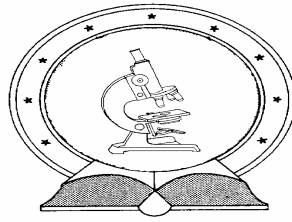


DE TTK



1949

A partifecske (*Riparia riparia*) diszperziós viselkedése

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Szabó Dániel Zoltán

Témavezetők:

Dr. Szép Tibor

Dr. Varga Zoltán

DEBRECENI EGYETEM
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2011

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász Nagy Pál Doktori Iskola Biodiverzitás programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2011 január 28.

Szabó Dániel Zoltán

Tanúsítom, hogy Szabó Dániel Zoltán doktorjelölt 1999-2002 között a fent megnevezett Doktori Iskola Biodiverzitás programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2011 január 28.

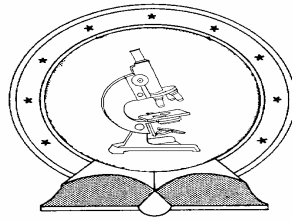
Dr Szép Tibor

Tanúsítom, hogy Szabó Dániel Zoltán doktorjelölt 1999-2002 között a fent megnevezett Doktori Iskola Biodiverzitás programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2011 január 28.

Dr Varga Zoltán

DE TTK



1949

A partifecske (*Riparia riparia*) diszperziós viselkedése

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Szabó Dániel Zoltán

Témavezetők:

Dr. Szép Tibor

Dr. Varga Zoltán

DEBRECENI EGYETEM
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2011

A partifecske (*Riparia riparia*) diszperziós viselkedése

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

Írta: Szabó Dániel Zoltán okleveles biológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász Nagy Pál doktori iskolája
(Biodiverzitás programja) keretében

Témavezetők: Dr. Szép Tibor és Dr. Varga Zoltán

A doktori szigorlati bizottság:

elnök:	Dr. Dévai György
tagok:	Dr. Török János
	Dr. Barta Zoltán

A doktori szigorlat időpontja: 200...

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök:	Dr.
tagok:	Dr.
	Dr.
	Dr.
	Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2011

Tartalomjegyzék

1. Bevezető	
1.1. Témaválasztás indoklása	1
1.2. Célkitűzések	3
2. Irodalmi előzmények	
2.1. A diszperzióról általában	4
2.2. A diszperzió mérése	5
2.3. A diszperzió telepes és vonuló madaraknál	7
2.4. Diszperzió a telepen belül	9
2.5. Túlélés és vonulási kapcsolttság	11
2.6. A diszperziót befolyásoló egyéb tényezők	
2.6.1. Életkor és nemek közti különbségek	13
2.6.2. Telepek nagysága	15
2.6.3. Morfológia	17
2.6.4. Élősködők	17
2.7. Diszperzió a partifecskénél	20
3. Anyag és módszer	
3.1. A vizsgált faj	22
3.2. A vizsgált terület	24
3.3. Gyűrés, diszperzió mérése, adatelemzési módszerek	25
3.4. A telepen belüli diszperzió mérése	27
3.5. Fogás-visszafogás modellezése	28
4. Eredmények	
4.1. A diszperzió általános mintázata a vizsgált területen (életkor, nemek, telepek nagysága)	33
4.2. Telepen belüli diszperziós mintázatok	40
4.3. Túlélés és vonulási kapcsolttság	47
4.4. Morfológia	56
4.5. Élősködők	57
5. Tárgyalás és következtetések	
5.1. A diszperzió általános mintázata	58
5.2. Telepen belüli diszperziós mintázatok	60
5.3. Túlélés és vonulási kapcsolttság	63
5.4. Morfológia	66
5.5. Élősködők	67
6. Összefoglalás	68
7. Summary	75
8. Köszönetnyilvánítás	81
9. Irodalomjegyzék	82
10. Tudományos tevékenység jegyzéke	95

1. Bevezető

1.1. Témaválasztás indoklása

Menni vagy maradni? Érdemes-e visszatérni? Mindeniütt jó, de a legjobb otthon. Úton lenni boldogság... – és még sorolhatnám a gyakran használt szófordulatokat, közhelyeket, közmondásokat és idézeteket. Ezek mind arra utalnak, hogy a költözés vagy itthonmaradás nem csupán az állatok, hanem az emberek életében is fontos döntést jelent. Ugyanúgy kockázatos lehet otthon ülni mint nyakunkba venni a világot és ismeretlen helyre költözni. A világ másként festene kalandvágyó és nyughatatlan felfedező, azaz a diszperzió jelensége nélkül. Az élőlények esetében az új vagy távoli élőhelyek elfoglalása meghatározó szerepet játszik a populációk szétterjedésében, dinamikájában és az evolúcióban. Jelentősége miatt régóta vizsgált téma, aminek az időközben megjelenő újabb kutatási módszerek és a felhasználható egyre sokrétűbb adatsorok folyamatosan újabb lendületet adnak (Bullock et al. 2002; Clobert et al. 2001). Napjainkban olyan kutatási témává vált, ami több részterület (ökológia, evolúcióbiológia, természetvédelem, állatföldrajz) eredményeit egyesíti (Nathan 2001).

A diszperzió állatok mozgását jelenti egyik szaporodó- vagy költőhelyről a másikra. A mozgás mást és mást jelenthet a biológia különböző részterületeinek kutatóinál és rendszertani csoportoknál. A diszperzió kutatásának kezdetén a madarak és emlősök tanulmányozása volt kihangsúlyozottabb. Ekkor állapították meg az első általánosabb érvényű jelenségeket és ekkor születtek meg a diszperzió leírására szolgáló kifejezések. Ezek közül a két legfontosabb a születési és költési diszperzió közti különbség. A születési diszperzió (*natal dispersal*)¹ a születési hely és az első szaporodási hely közti mozgást jelenti. A

¹ A disszertáció megírása során igyekeztem előnyben részesíteni a magyar vagy a biológiai szóhasználatban általánosan elfogadott magyarosított szakkifejezéseket. Ahol a magyar változat közismertségében bizonytalan voltam vagy magam fordítottam, az egyértelműség kedvéért zárójelben hozzátettem az eredeti angol kifejezéseket. Bár a diszperzió kifejezésnek létezik magyar szaknyelven is elfogadott szinonímája (szétszóródás, lásd például Pásztor and Oborny 2007), úgy vélem kellően ismert és egyértelmű az angolból magyarosított alakja, ezért inkább ebben a formában használom.

költési diszperzió (*breeding dispersal*) két különböző szaporodási hely közti mozgást írja le. A születési hely mellett diszperzió történhet még szociális csoportok között is (Clobert, Wolff, et al. 2001).

A madarak diszperzióját és vonulását vizsgáló kutatók eszközeinek tárháza jelentősen bővült az utóbbi években. A „klasszikusnak” számító módszerek (gyűrűzés, radar, közvetlen megfigyelés, kalitkás kísérletek) mellett ma már műholdas rádióadókat, mikroelem- és izotóp-vizsgálatokat, fogás-visszafogás elemzéseket is bevetnek a hosszútávú vonuló madarak kutatásában (Ricklefs 2002). A felvetett kérdések is változtak valamennyire, hiszen nagyságrendekkel nőtt az ilyen jellegű eredmények jelentősége a természetvédelemben és az ezzel kapcsolatos döntéshozásban.

A 2000 nyarán elkezdett partifecske diszperziós vizsgálat lehetőséget adott arra, hogy a hagyományos költési és születési diszperzió leírása mellett másfajta szemszögből is megvizsgáljuk a költőtelepekre visszatérő madarak érkezési és fészkelési mintázatait. Az itt költő állomány fogás-visszafogás adatai, az afrikai műholdképes elemzések összevetése (Szép and Møller 2002) a telelőhelyeken növesztett tollak nyomelem-vizsgálata és ezen összefüggések helyszíni elemzése például újabb hatékony eszköz lehet az európai-afrikai vonulási rendszer vizsgálatában és megértésében.

1.2. Célkitűzések

Vizsgálatom során a következő kérdésekre kerestem választ:

- Milyen a partifecskek általános diszperziós mintázata a Felső-Tisza és a környező homokbányák fészkelőtelepei között?
- Milyen tényezők befolyásolják a telepek közötti diszperziót (kor, nem, telepek nagysága, élősködők)?
- Eltér-e a véletlenszerűtől az ugyanarra a telepre való visszatérés mintázata? Van-e ennek kapcsolata a korról vagy nemekkel?
- Hogyan befolyásolhatja a vonulási kapcsoltság az egyedek túlélését és a diszperzió mintázatát?

2. Irodalmi előzmények

2.1. A diszperzióról általában

A diszperzió jelensége alapvető fontosságú a metapopulációs dinamikában, a helyi populációs dinamika, populáció kihalás és az új populációk létrejötte mellett. Ilkka Hanski (1999) összefoglaló munkáját követve 9 csoportba sorolhatjuk a lokális és metapopulációs szinten a diszperzióra ható tényezőket:

- *Beltenyésztés elkerülése.* Ha a közeli rokonokkal való párosodás csökkenti a rátermettséget, akkor előnyös lehet elmenni vagy az utódokat távozásra kényszeríteni (Greenwood and Harvey 1982).
- *Rokon-kompetíció.* A rokonokkal való kompetíció többszörösen is előnytelen lehet, hiszen az egyéni és inkluzív rátermettséget is csökkenti. A rokon-kompetíció elkerülése így egy újabb belső (*intrinszik*) oka lehet az elvándorlásnak.
- *Nagy sűrűség és versengés a forrásokért.* A nagy populáció sűrűség növelheti az emigrációt, de ez persze nem jelenti azt, hogy az emigráció minden esetben sűrűség-függő. A sűrűség-függő emigráció főleg a stabil populációkra jellemző, például madarakra és emlősökre.
- *Kis sűrűség.* A nagyon kis denzitás felerősítheti az emigrációt, hiszen a rátermettséget jelentősen csökkentheti a pár megtalálásának nehézsége vagy éppen sikertelensége. A kis sűrűségben élő állatok jól alkalmazkodtak a nagy távolságokban levő párok felkutatásához. Ez a viselkedés az egyik nem intenzív vándorlásához vezet.
- *A közelség kihalás elkerülése.* Az efemer élőhelyeken élő fajok populációi törvényszerűen rövid életűek. Ezen fajok metapopulációi csak akkor maradhatnak fenn, ha az erős migrációs viselkedés következtében újabb populációkat alapíthatnak.
- *A rátermettség időbeni változása.* Ha a rátermettség változása nem korrelál mindenütt egyformán a környezeti változókkal, elősegítetheti a migrációt a kockázat-szétterítés (*spreading-of-risk*) elve alapján. Az az

egyed aki utódait szétszórja számos, egymástól többé-kevésbé függetlenül fluktuáló populációba, kivédheti a szülőpopulációt sújtó kedvezőtlen időszakok hatását.

- *A rátermettség térbeli változása.* Nem jelenti feltétlenül a migrációs tulajdonságok szelektálódását, mivel a véletlenszerű mozgás több egyedet visz a jó minőségű foltokból a gyengébbekbe mint fordítva.

- *A migráció költsége.* A migráció közbeni mortalitás a legjelentősebb közvetlen költség, ezt több empirikus vizsgálat is kimutatta.

- *A migrációt segítő körülmények.* Főleg a gerinctelen állatok esetében a mozgást segítő környezeti körülmények esetében (pl. lepkék esetében a meleg és napos nyarak) a migráció erőteljesebb lehet.

Az erős diszperzió homogenizálhatja a populációkat, az alacsony diszperziós képesség viszont elősegítheti a speciációt. Épp emiatt, a diszperziós tulajdonságok alapján prediktálható az alfajok kialakulásának valószínűsége egy faj esetében (Belliere et al. 2000).

2.2. A diszperzió mérése

A diszperzió mérésnek kezdetei gerinces állatok esetében egybeesett az első, jelöléssel ellátott egyedekkel végzett populációs vizsgálatokkal. Ez a közvetlen módszer napjainkban is bevált eszköze az állatok nyomonkövetésének, amit sok esetben kiegészít a pontosabb, több információt szolgáltatató (de egyben jóval költségesebb) telemetriás követés. A diszperzió mérésének közvetlen eszközei közé tartoznak a genetikai vizsgálatok, amikor a génáramlás nyomait keresik a vizsgált egyedekben (Koenig et al. 1996).

Már a legelső megfigyelések megállapították hogy a diszperziós távolságok eloszlása jellegzetes mintázatot, leptokurtikus eloszlást mutat (Dobzhansky and Wright 1943), azaz sokkal több egyed mozdul el nagyon kis és nagyon nagy távolságokra mint azt a véletlen séta (normál eloszlás) alapján prediktálnánk. A madarak diszperziójának két, minden vizsgálatban kimutatható

jellegetessége van: (1) a diszperziós távolságok gyakorisága csökken a távolság növekedésével és (2) a születési diszperziós távolságok kisebbek mint a költési diszperzió távolságai (Bellure et al. 2000; Clobert, Danchin, et al. 2001; Greenwood and Harvey 1982; Paradis et al. 1998). A diszperziós vizsgálatok többsége az egyedek által megtett távolságokra fókuszál, holott szinte ugyanannyira fontos lehet a mozgás valószínűségének vizsgálata – a két változó együttesen fogja megszabni a diszperziót követő eloszlási mintázatot (Clarke et al. 1997; Waser and Jones 1983).

A terepi vizsgálatok többsége alkalmas a kis-skálájú diszperzió mérésére (Drilling and Thompson 1988; Greenwood et al. 1979; Pärt and Gustafsson 1989), de nagyon nehéz azoknak az egyedeknek a követése akik végleg elhagyják a vizsgált területet. A legtöbb diszperziós vizsgálatban az intenzíven vizsgált területen kívüli észlelési esélyek erősen csökkennek. Így ha a diszperziós eloszlások nulla értéket is mutatnak a vizsgált terület periferiáján, egyáltalán nem zárható ki annak az esélye, hogy ennél távolabb is kerülhettek egyedek. A madárfajok vizsgálati területei rendszerint kisebbek annál a távolságnál amit egy madár egy nap alatt berepülhet (Payne and Payne 1993). Walter Koenig és munkatársai (Koenig et al. 1996) a gyűjtő küllő (*Melanerpes formicivorus*) esetében azt tapasztalták, hogy a rádióadókkal ellátott madarak követése alaposan átrajzolta a gyűrűzések alapján kialakult diszperziós képet. Az átlagos diszperziós távolság 904%-al nőtt, az előzőleg tapasztalt 0,67 km-ről 6,06 kilométerre.

A hosszú távú diszperzió becslésére csak nagy területet lefedő vizsgálatok alkalmasak, bár ilyenkor is felvetődik az egyenlőtlen mintázás okozta torzítás. Paradis és munkatársai (1998) a British Trust for Ornithology (BTO) gyűrűzési és megkerülési adatbázisának elemzése alapján végeztek egy 75 szárazföldi madárfajra kiterjedő összehasonlító vizsgálatot, ahol a születési és költési diszperzió variabilitásának biológiai és ökológiai változóit próbálták azonosítani. Tesztelték az élőhely, táplálék, földrajzi elterjedés, tömegesség, morfológia, szociális rendszer, élettörténet és vonulási viselkedés hatását a születési és költési diszperzióra. Az elemzések során figyeltek arra, hogy a

következtetéseket függetlenítsék az eltérő testméretektől illetve a filogenetikai rokonságtól. Úgy a születési- mint a költési diszperzió távolságai kisebbek voltak a tömeges és széles földrajzi elterjedésű madárfajoknál. Ez meglepő eredmény, hiszen több előző vizsgálatból tudjuk, hogy a tömegesség és a földrajzi elterjedés egymástól függetlenek. Az élettörténet változók és a morfológiai jellegek nem befolyásolták a szétszóródás távolságait. A nedves élőhelyeken költő fajok költési diszperziós távolságai viszont nagyobbak voltak mint a száraz költő fajoknál megfigyeltek. Ez az eltérés nedves élőhelyek foltszerű (térben és időben egyaránt) eloszlásából fakad.

2.3. A diszperzió telepes és vonuló madaraknál

A jobban helyhez kötött vagy telepesen költő fajok diszperziója több szempontból is különbözhet a többi fajétól, persze a fészkelési sűrűség, földrajzi elterjedés és az alkalmas fészkelőhelyek eloszlása függvényében (2.1. táblázat). Így például a medián diszperziós távolságok rövidek lehetnek ha a fészkelőtelepek közel vannak egymáshoz, másrészt a maximális távolságok nagyon hosszúra nyúlhatnak amennyiben a fészkelésre alkalmas foltok közti távolságok nagyok (Sutherland et al. 2000).

A helyhűség és a visszatérési arány magasabb lehet az átlagosan nagyobb költési sikerességű (és általában nagyobb méretű telepek) esetében. Ezekre a telepekre egyrészt visszatérnek az ott sikeresen költő madarak, másrészt más telepekről is átköltözhetnek sikertelenül költő madarak. Ez utóbbiak az ún. felkutató (*prospecting*) stratégia révén kerülhetnek oda (Danchin et al. 1998). A telep méretét tovább növelhetik a naiv, először költő madarak, akiket egyszerűen a fajtársak jelenléte vonz a nagy sűrűségű költőhelyekre (Brown and Brown 1996).

2.1. táblázat: A nemek közti különbségek néhány telepesen költő madárfaj esetében. Az „Arány” oszlop jelzi, hogy melyik nem távolodott el jobban a jelölés helyétől.

Faj	Születési diszperzió		Költési diszperzió		Forrás
	Arány	Távolság	Arány	Távolság	
Ezüstsirály, <i>Larus argentatus</i>	tojó				(Chabrzyk and Coulson 1976)
Csüllő, <i>Rissa tridactyla</i>	tojó				(Coulson and Mévergnies 1992)
Szula, <i>Sula bassanus</i>			tojó		(Nelson 1978)
Üstökös kárókatona, <i>Phalacrocorax aristotelis</i>	tojó		egyik sem		(Aebischer 1995; Aebischer et al. 1995)
Sziklafecske, <i>Hirundo pyrrhonota</i>	egyik sem		tojó?		(Mayhew 1958)
Sziklafecske, <i>Hirundo pyrrhonota</i>	egyik sem				(Brown and Brown 1992)

Azokon a telepeken, ahol az átlagosnál több középkorú és öreg madár van, várhatóan nagyobb lesz a betelepülő és visszatérő madarak aránya (Frederiksen and Bregnballe 2001). A telepes madarak szaporodási stratégiái és kora közötti érdekes összefüggést tártak fel a telomérek hossza és a várható élettartama között. A naptárilag egyforma korú fecskék telomér-hossza eltérhet, ami jelentős különbségekhez vezethet az egyedek várható élettartamában. Ez magyarázhatja a telepen együtt élő és különböző szaporodási stratégiákat alkalmazó egyedek együttélését (Pauliny et al. 2006).

A vonuló madarak rendszerint jóval távolabbra diszpergálnak mint a szedentáris fajok (Belluire et al. 2000; Paradis et al. 1998). A hosszútávon vonuló füstű fecske egy helyi populációjában a stabil izotópok elemzése legalább három olyan csoport egymás melletti létezését mutatta ki, amelyek ezen kívül fenotipikusan is különböztek. A csoportok utódai is eltértek egymástól, testméret, testsúly és immunválasz tekintetében (Møller and Hobson 2004). Ez azt sugallja, hogy a valószínűleg a vonulás révén összekötött csoportok tulajdonságai egyik nemzedékről a másikra öröklődnek. Persze ezek az eredmények a további megerősítésig fenntartással kezelendők, hiszen lehetséges, hogy ez egy kivétel az

általános szabály alól, miszerint a vonuló madarak erősen keveredhetnek a hosszú vonulás alatt és emiatt alig mutathatók ki esetükben populációs elkülönülések.

A diszperzió egyes esetekben a születési környezet gyenge körülményeit elkerülő adaptív stratégia lehet. Egy norvégiai szigetvilágot benépesítő házi veréb metapopuláció esetében a fészekalj méret-hierarchiájának alsóbb fokain álló egyedek nagyobb valószínűséggel költöttek más szigeten. Mindkét nem esetében a diszpergált egyedek túlélése nagyobb volt mint helyben maradt társaiké és az új szigeten levő egyedeké (Altwegg et al. 2000).

2.4. Diszperzió a telepen belül

A nagy költőtelepekre visszatérő vonuló madarak fészekrakás előtt több lehetőség között is választhatnak. Függetlenül attól, hogy a fészek földön van, sziklapárkányon vagy bármilyen más felületen, a fészek telepen belül elfoglalt helyzetének számos előnye és hátránya lehet. A telep peremén levő fészkeknek csak egyik oldalon vannak szomszédai, aminek gyakran magasabb predáció lehet a következménye (Brown and Brown 1996; Ganter and Cooke 1998; Hoogland and Sherman 1976; Wittenberger and Hunt Jr. 1985). A periférián levő és a központi fészkek között különbségek lehetnek a költési sikerben (Aebischer and Coulson 1990; Brown and Brown 1996), ektoparaziták számában (Brown and Brown 1992), páron-kívüli pázások számában (Augustin et al. 2007), túlélésben (Aebischer and Coulson 1990) és hosszú életű madaraknál az első költés életkorában (Ganter and Cooke 1998).

A diszpergáló (vagy helyhű) egyed döntéseit több tényező is befolyásolhatja, mint az élőhely alkalmassága, beltenyésztés elkerülése, asszortatív pázási lehetőségek, stb. (Clobert, Danchin, et al. 2001). Az élőhely közvetlen felmérésén kívül az egyedek döntéseit a fajtársakkal történő interakciók is irányíthatják, a szociális vonzódás és a fajtársak sikeréről szerzett információk révén (Danchin et al., 2001). Egyre több vizsgálat során

bizonyosodott be, hogy a fajtársak aktívan felhasználják a fajtársak költési sikeréről kapott információkat és követik őket a döntéshozásban (Doligez et al. 2002; Wagner 2003). Azok a telepek, ahol a fészkek helyzetének hatásait vizsgálták, rendszerint rendelkeznek valamilyen fizikai tulajdonsággal, ami hosszú ideig állandó marad (Brown and Brown 2000) és a hozzá köthető a helyi költési siker (*temporális autokorreláció*, Boulinier and Danchin 1997; Danchin et al. 1998; Switzer 1997). Az élőhely romlása vagy változása módosíthatja a helyhűséget és hatással lehet az immigráló egyedekre a telep központi és periféris részén egyaránt (Ganter and Cooke 1998). A legtöbb telepre az is jellemző, hogy az előző fészkelési időszakban épített fészkek legalább egy része megmarad és a fészkek egy részét több költés során is felhasználhatják a madarak (Brown and Brown 2000). Ezek olyan jellegek lehetnek, amelyek támpontokat szolgáltathatnak a visszatérő madarak letelepedéséhez.

A telepes madarak diszperzióját vizsgáló tanulmányok nagy része a telepek közötti egyedi mozgásokat vizsgálja és csak néhány esetben kísérelték meg a telepen belüli költési diszperziót elemezni (Frederiksen and Petersen 1999; Lessells et al. 1994; Schjorring 2001).

A partifecskek gyakran nagy telepeken költenek, ahol az üregeket sűrűn egymás mellé vájják (Turner 2004). Az általuk használt fészkelő szubsztrátumokon (folyók és tavak partfalai, homok- és kavicsbányák fala) a telepek nem rendelkeznek hosszú ideig fennmaradó, jól látható és mérhető tulajdonságokkal, amelyek az illető teleprészlet költési sikerességére utalnának. A telelőterületekről visszatérve először a hímek kezdenek el üreget ásni a folyók falában a tavaszi árvizek nyomán frissen leszakadt partokon. Költésre alkalmas, magas, frissen omlott, nagy felületű falak nem keletkeznek minden évben (Szép 1991). Helyzetük azonban többé-kevésbé pontosan előrejelezhető, hiszen a falak rendszerint a nagy kanyarulatok külső ívén omlanak le, ahol a víz eróziós hatása kihangsúlyozottabb. Gyakran megesik, hogy azokon a falakon ahol nem történt friss omlás tavasszal, partifecske telep sem jön létre akár több költési időszakon keresztül. Bár a madarak a használt üregekben is költhetnek (ez inkább homokbányák telepeiben fordul elő), ha lehetőségük van rá, új üregeket ásnak,

hogy a régi fészekben megmaradt ektoparaziták egyértelmű negatív hatását kikerüljék (Szép and Møller 1999). Ebben a folyamatosan változó környezetben az is gyakran megesik, hogy a nagy partifecske telepek madarai a következő év tavaszán olyan helyre telepednek be, ahol az előző költési időszakból nem maradt hátra semmilyen azonosítható külső jegy a sikeres fészkekről, teleprészletekről. A partifecske diszperzióját vizsgáló előző tanulmányokból tudjuk (lásd részletesebben a partifecske diszperzióját leíró fejezetben), hogy a madarak nagy része következő évben a telep 10 km-es körzetében költ (Mead 1979; Szép 1999). Telepen belül, az öreg madarak nagyobb eséllyel költenek a sikeresebb szubkolóniákban, amit egyszerűen az üregek omlásával és egybenyílásával magyaráztak (Jones 1987a).

A telepen belüli költési diszperziót egy olyan telep esetében vizsgáltuk, ahol a vizsgálat mindkét évében tavasszal teljesen megújult partfalak várták a partifecskéket. Ez egyedülálló lehetőséget teremtett arra, hogy a visszatérő madarak betelepülési döntéseit elemezzük és az érkezési idővel, korral, nemmel és morfológiai jellegekkel való lehetséges kapcsolatokat keressük.

2.5. Túlélés és vonulási kapcsoltság

A vonulási kapcsoltság (*migratory connectivity*) azt a jelenséget írja le, amikor a az állatok két földrajzi helyzete (azaz rendszerint szaporodó és telelőhelye) közötti kapcsolat nem véletlenszerű (Webster 2002), a kettőt pedig vonulási útvonalak kötik össze. Ha meg akarjuk érteni a vonuló madarak költés, vonulás és telelés során változó környezeti feltételekre adott evolúciós válaszait, pontosan fel kell tárnunk ezt a jelenséget is (Berthold 1993; Webster and Marra 2005), amely ismeretében pontosabb természetvédelmi célok fogalmazhatók meg, követni lehet a vonuló madarak által terjesztett betegségeket, ismertté válnak populációgenetikai, génáramlási és speciációs folyamatok. A nagy ütemben fejlődő genetikai módszerek és a stabil izotópok egyre kifinomultabbá váló kémiai elemzése lehetővé teszik a vonulási kapcsoltság alternatív elemzését.

A madárvonulás hagyományos gyűrzéses és visszafogásos vizsgálata rendszere nem szolgáltat kellően pontos információkat a kapcsoltság vizsgálatához, hiszen a jelölt a madarak igen kis hányada kerül kézre és akkor is csak egyetlen alkalommal.

A diszperziós vizsgálatok a vonuló fajok esetében is erős helyhűséget mutattak ki (Clobert, Danchin, et al. 2001), ami távolságban kifejezve rendszerint az előző költés helyének 10 km-es körzetébe esik (Belluire et al. 2000; Paradis et al. 1998). Ez különösen meglepő annak fényében, hogy ezek a fajok évente sokszor több mint tízezer kilométeres utat tesznek meg költő- és telelőhelyeik között. A költőhelyhez való ragaszkodás mellett több faj esetében erős helyhűséget mutattak ki a telelőhelyhez is (Catry et al. 2003; Cuadrado et al. 1995; King and Hutchinson 2001; Latta and Faaborg 2001; Robertson et al. 2000), ami azt jelzi, hogy a telelőhelyek közti diszperzió is igen kis mértékű lehet.

Az ökológiai vizsgálatok általában elfogadottnak veszik, hogy a költő populációk egységes egészet alkotnak, aminek különböző részei között az egyedek erősen keveredhetnek. Mivel a vonuló madarak diszperziója nagyobb távolságokat mutat mint az állandó fajoké (Belluire et al. 2000; Paradis et al. 1998), a vonuló madarak ilyen jellegű keveredése elvileg nagyobb mértékű kellene legyen. Ez azt jelentené, hogy a vonuló madarak populációi keveredése teljes, arra az elvre alapozva, hogy akár generációnként egyetlen egyed is elegendő pánmiktikus populáció létrejöttéhez (lásd: Morjan & Rieseberg 2004). Ennek ellenére nagyon sok hosszútávú vonuló madárfaj mutat egyértelműen szétváló vonulási útvonalakat, azaz a költő populáció más-más, egymástól jól elkülönülő útvonalakon jut el a telelőhelyekre (Cramp 1985).

A vonuló madárfajok al-populációinak demográfiai függetlenségének megértésére (Esler 2000) segítségül hívható a metapopulációs elmélet kerete (Hanski 1999). A metapopulációs modellek egyre nagyobb teret hódítanak, részben konzervációbiológiai alkalmazási lehetőségeik miatt. Feldarabolódott élőhelyeken élő veszélyeztetett fajok populációdinamikájának megértése metapopulációs szinten létfontosságú lehet védelmi óvintézkedések és

beavatkozások tervezésekor (Smith and Peacock 1990). Hasonló költő- és telelőhelyek használatának következménye lehet az egyedek helyi környezethez való alkalmazkodása asszortatív párválasztás révén (Bearhop et al. 2005), ami kezdetben a vonulási kapcsoltság kialakulásához, majd később fenntartásához vezet.

A hosszútávú vonuló füsti fecske egy helyi populációjában a stabil izotópok elemzése legalább három olyan csoport egymás melletti létezését mutatta ki, amelyek ezen kívül fenotipikusan is különböztek. A csoportok utódai is eltértek egymástól, testméret, testsúly és immunválasz tekintetében (Møller and Hobson 2004). Ez azt sugallja, hogy a valószínűleg a vonulás révén összekötött csoportok tulajdonságai egyik nemzedékről a másikra öröklődnek. Persze ezek az eredmények a további megerősítésig fenntartással kezelendők, hiszen lehetséges, hogy ez egy kivétel az általános szabály alól, miszerint a vonuló madarak erősen keveredhetnek a hosszú vonulás alatt és emiatt alig mutathatók ki esetükben populációs elkülönülések.

2.6. A diszperziót befolyásoló egyéb tényezők

2.6.1. Életkor és nemek közti különbségek

Greenwood (1980) a cikke írásáig közölt, madarakat és emlősöket vizsgáló publikációk alapján erősítette meg azt az addig is ismert általános szabályt, hogy madarak esetében a tojók, míg emlősöknél a hímek távolodnak el inkább születési- vagy szaporodóhelyüktől. Ezt a különbséget a szaporodási rendszerek közti eltérésekkel magyarázta. Abban az esetben ha a hímek egy forrást védenek (azaz ahol egy forrás vagy territórium birtoklása fontos a párszerzés szempontjából), előnyös lehet számukra a születési helyük környezetében maradni, ahol helyismeretük segítheti őket a forrásokért való versengésben. A tojók számára ebben az esetben a diszperzió előnyös lehet, hogy ezáltal nagyobb választékból szerezzenek párt maguknak illetve a beltenyésztést

elkerüljék. Olyan párválasztási rendszerekben viszont, ahol a tojók eloszlása nem függ a hímek által monopolizált erőforrásoktól, hanem a hímek közvetlenül versengenek a nőtényekért, a szelekció a nagyobb hím-diszperzióknak kedvez. Elvileg ez az érvelés kellőképpen alkalmazható bármelyik rendszertani csoportra, a szaporodási rendszer ismeretében. Nem egyértelmű azonban olyan fajok esetében ahol nem válik szét egyértelműen a két szaporodási stratégia illetve nem veszi figyelembe a beltenyésztés elkerülésének és a szülő-utód konfliktusnak szerepét (Waser and Jones 1983). Clarke és munkatársai (1997) összesen 102 faj esetében vetették össze a nemek közti diszperziós különbségeket. Mindössze 22 fajnál találtak erősebb hím-diszperziót, az esetek többségében a tojók távolodtak messzebb. Énekesmadaraknál a hímek a születési diszperzió során kerültek távolabbra (67%, 4 a 6 fajból), kisebb arányban a költési diszperzió során (33%, 2 a 6 fajból). A madárfajok legalább 40%-ban nem volt eltérés a két nem között a vizsgált változók valamelyikében (távolság és elmozdulási valószínűség a születési illetve a költési diszperzióban).

Egy másik modell szerint a nemek közti diszperziós eltérést az határozza meg, hogy melyik nem választja ki a szaporodó helyet – függetlenül magától a szaporodási rendszertől. Tehát az a nem, aki elsőnek választ marad, a másik megy (Wolff and Plissner 1998). Persze ebben az esetben feltételezhető, hogy a helyhűség a legjobb stratégia és a diszperzió kevésbé előnyös. Az északi félteke vonuló énekesmadarainál a hímek rendszerint a tojók előtt érkeznek a költőhelyekre. Így ők foglalják a territóriumot és a modell szerint ők lesznek helyhűek, a tojók pedig jobban szétszóródnak. A Clarke és munkatársai által felsorolt 24 fajból ez mindegyik esetben így történik (Clarke et al. 1997). A vízimadarak (*Anatidae*) többsége az énekesmadarakhoz hasonlóan szintén vonuló, de azoktól eltérően a párválasztás nem a költőhelyen történik, hanem még a telelés vagy a visszafele tartó vonulás során. A költőterületre együtt érkeznek, nem egyértelmű hogy melyik nem vezeti a másikat. De a tojóknak előnyösebb visszatérni az ismerős szülőhely környezetébe, a hímeknek pedig mellettük kell maradniuk apaságuk biztosítása érdekében. Végző soron a tojók választják a költőhelyet, ők lesznek helyhűbbek és a hímek fognak jobban

szétszóródni. A nem-vonuló énekesmadarak esetében nehezebb megállapítani hogy melyik nem „vezet” a fészkelő- és szaporodóhely választásában. Itt valószínű döntő lehet, hogy a fiókák felnevelése során mekkora a tojó vagy a hím hozzájárulása. Az az ivar lesz helyűbb amelyik nagyobb részt vállal a nevelésben. A sokféle tényező összjátéka miatt itt sokkal nehezebb tesztelni Wolff és Plissner modelljét. A nem-vonuló énekesmadarak diszperziója ennek megfelelően nagyon összetett, nehéz benne egyértelmű általános összefüggéseket találni.

2.6.2. Telepek nagysága

Madaraknál a telepek nagysága egy populáción belül is tág határok közt változhat. Valószínű emiatt is, a telepesség evolúcióját kutató kezdeti vizsgálatok a telepek nagyságával összefüggő lehetséges költségeket és előnyöket tárgyalták (pl. Brown and Brown 1996; Hoogland and Sherman 1976; Møller 1987). Ezt a gazdasági jellegű megközelítést (költség/haszon) azonban számos kritika érte – ezzel a megközelítéssel ugyanis nehéz elválasztani a telepesség kialakulását okozó és azt fenntartó tényezőket (Wagner et al. 2000). Az egy telepen költő párok száma és azok rátermettsége közti kapcsolatot vizsgáló tanulmányok azt találták, hogy gyakran létezik egy optimális kolónia méret, ahol az egyedek költési sikere a legnagyobb értéket mutatja (áttekintést lásd: Brown and Brown 1996). A változó telepnagyság és az ehhez kapcsolódó jelenségek vizsgálata továbbra is nagy jelentőséggel bír ennek a szociális szerveződésnek a megértésében és jelenlegi evolúciójában.

A telepesen költő madaraknál várható, hogy a költőtelep nagysága összefügg az élőhely minőségével és erős hatása van a diszperziós és betelepülési valószínűségekre (Hénaux et al. 2007). A telep nagysága emellett megjósolhatja a táplálékért való intraspecifikus versengés erősségét, a táplálkozási utak hosszát, a fészkelőhelyekért való versengést, de hatással lehet a

kooperatív viselkedésre is. Ennéfogva joggal feltételezhetjük, hogy akár a sűrűségnek, a telepek nagyságának is hatással kell lennie a diszperzióra.

Az először költő, fiatal madarak vonzódását a nagy méretű telepekhez több telepesen költő madárfaj esetében is kimutatták, mint a sziklafecske (*Petrochelidon pyrrhonota*, Brown and Brown 1996), az északi bíborfecske (*Progne subis*, Davis and Brown 1999) vagy dankasirály (*Croicocephalus ridibundus*, Péron et al. 2010). A nagyobb sűrűségű területekhez való vonzódás tapasztaltak territoriális fajok egy éves egyedeinél is, mint a legyezőfarkú lombposzáta (*Setophaga ruticilla*, Hahn and Silverman 2006).

A telepek nagyságának hatását a diszperzióra talán a legalaposabban a fakultatívan telepesen költő fehérkarmú vércsénél (*Falco naumanni*) vizsgálták. A kezdeti vizsgálatok szerint a születési diszperzió valószínűsége csökkent a születési kolónia nagyságával és a legközelebbi teleptől való távolsággal. Minél kisebb volt a legközelebbi telephez való távolság annál közelebb kezdtek el a madarak fészkelni, főleg a nagy telepek (több mint 10 pár) esetében (Serrano et al. 2003). A kisebb telepekről jóval nagyobb valószínűséggel költöztek át nagyobb telepekre a madarak mint nagy telepekről a kisebbek irányába. Ezt hangsúlyozza, hogy a nagy telepeken költő madarak túlélési rátái mintegy 10%-al nagyobbak voltak mint a közepes és kis telepeken költő madarakénál (Serrano et al. 2005). A költésbe először kezdő madarak erős preferenciát mutattak a nagy telepek irányába. Ugyanakkor a sikertelenül költő párok abszolút száma szintén pozitívan korrelált a telepek nagyságával (Aparicio et al. 2007). Mivel a sikertelenül költő párok a következő évben nem tértek vissza ugyanarra a telepre költöni, az illető telepen megnőtt a fészkelésre potenciálisan alkalmas helyek (kőépületek üregei) száma. Így a fiatal madarak esetenként könnyebben található költési lehetőséget és kisebb interspecifikus kompetíciót kell leküzdeniük a nagyobb telepeken. Kísérletesen megnövelve azonban a fészkelőüregek számát, az egy éves madarak száma pozitívan korrelált ugyan a mesterséges fészkeládák számával, de nem függött össze a telepen levő fajtársak számával (Calabuig et al. 2011).

2.6.3. Morfológia

Viszonylag kevés vizsgálatban kíséreltek meg összefüggéseket keresni az egyedek morfológiai jellemzői és diszperziós viselkedésük között. Territoriális fajok esetében a bevándorlást és territórium-foglalást jelentősen befolyásolhatják a másodlagos nemi jellegek (Maccoll et al. 2000). A házi veréb esetében a nagyobb testméretű tojók nagyobb valószínűséggel diszpergáltak, de hasonló összefüggést nem találtak a faj hím egyedeinél (Altwegg et al. 2000). Több fajon végzett összehasonlító vizsgálat alapján a születési diszperzió összefüggésben állt a szárnyméret reziduális értékével, de csak a szedentáris életmódú madaraknál (Belliere et al. 2000).

Bár nem elsődlegesen a diszperzió vizsgálata volt a célkitűzése, főleg a rendszertani rokonság és a telepes fészkelés miatti hasonlóság miatt érdemes megemlíteni (Peer et al. 2000) tanulmányát. Az észak-amerikai odúfecske (*Tachycineta bicolor*) költő és nem-költő (ún. *floaters*) hím egyedeit hasonlították össze morfológiai jellegek alapján. Eredményeik ellentmondanak annak az általánosan elfogadott feltételezésnek, miszerint a nem-költő, de a telepek környékén huzamosan tartózkodó egyedek gyengébb minőségűek lennének (Lozano 1994). Sőt, szaporítószerveik fejlettsége arra utal, hogy ezek az egyedek a páron kívüli párzások révén teljesen készen állnak a szaporodásra és részt is vehetnek benne.

2.6.4. Élősködők

A gazda-élősködő kapcsolatok hosszú távú interakciót jelentenek a forrás nyújtó fajok (gazdák) és azon fajok közt akik ezeket a forrásokat kiaknázzák (paraziták). Az élősködők rendszerint csökkentik a gazdafajok rátermettségét, így a gazdák vagy védekezni próbálnak vagy elkerülik a parazitákat. Egyik módja a paraziták rátermettség-csökkentő hatásának ellensúlyozásának épp a diszperzió: elhagyják azokat a helyeket ahol a fertőzés veszélye magas, és megpróbálnak

olyan helyeken letelepedni ahol nincsenek élősködők (Boulinier et al. 2001). Bár az élősködők egyedekre gyakorolt patogén hatásai sok faj esetében jól ismertek és tanulmányozottak, kevés vizsgálat foglalkozott az egész populációt érintő hatásokkal. A vizsgálatokat megnehezíti, hogy a diszperzióra gyakorolt hatást nehéz vagy épp lehetetlen szétválasztani az élősködő életciklusától illetve maguknak a parazitáknak a terjedésétől. Fejlődésük során a paraziták gyakran több köztesgazdán keresztül jutnak el a végső gazdafajhoz, miközben maguknak is kisebb-nagyobb távolságokat kell megtenniük a gazdafajok keresése közben. Az epidemiológiai vizsgálatok épp ebből, azaz a parazita terjedése szemszögéből tekintenek a diszperzióra.

Telepesen költő madaraknál az egyedek magas száma és egymáshoz való közelsége miatt a fertőzés átadási lehetősége jóval nagyobb mint a magányosan költők esetében. Több esetben is kimutatták, hogy az egyedek az ektoparaziták miatt hagyták el a költőtelepet illetve negatívan hatottak a gazdafaj reprodukciós sikerére (Brown and Brown 1992; Chapman and George 1991; Møller 1987). Itt a paraziták külső, vérszívó élősködők voltak, amelyek életük nagy részét a gazdafaj fészkelési szubsztrátumán töltik. A parazitált egyedre időnként másznak fel rövid vérszívásra (pl. kullancslegyek *Hippoboscidae*, óvantagok *Argasidea*) vagy fejlődésük során egy hosszú, több napig tartó alkalomra (pl. kullancsok *Ixodae*). Ezek a kórokozók toxinokat fecskendezhetnek be, szövetet károsíthatnak, vérszegénységet okozhatnak, közvetlen hatást gyakorolva ezáltal a gazda viselkedésére és élettani folyamataira. Emellett más patogének, arbovírusok és baktériumok hordozói lehetnek. Mindezek következtében csökkenhet a gazdák szaporodási sikere és túlélési esélyeik, de egyúttal nőhet az emigrációs rátájuk is. Brown és Brown (Brown and Brown 1992) éppen ezt tesztelték a sziklafecske (*Hirundo pyrrhonota*) és külső vérszívó parazitája (*Oeciacus vicarius*) esetében. Az erősen fertőzött fészkekből származó fiókák jóval kisebb arányban tértek vissza költetni ugyanarra a fészkelőtelepre mint azok az egyedek amelyek fészkében nem találtak külső élősködőre utaló nyomot. Az ok-okozati összefüggés sajnos a parazitáltság kísérletes manipulálásának hiányában nem mutatható ki egyértelműen. Az viszont bizonyos, hogy a fiókákra

negatívan hat az élősködők jelenléte – ezt a paraziták kísérletes, füstöléssel való eltávolításával igazolták (Brown and Brown 1986).

A kullancs (*Ixodes uriae*) való helyi fertőzöttségnek hatását részletesen vizsgálták a csüllő (*Rissa tridactyla*) esetében is. A csüllő nagy, akár tízezer párt elérő telepekben költ tengeri sziklafalak párkányain. A kullancsral való fertőzöttség hatását a születési és költési diszperzióra egy 12 éves adatsoron nézték meg, ami alatt egy kisebb költőtelepen részletes demográfiai, viselkedési és epidemiológiai megfigyeléseket végeztek (Danchin and Monnat 1992). Megfigyeléses és kísérleti úton igazolták a kullancs negatív hatását a gazdafaj egyedeinek szaporodási sikerére és helyi demográfiájára. Az élősködők heterogén módon oszlottak meg a fészkek között és a helyi fertőzöttség pozitív temporális autokorrelációt mutatott, de maximum 3 éves időablakban (Boulinier et al. 1996). Predikciójuk szerint csak a költési diszperziót befolyásolhatja pozitívan a helyi parazita-fertőzés, a fiatal madarak ugyanis csak átlagosan 4 éves korukban kezdenek bele az első költésbe. Feltételezésüknek megfelelően csak a helyhű költő madarak és az előző évi fertőzöttség között találtak negatív kapcsolatot. A modellhez független változóként hozzáadva az egyedek szaporodási sikerét, kiderült, hogy a sikertelenül költő egyedek jóval kisebb valószínűséggel tértek vissza ugyanarra a helyre költeni mint a sikertelenül, de parazita-mentes helyen költő társaik (Boulinier et al. 2001). Bár ezek az eredmények is csak megfigyeléseken alapulnak, rámutatnak arra hogy ennél a telepesen költő fajnál nagy szerepet játszik a paraziták jelenléte egy adott költőhely minőségének jósolhatóságában és ennél fogva a gazdafaj élőhely-választásában. A külső élősködők hatása a diszperzióra lehet közvetlen (a parazitált egyedek saját tapasztalata) vagy közvetett (az élőhely minőségének becslése a paraziták jelenléte alapján).

Az állat-parazita rendszerekben azonban a gazdaállat nem csak diszperzióval válaszolhat a helyi élősködő fertőzésre, hanem különböző ellenállóképesség kifejlesztése révén is. Azaz marad és örökölt vagy a környezet által indukált rezisztencia révén ellenáll a parazita fertőzésnek (Boulinier et al. 1997; Møller 1990).

2.7. Diszperzió a partifecskénél

A partifecskék diszperziós viselkedését leíró első tanulmányok az Egyesült Királyságban lezajlott, nagyléptékű gyűrűzőmunka révén születtek. Az 1962-1968 közti időszakban közel félmillió partifecskét jelöltek meg a szigetországban, melyek 2,5%-át vissza is fogták (Mead and Harrison 1979). A következőkben ennek a nagy vizsgálatnak az eredményeit ismertetjük, a Bird Study folyóirat 1979-es évfolyamának júniusi száma alapján. Bár nagy területet lefedtek és rengeteg madarat láttak el jelölőgyűrűvel, az adatok minőségében igen nagy a heterogenitás, ami szinte lehetetlenné teszi összehasonlításukat: nagy eltérések voltak telepek látogatottságában, hálófelületben, időszakban, stb. Emellett az esetek többségében a gyűrűzők nem jelentették az 5 km-nél kisebb távolságban megkerült egyedeket, akkor sem ha azok egy másik telepen költöttek. Az azonos évi és a következő évi visszafogásokat így négy osztályba sorolták a visszakerülési távolságok alapján (10-49 km, 50-99 km, 100-199 km, 199+ km). Ezek szerint az azonos évi és az egy évnél későbbi visszafogások szignifikánsan különböztek a kifejlett (adult) és fiatal madarak esetében, bár mindkét korosztály esetében az őszi vonulás és gyülekezőhelyek fele tartó mozgások nehezítik az adatok értelmezését. Bár az esetek többségében hiányoztak az 5 km-nél kisebb távon visszafogott madarak adatai, egy modell és a meglévő adatok alapján próbálták prediktálni a 0-10 km közti megkerülések alakulását. Ennek összegzéseként azt találták, hogy az öreg egyedek 93%, míg a fiatalok 87%-a marad az első fogási helyének 10 km-es körzetében. Az elmozdulások mediánja 3 km volt öregek és 6 km fiatal madarak esetében.

A partifecske diszperziós távolságai az angol British Trust for Ornithology (BTO) gyűrűzési adatbázisában szereplő adatok szerint követik a más énekesmadaraknál is tapasztalható általános mintázatot, miszerint a születési diszperzió átlagos távolsága jóval nagyobb mint a költési diszperzióé. A fiatal madarak diszperziója átlagosan 6.65 (SD=22.8) km volt, míg az öreg madarak mindössze átlagosan 1.22 (SD=13.4) km-re tértek vissza a következő költési időszakban (Paradis et al. 1998).

Az általunk is vizsgált felső-tiszai populáción a túlélési ráták elemzése kapcsán vetődött fel a nemek és korcsoportok eltérő diszperziós viselkedése (Szép 1999). A fiatalkori tollzatban jelölt egyedek túlélési rátájának becslésekor, a modellezésben használt általános Cormack-Jolly-Seber modell ugyanis nem illeszkedik az adatokhoz (Lebreton et al. 1992). Az illeszkedés hiányát az első éves és az idősebb madarak eltérő túlélése okozhatja illetve a fiatal hímek és tojók közti diszperziós különbségek. A fiatalon jelölt madarak közül több hím került vissza a megjelölés helyén mint tojó és ez az arány nem változott a korral. A hímek aránya magasabb a jelölés 10 km-es körzetében, aztán egyenlő a tojókéval, majd a távolság további növekedésével a tojók aránya lesz magasabb. Ez, az előző eredményekkel (Szép 1995) összhangban azt jelzi, hogy a fiatal tojók diszperziója magasabb a hímekénél. A szociálisan monogám párzási rendszerű és utódgondozású, ivari dimorfizmussal nem rendelkező partifecske esetében feltételezhető a nemek egyenlő kikelési aránya (Krebs and Davies 1987). A tíz éves (1986-1996) gyűrűzési adatsor alapján, egyenlő ivararányt feltételezve, az a modell illeszkedett legjobban az adatokhoz, amely szerint az egy éves és az idősebb hímek túlélési rátája megegyezik és évről évre változik. A visszafogási ráta esetében az egy éves egyedek rátája eltér az idősebb egyedekétől, szintje és a különbség mértéke egyaránt évről-évre változik. A két korosztály visszafogási rátája közti különbséget a fiatal madarak ideiglenes diszperziója okozhatja, aminek a háttérében lehetséges kompetíciós okok húzódnak. A tojók esetében az egy éves és idősebb madarak túlélése különbözött (alacsonyabb az egy éveseknél) és párhuzamos módon változott az évek során. A visszafogási ráta szintén évről évre változik, de nem tér el a két korcsoportnál. A fiatal tojóknál tapasztalt alacsonyabb túlélési érték háttérében feltehetően a vizsgált területről történő végleges emigráció állhat.

3. Anyag és módszer

3.1. A vizsgált faj

A partifecske (*Riparia riparia*) a legkisebb európai fecskefaj, testhossza 12 cm, súlya 11-19.5 gramm (Turner 2004). Jellegzetes élőhelyei az alföldek nyílt vidéke, vizek közelében, ahol telepeit a folyók, tavak oldalába vájja. Fészkelhet emberi települések közelében, akár azokon belül is. Fészkelőhelyei efemer jellegűek, a telepek számára alkalmas függőleges falak kialakulása az eróziótól függ, ami új helyeket hoz létre illetve eltünteti a régi telepek üregeit. Amennyiben lehetőség van rá, kerülnek a régi, fészekparazitákkal fertőzött üregeket tartalmazó falakat és a frissen létrejött falakba vájnak üregeket (Szép and Møller 2000). A magyarországi populáció nagysága 40000 – 165000 párba becsülhető (Burfield and van Bommel 2004).

Táplálékát szinte kizárólag a levegőben szerzi be, egyedül vagy kisebb-nagyobb csoportokban, átlagosan 15 méter magasságban. Fészkelési időszakban nem távolodik messzire a teletől. Táplálékában főleg hártyásszárnyúakat, legyeket, levéltetveket, kérészeket, bogarakat azonosítottak (Cramp 1985; Chişamera and Manole 2005; Turner 2004).

Telepesen fészkel, a telepek nagysága változó, Magyarországon átlagosan 198 üreg (minimum 1, maximum 3179) (Szép et al. 2003). Az üregeket egymáshoz közel készítik, néha egymással is érintkezhetnek. Az üreg ásását a hímek kezdik és párbaállítás után a tojóval közösen folytatják (Kuhnen 1985). Az üregek hossza a talaj összetételének függvényében változhat. Az egy telepen található üregek mintegy 60%-a foglalt (Kuhnen 1978; Szép 1990).

Szociálisan monogám, de gyakoriak a páron kívüli párzások. Egy Skóciában végzett vizsgálatban a fészekaljok 36%-ban volt páron kívüli párzásból származó fióka (a fiókák 14%-a). Itt egy kvázi-parazitizmusnak keresztelt jelenséget is megfigyeltek, amikor a páron kívüli párzásban résztvevő tojó a hím szociális párjának a fészkébe tojta a tojását. Ez a fészekaljok 9%-át és a fiókák 2.4%-át érintette (Alves and Bryant 1998).

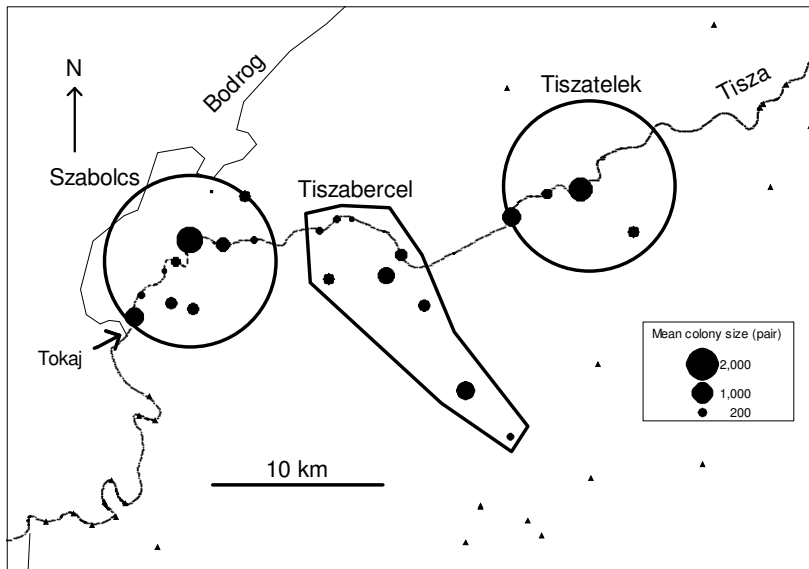
Egy nagy, több 3000 fészkelőpárt tartalmazó, Szabolcs falu közelében levő tiszai telepen végzett DNS-ujjlenyomat elemzésünk alapján 47 fészkelj 38%-ban találtunk páron kívüli párzásból származó fiókákat, ami a 190 fióka 19%-át jelentette. A páron kívüli párzásból származó egyedek száma nagyobb volt sűrűbb teleprészleteken, viszont nem találtunk eltéréseket a különböző korú egyedek között (Augustin et al. 2007). Egy előző, szintén tiszai telepen végzett vizsgálatban hasonló arányokat találtak: 20 fészkeljéből 8 esetében (40%) volt páron kívüli megtermékenyítésből származó fióka, azaz 63 fiókából 15 (24%) (Nicholls et al. 2001).

A Tiszán és környékén levő telepeken, az 1995-2005 közti időszakban a tojók átlagosan május 10-e körül rakják le az első tojásokat, átlagosan 4.75-öt. A kirepülés előtti kort (15 nap) megérő fiókák száma átlagosan 2.86. A sikeresen fiókát reptető fészkekben a másodköltsék aránya 16.7%, fészkelj-méretük 3.54 tojás és a 15 napos fiókák száma 1.13. A tiszai állomány madarainak nagy része (több mint 60%-a) a 200-nál több üreget tartalmazó telepeken fészkel. Ehhez járul hozzá, hogy az első költés fiókáinak száma a sűrűn egymás mellett levő fészkek esetében a legnagyobb és a nagy (1000 párat meghaladó) telepeken egyben a fészeksűrűség is nagyobb (Szép 2007).

Hosszútávú vonuló. A vonulás megkezdése előtt több ezres nagyságrendű éjszakázóhelyeken gyülekeznek. A felnőtt madarak gyorsabban elhagyják a gyülekezőhelyeket, a fiatalok előtte több helyet is meglátogatnak mielőtt elindulnának (Mead 1979). A Kárpát-medencében fészkelő partifecskék pontos afrikai telelőhelyei nem ismertek. Az eddig ismert gyűrűzési megkerülések helyzetei és a fészkelő madarak túlélési rátái és az afrikai telelőhelyek állapota közti összefüggések elemzése alapján a magyarországi partifecskék a Szahel-övezet Malitól Etiópiáig terjedő területein, valamint Közép- és Kelet-Afrikában telelhetnek (Szép and Møller 2005). Több éves angliai adatsor elemzése során az derült ki, hogy nem csupán a telelő- hanem a költőterületek csapadékviszonyai is befolyásolhatják a partifecskék túlélését. Míg a telelőterületen hullott csapadék pozitívan, addig az előző évben a költőterületen hullott eső negatívan hatott a madarak túlélésére (Cowley and Siriwardena 2005).

3.2. A vizsgált terület

A disszertációban felhasznált adatokat a Tisza folyó felső-magyarországi szakaszán, a Tokaj és Tiszatelek helységek között lévő partifecske telepeken gyűjtöttük. Emellett rendszeresen látogattuk a folyó körzetében levő homokbányákat, ahol a partifecskek betelepődése esetén ugyanolyan módszerekkel vizsgáltuk őket mint természetes élőhelyükön (3.1. ábra). A folyó szakadópartjaiban és a homokbányákban költő partifecskek Európa egyik legsűrűbb populációját jelentik (Szép 1991). A telepeken költő párok száma többnyire százas nagyságrendű, két-három nagyobb telep esetében meghaladhatja az ezret is.



3.1. ábra. Partifecske telepek eloszlása a vizsgált területen (Felső Tisza és homokbányák). A pontok nagysága a telepek méretére utal.

3.3. Gyűrés, diszperzió mérése, általános adatelemzési módszerek

A partifecskéket a telepek közelében fogtuk be és gyűrésztük, az üregek elé helyezett hálóval. A befogásokat a zavarás elkerülése érdekében csak a tojások lerakása után kezdtük el és a fiókák kirepülési időszakáig folytattuk. Az üregek vizsgálatát, a benne lévő fészkek állapotát, tojások és fiókák számát egy endoszkópra szerelt videokamera segítségével végeztük, hetente kétszer, a telepek kiválasztott falrészletein beszámozott üregekben (Szép et al. 2003). A befogások során leggyakrabban 7 méter hosszúságú, fémkeretre feszített függönyhálót használtunk, amelyet felülről lógattunk le az üregek elé, 30-50 cm távolságra, 3-5 percig. Ennek a befogási módszernek az előnye, hogy csak azok a madarak kerülnek befogásra, akik az üregekben tartózkodnak. Ezzel minimálisra csökkenthető annak az esélye, hogy más telepeken vagy a telep más falrészein költő madarakat fogjunk be. A hálóval történő befogás mellett használtunk speciális befogási módszereket is, amelyekkel pontosan azonosítani lehetett az üregek tulajdonosait (fészkekcsapda, kézi háló). A fiókák kirepülési időszakában nagyobb hálófelülettel és hosszabb időre a telep elé kifeszített hálókkal is jelöltünk partifecskéket, ahol a fő cél a kirepülő fiatalok jelölése volt, minél nagyobb számban.

A hálóból való kiszedés után a madarakra a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület Gyűrészőközpontja által kibocsátott alumínium jelölőgyűrűt helyeztünk, meghatároztuk korát és ivarát a kotlófolt jelenléte vagy hiánya alapján (Cowley 1999; Svensson 1984), 1 mm-es pontossággal lemértük szárnyhosszát (maximálisan feszített szárnyhossz, *lásd* Svensson 1984) és tömegét (30 grammos Pesola súlymérleggel), majd szabadon engedték. Az ismert fészki és visszafogott madarak esetében a már említett mérések mellett lemértük a faroktollak, a csüd és szegycsont (0.1 mm-es pontossággal, digitális tolómérővel) hosszát és kullancsok számát. Egyes madaraktól begyűjtöttük a két második legszélső faroktollat a tollak kémiai elemtartalmának utólagos meghatározása céljából. Egyik évben (2002) kor-függő jelöléseket is festettünk az ismert korú egyedekre, üregeiknek későbbi beazonosítása miatt.

A morfológiai adatok felhasználásánál a gyűrűzők közti mérési hibák elkerülése érdekében csak a saját mérési adataimat használtam fel. Az elemzések többségében a 2000-2003 közötti négy év gyűrűzési adatait használtuk fel, de az ismert korú egyedekkel végzett elemzéseknél figyelembe vettük az ez előtti időszakban jelölt madarak adatait is. Annak érdekében, hogy a diszperziós státusz és a morfológiai jellegek kapcsolatát elemezzük, logisztikus regressziót alkalmaztunk a mért morfológiai paraméterekre és a diszperziós státuszra (0 – helyhű, 1 – diszpergált). A hímek és tojók eltérő diszperziós mintázata miatt, külön elemeztük a két nem egyedeinek morfológiai jellege és a diszperzió közötti összefüggéseket. Annak érdekében hogy a testméreteket egyetlen változóba sűrítsük, főkomponens analízist (PCA) végeztünk a szárny, a farok és a szegycsont méreteire. Hímeknél az első főkomponens 57%-ban, tojóknál 53.7%-ban magyarázta a három méretet, így megfelelően jellemezte a együtt a három testméretet. A diszperziós státusz és az első főkomponens kapcsolatát egyutas ANOVA-val vizsgáltuk. Ezeket az elemzéseket csak a költési diszperzióban résztvevő (azaz a fogás és visszafogás pillanatában is költő, kifejlett) madarakra végeztük el.

A négy éves időszak (2000-2003) alatti, telepek közti költési diszperzió leírásához nem vettük figyelembe a „klasszikus” hálózással befogott madarakat, mivel ezt a módszert főleg a kirepülési időszakban használtuk, amikor az idős madarak gyakran látogathatnak szomszédos telepeket, így befogásuk nem jelenti feltétlenül azt, hogy azon a telepen is költöttek. A fiatalon gyűrűzött madarak esetében a nemek meghatározása a visszafogáskor történt, esetükben felhasználtuk minden jelölési módszer adatát és csak a visszafogáskor zártuk ki a „klasszikus” hálózással történt jelölést. Fiatal madárként tárgyaljuk a fiókkorban fészekben jelölt madarakat is. A gyűrűzés és megkerülés helye közti távolságot légvonalban, km-ben megadva számoltuk ki. Az elemzésből kizártuk a 100 km-nél távolabb megkerült egyedeket.

A külső élősködők hatását a diszperzióra a 2000- és 2001-es évek fogás-visszafogásain vizsgáltuk. Ekkor két olyan telepen (gávavencsellői és tímári homokbánya) jelöltünk adult és fiatal madarakat, ahol az előző évekből

visszamaradt régi üregek megléte miatt nagyon magas volt az üregek átlagos fertőzöttségi szintje. A két telepre 2001-ben nem telepedtek vissza madarak, így diszperziós távolságaikat összehasonlítottuk a nem-fertőzött telepekről származó visszafogott madarakéval (természetesen kizárva a helyhű madarakat, amelyek elmozdulási távolsága 0 km volt).

3.4. A telepen belüli diszperzió mérése

A telepen belüli diszperziót egy Rakamaz település mellett a Tiszán kialakult nagy partifecske telepen (48°08'N, 21°25'E) vizsgáltuk, ahol 2000-ben 1457, 2001-ben pedig 2171 üreget ástak a madarak. A madarak gyűrűzése nem tért el a többi telepen alkalmazott gyűrűzési módszerektől. Az adatok elemzésénél itt sem vettük figyelembe a „klasszikus” hálózással történt jelöléseket és a morfológiai összehasonlításoknál csak a saját mérési adataimat használtam fel.

2000-ben a telepen 6 darab 7 méteres szakaszt különítettünk el, ahol összesen 93 alkalommal gyűrűztünk. 2001-ben a fal omlása miatt jóval hosszabb lett a költésre alkalmas felület, így a 20 szakaszon 107 alkalommal jelöltünk madarakat. A gyűrűzési erőfeszítés egyforma volt a telep minden szakaszán, kivéve 2000-ben a telep 1-es szakaszát, ahol egy párhuzamosan zajló vizsgálat miatt 27 alkalommal hálóztunk (a többi szakaszon 9-14 alkalommal).

A madarak érkezési sorrendjét a falról minden harmadik napon készült videófelvevételek alapján állapítottuk meg, ahol minden üreget egyesével megszámloltunk. A végleges ürekszám és az üregek sűrűségének megállapításakor a maximális értékeket használtuk, amikor a felvett kép jó minőségű volt és az üregeket még nem takarták el a növények.

A csoportosulás (aggregáció) méréséhez minden 2000-ben, egy szakaszon belül jelölt madár esetében esetében kiszámoltuk a 2001-ben a telepen levő helyüktől az összes lehetséges távolságát (szakaszban mérve) a velük egy helyen jelölt madarakhoz. A csoportosulás méréséhez a Mantel-tesztet

használtuk, amivel a 2000-es és 2001-es telepeken fogott madarak távolsági mátrixait hasonlítottuk össze. Az így számolt korrelációkat aztán összehasonlítottuk egy 10000 alkalommal futtatott mátrixok véletlenszerű korrelációival. A Mantel-tesztet és a randomizációs futtatásokat a zt szoftverrel végeztük (Bonnet and de Peer 2002). Annak érdekében, hogy a különböző szakaszok közti különbségeket is észlelhessük, mindegyik szakasz minden egyes egyedére kiszámoltuk a távolság-párokat (ismét szakaszokban kifejezve). Ezeket a távolságokat véletlenszerűen újraszámoltuk 1000 alkalommal. A véletlenszerű és megfigyelt távolságok összehasonlításánál nem a megszokott átlag és medián-értékeket, hanem ezek összegét hasonlítottuk össze.

3.5. Fogás-visszafogás modellezése

A vonulási kapcsolttság, diszperzió és túlélés összefüggéseit az 1994-2005 között jelölt partifecskek fogás-visszafogás adatsorán végeztük. Ebben az időszakban összesen 15856 fiatal és 41298 adult (198818 hím és 21480 tojó) kapott jelölőgyűrűt. Közülük 1967 fiatal és 6159 adult madarat fogtunk be újra. A befogási helyek alapján három régiót különítettünk el, mindegyik központjában egy-egy nagy költőteleppel és a nagyjából 10 km-es körzetükben levő kisebb telepekkel (Szabolcs, Tiszabercel, Tiszatelek, 3.1. ábra). Feltételezésünk szerint ezek a régiók elkülönült egységeket alkotnak, amelyeknek hasonlóan elkülönült vonulási útvonalaik és afrikai telelőhelyeik vannak.

A túlélés (F), átmenetek (Ψ) és visszafogás (p) modellezésekor a több rétegű fogás-visszafogás megközelítést (*multi-state capture-recapture*) használtuk (Brownie et al. 1993), az M-SURGE 1.8.1 programcsomag segítségével (Choquet et al. 2004). Az elemzés során külön kezeltük a fiatal (azaz a jelölés évében született) és az öreg (adult tollazatú, egy évesnél idősebb)

egyedeket. A modellek felállításánál és a rokon-modellek összehasonlításánál több szerző által is javasolt módszereket használtunk (Burnham and Anderson 2002; Lebreton et al. 1992; Pradel et al. 2005; Pradel et al. 2003). A paramétereket külön modelleztük mindkét nem esetében. A fiataloknál feltételeztük az egyenlő nem-arány meglétét és ennek megfelelően számoltuk az évente gyűrűzött fiatal hím/tojó arányokat. Ezt megközelítést előző vizsgálatok is alátámasztják (Szép 1999). Az adatok illeszkedését az általános többrétegű fogás-visszafogás modellekhez az U-CARE 2.2.5 programcsomaggal végeztük (Choquet et al. 2005).

Fiatal madaraknál a Jolly-Move (JMV) modell illeszkedés-vizsgálata (*goodness-of-fit*) egyik teszt-komponens esetében mutatott szignifikáns illeszkedés-hiányt: TEST 3G.SR; hímek: $\chi^2 = 51.268$, $df = 28$, $p = 0.005$, tojók: $\chi^2 = 46.378$, $df = 29$, $p = 0.022$, U-CARE) (Pradel et al. 2005). Ez a teszt-komponens azt mutatja, hogy szignifikáns eltérések lehetnek a frissen és az előzőleg fogott egyedek újrafogási esélyeiben, ami miatt ebben az adatsorban várható a kor-függő túlélés megjelenése (Choquet et al. 2005). A kor-függő túlélést tartalmazó alap-modell ($\Psi_{f.to,t}$, $F_{f.t.a2}$, $p_{f.to,t}$) úgy a hímek mint a tojók adatsorához illeszkedett (hímek: $\chi^2 = 62.561$, $df = 65$, $p = 0.568$, tojók: $\chi^2 = 35.294$, $df = 61$, $p = 0.995$, WBWA+3G.SM+M.ITEC+M.LTEC, U-CARE). Az „*over-dispersion*” jelenségét mérő érték (\hat{c}) 1 volt az illeszkedés-teszt szerint. Mivel különbségek vannak a fiatal és öreg egyedek diszperziójában, egy additív kor-hatást építettünk be a diszperzióba, ami az évek során interakció nélkül változott. A megváltozott alap-modell ($\Psi_{f*to*t+a2*s}$, $F_{f*t*a2*s}$, $p_{f*to*t*s}$), jobban illeszkedett az adatokhoz mint az amelyik nem feltételezett kor-függést a diszperzióban (*likelihood-ratio* teszt LRT (Lebreton et al. 1992), 2 vs. 1 modell, $\chi^2 = 25.310$, $df = 5$, $p < 0.001$, 3.1. táblázat). A fiatalon gyűrűzött madaraknál az „*identity link function*”-t használtuk, az átmeneti rátákat befolyásoló várható kor-hatás miatt (Choquet et al. 2005).

3.1. táblázat. Az 1994-2005 között fiatalként gyűrűzött partifecskékre felállított több-rétegű fogás-visszafogás modellek. A becült paraméterek számát (psz), a devianciát és az Akaiki Információs Kritériumot (AICc) az M-SURGE programmal számoltuk ki. Az átmeneti (Ψ), túlélési (F) és visszafogási (p) ráták rövidítései: t - év, s - nem, a2 – két korosztály (egy éves, két éves és annál idősebb), interakciót pont jelzi (.), additív kapcsolatot plussz jel (+) mutatja (Choquet et al. 2004). A legkisebb AICc érték félkövér betűvel szedve.

Modell	Ψ	F	p	Deviancia	psz	AICc
1	f.to.t.s	f.t.a2.s	f.to.t.s	12604.72	388	13380.72
2	f.to.t+a2.s	f.t.a2.s	f.to.t.s	12579.41	393	13365.41
3	f.to.t+a2.s	f.t.a2.s	to.t.s	12694.24	317	13328.24
4	f.to.t+a2.s	f.t.a2.s	to.t	12725.74	288	13301.74
5	f.to.t+a2.s	f.t.a2+s	to.t	12793.07	230	13253.07
6	f.to.t+a2.s	f+t.a2+s	to.t	12864.28	190	13244.28
7	f.to.t+a2.s	t.a2+s	to.t	12866.38	188	13242.38
8	f.to+a2+s	f.t.a2+s	to.t	13002.16	105	13212.16
9	f.to+a2+s	f+t.a2+s	to.t	13056.96	65	13186.96
10	f.to+a2+s	t.a2+s	to.t	13059.1	63	13185.1
11	f.to+a2+s	t+a2+s	to.t	13077.35	54	13185.35
12	f.to+a2+s	t.a2	to.t	13112.45	53	13218.45
13	f.to+a2+s	a2+s	to.t	13108.07	44	13196.07
14	f.to+a2+s	t+s	to.t	13100.7	53	13206.7
15	f.to+a2	t.a2+s	to.t	13096.38	62	13220.38
16	f.to+s	t.a2+s	to.t	13079.65	62	13203.65
17	f.to+a2+s	t.a2+s	t	13322.6	41	13404.6
18	f.to+a2+s	t.a2+s	to	13330.22	33	13396.22

Öreg tollzatban megfogott madaraknál a the Jolly-Move (JMV) modell illeszkedés-vizsgálata memória-hatást mutatott ki (hímek: $\chi^2 = 30.429$, $df = 15$, $p = 0.01$, tojók: $\chi^2 = 30.322$, $df = 18$, $p = 0.034$, WBWA, U-CARE) és csapda-hatás a fogásra (hímek: $\chi^2 = 29.541$, $df = 16$, $p = 0.021$, M.LTEC, tojók: $\chi^2 = 97.779$, $df = 38$, $p = 0.001$, M.ITEC, U-CARE) (Pradel et al. 2005). A memória hatás csak két régióra és néhány évre mutatkozott, Szabolcsban (hímekre 2001-2003 között, tojókra 2002-2003 között) és egy alkalommal Tiszabercelen (tojókra, 1998-ban), $p < 0.05$, WBWA test, U-CARE. A memória-hatás nem okozott szignifikáns illeszkedés-hiányt a TEST.3G összetevőben, ami a fogási történet hatását vizsgálja a jövőbeni befogott és visszaengedett egyedekre (males: $\chi^2 = 124.085$, $df = 129$, $p = 0.606$, females: $\chi^2 = 140.393$, $df = 132$, $p = 0.292$) (Pradel et al. 2005). A csapda-hatás viszont szignifikáns illeszkedés-hiányt okozott a TEST 3.M összetevőben (ami a fogás hatását vizsgálja a később visszafogási valószínűségre) tojókra és közel-szignifikánsan hímekre (hímek: $\chi^2 = 81.815$, $df = 66$, $p = 0.091$, tojók: $\chi^2 = 113.578$, $df = 47$, $p < 0.001$, U-CARE). Ezért a $\Psi_{f.to.t.s}$, $F_{f.t.s}$, $p_{f.to.t.m.s}$ modellt használtuk alap-modellként (a1 modell, 3.2 táblázat) ahol mindkét nem esetében csapda-hatást feltételeztünk a visszafogási rátákra. Ehhez az általános modellhez az adatok előkészítését az U-CARE programmal végeztük. A $\Psi_{f.to.t.s}$, $F_{f.t.s}$, $p_{f.to.t.m.s}$ modell illeszkedés-vizsgálata alapján ($\chi^2 = 309.819$, $df = 286$, $p = 0.159$, WBWA+3G.SR+3G.SM+M.LTEC, U-CARE) a modellezés és az LRT tesztek során 1.183-as értékkel számoltunk az „overdispersion”-ra (\hat{c}). Mivel az adult madarak esetébe nem számítottunk additív hatásokra az átmeneti rátáknál, ezért Choquet és munkatársai (Choquet, Reboulet, et al. 2005) javaslatát követve az általános „logit link function”-t használtuk

3.2. táblázat. Az 1994-2005 között aduiként gyűrűzött partifecskékre felállított több-rétegű fogás-visszafogás modellek a három régióban. A becsült paraméterek számát (psz), a devianciát és az Akaiki Információs Kritériumot (AICc) az M-SURGE programmal számoltuk ki. Az átmeneti (Ψ), túlélési (F) és visszafogási (p) ráták rövidítései: f – régió, ahol az egyed az előző évben volt, to – régió, ahol az egyed az adott évben volt, t - év, s - nem, a2 – két korosztály (egy éves, két éves és annál idősebb), interakciót pont jelzi (.), additív kapcsolatot plussz jel (+) mutatja (Choquet et al. 2004). A legkisebb AICc érték félkövér betűvel szedve.

Modell	Ψ	F	p	Deviancia	psz	AICc
a1	f.to.t.s	f.t.s	f.to.t.a2.s	44605.7	522	42231.16
a2	f.to.t.s	f.t.s	to.t.a2.s	44896.44	318	42091.63
a3	f.to.t	f.t.s	to.t+a2.s	45101.04	168	41980.54
a4	f.to.t	f+t.s	to.t+a2.s	45287.98	126	42069.15
a5	f.to.t	f.t+s	to.t+a2.s	45200.97	136	42008.82
a6	f.to.t	f.s	to.t+a2.s	45246.96	108	41995.28
a7	f.to	f.t.s	to.t+a2.s	45312.38	108	42055.68
a8	f.to.t	f.t.s	to.t+a2+s	45113.63	167	41990.17

4. Eredmények

4.1. A diszperzió általános mintázata a vizsgált területen (életkor, nemek, telepek nagysága)

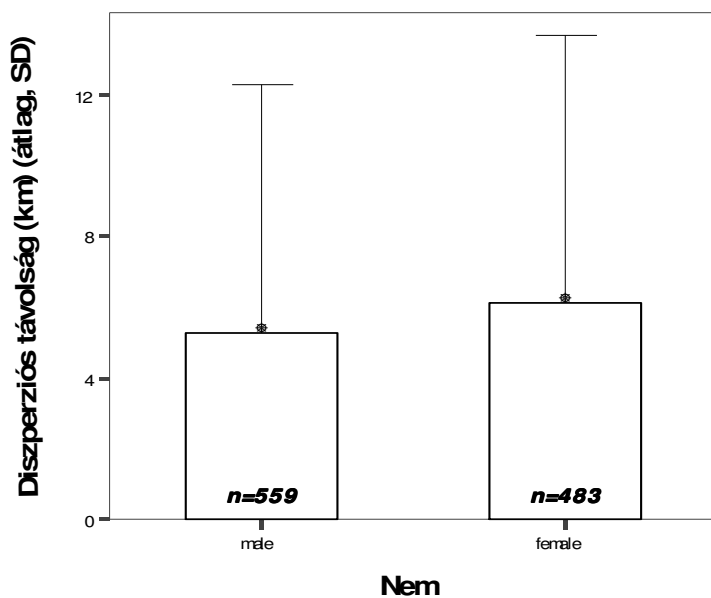
A négy éves (2000-2003) vizsgálati időszak alatt összesen 12521 adult madarat jelöltünk meg a telepeken és ezekből összesen 1166 egyedet fogtunk vissza a gyűrűzést követő években, azaz a jelöltek 9.31%-át. Fialat madaraknál a visszafogási arány ennek hozzávetőlegesen fele, 4.35% - az 7604 egyedből 331 került befogásra költő madárként 2003-ig (4.1. táblázat).

4.1. táblázat. A négy éves (2000-2003) vizsgálati időszak alatt jelölt és megkerült partifecske egyedek kor- és nem szerinti megoszlása

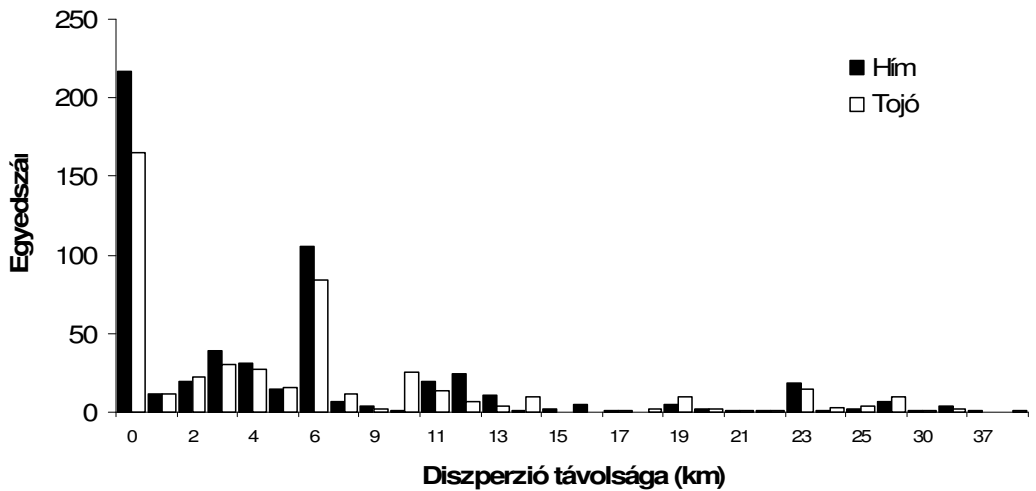
Gyűrűzés/ Visszafogás éve	Fialat		Adult				
	Gyűrűzött	Visszafogott		Gyűrűzött		Visszafogott	
		Hím	Tojó	Hím	Tojó	Hím	Tojó
2000	2443			1245	1422		
2001	1940	53	50	1547	1850	168	153
2002	1487	78	55	1937	2036	235	229
2003	1734	60	35	1216	1268	229	152
Összesen:	7604	191	140	5945	6576	632	534

Adult madarak esetében a gyűrűzés és megkerülés helye közti távolságok átlaga 5.69 km (SD = 7.26), míg a medián értéke 4 km volt. Összesen 36.7%-uk tért vissza költeni előző fészkelési helyére és 42.1%-uk a 10 km-es körzetében költött a diszperziót követően. A nemek nem tértek el jelentősen a diszperziós

távolság tekintetében, bár a tojók kissé távolabb kerültek vissza mint a hímek (4.1. ábra, Mann-Whitney $U_{559,483} = 126737.5$, $p = 0.07$). A hímek diszperziós távolságának átlaga 5.31 km, mediánja 3 km, a tojók átlaga 6.13, mediánja 4 km volt. A diszperziós távolságok eloszlása valószínű a költésre alkalmas szakadófalak illetve a homokbányák eloszlását követi (4.2. ábra).

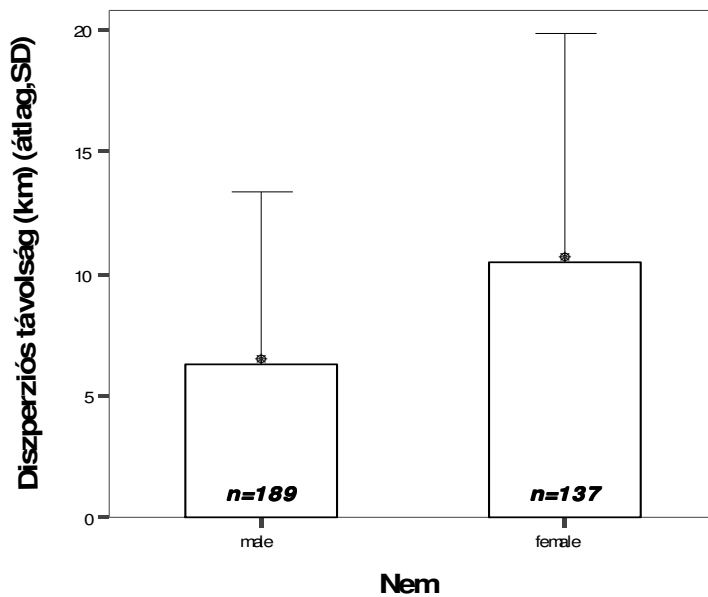


4.1. ábra. Adult hím és tojó partifecskek átlagos diszperziós távolsága. A különbség nem szignifikáns (Mann-Whitney $U_{559,483} = 126737.5$, $p = 0.07$)

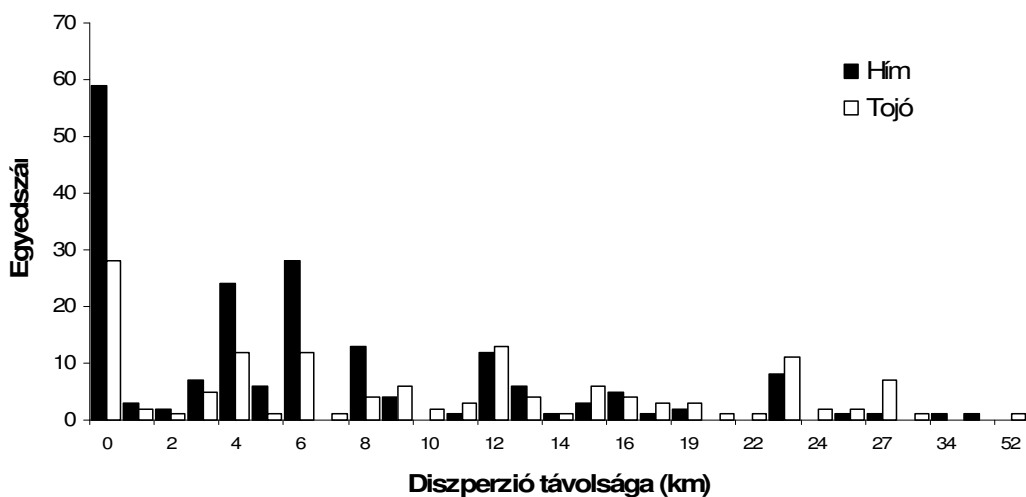


4.2. ábra. Költési diszperzió távolságainak eloszlása hím és tojó partifecskekénél.

Fiatalként vagy fiókaként gyűrűzött madaraknál az átlagos diszperziós távolság 8.08 km (SD=8.31), a medián pedig 6 km volt. A fiatal madarak távolabb kerültek meg mint az adultok (Mann-Whitney $U_{326,1042} = 138041$, $p < 0.001$). A fiatalok 26.7%-a tért vissza arra a telepre ahol született, további 40.8%-uk nem távolodott 10 km-nél messzebb születési helyétől. A két nem diszperziós távolságai eltértek egymástól, a tojók diszperziós távolságai nagyobbak voltak mint a hímeké (4.3. és 4.4. ábra, Mann-Whitney $U_{189,137} = 9492.5$, $p < 0.001$). A hímek átlag-távolsága 6.32 km, mediánja 4 km, a tojók átlaga 10.50 km, mediánja 9 km volt.

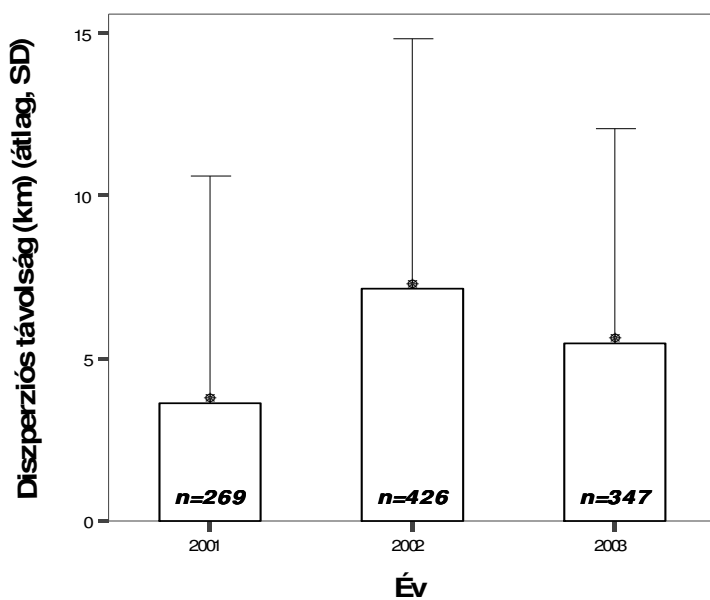


4.3. ábra. Fiatal hím és tojó partifecskek átlagos diszperziós távolsága közti különbségek.

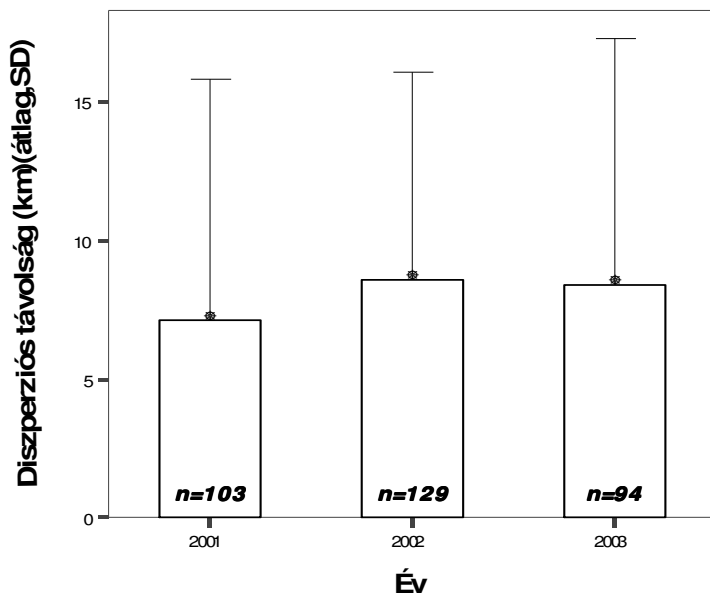


4.4. ábra. Születési diszperzió távolságainak eloszlása hím és tojó partifecskekénél.

A visszafogási távolságok változtak ez évek között adult madaraknál (Kruskall Wallis $\chi^2 = 85.3$, $df = 2$, $p < 0.001$), de nem tértek el szignifikánsan a fiatal madarak (Kruskall Wallis $\chi^2 = 5.79$, $df = 2$, $p = 0.05$) esetében (4.5. és 4.6. ábra).

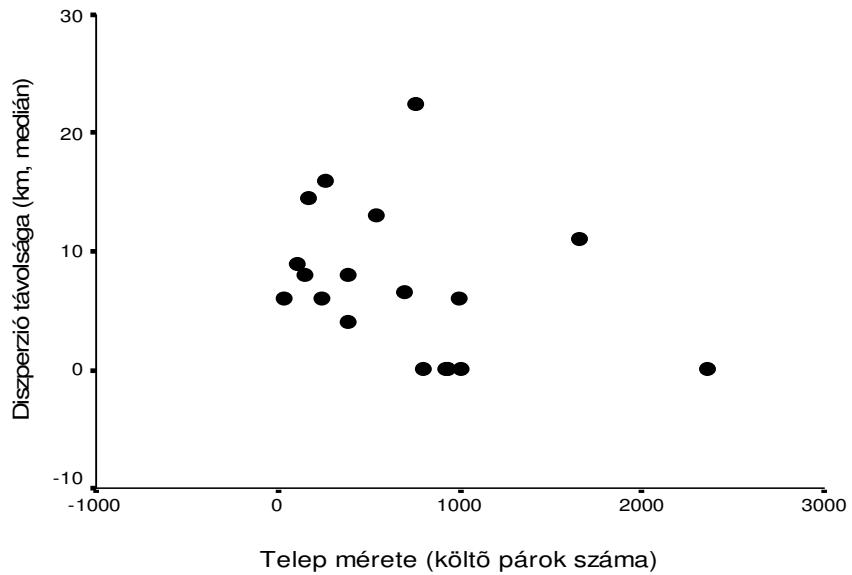


4.5. ábra. Évek közti eltérések az adult partifecskek diszperziós távolságaiban.



4.6. ábra. Évek közti eltérések a fiatal partifecskék diszperziós távolságaiban.

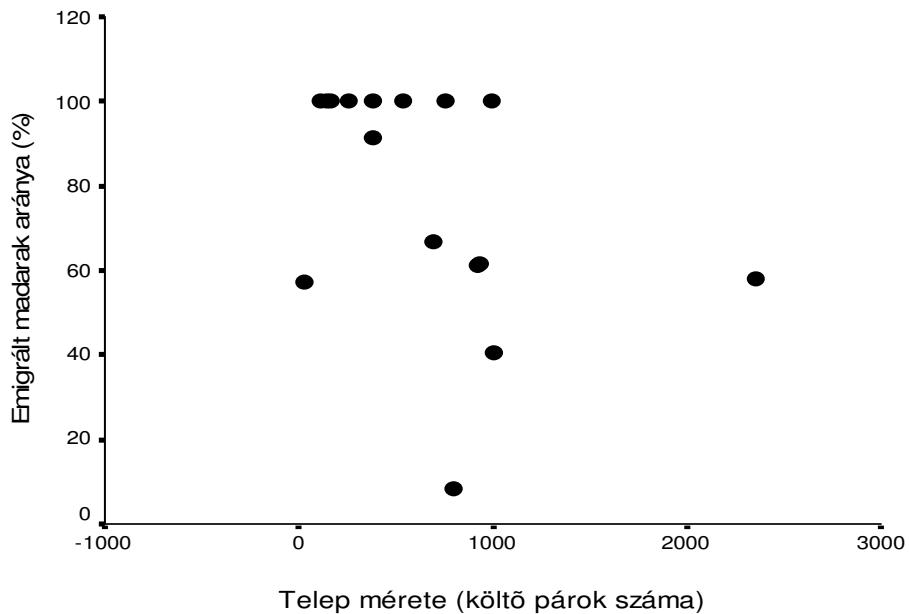
A telepek nagyságának egyik kor- és ivar-csoport esetében sem találtuk kimutatható hatását a diszperziós távolságokra (4.7. ábra). Ugyan az adult madarakra együttesen végzett elemzés szerint a nagyobb telepek madarai kisebb távolságokat tettek meg diszperziójuk során, a két változó közti kapcsolat nem szignifikáns (Pearson korreláció, $r = -0.345$, $n = 18$, $p = 0.16$).



4.7. ábra. A diszperzió távolsága és a telepek mérete közti kapcsolat adult partifecskekénél

Fordított szemszögből vizsgálva, az adult partifecskek helyhűségét sem befolyásolta a költőtelep nagysága, sem a hímek (Pearson korreláció, $r = 0.18$, $p = 0.45$, $n = 18$), sem a tojók (Pearson korreláció, $r = 0.16$, $p = 0.53$, $n = 17$) esetében.

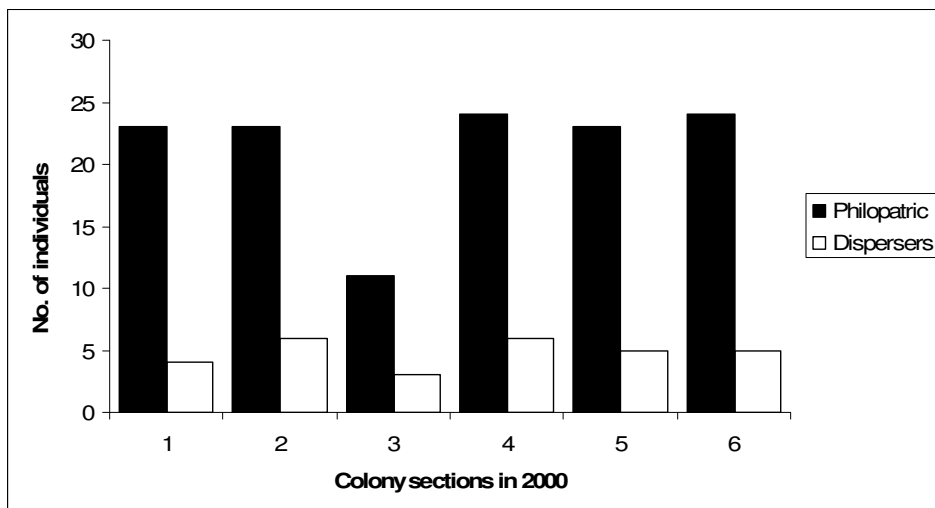
Fiatal madaraknál a kisebb telepekről emigráló egyedek százalékos aránya valamivel magasabb volt mint nagy telepek esetében (4.8. ábra), de a kapcsolat itt sem volt szignifikáns (Pearson korreláció, $r = -0.41$, $p = 0.11$, $n = 16$).



4.8. ábra. Emigráló fiatal partifecskek százalékos aránya és a telep méret közti kapcsolat

4.2. Telepen belüli diszperziós mintázatok

A 2000-ben adult költő madárként a telepen megjelölt 1494 egyedből összesen 157 egyedet fogtunk vissza 2001-ben. Ezek igen magas helyhűséget mutattak, hiszen közülük 128 egyed (81.5%) ugyanarra a telepre tért vissza költeni, míg csupán 29 egyed (19%) került kézre más telepen (4.9. ábra). A máshol visszafogott egyedek között nem mutatkozott jelentős különbség: 16 egyed volt köztük hím (55.2%) és 13 tojó (44.8%, Chi-négyzet próba, $\chi^2 = 0.31$, $p = 0.57$). A költési időn belüli visszafogások esetében a madarak 82.5%-a ugyanazon teleprészleten került kézre ismét, 14.6% a szomszédos szakaszok valamelyikében és mindössze 2.7%-uk távolabbra mint egy telepszakasz.



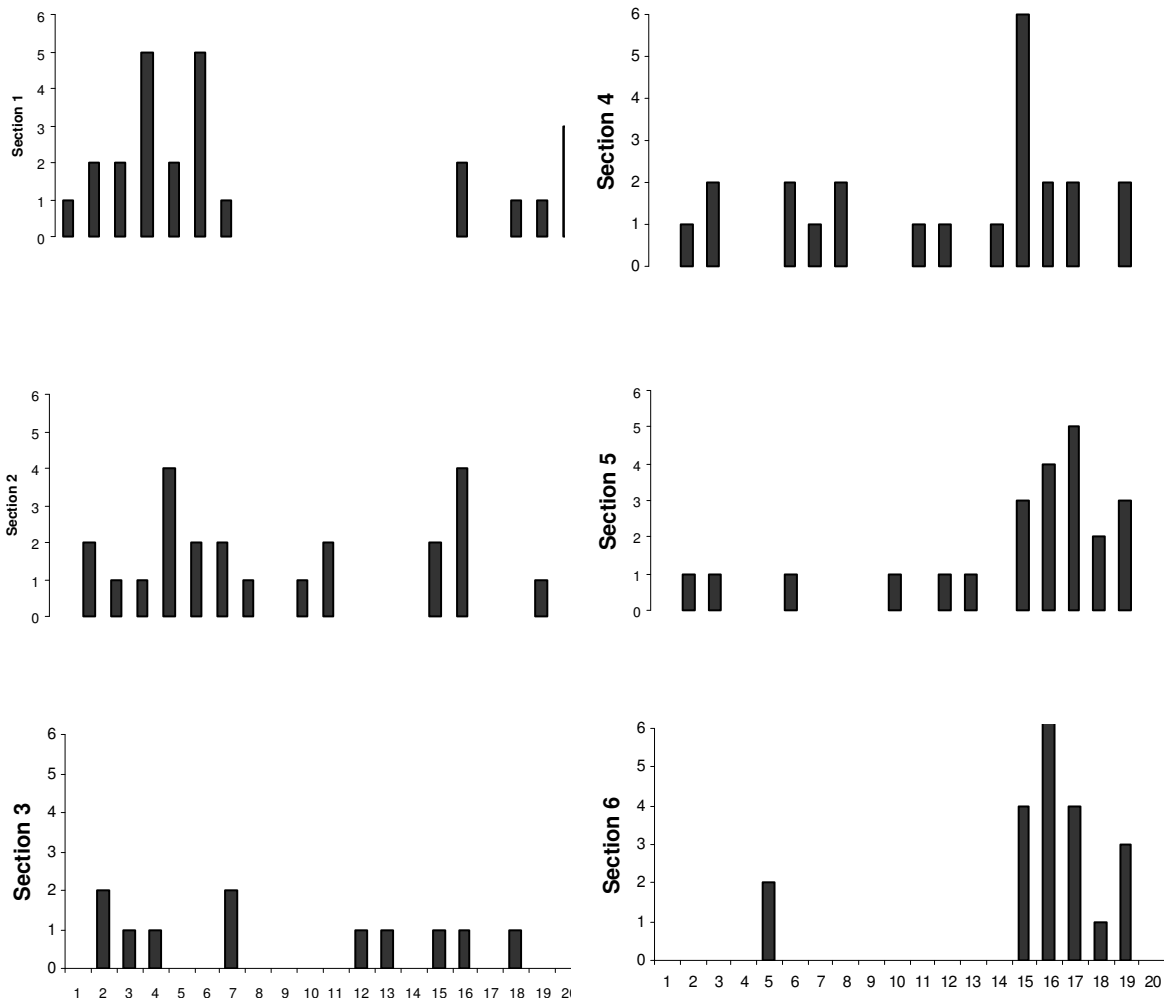
4.9. ábra. A rakamazi telep szakaszain 2000-ben megfogott adult helyhű (*Philopatric*) és diszpergált (*Dispersers*) partifecskek visszafogásai 2001-ben

A üregek száma hasonló volt a hat teleprészleten 2000-ben (átlag 242.8 ± 8.7 , $SD = 21.4$), de 2001-ben jóval nagyobb volt az üregek számának szórása (átlag 108.5 ± 10.7 , $SD = 47.9$).

A 2000-ben megfigyelt legközelebbi szomszédhoz való távolság alapján prediktálni lehetett a következő év betelepédési távolságát (Mantel-teszt, $r = 0.20$, $p < 0.0001$, 10000 ismétlés). Azok a madarak tehát akik egymás szomszédságában fészkeltek, a következő évben is jóval közelebb telepedtek meg egymáshoz mint azt a véletlenszerű eloszlás alapján várhatnánk. Ha összehasonlítjuk a letelepédési távolságok összegének eloszlását a véletlenszerű megtelepedési távolságokkal, négy telepszakasz esetében észlelhetünk erősebb csoportosulást (4.2. táblázat, 4.10. ábra).

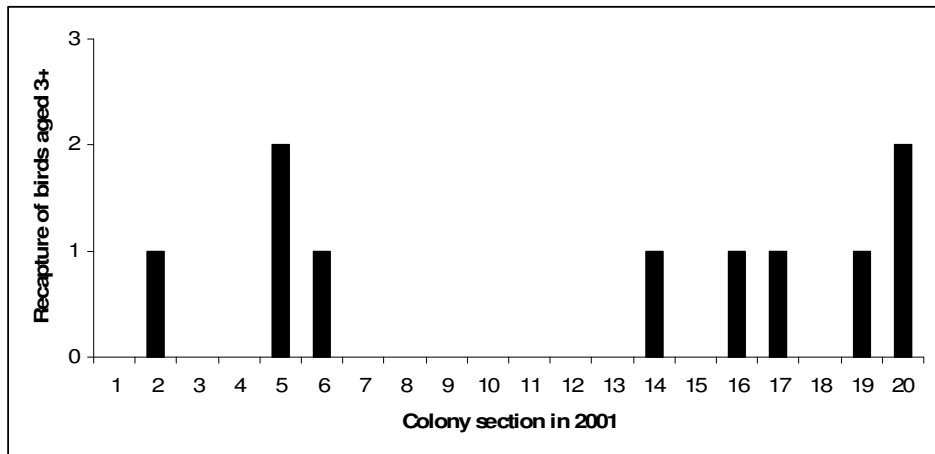
4.2. táblázat. A 2000-ben megfogott és 2001-ben visszafogott madarak észlelt és véletlenszerű távolságai (a számítás részleteit lásd a 3.4. fejezetben)

Szakasz	n	Távolságok összegei		p
		Megfigyelt	Random átlag	
1	25	1016	1388	<.001
2	23	757	874	.029
3	11	181	187	.392
4	23	841	1130	<.001
5	23	631	1196	<.001
6	21	347	714	<.001



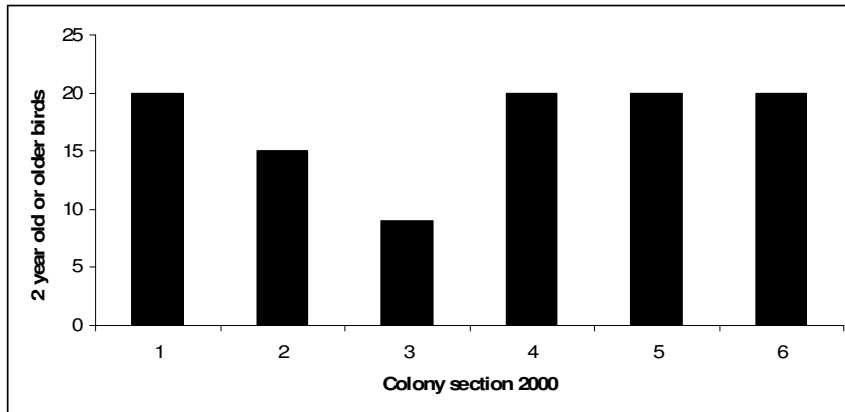
4.10. ábra. A 2001-ben visszafogott adult partifecskek betelepülési mintázata a telep különböző szakaszain. A vízszintes tengelyen a 2001-es teleprészletek, a függőleges tengelyen a 2000-es teleprészletek számozása van feltüntetve.

A kor hatását a betelepülési mintázatokra a mindkét évben befogott, ismert korú madarak összehasonlításával végeztük. Az idős madarak (3 évesnél idősebb és egy 4 éves egyed, $n = 10$) eloszlása egyenlőtlen volt a 2001-es telepszakaszok között (4.11. ábra). A kor-eloszlás szintén nem volt egyenletes 2000-ben, amikor a 2-es és 3-as telepszakasz (azaz ahol nem tapasztaltunk aggregált betelepülést a következő évben) madarai között kevesebb volt az idősebb egyed (4.12. ábra).



4.11. ábra. Idős (3 éves vagy annál idősebb) madarak visszafogásai a különböző teleprészleteken 2001-ben

Az egy telepszakazon költő madarak jellemzése érdekében összehasonlítottuk morfológiai méreteiket (4.3. táblázat). A hímek szárnyhossza eltérő volt a telepszakaszok között (Kruskal-Wallis test, $\chi = 10.61$, $df = 4$, $p < 0.05$), a 3-as szakaszon költő egyedeknek hosszabb szárnyuk volt mint a többi telepszakasz egyedeinek. A első és az ötödik szakaszon költő tojók csüdhossza nagyobb volt mint a többi egyedé (egyutas ANOVA, $F_{4,69} = 4.31$, $p < 0.005$).



4.12. ábra. Idős (2 éves vagy annál idősebb) madarak eloszlása a telep különböző részein 2000-ben

A fészkek foglaltsági aránya (az egy szakaszon befogott tojók és fészeküregek aránya alapján) átlagosan $0.51 (\pm 0.07)$ volt, legkisebb a 3-as telepszakasz esetében (0.21). Ezt a becsült fészekfoglalási arányt okozhatta a gyűrűzési erőfeszítés egyenlőtlensége is. Ez az egyenlőtlenség azonban nem befolyásolta a következő év visszafogási arányait.

Mindössze 29 felnőtt egyed esetében beszélhetünk „valódi” szétszóródásról, akik 2001-ben más telepen költöttek. Mivel a gyűrűzési ráfordítás hasonló volt a rakamazi telep 20 kilométeres körzetében az ismert tiszai és homokbányában létrejött telepeken, kicsi a valószínűsége, hogy sok előzetesen jelölt madár költött volna máshol. A teleprészletek között nem volt eltérés az egyedek a kilométerben számolt szétszóródási távolságát illetően (Kruskall-Wallis teszt, $\chi^2 = 0.213$, $df = 4$, $p = 0.9$).

4.3. táblázat. A 2000-ben különböző szakaszokon befogott partifecskek morfológiai jellemzői (átlag± SE, hosszméretek, mm-ben). Zárójelben a mintaszám van feltüntetve. A p értékek a Kruskal-Wallis teszt (szárnyméretek) és az egyutas ANOVA teszt (többi méret) alapján vannak megadva.

		1. szakasz	2. szakasz	3. szakasz	4. szakasz	5. szakasz	p
Hímek	Szárny	107.45 ± 0.32 (58)	107.49 ± 0.25 (105)	109.15 ± 0.35 (20)	107.85 ± 0.39 (52)	108.17 ± 0.30 (63)	0.03
	Szegycsont	18.52 ± 0.08 (51)	18.79 ± 0.13 (16)	18.15 ± 0.15 (2)	18.56 ± 0.12 (8)	18.29 ± 0.22 (5)	0.35
	Farok	53.73 ± 0.26 (44)	54.81 ± 0.54 (16)	55.0 ± 2.0 (2)	55.25 ± 0.36 (8)	53.8 ± 1.02 (5)	0.46
	Csüd	10.45 ± 0.08 (51)	10.36 ± 0.91 (11)	10.30 ± 0.40 (2)	10.35 ± 0.35 (2)	9.90 ± 0.20 (3)	0.42
Tojók	Szárny	109.02 ± 0.42 (55)	108.18 ± 0.26 (84)	107.63 ± 0.57 (24)	108.28 ± 0.32 (60)	107.96 ± 0.33 (68)	0.35
	Szegycsont	18.62 ± 0.08 (56)	18.75 ± 0.16 (14)	18.86 ± 0.33 (3)	18.83 ± 0.24 (85)	18.53 ± 0.19 (10)	0.74
	Farok	54.70 ± 0.39 (37)	55.07 ± 0.70 (14)	54.33 ± 1.20 (3)	55.62 ± 0.29 (13)	53.9 ± 0.70 (10)	0.45
	Csüd	10.63 ± 0.53 (52)	10.26 ± 0.07 (11)	10.16 ± 0.17 (3)	10.13 ± 0.13 (3)	10.40 ± 0.13 (5)	0.004

4.3. Túlélés és vonulási kapcsoltság

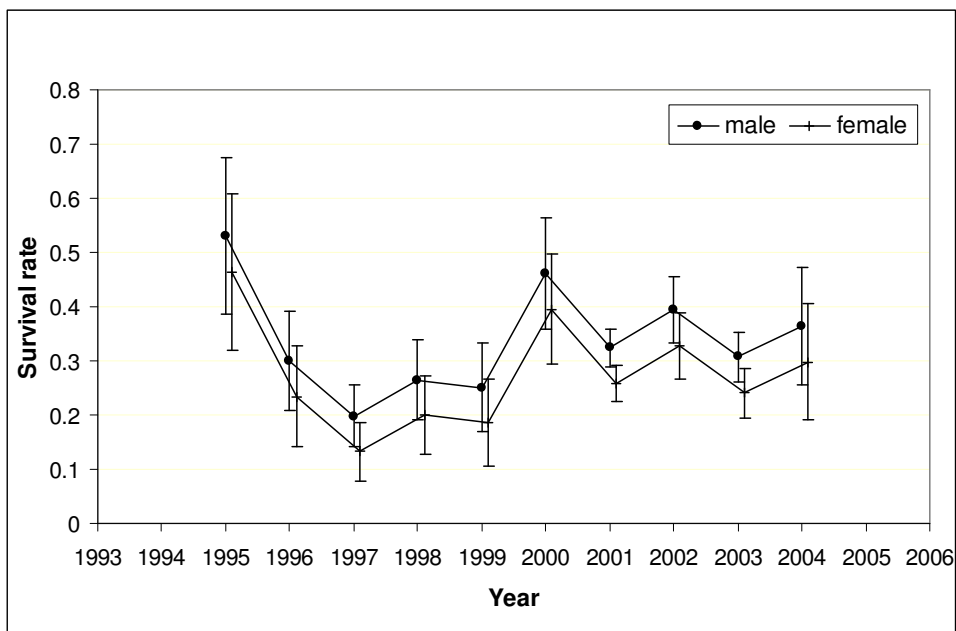
Fiatalok túlélése

A modellszelekció során a $\Psi_{f.to+a2+s}$, $F_{t.a2+s}$, $p_{to,t}$ modellnek volt a legkisebb AICc értéke (10-es modell, 3.1. táblázat). Eszerint a három régió közti átmeneti ráták (Ψ) eltértek, de az évek során állandóak maradtak, valamint különbség volt a két ivar és a két korosztály között (egy éves illetve egy évesnél idősebb). A túlélés hasonló volt a három régióban, de eltért az egy éves és az egy évesnél idősebb madaraknál – változott az évek során és interakció volt a korosztályok között, de hiányzott az interakció a nemek között. A visszafogási rátánál (p) a modell különbségeket feltételezett a régiók között és interakcióval változott az évek során, de nem mutatott eltérést a két ivar között.

A második, amelynek az AICc értéke legjobban megközelítette a kiválasztott modell AICc értékét (a különbség kisebb volt 2-nél) és rokon (*nested*) modellje volt, azt feltételezte, hogy az egy éves és annál idősebb madarak túlélése interakció nélkül változott az évek során (11-es modell, 3.1. táblázat). A harmadik modell szerint a túlélés eltért a három régióban, de párhuzamosan változott az évek során (9-es modell, 3.1. táblázat).

A *likelihood ratio* tesztek (Lebreton et al. 1992) a rokon modellek között a következőket mutatták ki:

- a hímek túlélése szignifikánsan nagyobb volt mint a tojóké, de párhuzamosan, interakció nélkül változott az évek során (egy éves hímek: 0.339 (0.018), tojók: 0.274 (0.018) 12-es modell vs. 10-es modell, $\chi^2 = 53.354$, $df = 10$, $p < 0.001$) (4.13. ábra);



4.13. ábra. Fiatal partifecske hímek (*male*) és tojók (*female*) túlélési rátájának (\pm SE) változása a végső modell szerint (10-es modell, 3.1. táblázat)

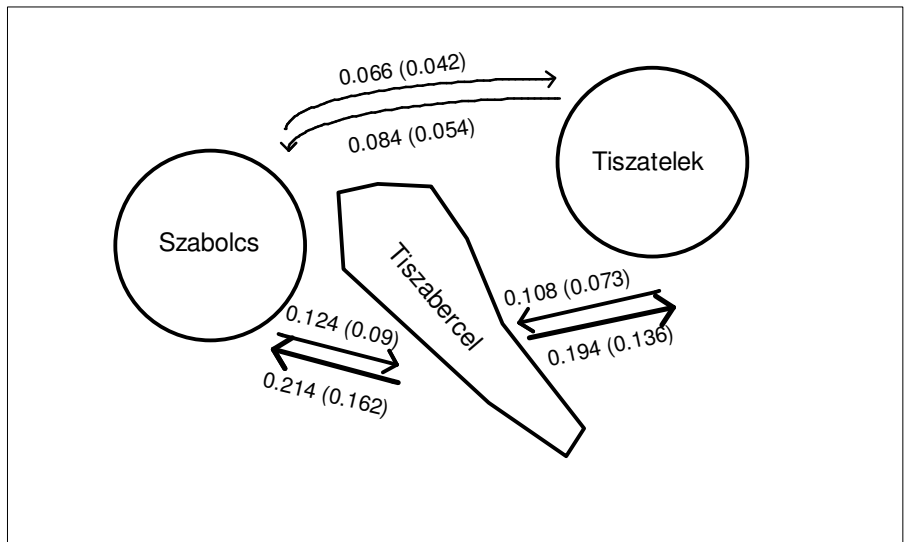
- a túlélési ráta szignifikánsan eltért az évek között (13-as modell vs. 10-es modell, $\chi^2 = 48.969$, $df = 19$, $p < 0.001$);

- a túlélési ráta szignifikánsan kisebb volt az egy éves madaraknál mint az idősebb egyedeknél (egy éves hímek: 0.339 (0.018), két éves vagy annál idősebb hímek: 0.552 (0.040), 14-es modell vs. 10-es modell, $\chi^2 = 41.598$, $df = 10$, $p < 0.001$);

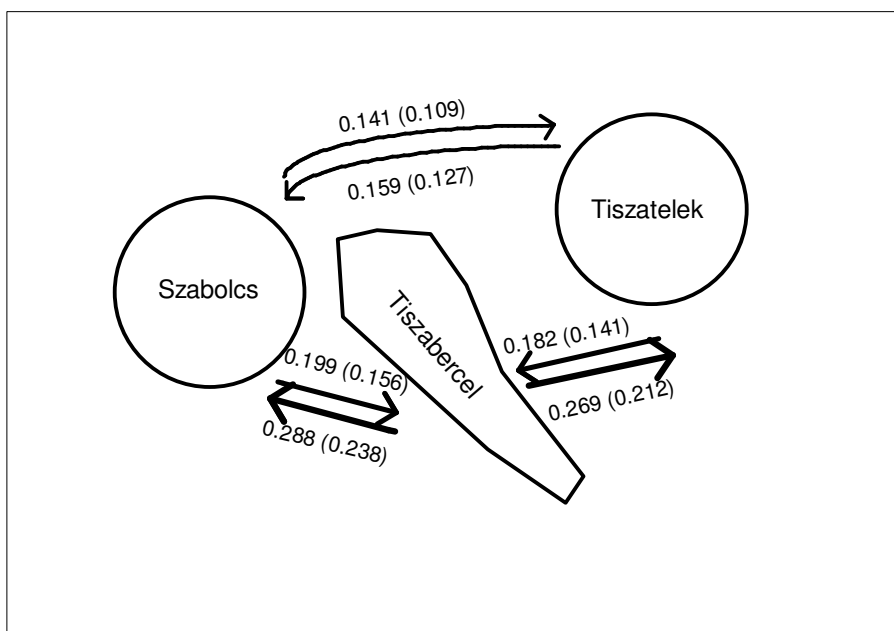
- az egy éves és az egy évesnél idősebb hímek túlélése szignifikáns interakciót mutatott az évek során (11-es modell vs. 10-es modell, $\chi^2 = 18.249$, $df = 9$, $p = 0.032$). A három régió között nem volt jelentős eltérés a túlélési rátában (9-es modell vs. 10-es modell, $\chi^2 = 2.144$, $df = 2$, $p = 0.342$).

Fiatal madarak átmeneti rátái

A fiatal madarak átmeneti rátái jelentősen eltértek a két nem között, 60-110%-al nagyobbak voltak az egy éves tojóknál (4.13. ábra) mint az egy éves hímeknél (4.14. ábra) (15-ös modell vs. 10-es modell, $\chi^2 = 37.278$, $df = 1$, $p < 0.001$). A fiatal madarak átáramlása Tiszabercelről Szabolcs és Tiszatelek régiókba nagyobb volt mint azokból visszafele és nagyobb volt mint a Szabolcs és Tiszatelek közti átmenetek (4.14. és 4.15. ábra)



4.14. ábra. Fiatal hím partifecskek átmeneti rátái (Ψ) a három régióban (\pm SE), a végső modell becslései alapján (10-es modell, 3.1.táblázat)



4.15. ábra. Fialat tojó partifecskek átmeneti rátái (Ψ) a három régióban (\pm SE), a végső modell becslései alapján (10-es modell, 3.1. táblázat)

Adult madarak túlélése

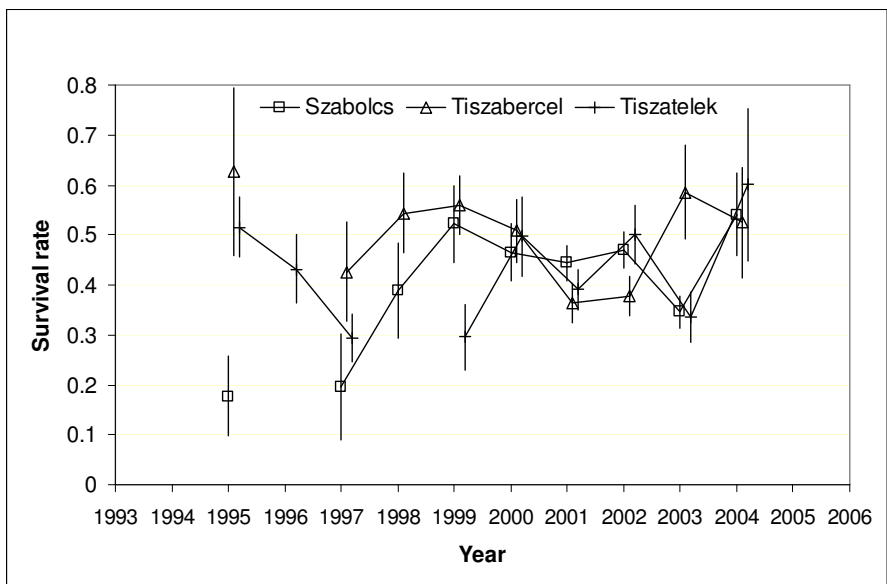
A modellezés során a $\Psi_{f.to.t}$, $F_{f.t.s}$, $p_{to.t+m.s}$ modellnek volt a legkisebb AICc értéke (a3-as modell, 3.2. táblázat). Ez a modell azt feltételezi, hogy az átmenet (Ψ) a három régió között különbözött és interakcióval változott az évek során, valamint nem volt eltérés a két nem között. A túlélés (F) különbözött a három régióban és évente változott; interakcióval régiók és nemek között. A visszafogási ráta (p) eltért a három régióban, interakcióval változott az évek során és eltért a frissen fogott és a már előzőleg megfogott adultok között, de a csoportok közti interakció nélkül változott az évek során. A rokon-modellek közti LRT tesztek a következőket mutatták ki (3.2. táblázat alapján):

- a túlélési ráta szignifikánsan eltért a régiók között és interakcióval változott az évek során (LRT az a4-es vs. a3-as modell között, $F = 4.11$, $df = 42$, 126 , $p < 0.001$) (4.16. és 4.17. ábra). A hímek és tojók átlagos túlélési rátái a Tiszabercelen voltak a legmagasabbak (hímek: Szabolcs = 0.394 (0.044), Tiszabercel = 0.501 (0.031), Tiszatelek = 0.429 (0.036); tojók: Szabolcs = 0.326 (0.044), Tiszabercel = 0.393 (0.029), Tiszatelek = 0.371 (0.03)).

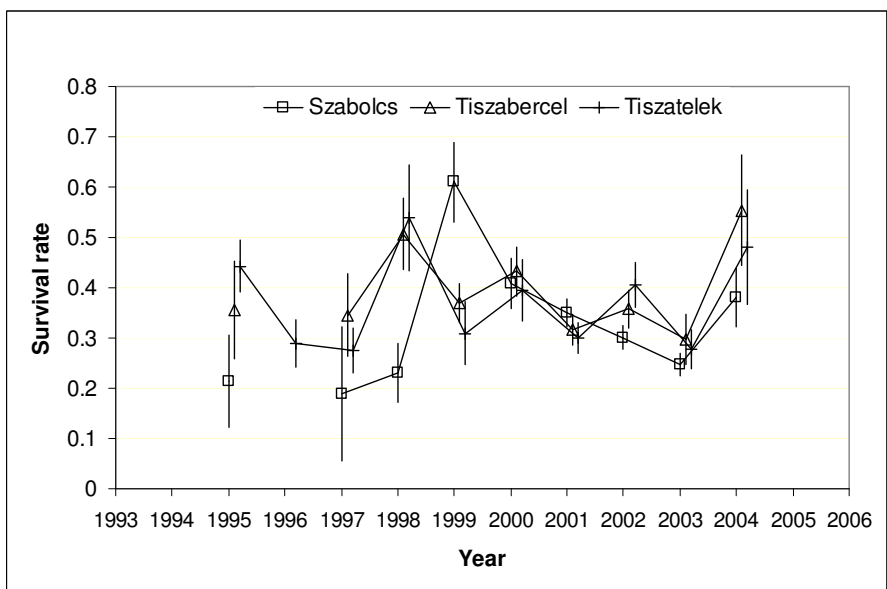
- a túlélési ráta szignifikánsan eltért a nemek között, kisebb volt a tojóknál (hímek = 0.442 (0.023), tojók = 0.363 (0.02)) és interakcióval változott az évek során (LRT az a5 modell vs. a3 modell között, $F = 2.883$, $df = 32$, 136 , $p < 0.001$).

- a túlélési ráta változott az évek során (LRT az a6-os modell vs. a3 modell között, $F = 2.246$, $df = 60$, 108 , $p < 0.001$).

- a visszafogási ráta szignifikánsan különbözött az adult hímek és tojók között – magasabb volt tojók esetében és interakcióval változott az évek során (LRT az a8-as vs. a2 modell között, $F = 11.620$, $df = 1$, 167 , $p < 0.001$). A csapda-hatás erősebb volt tojóknál (átlagos ráta: első fogás = 0.213 (0.02), későbbi fogás = 0.241 (0.016)) mint a hímeknél (átlagos ráta: első fogás = 0.161 (0.016), későbbi fogás = 0.174 (0.018)).



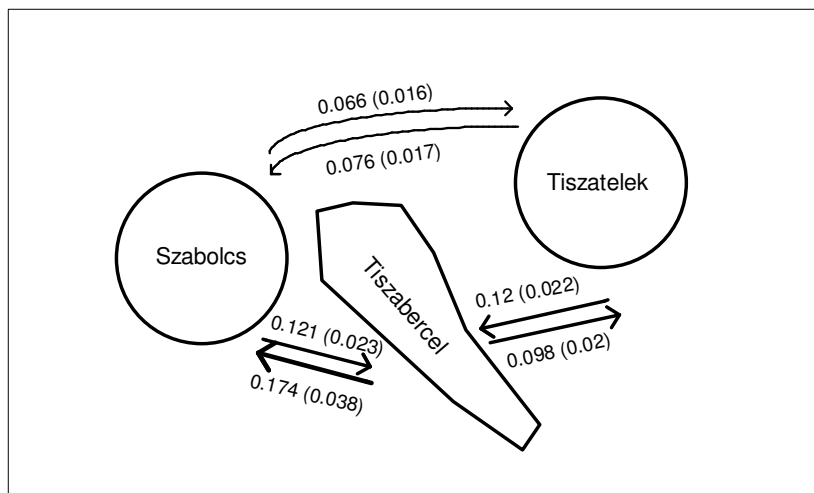
4.16. ábra. A három régióban fészkelő adult hím partifescék túlélési rátái a végső modell alapján (3-as modell, 3.2. táblázat). Nincs becslésérték azokra az évekre, ahol a kis mintaszám miatt a becslés pontatlansága magas volt. A túlélési ráták az $x-1$ és x év közötti időszakokra értendők.



4.17. ábra. A három régióban fészkelő adult tojó partifescék túlélési rátái a végső modell alapján (3-as modell, 3.2. táblázat). Nincs becslésérték azokra az évekre, ahol a kis mintaszám miatt a becslés pontatlansága magas volt. A túlélési ráták az $x-1$ és x év közötti időszakokra értendők.

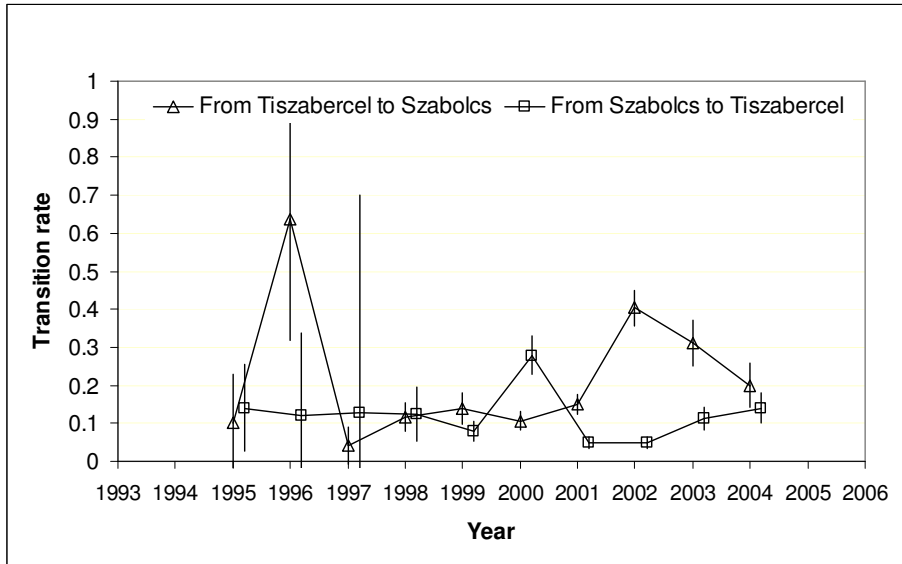
Adult madarak átmeneti rátái

A régiók közti átmenetek szignifikánsan eltértek az évek között (LRT az a7-es vs. a3 modell között, $F = 3.252$, $df = 60, 108$, $p < 0.001$). Az átlagos átmozgási ráta Tiszabercelből Szabolcs irányába nagyobb volt fordított irányba. A két távoli régió (Szabolcs és Tiszatelek) közt feleakkora volt az átmozgások aránya mint a szomszédos régiók közti átmenetek (4.18. ábra).

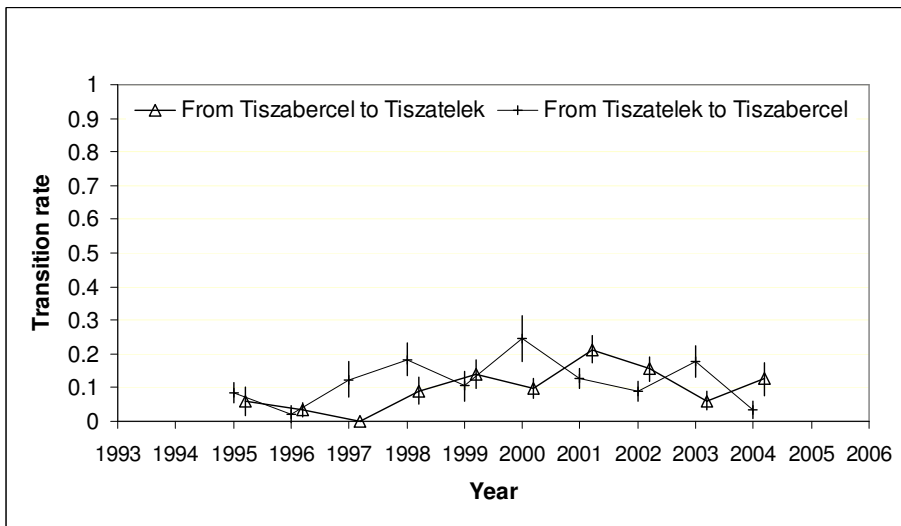


4.18. ábra. Adult partifecskek átlagos átmeneti rátái (Ψ) a három régióban (\pm SE), a végső modell becslései alapján (a3-as modell, 3.2. táblázat)

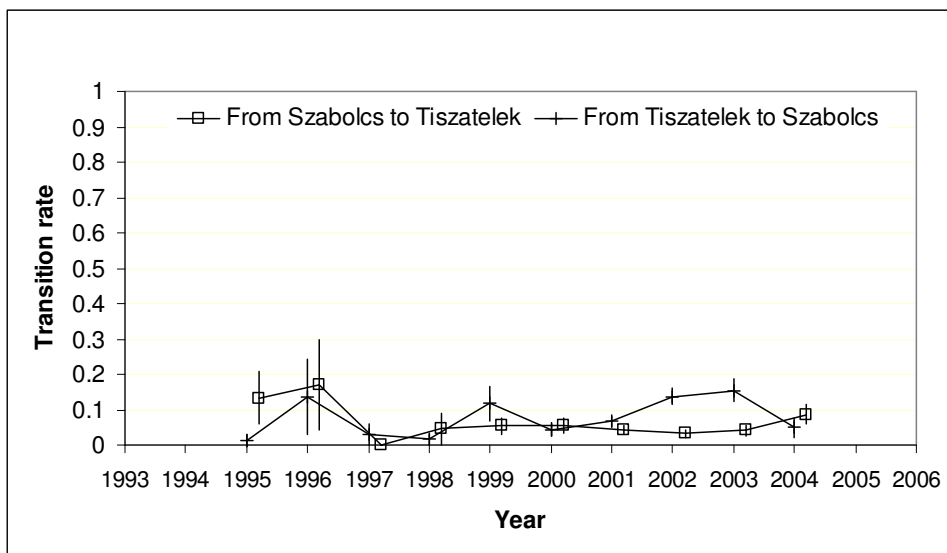
Egyetlen évben (2000) történt meg, hogy az átmeneti ráta Szabolcsból Tiszabercelbe nagyobb volt mint fordított irányba (4.19. ábra). Tiszatelekből Tiszabercelbe az 1997, 1998, 2000 és 2003-as évek során volt nagyobb az átmozgási ráta mint fordított irányba (4.20. ábra). Tiszatelek irányába csak Tiszabercelből volt nagyobb az átmozgási ráta 2001, 2002 és 2004 folyamán (4.21. ábra).



4.19. ábra. Adult partifecskek évekre lebontott átmeneti rátái (Ψ) Tiszabercel és Szabolcs között (\pm SE), a végső modell (a3-as modell, 3.2. táblázat) becslése szerint. Az átmeneti ráták az x-1 és x év közti időszakokra vonatkoznak.



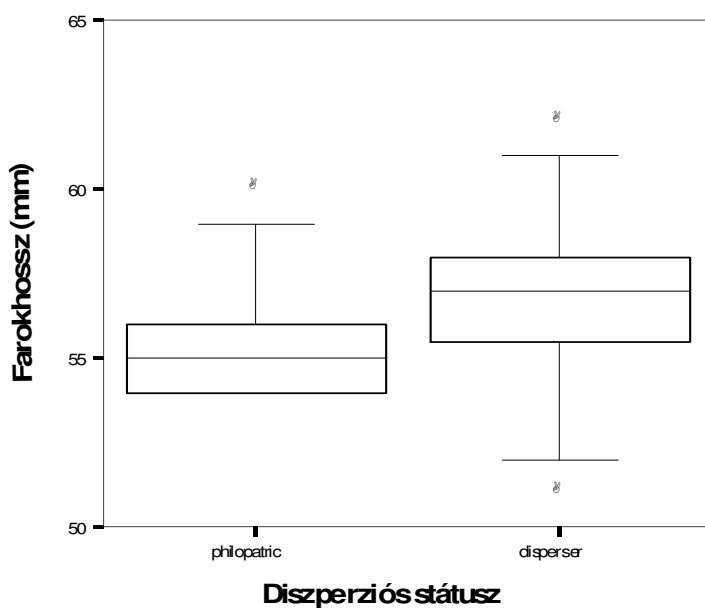
4.20. ábra. Adult partifecskek évekre lebontott átmeneti rátái (Ψ) Tiszabercel és Tiszatelek között (\pm SE), a végső modell (a3-as modell, 3.2. táblázat) becslése szerint. Az átmeneti ráták az x-1 és x év közti időszakokra vonatkoznak.



4.21. ábra. Adult partifecskek évekre lebontott átmeneti rátái (Ψ) Szabolcs és Tiszatelek között (\pm SE), a végső modell (a3-as modell, 3.2. táblázat) becslése szerint. Az átmeneti ráták az $x-1$ és x év közti időszakra vonatkoznak.

4.4. Morfológia

Az adult hímeknél a három testméret (szárny-, szegycsont és csüd hossza) együttesen nem különbözött a helyhű és a diszpergált egyedek között (egyutas ANOVA, $F_{20,84} = 1.285$, $p = 0.26$). Tojóknál az első főkomponens kisebb értékű volt helyhű madaragnál mint a következő évben máshol költőknél (egyutas ANOVA, $F_{21,73} = 4.139$, $p < 0.05$). Megvizsgálva külön-külön a testméreteket, ez a különbség a farokhossz esetében volt szignifikánsan eltérő (4.22. ábra, t-teszt, $t = -2.12$, $df = 94$, $p < 0.05$).



4.22. ábra. Helyhű és diszpergált tojó adult partitecskék farokhossza közti különbség (t-teszt, $t = -2.12$, $df = 94$, $p < 0.05$)

Nem találtunk összefüggést a diszpergált egyedek szülőkolóniától megtett távolsága és a három testméret között sem (Pearson korreláció, minden esetben $p > 0.1$).

4.5. Élősködők

A 2000-ben gyűrűzött, parazitált fészkelőtelepekről származó adult partifecskek diszperziós távolságai (átlag = 6.55 km \pm 1.05, $n = 33$) nem tértek el jelentősen a következő évben visszafogott, más telepekről származó egyedek diszperziós távolságaitól (átlag = 9.65 km \pm 1.04, $n = 79$, Mann-Whitney $U_{79,33} = 1135.5$, $p = 0.27$).

A születési diszperzió, azaz a fiataloként gyűrűzött madarak 2001-es visszafogási távolságaiban sem találtunk jelentős eltérést (Mann-Whitney $U_{53,15} = 337.5$, $p = 0.37$). A parazitált telepek fiataljai átlagosan 10.33 km (\pm 2.46, $n = 35$) távolságra szóródtak szét, míg a nem-parazitált telepekről származó fiatalok 10.96 km (\pm 1.16, $n = 53$) távolságra.

5. Tárgyalás és következtetések

5.1. A diszperzió általános mintázata

A hosszútávon vonuló madarak esetében megszokottnak tekinthetők a nagy diszperziós távolságok, úgy a költési mint a születési diszperzió esetében (Paradis et al. 1998). Ugyancsak általános szabálynak tekinthető, hogy a születési diszperziós távolságok nagyobbak mint a költési diszperzió során tapasztalt távolságok (pl. Greenwood and Harvey, 1982; Drilling and Thompson, 1988; Collister and DeSmet, 1997; Paradis et al., 1998; Wheelwright and Mauck, 1998). Az általunk vizsgált területen a partifecskék diszperziós távolságai nagyobbak voltak, úgy a fiatal mint az adult madarak esetében mint az eddig közölt értékek. (Paradis et al. 1998).

Kevésbé egyértelműek azonban a nemek közti különbségek. Míg a kezdeti vizsgálatok a hímek nagyobb helyhűségét támasztották alá (Greenwood 1980; Greenwood and Harvey 1982), ma már úgy tűnik egyre több a kivétel ez alól a szabály alól. Több, különböző taxonómiai csoportba tartozó fajnál is jelezték a két nem közti hasonló költési diszperziós távolságokat, így a mezei verébsármánynál (*Passerculus sandwichensis*, Wheelwright and Mauck 1998), nádirigónál (*Acrocephalus arundinaceus*, Hansson et al. 2003), fehérkarmú vércsénél (*Falco naumanni*, Negro et al. 1997), énekes verébsármánynál (*Melospiza melodia*, Arcese 1989), nyugati sirálynál (*Larus occidentalis*, Spear et al. 1998).

A nemek közti eltéréseket okozhatják a populációnak csak egy kis részét kitevő egyedek (sikertelen költők, párjukat veszített egyedek) által okozott különbségek, akár ugyanannál a fajnál a vizsgálati helyszínek és évek között. A diszperzió sok esetben fakultatív és egyedi jellegű, amit ökológiai, szociális és egyedi tényezők egyaránt befolyásolhatnak (Serrano et al. 2003). Ez nehézzé tesz bármilyen általános megállapítást a nemek és korok közti eltérések magyarázatára. Több fajon végzett átfogó elemzések is arra utalnak, hogy még a

stabilnak hitt, ivarok közti különbségek sem állandóak egy-egy faj esetében (Clarke et al. 1997).

Esetünkben csak fiatal partifecs kéknél találtunk eltéréseket a két ivar diszperziója között: az általános mintázatnak megfelelően a tojók távolabb kezdtek bele az első költésbe mint a születési helytől kevésbé eltávolodó fiatal hímek. Bár adult madaraknál is a tojók valamivel távolabb kerültek meg mint a hímek, az eltérés nem volt szignifikáns. A visszafogási távolságok változása az évek között és a távolságoknak az adult hímeknél tapasztalt megnyúlása arra utalhat, hogy más fajokhoz hasonlóan a diszperzió a partifecs kénél is egy plasztikusan változó jelleg, ami évről-évre másként alakítja a populáción belüli és azok közötti mozgásokat.

A legtöbb, állatok mozgását leíró metapopulációs modellben a populációk közti távolság jelenti az egyik legfontosabb tényezőt. Már a sziget biogeográfia (egyensúlyi fajsám-elmélet) klasszikusnak számító modelljében is a szárazföld és sziget közti távolság fontos meghatározója a kolonizáció- és diszperzió rátájának (MacArthur and Wilson 1967). A migrációs ráták feltételezések szerint a távolsággal együtt csökkennek úgy a diszkrét eloszlású mint a homogén élőhelyek esetében (Hanski 1999).

A diszperziós távolságok alakulását és betelepedési mintázatokat a beltenyésztés elkerülése is formálhatja (Daniels and Walters 2000; Pärt 1996), egyes szerzők szerint főleg emiatt alakult ki madaraknál a nemek eltérő diszperziója. A diszperziós távolságokat a közeli rokonok jelenléte is befolyásolhatja, a diszperzió esetenként kompromisszumos megoldás lehet a helyhűség vagy rövid távú diszperzió nyújtotta előnyök és a beltenyésztés költségei között (Daniels and Walters 2000).

A diszperziós távolságok összefüggésben lehetnek az adott élőhely minőségével is. A fenyves cinege (*Periparus ater*) tojó egyedei például erős diszperziót mutatnak fiatal állományú erdőkben. Ugyanannál a fajnál viszont jóval kisebbnek mutatkoztak a diszperziós távolságok és nem volt különbség a két ivar diszperziójában, ha az erdőben öregebb fák is voltak, azaz jobb minőségű volt az élőhely (Dietrich et al. 2003).

Sajátos módon nyilvánult meg a költőtelep mérete a küszvágó csér (*Sterna hirundo*) fiatal egyedeinek felderítő viselkedésében. A kisebb telepen született madarak jóval gyakrabban látogattal el kirepülésük után a nagyobb telephez, mint a nagyobb telepen született fiatalok a kisebb telephez (Dittmann et al. 2005). A felderítő-viselkedés modell szerint abban az esetben ha a jó minőségű költőhelyek szűkösek, kifizetődőbb (bizonyos körülmények között és hosszú életű madarak esetében) tovább folytatni a keresést én inkább kihagyni egy költési lehetőséget (Boulinier and Danchin 1997).

A diszperziós távolságok értelmezésénél nem árt figyelembe venni az egyedek költésidőben megszokott mozgáskörzetét (*home-range*). Ha a madarak a mozgáskörzetnél kisebb távolságban kezdenek bele ismét a költésbe, a régi és új hely között akkora lesz az átfedés, hogy továbbra is élvezhetik a környezet ismeretével járó előnyöket. Ez a helyismeret csak az idős madarakat hozza előnyösebb helyzetbe, fiatalok esetében nincs nagy jelentősége, hiszen nekik kevés előzetes táplálékszerzési tapasztalatuk van (Fasola et al. 2002). A fiókák nevelésének időszakában a partifecskek a fészkelőtelep körülbelül 1-10 kilométeres körzetében táplálkoznak, de az egyedek zöme 1 kilométeres távolságon belül mozog (Alves and Johnstone 1994).

A kis telepekről való erősebb emigráció mindkét ivar esetében a beltenyésztés elkerülése végett is történhet (Pusey 1987) – kisebb kolóniában ennek eleve nagyobb esélye van mint egy nagy költőtelepen.

5.2. Telepen belüli diszperziós mintázatok

Ha az élőhely minősége nem becsülhető könnyen valamilyen jelleg alapján vagy a becslés túl nagy költségekkel jár, az egyedek betelepődése véletlenszerűen vagy valamilyen betelepődési szabály szerint történik. Ilyen egyszerű betelepődési szabály lehet a helyhűség, azaz a születési vagy az előző költési helyre való visszatérés. Így annak esélye hogy jó minőségű költőhelyre akadnak jóval nagyobb mintha véletlenszerűen telepednének be (Schjørring,

2001). Több, telepesen költő madárfajnál is megfigyeltek a véletlenszerűtől eltérő betelepédési mintázatokat, mint például a gyurgyalagnál (*Merops apiaster*, Lessells et al. 1994), kárókatonánál (*Phalacrocorax carbo sinensis*, Schjorring 2001) és vékonycsőrű sirálynál (*Larus audouinii*, Lessells et al. 1994; Schjorring 2001; Parejo et al., 2006). A gyurgyalagok esetében nem volt kimutatható a rokonok közeli fészkelésének előnye, kivéve azon eseteket amikor a fészkaljak megsemmisülésekor a lehetséges segítők nagyobb eséllyel segíthettek be ha a közelükben rokonok fészkeltek. A partifecskéknek rövid életük alatt nincs lehetőségük beiktatni olyan felderítő életszakaszt az ivarérettség elérése előtt, ami más hosszú életű telepes fajnál megfigyelhető, mint például a csüllónél (*Rissa tridactyla*, Danchin and Cam 2002), küszvágó csérnél (*Sterna hirundo*, Dittman et al. 2005) és halfarkasnál (*Catharacta lonnbergi*, Young 1998). Ebből adódóan valószínűsíthető hogy a telep vagy teleprészlet kiválasztásakor a madarak egy része közvetlenül az idősebb vagy tapasztaltabb egyedek döntéseit követi.

A madarak szaporodási teljesítménye életük során folyamatosan változik. Fecskéknél a szaporodási teljesítmény fokozatosan nő az első költőtől a közepes korosztály irányába, majd csökken az idős madarak esetében (Møller and de Lope 1999). A javulás a kor előrehaladtával a tapasztalat szerzésnek köszönhető, míg az öregedéssel járó csökkenés az előző költések felhalmozódó költsége lehet (Møller and de Lope 1999; Robertson and Rendell 2001). A hosszú életű madárfajoknál az első évi költést befolyásolhatja a fajtársak költési sikeréről szerzett információ. Amennyiben sikeres költést tapasztalnak a szülő-kolóniában vagy azokon a közeli telepeken amelyeket kirepülés után meglátogattak, akár fiatalon is belevághatnak az első költésbe (Frederiksen and Bregnballe 2001). Hasonló módon, az első alkalommal fészkelő partifecskék is követhetik azoknak a tapasztaltabb vagy idősebb egyedeknek a letelepédési döntését akik az előző költési idényben sikeresen költöttek.

Gerinces állatoknál viszonylag kevés vizsgálatban találtak összefüggést a diszperziós viselkedés és a morfológiai jellegek között. Territoriális fajoknál a legnagyobb valószínűséggel a másodlagos nemi jellegek befolyásolhatják az új

egyedek letelepedését (Maccoll et al. 2000). Egy házi veréb (*Passer domesticus*) metapopulációban azt találták, hogy a nagyobb testméretű tojók nagyobb valószínűséggel költöttek távolabb mint a kisebbek. Hasonló kapcsolat nem állt fenn a hím egyedeknél (Altwegg et al. 2000). A szárny alakját sokan kapcsolatba hozzák a vonulási út hosszával (hegyesebb szárnyú fajok messzebb vonulnak), de több faj összehasonlításakor nem találtak kapcsolatot a szárny hossza és a vonulási távolság között (Mönkkönen 1995).

Esetünkben, a különböző teleprészekén költő madarak között nem találtunk jelentős, biológiailag értelmezhető eltéréseket a morfológiai jellegekben. Kimutatható eltéréseket csak a nagyobb régiókra kiterjedő elemzés során találtunk (lásd részletesebben a vonulási kapcsoltság tárgyalásánál).

A partifecskeké fészkelési helye évente változik vagy teljesen megújul. A tavaszi árvizek és a magas vízállás átáztatja a folyók magas partfalait, amelyek a víz lepadása után az előző évben használt üregekkel együtt leomlanak. Ha feltételezzük, hogy mint más, hasonló körülmények között költő rokon fajoknál létezik az költési sikert felderítő viselkedés (Brown et al. 2000), akkor a partifecske esetében adaptív értéke lehet ezen információ egyedekhez való kötésének. Így olyan költő-csoportok vagy közösségek alakulhatnak ki, amelyek nem kell feltétlenül egy adott helyhez ragaszkodnia. Mint azt egy másik telepes fajnál, a csüllőnél is kimutatták, az egyedi felismerés a helyhűségtől függetlenül is működhet, egybetartva a költőpárokat még akkor is ha az előző évi költés helyétől nagy távolságban kezdenek raknak újból fészket (Fairweather and Coulson 1995). A több költési időszakon keresztül együtt maradó csoportoknak a léte megmagyarázható a közös telelőhely és vonulási útvonal használatával is. Az egy helyről induló, azonos vonulási útvonalat követő egyedek nagyjából egy időben érkeznek meg a költőhelyre és nagy valószínűséggel egyszerre vágnak bele az üregek ásásába. Az üregek ásásának üteme a megérkezés üteméhez köthető és nem véletlenszerűen történik, az újabb üregek mindig az előzőleg megkezdett üregek szomszédságában jelennek meg.

Azt a magyarázatot kizárhatjuk, miszerint a költő madarak egymáshoz való közelségét a rövid is limitált diszperziós lehetőségek okozták volna (mint az

valóban előfordulhat szigetszerű vagy nagyon kis kiterjedésű élőhelyek esetében), ugyanis a közelben több alkalmas fészkelőhely alakult ki abban az évben, amelyeket nagy számban foglaltak el más madarak.

Összegezve, tehát: két egymást követő évben tehát ugyanazon telepen belül egy olyan költési diszperziós mintázatot találtunk, amely eltér a véletlenszerű mintázattól. Azok a madarak akik előző évben egymás közelségében költöttek, a következő évben nagy valószínűséggel ismét egymás szomszédságában ástak üregeket.

5.3. Túlélés és vonulási kapcsoltság

A túlélési és diszperziós mintázatok elemzése a három régióban azt mutatta, hogy a látszólag egybefüggő populáció felosztható három elkülönülő egységre, amelynek alapja az eltérő telelőhelyek lehetnek (azaz a vonulási kapcsoltság). Ez a három régió jól elkülönült az éves túlélési- és átmeneti ráták tekintetében. Az elkülönülést megerősítik a jelen disszertációban nem bemutatott jellegek is, mint a tavaszi érkezések üteme és a szárnyak hossza közti eltérések (Szép et al, *kézirat*). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy a lokális populációk a viszonylag magas átmeneti mozgások ellenére is differenciáltak maradhatnak. Közvetve azt jelentheti, hogy a vonulási kapcsoltsággal járó előnyök felülírhatják a születési és költési diszperzió homogenizáló hatását.

Az egyedek születési helyüktől való eltávolodása vagy két szaporodóhely közti váltás révén a diszperzió hozzájárul a gének gyors terjedéséhez egy populációban (Bullock et al. 2002; Clobert, Danchin, et al. 2001). Az így létrejövő génáramlás jelentősen meghatározza a lokális alkalmazkodást, a helyi genetikai változékonyságot és genetikai differenciációt (Clobert et al. 2001; Morjan and Rieseberg 2004). A diszperziós vizsgálatok java eddig főleg arra irányult, hogy a diszperzió (és ezáltal a génáramlás) háttérben álló tényezőkre fényt derítsen. A vonuló madarak populációiról eleve feltételezik, hogy kis genetikai változékonyságot mutatnak, a nem-vonuló társaikhoz képest hosszabb

diszperziójuk miatt (Belliere et al. 2000; Paradis et al. 1998).

Paradis és munkatársai (1998) vizsgálatában, az Egyesült Királyság visszafogott partifecskei átlagosan 6.65 km km születési diszperziós távolságot mutattak. Egy ilyen hosszú távú diszperzió eltakarja az esetleges helyi alkalmazkodások nyomait. Ezért is tűnik meglepőnek, hogy az általunk vizsgált partifecskek esetében (a szárnyhossz, tavaszi érkezés és az afrikai telelőhelyeken növesztett tollak kémiai elemtartalma mellett) a régiók közötti átmeneti ráták eltértek a véletlenszerűen elvárttól.

A vonulási kapcsoltság mellett a magas helyhűséget más tényezők is kiválthatják, mint a táplálkozóterülettel való otthonosság (Fasola et al. 2002), a rokonok egymás köré való tömörülése (van der Jeugd et al. 2002; Lessells et al. 1994) vagy egyedi minőség (Altwegg et al. 2000).

Állati és növényi populációk egyaránt mutathatnak egymással szinkronizált fluktuációkat a Moran-hatás következtében, amikor a helyi populációk dinamikáját olyan környezeti hatások befolyásolják, amelyek térben korreláltak (Bjørnstad et al. 1999; Liebhold et al. 2004). A populáció szinkronitását szén- (*Parus major*) és kék cinkék (*Cyanestes caeruleus*) esetében a környezeti zaj, a sűrűség szabályozásának helyi különbségei és a demográfiai sztochaszticitás egyaránt befolyásolták (Saether et al. 2007). Esetükben az egymástól több száz kilométer távolságban levő közép-európai és angliai populációk mutattak szinkronitást. A két, rövid diszperziós távolságokat mutató, lokális cinkefaj szinkronizációjának ismeretében meglepőek az ellenkezően viselkedő hosszú távú vonuló partifecske vizsgálatából származó eredményeink. Az egymástól néhány tíz kilométerre levő szomszédos partifecske populációk ugyanis nem mutatják azt a szinkronizált fluktuációt, amit ilyen közelségben elvárnánk. Ennek magyarázata a magas fokú, helyileg is erősen megnyilvánuló vonulási kapcsoltság lehet.

A vonulási kapcsoltság azonosítására több különböző módszert is javasoltak (Webster et al. 2002): gyűrűzött egyedek visszafogásai alapján, molekuláris eszközökkel, stabil izotópok vagy nyomelemek segítségével. A genetikai elkülönülés (Morjan and Rieseberg 2004) nem megfelelő, hiszen a

nagy távolságra szétszóródó egyedek a genetikai elkülönülés teljes hiányát okozzák. Azonban genetikai különbségek nélkül is felfedezhetők morfológiában megnyilvánuló populációs különbségek (Møller et al. 2006), azaz a különböző területeken költő és teelő populációk fenotipikusan eltérhetnek egymástól. Stabil izotópok vizsgálata révén több populáció esetében mutattak ki differenciációt (Chamberlain et al. 2000; Hobson and Wassenaar 2001; Møller and Hobson 2004; Rubenstein et al. 2002). A partifecske szomszédos populációk közti eltéréseket több eltérő módszerrel is kimutattuk, mint a hosszú távú túlélési és átmeneti ráták illetve tavaszi érkezési mintázatok.

A fecskéről azt feltételezik, hogy kevésbé ragaszkodnak egy adott helyhez a teelésük alatt mint a többi, a telet Afrikában töltő madár. Ezt a megállapítást a helyi esők nyomán kialakuló rajzó rovarokra nagy csoportokban összegyűlő fecskék megfigyelésére alapozták (Rudebeck 1957). Ezek a megfigyelések persze nem jelentik feltétlenül azt, hogy a fecskék szabadon mozognának nagy területen és egyáltalán nem lennének helyhűek (Szép et al. 2007). A helyi esőkre adott reakciók ellenére a fecskék ragaszkodhatnak egy teelőhelyhez. A Nyugat-európában költőkén meggyűrűzött és Afrikában visszafogott füsti fecskék (*Hirundo rustica*) éven belüli és évek közötti adatai igen erős helyhűséget mutatnak (Oatley 2000; Rowan 1968). Azt is kimutatták, hogy egy specifikus teelőhelyen történő változások tükröződhetnek a költési eseményekben is, és ezek akár több mint egy éven keresztül éreztetik hatásukat (Møller and Hobson 2004; Saino et al. 2004a; Saino et al. 2004b). Ezek a hatás-átviteli megfigyelések egybevágóan a vonulási kapcsoltság által prediktált összefüggésekkel.

A születési diszperzió általában jóval nagyobb kiterjedésű mint a költési diszperzió (Clobert et al. 2001) és ez a partifecske esetében is így van (Paradis et al. 1998). Ennek alapján azt várhatjuk, hogy a vonulási kapcsoltság hatása erősebb lesz adult madarak mint fiatalok esetében. A kor-hatások kimutatása érdekében végzett túlélési és átmeneti ráta elemzések azt mutatták, hogy míg a fiatalok túlélési rátái nem tértek el a régiók között, addig szignifikáns különbség volt az adultok túlélési rátáiban – amint ezt a limitált diszperzió alapján

feltételezhető is volt. Hasonlóképpen a fiatal tojók átmeneti rátái a régiók között nagyobbak voltak mint a fiatal hímeké vagy a hím és tojó adultoké. A fiatal tojók erős diszperziós viselkedése a vonulási kapcsoltság hiányát okozhatja (Møller et al. 2006), míg a fiatal hímek és adult madarak kevésbé erős diszperziója előmozdítja azt.

5.4. Morfológia

A partifecske, mint a többi hosszú távon vonuló madárfaj nagy távolságokat tesz meg őszi és tavaszi vonuláskor, így a repülési képességgel összefüggő szárnyhossz és diszperzió kapcsolata másként értelmezhető mint szedentáris életmódú fajoknál.

A morfológiai jelek változása egy madárpopulációban viszonylag rövid idő alatt is bekövetkezhet, magyarázható az élőhely és táplálkozási szokások változásával, klimatikus tényezőkkel és az ehhez kapcsolódó táplálék-kínálat változásával (Kanuscák et al. 2004; Moreno-Rueda and Rivas 2007), azaz általában olyan tényezőkkel amelyeknek szelekciós nyomása erősebb lehet mint csupán a diszperziós döntések következtében rögzülő változások. Egy angliai vizsgálatban a költő populáció 27%-os csökkenésével párhuzamosan megfigyeltek egy, a szegycsont méretében kimutatható szignifikáns testméret-csökkenést is. A telelőhelyen, az afrikai Száhel-övezetben a csapadékhiány és az ennek következtében beálló szűkös táplálékkínálat így a kisebb testméretű egyedek szelekciójának kedvezett (Jones 1987b).

Vizsgálatunkban egyedül az adult tojó partifecskék farokhossza és diszperziós státusza között találtunk szignifikáns összefüggést. Hasonló eredményt csak egy házi veréb (*Passer domesticus*) populáció esetében találtak (Altwegg et al. 2000). Az eredmények értelmezését nehezíti továbbá, hogy a szárny és farok hossza a korrallal együtt változhat: az egyedek második és harmadik évében növekedés tapasztalható, ami a negyedik és ötödik évben megáll majd

csökkenni kezd (Szép, *nem publikált eredmények*). Az átlagosnál nagyobb méretek így utalhatnak az idősebb egyedek magasabb arányára.

5.5. Élősködők

Az élősködők fejlődési ciklusuk során a gazdaállatokat sokszor a megszokottól gyökeresen eltérő viselkedésre veszik rá (élőhelyet változtatnak, feltűnő helyekre másznak fel, stb., Rózsa 2005). Ennek ismeretében nem kizárt, hogy a paraziták hasonló módon képesek „irányítani” egyes fertőző egyedek diszperziós viselkedését, annak érdekében hogy azt a saját maguk terjedésének szolgálatába állítsák. Az élősködők szerepének megítélését nehezíti, hogy a legtöbb vizsgálat külső paraziták hatását kereste és jóval kevesebb a belső élősködőkkel foglalkozó kutatás. Ezek jelenlétét jóval nehezebb kimutatni, feltételezhetően maguknak az állatoknak is (Boulinier et al. 2001).

A partifecskek esetében nem sikerült a paraziták egyértelmű, diszperzióra gyakorolt hatását kimutatni. A fészkelőhelyek fertőzöttségében nagy eltérések lehetnek, jórészt annak függvényében hogy tavasszal sikerül-e olyan falakba fészket készíteniük ahol az előző évből nem maradtak hátra üregek. A paraziták száma azokon a telepeken a legnagyobb, ahol több éves üregek is megmaradtak egyes falrészeken (*saját megfigyelés*). A telep általános fertőzöttségi színté mellett nagy valószínűséggel az egyedeket közvetlenül érintő parazita-terhelés is szerepet játszhat diszperziós döntéseikben.

6. Összefoglalás

6.1. Bevezetés és célkitűzések

A madarak diszperzióját és vonulását vizsgáló kutatók eszközeinek tárháza jelentősen bővült az utóbbi években. A „klasszikusnak” számító módszerek (gyűrűzés, radar, közvetlen megfigyelés, kalitkás kísérletek) mellett ma már műholdas rádióadókat, mikroelem- és izotóp-vizsgálatokat, fogás-visszafogás elemzéseket is bevetnek a hosszútávú vonuló madarak kutatásába. A felvetett kérdések is változtak valamennyire, hiszen nagyságrendekkel nőtt az ilyen jellegű eredmények jelentősége a természetvédelemben és az ezzel kapcsolatos döntéshozásban. A 2000 nyarán elkezdett partifecske diszperziós vizsgálat lehetőséget adott arra, hogy a hagyományos költési és születési diszperzió leírása mellett másfajta szemszögből is megvizsgáljuk a költőtelepekre visszatérő madarak érkezési és fészkelési mintázatait. Az itt költő állomány fogás-visszafogás adatai, az afrikai műholdképes elemzések összevetése a telelőhelyeken növesztett tollak nyomelem-vizsgálata és ezen összefüggések helyszíni elemzése például újabb hatékony eszköz lehet az európai-afrikai vonulási rendszer vizsgálatában és megértésében.

Vizsgálatom során a következő kérdésekre kerestem választ:

- Milyen a partifecskék általános diszperziós mintázata a Felső-Tisza és a környező homokbányák fészkelőtelepei között?
- Milyen tényezők befolyásolják a telepek közötti diszperziót (kor, nem, telepek nagysága, élősködők)?
- Eltér-e a véletlenszerűtől az ugyanarra a telepre való visszatérés mintázata? Van-e ennek kapcsolata a korról vagy nemekkel?
- Hogyan befolyásolhatja a vonulási kapcsoltság az egyedek túlélését és a diszperzió mintázatát?

6.2. Anyag és módszer

A partifecske (*Riparia riparia*) a legkisebb európai fecskefaj, testhossza 12 cm, súlya 11-19,5 gramm. Jellegzetes élőhelyei az alföldek nyílt vidéke, vizek közelében, ahol telepeit a folyók, tavak oldalába vájja. Fészkelhet emberi települések közelében, akár azokon belül is. Fészkelőhelyei efemer jellegűek, a telepek számára alkalmas függőleges falak kialakulása az eróziótól függ, ami új helyeket hoz létre illetve eltünteti a régi telepek üregeit. Amennyiben lehetőség van rá, kerülnek a régi, fészekparazitákkal fertőzött üregeket tartalmazó falakat és a frissen létrejött falakba vájnak üregeket. A magyarországi populáció nagysága 40000 – 165000 párra becsülhető. Telepesen fészkel, a telepek nagysága változó, Magyarországon átlagosan 198 üreggel (minimum 1, maximum 3179). Az üregeket egymáshoz közel készítik, néha egymással is érintkezhetnek. Az üregásást a hímek kezdik és párbaállás után a tojóval közösen folytatják. Az üregek hossza a talaj összetételének függvényében változhat. Az egy telepen található üregek mintegy 60%-a foglalt. Szociálisan monogám, de gyakoriak a páron kívüli párzások. Hosszútávú vonuló. A vonulás megkezdése előtt több ezres nagyságrendű éjszakázóhelyeken gyülekeznek. A felnőtt madarak gyorsabban elhagyják a gyülekezőhelyeket, a fiatalok előtte több helyet is meglátogatnak mielőtt elindulnának. A Kárpát-medencében fészkelő partifecskek pontos afrikai telelőhelyei nem ismertek. Az eddig ismert gyűrűzési megkerülések helyzetei és a fészkelő madarak túlélési rátái és az afrikai telelőhelyek állapota közti összefüggések elemzése alapján a magyarországi partifecskek Szahel-övezet Malitól Etiópiáig terjedő területein, valamint Közép-, és Kelet-Afrikában telelhetnek.

A disszertációban felhasznált adatokat a Tisza folyó felső-magyarországi szakaszán, a Tokaj és Tiszatelek helységek között lévő partifecske telepeken gyűjtöttük. Emellett rendszeresen látogattuk a folyó körzetében levő homokbányákat, ahol a partifecskek betelepődése esetén ugyanolyan módszerekkel vizsgáltuk őket mint természetes élőhelyükön. A folyó szakadópartjaiban és a homokbányákban költő partifecskek Európa egyik

legsűrűbb populációját jelentik. A telepeken költő párok száma többnyire százas nagyságrendű, két-három nagyobb telep esetében meghaladhatja az ezret is.

A partifecskeket a telepek közelében fogtuk be és gyűrűztük, az üregek elé helyezett hálóval. A befogásokat a zavarás elkerülése érdekében csak a tojások lerakása után kezdtük el és folytattuk a fiókák kirepülési időszakáig. Az üregek vizsgálatát, a benne lévő fészkek állapotát, tojások és fiókák számát egy endoszkópra szerelt videokamera segítségével végeztük, hetente kétszer, a telepek kiválasztott falrészletein beszámozott üregekben. A befogások során leggyakrabban 7 méter hosszúságú, fémkeretre feszített függőnyhálót használtunk, amelyet felülről lógattunk le az üregek elé, 30-50 cm távolságra, 3-5 percig. A hálóból való kiszedés után a madarakra a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület Gyűrűzőközpontja által kibocsátott alumínium jelölőgyűrűt helyeztünk, meghatároztuk korát és ivarát a kotlófolt jelenléte vagy hiánya alapján, 1 mm-es pontossággal lemértük szárnyhosszát és tömegét, majd szabadon engedték. Az ismert fészkek és visszafogott madarak esetében a már említett mérések mellett lemértük a faroktollak, a csüd és szegycsont hosszát és kullancsok számát.

A morfológiai adatok felhasználásánál a gyűrűzők közti mérési hibák elkerülése érdekében csak a saját mérési adataimat használtam fel. Az elemzések többségében a 2000-2003 közötti négy év gyűrűzési adatait használtuk fel, de az ismert korú egyedekkel végzett elemzéseknél figyelembe vettük az ez előtti időszakban jelölt madarak adatait is. A gyűrűzés és megkerülés helye közti távolságot légvonalban, km-ben megadva számoltuk ki. Az elemzésből kizártuk a 100 km-nél távolabb megkerült egyedeket. A külső élősködők hatását a diszperzióra a 2000- és 2001-es évek fogás-visszafogásain vizsgáltuk. Ekkor két olyan telepen (gávavencsellői és tímári homokbánya) jelöltünk adult és fiatal madarakat, ahol az előző évekből visszamaradt régi üregek megléte miatt nagyon magas volt az üregek átlagos fertőzöttségi szintje. A két telepre 2001-ben nem telepedtek vissza madarak, így diszperziós távolságaikat összehasonlítottuk a nem-fertőzött telepekről származó visszafogott madarakéval (természetesen kizárva a helyhű madarakat, amelyek elmozdulási távolsága 0 volt).

A telepen belüli diszperziót egy Rakamaz település mellett a Tiszán kialakult nagy partifecske telepen vizsgáltuk, ahol 2000-ben 1457, 2001-ben pedig 2171 üreget ástak a madarak. A madarak gyűrűzése nem tért el a többi telepen alkalmazott gyűrűzési módszerektől. Az adatok elemzésénél itt sem vettük figyelembe a „klasszikus” hálózással történt jelöléseket és a morfológiai összehasonlításoknál csak a saját mérési adataimat használtam fel. 2000-ben a telepen 6 darab 7 méteres szakaszt különítettünk el, ahol összesen 93 alkalommal gyűrűztünk. 2001-ben a fal omlása miatt jóval hosszabb lett a költésre alkalmas felület, így a 20 szakaszon 107 alkalommal jelöltünk madarakat. A csoportosulás (aggregáció) méréséhez minden 2000-ben, egy szakaszon belül jelölt madár esetében esetében kiszámoltuk a 2001-ben a telepen levő helyüktől az összes lehetséges távolságát (szakaszban mérve) a velük egy helyen jelölt madarakhoz. A csoportosulás méréséhez a Mantel-tesztet használtuk, amivel a 2000-es és 2001-es telepeken fogott madarak távolsági mátrixait hasonlítottuk össze. Az így számolt korrelációkat aztán összehasonlítottuk egy 10000 alkalommal futtatott mátrixok véletlenszerű korrelációival.

A vonulási kapcsoltság, diszperzió és túlélés összefüggéseit az 1994-2005 között jelölt partifecskek fogás-visszafogás adatsorán végeztük. Ebben az időszakban összesen 15856 fiatal és 41298 adult (198818 hím és 21480 tojó) kapott jelölőgyűrűt. Közülük 1967 fiatal és 6159 adult madarat fogtunk be újra. A befogási helyek alapján három régiót különítettünk el, mindegyik központjában egy-egy nagy költőteleppel és a nagyjából 10 km-es körzetükben levő kisebb telepekkel (Szabolcs, Tiszabercel, Tiszatelek). Feltételezésünk szerint ezek a régiók elkülönült egységeket alkotnak, amelyeknek hasonlóan elkülönült vonulási útvonalai és afrikai telelőhelyeik vannak.

A túlélés (F), átmenetek (Ψ) és visszafogás (p) modellezésekor a több rétegű fogás-visszafogás megközelítést (*multi-state capture-recapture*) használtuk, az M-SURGE 1.8.1 programcsomag segítségével. Az elemzés során külön kezeltük a fiatal (azaz a jelölés évében született) és az öreg (adult tollazatú, egy évesnél idősebb) egyedeket. A modellek felállításánál és a rokon-modellek összehasonlításánál több szerző által is javasolt módszereket használtunk. A

paramétereket külön modelleztük mindkét nem esetében. A fiataloknál feltételeztük az egyenlő nem-arány meglétét és ennek megfelelően számoltuk az évente gyűrűzött fiatal hím/tojó arányokat. Ezt megközelítést előző vizsgálatok is alátámasztják. Az adatok illeszkedését az általános többrétegű fogás-visszafogás modellekhez az U-CARE 2.2.5 programcsomaggal végeztük.

6.3. Eredmények

A négy éves (2000-2003) vizsgálati időszak alatt összesen 12521 adult madarat jelöltünk meg a telepeken és ezekből összesen 1166 egyedet fogtunk vissza a gyűrűzést követő években, azaz a jelöltek 9.31%-át. Fiatal madaraknál a visszafogási arány ennek hozzávetőlegesen fele, 4.35% - az 7604 egyedből 331 került befogásra költő madárként 2003-ig. Adult madarak esetében a gyűrűzés és megkerülés helye közti távolságok átlaga 5.69 km (SD = 7.26), míg a medián értéke 4 km volt. Összesen 36.7%-uk tért vissza költeni előző fészkelési helyére és 42.1%-uk a 10 km-es körzetében költött a diszperziót követően. A nemek nem tértek el jelentősen a diszperziós távolság tekintetében, bár a tojók kissé távolabb kerültek vissza mint a hímek. A hímek diszperziós távolságának átlaga 5.31 km, mediánja 3 km, a tojók átlaga 6.13, mediánja 4 km volt.

Fiatalként vagy fiókaként gyűrűzött madaraknál az átlagos diszperziós távolság 8.08 km (SD=8.31), a medián pedig 6 km volt. A fiatal madarak távolabb kerültek meg mint az adultok. A fiatalok 26.7%-a tért vissza arra a telepre ahol született, további 40.8%-uk nem távolodott 10 km-nél messzebb születési helyétől. A két nem diszperziós távolságai eltértek egymástól, a tojók diszperziós távolságai nagyobbak voltak mint a hímeké. A hímek átlag-távolsága 6.32 km, mediánja 4 km, a tojók átlaga 10.50 km, mediánja 9 km volt.

A telepek nagyságának egyik kor- és ivar-csoport esetében sem találtuk kimutatható hatását a diszperziós távolságokra. Ugyan az adult madarakra együttesen végzett elemzés szerint a nagyobb telepek madarai kisebb távolságokat tettek meg diszperziójuk során, a két változó közti kapcsolat nem szignifikáns. Fordított szemszögből vizsgálva, az adult partifecskek helyhűségét sem befolyásolta a költőtelep nagysága, sem a hímek, sem a tojók esetében.

A 2000-ben adult költő madárként a telepen megjelölt 1494 egyedből összesen 157 egyedet fogtunk vissza 2001-ben. Ezek igen magas helyhűséget mutattak, hiszen közülük 128 egyed (81.5%) ugyanarra a telepre tért vissza költeni, míg csupán 29 egyed (19%) került kézre más telepen. A költési időn belüli visszafogások esetében a madarak 82.5%-a ugyanazon teleprészleten került kézre ismét, 14.6% a szomszédos szakaszok valamelyikében és mindössze 2.7%-uk távolabbra mint egy telepszakasz. A 2000-ben megfigyelt legközelebbi szomszédhoz való távolság alapján prediktálni lehetett a következő év betelepédési távolságát. Azok a madarak tehát akik egymás szomszédságában fészkeltek, a következő évben is jóval közelebb telepedtek meg egymáshoz mint azt a véletlenszerű eloszlás alapján várhatnánk. Az idős madarak eloszlása egyenlőtlen volt a 2001-es telepszakaszok között. A kor-eloszlás szintén nem volt egyenletes 2000-ben, amikor a 2-es és 3-as telepszakasz (azaz ahol nem tapasztaltunk aggregált betelepédést a következő évben) madarai között kevesebb volt az idősebb egyed. A hímek szárnyhossza eltérő volt a telepszakaszok között, a 3-as szakaszon költő egyedeknek hosszabb szárnyuk volt mint a többi telepszakasz egyedeinek. A első és az ötödik szakaszon költő tojók csüd hossza nagyobb volt mint a többi egyedé.

A fiatalok túlélésének modellszelekciója során a $\Psi_{f, to+a2+s}$, $F_{t, a2+s}$, $p_{to,t}$ modellnek volt a legkisebb AICc értéke. Eszerint a három régió közti átmeneti ráták (Ψ) eltértek, de az évek során állandóak maradtak, valamint különbség volt a két ivar és a két korosztály között (egy éves illetve egy évesnél idősebb). A túlélés hasonló volt a három régióban, de eltért az egy éves és az egy évesnél idősebb madaraktól – változott az évek során és interakció volt a korosztályok között, de hiányzott az interakció a nemek között. A visszafogási rátánál (p) a modell különbségeket feltételezett a régiók között és interakcióval változott az évek során, de nem mutatott eltérést a két ivar között.

A fiatal madarak átmeneti rátái jelentősen eltértek a két nem között, 60-110%-al nagyobbak voltak az egy éves tojóknál mint az egy éves hímeknél. A fiatal madarak átáramlása Tiszabercelről Szabolcs és Tiszatelek régiókba nagyobb volt mint azokból visszafele és nagyobb volt mint a Szabolcs és

Tiszatelek közti átmenetek.

Az adult madarak túlélésének modellezése során a $\Psi_{f.to.t}$, $F_{f.t.s}$, $p_{to.t+m.s}$ modellnek volt a legkisebb AICc értéke. Ez a modell azt feltételezi, hogy az átmenet (Ψ) a három régió között különbözött és interakcióval változott az évek során, valamint nem volt eltérés a két nem között. A túlélés (F) különbözött a három régióban és évente változott; interakcióval régiók és nemek között. A visszafogási ráta (p) eltért a három régióban, interakcióval változott az évek során és eltért a frissen fogott és a már előzőleg megfogott adultok között, de a csoportok közti interakció nélkül változott az évek során. Az adult madarak átmenetei rátáinak vizsgálata azt mutatta, hogy a régiók közti átmenetek szignifikánsan eltértek az évek között. Az átlagos átmozgási ráta Tiszabercelből Szabolcs irányába nagyobb volt fordított irányba. A két távoli régió (Szabolcs és Tiszatelek) közt feleakkora volt az átmozgások aránya mint a szomszédos régiók közti átmenetek. Egyetlen évben (2000) történt meg, hogy az átmeneti ráta Szabolcsból Tiszabercelbe nagyobb volt mint fordított. Tiszatelekből Tiszabercelbe az 1997, 1998, 2000 és 2003-as évek során volt nagyobb az átmozgási ráta mint fordított irányba. Tiszatelek irányába csak Tiszabercelből volt nagyobb az átmozgási ráta 2001, 2002 és 2004 folyamán.

Az adult hímeknél a három testméret (szárny-, szegycsont és csüd hossza) együttesen nem különbözött a helyhú és a diszpergált egyedek között). Tojóknál az első főkomponens kisebb értékű volt helyhú madaraknál mint a következő évben máshol költőknél. Megvizsgálva külön-külön a testméreteket, ez a különbség a farokhossz esetében volt szignifikánsan eltérő.

A 2000-ben gyűrűzött, parazitált fészkelőtelepekről származó adult partifecskék diszperziós távolságai nem tértek el jelentősen a következő évben visszafogott, más telepekről származó egyedek diszperziós távolságaitól. A születési diszperzió, azaz a fiataloként gyűrűzött madarak 2001-es visszafogási távolságaiban sem találtunk jelentős eltérést. A parazitált telepek fiataljai átlagosan 10.33 km (± 2.46 , $n = 35$) távolságra szóródtak szét, míg a nem-parazitált telepekről származó fiatalok 10.96 km (± 1.16 , $n = 53$) távolságra.

7. Summary

7.1. Introduction

On the course of the study of sand martin dispersal that we started in 2000 we had the opportunity to analyse the natal and breeding dispersal and settlement decisions of individuals from a different perspective. The complex dataset of capture-recapture histories, together with the African remote sensing data and the micro element profile of feathers combined with local fieldwork can provide new insight in the understanding of the European-African bird migration system.

In my research I tried to answer the following questions:

- What is the general pattern of dispersal in the Upper Tisza region and surrounding sand martin colonies?
- Which factors are influencing the dispersal between sand martin colonies (age, sex, colony size, ectoparasites)?
- Is the within colony dispersal happening non-randomly? Is there any relation with the age and sex of the individuals?
- How is migratory connectivity influencing the survival and dispersal of individuals between regions?

7.2. Methods

The typical habitats of sand martins (*Riparia riparia*) are lowlands, in the vicinity of standing or running waters where they can find vertical banks to dig the breeding burrows. The nesting substrates are always changing and renewing, depending on erosion. If there is a possibility, they dig new holes in freshly formed walls every year, to escape from the parasites overwintering in the old burrows. The size of Hungarian population is estimated to 40000 – 165000 breeding pairs. It is a colonial breeder. The average size of the colonies in Hungary is 198 nests (ranging between 1 and 3179). The nest burrows are close to each other. The digging is started by the males then finishing with the female, after pair-formation. It is socially monogamous, but extra-pair copulations are

frequent. In our study of a large colony of more than 3000 breeding pairs we found in 38% of 47 broods an offspring from extra-pair mating, meaning 19% of the 190 chicks analysed. The frequency of extra-pair matings was higher in denser breeding patches. We found no age-differences in the frequencies of extra-pair matings. A long-distance migrant. Before the start of migration they gather in large flocks in roosting sites.

The data used in my dissertation was collected from the colonies formed in the banks of Tisza River, between Tokaj and Tiszatelek. Beside this, we regularly visited the sand quarries along the river and studied the colonies formed here in the same way as in their natural habitats. The population breeding here is one of the largest and densest population in Europe (Szép 1991). The size of the colonies is usually around several hundred pairs, in the case of a few exceeding one thousand pairs.

Regular ringing was performed only after the birds completed egg laying to avoid disturbance. We used a 7 meter long mist net, attached to an aluminium frame. In addition we also used data of birds caught directly at the nest (by holding a small bag-net to the nest entrance). Birds were immediately taken out from mist nets, ringed, measured (wing, tail, keel, and tarsus length, body mass) and released in the shortest time. To reduce measurement error we only used the measurements taken by a single person. Dispersal distances were calculated in straight line between the location of capture and recapture and expressed in km. We excluded from the analysis the individuals recaptured at more than 100 km distance.

To examine the level of aggregation in 2001 for birds caught at one section of the colony in 2000 we calculated the individual distances (expressed in sections) between each recaptured bird. To test for spatial aggregations of re-settling birds, Mantel test was used to examine the correlation between distances in 2000 and a matrix of distances in the 2001 colony. The calculated correlation was then compared to the correlations calculated for 10000 randomized distance matrices.

Statistical analysis was performed with the SPSS 14.0 software package (SPSS Inc., 2005). Values reported are means \pm SE.

In the capture-recapture analysis we used data from three such separate regions, with approximately 10 km distance between the centers: (1) Szabolcs, (2) Tiszabercel, and (3) Tiszatelek. Thus, we hypothesized that these three regions constituted separate populations with separate and distinct wintering grounds in Africa. Survival, recapture and movement rates of sand martins from the three regions was modeled and estimated on the basis of capture-recapture data of 15,856 juvenile and 41,298 adult (19,818 males, 21,480 females) birds banded, and recaptured (1967 juveniles, adults 6159) during 1994-2005. We modeled estimated survival (F), transition (Ψ) and recapture (p) rate by using a multi-state capture-recapture approach implemented in the M-SURGE v.1.8.1 software package. That was done separately for data of birds banded in juvenile plumage (hatched during the year of banding) and adult plumage (hatched in earlier years). We used the methods suggested by multiple authors when building and selecting models by comparison with the nested models. We separately modeled parameters for the two sexes. For juveniles, we expected an equal sex ratio and used this method for calculating the number of released young males and females in the year of banding on the basis of former detailed testing of this approach. Fitting data to the selected general multi-state capture-recapture model was done by the U-CARE v. 2.2.5 program package.

7.3. Results

During the four year (2000-2003) study period we marked 12521 adult birds and recaptured 1166 in the following years, which means a 9.31% recapture ratio. The recapture ratio at young birds was 4.35% - 331 recaptured from 7604 marked. In the case of adult birds the mean dispersal distance was 5.69 km (SD = 7.26), with a median of 4 km. 36.7% of them returned to breed in the same place, when 42.1% found a new breeding place in the 10 km radius of the previous colony. There was no significant difference in the dispersal of two sexes, but females were dispersing slightly further than males. Mean male dispersal

distance was 5.31 km, median 3 km, at females the average was 6.13 km and the median 4 km. The mean dispersal distance of birds banded as juvenile was 8.08 km (SD=8.31), the median 6 km. 26.7% of juveniles returned to breed to the natal colony, but 40.8% of them did not settled further than 10 km. The dispersal distances were biased toward the females. Mean male dispersal distance was 6.32 km, median 4 km, at females the average was 10.5 km and the median 9 km. The size of the colonies had no effect on the dispersal of different age or sex categories. The adult birds from large colonies dispersed shorter distances than those coming from small colonies, but the correlation was not statistically significant. Looking from the other perspective, the philopatry of adult birds was also not influenced by the size of the colony.

From 1494 adult breeding birds ringed at the colony in 2000, 157 adult birds were recaptured again in 2001, showing a high level of philopatry, as 128 (81.5%) individuals returned to the same colony and 29 individuals (19%) elsewhere. Dispersal was similar between sexes, as among dispersers 16 individuals were males (55.2%) and 13 females (44.8%). Breeding adults showed a high fidelity to the colony sections, as revealed by the within season recoveries. From a total of 361 within season recoveries 82.5% of the birds were recaptured in the same section, 14.6% in the neighbouring sections and 2.7% farther away than one section. The distance to the nearest neighbour in the year 2000 predicted the settlement distance in the next year, thus indicating a clear preference of breeding closer to neighbours of the previous year than expected by chance. Comparison of sums of observed settlement distances with random settlement patterns revealed a clumped recapture pattern in the case of birds coming from the four colony sections.

The settlement patterns of old birds (9 individuals known to be older than 3 years and one 4 years old individual) showed a slight but not significant bias towards some parts of the colony in 2001. The overall age composition of colony sections was not significantly different among sections in 2000, but still sections 2 and 3 (those where no clumped resettlement occurred) had less old birds than the other sections. The wing length of males differed between sections, those

from section three having slightly longer wings than of birds breeding at other sections. The tarsus length of females from the first and fifth sections was higher than in the other sections.

At young birds the capture-recapture modeling showed that the $\Psi_{f.to+a2+s}$, $F_{t.a2+s}$, $p_{t.o.t}$ model had the lowest AIC value. This model expected that the transition (Ψ) among the three regions differed, but remained constant over the years, and that it differed between sexes of the two age classes (one year old and older). The model assumed that survival rate (F) was similar among the three regions, but differed between one year old and older birds, varying among years and with interaction among the two age categories, but without interaction between sexes. Finally, the model assumed that recapture rate (p) differed among regions of recapture and varied with interaction over years, but did not differ between sexes. Transition rates of birds banded as juveniles differed significantly between sexes, with 60-110% being higher for one year old females than for one year old males. In addition, transition rates were higher for one year old than for older birds. Transition rates of one year old birds from Tiszabercel to Szabolcs and Tiszatelek were larger than the reverse and than between the two distant regions Szabolcs and Tiszatelek

At adult birds modeling showed that the $\Psi_{f.to.t}$, $F_{f.t.s}$, $p_{t.o.t+m.s}$ model had the lowest AIC value. This model assumed that transition (Ψ) among the three regions differed and varied over the years and with interaction, and that there was no difference between sexes. The model also assumed that survival rate (F) differed among regions and varied with year and with interaction among regions and sexes. Finally, the model assumed that recapture rate (p) differed among regions, varied with interaction over years and differed between recently caught and already caught adults, but varied without interaction over the years between these groups. Transition among regions varied significantly among years. The mean movement rate from Tiszabercel to Szabolcs was higher than the reverse. Movement rates between the two distant regions (Szabolcs and Tiszatelek) were half compared with rates among neighboring regions. There was only one year (2000) when movement rate to Tiszabercel from Szabolcs was higher than the

reverse. The movement rate to Tiszabercel from Tiszatelek was higher than the reverse for 1997, 1998, 2000 and 2003. Movement rate to Tiszatelek only from Tiszabercel was higher than the reverse in 2001, 2002 and 2004

At adult males the three analysed morphological measurements were not different between philopatric and dispersed individuals. At females the first component of PCA analysis was smaller at philopatric individuals. Looking at every body measurement in part, the tail length proved to be significantly different between the two categories.

The dispersal distances of adult birds coming from infested colonies were similar to the dispersal distances of birds coming from parasite-free or less infested colonies. Natal dispersal distances of birds ringed in 2000 and recaptured one year later were also similar. The juveniles from parasite-infested colonies departed at 10.33 km (± 2.46 , $n = 35$) while young birds coming from parasite-free colonies averaged 10.96 km (± 1.16 , $n = 53$) dispersal distance.

8. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom témavezetőimnek, Dr. Szép Tibornak és Dr. Varga Zoltánnak. Tibor türelme, barátsága, tanácsai sokat segítettek a terepi munkák, adatelemzés és az értekezés megírása során. Az évek során lehetőségem volt bekapcsolódni más, fecskékkel kapcsolatos kutatásokba is, megismerni vizsgálati módszereket, támogatásával tanulmányutakon és konferenciákon vehettem részt.

Szüleim kezdeti iránymutatása és későbbi támogatása meghatározó volt szakmai fejlődésemben. A nyugodt munkához való háttérrel megértő családom biztosította.

Köszönöm a Debreceni Egyetem Viselkedésökológia Kutatócsoportjának (VÖCS) tagjainak, különösen Dr. Barta Zoltánnak segítségét, tanácsait.

A terepi vizsgálatok jó hangulatát és egyben a hatékony munkát Nagy Zsolt, Habarics Béla, Jakob Augustin, Szállassy M. Noémi, Németh Mariann, Hegedűs András és még sok nyíregyházi főiskolai hallgató és MME önkéntes biztosította.

A partifecskék kutatását az OTKA (T42879, K69068) támogatta. Saját tanulmányaimat a Magyar Oktatási Minisztérium (PhD ösztöndíj) és Domus Hungarica segítette.

9. Irodalomjegyzék

- Aebischer NJ, Coulson JC (1990) Survival of the Kittiwake in relation to sex, year, breeding experience and position in the colony. *Journal of Animal Ecology* 59:1063-1071.
- Aebischer NJ (1995) Philopatry and colony fidelity of Shags, *Phalacrocorax aristotelis*, on the east coast of Britain. *Ibis* 137:11-18.
- Aebischer NJ, Potts GR, Coulson JC (1995) Site and mate fidelity of Shags *Phalacrocorax aristotelis* at two British colonies. *Ibis* 137:19-28.
- Altwegg R, Ringsby TH, Saether B-E (2000) Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology* 69:762-770.
- Alves MAS, Bryant DM (1998) Brood parasitism in the sand martin, *Riparia riparia*: evidence for two parasitic strategies in a colonial passerine. *Animal Behaviour* 56:1323-1331.
- Alves MAS, Johnstone IG (1994) Radio-tracking small aerial foraging birds: a preliminary study of the Sand martin *Riparia riparia*. *Avocetta* 18:13-20.
- Aparicio JM, Bonal R, Muñoz A (2007) Experimental test on public information use in the colonial Lesser Kestrel. *Evolutionary Ecology* 21:783-800.
- Arcese P (1989) Intrasexual competition, mating system and natal dispersal in song sparrows. *Animal Behaviour* 38:958-979.
- Augustin J, Blomqvist D, Szép T, Szabó ZD, Wagner RH (2007) No evidence of genetic benefits from extra-pair fertilisations in female sand martins (*Riparia riparia*). *Journal of Ornithology* 148:189-198.
- Bearhop SW, Fiedler W, Furness RW, Votier SC, Waldron S, Newton I, Bowen GJ, Berthold P, Farnsworth K (2005) Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science* 310:502-504.
- Belliure J, Sorci G, Moller AP, Clobert J (2000) Dispersal distances predict subspecies richness in birds. *Journal of Evolutionary Biology* 13:480-487.

- Berthold P (1993) Bird migration. Oxford University Press, Oxford.
- Bjørnstad on, Ims R, Lambin X (1999) Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)* 14:427-432.
- Bonnet E, Peer YV de (2002) zt: a software tool for simple and partial Mantel tests. *Journal of Statistical Software* 7:1-12.
- Boulinier T, Danchin E (1997) The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evolutionary Ecology* 11:505-517.
- Boulinier T, Ives AR, Danchin E (1996) Measuring aggregations of parasites at different host population levels. *Parasitology* 112.
- Boulinier T, McCoy KD, Sorci G (2001) Dispersal and parasitism. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD (eds) *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, pp 169-179.
- Boulinier T, Sorci G, Monnat J-Y, Danchin E (1997) Parent-offspring regression suggests heritable susceptibility to ectoparasites in a natural population of kittiwake *Rissa tridactyla*. *Journal of Evolutionary Biology* 10.
- Brown CR, Brown MB (1996) Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown CR, Brown MB (1992) Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in cliff swallows. *Ecology* 73:1718-1723.
- Brown CR, Brown MB, Danchin E (2000) Breeding habitat selection in cliff swallows: the effect of conspecific reproductive success on colony choice. *Journal of Animal Ecology* 69:133-142.
- Brown CR, Brown MB (1986) Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology* 67:1206-1218.
- Brown C, Brown M (2000) Nest spacing in relation to settlement time in colonial cliff swallows. *Animal behaviour* 59:47-55.
- Brownie C, Hines JE, Nichols JD, Pollock KH, Hestbeck JB (1993) Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transition probabilities. *Biometrics* 49:1173-1187.

- Bullock JM, Kenward RE, Hails RS (Eds) (2002) *Dispersal Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Burfield I, Bommel F van (Eds) (2004) *Birds in Europe: Population estimates, trends and conservation status*. BirdLife International.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multi-model inference*. Springer-Verlag, New York, NY.
- Calabuig G, Ortego J, Aparicio JM (2011) Mechanisms of colony selection by first-year Lesser Kestrels *Falco naumanni*. *Ibis* 153:37-45.
- Catry P, Catry I, Catry T, Martins T (2003) Within and between-year winter-site fidelity of chiffchaffs *Phylloscopus collybita*. *Ardea* 91:213-219.
- Chabrzyk G, Coulson JC (1976) Survival and recruitment in the herring gull, *Larus argentatus*. *Journal of Animal Ecology* 45:187-203.
- Chamberlain CP, Bensch S, Feng X, Akesson S, Andersson T (2000) Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers (*Phylloscopus trochilus trochilus* and *Phylloscopus trochilus acredula*) reflect their African winter quarters. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 267:43-48.
- Chapman BR, George JE (1991) The effects of ectoparasites on cliff swallow growth and survival. In: Loya JE, Zuk M (eds) *Bird-parasite interactions. Ecology, evolution and behaviour*. Oxford University Press, Oxford, pp 69-92.
- Chişamera G, Manole T (2005) Preliminary data on the food structure of the sand martin nestlings (*Riparia riparia* L. 1758). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa XLVIII*:383-394.
- Choquet R, Lebreton J-D, Reboulet A-M, Gimenez O, Pradel R (2005) *U-CARE 2.2 User's Manual*. CEFE, Montpellier, France.
- Choquet R, Reboulet A-M, Pradel R, Gimenez O, Lebreton J-D (2005) *M-SURGE 1.8 User's Manual*. CEFE, Montpellier, France.
- Choquet R, Reboulet A-M, Pradel R, Gimenez O, Lebreton J-D (2004) *M-SURGE*: new software specifically designed for multistate capture recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:207-215.

- Clarke AL, Saether BE, Roskaft E (1997) Sex biases in avian dispersal: A reappraisal. *Oikos* 79:429-438.
- Clobert J, Danchin E, Dhondt A, Nicholls EH (2001) Dispersal (J Clobert, E Danchin, A Dhondt, and JD Nichols, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Clobert J, Wolff JO, Nicholls EH, Danchin E, Dhondt A (2001) Introduction. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt A, Nicholls EH (eds) Dispersal. Oxford University Press, Oxford, p xv-xxi.
- Coulson JC, Mévergnies ND (1992) Where do young kittiwakes, *Rissa tridactyla*, breed, philopatry or dispersal? *Ardea* 80:187-197.
- Cowley E (1999) Sand Martin *Riparia riparia* - male or female? *Ringing & Migration* 19:205-209.
- Cowley E, Siriwardena GM (2005) Long-term variation in survival rates of Sand Martins *Riparia riparia*: dependence on breeding and wintering ground weather, age and sex, and their population consequences. *Bird Study*:237-251.
- Cramp S (Ed) (1985) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North America: The birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, Oxford.
- Cuadrado M, Senar JC, Copete JL (1995) Do all blackcaps *Sylvia atricapilla* show winter site fidelity. *Ibis* 137:70-75.
- Danchin E, Boulinier T, Massot M (1998) Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* 79:2415-2428.
- Danchin E, Monnat J-Y (1992) Population dynamics modeling of two neighbouring kittiwake *Rissa trydactyla* colonies. *Ardea* 80.
- Daniels SJ, Walters JR (2000) Inbreeding depression and its effects on natal dispersal in Red-cockaded Woodpeckers. *Condor* 102:482-491.
- Davis JA, Brown CR (1999) Costs of coloniality and the effect of colony size on reproductive success in Purple Martins. *Condor*:37-745.

- Dietrich VCJ, Schmoll T, Winkel W, Lubjuhn T (2003) Survival to first breeding is not sex-specific in the coal tit (*Parus ater*). *Journal für Ornithologie* 144:148–156.
- Dittmann T, Zinsmeister D, Becker PH (2005) Dispersal decisions: common terns, *Sterna hirundo*, choose between colonies during prospecting. *Animal Behaviour* 70:13-20.
- Dobzhansky T, Wright S (1943) Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28:304-340.
- Doligez B, Danchin E, Clobert J (2002) Public Information and Breeding Habitat Selection in a Wild Bird Population. *Science* 297:1168-1170.
- Drilling N, Thompson CF (1988) Natal and breeding dispersal in house wrens (*Troglodytes aedon*). *The Auk* 105:480-491.
- Esler D (2000) Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. *Conservation Biology* 14:366-372.
- Fairweather JA, Coulson JC (1995) Mate retention in the kittiwake, *Rissa tridactyla*, and the significance of nest site tenacity. *Animal Behaviour* 50:455-464.
- Fasola M, Hafner H, Kayser Y, Bennets RE, Cezilly F (2002) Individual dispersal among colonies of Little Egrets *Egretta garzetta*. *Ibis* 144:192-199.
- Frederiksen M, Bregnballe T (2001) Conspecific reproductive success affects age of recruitment in a great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*, colony. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 268:1519-26.
- Frederiksen M, Petersen A (1999) Philopatry and dispersal within a Black Guillemot colony. *Waterbirds* 22:274-281.
- Ganter B, Cooke F (1998) Colonial nesters in a deteriorating habitat: site fidelity and colony dynamics of lesser snow geese. *The Auk* 115:642-652.
- Greenwood PJ (1980) Mating system, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140-1162.

- Greenwood PJ, Harvey PH (1982) The natal and breeding dispersal of birds. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 13:1-21.
- Greenwood PJ, Harvey PH, Perrins CM (1979) The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *Journal of Animal Ecology.*
- Hahn B a, Silverman ED (2006) Social cues facilitate habitat selection: American redstarts establish breeding territories in response to song. *Biology letters* 2:337-40.
- Hanski I (1999) *Metapopulation ecology.* Oxford University Press, Oxford.
- Hansson B, Bensch S, Hasselquist D (2003) Heritability of dispersal in the great reed warbler. *Ecology Letters* 6:290-294.
- Hobson KA, Wassenaar LI (2001) Isotopic Delineation of North American Migratory Wildlife Populations: Loggerhead Shrikes. *Ecological Applications* 11:1545-1553.
- Hoogland JL, Sherman PW (1976) Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecological Monographs* 46:33-58.
- Hénaux V, Bregnballe T, Lebreton J-D (2007) Dispersal and recruitment during population growth in a colonial bird, the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Journal of Avian Biology* 38:44–57.
- Jeugd HP van der, Der Veen IT van, Larsson K (2002) Kin clustering in barnacle geese: familiarity or phenotype matching? *Behavioral Ecology* 13:786-790.
- Jones G (1987a) Body condition changes of sand martins (*Riparia riparia*) during breeding, and a comparison with fledgling condition. *J.Zool., Lond.* 213:263-281.
- Jones G (1987b) Selection against large size in the Sand Martin *Riparia riparia* during a dramatic population crash. *Ibis* 129:274-280.
- Kanuscák P, Hromada M, Tryjanowski P, Sparks T (2004) Does climate at different scales influence the phenology and phenotype of the River Warbler *Locustella fluviatilis*? *Oecologia* 141:158-163.

- King JMB, Hutchinson JMC (2001) Site fidelity and recurrence of some migrant bird species in The Gambia. *Ringing & Migration* 20:292-302.
- Koenig WD, VanVuren D, Hooge PN (1996) Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* 11:514-517.
- Krebs JR, Davies NB (1987) *An introduction to behavioural ecology*. Oxford Scientific Publications, Oxford.
- Kuhnen K (1978) Zur Methodik der Erfassung von Uferschwalben (*Riparia riparia*) - Populationen. *Die Vogelwelt* 99:161-176.
- Kuhnen K (1985) Zur Paarbildung der Uferschwalbe (*Riparia riparia*). *Journal of Ornithology* 126:1-13.
- Latta SC, Faaborg J (2001) Winter site fidelity of prairie warblers in the Dominican Republic. *Condor* 103:455-468.
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Lessells CM, Avery MI, Krebs JR (1994) Nonrandom dispersal of kin: why do European bee-eater (*Merops apiaster*) brothers nest close together? *Behavioural Ecology* 5:105-113.
- Liebhold AM, Koenig WD, Bjørnstad ON (2004) Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35:467-490.
- Lozano GA (1994) Size, condition and territory ownership in male Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 72:330-333.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island bio-geography*. Princeton University Press, Princeton.
- Maccoll ADC, Piartney SB, Moss R, Lambin X (2000) Spatial arrangement of kin affects recruitment success in young male red grouse. *Oikos*:261-270.

- Mayhew WW (1958) The biology of the cliff swallow in California. *Condor* 60:7-37.
- Mead CJ (1979) Colony fidelity and interchange in the Sand Martin. *Bird Study* 26:99-106.
- Mead CJ, Harrison JD (1979) Sand Martin movements within Britain and Ireland. *Bird Study* 26:73-86.
- Moreno-Rueda G, Rivas JM (2007) Recent changes in allometric relationships among morphological traits in the dipper (*Cinclus cinclus*). *Journal of Ornithology* 148:489-494.
- Morjan CL, Rieseberg LH (2004) How species evolve collectively: implications of gene flow and selection for the spread of advantageous alleles. *Molecular Ecology* 13:1341-1356.
- Mönkkönen M (1995) Do migrant birds have more pointed wings?: a comparative study. *Evolutionary Ecology* 9:520-528.
- Møller AP (1987) Advantages and disadvantages of coloniality in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 35:819-832.
- Møller AP (1990) Effects of haematophagous mite on barn swallow (*Hirundo rustica*): a test of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Evolution* 44.
- Møller AP, Chabi Y, Cuervo JJ, De Lope F, Kilpimaa J, Kose M, Matyjasiak P, Pap PL, Saino N, Sakraoui R, Schifferli L, Hirschheydt J von (2006) An analysis of continent-wide patterns of sexual selection in a passerine bird. *Evolution* 60:856-868.
- Møller AP, Hobson KA (2004) Heterogeneity in stable isotope profiles predicts coexistence of populations of barn swallows *Hirundo rustica* differing in morphology and reproductive performance. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 271:1355-1362.
- Møller AP, Hobson KA, Mousseau TA, Peklo AM (2006) Chernobyl as a population sink for barn swallows: Tracking dispersal using stable isotope profiles. *Ecological Applications* 16:1696-1705.

- Møller AP, Lope F de (1999) Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *Journal of Animal Ecology* 68:163-171.
- Nathan R (2001) The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* 16:481-483.
- Negro JJ, Hiraldo F, Donazar JA (1997) Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition? *Journal of Animal Ecology* 66:640-648.
- Nelson B (1978) *The Gannet*. Buteo Books, Vermillion, SD.
- Nicholls EH, Burke T, Birkhead TR (2001) Ejaculate allocation by male sand martins, *Riparia riparia*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 268:1265-70.
- Oatley T (2000) Migrant European swallows (*Hirundo rustica*) in southern Africa: a southern perspective. *Ostrich* 71:205-209.
- Paradis E, Baillie SR, Sutherland WJ, Gregory RD (1998) Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67:518-536.
- Pauliny P, Wagner RH, Augustin J, Szép T, Blomquist D (2006) Age independent telomere length predicts fitness in two bird species. *Molecular Ecology* 15:1681-1687.
- Payne RB, Payne LL (1993) Breeding dispersal in indigo buntings: circumstances and consequences for breeding success and population structure. *The Auk* 95:1-24.
- Peer K, Robertson RJ, Kempnaers B (2000) Reproductive anatomy and indices of quality in male tree swallows: the potential reproductive role of floaters. *The Auk* 117:74-81.
- Pradel R, Gimenez O, Lebreton J-D (2005) Principles and interest of GOF tests for multistate capture-recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation* 28:189-204.
- Pradel R, Wintrebert CMA, Gimenez O (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59:43-53.

- Pusey AE (1987) Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 2:295–299.
- Pásztor E, Oborny B (2007) *Ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Pärt T, Gustafsson L (1989) Breeding dispersal in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): possible causes and reproductive consequences. *Journal of Animal Ecology* 58:305-320.
- Pärt T (1996) Problems with testing inbreeding avoidance: The case of the collared flycatcher. *Evolution* 50:1625-1630.
- Péron G, Lebreton J-D, Crochet P-A (2010) Breeding dispersal in black-headed gull: the value of familiarity in a contrasted environment. *Journal of Animal Ecology* 79:317-26.
- Ricklefs RE (2002) Birds of two worlds: temperate–tropical migration systems. *Trends in Ecology & Evolution* 17:302-303.
- Robertson RJ, Cooke F, Goudie RI, Boyd WS (2000) Spacing patterns, mating systems, and winter philopatry in Harlequin ducks. *The Auk* 117:299-307.
- Robertson RJ, Rendell WB (2001) A long-term study of reproductive performance in tree swallows: the influence of age and senescence on output. *Journal of Animal Ecology* 70:1014-1031.
- Rowan MK (1968) The origins of European Swallows “wintering” in South Africa. *Ostrich* 39:76-84.
- Rubenstein DR, Chamberlain CP, Holmes RT, Ayres MP, Waldbauer JR, Graves GR, Tuross NC (2002) Linking breeding and wintering ranges of a migratory songbird using stable isotopes. *Science* 295:1062-1065.
- Rudebeck G (1957) Studies of some Palaearctic and Arctic birds in their winter quarters in South Africa. I. The European swallow (*Hirundo rustica rustica* L.). *South African Animal Life* 4:460-472.
- Rózsa L (2005) *Élősködés: az állati és emberi fejlődés motorja*. Medicina Könyvkiadó, Budapest.
- Saether B-E, Engen S, Grøtan V, Fiedler W, Matthysen E, Visser ME, Wright J, Møller AP, Adriaensen F, Balen H van, Balmer D, Mainwaring MC,

- McCleery RH, Pampus M, Winkel W (2007) The extended Moran effect and large-scale synchronous fluctuations in the size of great tit and blue tit populations. *Journal of Animal Ecology* 76:315-25.
- Saino N, Szép T, Ambrosini R, Romano M, Møller AP (2004a) Ecological conditions during winter affect sexual selection and breeding in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 271:681-686.
- Saino N, Szép T, Romano M, Rubolini D, Spina F, Møller AP (2004b) Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7:21-25.
- Schjorring S (2001) Ecologically determined natal philopatry within a colony of great cormorants. *Behavioral Ecology* 12:287-294.
- Serrano D, Oro D, Ursu E (2005) Colony Size Selection Determines Adult Survival and Dispersal Preferences: Allee Effects in a Colonial Bird. *American Naturalist* 166.
- Serrano D, Tella JL, Donazar JA, Pomarol M (2003) Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel. *Ecology* 84:3044–3054.
- Smith AT, Peacock MM (1990) Conspecific attraction and the determination of metapopulation colonization rates. *Conservation Biology* 4.
- Spear LB, Pyle P, Nur N (1998) Natal dispersal in the western gull: proximal factors and fitness consequences. *Journal of Animal Ecology* 67:165-179.
- Sutherland GD, Harestad AS, Price K, Lertzman KP (2000) Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals. *Conservation Ecology* 4:16.
- Svensson L (1984) Identification Guide to European Passerines. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
- Switzer PV (1997) Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40:307-312.

- Szép T (1991) A Tisza magyarországi szakaszán fészkelő partifecske- (*Riparia riparia* L., 1758) állomány eloszlása és egyedszáma. *Aquila* 98:111-124.
- Szép T (1990) Estimation of abundance and survival rate from capture-recapture data of sand martin (*Riparia riparia*) ringing. *The Ring* 13:205-214.
- Szép T (1995) Survival rates of Hungarian sand martins and their relationship with Sahel rainfall. *Journal of Applied Statistics* 22:891-904.
- Szép T, Møller A P (1999) Cost of parasitism and host immune defence in the sand martin *Riparia riparia* : a role for parent-offspring conflict? *Oecologia* 119:9-15.
- Szép T, Møller AP (2000) Exposure to ectoparasites increases within-brood variability in size and body mass in the sand martin. *Oecologia* 125:201-207.
- Szép T (1999) Effects of age- and sex-biased dispersal on the estimation of survival rates of the Sand Martin *Riparia riparia* population in Hungary. *Bird Study* 46:169-177.
- Szép T (2007) Madarak monitorozása: Ökológiai és evolúciós folyamatok feltárásának lehetőségei. Magyar Tudományos Akadémia doktori disszertáció, Nyíregyháza.
- Szép T (2009) Partifecske. In: Csörgő T, Karcza Z, Halmos G, Magyar G, Gyurác J, Szép T, Bankovics A, Schmidt S, Schmidtz E (eds) Magyar Madárvonulási Atlasz, Kossuth Kiadó, Budapest, pp 403-408
- Szép T, Møller AP (2002) Environmental conditions during migration and in the winter quarters and survival of migratory birds. *Ecology*.
- Szép T, Møller AP (2005) Environmental conditions on migration and the winter quarters and survival of migratory birds. In: Greenberg R, Marra PP (eds) *Birds of Two World*. Johns Hopkins University Press, Washington, pp 390-400.
- Szép T, Møller AP, Piper S, Nuttall R, Szabó ZD, Pap PL (2007) Migratory connectivity in barn swallows and other hirundines. *Journal of Ornithology* 148:257-260.

- Szép T, Szabó ZD, Vallner J (2003) Integrated population monitoring of sand martin *Riparia riparia* - an opportunity to monitor the effects of environmental disasters along the river Tisza. *Ornis Hungarica*:169-182.
- Turner AK (2004) Sand Martin. In: Hoyo J del, Elliott A, Christie D (eds) *Handbook of the Birds of the World. Cotingas to Pipits and Wagtails*, Vol 9. Lynx Edicions, Barcelona,.
- Wagner R (2003) Conspecific copying: a general mechanism of social aggregation. *Animal Behaviour* 65:405-408.
- Wagner RH, Danchin E, Boulinier T, Helfenstein F (2000) Colonies as byproducts of commodity selection. *Behavioral Ecology* 11:572-573.
- Waser P, Jones W (1983) Natal philopatry among solitary mammals. *Q Rev Biol* 58:355-390.
- Webster M (2002) Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution* 17:76-83.
- Webster MS, Marra PP, Haig SM, Bensch S, Holmes RT (2002) Links between worlds: unravelling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution* 17:76-83.
- Webster MS, Marra PP (2005) The importance of understanding migratory connectivity and seasonal interactions. In: Greenberg R, Marra PP (eds) *Birds of two worlds*. Johns Hopkins Press, Washington, DC, pp 199-209.
- Wheelwright NT, Mauck RA (1998) Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of Savannah Sparrows. *Ecology* 79:755-767.
- Wittenberger JF, Hunt Jr. GL (1985) The adaptive significance of coloniality in birds. In: Farner DS, King JR (eds) *Avian Biology*, Vol. 8. Academic Press, San Diego, pp 1-78.
- Wolff JO, Plissner JH (1998) Sex biases in avian natal dispersal: an extension of the mammalian model. *Oikos* 83:327-330.

10. Tudományos tevékenység jegyzéke

10.1. Az értekezés témamörében megjelent referált publikációk

1. **Szabó, Z.D.**, Szép, T. 2010. Breeding dispersal patterns within a large sand martin (*Riparia riparia*) colony. Journal of Ornithology. 151:185-191, IF=1,476
2. Szép, T, Hobson, A, Vallner, J, Piper, S.E., Kovács, B., **Szabó, Z.D.**, Møller, A. P. 2009. Comparison of trace element and stable isotope approaches to the study of migratory connectivity: an example using two hirundine species breeding in Europe and wintering in Africa. Journal of Ornithology 150:621-636, IF=1,476
3. Szép, T., Møller, A.P., Piper, S., Nuttall, R., **Szabó, Z.D.**, Pap, P.L. 2007. Migratory connectivity in barn swallows and other hirundines. Journal of Ornithology. 148: 257-260, IF=1,733
4. Augustin, J., Blomqvist, D. , Szép, T., **Szabó, Z.D.**, Wagner, R.H. 2006. No evidence of genetic benefits from extra-pair fertilisations in female sand martins (*Riparia riparia*). Journal of Ornithology 148:189-198, IF=1,733

10.2. Egyéb referált publikációk

1. Szép, T., Møller, A.P., Piper, S., Nuttall, R., **Szabó, Z.D.**, Pap, P.L. 2006. Searching for potential wintering and migration areas of a Danish Barn Swallow population in South Africa by correlating NDVI with survival estimates. Journal of Ornithology 147:245-253, IF=1,010.
2. Demeter, L., **Szabó, Z.D.** 2005. Data on the spatial distribution of the Corncrake *Crex crex* in the Eastern Carpathians, Romania. BIOTA 5(1-2):13-19

3. Szállassy, N., Bárdosi, E., **Szabó, Z.D.**, Szép, T., Dévai, Gy. 2003. Fluctuating asymmetry, survival and mating success in male *Libellula fulva* Müller (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 32(2):143-151., IF=0,352
4. Szép, T., **Szabó, Z.D.**, Vallner J. 2003. Integrated population monitoring of sand martin *Riparia riparia* – an opportunity to monitor the effects of environmental disasters along the River Tisza. *Ornis Hungarica* 12-13: 169-182
5. Szép, T., Nagy, Zs., **Szabó, Z.D.**, Vallner, J. 2002. A 2000 évi szennyezések hatása a Tisza mentén fészkelő madarakra. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* 11(2):165-186

10.3. Egyéb publikációk

1. **Szabó, Z.D.**, Márk-Nagy, J. 2008. Recensământul păsărilor clocitoare în Rezervația Naturală Cursul Inferior al Râului Tur [Breeding bird census in the Tur River Nature Reserve]. *Bihorean Biologist. Suppl.* 139-145
2. Szállassy, N., **Szabó, Z.D.**, Nagy, B., Dévai, Gy. 2003. Territorialitás és párzási siker a mocsári szitakötő hímeknél (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae). *Hidrológiai Közlöny* 83:161-163.
3. Szállassy, N., Bárdosi, E., **Szabó, Z.D.**, Szép, T., Dévai, Gy. 2002: Párzási siker, túlélés és fluktuáló aszimmetria az *Orthetrum coerulescens* (Odonata: Libellulidae) hímeknél – *Hidrológiai Közlöny* 82.
4. Szállassy, N., Bárdosi, E., **Szabó, Z.D.**, Dévai, Gy. 2001. Fluctuating asymmetry and mating success in males of *Libellula fulva* Müller, 1764. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz* 73(1):91-92
5. Szállassy, N., Bárdosi, E., **Szabó, Z.D.**, Dévai, Gy. 2000. Fluktuáló aszimmetria és párzási siker párzó és nem párzó *Ischnura elegans*

(Odonata: Coenagrionidae) hímeknél. Hidrológiai Közlöny 81(5-6): 514-516

6. Fantana, C., **Szabó, D. Z.**, Nagy, Z., Tioc, T. 1999. Preliminary data regarding the avifauna of upper and middle part of the Olt River and Cibin River. Transylvanian Journal of Systematical and Ecological Research 1: 183-190
7. Pap, P. L. & **Szabó, Z.D.** 1999. Az időjárás hatása a füsti fecske posztembrionális fejlődésére. Múzeumi Füzetek 8: 122-130
8. Pap, P. L. & Szabó, D. Z.. 1998. A füsti fecske (*Hirundo rustica*) fészekalj- és tojásméretváltozása a fészkelési időszak alatt. Collegium Biologicum 2: 75-89
9. Pap, P. L. & **Szabó, Z.D.** 1998. A füsti fecske táplálkozásának vizsgálata: a táplálékállat méretének kérdése. Collegium Biologicum 1: 49-54
10. Kósa, F., Munteanu, Pap, P. L., Sándor, A. D., **Szabó, Z.D.** 1998. Rezultatele recensământului de berze (*Ciconia ciconia* L.) în județul Cluj în anul 1996 [White Stork count in Cluj county, Romania]. Studia Univ. Babeş-Bolyai, Biologia, XLII (1-2): 65-70
11. Pap, P. L., Ambrus, L., **Szabó, Z.D.** 1997. A füstifecske (*Hirundo rustica*) költésbiológiájának vizsgálata egy mezőségi faluban. Múzeumi Füzetek 6: 169-171

10.4. Az értekezés témakörében elhangzott előadások

1. **Szabó, Z.D.**, Szép, T.: Sand martin dispersal behaviour: movements within and between colonies. International Society for Behavioral Ecology, 13th Congress, Perth (Ausztrália)
2. Szép T, **Szabó, Z.D.**, Vallner J, Møller A.P.: Eltérő vonulási és telelési területet használó partifecske állományok térbeli elkülönülése a Felső-Tisza mentén. Magyar Biológiai Társaság Ökológiai és

Környezet- és Természetvédelmi Szakosztályainak Madárökológiai
Előadói ülése, Budapest, 2007 április 28

3. Szép, T., **Szabó, Z.D.** Globális, regionális és lokális hatások szerepe a vonuló madarakra. VII. Magyar Ökológus Kongresszus, Budapest, 2006
4. Szép, T., Møller, A.P., Piper, S., Underhill, L., Halmos, G., **Szabó, Z.D.**, Pap, P.L.: Identifying potential wintering and migration areas by using NDVI satellite data and survival data. "Identifying migration and wintering areas of breeding population of migrants passerines" - workshop, Tokaj, 2004 október
5. Szép, T., **Szabó, Z.D.**, Vallner J.: Integrated population monitoring of sand martin *Riparia riparia* – an opportunity to monitor the effects of environmental disasters along the River Tisza. Bird Numbers – Monitoring for Nature Conservation, 15th International Conference of the EBCC, Nyíregyháza, 2001. március
6. **Szabó, Z.D.**, Szép, T.: A telep nagyság hatása a partifecske (*Riparia riparia*) diszperziójára. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület VI. Tudományos Ülése, Debrecen, 2004 október
7. Szép, T., Vallner, J., Piper, S., Underhill, L., **Szabó, Z.D.**, Pap, P.L., Møller, A.P.: Vonuló madarak telelőterületeinek feltárását elősegítő módszerek tesztelése Dél-Afrikában. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület VI. Tudományos Ülése, Debrecen, 2004 október
8. Szép, T., **Szabó, Z.D.**: Ektoparaziták szerepe a partifecskek fészkelésében: hatások és válaszok. Paraziták és más patogének evolúciója és ökológiája, Budapest, 2004 november
9. Szép, T., **Szabó, Z.D.**, Møller, A.P.: The effects of the ectoparasites on the survival and dispersal of the long distance migrant sand martin (*Riparia riparia*). 'Migratory birds and parasites' workshop, Hartenberg (Ausztria), 2002 november

10. **Szabó, Z.D.:** Diszperzió vizsgálata a partifecskenél. “Új módszerek a viselkedésökológiában” – a Debreceni Egyetem Viselkedésökológiai Kutatócsoportja által szervezett tudományos szeminárium, Debrecen, 2000 január

10.5. Az értekezés témakörében bemutatott tudományos posztterek

1. Augustin, J., Blomqvist, D., Wagner, R.H., Szép, T., **Szabó Z.D.:**
Alternative reproductive strategies in colonial sand martins: brood parasites choose high quality hosts 10th Congress of European Society for Evolutionary Biology, Krakó, 2005 augusztus 15-20
2. **Szabó, Z.D.,** Szép, T.: Breeding dispersal within and between sand martin colonies. International Society for Behavioral Ecology, 10th Jubilee Congress, Jyväskylä, Finnország, 2004 július
3. **Szabó, Z.D.:** Survey of sand martin *Riparia riparia* colonies along the Somes/Szamos River. Bird Numbers – Monitoring for Nature Conservation, 15th International Conference of the EBCC, Nyíregyháza, 2001 március
4. **Szabó, Z.D.,** Szép, T.: A telepnagyság hatása a partifecske diszperziójára. V. Magyar Ökológus Kongresszus, 2000 október
5. **Szabó, Z.D.:** Partifecske telepek a Szamos folyó romániai szakaszán. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület 5. Tudományos Ülése, Budapest, 1999 november

10.6. Egyéb előadások és posztterek

1. **Szabó, D.Z.,** Domsa, C., Nagy, H.B., Fenesi, A.: Common Bird Monitoring in Romania between 2006-2009. EBCC, Bird Numbers

- 2010 – Monitoring, indicators and targets, Cáceres (Spanyolország),
2010 március 22-26
2. **Szabó, Z.D.**, Domşa, C., Nagy, H.B. 2008. Monitorizarea Păsărilor Comune în România. Ecologia în România – tradiții și perspective. Sesiunea științifică comemorativă, 80 de ani de la nașterea prof. univ. Bogdan Stugren. Kolozsvár, 2008 november 29
 3. **Szabó, Z.D.**, Domsa, C., Sándor D.A.: Common Bird Monitoring in Romania: the first year in 2006. EBCC, Bird Numbers 2007 – Monitoring for Management and Conservation, Chiavenna (Olaszország), 2007 április 17-22
 4. Szállassy, N.; **Szabó, Z.D.**, Nagy, H.B. Differences in survival of mated and unmated males of *Libellula fulva*: a four year study. 4th WDA International Symposium of Odonatology, Pontevedra (Spanyolország), 2005 július 26-30
 5. Sárkány-Kiss, A., **Szabó, Z.D.**, Bíró, Zs., Morosanu, C.: Mussel *Unio crassus* growth rate, spatial distribution and movements in the Lapus River (Romania). First Meeting of the Romanian Malacological Society, Sibiu, 2004 augusztus 19-22
 6. Székely, A., Szállassy, N., Nagy, H. B., **Szabó, Z.D.**: A fluktuáló aszimmetria és a testméret hatása a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*) hímek párzási sikerére. Az Erdélyi Múzeum Egyesület Tudományos Ülésszaka, Természettudományi és Matematikai Szakosztály, Kolozsvár, 2003 október
 7. **Szabó, Z.D.**, Demeter, L.: Haris (*Crex crex*) felmérés a Gyergyói- és a Csíki- medencében. Az Erdélyi Múzeum Egyesület Tudományos Ülésszaka, Természettudományi és Matematikai Szakosztály, Kolozsvár, 2003 október
 8. Szállassy, N., **Szabó, Z.D.**, Bárdosi, E., Nagy, B.: Túlélés és párzási siker a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: *Libellulidae*) hímeknél. "Modellek a viselkedésökológiában" - a Debreceni

- Egyetem Viselkedésokológiai Kutatócsoportja által szervezett tudományos szeminárium, Debrecen, 2002. január
9. Szállassy, N., **Szabó, Z.D.**, Nagy, B., Dévai, Gy. 2003. Territorialitás és párzási siker a mocsári szitakötő hímeknél (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae). Hidrobiológus Napok, Tihany, 2002. október
 10. **Szabó, Z.D.**, Szép, T.: Telepen belüli költési diszperzió a partifecskenél (*Riparia riparia*). Az Erdélyi Múzeum Egyesület Tudományos Ülésszaka, Természettudományi és Matematikai Szakosztály, Marosvásárhely, 2002 október
 11. **Szabó, Z.D.**, Szállassy, N., Bárdosi, E.: Túlélés becslése jelölés-visszafogás módszerekkel két szitakötő fajnál (*Libellula fulva*, *Orthetrum coerulescens*). 2. Kolozsvári Biológus Napok, 2001. március
 12. **Szabó, Z.D.**: A madarak telepes fészkelése. 2. Kolozsvári Biológus Napok, 2001. március
 13. Szállassy, N., **Szabó, Z.D.**, Bárdosi, E., Szép, T., Dévai, Gy.: Survival, fluctuating asymmetry and mating success in males of dragonfly *Libellula fulva*. 2th World Dragonfly Association (WDA) International Symposium of Odonatology, Gällivare (Svédország), 2001. augusztus
 14. Szállassy, N., **Szabó, Z.D.**, Bárdosi, E., Szép, T., Dévai, Gy.: Párzási siker, túlélés és fluktuáló aszimmetria az *Orthetrum coerulescens* (Odonata: Libellulidae) hímeknél. XLIII. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2001. október
 15. Szállassy N., Bárdosi E., **Szabó, Z.D.**, Müller Z., Dévai Gy: Fluktuáló aszimmetria és párzási siker a *Libellula fulva* (Odonata, Libellulidae) hímeknél. V. Magyar Ökológus Kongresszus, 2000 október

16. Pap, P.L., **Szabó, Z.D.**: Clutch and egg size variation in the barn swallow during the breeding season. 2nd Meeting of the European Ornithological Union, Gdansk, 1999 szeptember
17. Fântâna, C., **Szabó, Z.D.**, Nagy, Z., Tioc, T.: Date preliminare cu privire al avifauna din cursul superior si mijlociu al Oltului și a râului Cibin. [Előzetes adatok az Olt felső- és középszakasának madárfaunájának összetételéhez] Biodiverzitás és az ökoszisztémák védelme az Olt folyó medencéjében Szeben, 1999. április 22-25
18. Papp, T., Kósa, F., **Szabó, Z.D.**, Lovászi, P.: Gólyavédelem a Kárpát-medencében. Határmenti természetvédelmi tudományos konferencia, Szarvas, 1999 november
19. **Szabó, Z.D.**: Metode de monitoring a păsărilor acvatice [Vízimadár monitoring-módszerek]. Biodiverzitás és az ökoszisztémák védelme az Olt folyó medencéjében, Szeben, 1999. április 22-25
20. Pap P.L., **Szabó, Z.D.**: A füstifecske (*Hirundo rustica*) tojás- és fészekaljváltozása a fészkelési időszak alatt. A viselkedésokológia modern irányzatai, Debrecen, 1999. január
21. **Szabó, Z.D.**: Madártani szempontú élőhelyosztályozás. Az Erdélyi Múzeum Egyesület Éves Tudományos felolvasóülése, Természettudományok és Matematika Szakosztály, Kolozsvár, 1998
22. Sárkány K.E., **Szabó, Z.D.**, Kohl, I., Szombath, I.: Adatok az erdélyi rókapopulációk (*Vulpes vulpes*) ismeretéhez. Az Erdélyi Múzeum Egyesület Éves Tudományos felolvasóülése, Természettudományok és Matematika Szakosztály, Kolozsvár, 1997
23. Demeter L., **Szabó, Z.D.**: Gólyaszámlálás Hargita megyében 1996-97-ben. Az Erdélyi Múzeum Egyesület Éves Tudományos felolvasóülése, Természettudományok és Matematika Szakosztály, Kolozsvár, 1997
24. Pap P.L., **Szabó, Z.D.**: Az időjárás hatása a füstifecske (*Hirundo rustica*) posztembrionális fejlődésére. Az Erdélyi Múzeum Egyesület Éves

Tudományos felolvasóülése, Természettudományok és Matematika Szakosztály, Kolozsvár, 1997

25. Pap P.L., **Szabó, Z.D.**, Ambrus, L.: A füstifecske (*Hirundo rustica*) költésbiológiájának vizsgálata egy mezőségi faluban. Az Erdélyi Múzeum Egyesület Éves Tudományos felolvasóülése, Természettudományok és Matematika Szakosztály, Kolozsvár, 1996
26. Pap P.L., **Szabó, Z.D.**: Analizarea nișei trofice la rândunică (*Hirundo rustica*) [A füstifecske (*Hirundo rustica*) táplálékspektrumának vizsgálata]. Az Ecotur Szeben által szervezett Nemzeti Diákkonferencia, Szeben, 1996