedésökológia területén olyan új hipotézis felállításához vezetett, mely kis túlzással forradalminak is nevezhető. A kurrens elméletek szerint a fiókák azért koldulnak, hogy a szülők számára nyíltan jelezzék az éhség fokát vagy a koldulás fokozásával versengjenek, hogy a szülők figyelmét felkeltsék. Bár elfogadott nézet, hogy a koldulás a szülők felé irányul, a gyöngybagoly fiókái mind a szülők jelenlétében, mind távollétükben vokalizálnak. Az aszimmetrikus versengés teóriájával élve kísérletileg tesztelték azon új hipotézis három predikcióját, miszerint a szülők távollétében a testvérek hangadáson alapuló egyezségeket kötnek a szülők által következőként szállítandó zsákmányállatról (Roulin et al. 2000b). Ez a „testvéralku hipotézis” azt feltételezi, hogy a testvérek egymás koldulással összefüggő vokalizációját információforrásként használják arra vonatkozóan, hogy mennyire hajlandó küzdeni a másik fél a következő adagért. A hipotézisnek megfelelően azt találták, hogy 1. a gyöngybagolyfióka tartózkodik a vokalizációtól, ha a rivális éhesebb, de 2. fokozza azt, ha a riválist megetették a szülők, és 3. a fiókák tartózkodnak a vokalizációtól ill. fokozzák azt a kísérletileg növelt ill. redukált méretű fészekaljokban. Így amikor a szülő nincs jelen, egy adott fióka tartózkodik a vokalizációtól, ha a következő zsákmány értéke valamely

testvére számára nagyobb, mint neki magának. Ezek az eredmények pontosan az ellenkezőjét képviselik annak, amit a kurrens hipotézisek prediktálnak a szülők jelenlétében adott koldulóhangokkal kapcsolatban. A szülők távollétében adott hangokról tehát kiderült, hogy a testvérek közötti tárgyalást szolgálják a következő zsákmányról. Mivel a szülők jelenlétében erősebb a vokalizáció, feltehető, hogy ekkor nem tárgyalásról van szó, hanem a szülői táplálékelosztáson folyó versengésről. A kritikus pont annak meghatározása, hogy a fióka szükséglete különbözőképpen érinti-e a testvéralkut és a kompetíciót, azaz a szülők távollétében ill. jelenlétében történő vokalizációt. Ennek megválaszolására manipulálták 26 költés táplálékellátását zsákmányállatok hozzáadásával ill. elvételével (Roulin 2001). A szülők távollétében a javított táplálékellátottságú fészekaljok szignifikánsan alacsonyabb szinten vokalizáltak, mint a rontott ellátottságúak. Ezzel ellentétben, ha a szülő megérkezett a fészekhez, a vokalizáció mértéke nem mutatott kapcsolatot a manipulált táplálékellátottsággal. Eszerint a szülők távollétében a csökkentett ellátottságú fiókák számára volt fontosabb, hogy intenzíven vokalizáljanak. A szülők jelenlétében a koldulás és a fióka szükséglete közötti összefüggés eltűnni látszik. Más szóval a fészekalj táplálékellátottsága közelebből érinti a testvéralkut, mint a testvérek közötti kompetíciót.

### 1.5.2 Saját eredmények

Végül – talán kissé szerénytelenül – megemlítem egyelőre nem publikált eredményeinket arról, hogy az indirekt adatok sugallata szerint a

gyöngybagoly infantícid magatartást tanúsít a macskabagoly (*Strix aluco*) fiókáival szemben. A jelenségre akkor figyeltünk fel, amikor a mesterséges költőládákban elpusztult macskabagolyfiókákat találtunk, koponyájuk bazális részén mintegy 1 x 0,5 cm-es sebhellyel. Nem valószínű, hogy ilyen emlős ragadozók okozni tudnának, ezért a két bagolyfaj valamelyikét gyanúsítottuk. Sikerült kimutatnunk, hogy a két faj egyre növekvő kompetíciót folytat a költőládákért, miközben furcsamód a gyöngybagoly fejt ki erősebb kompetitív nyomást a macskabagolyra. Ez támogatja hipotézisünket, miszerint a gyöngybagoly lehet a tettes. Megvizsgáltuk, hogy a fiókapusztulás aránya nagyobb-e abban az esetben, ha a macskabaglyot gyöngybagoly követi a költőládában, mint ha nem. Szignifikáns különbséget találtunk, ami tovább erősítette gyanúunkat. Ezt követően azt a faktort igyekeztünk megtalálni, mely az infantícid kiváltásában a legfontosabb szerepet játssza. A rendelkezésre álló költésbiológiai adatokat elemezve arra az eredményre jutottunk, hogy az infantícidet elkövető és el nem követő párok esetében nem különbözik a kikelt és kirepült fiókák száma, de a lerakott tojások száma az infantícidet elkövető párok esetében alacsonyabb, mint békésebb társaiknál. Ez azt sugallja, hogy kisebb kezdeti befektetéssel azonos szaporodási sikert érnek el, tehát megéri számukra elkövetni a fiókagyilkosságot. Egy másik lényeges különbség, hogy az infantícidet elkövető párok mintegy 30 nappal korábban kezdik a költést. Mint azt kimutattuk, a költés megkezdésének időpontja és a reprodukatív siker közt szoros negatív összefüggés áll fenn, azaz a költést korábban kezdő párok nagyobb sikerre számíthatnak. Mindezek együttesen arra a konklúzióra vezettek, hogy az infantícid jelenség háttérében a költőhelyért folytatott kompetíció áll. Mivel a macskabagoly fiókái még a fészekben vannak akkor,

amikor a gyöngybagoly számára a költés elkezdése optimális lenne, az utóbbi faj elpusztítja az előbbi fiókáit, hogy hozzájusson a költőhelyhez. Kérdés, hogy a jelenséget a mesterséges költőhelyek számának növekedése váltotta-e ki, vagy a természetben is megfigyelhető. Ennek tesztelése a természetes költőhelyek igen csekély száma miatt a gyakorlatban lehetetlen.

## 2. A gyöngybagoly *Tyto alba alba* és *Tyto alba guttata* alfajainak tranzíciós zónája és párosodási rendszere

A fejezet a következő közleményeken alapul:

**MÁTICS, R.** – HOFFMANN, GY. (2002): Location of the transition zone of the Barn Owl subspecies *Tyto alba alba* and *Tyto alba guttata* (Strigiformes: Tytonidae). *Acta Zool. Cracov.* 45: 245-250.

**MÁTICS, R.** – HOFFMANN, GY. – NAGY, T. – ROULIN, A (2002): Random pairing with respect to plumage colouration in Hungarian Barn Owls. *J. Orn.* 143: 493-495.

**MÁTICS, R.** – T. NAGY (2002): Random mating between the barn owl subspecies *Tyto alba alba* and *T. a. guttata* and the location of the hybrid zone. *J. Orn.* 143: 244.

### 2.1 Bevezetés

A gyöngybagolynak a nyugati Palearktiszban 7 alfaját írták le (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, König et al 1999). Ezek közül 3 szigeti endemizmus: a *T. a. gracilirostris* (Hartert 1905) a Kanári szigeteken, a *T. a. schmitzi* (Hartert 1900) Madeirán honos, a *T. a. detorta* (Hartert 1913) pedig a Zöld-foki szigeteken él (státuszát illetően lásd az előző fejezetet). A Mediterráneumban elterjedt, igen világos színezetű *T. a. ernesti* (Kleinschmidt 1901) a *T. a. albával* Spanyolország déli részén keveredik. Vita tárgyát képezi a Közép-Keleten elterjedt *T. a. erlangeri* (Sclater 1921) alfaji státusa. A kontinens nagy részén azonban két alfaj él: a fehér mellű *Tyto alba alba* (Scopoli 1769), (mely Nagy-Britanniában, Spanyolországban, Portugáliában,

Olaszországban és Franciaország egyes részein elterjedt) és a vörös mellű *Tyto alba guttata* (C. L. Brehm 1831) (mely



1. ábra: Az Európában legelterjedtebb *T. a. alba* és *T. a. guttata* fenotípus

Németországban, Lengyelországban, Csehországban, Ukrajnában és Romániában elterjedt) (1. ábra). Utóbbi két alfaj is keveredik egymással és fertilis utódokat hoznak létre (Cramp 1985), melyek természetes hibridek (Arnold 1997). Kevert állományok találhatóak Északkelet-Franciaországban, a Rajna völgyében Németországban, a Benelux államokban, Svájcban és a Balkánon. Magyarországon a vörös mellű a gyakoribb, a fehér mellű első hazai

említése az 1970-es évekből származik (Kalotás-Pintér 1984). Újabb adatok kerültek elő a legutóbbi évekből (Nagy 1998).

Szemponunktól igen fontos definiálni, hogy mit nevezünk alfajnak. Tekintsük ehhez Voous (1950) hipotézisét, mely szerint az említett két alfaj jelenkori elterjedése posztglaciális refúgiumterületekről történő visszaterjedésükkel magyarázható: két ílyet feltételez Délnyugat- illetve Délkelet-Európában. Eszerint a *T. a. alba* a Brit szigeteket Nyugat-Európán keresztül érte el a Délnyugati refúgiumból, míg a *T. a. guttata* az Alpok északi oldala mentén terjeszkedett a La Manche csatornáig a Délkeleti refúgiumból. A kontaktzónákban a vörös mellű elnyomni látszik a fehér mellűt. Jelen munkában az alfajokat kizárólag alsó oldaluk színezete alapján definiáljuk, függetlenül attól, hogy az egyed honnan származik. Magyarország földrajzi fekvéséből következik, hogy része a tranzíciós zónának. Ugyanakkor a zóna pontos elhelyezkedése és kiterjedése nem ismert. Valószínűleg nem egy néhány száz kilométeres, keskeny sáv, mint a kormos varjú (*Corvus corone corone*) és a dolmányos varjú (*Corvus corone cornix*) zónája, hanem annál szélesebb. Ez a két alfaj ugyanis asszortatív párosodási struktúrát mutat (Risch Andersen 1998) (a két alfaj mindegyikét tavaly javasolta faj szintre emelni a BOU, lásd Knox et al. 2002).

Általában elmondható, hogy a prezigotikus izoláció, mely a párosodási preferenciákat is magába foglalja, a hibridizáció redukciójához vezet, térben pedig a hibrid- vagy tranzíciós zóna szűküléséhez. E tekintetben tehát egy széles zóna random párosodásra utal.

Talán megérdemel néhány mondatot a hibrid-, kontakt- és tranzíciós zóna kifejezések használata körüli vita. Hibrid zónának az itt tárgyalt esetet

azért nem tekinthetjük, mert az újabb keletű irodalom csak a fajközi zónákat tekinti hibrid zónáknak. Dr. Andreas Helbig javaslatára vezettem be a tranzíciós zóna kifejezést, mely minden, fenotípusos átmenetekkel rendelkező zóna esetében használható. Ennél némileg tágabban értelmezhető a kontaktzóna kifejezés, amennyiben ott a hibridizáció megléte sem feltétel.

## 2.2 Anyag és módszer

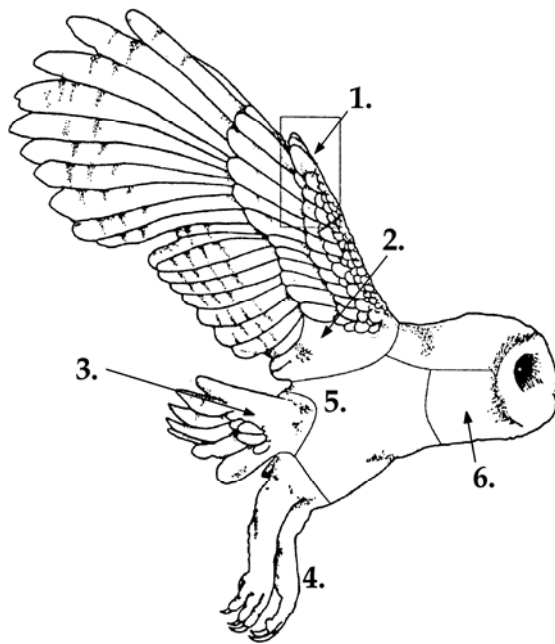
Magyarországon fészkelő gyöngybagoly párok alfaji hovatartozását vagy átmeneti jellegét határoztuk meg 1998-2000 közötti költési szezonokban. A faj szociálisan monogám, azaz a párok a költési szezonban együtt maradnak (Taylor 1994). Bár egyes hímek és tojók poligínek vagy poliandrikusak lehetnek, ez inkább ritka és a jelen vizsgálatot nem érintette.



2. ábra: Hibrid fenotípusú gyöngybagoly

Korábbi (1989-ben kezdődött) vizsgálataink azt mutatták, hogy a színezet igen változatos, például lehet a mell vörös, de a has fehér (2. ábra),

vagy az alsó szárnyfedők fehérek, ám a könyökhajlatban elhelyezkedők vörösek. Ezen tapasztalatok alapján hat testrészt különítettünk el (3. ábra). A testrészek színét három kategóriába soroltuk: fehér (1), átmeneti (2) és vörös (3). Átmeneti besorolást akkor kap az adott testrész, ha mind fehér, mind vörös tollak találhatók rajta. Ezek alapján *alba* alfajhoz tartozó az az egyed, melynek mind a hat testrésze fehér; *guttata*, ha mind a hat vörös és átmeneti, ha legalább egy testrésze átmeneti, vagy vörös és fehér testrészei egyaránt vannak. Az egyes egyedek a hat testrész értékeinek átlaga alapján átlagos színezeti értéket is kaptak. Tudjuk, hogy a gyöngybagoly tollazata az első és második életév között világosabbá válik (Roulin 1999) mind hím, mind tojó egyedek esetében. Fontos kiemelni, hogy nem a vörösből fehérbe történő átmenetről van szó, bár szélsőséges esetben ez is előfordulhat. Szintén ismert, bár ritka jelenség a has és a mell határvonalán található ún. „red ring” eltűnése az egyed korának előrehaladtával. Ezek a jelenségek nem érintették vizsgálatainkat. A tranzíciós zóna minimális szélességének meghatározása céljából az *alba* és az átmeneti fenotípus hazai előfordulásait 10 x 10 km-es UTM térképen rögzítettük. Ehhez a saját adatok mellett az irodalomból ismert előfordulásokat is felhasználtuk.



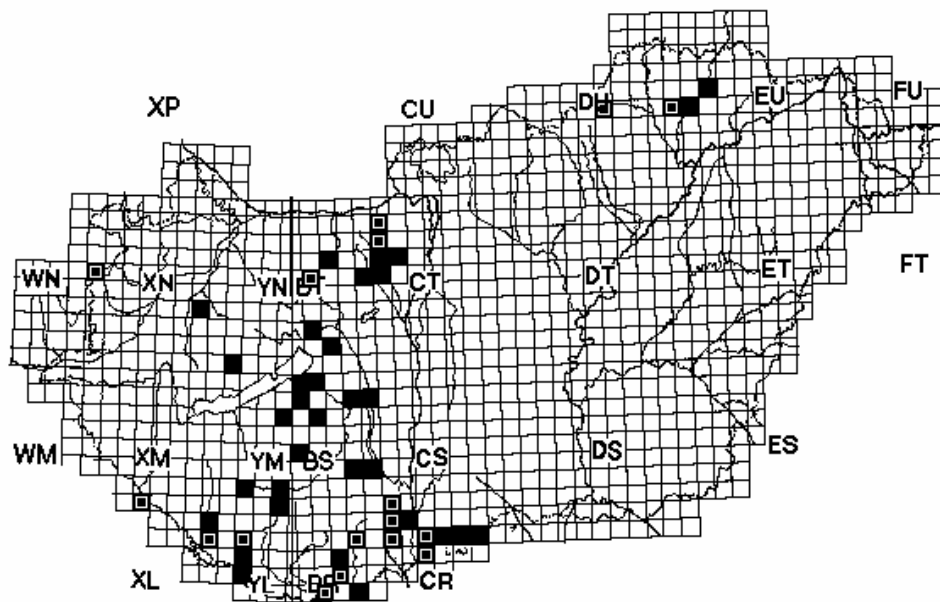
3. ábra: A testtájak felosztása: 1. szárnyhajlat, 2. alsó szárnyfedők, 3. alsó farokfedők, 4. lábak, 5. mell, 6. has

### 2.3 Eredmények

#### Az *alba* és hibrid fenotípusok hazai elterjedése

A Magyarország területének nagy részét felölelő terepi munka során mindkét alfaj képviselőivel és számos átmeneti alakkal talákoztunk. Az *alba* és az átmeneti fenotípusok előfordulásait a 4. ábra mutatja. Ez alapján a tranzíciós zóna legalább 500 km széles. A három éves vizsgálati periódusban 128 egyedet vizsgáltunk meg (1. táblázat). A *guttata* fenotípus több, mint 84%-os aránya megfelel várakozásainknak. Nem találtunk szignifikáns különbséget

az évek között az egyes fenotípusok megoszlását tekintve ( $\chi^2=1,595$ ,  $df=4$ ,  $p>0,7$ ).



4. ábra: A gyöngybagoly *T. a. alba*, *T. a. guttata* és a hibrid fenotípusainak magyarországi előfordulásai a 10x10 km-es UTM hálón (fekete négyzetek: csak *guttata* előfordulás; fehér szegélyű négyzetek: *alba*, hibrid vagy mindkettő előfordulása).

1. táblázat: A fenotípusok megoszlása a vizsgált években.

|               | 1998      | Relatív gyakoriság | 1999      | Relatív gyakoriság | 2000      | Relatív gyakoriság | Össz.      | Relatív gyakoriság |
|---------------|-----------|--------------------|-----------|--------------------|-----------|--------------------|------------|--------------------|
| T. a. alba    | 4         | 0,105              | 4         | 0,059              | 2         | 0,091              | <b>10</b>  | <b>0,0781</b>      |
| Hibrid        | 4         | 0,105              | 5         | 0,073              | 1         | 0,045              | <b>10</b>  | <b>0,0781</b>      |
| T. a. guttata | 30        | 0,790              | 59        | 0,868              | 19        | 0,864              | <b>108</b> | <b>0,8438</b>      |
|               | <b>38</b> | <b>1,00</b>        | <b>68</b> | <b>1,00</b>        | <b>22</b> | <b>1,00</b>        | <b>128</b> |                    |

A tény, hogy a tollzat színében kevés variabilitást találtunk (a legtöbb egyed vörös színű), magyarázhatja, miért nem találtunk szexuális dimorfizmust ( $\chi^2 = 1,4$ ,  $df=2$ ,  $p=0,50$ ; 5. ábra). A tollzat színét tekintve a párosodás random, mert

a párok hím és tojó tagjainak átlagos színezete nem korrelál (Spearman korreláció:  $r_s=0.06$ ,  $n=64$ ,  $p>0.50$ ).



5. ábra: Különböző átlagos színezetű költő hím és tojó gyöngybaglyok gyakoriságai.

## 2.4 Diskusszió

Az irodalmi adatokból tudható, hogy az *alba* fenotípus gyakorisága Európában Nyugat és Dél felé haladva nő. Franciaország közepe táján 74%-ot ér el (Baudvin 1975), Németország délkeleti részén pedig körülbelül 10%-ot (Glutz von Blotzheim Bauer 1980). Magyarország a zóna keleti oldalán található, ahol a *guttata* a gyakoribb, így a kapott eredmények nem meglepők. Abból a tényből, hogy az *alba* és átmeneti fenotípusok az egész ország területén megtalálhatók, arra következtethetünk, hogy a tranzíciós zóna más madárfajok hibrid zónáival összevetve igen széles. Az USA északkeleti részén

a hermit warbler *Dendroica occidentalis* (Townsend 1837) és a Townsend's warbler *Dendroica townsendi* (Townsend 1837) (magyarul talán remete lombjáró ill. Townsend lombjárója) több hibrid zónája közül a legszélesebb kb. 120 km széles (Rohwer & Wood 1998). Egy másik fajközi hibrid zóna, a szirti fogoly *Alectoris graeca* (Meisner 1804) és a vörös fogoly *Alectoris rufa* (L. 1758) között mindössze 15 km-es (Randi & Bernard-Laurent 1999). A madarak közül a legszélesebb ismert hibrid zóna az északi hangászküllőé *Colaptes auratus* (L. 1758) a maga 650 kilométerével a legszélesebb pontján (Moore & Price 1993). Mind a hat ismert észak-amerikai hibrid zóna keskenyebb ennél (Moore 1987, Corbin et al. 1979, Rising 1983, Barrowclough 1980, Kroodsma 1975 és Mack et al. 1986). A kormos- és dolmányos varjú alfaj- (vagy újabban faj-)közi hibrid zónája a legszélesebb pontján 150 km-es (Risch & Andersen 1998). Ezek az (al)fajok asszortatív párosodást mutatnak. A gyöngybagoly a tollazat színére tekintettel nem mutat asszortatív párosodást (Roulin 1999b, Baudvin 1975). Ennek alapvető szerepe van a széles tranzíciós zóna létrejöttében.

Roulin (1999b) vizsgálatai kimutatták, hogy a hímek preferálják az erősebben pettyezett tojókat, ám a preferencia nem áll fenn a másik irányban. A „jó gének”-hipotézisnek megfelelően ez azzal magyarázható, hogy az erősebben pettyezett tojók utódai erősebb immunrendszerrel rendelkeznek és jobban ellenállnak a parazitáknak (Roulin et al. 2000, 2001b). Tojókban nem különbözik a pettyezettség mértéke a *T. a. alba* és *T. a. guttata* között, míg hímekben igen (saját adatok, Roulin személyes közl.). A tollazat színe nem szignalizál parazita-rezisztenciát vagy erősebb immunrendszert (Roulin et al 2001a), de a hímek vörös színe korrelál a magasabb reprodukív sikerrel,

magasabb etetési rátával és nehezebb szívvel. A párosodás mégis random erre a tulajdonságra nézve, melyet az eltérő történeti folyamatok magyarázhatnak: a két alfaj különböző „életmenet (life history) taktikákat” fejlesztett ki és hasonló környezetben detektálható a színezet és reprodukív siker közötti korreláció (Roulin et al. 2001a).

A tollazat színének expressziója genetikai kontroll alatt áll és nem befolyásolják környezeti vagy kondíciófüggő tényezők, mely arra utal, hogy a tollazat színe szelektíven neutrális alfaji genetikai marker (Roulin et al 1998). Az alsóoldal tollazatának színét alfaji hovatarozást jelző kritériumnak véve viszont több tojó tartozna a *T. a. guttata* és több hím a *T. a. alba* alfajhoz. A különböző alfaji hovatarozású pároknak időnként csak *T. a. alba* vagy *T. a. guttata* fenotípusú utódai születnek (személyes tapasztalatok). E problémák megoldásához genetikai vizsgálatok szükségesek, hogy eldönthető legyen: az alsó oldal tollazatának színe alkalmas-e az alfaji hovatarozás eldöntésére. Feltehető továbbá, hogy a szülői fenotípus preferenciája fontos szerepet játszik az alfaji jellegek megőrzésében. Ez több madárfajra is jellemző, például az északi hangásküllőre (Moore 1995). Ebben az esetben nem-random párosodás várható, mert az utódok valamely szülői fenotípushoz hasonló párt választanak. Legalább három hipotézis magyarázhatja az asszortatív vagy disszortatív párosodás hiányát. Egyrészt: egy adott tollazatszínnel rendelkező példány nem preferálja a hasonló vagy ellentétes színű partnereket. Másrészt: a hasonló (vagy ellentétes) színezetű példányok nem szükségszerűen élnek azonos környezetben, mely növelné közös költésük valószínűségét. Harmadrészt: még ha a magyar gyöngybaglyok hasonló színezetű egyedekkel állnának is párba (asszortatív párosodás), random párosodás történik, mert a fehér színű egyedek

olyan ritkák (a költőpárok száma Magyarországon 500-1000, Magyar et al. 1998; nem publikált saját eredmények), hogy a világos színezetű egyedek számára az együttes költés valószínűsége igen alacsony. A világos és átmeneti színű egyedek gyakoriságára tekintettel (kb. 15 % mindkét ivarban, ábra) minden 600-1200 km<sup>2</sup>-re esne egy egyed mindkét ivarból. Adataink megerősítik a tényt, hogy az eddig vizsgált három európai gyöngybagoly populációban (Franciaország: Baudvin 1975; Svájc: Roulin 1999; Magyarország: jelen vizsgálat) a tollazat színét tekintve a párosodás nem tér el a véletlenszerűtől.

### 3. A magyarországi gyöngybaglyok (*Tyto alba*) szétterjedési irányai: génáramlás és barrierek

A fejezet a következő közleményen alapul:

**MÁTICS, R.** (2003): Direction of movements in Hungarian Barn Owls (*Tyto alba*): gene flow and barriers. *Diversity and Distributions* 9 (4): 261-268.

#### 3.1 Bevezetés

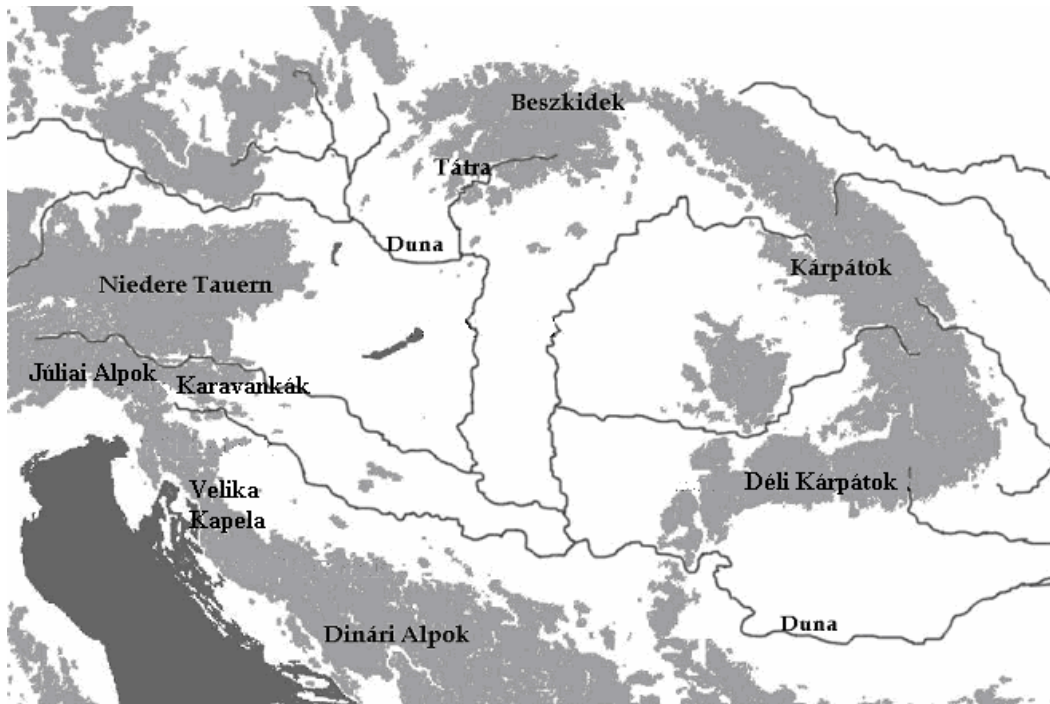
Ha a korábban már vázolt, Voous (1950) által javasolt scenárió korrekt, akkor migrációt várunk mindkét refúgiumból a tranzíciós zóna irányába. Ugyanakkor egy ellentétes mozgást is várhatunk a kontinens középső területeiről a két refúgiumterület felé, feltéve, hogy a Voous által leírt folyamat nem állt meg, hanem ma is zajlik. Bairlein (1985) azt találta, hogy a Rajna völgyében gyűrűzött példányokat a folyó mentén fogták vissza és ez igaz két másik folyóra, a Neckarra és a Majnára is. Erre tekintettel a Kárpát-medencéből illetve abba az egyetlen ki- ill. bejárat ÉNy ill. DK irányába, a Duna völgyén keresztül vezet. Mivel Magyarország a zóna keleti oldalán található, várható, hogy az itt született, főként vörös fenotípusú gyöngybaglyok ÉNy irányába mozognak (migráció a tranzíciós zónába). Másrészt a Magyarországra bevándorló madarak É-ÉNy irányából (migráció a tranzíciós zónából) és Délről érkeznek (migráció a DK-európai refúgiumból Magyarországon keresztül a tranzíciós zónába).

Analizáltam a Magyarországon gyűrűzött gyöngybaglyok mozgási irányait. Más országok adataival együtt ez megerősítheti vagy cáfolhatja Voous (1950) hipotézisét. Összevettem az emigráns és immigráns egyed arányait több ország adataival, hogy fény derüljön a két tárgyalt fenotípus közötti génáramlás mértékére. Hipotézisem szerint az alfajok keveredése a mai napig tart, jelentékeny génáramlás történik és szinte a teljes európai area a tranzíciós zóna része lett.

### 3.2 Anyag és Módszer

#### Vizsgálati terület

A vizsgált terület keletre fekszik az Alpok legközelebbi részeitől (Niedere Tauern, Karawankák és Júliai Alpok). A hegység ezen részei a Dinári Alpokban, a Transzszilvániai Alpokban és a Kárpátokban folytatódnak, majd a Beszkidekben és a Tátrában végződnek (6. ábra). Ezeknek az összefüggő hegységeknek a tengerszint feletti magassága 500 és 2000 méter között van. A gyöngybagoly ritkán költ 600 m felett, a legmagasabb észlelt költés 1020 méteren történt (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980). Vannak adatok az Alpok átlépésére is (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980; saját adatok), de ez a jelenség ritka.



6. ábra: A vizsgált terület térképe (© BiOTA).

#### Adatkezelés és statisztika

A Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület (BirdLife Hungary) 1911 és 2001 közötti (91 év) visszafogási adatait használtam. A gyűrűzési adatbázisból a „gyűrűzés helye és ideje”, „ivar” és „kor”, míg a visszafogási adatbázisból ezek mellett a „megkerülés körülményei”, „távolság”, „irány” és „gyűrűzés óta eltelt idő” adatokat használtam fel. Az ivarokat külön kezeltem. Kor alapján elsőéves és idősebb madarakra osztottam a példányokat. Az elsőéves madarakat korai és késői kirepülőkre osztottam. Ha a gyűrűzés július végéig történt, akkor korai, ha később, akkor késői kirepülőről van szó (Bairlein, 1985). Az adatokat filtráltam a megkerülés körülményei alapján, például ha a megkerülés autóval vagy vonattal történő ütközés miatt történt, akkor sem az irány, sem a távolságot nem vettem figyelembe, mert a tetemet jelentékeny távolságra és a vizsgálat szempontjából

nem releváns irányba szállíthatja a jármű (Taylor, 1994). A fokokban megadott irányokat megfeleltettem az égtájaknak oly módon, hogy minden égtájnak egy 45° széles osztály felelt meg (É: 0°-22° és 338°-360°; ÉK: 23°-67°; K: 68°-112°; DK: 113°-157°; D: 158°-202°; DNy: 203°-247°; Ny: 248°-292°; ÉNy: 293°-337°). A Magyarországon visszafogott, de nem itt gyűrűzött példányok adatait invertáltam, hogy azt fejezzék ki, honnan érkezett a madár, ne azt, hogy milyen irányba mozdult el. A statisztikai analízist az említett nyolcosztályos elrendezésben végeztem el:  $\chi^2$ -próbát alkalmaztam a random eloszlástól való eltérés tesztelésére és  $\chi^2$  homogenitás tesztet, hogy kimutassam a különböző kategóriák (kor, ivar stb.) közötti különbségeket (így  $df = 7$  minden esetben) (Zar, 1996). Annak tesztelésére, hogy a Magyarországról ki- vagy az ide bevándorló egyedek aránya a nagyobb, kétvégű Fisher's exact tesztet használtam, majd az adatok nem független volta miatt Bonferroni-kiigazítással éltem (Zar, 1996). A gyűrűzési adatok hozzáférhetőségétől függően összevettem a megkerülések számát a kezdetektől a legutolsó hozzáférhető évig (Svájc: 1924-1999, korábbi Jugoszlávia tagállamai: 1910-1998 és Németország: 1909-2000), vagy csak a hozzáférhető években (1990-2000 a korábbi Csehszlovákia, 1992-1999 Ausztria, 1990-1998 Lengyelország és 1975-1998 Olaszország esetében). Mivel a faj egyedeinek várható élettartama 2,1 - 2,3 év között változik (Schifferli 1957, Stewart 1952), ezek a rövidebb periódusok nem érintették a statisztika „erejét”. A következő gyűrűzőközpontok adatait használtam: Sempach (Svájc), Zágráb (Horvátország), Belgrád (Jugoszlávia), Hiddensee, Helgoland és Radolfzell (Németország), Prága (Csehország és Szlovákia), Gdansk (Lengyelország) és Bologna (Olaszország). Azon országok esetében, ahol több gyűrűzőközpont

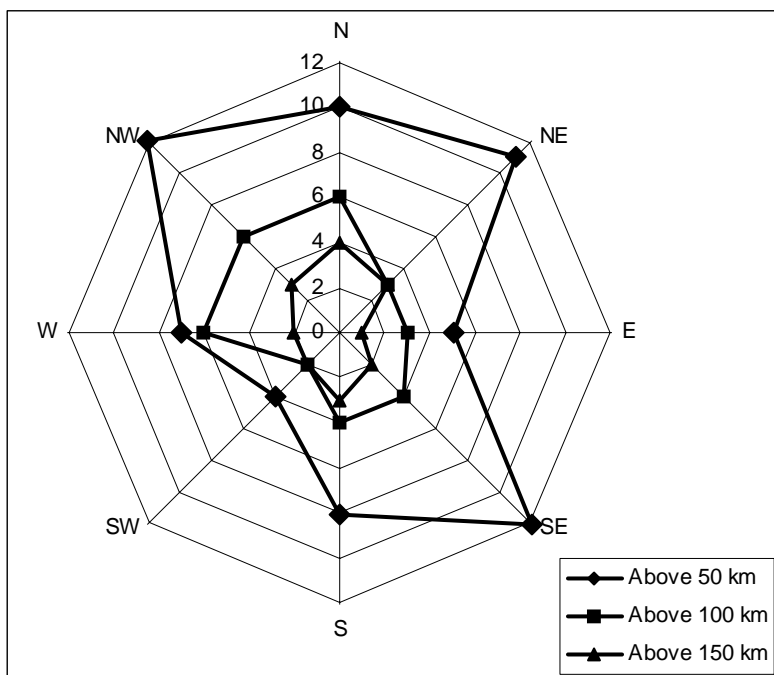
adatai is hozzáférhetőek, együtt kezeltem az adatokat (Németország), hasonlóan a korábbi Jugoszlávia és Csehszlovákia adataihoz. Nagy sajnálatomra Ukrajna és Románia adatai beszerezhetetlenek.

### 3.3 Eredmények

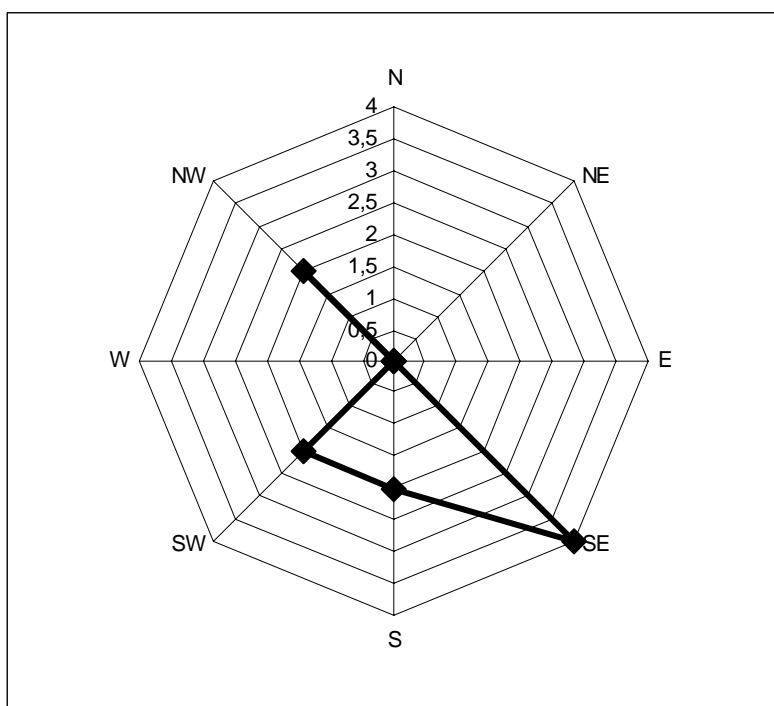
Összesen 561 Magyarországot érintő visszafogás ismert, melyből 511 (91,09%) Magyarországon gyűrűzött, 35 (6,24%) más országokban gyűrűzött és 15 (2,67%) 1919 előtt, a néhai Magyar Királyság területén (ma Ausztria, Horvátország, Jugoszlávia, Szlovákia, Románia és Ukrajna) gyűrűzött példány.

#### Emigráció

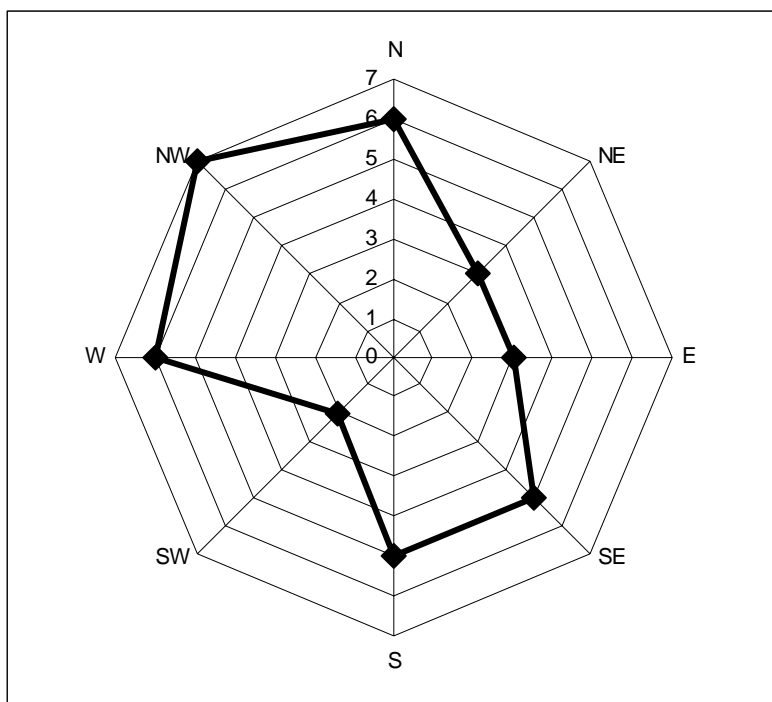
A fiókaként és kirepülőként Magyarországon gyűrűzött egyedek random irányokba mozogtak ( $n=198$ ,  $\chi^2 = 5,92$ , NS). Ha csak az 50, 100 vagy 150 km feletti mozgásokat tekintjük, akkor sem változik az eredmény (50 km felett:  $n=70$ ,  $\chi^2 = 7,71$ , NS; 100 km felett:  $n=34$ ,  $\chi^2 = 4,11$ , NS és 150 km felett:  $n=20$ ,  $\chi^2 = 2,4$ , NS) (7. ábra). Nem találtam különbséget a korai és kései kirepülők mozgási irányai között ( $n_1=157$ ,  $n_2=61$ ,  $\chi^2=4,93$ , NS). A Magyarországon idős korban jelölt madarak főként D-DNy-i irányba mozogtak ( $n=52$ ,  $\chi^2=9,11$ , NS). Ha csak az 50 km feletti mozgásokat tekintjük, akkor a tendencia ÉNy-DK-ire változik ( $n=10$ ,  $\chi^2=12,4$ ,  $p<0,1$ ) (8. ábra). A hosszabb mozgások iránya azonos mintázatot mutat az idősek és fiatalok esetében.



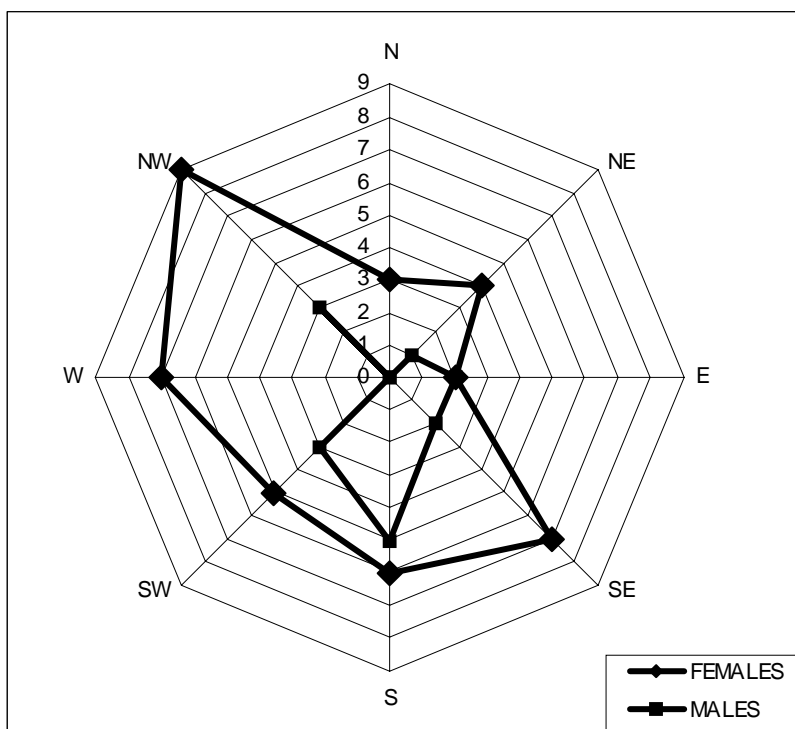
7. ábra: Magyarországon fiatalként gyűrűzött, több, mint 50, 100 ill. 150 km-t megtevő gyöngybaglyok elmozdulási irányjai.



8. ábra: Magyarországon adultként gyűrűzött, több, mint 50 km-t megtevő gyöngybaglyok elmozdulási irányjai.



9. ábra: Magyarországon gyűrűzött, több, mint 50 km-t megtevő gyöngybaglyok elmozdulási irányjai tekintet nélkül ivarra és korra.

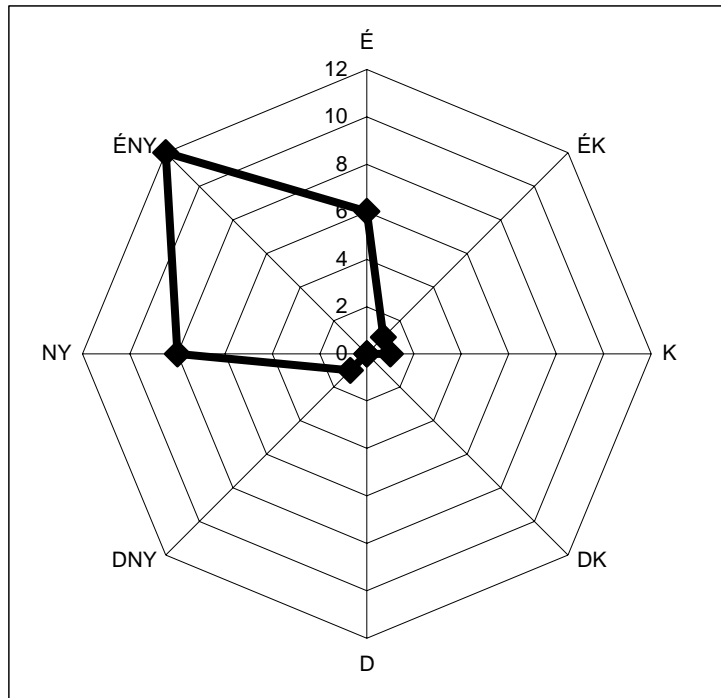


10. ábra: Magyarországon gyűrűzött hím és tojó gyöngybaglyok elmozdulási irányjai tekintet nélkül a korra.

Minden egyedet bevonva, tekintet nélkül ivarra vagy korra, az 50 km-t meghaladó mozgások nem mutattak kitüntetett irányt ( $n=82$ ,  $\chi^2=10,57$ , NS). Ugyanez igaz a 100 km-t meghaladó mozgásokra is ( $n=37$ ,  $\chi^2=4,73$ , NS), bár a legtöbb egyed ÉNy-DK-i irányokba mozog (9. ábra). A tojó gyöngybaglyok ismét ÉNy-DK-i irányba mozogtak ( $n=43$ ,  $\chi^2=7,05$ , NS), míg a hímek déli és északnyugati irányokba ( $n=16$ ,  $\chi^2=10$ , NS) (10. ábra). Nem volt különbség az ivarok mozgási irányai között ( $n_1=43$ ,  $n_2=16$ ,  $\chi^2=7,35$ , NS).

### Immigráció

A fiatal korban Magyarországon kívül gyűrűzött gyöngybaglyok nyugati-északnyugati-északi irányból érkeztek hozzánk ( $n=26$ ,  $\chi^2=48,88$ ,  $p<0,001$ ). Az idősként jelöltek nyugati-északnyugati irányból érkeztek. Még egy, a korábbi Jugoszláviában (ma Horvátország) jelölt és Magyarországon visszafogott példány is keleti irányba mozdult el, azaz nyugatról érkezett. A Magyarországon megfogott, 50 km-nél távolabbról érkező példányok északnyugati irányokból jöttek ( $n=29$ ,  $\chi^2=39,14$ ,  $p<0,001$ ) (11. ábra) és ugyanez a mintázat mutatható ki a 100 km feletti mozgások esetében is ( $n=21$ ,  $\chi^2=37,28$ ,  $p<0,001$ ).



11. ábra: Külföldön gyűrűzött, Magyarországon visszafogott, 50 km-nél többet megtevő gyöngybaglyok invertált elmozdulási irányjai.

#### Génáramlás

Legalább két olyan eset ismert, amikor az immigráns fiatal gyöngybaglyok később eredményesen költöttek Magyarországon: egy Nová Vieska-ban (Szlovákia) 1984-ben gyűrűzött és Siójuton 1987-ben visszafogott példány (Kalotás Zs. pers. comm.) valamint egy Clodra-ban (Németország) 1991-ben gyűrűzött és Tökön 1992-ben visszafogott példány (P. Polovitzer pers. comm.). Az összesített adatsor Magyarország tekintetében magasabb emigrációt, mint immigrációt mutat (2. táblázat). A génáramlás mértékét valószínűleg alábecslik a 2. táblázatban található arányok, mert a visszafogási valószínűségek országon belül régióként, valamint országok között is jelentősen eltérhetnek.

2. táblázat.: A gyűrűzött és visszafogott gyöngybaglyok arányainak összevetése a megadott országok és Magyarország között ( $n^1$ : a gyűrűzött egyedek száma az adott országban az adott periódusban;  $n^2$ : ugyanez Magyarországon;  $vf^1$ : Magyarországon visszafogott gyöngybaglyok száma  $n^1$  -ből;  $vf^2$ : az adott országban visszafogott gyöngybaglyok száma  $n^2$  -ből; félkövér = szignifikáns különbség a Bonferroni-igazítást követően, melynél a szignifikancia határértéke 0,0071).

| Ország                            | $n^1$   | $vf^1$ | $n^2$ | $vf^2$ | p (Fisher's exact test)    |
|-----------------------------------|---------|--------|-------|--------|----------------------------|
| Ausztria (1992-1999)              | 327     | 3      | 4359  | 2      | <b>0,0031</b>              |
| Svájc (1924-1999)                 | 20 231  | 4      | 7697  | 0      | 0,5809                     |
| Németország (1909-2000)           | 98 557  | 8      | 9061  | 2      | 0,2035                     |
| Korábbi Jugoszlávia (1910-1998)   | 363     | 1      | 9061  | 12     | 0,4005                     |
| Lengyelország (1990-1998)         | 181     | 0      | 3696  | 1      | 1                          |
| Olaszország (1975-1998)           | 797     | 0      | 5657  | 1      | 1                          |
| Korábbi Csehszlovákia (1990-2000) | 3545    | 2      | 6392  | 8      | 0,5105                     |
|                                   |         |        |       |        |                            |
| Összesen                          | 124 001 | 18     | 9061  | 26     | <b>&lt;10<sup>-8</sup></b> |

A be- és kivándorló baglyok arányai nem különböznek Magyarország és Németország, Svájc, Lengyelország, Olaszország, valamint a korábbi Jugoszlávia és Csehszlovákia összevetésében. A gyöngybaglyok nagyobb arányban vándorolnak be Ausztriából, mint Magyarországról Ausztriába (2. táblázat), bár minden egyed a földrajzi értelemben vett Kárpát-medencéből származik. Az elmozdulásokat a 12. és 13. ábra tartalmazza.

### 3.4 Diszkusszió

Az eredményekből a következő konklúziókat vonhatjuk le: 1) minden külföldön gyűrűzött gyöngybagoly, melyet Magyarországon fogtak vissza, É-ÉNy-Ny-i irányból érkezett; 2) a Magyarországról történő kivándorlásnak

nincs preferált iránya; 3) a vándorlási irányok nem ivarfüggők; 4) Magyarországon a korai vagy kései kirepülés nem befolyásolja a mozgás irányát; 5) az immigránsok leírt költései bizonyítják, hogy génáramlás történik; 6) az összes adatból kirajzolódó trend magasabb ki- mint bevándorlást mutat és 7) Ausztriából magasabb a bevándorlás, azaz a trend fordítottja az előző pontban említettnek.

Az európai gyöngybagoly populációk mozgási irányával foglalkozó írások szerint azok alapvetően rezidensek és főként a fiatal madarak terjednek szét random irányokba (Cramp 1985, Glutz von Blotzheim & Bauer, 1980). Ez különösen igaz a Brit populációra, valószínűleg areális limitáció miatt (Bunn et al. 1982, Taylor 1994). Nyugat-Európában a szétterjedés déli és nyugati tendenciáit írták le Németországból (Sauter 1956, Schönfeld 1974, Bairlein 1985), Hollandiából (de Jong 1983), Franciaországból (Baudvin 1986) és Svájcban (Juillard & Beuret 1983). A spanyol adatok azt mutatják, hogy az ott visszafogott, fiatal korban jelölt egyedek 43,7 %-a az országon kívülről érkezett, Franciaországból, Németországból, Svájcban, Belgiumból és Hollandiából (Martínez & López 1995). Mindezen adatok azt sugallják, hogy Közép-Nyugat-Európa kevert populációi, melyek a vörös alfajhoz állnak közelebb fenotipikusan, DNy-Európába nyomulnak be, ahol a fehér mellű fenotípus a gyakoribb (migráció a DNy-i refúgiumba a tranzíciós zónából).

A jelen vizsgálatban talált általános trend nagyobb arányú ki- mint bevándorlást mutat. Ez lehet annak következménye, hogy a Magyarországtól

nyugatra elterülő területeken intenzívebb a mezőgazdasági művelés és a fészkelőhelyek száma is kisebb. A hipotézis, miszerint a baglyok olyan területek irányába mozognak, ahol a *T. a. guttata* gyakorisága kisebb, mint Magyarországon (migráció a DK-i refúgiumból a tranzíciós zónába), nem erősíthető meg a mozgási irányok alapján, de támogatja az emigráció irányába eltolt génáramlás. A jelen vizsgálat eredményei nem szignifikáns (alacsony szignifikancia egy esetben: idősök 50 km feletti mozgásai) ÉNy-DK-i tendenciákat mutatnak, mely lehet az említett földrajzi barrierek következménye. Ezek az eredmények megfelelnek Voousnak (1950) a DK Európai refúgiumból történő expanziót leíró hipotézisének, pontosabban annak továbbgondolt variánsának.

A bevándorló gyöngybaglyok szignifikáns É-ÉNy-Ny-i mozgási mintázata megerősíti az előbbieket (migráció a tranzíciós zónából a DK Európai refúgiumba). Svájcban leírtak egy kirepülést követő, az Alpok északi oldala mentén történő, északkeleti irányú vándorlást (Glutz & Schwarzenbach 1979), mely jól mutatja, hogy Nyugat-Közép-Európában is előfordul a migráció ilyen ellentétes iránya. Ezek az adatok megfelelnek a DNy Európai refúgiumból történő expanzióknak (Voous 1950), illetve a hipotézis továbbgondolt variánsának.

Az Ausztria vonatkozásában tapasztalt immigráció irányába eltolt génáramlás a habitat ottani gyenge minőségével magyarázható: az osztrák az egyik legkisebb populáció Európában (50 pár alatt), melynek nagy része az

ország DK-i részén költ (Snow & Perrins 1998). Az összes visszafogott madár ebből a régióból származott, így ezeket a Kárpát-medencén belüli mozgásként foghatjuk fel. Érdekes, hogy a Magyarországtól délre fekvő országok csak igen ritkán jelennek meg a visszafogási adatbázisban (1 adat). Ez talán annak tudható be, hogy ott a gyűrűzési aktivitás alacsony.

A *T. a. guttata* fenotípus nem került elő a Brit szigeteken. A *T. a. alba* fenotípus jelenleg stabil az európai elterjedési terület nyugati szélén és keveredik a *T. a. ernesti*-vel Spanyolország déli részén (König et al. 1999). *T. a. guttata* egyedek is elérik Spanyolországot a Pireneusokon keresztül (Martínez & López 1995, J. L. Tella, in litt.). A rendelkezésre álló legkeletibb adatok alapján a *T. a. guttata* már keveredett a *T. a. alba*-val ÉK Lengyelországban, Magyarország teljes területén és Románia középső részein (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980, Mátics & Hoffmann. 2002, T. Sike, in litt.). A *guttata* fenotípus időnként átlépi az Alpokat és költ a Po alföldjén ÉK Olaszországban (S. Tenan, in litt.). A tény, hogy a *T. a. guttata* jelen van az elterjedési terület keleti oldalán, talán abból fakad, hogy genetikusan dominál a másik fenotípus felett - mint azt Glutz von Blotzheim & Bauer (1980) felveti – valamint az immigráns *alba* egyedek relatív alacsony számából.

Mindezen eredményekből és a random párosodás tényéből az következik, hogy a két alfaj az európai elterjedési terület nagy részén már kevert populációkban van jelen. Egyre szélesedő tranzíciós zónát hoznak létre,

melyből végül mindkét alfaj eltűnik, hogy egy fenotipikusan igen változatos fajt hozzanak létre.

#### 4. Genetikai (RAPD) alapú ivari és területi differenciálódás a gyöngybagoly *Tyto alba Scop. 1769.* két európai populációjában

A fejezet a következő közleményen alapul:

**MÁTICS, R.** – HOFFMANN, GY. – ROULIN, A. (2003): Partitioning of the genetic variability in European populations of the barn owl (*Tyto alba*). *J. Orn.* 144: 242.

##### 4.1 Bevezetés

A fajok különböznek egymástól a genetikai diverzitás megoszlását tekintve. Ennek mintázata kapcsolatban áll a párzási szisztémával, a life-history paraméterekkel, biogeográfiai történettel etc. A madárfajok többségénél a tojók nagyobb távolságokra vándorolnak, mint a hímek (Greenwood 1980). A gyöngybagoly esetében is tojó irányba van eltolva a szétterjedés (Taylor 1994). Ebből következően egy populáción belül a hímek egymáshoz genetikai szempontból hasonlóbba kell, hogy legyenek, mint a tojók, mint azt black-billed magpie esetében kimutatták (Wang & Trost 2001). Ennek minden populációra igaznak kellene lennie, mivel a faj általános tulajdonságából következik. Másrészt, minél közelebb van egy adott populációban az alfajok megoszlása az 50:50 arányhoz, az annál variabilisebb, mert az alfajok genetikai konstitúciója különböző (Arnold 1997, Harrison 1993).

A gyöngybagoly genomja gyakorlatilag ismeretlen, csak egyes gyakran használt szekvenciák állnak rendelkezésre, mint például a mitochondriumból a citokróm-b, egyes rRNS gének, citokróm oxidáz vagy a nukleáris genomból a béta fibrinogén egyik intronja vagy egy prion protein prekursor. Ennek megfelelően olyan módszert kellett választanunk, melynek alkalmazásához nem szükségesek előzetes ismeretek, de mégis leképezi a teljes genomot. Az RAPD markerek ismeretlen DNS szekvenciák rövid, random oligonukleotid primerek segítségével történő amplifikációján alapulnak. Valószínű, hogy az RAPD a teljes genom variabilitását képezi le (Hwang et al. 2001). A populációk elkülönülésére azért érzékeny a módszer, mert detektálja a nem kódoló, repetitív szekvenciákat, melyek gyorsan evolválhatnak (Plomion et al. 1995). Ezért alkalmas vad populációkon belüli és populációk közötti variabilitás (e.g. Haig et al. 1994, Horn et al. 1996) valamint populáción belüli szexuális differenciálódás mérésére (Wang & Trost 2001). Madarak esetében főként szigeti elterjedésű fajokat (Zwartjes 1999) vagy fragmentált habitatokban élőket (Bouzat 2001) vizsgáltak, de a rendszer a maga korlátai között más célokra is alkalmas: ivarmeghatározásra (Park et al 1997), vadon élő és fogságban tartott populációk összevetésére (Bagliacca et al 1997), hibridek detektálására (Negro et al. 2001) stb. A fajon belüli genetikai variabilitás mértékéről és annak populáción belüli és populációk közötti megoszlásáról szerzett információk segíthetik a védelem megtervezését is (Hwang et al. 2001).

Célunk az volt, hogy kimutassuk a magasabb hím filopátia genetikai következményeit és kvantifikáljuk azokat, ha jelen vannak. Mivel a faj alapvetően rezidens (nem vonul) és szociális monogámia jellemző a párzási rendszerre, más fajokkal összevetve a populációk között relatíve magas genetikai tagoltságot vártunk. A génáramlás kvantifikálása szintén fontos adatokat hozhat, mert rávilágíthat arra, hogy a faj mikroevolúciójában mely evolúciós ágensek játszanak szerepet. E jelenségek kimutatására ill. kvantifikálására egy magyar és egy svájci populációt vizsgáltunk, melyekben az egyedek fenotipikus eloszlása azt mutatja, hogy az introgresszió mértéke különböző (Mátics et al. 2002, Roulin et al. 2001a).



14. ábra: A vizsgált populációk földrajzi elhelyezkedése

## 4.2 Anyag és módszer

*Vizsgálati terület:* A két vizsgált populáció Magyarországon (47° 02' N, 17° 33' E és 45° 50' N 18° 29' E között) és Svájcban (46° 56' N 7° 03' E és 46° 44' N 6° 41' E között)(14. ábra) található. A svájci vizsgálati terület a faj európai areájának közepén helyezkedik el 500 és 1000 méter közötti tengerszint feletti magasságban, míg a magyar az elterjedési határ széléhez közel, 50 és 500 méter közötti tengerszint feletti magasságban. A felnőtt, költő gyöngybaglyokat 1998 májusa és augusztusa között fogtuk be.

*Mintavétel:* Vérmintákat gyűjtöttünk költő gyöngybaglyoktól 1998-ban. Etanolba mártott vattával megtisztítottuk a bőrt azon pont fölött, ahol a brachiális véna a könyökhajlatot keresztezi. Inzulinos fecskendő (0,4 mm átmérő) segítségével 100 - 500 µl vért vettünk le steril 1,5 ml-es Eppendorf-csövekbe. Ezeket jégbe tettük a terepen, a laborban pedig -20°C-on tartottuk DNS-izolálásig. A vérvételt követően a baglyokat néhány percreg kézben tartottuk, majd elengedtük. A módszer nem okozott semmilyen észrevehető hátrányt a pácienseknek.

*DNS extrakció:* A standard fenol-kloroform-izoamil-alkohol módszert használtuk (Sambrook et al. 1989). 50 µl vért 200 µl PBS pufferben szuszpendáltunk majd centrifugáltuk. Az üledéket extrakciós pufferben vettük fel, mely 20 µg/µl RNÁzt tartalmazott, majd inkubáltunk 37 °C-on 1 óráig.

Ezután Proteináz K-t adtunk az elegyhez úgy, hogy a végkoncentráció 100 µg/µl legyen és inkubáltunk 50 °C-on 3 óráig. A mintákat három alkalommal extraháltuk azonos térfogatú fenollal, majd kicsaptuk a DNS-t 0,5 térfogat 4 M ammónium-acetáttal + 2 térfogat 96%-os etanollal. A DNS-t 70%-os etanollal mostuk és felvettük 100-200 µl steril tridesztvízben. Az izolált DNS koncentrációját GeneQuant segítségével mértük.

*RAPD PCR procedúra:* Azon optimális koncentráció megtalálása érdekében, melynél a reakciók a legkonzisztensebb és legtisztább eredményeket adják, a DNS-t 10-80 ng/µl-es tartományban (felező) hígítottuk. Ha megtaláltuk az optimális koncentrációt, akkor a továbbiakban ezt tekintettük „működő”-nek és minden további RAPD reakcióban ezt használtuk. Egy reakcióba 20ng DNS-t vittünk be és 25 µl végtérfogattal dolgoztunk. Az MJ Research Minicyclerét (PTC-150) használtuk, az alkalmazott ciklus: 1x 94°C 2'30; 35°C 1'00; 72°C 2'00 majd 35x 94°C 0'40; 35°C 0'40; 72°C 1'00. A keletkezett termékeket 2%-os, etidium-bromidot tartalmazó agaróz gélen választottuk el. Ezt követően UV-fényben láthatóvá tettük és fotóztuk őket. Összesen 21 primert teszteltünk, melyek közül a 7 legvariabilisebbet választottuk ki további analízisre.

*Számolás és adatfeldolgozás:* Minden gélfotót a RAPD-sávok jelenléte vagy hiánya alapján számoltunk le. Az egyedek páronkénti, euklidészi genetikai távolságai alapján távolsági mátrixot hoztunk létre (Huff et al., 1993) a jelenlét-hiány jellegű adatokból a RAPDistance programmal (Armstrong et

al., 1994). A program a RAPD adatokból 18 féle genetikai távolságot képes számítani. A variancia komponenseinek populáción belüli és populációk közötti részeit az euklidészi mátrixból becsültük az AMOVA (version 1.55) (Analysis of Molecular Variance, Excoffier et al., 1992) segítségével. A RAPDistance kimeneti adatai alkalmasak arra, hogy az AMOVA bemeneti adataiként szolgáljanak. Ez utóbbi program a teljes minta varianciájának megoszlását számítja, maximum három hierarchiaszinten. Másként fogalmazva: megadja, hogy a teljes variabilitás mekkora százalékáért felelősek az ivarok, populációk, fenotípusok stb. között, illetve azokon belül meglévő különbségek. Ezen kívül becsli a fixációs koefficienseket (a Wright-féle  $F_{ST}$  becslője a  $\Phi_{ST}$ ) úgy, hogy az eltérő RAPD mintázatokat különböző haplotípusoknak tekinti. A szignifikanciateszteléshez a permutációk számát 1000-re állítottuk be. Ahol a  $\Phi_{ST}$  értékek szignifikánsan különböztek nullától, ott a generációra eső migráns egyedszámokat is becsültük a  $Nm=0,25((1/\Phi_{ST})-1)$  (Wright 1951) formulával. Ez a génáramlás mértékéről ad tájékoztatást. Az AMOVA varianciakomponenseit használtuk a populáción belüli és populációk közötti genetikai diverzitás becslésére. Mivel a genetikai távolság-értékek nem független adatpontok, jackknife analízist is végeztünk a populációk és ivarok közötti különbségek kimutatására (Shao & Tu 1995). A módszer lényege, hogy a teljes adatsorból (mely jelen esetben egy távolsági félmátrix) egy-egy egyedet elhagyva újraszámítja az átlagot, majd az n számú (n-1 egyedből

számolt) átlag alapján végzi a konfidenciaintervallumok meghatározását. Ehhez Nei & Li (1979) genetikai távolságokat használtunk.

#### 4.3 Eredmények

Az összesen 7 primerrel történő amplifikáció 106 reprodukálható sávot adott a két populációban (15,1 sáv/primer átlagban). Magyarországon ezek közül 80 volt jelen és közülük 5 invariáns volt. Svájcban 104 sáv volt megfigyelhető, melyek között nem volt invariáns. A sávok 5,7%-a volt singleton.

Mind Magyarországon, mind Svájcban a Nei-Li genetikai távolságok jackknife átlagai tojók esetében magasabbak voltak, mint hímeknél (3. táblázat). Sem a 95%-os, sem a 99%-os konfidenciaintervallumok nem fedtek át. A svájci populáció magasabb jackknife átlagot mutatott a magyarnál. Ez esetben sem fedtek át sem a 95%-os, sem a 99%-os konfidenciaintervallumok (3. táblázat). Az AMOVA 7,04 % differenciálódást mutatott a nemek között a teljes mintával. A magyar populáció hasonló értéket adott (7,24%), míg a svájci magasabbat (14,24%) (4. táblázat). Az országok közötti differenciálódás 20,6% (5. táblázat), ebből a magyar és svájci populáció közötti migráns egyedszám becslése 0,9636 egyed/generáció. A páronkénti  $\Phi_{ST}$  értékek (6. táblázat) egyrészt visszaadták a szexuális elrendezésű AMOVA értékeit (jelölve a 6. táblázatban), másrészt megmutatták, hogy a hímek

differentiálódása populációk között nagyobb (0,3226), mint a tojóké (0,1980).

Ezekből következik a hímek 0,525 migráns egyed /generáció és a tojók 1,013 migráns egyed/generáció mennyiségű génáramlása.

3. táblázat: A Nei-Li genetikai távolságok értékei az egyedek között a megadott csoportokban. Átlag, SE és CI a jackknife módszerrel becsülve.

|           | átlag $\pm$ SE      | 95 % CI         | 99 % CI         | N  |
|-----------|---------------------|-----------------|-----------------|----|
| H tojók   | 0,3577 $\pm$ 0,0061 | 0,3457 - 0,3697 | 0,3419 - 0,3735 | 13 |
| H hímek   | 0,2606 $\pm$ 0,0100 | 0,2410 - 0,2803 | 0,2348 - 0,2865 | 7  |
| CH tojók  | 0,5008 $\pm$ 0,0207 | 0,4601 - 0,5414 | 0,4473 - 0,5542 | 17 |
| CH hímek  | 0,3680 $\pm$ 0,0099 | 0,3485 - 0,3874 | 0,3424 - 0,3936 | 15 |
| H összes  | 0,3376 $\pm$ 0,0035 | 0,3308 - 0,3444 | 0,3287 - 0,3465 | 20 |
| CH összes | 0,4710 $\pm$ 0,0080 | 0,4554 - 0,4867 | 0,4505 - 0,4916 | 32 |

4. táblázat: Az ivari elrendezésű AMOVA eredményei. (\* nemparametrikus randomizációs teszt 1000 permutációval)

|                                      | df | SS     | MS    | Variancia-komponens | $\Phi_{ST}$ | P*     |
|--------------------------------------|----|--------|-------|---------------------|-------------|--------|
| Magyarország                         |    |        |       |                     |             |        |
| Ivarok között                        | 1  | 21,15  | 21,15 | 0,966 (7,24%)       | 0,072       | <0,001 |
| Egyedek között / ivaron belül        | 18 | 222,55 | 12,36 | 12,364 (92,76%)     |             |        |
| Svájc                                |    |        |       |                     |             |        |
| Ivarok között                        | 1  | 57,91  | 57,91 | 2,637 (14,24%)      | 0,142       | <0,001 |
| Egyedek között / ivaron belül        | 30 | 476,28 | 15,88 | 15,876 (85,76%)     |             |        |
| Összesen (minden tojó vs minden hím) |    |        |       |                     |             |        |
| Ivarok között                        | 1  | 49,30  | 49,30 | 1,278 (7,04%)       | 0,070       | <0,001 |
| Egyedek között / ivaron belül        | 50 | 843,50 | 16,87 | 16,870 (92,96%)     |             |        |
|                                      |    |        |       |                     |             |        |

5. táblázat: Az AMOVA eredményei országok közötti elrendezéssel (\* nemparametrikus randomizációs teszt 1000 permutációval)

|                                 | Df | SS     | MS     | Variance component | $\Phi_{ST}$ | P*     |
|---------------------------------|----|--------|--------|--------------------|-------------|--------|
| Országok között                 | 1  | 114,92 | 114,92 | 4,04 (20,60%)      | 0,206       | <0,001 |
| Egyedek között / országon belül | 50 | 777,89 | 15,56  | 15,56 (79,40%)     |             |        |

6. táblázat: A megadott csoportok páronkénti távolságai ( $\Phi_{st}$  populációpárok között). Az átló fölött annak valószínűsége, hogy random távolság ( $\Phi_{st}$ ) > észlelt távolság. Mivel minden érték <0,05, a  $\Phi_{st}$ -értékek szignifikánsan eltérnek nullától. (Iterációk száma: 1000)

|         | CH hím        | CH tojó | H hím         | H tojó |
|---------|---------------|---------|---------------|--------|
| CH hím  | -             | 0       | 0             | 0      |
| CH tojó | <b>0,1424</b> | -       | 0             | 0      |
| H hím   | 0,3226        | 0,2890  | -             | 0      |
| H tojó  | 0,2493        | 0,1980  | <b>0,0724</b> | -      |

#### 4.4 Diszkusszió

Az eredményekből a következő következtetéseket vonhatjuk le: 1. populáción belül a tojók genetikai differenciálódása nagyobb a hímekénél mind Magyarországon, mind Svájcban, 2. a faj RAPD-vel detektálható szexuális differenciálódása 7,04% és 14,24% közötti, 3. populációk között a hímek genetikai differenciálódása nagyobb a tojókénál, 4. a svájci populációban a szexuális differenciálódás nagyobb, mint a magyarban, 5. a két populáció között az egy generációra eső migránsok száma körülbelül 1. A két ivart külön tekintve hímeknél 0,525, míg tojóknál kb. 1, 6. a svájci populáció genetikai differenciálódása nagyobb a magyarénál és 7. a faj populációinak szubstrukturáltsága jelentős.

A tojók populáción belüli nagyobb genetikai differenciáltsága az ivarok különböző vándorlási távolságaival magyarázható, mint azt a bevezetésben felvettem. A tojók nagyobb arányban cserélődnek a populációk között, mint a hímek, ezért populáción belül a hímek jobban hasonlítanak egymáshoz. A hímek populációk közötti nagyobb differenciálódása szintén az erősebb hím filopátriával hozható összefüggésbe. Mivel a hímek nem vándorolnak olyan mértékben, mint a tojók, ezért jobban őrzik saját populációjuk jellemző genetikai tulajdonságait. Ezt támogatja továbbá az a tény is, hogy a genetikai adatokon alapuló migráns egyedszám/generáció becslések ugyanazt az eredményt adták, mint a gyűrűzéssel nyert adatokat: nagyobb hím filopátia (Taylor 1994). Két ilyen távoli populáció esetében már majdnem kétszer annyi tojó migrál, mint hím. Az előző fejezetben megmutattuk, hogy Magyarországról az egyedek nagyobb arányban vándorolnak más országokba, mint amilyen arányban onnan érkeznek egyedek (Mátics 2003). Eszerint Magyarország inkább „source” mintsem „sink” populáció. Ennek következtében Svájcban a szexuális differenciálódás nagyobb, mert az egyedek cserélődése nem csak tojó-irányba, de *guttata*-irányba is el van tolva. A svájci populációban észlelhető erősebb introgresszió megmagyarázza a nagyobb genetikai differenciálódást. Ez megfelel annak a ténynek is, miszerint a tranzíciós zóna közepén mind fenotípusosan, mind genotípusban nagyobb differenciálódás várható, mint a zóna szélein (Arnold 1997). Természetesen

egy harmadik adatpont a zóna nyugati oldaláról igen fontos volna (jelenleg analizálunk egy spanyol mintát).

Bár csak két populációt vizsgáltunk, a 0,206-os  $\Phi_{ST}$ -érték jelentős genetikai szubstrukturáltságot feltételez a faj populációiban. Egy RAPD vizsgálatban szigeti fajokra 0,048 és 0,103 adódott (a *Vireo latimeri* és a *V. modestus* két-két populációja), míg egy kontinentális, vonuló faj esetében 0,015 (a *Vireo griseus* 3 populációja) (Zwartjes 1999). A nandunál (*Rhea americana*) 0,0637-et találtak 4 vadon élő és egy fogságban tartott populáció vizsgálatával (Bouzat 2001), mely igen alacsony értéknek tűnik, főként azt figyelembe véve, hogy a faj röpképtelen. Az alacsony szubstrukturáltság létrehozásában talán a nandu speciális párzási szisztémája játsza a főszerepet. A gyöngybagoly populációinak relatíve magas szubstrukturáltsága több tényező együttes hatásának tulajdonítható: 1. nem vonuló (rezidens) faj, melynek 2. szociális monogámia jellemző a párzási rendszerére valamint 3. a két vizsgált populáció között jelentékeny barrier húzódik, az Alpok. Jelentékeny (akár 2%-ot elérő) haplotipikus elkülönülést talált cyt-b szekvenciák alapján Wink & Heidrich (1999) is. Vitatható, hogy két populáció genetikai elkülönülése alkalmas-e direkt módon a migráció becslésére. Bár Wright erre igennel válaszol, természetesen nem szabad az így kapott értékeket abszolút értelemben használni, azok csak más fajokkal vagy a vizsgált faj más populációival összevetve adnak értékelhető információt. Az Nm 1 körüli értéke a génáramlásnak azt a minimumát jelenti, mely populációk között neutrális

lókuszok esetében fenntartja a differenciálódást drift útján (Wright 1931). Nem került el a figyelmünket, hogy a driftnek fontos szerepet kell játszania a gyöngybagoly mikroevolúciójában, mivel ez a trópusi eredetű faj (Voous 1988) gyakran megy át palacknyak-hatáson európai elterjedési területén (Taylor 1994). Erre legjobb példa éppen a 2002/2003-as tél, melynek során pl. a Baranya megyei populációnak körülbelül 80%-a elpusztult.

Mivel a gyöngybagoly 92 kromoszómával rendelkezik (Bertelman & De Boer 1984), random priming technikával a várható szexuális differenciálódás 1-2% közé várható. A kapott magasabb érték az ivari kromoszómák nagyobb méretének következménye, mely madarakban általánosan elterjedt tulajdonság (Stevens 1991).

## Idézett irodalom

1. Alviola III, P. L. (1997): A new species of frogmouth (Podargidae, Caprimulgiformes) from Busuanga Island, Palawan, Philippines. *Asia Life Sci.* 6: 51-55.
2. Armstrong, J. & A. Gibbs & R. Peakall & G. F. Weiller 1994. RAPDistance: Random Amplified Polymorphic DNA Analysis. Computer program distributed by the Australian National University.
3. Arnold, M. L. (1997): Natural hybridisation and evolution. Oxford University Press. New York, Oxford.
4. Arredondo, O. (1976): The great predatory birds of the Pleistocene of Cuba. In S. L. Olson (ed.), *Collected papers in avian paleontology honoring the 90th birthday of Alexander Wetmore*, pp. 169-187. *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 27.
5. Bagliacca, M. & Valentini, A. & Cappuccio, I. 1997: RAPD molecular markers to study populations of Black grouse *Tetrao tetrix* in the Alps. - *Wildl. Biol.* 3: 269.
6. Bairlein, F. (1985): Dismigration und Sterblichkeit in Süddeutschland beringter Schleiereulen (*Tyto alba*). *Vogelwarte* 33: 81-108.
7. Ballmann P. (1969): Die Vögel aus der altburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern. *Zitteliana* 1, 5-60.
8. Barrowclough, G. F. (1980): Genetic and phenotypic differentiation in a Wood Warbler (Genus *Dendroica*) hybrid zone. *Auk* 97: 655-668.
9. Baudvin, H. (1975): Biologie de reproduction de la chouette effraie (*Tyto alba*) en Cote d'Or: premiers résultats. *Le Jean le Blanc* 14: 1-51.
10. Baudvin, H. (1986): La reproduction de la Chouette Effraie (*Tyto alba*). *Le Jean-le-Blanc* 25: 1-125.
11. Beddard, F. E. (1898): *Structure and Function of Birds*. Longmans, Green & Co., London. 548 pp.

12. Belterman, R. H. R. & Be Boer, L. E. M. (1984): A karyological study of 55 species of birds, including karyotypes of 39 species new to cytology. *Genetica* 65: 39-82.
13. Bouzat, J. L. (2001): The population genetic structure of the greater rhea (*Rhea americana*) in an agricultural landscape. *Biol. Cons.* 99: 274-284.
14. Brodkorb P. (1971): Catalogue of Fossil Birds. Part 4 (Columbiformes through Piciformes) *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 15: 163-266
15. Brodkorb, P. & Mourer-Chauviré, C. (1984): Fossil owls from early man sites of Olduvai Gorge, Tanzania. *Ostrich* 54: 17-27.
16. Bunn, D. S. & Warburton, A. B. & Wilson, R. D. S. (1982): *The Barn Owl*. T. & A. D. Poyser, Carlton UK.
17. Burton, J. A. (ed) (1973): *Owls of the world, their evolution, structure and ecology*. Milan: A and W Visual Library.
18. Butynski, T. M. & Agenonga, U. & Ndera, B. & Hart, J. F. (1997): Rediscovery of the Congo Bay Owl. *Bull. Afr. Bird Club* 4: 32-35.
19. Ceska, V. (1980): Untersuchungen zu Nahrungsverbrauch, Nahrungsnutzung und Energiehaushalt bei Eulen. *J. Orn.* 121: 186-199.
20. Clay, T. (1966): The species of *Strigiphilus* parasitic on the barn owls *Tyto*. *J. Entomol. Soc. Queensland* 5: 10-17.
21. Collar, N. J. & Stuart, S. N. (1985): *Threatened birds of Africa and related islands: The ICBP/IUCN Red Data Book, Part 1*. Cambridge: International Council for Bird Preservation.
22. Corbin, K. W. & Sibley, C. G. & Ferguson, A. (1979): Genetic changes associated with the establishment of sympatry in orioles of the genus *Icterus*. *Evolution*. 33(2):624-633.

23. Cracraft, J. (1971): Caenagnathiformes: Cretaceous birds convergent in jaw mechanism to dicynodont reptiles. *Journal of Paleontology* 45: 805-809.
24. Cracraft, J. (1981): Toward a phylogenetic classification of birds of the world (class Aves). *Auk* 98: 681-714.
25. Cramp, S. (1985): *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the western Palearctic. Volume 4.: terns to woodpeckers.* Oxford University Press, Oxford, England.
26. de Jong, J. (1983): *De Kerkuil.* Kosmos, Utrecht.
27. Dowsett-Lemaire, F. (1990): Eco-ethology, distribution and status of Nyungwe Forest birds (Rwanda). In R.J. Dowsett (ed) *Survey of the fauna and flora of Nyungwe Forest, Rwanda*, p31-85. Tauraco Press, Cambridge, England.
28. Eck, S. & Busse, H. (1973): *Eulen.* Neue Brehm Bücherei 469. Wittenberg-Lutherstadt.
29. Einoder L. D. (2000): The digital tendon locking mechanism of a number of Australia's nocturnal and diurnal birds of prey: a comparative anatomical study. Abstracts of the Owls 2000 Conference, Manning Clarke Centre, ANU, Canberra, Australia.
30. Excoffier L. & Smouse P. E. & Quattro, J. M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplogroups: applications to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
31. Feduccia, A. (1996): *The Origin and Evolution of Birds.* Yale Univ. Press, New Haven.
32. Futuyama, D. J. (1998): *Evolutionary Biology.* Third Edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
33. Fürbinger, M. (1888): *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* 2 vols. Amsterdam, von Holkema.

34. Gadow, H. (1892): On the classification of birds. Proc. Zool. Soc. London 1892: 229-256.
35. Greenwood, P. J. (1980): Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
36. Glutz von Blotzheim, U. N. & Bauer, K. M. (1980): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Volume 9. Columbiformes - Piciformes. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
37. Glutz von Blotzheim, U. N. & Schwarzenbach, F. H. (1979): Zur Dismigration junger Schleiereulen (*Tyto alba*). *Orn. Beob.* 76: 1-7.
38. Haig, S. M. & Rhymer, J. M. & Heckel, D. G. (1994): Population differentiation in randomly amplified polymorphic DNA of red-cockaded woodpeckers *Picoides borealis*. *Molecular Ecology* 3: 581-595.
39. Harland, W. B. & A. V. Cox & P.G. Llewellyn & C. A. G. Pickton & A. G., Smith & R. Walter (1982): *A geologic time scale*, 131 pp., Cambridge University Press, Cambridge.
40. Harrison, R. G. ed. (1993). *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford Univ. Press, New York.
41. Harrison, C. J. O. & Walker, C. A. (1973): *Wyleyia*: a new bird humerus from the lower Cretaceous of England. *Paleontology* 16: 721-728.
42. Harrison, C. J. O. & Walker, C. A. (1975): The *Bradycnemidae*, a new family of owls from the upper Cretaceous of Romania. *Paleontology* 18: 563-570.
43. Hazevoet, C.J. (1995): *The Birds of the Cape Verde Islands*. B.O.U. Check-list 13.
44. Heidrich, P. & Wink, M. (1998): Phylogenetic relationships in holarctic owls (Order Strigiformes): Evidence from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. In: *Holarctic Birds of Prey*

- (R.D. Chancellor, B.-U. Meyburg, J.J. Ferrero, eds.), Adenex & WWGBP; 73-87.
45. Horn, P. L. & Rafalski, J. A. & Whitehead, P. J. (1996): Molecular genetic (RAPD) analysis of breeding magpie geese. *Auk* 113: 552-557.
  46. Huff, D. R. & Peakall, R. & Smouse P. E. (1993): RAPD variation within and among natural populations of outcrossing buffalograss (*Buchloe dactyloides* Nutt. Engelm.). *Theoretical and Applied Genetics* 86: 927-934.
  47. Huxley, T. H. (1867): On the classification of birds: and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1867, 415-472.
  48. Hwang, S. Y. & Lin H.-W. & Kuo Y.-S. & Lin T.-P. 2001. RAPD variation in relation to population differentiation of *Chamaecyparis formosensis* and *Chamaecyparis taiwanensis* *Bot. Bull. Acad. Sin.* 42: 173-179
  49. Jánossy, D. (1991): Late Miocene bird remains from Polgárdi (W-Hungary). *Aquila* 98: 13-35.
  50. Juillard, M. & Beuret, J. (1983): L'aménagement des sites de nidification et son influence sur une population de Chouettes effraies *Tyto alba* dans le nord-ouest de la Suisse. *Nos Oiseaux* 37: 1-70.
  51. Kalotás, Zs. & Pintér, A. (1984): A gyöngybagoly fehér mellű alfajának (*Tyto alba alba*) fészkelése Tolna megyében. *Aquila* 91: 17-19.
  52. Knox, A. G. & Collinson, M. & Helbig, A. J. & Parkin, D. T. & Sangster, G. (2002): Taxonomic recommendations for British Birds. *Ibis* 144: 710.
  53. Knudsen E. J. (1981): The hearing of the barn owl. *Scient. Amer.* 245: 112-125.
  54. König, C. & Weick, F. & Becking, J. H. (1999): *Owls. A guide to the owls of the world.* Pica Press, Sussex.

55. Kroodsma, R. L. (1975): Hybridization in buntings (Passerina) in North Dakota and eastern Montana. *Auk* 92: 66-80.
56. Lafontaine, R.-M. & Moutaers, N. (1998): Une nouvelle espèce de petit-duc (*Otus*, Aves) aux Comores: taxonomie et statut de conservation. *J. Afr. Orn.* 112: 163-169.
57. Lambert, F. R. & Rasmussen, P. C. (1998): A new Scops Owl from Sangihe Island, Indonesia. *Bulletin B.O.C.* 118: 204-217.
58. Lencioni-Neto, F. (1994): Une nouvelle espèce de *Chordeiles* (Aves, Caprimulgidae) de Bahia (Brasil). *Alauda* 62: 241-245.
59. Linné, C. (1758): *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Editio decima, Reformata. Tomus I*
60. Literak, I & Roulin, A. & Janda, K. (1999): Close inbreeding and unusual melanin distribution in barn owls (*Tyto alba*). *Folia Zool.* 48 (3): 227-231.
61. Mack A. L. & Gill F. B. & Colburn R. & Spolsky C. (1986): Mitochondrial DNA: a source of genetic markers for studies of similar passerine bird species. *Auk* 103: 676-681.
62. Magyar G. & Hadarics T. & Waliczky Z. & Schmidt A. & Nagy T. & Bankovics A. (1998): *Nomenclator avium Hungariae. Magyarország madarainak névjegyzéke. Madártani Intézet – MME – Winter Fair, Budapest – Szeged.*
63. Martínez J. A. & López G. (1995): Dispersal and causes of mortality of the barn owl (*Tyto alba*) in Spain. *Ardeola* 42 (1): 29-37.
64. Mátics, R. & Hoffmann G. (2002): Location of the transition zone of the Barn Owl subspecies *Tyto alba alba* and *Tyto alba guttata* (Strigiformes: Tytonidae). *Acta zoologica cracoviensia* 45: 245-250.

65. Mátics, R & T. Nagy (2002): Random mating between the barn owl subspecies *Tyto alba alba* and *T. a. guttata* and the location of the hybrid zone. *J. Orn.* 143: 244.
66. Mátics, R. & Hoffmann G. & Nagy T. & Roulin A. (2002): Random pairing with respect to plumage coloration in Hungarian barn owls. *J. Orn.* 143: 493-495.
67. Mátics, R. (2003): Direction of movements in Hungarian Barn Owls (*Tyto alba*): gene flow and barriers. *Diversity and Distributions* 9 (4): 261-268.
68. Mátics, R. & Hoffmann, Gy. & Roulin, A. (2003): Partitioning of the genetic variability in European populations of the barn owl (*Tyto alba*). *J. Orn.* 144: 242.
69. Mayr, E., & D. Amadon. (1951): A classification of recent birds. *Amer. Mus. Novitates* 1946: 453-473.
70. Mikkola, H. (1983): *Owls of Europe*. London: T & AD Poyser. Carlton.
71. Mikulica, V. & Halouzka, R. & Tilc, K. (1981): Hepatosplenitis infectiosa strigum bei Eulen in den Zoologischen Gärten Dvus Kralové nad Labem und Brno. *Verhandl. XXIII. Int. Symp. Erkrankungen Zootiere*: 407-413.
72. Milne-Edwards, A. (1867-71): *Pecherches anatomiques et paléontologiques pour servir á l'histoire des oiseux fossiles de la France*. Victor Masson et Fils, Paris.
73. Mlíkovsky, J. (1998): A new barn owl (Aves: Strigiformes) from the early Miocene of Germany, with comments on the fossil history of the Tytoninae. *J. Orn.* 139: 247-261.
74. Mlíkovsky, J. (1999): Reply to Mourer-Chauviré. *J. Orn.* 140: 364-365.
75. Monroe Jr, B. L. & Sibley, C. G. (1993): *A World Checklist of Birds*. Yale University Press, New Haven.

76. Moore, W. S. (1987): Random mating in the northern flicker hybrid zone: implications for the evolution of bright and contrasting plumage patterns in birds. *Evolution*, 41: 539-546.
77. Moore, W. S. (1995): Northern Flicker (*Colaptes auratus*). In: A. Poole & Gill, F. (eds) *The birds of North America*, no 166. Academy of Natural Sciences, Philadelphia and AOU, Washington D. C.
78. Moore, W. S. & Price, J. T. (1993): Nature of selection in the Northern Flicker hybrid zone and its implications for speciation theory. In: R. G. Harrison (ed.) *Hybrid zones and the evolutionary process*. Cornell University Press, New York.
79. Mourer-Chauviré, C. (1987): Les Strigiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France): systématique, biostratigraphie et paléobiogéographie. In: Mourer-Chauviré, C. (ed.): *L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles*. Docum. Lab. Géol. Lyon 99: 89-135.
80. Mourer-Chauviré, C. (1994): A large owl from the Paleocene of France. *Paleontology* 37: 339-348.
81. Mourer-Chauviré, C. (1999): Comments: tertiary barn owls of Europe. *J. Orn.* 140: 363-364.
82. Mourer-Chauviré, C. & Marco, A. S. (1988): Présence de *Tyto balearica* (Aves, Strigiformes) dans des gisements continentaux du pliocène de France et d'Espagne. *Géobios* 21: 639-644.
83. Nagy, T. (1998): Data on the distribution of the white-chested variant of the barn owl (*Tyto alba*]. *Aquila* 103-104: 129-131. (In Hungarian).
84. Negro, J. J. & Torres, M. J. & Godoy, J. A. (2001): RAPD analysis for detection and eradication of hybrid partridges (*Alectoris rufa* x *A. graeca*) in Spain. *Biological Conservation* 98: 19-24.

85. Nei, M. & Li, W. (1979): Mathematical model for studying genetic variance in terms of restriction endonucleases. *Proc. Nati. Acad. Sci. USA* 76: 5269-5273.
86. Nitzsch CL (1840): *System der Pterylographie*. Halle: Eduard Anton, 1840.
87. Norberg, R. A. (2000): Independent evolution of outer ear asymmetry among different owl lineages; function, ecological settings, selection pressure and geographical distribution. Abstracts of the Owls 2000 Conference, Manning Clarke Centre, ANU, Canberra, Australia.
88. Olsen, J. & Wink, M. & Sauer-Gürth, H & Trost, S. (2002): A new Ninox owl from Sumba, Indonesia. *Emu* 102: 223-231.
89. Olson, S. L. (1982): A critique of Cracraft's classification of birds. *Auk* 99: 733-739.
90. Park, R. L. & Xiong, S. S. & Richards, J. O. & Shaw, J. C. & Evans, R. P. & Thwaites, R. N. (1997): Identification of rapid markers linked to the w-chromosome in the ostrich using segregant bulks. Abstracts of the V. International Plant & Animal Genome Conference.
91. Payne, R. S. (1962): How the barn owl locates prey by hearing. *The living bird* 1: 151-159.
92. Payne, R. S. (1971): Acoustic location of prey by barn owls (*Tyto alba*). *J. Exp. Biol.* 54: 535-573.
93. Peters, D. S. (1992): A new species of owl (Aves: Strigiformes) from the middle Eocene Messel oil shale. In: Campbell K. E. (ed.): *Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb*. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Ser. 36: 161-169.
94. Plomion, C. & Bahrman, N. & Durel, C. E. & O'Malley, D. M. (1995): Genomic mapping in *Pinus pinaster* (Maritime pine) using RAPD and protein markers. *Heredity* 74: 661-668.
95. Prigogine, A. (1973): Le statut de *Phodilus prigoginei* Schouteden. *Gerfaut* 63: 177-185.

96. Randi, E. & Bernard-Laurent, A. (1999): Population genetics of a hybrid zone between the red-legged partridge and rock partridge. *Auk*. 116(2): 324-337.
97. Rasmussen, P. C. (1998): A new scops-owl from Great Nicobar Island. *Bulletin B.O.C.* 118: 141-153.
98. Rasmussen, P. C. (1999): A new species of Hawk-Owl *Ninox* from North Sulawesi, Indonesia. *Wilson Bulletin* 111: 457-464.
99. Rich P. V. & Bohanska, D. (1976): The world's oldest owl: a new strigiform from the Paleocene of south-western Colorado. In: Olson, S. L. (ed.): *Collected papers in avian paleontology honoring the 90th birthday of Alexander Wetmore*. *Smithson. Contrib. Paleobiol.* 27: 87-93.
100. Rich P. V. & Bohanska, D. (1981): The *Ogygoptygidae*, a new family of owls from the Paleocene of North America. *Alcheringa* 5: 95-102.
101. Ridgway, R. (1914): *The birds of North and Middle America*. U.S. Natl. Mus. Bull. No. 50, Part VI. 882pp.
102. Risch, M. & Andersen, L. (1998): Selektive Partnerwahl der Aaskrahe (*Corvus corone*) in der Hybridisierungszone von Rabenkrahe (*C. c. corone*) und Nebelkrahe (*C. c. cornix*). *J. Orn.* 139: 173 - 177.
103. Rising, J. D. (1983): The Great Plains hybrid zones. *Current Ornithology* 1: 131-157.
104. Robbins, M. B. & Howell, s. N. G. (1995): A new species of pygmy-owl (Strigidae: *Glaucidium*) from the eastern Andes. *Wilson Bulletin* 107: 1-6.
105. Robbins, M. B. & Stiles, F. G. (1999): A new species of Pygmy-Owl (Strigidae: *Glaucidium*) from the Pacific slope of the northern Andes. *Auk* 116: 305-315.
106. Rohwer, S. & Wood, C. (1998): Three hybrid zones between hermit and Townsend's warblers in Washington and Oregon. *Auk*, 115: 284-310.

107. Roulin, A. & Richner, H. & Ducrest, A.-L. (1998): Genetic, environmental, and condition-dependent effects on female and male ornamentation in the barn owl *Tyto alba*. *Evolution*, 52: 1451-1460.
108. Roulin, A. (1999a): Delayed maturation of plumage coloration and plumage spottedness in the barn owl (*Tyto alba*). *Journal für Ornithologie*, 140: 193-197.
109. Roulin, A. (1999b): Nonrandom pairing by male barn owls (*Tyto alba*) with respect to a female plumage trait. *Behavioral Ecology*, 10: 688-695.
110. Roulin, A. (1999c): Natural and experimental nest-switching in Barn Owl *Tyto alba* fledglings. *Ardea* 87 (2): 237-246 1999
111. Roulin, A. & Ducrest, A. L, & Dijkstra, C. (1999): Effect of brood size manipulations on parents and offspring in the barn owl *Tyto alba*. *Ardea* 87 (1): 91-100.
112. Roulin, A. & Jungi, T. W. & Pfister, H. & Dijkstra, C. (2000a): Female barn owls (*Tyto alba*) advertise good genes. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 267: 937-941.
113. Roulin, A. & Kolliker, M. & Richner, H. (2000b): Barn owl (*Tyto alba*) siblings vocally negotiate resources. *Proc. R. Soc. B* 267 (1442): 459-463.
114. Roulin, A. (2001): Food supply differentially affects sibling negotiation and competition in the barn owl (*Tyto alba*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49 (6): 514-519.
115. Roulin, A. & Dijkstra, C. & Riols, C. & Ducrest, A.-L. (2001a): Female- and male-specific signals of quality in the barn owl. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 255-266.
116. Roulin, A. & Riols, C. & Dijkstra, C. & Ducrest, A.-L. (2001b): Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology*, 12: 103-110.

117. Safford, R. J. & Ash, J. S. & Duckworth, J. W. & Telfer, M. G. & Zewdie, C. (1995): A new species of nightjar from Ethiopia. *Ibis* 137: 301-307.
118. Sambrook, J. & Fritsch, E.F. & Maniatis, T. (1989): *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*, 2nd ed., Cold Spring Harbor (N.Y.) Laboratory Press.
119. Sauter, U. (1956): Beiträge zur Ökologie der Schleiereule (*Tyto alba*) nach den Ringfunden. *Vogelwarte* 18: 109-151.
120. Schifferli, A. (1957): Alter und Sterblichkeit bei Waldkauz (*Strix aluco*) und Schleiereule (*Tyto alba*) in der Schweiz. *Ornithologische Beobachter* 54: 50-56.
121. Schouteden, H. (1952): Un strigide nouveau d'Afrique noire: *Phodilus prigoginei* nov. sp. *Rev. Zool. Bot. Afr.* 46: 423-428.
122. Schönfeld, M. (1974): Ringfundausswertung der 1964-1972 in der DDR beringter Schleiereulen *Tyto alba guttata* Brehm. *Jahrbuch der Vogelwarte Hiddensee* 4: 90-122.
123. Seebohm H. (1890): An attempt to diagnose the subclass Coraciiformes and the orders, suborders, and families comprised therein. *Ibis* 32: 200-205.
124. Shao, J. & Tu, D. (1995). *The Jackknife and Bootstrap*. New York: Springer.
125. Sibley, C. G. (1960): The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. *Ibis*. 102: 215-284.
126. Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist (1972): A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ., Bull.* 39.
127. Sibley, C. G., & Ahlquist, J. A. (1990): *Phylogeny and Classification of Birds: A Study in Molecular Evolution*. Yale University Press, New Haven.

128. Sibley, C. G., & Monroe Jr., B. L. (1990): Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven.
129. Simmons, N. B., & Quinn, T. H. (1994): Evolution of the digital tendon locking mechanism in bats and dermopterans: a phylogenetic perspective. *Journal of Mammalian Evolution* 2: 231-254.
130. Snow D. W. & Perrins C. M. (1998): *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford University Press, Oxford, New York.
131. Stevens, L. (1991): *Genetics and Evolution of the Domestic Fowl*. Cambridge University Press, Cambridge.
132. Stewart, P. A. (1952): Dispersal, breeding behaviour and longevity of banded barn owls in North America. *Auk* 69: 227-245.
133. Stresemann, E. (1934): Aves. In: *Handbuch der Zoologie*, vol. 7, part 2. W. Kükenthal and T. Krumbach, eds. Berlin, Walter de Gruyter.
134. Sundevall, C. J. (1872): *Methodi naturalis Avium disponendarum tentamen*. Pt. 1 pp. I -XLVIII,1-72. Stockholm.
135. Taylor, I. (1994): *Barn owls*. Cambridge University Press. Cambridge.
136. Voous, K. H. (1950): On the distributional and genetical origin of the intermediate populations of the Barn owl in Europe. *Syllegomena biologica*. Akademische Verlagsgesellschaft.
137. Voous, K. H. (1988): *Owls of the northern hemisphere*. W. Collins Sons & Co. London.
138. Wink, M. & Heidrich, P. (1999): Molecular evolution and systematics of the owls (Strigiformes). In: König, C. & Weick, F. & Becking, J. H. (1999): *Owls. A guide to the owls of the world*. Pica Press, Sussex.
139. Wink, M. & Heidrich, P. (2000a): Fortschritte in der molekularen Systematik der Eulen (Strigiformes). *Kauzbrief* 13: 15-25.
140. Wink, M. & Heidrich, P. (2000b): Molecular systematics of owls (Strigiformes) based on DNA sequences of the mitochondrial

- cytochrome b gene. In: *Raptors at Risk* (R.D. Chancellor, B.-U. Meyburg eds.), WWGBP/ Hancock House, 819-828, 2000
141. Wang, X. H. & Trost, C. H. (2001): dispersal pattern of black-billed magpies (*Pica hudsonia*) measured by molecular genetic (RAPD) analysis. *Auk* 118: 137-146.
  142. Wright, S. (1951): The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15: 323-354.
  143. Zar, J. H. (1996): *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International Inc.
  144. Zwartjes, P. W. (1999): Genetic variability in the endemic vireos of Puerto Rico and Jamaica contrasted with the continental white-eyed vireo. *Auk* 116: 964-975.

Felhasznált internetes adatbázisok:

<http://www.ornitaxa.com/>

<http://www.zoonomen.net/avtax/frame.html>

## Közlemények

A disszertáció alapjául szolgáló cikkek és abstractek

**MÁTICS, R.** – HOFFMANN, GY. (2002): Location of the transition zone of the Barn Owl subspecies *Tyto alba alba* and *Tyto alba guttata* (Strigiformes: Tytonidae). *Acta Zool. Cracov.* 45: 245-250.

**MÁTICS, R.** – HOFFMANN, GY. – NAGY, T. – ROULIN, A (2002): Random pairing with respect to plumage colouration in Hungarian Barn Owls. *J. Orn.* 143: 493-495.

**MÁTICS, R.** (2003): Direction of movements in Hungarian Barn Owls (*Tyto alba*): gene flow and barriers. *Diversity and Distributions* 9 (4): 261-268.

Összes IF: 0,698

**MÁTICS, R.** – T. NAGY (2002): Random mating between the barn owl subspecies *Tyto alba alba* and *T. a. guttata* and the location of the hybrid zone. *J. Orn.* 143: 244.

**MÁTICS, R.** – HOFFMANN, GY. – ROULIN, A. (2003): Partitioning of the genetic variability in European populations of the barn owl (*Tyto alba*). *J. Orn.* 144: 242.

## Egyéb publikációk

- MÁTICS, R.** (1991): Adatok a gyöngybagoly (*Tyto alba* Scop. 1769.) éves táplálkozási ritmusához. *A MMTE III. Tudományos Konferenciája, Szombathely*: 290-298.
- HORVÁTH, GY. – **MÁTICS, R.** – TÖLGYESI, M. – TRÓCSÁNYI, B. (1996): Kisemlősök cönológiai vizsgálata egy erdei vegetációban a Dráva-menti síkság területén. *Vadbiológia* 5: 122-132.
- HORVÁTH, GY – TRÓCSÁNYI, B. – TÖLGYESI, M. – **MÁTICS, R.** (1996): Contribution to striped field mouse *Apodemus agrarius* population dynamics in forest edge habitat. *Pol. Ecol. Stud.* 22: 159-172.
- MÁTICS, R.** (1999): Adatok a gyöngybagoly (*Tyto alba* Scop. 1769.) táplálkozásökológiájához. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis* 14: 171-189.
- MÁTICS, R.** – GY. HORVÁTH (2000): A hazai gyöngybaglyok (*Tyto alba* Scop. 1769.) szétterjedésének elemzése gyűrűzési adatok alapján. *Aquila* 105-106: 115-124.
- MÁTICS, R.** (2000): A gyöngybagoly (*Tyto alba* Scop. 1769.) mortalitása Magyarországon a gyűrűzési adatok tükrében. *Aquila* 105-106: 125-133.
- MÁTICS, R.** (accepted): A gyöngybagoly *Tyto alba* természetes és nem természetes mortalitása: nő az utakon történő pusztulás jelentősége. *Természetvédelmi Közlemények*.

## abstractek

- MÁTICS, R.** (1995): Jahreszyklus in der Ernährung der Schleiereule (*Tyto alba*). *J. Orn.* 136: 339.
- MÁTICS, R.** – GY. HORVÁTH (1998): Dismigration der Schleiereule (*Tyto alba*) in Ungarn. *J. Orn.* 139: 232.

- HORVÁTH, GY. - MÁTICS, R. (1998): Sind Gewöll-Analysen geeignet zur Beschreibung der Populationsdynamik der Kleinsäuger? *J. Orn.* 139: 232.
- HORVÁTH, GY. – TRÓCSÁNYI, B. – MÁTICS, R. (1998): CMR analysis of home range size and overlap in the yellow-necked wood mouse *Apodemus flavicollis* in Baranya, Hungary. *Euro-American Mammal Congress Abstracts* p. 262.
- MÁTICS, R. – GY. HORVÁTH – L. BANK (1999): Population monitoring and management of the barn owl *Tyto alba* (Scop.) in County Baranya, South Hungary. *Abstracts of the 2nd International Wildlife Management Congress* p. 75.

## Summary

The first owls (Strigiformes) appeared in the Paleocene (65-60 million years ago, MYA) whereas their adaptive radiation happened in the Eocene or slightly earlier (60-55 MYA). Barn owls (Tytonidae) are the most ancestral branch among the recent owls. The most primaeval fossil representative of tytonid owls is *Nocturnavis incerta* from the late Eocene (34-40 MYA). During the Oligocene and early Miocene (35-20 MYA) barn owls were a very diverse group and they practically disappeared toward the end of early Miocene (20-15 MYA). Since the strigid owls first appeared in the early Miocene as well (both in North America and Europe), with a high probability the true owls began to supersede the tytonids at that time (23-15 MYA). The most feasible cause for this is the diversification of small mammals in the early-middle Tertiary, which accelerated a new adaptive radiation of owls. In the lower Miocene the strigid owls diversified, producing many species. From the middle Miocene on the tytonids returned with the modern *Tyto* genus (ca. 15 MYA) and since then only this genus is known in Europe. In the Quaternary (early Pleistocene) the *Tyto alba* appears (ca. 1,6 MYA). Today only two genera of tytonid owls survive: *Tyto* and *Phodilus*, the latter being represented by one species *Ph. badius*. Both the neoendemic disjunct areal and the morphological characters of this species point in the direction, that it is closer to the Paleogene owls than *Tyto*.

Three of the 7 subspecies of the barn owl described in the Western Palearctic are insular endemisms, one does not live in Europe and a further one has a limited area. Two subspecies, the *T. a. alba* and the *T. a. guttata* live on the great majority of the European distribution. The most accepted hypothesis says that the afore mentioned subspecies were evolved during the last ice age. The recent distribution is explained by the postglacial areal expansion from two different refugia in SW and SE Europe. Following this hypothesis, the *T. a. alba* phenotype (subspecies) reached the British Isles through Western Europe from the SW European refugium, and the *T. a. guttata* phenotype expanded along the northern side of the Alps to the Channel from the SE European refugium. Data in the literature indicated a relatively narrow transition zone.

Since my field observations seemed to contradict this conception, I first tried to discover the location of the transition zone. Then I investigated the pairing system of the both phenotypes in the zone. With the description of the directions of movements, and the barriers affecting them, I obtained data on gene flow and with help of the genetic data I quantified them. I investigated a sample from the middle of the zone (Switzerland) and another one from the eastern side of it (Hungary) with the RAPD method. Between the genetic substructuring and differentiation of the populations there are differences to be expected since after the last ice age both subspecies differentially admixed on the investigated areas. Furthermore the difference in the dispersal distances of

the sexes affects the within- and among populations differentiation. My dissertation studies the pairing system and the effects of time passed since the last ice age, barriers and differential dispersal distances on the genetic constitution of the populations.

Most important results included in the dissertation:

## 1. Transition zone and pairing system

1.1 Results got in the investigated areas indicate that the whole European distribution of the barn owl became a part of the transition zone.

1.2 On the eastern side of the zone the *guttata* subspecies reaches a proportion of more than 84% of the population. During the relatively short period of study (3years) this percentage seemed to be stable ( $\chi^2=1,595$ ,  $df=4$ ,  $p>0,7$ ).

1.3 Sexual dimorphism with respect to the colouration of plumage could not be found ( $\chi^2 = 1.4$ ,  $df=2$ ,  $p=0.50$ ).

1.4 The pairing of the phenotypes is random (the mean colouration of the male and female individuals of breeding pairs does not correlate; Spearman correlation:  $r_s=0.06$ ,  $n=64$ ,  $p>0.50$ ).

## 2. Gene flow and barriers

2.1 All barn owls ringed in the outland and recaptured in Hungary came from N-NW-W i.e. from the direction of the transition zone ( $n=29$ ,  $\chi^2=39,14$ ,  $p<0,001$ ).

2.2 Contrary to this, there is no prevailing direction of emigration from Hungary ( $n=198$ ,  $\chi^2 = 5,92$ , NS).

2.3 The dispersal directions are sex-independent ( $n_1=43$ ,  $n_2=16$ ,  $\chi^2=7,35$ , NS).

2.4 In Hungary the time of fledging (early or late) does not influence the direction of movement ( $n_1=157$ ,  $n_2=61$ ,  $\chi^2=4,93$ , NS).

2.5 The reported breedings of immigrants confirm that gene flow occurs (immigrants breed, genetic data support the result as well).

2.6 The overall trend shows a significantly greater emigration from, than immigration in Hungary (i.e. the population is rather „source“-featured;  $n_1=124\ 001$ ,  $n_2=9061$ , Fisher's  $p<10^{-8}$ ).

## 3. Genetic structure of populations

3.1 Within populations the genetic differentiation of females is greater than that of males.

3.2 Among populations male genetic differentiation is greater than female.

3.3 In the Swiss population (middle of the transition zone) the genetic differentiation is greater than in the Hungarian (eastern side of the zone).

3.4 In the Swiss population (middle of the transition zone) the sexual differentiation is also greater than in the Hungarian one (eastern side of the zone).

3.5 Between the Hungarian and Swiss populations the number of migrant individuals/generation reaches ca. 1. If calculated separately for the sexes, then 0,525 for males and ca. 1 for females. This means a low amount of gene flow.

3.6 The among sexes differentiation of the species detectable with RAPD lies between 7,04% and 14,24%.

3.7 The genetic substructuring of the populations of the species – in comparison to other species - is substantial.

3.8 Caused by the frequent bottlenecks, drift plays an important role in the microevolution of the species. This can be seen in the amount of gene flow as well.

The results show that the two subspecies - evolved during the last glacial period – did not differentiate to that an extent that, with the draw back of ice, they would be reproductively isolated from each other. The individuals, showing no preference in connection with the subspecific feature (plumage colouration) in the last ca. 10 000 years, admixed with each other so that both phenotypes and all intermediate forms can be found on the whole European area. However the admixture did not reach the level, where a clin would be no more detectable – even phenotypically. This could have several reasons from which the most important is the low extent of gene flow explained by barriers,

monogamous pairing system and resident character of the species. From the low level of gene flow follows that the populations exhibit a substantial genetic substructuring. The gene flow in the direction of the middle of the transition zone is more remarkable than in the opposite direction. This is not surprising if we assume that on the edges of the distribution of a species the habitats are not of as good quality as in the middle of it. Furthermore the differences in the dispersal strategies of the sexes generate a higher level of sexual differentiation in the middle of the zone versus in the edge of it. From the genetic point of view this could be advantageous, since it increases heterozygosity. Drift plays an important role in the microevolution of the species. The barn owl is a species adapted to warm climate. Considering Europe's unbalanced winter periods the populations frequently go through bottlenecks.

# A gyöngybagoly (*Tyto alba* Scop. 1769) mikroevolúciója Európában

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében  
a Biológiai tudományágban

Írta: Mátics Róbert okleveles középiskolai biológia tanár

Készült a Debreceni Egyetem Biológiai doktori iskolája  
(Biodiverzitás programja) keretében

Témavezetők: Dr.Pecsenye Katalin  
Dr Hoffmann Gyula

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. ....  
tagok: Dr. ....  
Dr. ....

A doktori szigorlat időpontja: 200... ..

Az értekezés bírálói:

Dr. ....  
Dr. ....  
Dr. ....

A bírálóbizottság:

elnök: Dr. ....  
tagok: Dr. ....  
Dr. ....  
Dr. ....  
Dr. ....

Az értekezés védésének időpontja: 200... ..