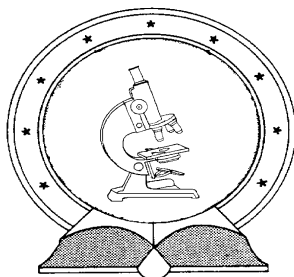


DE TTK



**Közelrokon fülemüle fajok elterjedése
és állományaik jellemzése**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

KOVÁTS DÁVID

Témavezetők:

Dr. Varga Zoltán
Dr. Harnos Andrea

DEBRECENI EGYETEM
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2016

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

Debrecen, 2016.01.12.

Kováts Dávid
jelölt

Tanúsítom, hogy **Kováts Dávid** doktorjelölt 2005-2009 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 javaslom.

Debrecen, 2016.01.12.

Dr. Varga Zoltán
témavezető

Tanúsítom, hogy **Kováts Dávid** doktorjelölt 2005-2009 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 javaslom.

Debrecen, 2016.01.12.

Dr. Harnos Andrea
társ-témavezető

Közelrokon fülemüle fajok elterjedése és állományaik jellemzése

Értekezés a doktori (PhD) fokozat megszerzése érdekében
a Biológiai tudományágban

Írta: **Kováts Dávid**

Készült a Debreceni Egyetem **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola**
Biodiverzitás programja keretében

Témavezetők:

Dr. Varga Zoltán
Dr. Harnos Andrea

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Dévai György
tagok: Dr. Rácz István
Dr. Szép Tibor

A doktori szigorlat időpontja: 2011.05.11.

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja:

Tartalomjegyzék

I. Bevezetés	1
I. 1. Előzmények, problémafelvetés	4
II. A vizsgált <i>Luscinia</i> fajok bemutatása	7
II. 1. A <i>Luscinia megarhynchos</i> elterjedése és jellemzése	7
II. 2. A <i>Luscinia luscinia</i> elterjedése és jellemzése	9
II. 2.1. A hazai <i>Luscinia luscinia</i> költőállomány csökkenésének előzményei	10
II. 3. A két fülemüle faj szimpatrikus elterjedése	12
III. Célkitűzések	14
IV. Anyag és módszer	15
IV. 1. Kutatási területek	15
IV. 2. Adatgyűjtés módszerei	19
IV. 2.1. Hálózás	19
IV. 2.2. Morfológiai adatok felvétele, mérési módszerek	20
IV. 2.3. Adatfeldolgozási módszerek és statisztikai értékelés	22
IV. 2.4. Genetikai vizsgálatok módszerei	26
IV. 2.5. Vedlés vizsgálatának módszerei	30
IV. 2.6. Az élőhelyhasználat vizsgálata	31
V. Eredmények	36
V. 1. Morfológiai eredmények	36
V. 2. A hibridek előfordulása és morfológiai jellemzése	53
V. 3. A költőállományok filogenetikai vizsgálatának eredményei	54
V. 4. A költőállományok vedlési vizsgálatának eredményei	58
V. 5. A költőállományok élőhelyhasználat vizsgálatának eredményei	59
V. 6. A <i>Luscinia luscinia</i> helyi állománycsökkenésének modellezése	64
VI. Értékelés	68
VI. 1. A morfológiai eredmények értékelése	68
VI. 2. Az interspecifikus hibridek elterjedésének értékelése	75
VI. 3. A költőállományok filogenetikai vizsgálatának értékelése	79
VI. 4. A vedlési mintázat értékelése	82
VI. 5. Az élőhelyhasználat vizsgálat eredményeinek értékelése	87
VI. 6. A <i>Luscinia luscinia</i> állománycsökkenésére vonatkozó eredmények értékelése	89
VII. Következtetések, javaslatok	91
VIII. Új tudományos eredmények összefoglalása	93
IX. Summary	96
X. Köszönetnyilvánítás	99
XI. Irodalomjegyzék	100
XI. 1. Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke	100

XI. 2. Tudományos tevékenység jegyzéke	125
XI. 2.1. Az értekezés alapjául szolgáló megjelent referált publikációk	125
XI. 2.2. Az értekezés témakörében megjelent egyéb publikációk.....	125
XI. 2.3. Az értekezés témakörében elhangzott konferencia előadások és poszter-előadások	126
XII. Függelék	127
XIII. Mellékletek	136

„Az állatok a mienknél ősbibb, sokkal tökéletesebb világban élnek és mozognak, végleges és tökéletes módon, az érzékek olyan terjedelmének birtokában, amelyet mi már réges-régen elveszítettünk, vagy el sem értünk.”

Henry Beston

I. Bevezetés

Az utolsó földtörténeti kort, a pleisztocént, a Föld északi féltekéje nagy részén glaciálisok (eljegesedések), és melegebb klímájú interglaciálisok (eljegesedések közötti időszakok) ciklikus váltakozásai jellemezték. A pleisztocént megelőző pliocén korban ezek a periódusok kevésbé voltak intenzívek, azonban a jégtakaró kiterjedése legalább az elmúlt 2,5 millió évben igen változó volt. A körülbelül 20 000 - 18 000 évvel korábbra tehető nagyfokú lehülés miatt, az európai kontinenst nagyjából az északi szélesség 50. fokáig jég takarta (WEBB & BARTLEIN 1992). A legutolsó glaciális időszak, a felső-pleisztocén würm-glaciális mintegy 120 000 évvel ezelőtt kezdődött Európában.

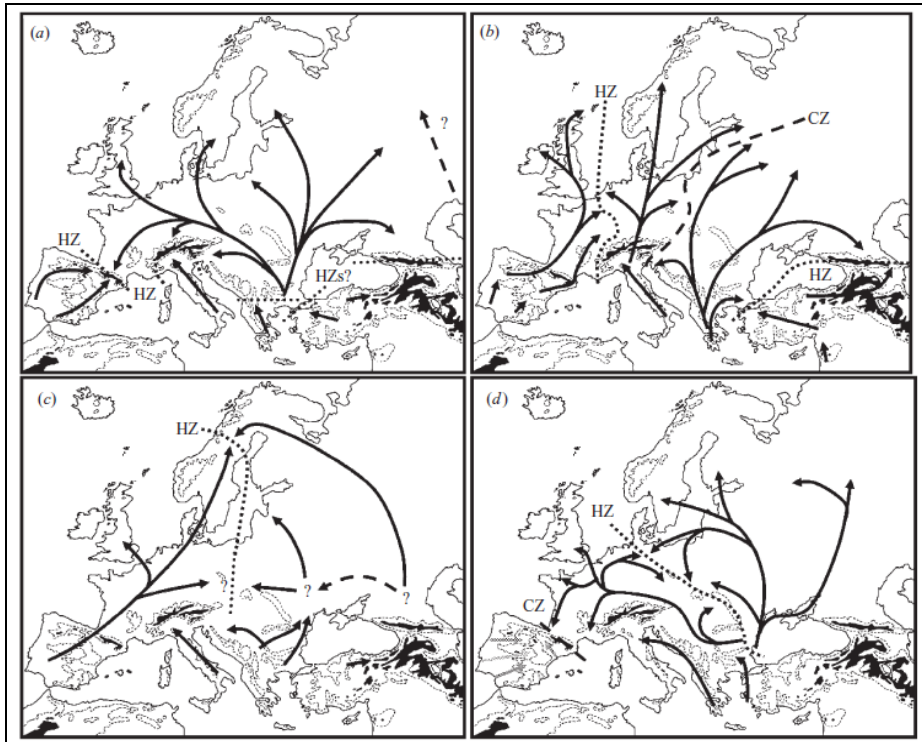
A klíma kedvezőtlené válása miatt számos faj északi populációja kipusztult, a mérsékelt övben élő fajok többsége pedig az alacsonyabb földrajzi szélességű régiókba kényszerült (REINIG 1938, DENNIS *et al.* 1991, HEWITT 1996, 2004, TABERLET *et al.* 1998). Az Európára kiterjedő leghidegebb periódusok alatt a klíma a Mediterráneum három régiójában (Ibériai-, Itáliai-, és a Balkán-félsziget) kiegyenlített maradt (BENNET *et al.* 1991). Ezért, a fajok többsége a glaciális időszakokat ezekben a délkelet- és délnyugat-európai menedékhelyeken, ún. refúgiumokban vészelte át (REINIG 1938, HEWITT 1993, 2000, 2001). Ezek – geográfiai helyzetükből adódóan – a jég által elhatárolódtak egymástól (MÜLLER 1980, WALTARI *et al.* 2007).

A felmelegedési időszak körülbelül 12 000 évvel ezelőtt kezdődött meg (SIROCKO *et al.* 2006). A jégtakaró fokozatosan visszahúzódott, és az elmúlt 8000 évben a klíma a maihoz hasonlóvá vált (SIBRAVA *et al.* 1986, WEBB & BARTLEIN 1992, EHLERS *et al.* 2011). A jég visszahúzódásával a refúgiális populációk észak felé kezdtek terjeszkedni (TABERLET *et al.* 1998). Az élőhelyek expanziójával az addig fragmentált elterjedésű fajok között is beindult a génáramlás (HEWITT 1996, 2004). Ennek következtében olyan komplex populációs-szerkezetek alakultak ki, melyek ma is fennállnak (GÓMEZ & LUNT 2007, GRILL *et al.* 2009). A diszjunkt elterjedési mintázatok a korábbi eljegesedési időszakokban megismétlődtek, elősegítve ezzel a különböző filogenetikai vonalak evolúcióját (HEWITT 1996, 1999, 2000, 2004, COMES & KADEREIT 1998, TABERLET *et al.* 1998). A szétterjedési irányok számos faj esetében bizonyos hasonlóságot mutatnak; az északi régiók

kolonizációja általában az ibériai és a balkáni refúgiumokból indult, míg az itáliai vonalak az Alpok jelenléte miatt gyakran izolálódtak (TABERLET *et al.* 1998). Egyre több adat, illetve bizonyíték van azonban arra is, hogy a jól ismert dél-európai menedékhelyektől északabbra is léteztek refúgiumok, ahol a mikroklíma ezt lehetővé tette (URSENBACHER *et al.* 2006). E folszerűen elhelyezkedő területeknek az európai élőhelyek rekolonizációjában kiemelkedő szerepük volt (VARGA 2008, PROVAN & BENNETT 2008).

A Kárpát-medence területén meleg (trópusi, szubtrópusi) éghajlat, és ennek megfelelő fauna uralkodott a riss-würm interglaciálisban (URSENBACHER *et al.* 2006). A klímaingadozások hatására az expandálódó, majd visszaszoruló faunaelemek számos periférikus izolátumokat hagytak hátra (VARGA 1995), melyek sok esetben tovább fragmentálódtak (REINIG 1938, HEWITT 1993, 2000). A korábban genetikailag kellően differenciálódott populációk azonban akkor is megőrizhették önállóságukat, ha elterjedési területük a későbbiek során átfedésbe került (ARNTZEN 1978, HEWITT 1988, 1999). A pleisztocén hideg-meleg periódusainak ciklikus váltakozásai tehát jelentős hatással voltak az északi féltéke élővilágának kialakulására (TABERLET *et al.* 1998, HEWITT 1999, 2000), melyet korunkban a fajok diverzitásának szinte végtelen tárháza is tükröz (WEISS & FERRAND 2007). Érzékelhető tehát, hogy a klíma és a bioszféra óriási változásainak ellenére mind a fennmaradó, mind a későbbiek során kihalásra ítélt fajok dinamikus fejlődésen és átalakulásokon mentek keresztül (WEBB & BARTLEIN 1992).

A posztglaciális szétterjedési folyamatok során a jég miatt, az addig refúgiumokba kényszerült fajok területei érintkezésbe kerültek (HEWITT 1988, 2001, TABERLET *et al.* 1998). Az európai mérsékelt-övi fajok rekolonizációja során számos elterjedési útvonalon zajlott (HEWITT 1993, 1999). Számos ma ismert testvérfaj a rekolonizációs útvonalakon találkozott, így hibridzónák jöttek létre. Az útvonalak mintázatát négy általános kombinációval modellezhetjük (HEWITT 1993, 1999) (1. ábra).



1. ábra. Az európai mérsékeltövi fajok posztglaciális rekolonizációja négy általános mintázat (*paradigma*) alapján (HZ, szaggatott vonal: hibridzóna) (HEWITT 1999, 2004).

A hibridzóna olyan „régió”, ahol a genetikailag elkülönült populációk érintkeznek, és legalább néhány, kevert származású utódot hoznak létre (BARTON & HEWITT 1981, 1985, 1989, HEWITT 1988, VÖRÖS *et al.* 2006). A hibridzónák számos tulajdonságot foglalnak magukban (pl. az interspecifikus hibridek fenotípusos és genotípusos különbségei, a zónában élő egyedek morfológiai sajátosságai) (MOORE 1977, BARTON & HEWITT 1981, ENDLER 1982, BARTON & HEWITT 1985, 1989, HARRISON 1990, 1993, NOOR 1995, SAETRE *et al.* 1997). A hibridzónák általában azokban a régiókban alakultak ki, ahol a rokon fajok élőhellyel szemben támasztott környezeti feltételei adottak (BARTON 1979, BARTON & CHARLESWORTH 1984, BARTON & HEWITT 1985, HARRISON 1993). A hibridizációra képes rokon madárfajok populációi között gyakran figyelhetők meg morfológiai (RISING 1970, GILL & MURRAY 1971, EMLÉN *et al.* 1975, ALERSTAM *et al.* 1978, MOORE 1987,

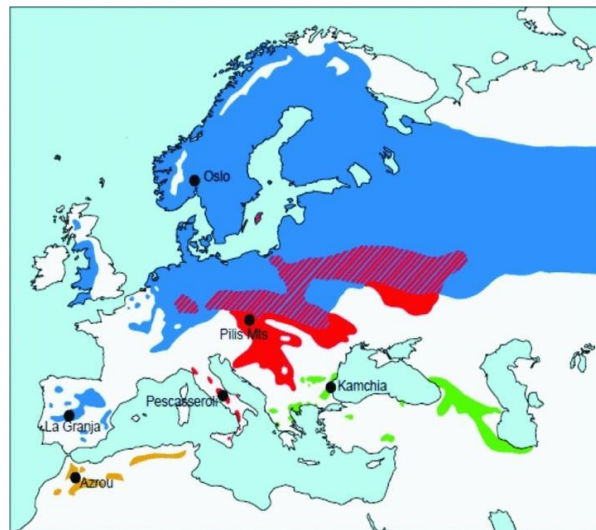
ALATALO *et al.* 1990, SAINO & DE BERNARDI 1994, LOCKLEY 1996, RISING 1996), genetikai (MOLAU 1985, KNOX 1988, SUMMERS *et al.* 2007, MARTHINSEN *et al.* 2008), vagy az élőhelyek használatában megmutatkozó (CODY 1968, 1969, 1974, SORJONEN 1986a, 1986b) hasonlóságok.

I. 1. Előzmények, problémafelvetés

A pleisztocéni klímaingadozások alatt számos közép- és közép-kelet európai rokon madárfaj populációi részben vagy teljesen átfedésbe kerültek. Erre jó példa a *Parus*-komplex (pl. *Parus caeruleus* – *P. cyaneus*, *P. palustris* – *P. montanus*, *P. cinctus* – *P. montanus*, *P. ater* – *P. montanus*, *P. major* – *P. minor*, *P. major* – *P. bokharensis*), vagy a *Phylloscopus*-komplex (pl. *Ph. trochilus* – *Ph. collybita*, *Ph. collybita tristis* – *Ph. collybita abietinus*) széles elterjedésű sibling (morfológiailag hasonló, de genetikailag eltérő) fajainak, vagy alfajainak elterjedésmintázata (ALATALO 1982, TIAINEN 1982, MARTIN 1990, HANSKI & TIAINEN 1991, HELBIG *et al.* 2003). A felsorolt fajtárok kapcsán ismert, hogy szimpatikus állományaik egymással kereszteződnek (HILDÉN 1983, HILDÉN & KETOLA 1985, JÄRVINEN 1985, JÄRVINEN *et al.* 1985, JÄRVINEN 1987, 1989, 1997, SHUTOVA, 1986, BRENSING & BARTHEL 1993, MAROVA & LEONOVICH 1993, FORMOZOV 1994, POTVLIERGE 1996, NAZARENKO *et al.* 1997, GAGINSKAYA & RYCHKOVA 1999, THINGSTAD & VIE 2003). Hibridizáló populációikban a morfológiai bélyegek keveredése gyakran megfigyelhető (VAURIE 1957, PÄCKERT *et al.* 2007). Posztglaciális szétterjedésüket a klíma optimum, illetve a rendelkezésre álló élőhelyek eltérő kihasználása jelzi (SNOW 1954a, 1954b, MOORE 1977, ALATALO 1982, GRANT & GRANT 1992, PÄCKERT *et al.* 2007), amelyre jó példa a barát- és a kormosfejű cinege (*Parus palustris*, *P. montanus*) európai elterjedésmintázata: a *P. palustris* a dél-európai-, míg a *P. montanus* a szibériai erdő-refúgiumokból terjedt szét, vagyis a közép-európai térség rekolonizációja két irányból történt (KVIST *et al.* 1996).

A széles elterjedési területű, hibridizációra is képes sibling madárfajok vizsgálata, általában a könnyebben kutatható (pl. mesterséges fészekodúban is megtelepíthető, így kényelmesebben vizsgálható) taxonokra terjed ki. Erre a *Parus*-komplexen kívül az eurázsiai *Ficedula*-fajkomplex (*Muscicapa* spp.)

elterjedés-mintázata az egyik legismertebb példa (GELTER 1989, GUSTAFSSON & PART 1991). A térségben költő légykapófajok közül az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) és a kormos légykapó (*F. hypoleuca*) elterjedési területük átfedő részén kereszteződik egymással (2. ábra) (VEPSÄLÄINEN & JARVINEN 1977, ALATALO *et al.* 1982, WALLIN 1986, GUNTHER 1992, KRUSZEWICZ 1993, SAETRE *et al.* 1997, SAETRE *et al.* 1999a, 1999b). A két faj pleisztocén- (HAARTMAN 1949, ALERSTAM *et al.* 1978, ALATALO *et al.* 1982), míg mások szerint pliocén kori (TEGELSTRÖM & GELTER 1990, TEGELSTRÖM *et al.* 1990, GELTER & TEGELSTRÖM 1991) szétválása után különböző klímaöveket kolonizált. Az örvös légykapó Közép- és Kelet-Európában az elegeyes és melegebb mikroklímájú lombhullató erdőket (elegeyes tölgyesekben), míg a kormos légykapó a magasabb fekvésű, hűvösebb mikroklímájú tűlevelű erdőket foglalta el (SAETRE *et al.* 1999b, ADAMÍK & BURES 2007). A posztglaciális rekolonizációs elmélet alapján, a fajok klímaigényét figyelembe véve, a kormos légykapó az ázsiai, illetve a kelet-európai térségek felől, míg az örvös légykapó délnyugati refúgiumok irányából népesítette be a közép-kelet-európai élőhelyeket.



2. ábra. A *Ficedula*-fajkomplex eurázsiai elterjedés-mintázata. (*F. albicollis*: piros, *F. hypoleuca*: kék, hibridizációs övezetük: piros-kék harántszávozott terület. A fajkomplex további tagjai a *F. semitorquata* (zöld) és a *F. speculigera* (sárga) (HOGNER *et al.* 2012).

A szimpatikus elterjedt populációikban a hibridizáció relatív gyakorisága 2,6% (GELTER 1987, BUREŠ 1995, BUREŠ & KRÁL 1995, SAETRE *et al.* 1997, 1999a, 1999b, 2001, QVARNSTRÖM *et al.* 2005). A posztzigotikus izoláció miatt a hibridek redukált fertilitásúak, ezért az utódok csak részben, vagy egyáltalán nem szaporodóképesek (GELTER *et al.* 1992, SAETRE *et al.* 2001).

A pleisztocéni rekolonizáció során, – a légykapó fajokhoz hasonlóan –, a *Luscinia* nem (Muscicapidae) két sibling faja, a fülemüle (*Luscinia megarhynchos* Brehm, 1931) és a nagy fülemüle (*L. luscinia* Linnaeus, 1758) (a továbbiakban együtt: fülemülék) is érintkezésbe került Közép- és Kelet-Európában. A két faj – az alkalmas élőhelyek eltérő kiterjedése miatt –, változó szélességű, északnyugat-délkeleti irányban lefutó hibridzónát alkotnak (SORJONEN 1986b) (4. ábra). Allopatrikus elkülönülésükre vonatkozóan nincs egységes álláspont, a genetikai divergencia értékei az eltérő földrajzi területekről származó minták függvényében különböző. Egyesek szerint a genetikai differenciálódás már a pliocén/pleisztocén határán, kb. 2,4-2,6 (HEWITT 1999, PROVAN & BENNETT 2008), vagy 3,3 millió (WINK *et al.* 2002), míg mások szerint 1,8 millió évvel ezelőtt kezdődött (STORCHOVÁ *et al.* 2010). A felsorolt értékek azonban nagyfokú bizonytalanságot okoznak azért, hogy viszonylag kevés mintaanyagon alapulnak. Mivel ezen populációk nagyobb földrajzi léptékű összehasonlítása szintén hiányzik, az irodalomban közölt, divergenciára vonatkozó eddigi megállapítások is csak szűkebb régiók szintjén fogadhatók el. Az eltérő értékekből adódó bizonytalanságot fokozza, hogy a közép-kelet-európai élőhelyekről származó minták egyáltalán nem kerültek bevonásra, holott ismert, hogy a kontinentális zónában előforduló (hideg) pleisztocéni refúgiumokban a fő szétválási irányoktól eltérő mechanizmusok is lejátszódhattak (REINIG 1938, HEWITT 1999, 2001, VÖRÖS *et al.* 2006).

II. A vizsgált *Luscinia* fajok bemutatása

II. 1. A *Luscinia megarhynchos* elterjedése és jellemzése

A *L. megarhynchos* politipikus, Eurázsia nyugati részén elterjedt, gyakori énekesmadárfaj (CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). Felül meleg vörhenyesbarna, alul krémfehér, a mell- és testoldal világosbarnásszürke (CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). Az alsó farkfedők egyöntetű világos vörhenyes színűek, vagy gyenge narancsos árnyalatúak, melyekről a harántsávozás általában hiányzik (KVEREK *et al.* 2008) (1. melléklet, 1. kép). A második kézevező a negyedik és az ötödik kézevező közé ér, vagy ez utóbbival megegyező hosszúságú. A harmadik és a negyedik kézevező külső zászlóján szűkítés található. A szárny hossza általában 77–86 mm. Az első kézevező kissé széles, csúcsa lekerekített és általában mindig hosszabb, mint a leghosszabb kézfedő (relatív hossz) (1.1. melléklet, 1. ábra). A fark hossza 61–72 mm közötti (SVENSSON 1992). A *L. megarhynchos* fajnak három elismert alfaja van (CRAMP 1988, 1992, SVENSSON 1992, CRAMP & PERRINS 1993). Európában csak a *L. megarhynchos megarhynchos* él (2. melléklet, 1. térkép). Szezonális, transz-szaharai vonuló faj, ősszel minden költő populáció elvonul. A szakirodalom korábbi adatai szerint, az európai populációk a telet főként a kelet-afrikai térségben (Szudánban, Ugandában és Kenyában) töltik (PRAED & GRANT 1960, CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). Az újabb vizsgálatok alapján telelő állományai a Szaharától délre fekvő, nyugat-afrikai területeket is rezidens módon használják (HAHN *et al.* 2013).

Az ivarok között nincs dimorfizmus. Költési időszakban a kézben tartott madaraknál a hímeket a megnövekedett kloáka dudorról, míg a tojókat a kotlófoltról lehet felismerni. Költési időszakon kívül az ivarokat külsőleg nem lehet megkülönböztetni egymástól. A különböző gyűjtőhelyekről származó múzeumi preparátumok, illetve az élő madarak vizsgálata (SVENSSON 1992, BANKOVICS és AMRHEIN szóbeli-, BUSSE és KVEREK levélbeli közlései, valamint saját mérések) alapján a hímek és a tojók méretei jelentős mértékben átfednek. Az európai állomány nagyságát napjainkban 2,7–5 millió párra becsülik (TUCKER & HEAT 1994).

Költőhelyét általában a lombhullató erdők belső, ligetes részein, vagy azok szélén alakítja ki. Előnyben részesíti a zárt lomborona alatti, kissé nyitott részeket („sátor”), ahol ezeket sűrű cserjés szegélyezi. Az élőhelyének lombkorona szintjét főleg hazai nyárák (*Populus* spp.), fűzek (*Salix* spp.), mézgás éger (*Alnus glutinosa*), a cserje- és aljnövényzet szintet a fekete bodza (*Sambucus nigra*) és a nagy csalán (*Urtica dioica*) jellemzik (SORJONEN 1986b). Táplálékát a talajról szerzi, melyek kisebb mozgó rovarok, pókok, csigák és férgek lehetnek (HARASZTHY 1998).

A *L. m. africana* (FISCHER & REICHENOV, 1884) Kelet-Törökország, Kaukázus, valamint Irán és Türkmenisztán (Kopet-dag hegység) térségeiből ismert. Az alfaj Északkelet-Tanganyika területén, Szomáliában, Kenyában és Dél-Arábiában telet (PRAED & GRANT 1960, CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). A törzsalakhoz meglehetősen hasonló, de felül kissé tompább barnásszürke, alul világosabb és farka kifejezetten hosszabb, 67–85 mm közötti.

A *L. m. hafizi* (SEVERTZOV, 1872) Kelet-Irán, Közép-Ázsia és Mongólia területein él, a telet Szomáliában, Kenyában, Északkelet-Tanganyikában és Dél-Arábiában tölti. A Transzkaspikumban, Turkesztánban és Nyugat-Kínában költő állományai Indiában telelnek (PRAED & GRANT 1960, CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). Az előző két alfajnál sokkal világosabb és homokszínűbb (CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). A mell felső része egyöntetű világosbarna, szürke márványozás nélkül, vagy csak nagyon gyenge „füsttel” mintázott. A szélső farktollak élénkvörhenyesek (SVENSSON 1992, SVENSSON *et al.* 1999). Ez az alfaj izolált állományt alkot és a törzsalakkal nincs kapcsolatban (SVENSSON 1970).

A *L. m. caligiformis* Délkelet-Angliában, Franciaországban és Belgiumban él (CLANCEY & VON JORDANS, 1950), mely a ssp. *megarhynchos*-hoz hasonló, de sötétebb, a szárny és a fark kevésbé vörhenyes felül. 1950 előtt még további két alfajt írtak le. A *L. m. corsa* (PARROT, 1910) Korzika szigetén található, testméretében kisebb és felül sötétebb vörös-barna, mint a ssp. *megarhynchos*, illetve a *L. m. luscinioides*, amely a Baleár-szigeteken költ (CLANCEY & VON JORDANS, 1950). A jelenleg elfogadott taxonómiai felosztás (VOOUS 1960, SVENSSON 1992) az utóbbi három alfajt önálló taxonként nem ismeri el, mivel azok mindenben a *L. megarhynchos*-hoz törzsalakhoz hasonlítanak, így annak helyi változatainak tekinthetők.

II. 2. A *Luscinia luscinia* elterjedése és jellemzése

A *L. luscinia* palearktikus elterjedésű, ázsiai centrumú, monotipikus énekesmadárfaj, mely ritka költő, de rendszeres vonuló a Kárpát-medencében (CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). Európai költőállománya 820 ezer–2,2 millió párra becsülhető (TUCKER & HEAT 1994). A farkok átlagosan sokkal sötétebb a *L. megarhynchos*-nál, olajbarna, tónusosan inkább a gesztenyebarna színhez hasonlítható. A test felső oldala sötét. A torok közepe piszkosfehér, a mell világosbarna, majdnem mindig szürkén márványozott, melynek kiterjedése és tónusa általában változó (CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). Az ivarok a tollazat és méretek alapján megegyeznek DITTBERNER & DITTBERNER 1989). Az alsó farkfedőket alkotó tollakon általában kettő vagy három, kontrasztos harántsáv található (1. melléklet, 2. kép). A szárnyhossz általában 82–91 mm közötti, a második kézevező hossza egyenlő a negyedik kézevező hosszával, amely ritkán a harmadik és az ötödik kézevező csúcsa közé esik. Csak a harmadik kézevező szűkített. Az első kézevező a *L. megarhynchos*-nál keskenyebb és csúcsa hegyesebb, általában rövidebb, mint a leghosszabb kézfedő (1.1. melléklet, 2. ábra, SVENSSON 1992).

Költőterülete az északi szélesség 60°-tól délre a Kárpátok, a Balkán-hegység, a Kaukázus és a kelet-ázsiai sivatagok által határolt területekig kelet felé terjed, magában foglalva a mérsékelt övi és kontinentális zónákat (2. melléklet, 2. térkép). Izolált populációi élnek a Fekete-tenger mellékén és a Kaukázus vidékén, melyek a törzsalakkal megegyeznek. Nyugati elterjedése Dániától délkelet felé egészen a Kárpátokig húzódik (HARRISON 1982, CRAMP 1988, 1992). Magyarország a faj elterjedésének nyugati szélén fekszik (CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993). Fészkelőhelye általában a szélesebb vízfolyások mentén található, ahol éger (*Alnus*), fűz (*Salix*), kőris (*Fraxinus*), szil (*Ulmus*), nyír (*Betula*), nyár (*Populus*) és mogyoró (*Corylus* spp.) fordul elő (SORJONEN 1980, 1986b). A cserjeszintet és az aljnövényzetet a különféle szeder- (*Rubus* spp.), és rózsafajok (*Rosa* spp.), illetve a csalán (*Urtica* spp.) jellemzik. Táplálkozásában a *L. megarhynchos*-hoz hasonlít, a kisebb gerincteleneket (pókok, csigák és férgek) szintén a talajról zsákmányolja (HARASZTHY 1998).

A *L. megarhynchos*-hoz hasonlóan ez a faj is szezonális vonuló, költő populációi ősszel Afrikába vonulnak. A vonulási útvonalak, illetve a költő- és az afrikai telelőhelyek közötti kapcsolatok egyelőre csak nagyobb léptékben ismertek (CRAMP 1988, 1992, CSÖRGŐ & LÖVEI 1995). A hazánkban fészkelő állományok vonulási szokásai gyakorlatilag teljesen ismeretlenek. Tipikus hosszútávú, transz-szaharai vonuló faj. Telelőterülete Kelet-Afrika szavannaövezete, az Egyenlítőtől a déli szélesség 28°-ig (MOREAU 1972). A ritka visszafogási adatokból valószínűsíthető, hogy európai populációi délkeleti irányban vonulnak (ZINK 1975), majd a Nílus mentén (HOGG *et al.* 1984) folytatják útjukat a délkelet-afrikai telelőhelyek felé (PRAED & GRANT 1960.). A telet Nyugat- és Közép-Szudánban (KEITH *et al.* 1992), Dél-Etiópiában (ASH 1973), Kenyában (Ngulia) (PEARSON & BACKHURST 1976, ZIMMERMANN *et al.* 1996), Zambiában (BENSON *et al.* 1971, ROBERT *et al.* 2008), Zimbabwéban (IRWIN 1981, HARRISON *et al.* 1997), továbbá még délebbre az Okavango-folyó mentén Namíbiában, illetve a Botletle-folyó mentén Botswanában töltik (CLANCEY 1980, CRAMP & PERRINS 1993). Magyarországon a faj széles fronton vonul át (BANKOVICS 1976, CSÖRGŐ & LÖVEI 1995, HARASZTHY 1998, KOVÁTS & URBÁN 2009b, KOVÁTS 2012), de az őszi táplálékforrást jelentő bodzásokban nagyobb létszámban fordul elő (SCHMIDT 1986a, CSÖRGŐ & LÖVEI 1995, HARASZTHY 1998). A hazai vonulás-dinamikai adatok és a kisszámú visszafogások alapján úgy tűnik, hogy a kelet-európai populációk hurokvonulók, vagyis költő- és telelőterületüket eltérő útvonalakon közelítik meg (KOVÁTS 2012).

II. 2.1. A hazai *Luscinia luscinia* költőállomány csökkenésének előzményei

A XIX. sz. végéről származó adatok szerint a faj elterjedési területe a jelenleginél jóval nagyobb volt és még a Duna mentén is fészkel (MAYER 1905). A későbbi elterjedési adatok első szerzője WARGA (1930) volt, aki a Bodrog mentén 20-25 éneklő példányt talált. A Felső-Tisza melléki költőhelyeket FARKAS (1952, 1954) térképezte fel először, aki a *L. luscinia*/*L. megarhynchos* előfordulási arányát 10/1-nek találta. A későbbiek során az éneklő hímek száma 1968-1975 között 20–30, 1976-1979 között 8–12 és

1980-1982 között 12–20 példány között alakult (SCHMIDT 1986a). SCHMIDT 1983-ban már csak hét, 1984-ben hat, 1986- és 1988-ban négy–négy, 1993-ban öt revír jelenlétét állapította meg ugyanezen a szakaszon, de tiszta énekű példányt már nem talált (HARASZTHY 1984, SCHMIDT 1986b, 1995). A felsorolt adatok alapján látható, hogy a faj állománycsökkenése már a '80-as években elkezdődött, melyet a *L. megarhynchos*-szal való hibridizációval és az általános élőhelyvesztéssel (pl. puhafa ligeterdők letermelésével) magyarították (SCHMIDT 1975, HARASZTHY 1998), ám ezek igazolására nem került sor. A térség, és főleg a felső-tiszai élőhelyek átalakulása napjainkban is nyomon követhető. Az őshonos, természetes állományszerkezetű erdők helyét mára részben származék-, átmeneti-, vagy antropogén kultúrerdő vették át (3. ábra).

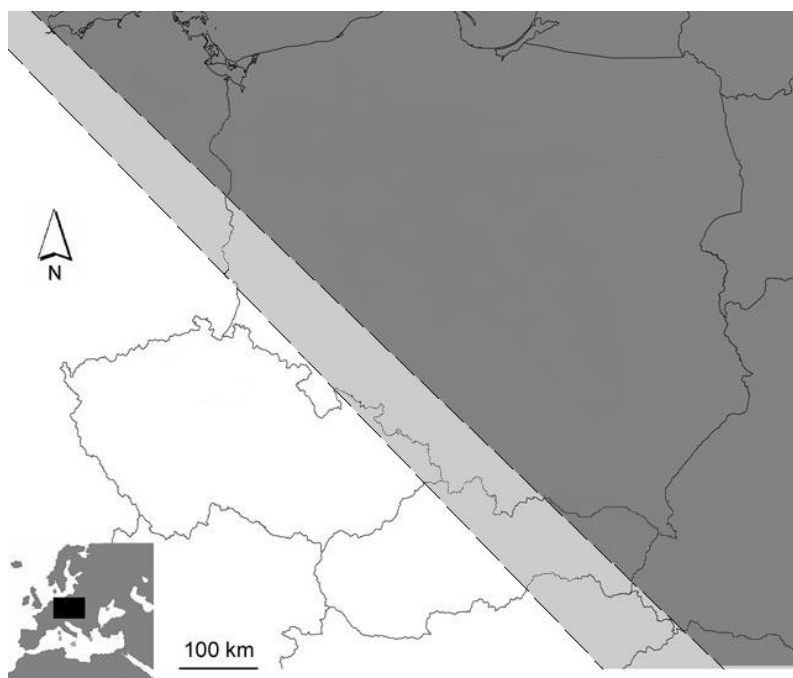


3. ábra. Telepített kultúrerdővel és mezőgazdasági területekkel szabdaltnak élőhely a Felső-Tisza árterében (Tiszabercel).

A *L. luscinia* a magyar jogszabályok alapján fokozottan védett madárfaj, pénzben kifejezett természetvédelmi értéke 100 000 forint.

II. 3. A két fülemüle faj szimpatrikus elterjedése

Az irodalmi adatok alapján, a dolgozatomban tárgyalt két *Luscinia* faj elterjedési területe közös egy változó szélességű zónában, mely Németországtól, Lengyelországon és Magyarországon és Magyarország északkeleti részén át (SCHMIDT 1986a, 1986b) a Fekete-tenger vidékéig húzódik (SORJONEN 1986b, REIFOVÁ *et al.* 2011b) (4. ábra). A hibridzóna keletkezési ideje nem ismert, de feltételezhető, hogy a würm eljegesedést követően, a két faj rekolonizációja, expanziója során alakult ki (HEWITT 1993, 1999, 2004).



4. ábra. A *L. megarhynchos* □ és a *L. luscinia* ■ allopatrikus és szimpatrikus □ elterjedési területei (REIFOVÁ *et al.* 2011b nyomán).

A két fülemüle faj egymáshoz igen hasonló, azonban morfológiai (CRAMP 1988, 1992, CRAMP & PERRINS 1993, SVENSSON 1992, KVEREK *et al.* 2008), genetikai (STUTTARD & WILLIAMSON 1970, KVEREK *et al.* 2008) és ökológiai jellemzőik (SORJONEN 1980, 1983a, 1986a, 1986b, STADIE 1983), valamint az énekhang alapján (SORJONEN 1977, 1980, 1983a, 1983b, 1986a,

1986b, 1986c, SCHMIDT 1986a, LILLE 1988, VOKURKOVÁ *et al.* 2013) általában elkülöníthetők.

A hibrideknél megfigyelhető, hogy az alsó farokfedő sávozása a *L. luscinia*-hoz hasonló, de annál jóval gyengébb (KVEREK *et al.* 2008) (1. melléklet, 3. kép). A két faj vonulási időzítése és éves reprodukciós ciklusa eltérő (STADIE 1991). Közép-Európában a *L. megarhynchos* kb. egy héttel korábban érkezik és kezdi meg költését, mint a *L. luscinia* (HARASZTHY 1998, SCHMIDT 1986b, STADIE 1991). Ennek oka, hogy költő- és telelőhelyük eltérő távolságokra található. Az inkubációs periódus mindkét fajnál egyforma, azonban a *L. luscinia* fiókák egy vagy két nappal korábban hagyják el a fészket (HILPRECHT 1965, STADIE 1991). Az adult madarak őszi postnuptialis vedlése a *L. megarhynchos* esetében kb. 45, amíg a *L. luscinia* esetében 30 nap alatt lezajlik (BERGER 1967, GINN & MELVILLE 1983).

A közép- és kelet-európai régióban elterjedt fülemülék hibridizációja és jellemzői kapcsán már több külföldi tanulmány született (KVEREK 1998, 2002, 2007, 2008, KVEREK *et al.* 2008, STORCHOVÁ *et al.* 2010, REIFOVÁ *et al.* 2011a, 2011b, VOKURKOVÁ *et al.* 2013). Németország, Lengyelország és Csehország területén végzett morfológiai és a genetikai vizsgálatok alapján, a két faj szimpatrikus populációiban a hibridek aránya körülbelül 3-5%, és a hibrid hímek általában kevert énekűek (BECKER 2007, KVEREK *et al.* 2008, REIFOVÁ *et al.* 2011a).

Az elmúlt időszakban a fülemülék kutatására ugyan nagyobb hangsúly került a hibridöv északi részén (KVEREK 1998, 2002, 2007, KVEREK *et al.* 2008, STORCHOVÁ *et al.* 2010), azonban a hazai állományok részletesebb megismerését és elkülönítését segítő információk leírása még nem történt meg. Mindezek miatt szükségesnek találtam, hogy felmerült kérdésekre komplex vizsgálatok által adjak választ.

III. Célkitűzések

Elsőként a „*miért éppen a fülemülét vizsgáltam?*” kérdésre szükséges választ adni. Az összehasonlításokon alapuló kutatásokat általában olyan fajok populációin célszerű végezni, melyekben elegendő egyedszám áll a rendelkezésre, ugyanakkor egyszerű és hatékony módon vizsgálhatók. A fülemülék az egész Nyugat-Palearktisz területén elterjedt, rendszeres fészkelő fajok, könnyen befoghatók, mérhetők és jelölhetők, így az előbbi feltételek teljesülnek. Gyakoriságuk ellenére, populációs szerkezetük, és jellemzőik kapcsán azonban még igen hiányosak az ismereteink. Feltáratlan többek között a hazai állományok elterjedés-mintázata, morfológiai és genetikai jellemzői, de ezek élőhely-használatáról sincsenek érdemi adataink.

Vizsgálatom fő célja négy fülemüle állomány részletesebb megismerése és jellemzése volt, amelynek alapjául terepi mintavételezés és mérés szolgált. Mivel a fülemülék szimpatikus elterjedése, illetve hibridizációja több kérdést is felvet, munkám során igyekeztem olyan témákat kidolgozni, amelyek mentén jelenlegi helyzetük átfogóan bemutatatható, a felmerült kérdések megválaszolhatók.

Célkitűzéseim az alábbiak voltak:

1. A kutatási területen elterjedt költőállományok részletes morfológiai leírása és összehasonlítása.
2. A hibridizáció mértékének meghatározása, a hibrid példányok morfológiai jellemzése.
3. A költőállományok filogenetikai kapcsolatvizsgálata.
4. A vedlési sajátosságok vizsgálata az egyes költőállományokban.
5. A költőállományok élőhelyhasználat-vizsgálata.
6. A *Luscinia luscinia* hazai állománycsökkenésének jellemzése.

IV. Anyag és módszer

IV. 1. Kutatási területek

A mintavételeket 2006 és 2013 között négy mintavételi területen végeztem. A kutatási terület kiemelt helyszíneit a szimpatrikus zóna elhelyezkedését figyelembe véve, a Felső-Tisza hazai, különböző szakaszain jelöltem ki, mivel az irodalmi adatok alapján (SCHMIDT1986a, 1986b) a *L. luscinia* hazai költése korábban csak ezen a területen volt ismert. Ezen kívül, a Bódva-folyó hazai szakasza mentén, a Szatmár–Beregi-sík területén és a Dél-Nyírség egy refúgiális élőhelyén, a Bátorligeti-láp környékén végeztem az adatgyűjtést. A négy vizsgálati terület azok földrajzi fekvése alapján, mint „Bódva”, „Felső-Tisza”, „Szatmár-Bereg” és „Bátorliget” kerültek megnevezésre. A vizsgálni kívánt költőállományok szintén ezeket az elnevezéseket követik. A mintaterületek elhelyezkedését a 3. melléklet, 1. térképe mutatja be. Az élőhelytípusok és természetességük ábrázolásához az ArcView3.1 térképszerkesztő programot (ESRI 1998) használtam.

(1) Bódva-völgy vidéke

(A Bódva É-D-i irányú folyóvidéke, Tornanádaska, Komjáti, Bódvaszilas, Szögliget, Perkupa, Szalonna környéke)

A mintavételi pontok az Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság illetékességi területén, a HUAN20001_Aggteleki-karszt és peremvidéke_SAC, illetve a HUAN20003_Bódva-völgy és Sas-patak völgye_SAC Natura 2000 területeken helyezkednek el (3. melléklet, 1. térkép, 1-es jelzésű területek). A Bódva-völgy területét kontinentális erdőssztyepp növényzet és melegigényes fás vegetáció jellemzi (BAROSS 1998, 4. melléklet, 1-2. kép). A folyó két oldalán található élőhelyeket változatos szerkezetű gyertyános tölgyesek, bükkösök, kocsánytalan tölgyesek alkotják. Az ártéren dombvidéki égerligetek (*Aegopodio-Alnetum*), a hegyek felőli részeken hársas-körises törmeléklejtő erdők (*Mercuriali-Tilietum*), sajmeggyes bokorerdők (*Ceraso mahaleb-Quercetum pubescentis*),

melegkedvelő- és dolomittölgyesek (*Corno-Quercetum pubescentiset Cirsio pannonici-Quercetum*) találhatóak.

Az átlagos éves csapadékmennyiség 550-700 mm, az évi középhőmérséklet a hegy-völgyi inverziós klíma, illetve Bódva hűtő hatása miatt csak 8 °C (BARTHOLY & BOZÓ 2002).

(2) Felső-Tisza vidéke

(Tiszalúc, Bárányszeg, Tiszadob, Tiszabercel, Tiszatelek környéke)

A mintavételi helyszíneket a HUBN20069_Kesznyétenyi Sajó-öböl_SAC (Bükki Nemzeti Park Igazgatóság) és a HUHN2001_Felső-Tisza_SAC (Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság) Natura 2000 területek fedik (3. melléklet, 1. térkép, 2a és 2b jelzésű pontok. Az itt található folyómenti élőhelyek konnektivitását figyelembe véve, a 2a és a 2b pontokat egy vizsgálati területként értelmeztem). A területen jellegzetes ártéri vegetáció alakult ki, ami a folyószabályozások után helyenként erősen fragmentálttá vált. A folyó mentén nagyobb arányban galériaerdők, puhafás (fűz-nyár) ligeterdők (*Salicetum albae-fragilis*) találhatóak, melyek főleg fehér fűz (*Salix alba*), törékeny fűz (*S. fragilis*), fehér nyár (*Populus alba*), fekete nyár (*P. nigra*) társulásaiból állnak. A keményfás (tölgy-kőris-szil) galériaerdőket (*Querco-Ulmetum*), a kocsányos tölgy (*Quercus robur*), a vénic szil (*Ulmus laevis*) és hegyi szil (*U. minor*), a magas kőris (*Fraxinus excelsior*) és a magyar kőris (*F. angustifolia* ssp. *pannonica*) állományai alkotják (*Ulmion-minoris*), melyekhez helyenként enyves éger (*Alnus glutinosa*) keveredik (4. melléklet, 3–5. kép). A cserje- és az aljnövényzet szintjében fekete bodza (*Sambucus nigra*), hamvas-és fekete szeder (*Rubus caesius et canescens*), vadmálna (*R. idaeus*), komló (*Humulus lupulus*) és nagy csalán (*Urtica dioica*) található.

Az éves átlagos csapadékmennyiség 570–590 mm, az évi középhőmérséklet 9,7–9,9 °C (BARTHOLY & BOZÓ 2002).

(3) Szatmár-Beregi-sík vidéke

(Bockerek-erdő, Vámosatya, Téb-erdő, Tarpa, Tivadar, Nagyari-túr mente, Öreg-Túr, Nagyar, Szamos-mente, Cégénydányád)

A mintavételi pontokat a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság illetékességi területén a HUHN20159_Tunyogmatolcsi Holt-Szamos_SCI, a HUHN2001_Felső-Tisza_SAC és a HUHN20048_Tarpa-Tákos_SAC Natura 2000 területek határolják (3. melléklet, 1. térkép, 3-sal jelölt területek). Az Alföld peremsüllyedék területe és a Kárpátok közelsége miatt a terület csapadékosabb és hűvösebb, mint az Alföld más részei. Egyértelműen erdőklímájú, középhegység-peremi jellegű.

A terület folyóvizekben, holtágakban, mocsarakban és lápokban bővelkedik. A vegetációs tájat részben montán elemek és glaciális reliktum növényfajok jellemezik (SIMON 1953). Értékes, védett élőhelyei között a legfontosabb erdőtársulások a füzesek (*Salicum albae*) és az égerrel, kőrissel elegyes ligeterdők (*Alno-Ulmion*). A láperdők és a maradvány jellegű fűz- és égerlápok visszaszorulóban vannak. A fűzlápok (*Calamagrosti-Salicetum cinereae*) a reketyefűz (*Salix cinerea*) bokraiból állnak, égeres láperdői (*Carici elongatae-Almetum*) a hansági és szigetközi égerekhez hasonlóak. A területen több nagyobb kiterjedésű keményfa ligeterdő folt található. A felső lombkorona szintet a síkvidékre jellemző kocsányos tölgy (*Quercus robur*), magyar kőris (*Fraxinus angustifolia* ssp. *pannonica*) alkotja. Az alsó lombkoronaszint főleg mezei szilből (*Ulmus campestris*) és mézgás égerből áll. A cserjeszintet a veresgyűrűs som (*Cornus sanguinea*), a bodza, a hamvas szeder és a komló, valamint a galagonyák (*Crataegus* spp.), kökény (*Prunus spinosa*), csikos kecskerágó (*Euonymus europaeus*) és a tatárjuhar (*Acer tataricum*) jellemzi. Az átlagos csapadék ezen a területen 600-700 mm/év, az évi középhőmérséklet 9,6-9,7 °C, a tél kontinentális jellegű (BARTHOLY & BOZÓ 2002).

(4) Bátorligeti-láp környéke

A mintavételi pontok a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság illetékességi területén, a HUHN20037_Bátorligeti-láp_SCI közösségi jelentőségű területen találhatók (3. melléklet, 1. 4-es jelzésű területek). Tipikus refúgiális élőhely, menedéke számos reliktum fajnak. A terület legjellemzőbb élőhelyei a keményfás, tölgy-kőris-szil ligeterdők (*Quercus-Ulmetum*), a lombkoronaszintben magyar kőrissel, mezei szillel, illetve kisebb részben kocsányos tölgygel, elegyfajokként a kislevelű hárs (*Tilia plathyphyllos*) és a nagylevelű hárs (*Tilia cordata*) vannak jelen. A láp területét a glaciális korszakot jelző bibircses nyír (*Betula pendula*), illetve az egyéb őshonos fafajok közül a vénic szil, a magas kőris, az enyves éger és a zselence meggy (*Prunus padus*) jellemzik. A terület legjellemzőbb és egyben legértékesebb vegetációtípusai a tőzegmohás fűz- és nyírlápok (*Betulo pubescenti-Sphagnetum recurvi et Salici cinereae-Sph. recurvi*). A területen mocsarak, magassásosok, mocsárrétek és kaszálórétek, keményfaligetek, szárazabb homoki tölgyesek is találhatók (4. melléklet, 6. kép).

A cserjeszintben a mogyoró (*Corilus avellanaria*), a vörösgyűrűs som és nagyon gyakran a hamvas szeder található. Az éves csapadékmennyiség 600 mm körüli, az évi középhőmérséklet 9,6-9,8 °C (BARTHOLY & BOZÓ 2002).

IV. 2. Adatgyűjtés módszerei

IV. 2.1. Hálózás

A madarak befogását általában egyeléses módszerrel, május-június hónapokban, a revírfoglalás és költés időszakában végeztem. Az énekesmadarak biztonságos és sérülésmentes befogására a legalkalmasabb módszer a széles körben alkalmazott függönyhálózás (BUB 1991). A hálózások alkalmával 3, 7, 10 és 12 méter hosszú, 2,5 m magas lengyel Ecotone[®] (110 denier szálvastagságú, 16×16 mm és 19×19 mm szemű) és japán (50d, 19×19 mm) függönyhálókat, és egy Samsung RCD-590 típusú magnetofonból lejátszott hívóhangot használtam (5. melléklet, 1. kép) 2005-2011 között, illetve 2013-ban. A szélesebb erdősávok átfogásához saját méretezésű két darab 2,5 × 30 m-es (110d, 19×19 mm) hálókat használtam (5. melléklet, 2. kép). A két darabból összetoldható hálótartó rudakat (stanglikat) alumínium csövekből magam készítettem, így a hálók kifeszítését a helyi növényzet ismételt károsítása nélkül végezhettem. A hálókat a madarak által kedvelt erdei, erdőszéli élőhelyeken, közvetlenül a madarak territóriumában állítottam fel. A négy fő mintavételi területen lehetőség szerint minden jellemző erdőtársulás-típusban végeztem befogásokat (tölgy-kőris-szil ligeterdők, fűz-nyár ligeterdők, égeresekkel elegyes nyíresek, kőrises erdőfoltok, egyéb ártéri lomberdők szegélyei és bokorfüzesek, patakmedrek, kisebb vizes árkok, kubikgödröket kísérő társulások). A biztosabb fogás érdekében a hálókat általában „L”-alakban, egymással összefűzve állítottam fel. A hálózást általában 4:00-tól 20:00-ig végeztem, a kedvezőtlen időjárási körülmények (pl. 30 °C feletti hőmérséklet, erős szél, zivatarok, vagy folyamatos esőzés) idején – a madarak sérülésének elkerülése érdekében – felfüggesztettem.

IV. 2.2. Morfológiai adatok felvétele, mérési módszerek

A fajok jellemzésénél említettek miatt, a morfológiai adatok csak a hím egyedek esetében kerültek elemzésre annak érdekében, hogy az ivarok közötti méretkülönbségek ne torzítsák az eredményeket. Ezen kívül, terepi körülmények között a hímek jóval könnyebben foghatók be, mint a tojók, ami az adatgyűjtés hatékonyságát is elősegítette.

A megfogott példányok morfológiai adatfelvételeit SVENSSON ajánlásai alapján végeztem (SVENSSON 1992). A határozó 1970 óta (folyamatosan bővülő kiadásokban), több mint 40 éve az európai énekesmadarak határozásának és egységes morfometriai adatfelvételének és határozásának alapműve. A határozóban leírt mérési módszerek és ajánlások az európai gyűrűzőközpontok koordináló szervezete (European Union for Bird Ringing - EURING), illetve a terepi és a múzeumi taxonómusok által is elfogadottak, azokat széles körben használják. A könyv részletesen ismerteti a mérési módszereket és mindazon biometriai adatokat és bélyegeket, amelyek lehetővé teszik a fajok, alfajok általános felismerését, valamint az egyedek ivar- és korhatározását. A határozó útmutatása alapján az alábbi biometriai adatokat vettem fel:

- MWL: a maximális (feszített) szárny hossza mm-ben;
- W^{ix} : az első kézevező csúcsa és a szárnycsúcs közötti távolság mm-ben;
- rLP_1 : az első kézevező relatív (a leghosszabb kézfedőhöz viszonyított) hossza mm-ben;
- I/II.: a leghosszabb kézevező és a leghosszabb karevező csúcsa közötti távolság mm-ben;
- P_2 : a második kézevező hossza mm-ben;
- P_3 : a harmadik kézevező hossza mm-ben;
- P_4 : a negyedik kézevező hossza mm-ben;
- TL: a természetes állapotban összecsucott farok hossza mm-ben (faroktőnek nyomott vonalzóval, a madár testéhez képest 90°-os meghajlításával mérve);
- BL: a csőr koponyafrontálisig mért hossza mm-ben;
- Bw: a csőr szélessége az ornyílások koponya felé eső végénél mérve mm-ben

- TA: a csüd (*tarsometatarsus*) hossza mm-ben

A madarak testtömegét (Bm) Pesola[®] típusú rugós mérleggel mértem 0,1 g pontossággal.

A madarak szárnyalakját leginkább a szárnyhegyesség és szárnyszimmetria-indexekkel lehet megadni (SVENSSON, 1992, BUSSE 2000). Ezek kifejezéséhez, HEDENSTRÖM (1989) ajánlása alapján a Hołynski-formulát alkalmaztam. Ehhez a teljes szárnyformula felvételezése szükséges, ahol az egyes kézevezők szárnycsúcstól mért távolságát adjuk meg (mm-ben). A szárnyalakot jellemző két indexet a szárnyformula méretadataiból az alábbi összefüggések szerint lehet kifejezni:

$$W^p = \frac{100 (Sp-Sd)}{MWL}$$

$$W^{sym} = Sp/Sd,$$

ahol,

W^p : a szárnyhegyesség-index, W^{sym} : szárnyszimmetria-index, Sp : a proximálisan (a szárnycsúcstól a test felé eső) elhelyezkedő elsőrendű evezőtollak, Sd : a disztálisan (a szárnycsúcstól kifelé eső) elhelyezkedő elsőrendű evezőtollak szárnycsúcstól mért távolságainak összege mm-ben (HOŁYNSKI 1965, SVENSSON 1992, BUSSE 2000).

A szárnyméretek felvételét 1 mm-es pontossággal, hagyományos osztású támasztékos műanyag vonalzóval végeztem, amíg a csüd és csőrméretekre 0,1 mm pontosságú fém (Inox[®]) tolómérőt használtam. Csak az ép tollazatú és tollcsúcsú egyedeket mértem meg. A kopott, vagy nedves tollazatú példányok nem kerültek a mintákba. A redundáns mintavételezés elkerülésére a madarakat egyedi sorszámos alumínium gyűrűkkel jelöltem, így minden mintavételi pontról származó példány azonosítható volt a későbbiekben. A madarakat gyűrűzés, mérés, majd a DNS vizsgálatokhoz szükséges mennyiségű vér levétele után a befogás helyén elengedésre kerültek.

IV. 2.3. Adatfeldolgozási módszerek és statisztikai értékelés

A morfometriai adatok statisztikai értékelése az R 2.15.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2010) programmal történt.

(1) A befogott egyedek meghatározása

Mivel az egyedek a két fülemüle faj hibridzónájában kerültek befogásra, a fennálló kereszteződés miatt a kevert morfológiájú egyedek kézrekerülését is figyelembe kellett venni. Ezért, a határozáshoz a KVEREK *et al.* (2008) által megadott morfológiai határozókulcsokat és azok kombinációit használtam. Ennek alapján, ha $rLP_1 > 1$ mm és $P_2 < P_4$ akkor a kézben tartott egyed *L. megarhynchos*, ha $rLP_1 < 1$ mm és $P_2 > P_4$ akkor *L. luscinia* (KVEREK *et al.* 2008, ROTH levélbéli közlései). A határozás megerősítését a negyedik kézevező szűkítésének megléte (*L. megarhynchos*), vagy hiánya (*L. luscinia*) segítette (SVENSSON 1992). Az interspecifikus hibridek (*L. megarhynchos* × *L. luscinia*) esetében a $rLP_1 < 1$ mm és $P_2 < P_4$ (KVEREK *et al.* 2008, ROTH levélbéli közlései).

A fenti határozókulcsok megbízhatónak tekinthetők, mivel a leírásuk alapjául szolgáló egyedek taxonómiai hovatartozását nukleotid-polimorfizmussal (SNP), az *ADAMTS6* (650 bp fragment) és *SPINZ-2* (950 bp fragment) gének szekvenálásával is meghatározták (STORCHOVÁ *et al.* 2010, ROTH levélbéli közlései). A molekuláris eredmények alapján mind a két faj, mind a hibridek az említett határozókulcsokkal elkülöníthetők. Az egyedek általános habitusát, színezetét a CRAMP (1988, 1992), SVENSSON (1992), valamint CRAMP & PERRINS (1993) műveiben leírtak szerint azonosítottam.

(2) A költőállományok morfológiai paramétereinek összehasonlítása

A vizsgált állományokra minden morfológiai változó esetében leíró statisztikákat készítettem. A változók értékeinek területenkénti bemutatására boxplot ábrákat használtam. A méretek területenkénti átlagainak összehasonlítására lineáris modellt, a többszörös összehasonlításokra Tukey-tesztet alkalmaztam.

A modellek feltételeinek teljesülését diagnosztikus ábrákkal (reziduum-becsült érték, QQ-ábra, szórás-becsült érték és standardizált reziduum – hatóerő ábra) ellenőriztem (REICZIGEL *et al.* 2010). Ahol szükséges volt, a hibatag varianciájának inhomogenitása miatt, ott az általánosított legkisebb négyzetek módszerével illesztettem a lineáris modellt. Az egyes morfológiai változók variabilitását Levene-próbával hasonlítottam össze (REICZIGEL *et al.* 2010). A morfológiai változók kapcsolatát Spearman-féle rangkorrelációs együtthatóval vizsgáltam (REICZIGEL *et al.* 2010). Ez a módszer nem követeli meg a változók kapcsolatának linearitását, elegendő a monoton kapcsolat.

(3) *A költőállományok komplex összehasonlítása többváltozós módszerekkel*

Véletlen erdők (*Random Forest* – RF) módszer

A véletlen erdők (BREIMAN 2001, PRINZIE & VAN-DEL POEL 2008) egy olyan rekurzív osztályozó módszer, ami különösen alkalmas az ún. kis n nagy p problémák esetén, azaz olyankor, amikor kicsi a minta, de sok a változó (STROBL *et al.* 2007, 2008). Klasszifikációs és regressziós fák (döntési fák) egy olyan halmaza, amelyet az adatok egy véletlen részhalmazára építünk úgy, hogy a fa minden vágási pontján a változók egy véletlen részhalmazából választunk. Ilyen módon a véletlen erdők módszere jobban képes az egyes változók szerepének vizsgálatára, mivel az olyan egyszerűbb modellek esetén, amelyek az összes változót egyszerre vizsgálják, a nagyobb hatású változók elnyomhatják a kisebb hatásúak szerepét (STROBL *et al.* 2007, 2008). Továbbá kimutatták, hogy a döntési fák együttese jobban képes prediktálni, mint az egyes fák.

A módszer használatával becsülhető az egyes változók fontossága is oly módon, hogy a célváltozó értékei véletlenszerű permutálásával méri a különbséget a permutálás előtti és utáni becslési pontosság között. Ha a pontosság kicsit változik, akkor a változónak nincs komoly szerepe, ha nagyot változik, akkor a változó szerepe jelentős. Ezeket a különbségeket kiátlagolva kapjuk meg az egyes változók fontosságát (*variable importance measure*). Feltételes permutációs változó fontosságot számoltam, mivel ez a módszer figyelembe veszi a változók korreláltságát, ezért torzítatlan becslését

adja a fontosságnak. Így a módszer alkalmas változó szelekcióra, azaz segítségével kiválaszthatjuk esetünkben a területi csoportok elkülönülésében jelentős szerepet játszó változókat. A dolgozatban az R „party” csomagjának függvényeit (HOTHORN *et al.* 2006a) használtam a véletlen erdők meghatározására.

Döntési fák módszere (*Classification and Regression Trees - CART*)

A CART ideálisan alkalmas komplex ökológiai és morfológiai adatok elemzéséhez (DE'ATH & FABRICIUS 2000, BERGGREN & LOW 2006, CUTLER *et al.* 2007). Mind kategóriás, mind folytonos változókat (kovariánsok) felhasználhatunk a fák felépítéséhez. Az általános szabály a fák elkészítésekor a következő: a megfigyeléseinket két részre bontjuk egy magyarázó változó alapján (gyökér), majd a létrejött részhalmazokat tovább bontjuk valamely további (vagy ugyanazon) magyarázó változó alapján.

Részletesebben: Első lépésként kiválasztunk egy kovariánst a lehetséges kovariánsok közül, és megbecsülünk egy vágási pontot, amely a célváltozó értékeit két részre osztja. Rendezett kovariáns esetén a vágási pont egy olyan szám, amely alatti vagy vele egyenlő értékekhez tartozó megfigyelések lesznek az egyik, a felette lévő értékekhez tartozó megfigyelések pedig a másik csoportban. Nominális változó esetén a lehetséges kategóriákat bontjuk két részre. Vágáskor a cél, hogy a homogenitás maximális legyen a csoporton belül a célváltozó alapján. Ezt az eljárást rekurzív módon megismételjük az így létrejött két megfigyelés csoportra. A rekurzió akkor áll le, ha valamilyen leállási kritérium teljesül. Ha a fa felépült, a fa végpontjait (leveleket) egyszerű statisztikákkal jellemezzük attól függően, hogy milyen típusú a célváltozó. Folytonos célváltozó esetén az átlagot (vagy mediánt), nominális változó esetén a kategóriák arányát adhatjuk meg. A megfigyelések becsült értéke egyszerűen ennek a statisztikának az értéke. Az alkalmazott „party” csomag „ctree” függvénye esetén a vágási pontokat egy a célváltozó és a kovariánsok közötti asszociációs mérték alapján határozzuk meg (HOTHORN *et al.* 2006b). Ha már nem találunk szignifikáns összefüggést a célváltozó és a kovariánsok között, a rekurzió leáll. A rekurziót egyéb kritériumok alapján is leállíthatjuk: a fa

mérete, a leveleken és a csomópontokban lévő megfigyelések száma alapján. A szignifikancia szint is szükség szerint állítható.

A döntési fák jó tulajdonságai például, hogy automatikusan felismerik a lényeges változókat. Ezeket a gyökér közelében, míg a kevésbé fontosakat a levelekhez közel tesztelik. Előfordulhat, hogy egyes magyarázó változók nem jelennek meg a fában, hiszen nem befolyásolják a döntést, vagy ugyanazt magyarázza, mint egy vagy több másik, vele korrelált változó. Ezeket irrelevánsnak tekintjük. A gyakorlatban sokszor használunk bináris döntési fákat, melyek sajátossága, hogy minden csomópontnak két ága van. Ilyen a klasszifikációs és regressziós fák módszere is. Mivel tetszőleges nem bináris döntési fa könnyedén átalakítható binárisra, így sok algoritmus csak bináris döntési fát tud előállítani. A CART módszer egyik fontos tulajdonsága, hogy a klasszifikációs és regressziós fák szerkezete invariáns a független változók monoton transzformációjára. Automatikusan felismeri az interakciókat és a nemlinearitás sem probléma. Amint a klasszifikációs vagy a regressziós fa elkészült, alkalmassá válik új adatok klasszifikálására. A fa ágai mentén, minden egyes új megfigyelést a döntési fa megfelelő leveléhez kapcsolhatunk.

Lineáris diszkriminancia analízis (LDA)

A lineáris diszkriminancia analízis (MANLY 1986) célja egy olyan függvény létrehozása, amely alapján az egyedek két vagy több csoportba sorolhatók (a függvény értéke lényegesen változik csoportról csoportra). Lineáris diszkriminancia függvény a változók egy olyan lineáris kombinációja, amely értéke jelentősen változik csoportról csoportra, ha azok jól szeparálhatók. Több függvény is konstruálható (csoportok száma mínusz 1). A függvények úgy vetítik le a csoportokat egy alacsonyabb dimenziós térbe, hogy azok eloszlásai a legkisebb mértékben fedjék át egymást.

Az egyes módszerek hatékonyságát a becsült és megfigyelt csoportok összehasonlításával, illetve a találati arány kiszámításával jellemeztem.

IV. 2.4. Genetikai vizsgálatok módszerei

A madarak nukleinsav (DNS) szekvencia-analíziséhez szükséges vérmennyiséget a *vena brachialis*-ből vettem azon a ponton, ahol ez a könyökhajlatot keresztezi. A vérvételt az orvosi gyakorlatban is használatos Myjektor[®] U-40 Insulin (27 G × ½” – 0,4 mm × 12 mm), Omnican[®] U-40 Insulin (30G × ½, 0,3 mm × 12 mm), illetve Kendall[®] (29G × ½, 0,33 mm × 13 mm) gyártmányú steril fecskendőkkel végeztem. Egyedenként összesen 30-50 µl mennyiségű steril vért vettem. A levett vérmintákat 1,5-2 cm³ térfogatú Eppendorf-csővekben 94,6 %-os tisztaságú etanolban, a minták feldolgozásáig -20 °C-on, mélyfagyasztó hűtőszekrényben tároltam. Az említett módszerrel a vérben levő DNS-t, fehérjéket azonnal irreverzibilis denaturált állapotba hoztam, amely jó konzerválási módszer a terepi körülmények között. A vérvétel semmilyen észrevehető hátrányt nem okozott a madaraknak, azok az elengedést követően azonnal a revírükbe álltak és aktívan tovább énekeltek.

DNS kivonás

A vérmintákból történő DNS kivonás a Fitolab Kft. budapesti laboratóriumában történt Ács Zoltán segítségével. A DNS tisztításhoz Qiagen Blood & Tissue DNS tisztító kittel (Cat. No. 69504) használtunk. A DNS kivonó kit használatához először a vért alkohol-mentesítettük. A mintákat 6000 rpm fordulatszámom centrifugáltuk, majd a felülúszó alkoholt pipettával leszívtuk. A művelet után szobahőmérsékleten 24 órán át nyitott centrifugacső tetővel a mintákat száradni hagytuk, hogy a maradék etanol is teljesen elpárologjon. A száraz vérmintákat 1xPBS pufferben oldottuk fel, amely már alkalmas kiinduló anyagminta a tisztító kit alkalmazásához. Az összetapadt vérdarabkák szétdörzsölését egyszer használatos, polipropilén műanyag homogenizálóval végeztem, amely az Eppendorf csővégebe illik. A végső elúciós lépést 150 µl ultratisztított, pH 7-es vízzel végeztem. A tisztított DNS-t a továbbiakban is -20 °C fokos mélyhűtőben tároltuk. A DNS láncok felszaporításához PCR eljárást alkalmaztunk. Az egyedek filogenetikai származását a citokróm-c oxidáz 1 gén (COI) szekvencia analízise alapján határoztam meg. A választás azért esett erre a génre, mert a

korábbi munkák alapján az intraspecifikus variabilitás erre a markerre a legnagyobb, illetve könnyen izolálható (KERR *et al.* 2009). Másfelől, a vizsgált *Luscinia* fajok elterjedését figyelembe véve, a kelet-európai és ázsiai populációk tekintetében erre a génre megfelelő mintanagyságban történt szekvenálás, amit a GenBank adatbázisba (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) feltöltött szekvenciaszám is jól mutat.

Különbségeket kerestem a marker- és a mintacsoportok szekvenciái között. A markerszekvenciákat oroszországi, iráni, kazahsztáni, macedóniai, dél-koreai, myanmari, mongóliai, norvégiai és svédországi minták adták. A COI génen alapuló DNS bárkódolás az egyes fajok meghatározásában széles taxonsort érintően sikeresnek mondható (HEBERT *et al.* 2004, TAVARES & BAKER 2008, HOGG & HEBERT 2004, JOHNSON & CICERO 2004). A COI igazi „fajhatározó” gén a legtöbb tanulmányban, és pontosabb DNS szekvencia képet ad, mivel alapvetően hosszabb láncú (680 bp), mint a citokróm-*b* (359 bp). A COI génszekvencián alapuló analízis általában – különösen az egymáshoz közelrokon fajkomplexek, vagy fajpárok esetében – a potenciálisan hibridizáló fajoknál használható eredményesen (MORITZ & CICERO 2004). A hibridizációra hajlamos, parapatikus elterjedésű 59 ikerfajnál a COI, *cob* és 16S gének DNS kódolási hatékonyságát vizsgálták, amelynek alapján a *L. megarhynchos* és a *L. luscinia* COI génre, a K2P módszerrel (Kimura-two parameter) (KIMURA 1980) megállapított interspecifikus szekvencia divergencia 5,1% volt. Mivel ez a távolság a parapatikus ikerfajok között átlagosan $3,64 \pm 3,29\%$, a módszer igen kedvező hatékonyságúnak tekinthető (KERR *et al.* 2009).

PCR reakció

A molekuláris vizsgálati módszert a COI gén 5' végi szakaszának DNS szekvencia analízisére alapoztam. A COI fragment napjainkban a legelterjedtebben használt mtDNS “barcode” molekuláris marker. A COI 5' fragment nukleotid sorrendje az állatfajok nagy részének elkülönítésére igen alkalmas, mivel ez a régió gyorsabban változik az evolúció során, mint a sejtmagi genom, ezáltal akkumulálódnak a mutációk, melyek alkalmassá teszik a fajok megbízható elkülönítésére (KEVIN *et al.* 2009). A COI 5'

régiójának PCR-es felszaporításához KERR *et al.* (2009) munkájában közölt primereket használtuk. Forward primer: BirdF1 (5'-TTCTCCAACCACAAAGACATTGGCAC-3'), reverz primer: COIbirdR2 (5'-ACGTGGGAGATAATTCCAAATCCTGG-3'). A 150 µl elúcióból 1-1 µl-t használtunk a COI PCR reakciókhoz. Egy reakciót 25 µl vértérfogatban mértünk össze a következő recept szerint: 10*PCR puffer (Fermentas) 2,5 µl, Mg₂Cl (25mM) 1,2 µl, dNTP (2,5 mM) 2 µl, BirdF1 (10 pmol/µl) 0,6 µl, COIbirdR2 (10 pmol/µl) 0,6 µl, Taq DNS polimeráz (Fermentas) 0,25 µl (1 U), DNS templát 1 µl.

A PCR reakcióhoz Peqlab grádiens PCR készüléket használtunk a következő hőmérsékleti program alapján: kezdeti denaturáció 94 °C-on 2 perc, 40 ciklus, 94 °C 1 perc, 54-62 °C 50 másodperc, 72 °C 2 perc, végső elongáció 72 °C-on 5 perc. Negatív kontrollt minden esetben készítettünk, amelyekbe templát DNS-t nem raktunk. A PCR reakciók eredményességét 1,5%-os agaróz gélen (GIBCO) ellenőriztük. A PCR mixből 2-2 µl-t futtattunk agarózzgelen, melyet etidium-bromiddal festettünk, majd UV fény alatt UVP géldokumentációs rendszerrel fotóztuk.

PCR termékek tisztítása

Azokat a PCR termékeket, melyek gélfuttatáskor csak egy sávot adtak, SAP-ExoI módszerrel tisztítottuk ki a COI fragmenteket. A 23 µl PCR mixhez 1 µl Shrimp Alkaline Phosphatase-t (USB), és 1,5 µl 10-szeresére hígított Exonuclease I-t (USB) adagoltunk, 37 °C-on inkubáltuk 45 percig, majd 15 percig 94 °C-on tartottuk az enzimek inaktiválásához.

Azokat a COI fragmenteket, melyek gélfuttatásakor több sávot adtak, gélből kivágás után *Qiagen* Gel Extraction kittel tisztítottuk. A végső elúciós lépést 20 µl vízzel végeztem.

COI fragmentek szekvenálása

A tisztított COI fragmenteket a MacroGen cég amsterdami szekvenáló laborjában bérszekvenáltattuk *BigDye* ciklikus szekvenálással (Applied Biosystems). Minden esetben a DNS mindkét oldalát megszekvenáltattuk, a fent említett BirdF1 (forward) és COIbirdR2 (reverz) primerekkel.

COI szekvenciák elemzése

A DNS szekvenálóból kapott elektroferogramokat *Bioedit* programmal elemeztük. A bázis pozíciókat manuálisan ellenőriztük, illetve javítottuk, ahol arra szükség volt. Minden egyes COI fragment szekvenálásból származó forward és reverz bázissorrendből ClustalX 1.83 programmal készítettem konszenzus szekvenciákat. Az irodalmakból származó COI szekvenciákat az internetes GenBank adatbázisból (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) letöltöttük, hogy ezekkel a saját szekvenciákkal hasonlítsuk össze. Az analízisben felhasznált madárfajok neveit, egyedi azonosító számukat, COI szekvenciák GenBank elérési kódját, valamint a gyűjtési helyet az 1. függelék tartalmazza. A GenBank-ban elérhető *Luscinia* fajok összes COI szekvenciáját bevontuk az analízisbe, a közelrokon *Ficedula* fajok esetében szintén COI szekvenciákat elemeztünk. A saját gyűjtésen kívül a vizsgálatba bevont egyedek DNS szekvenciája különböző múzeumi gyűjtemények (Irán, Stockholm, Washington) anyagából származott, melyek szekvenciái előzőleg a GenBank-ból letöltésre kerültek. Markercsoportokként a *Luscinia* nemhez filogenetikailag legközelebb álló indiai kékbegy (*L. brunnea*), a rubinbegy (*L. calliope*), a kék fülemüle (*L. cyanea*), a vörösfarkú fülemüle (*L. sibilans*), a kékbegy (*L. svecica*), a *Ficedula* genusból három faj, a balkáni légykapó (*F. semitorquata*), örvös- és a kormos légykapó (*F. albicollis*, *F. hypoleuca*), valamint külcsoportként a többi haplotípus-kládtól filogenetikailag lényegesen eltérő fehér-torkú kövirigó (*Monticola gularis*) markerszekvenciáit használtam fel. A bázisszekvenciák összerendezését és a filogenetikai fa készítését MEGA5 (TAMURA 2011), Modeltest 3.6 (POSADA & CRANDALL 1998) és MrBayes 3.2.1 (RONQUIST *et al.* 2003) programokkal végeztem.

A genetikai távolságok meghatározását NEI & KUMAR (2000) ajánlásai alapján a „*p*-distance” módszerrel végeztem (előteszt alapján Jukes-Cantor távolság < 0,05).

Az aminosav szekvencia (*i*) és a sorba rendezett (igazított) szekvencia (*j*) közötti *p*-távolság kiszámítása az alábbi formulával történt:

$$p_{ij} = d_{ij} / L,$$

ahol:

d_{ij}: a megegyező aminosavak pozícióinak megfigyelt száma a szekvenciában,

L: a sorba rendezett aminosavak száma

A filogenetikai események vizsgálatára a molekuláris óra az egyik legelterjedtebb eszköz, amellyel többek között a szétterjedési események (DROVETSKI 2003, MERCER & ROTH 2003), vagy a taxonok származási ideje (ROBINSON-RECHAVI *et al.* 2004, VANDEPOELE *et al.* 2004) meghatározható. Az evolúciós óra kalibrálásához a madarak, emlősök és más gerinces csoportok esetében széles körben alkalmazott (BROWN *et al.* 1979, WILSON *et al.* 1987, KLIČKA & ZINK 1997, LOVETTE 2004) 2%-os szekvencia-divergencia/1millió év arányt használtam.

IV. 2.5. Vedlés vizsgálatának módszerei

Egyes közelrokon fajok szimpatrikusan elterjedt populációi között (pl. *Saxicola torquata rubicola*/*S. t. axillaris*) bizonyított, hogy a vedlés időzítésére a fennálló hibridizáció hatással van, mivel a szülőfajok evolúciósan eltérő reprodukciós ciklussal rendelkeznek (HELM & GWINNER 1999). A Muscicapidae családba tartozó fajok hibridizációs zónákban történő vedlése azonban rendkívül kevésbé ismert. A *L. luscinia* és a *L. megarhynchos* szimpatrikus övezetében eddig elvégzett vizsgálatok kapcsán mindössze egyetlen olyan tudományos közlemény született (REIFOVÁ *et al.* 2011a), melynek alapján a vedlés időzítése a két faj hibridizációjára, illetve a hibridsterilitására vezethető vissza. Minzdezek alapján, a vedlés vizsgálatára kiemelt figyelmet fordítottam.

A vedlésre utaló jeleket (pl. tokos, vagy növekvő tollak) minden befogott egyednél ellenőriztem. A Muscicapidae családba tartozó énekesmadarak jellemző vedlési stratégiája, hogy az adult példányok az őszi vonulás előtti teljes (NT), a fiatalok részleges vedlést (nr) végeznek (HYTTIÄ & VIKERBERG 1973, SVENSSON 1992).

Vizsgálatomban az adult madarak teljes vedlését elemeztem, mivel az evezőtollak vedlése csak e korcsoport esetében tanulmányozható. A tollak vedlettségi stádiumának meghatározását GINN & MELVILLE (1983) útmutatásai alapján végeztem. A vedlő tollak fejlettségi stádiumait külön adatlapokon, a következők szerint kódoltam: 0 = öreg toll; 1,2,3,4 = különböző hosszúságú, növekedés alatt lévő tollak, 5 = teljes hosszúságát elérő, kifejlett evezőtoll). Megvizsgáltam, hogy a kapott szekvencia-mintázat mennyiben tér el a törzsalakokra leírt általános mintázatoktól (GINN & MELVILLE 1983, SVENSSON 1992).

IV. 2.6. Az élőhelyhasználat vizsgálata

A vizsgálat alapvető célja, hogy meghatározza azokat az élőhelytípusokat, melyek egy adott faj életciklusában (pl. szaporodás, túlélés) valamilyen okból jelentős szerepet játszanak. Ennek első lépése, a potenciálisan elérhető élőhelyek felmérése (élőhelytérképezés), majd ezek közül azok kiválogatása, melyeket a keresett faj egyedei valamilyen célra (pl. fészkelés, táplálkozás, utódgondozás, stb.) használják.

A felsoroltak kapcsán a fülemülék esetében még alapvető információkkal sem rendelkezünk, így céлом a vizsgált költőállományok élőhely-használatának általános bemutatása volt. Mivel az adatok erdei élőhelyekről származtak, az élőhelyhasználat-vizsgálatokat a felmért revírek élőhely-típusonkénti előfordulása alapján végeztem el. Az erdei élőhelyek azonosításához egy hosszútávú megfigyelési adatsorokon, standard kritériumrendszeren alapuló, az erdőtervezés során is alkalmazott, az *Országos Erdőállomány Adattárban* nyilvántartott természetességi kategóriákat használtam fel. Az erdőállományokat aszerint, hogy természetes szerkezetük, összetételük, dinamikájuk, vagy az ember által kialakított állapotuk alapján mennyire állnak közel a termőhelynek megfelelő természetes erdőtársuláshoz, az Adattárban az alábbiak szerint különíthetők el:

a) *természetes erdő (TE)*: az adott termőhelyen a bolygatatlan erdő természetes összetételét, szerkezetét és dinamikáját mutató erdő, ahol a faállomány természetes úton magról – illetve a természetes körülmények között sarjról is szaporodó őshonos fajok esetében emberi beavatkozás nélkül sarjról – jött létre, és ahol idegenhonos, tájidegen faj csak szálanként fordul elő és intenzíven terjedő faj nincs jelen;

b) *természetszerű erdő (TSZE)*: az adott termőhelyen a bolygatatlan erdő természetes összetételéhez, szerkezetéhez hasonló, természetes úton létrejött vagy mesterséges úton létrehozott és fenntartott erdő, ahol az idegenhonos és a tájidegen faj(ok) elegyaránya nem több 20%-nál, intenzíven terjedő faj pedig legfeljebb csak szálanként fordul elő;

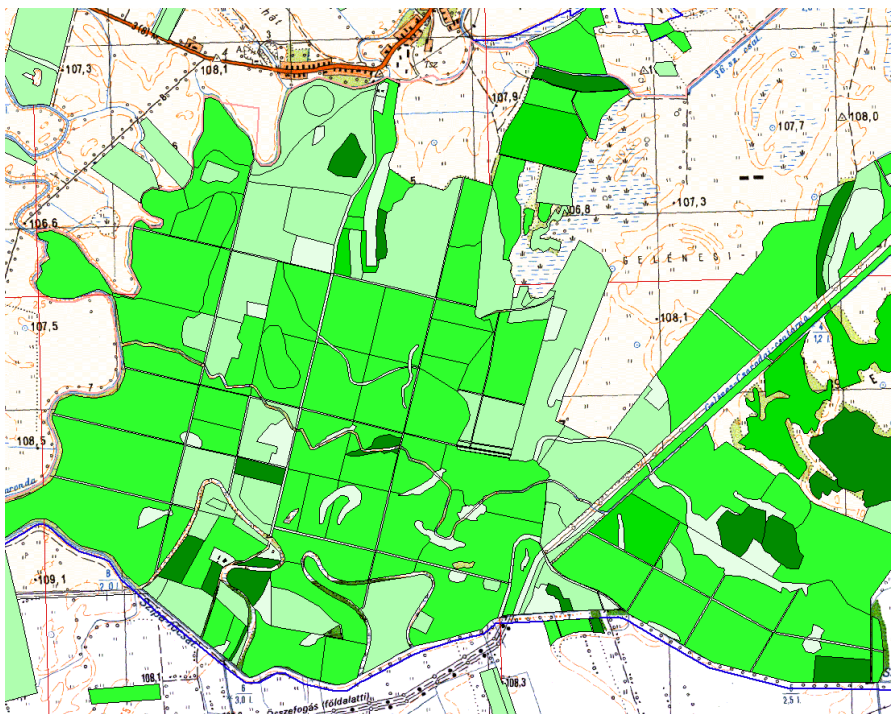
c) *származék erdő (SZÁE)*: az emberi beavatkozás hatására fajösszetételében, szerkezetében átalakított vagy átalakult, azonban meghatározóan az adott termőhelynek megfelelő természetes erdő társulás alkotó őshonos fajjaiból álló, de a természetes társulás egyes fajait, illetve a természetes szerkezet elemeinek nagy részét nélkülöző, mag vagy sarj eredetű erdők. Az idegenhonos és a tájidegen fajok elegyaránya 20–50% közötti, az intenzíven terjedő fajok elegyaránya 20% alatt van;

d) *átmeneti erdő (ÁTE)*: az emberi beavatkozás hatására fajösszetételében, szerkezetében erősen átalakított vagy átalakult, csak kisebb részben az adott termőhelynek megfelelő természetes erdőtársulást alkotó őshonos fajjaiból álló, a természetes szerkezet elemeinek nagy részét nélkülöző, mag vagy sarj eredetű erdők, amelyekben az idegenhonos fajok elegyaránya 50–70% közötti, továbbá minden olyan erdő, ahol az intenzíven terjedő fajok elegyaránya 20–50% között van;

e) *kultúrerdő (KE)*: elegyarányát tekintve több mint 70%-ban idegenhonos, tájidegen, vagy több mint 50%-ban intenzíven terjedő fajokból álló erdők, ahol az adott termőhelynek megfelelő természetes erdőtársulást alkotó őshonos fajjai kevesebb, mint 30%-os elegyarányban, vagy egyáltalán nincsenek jelen;

f) *faültetvény (FAŰ)*: jellemzően idegenhonos fafajokból vagy azok mesterséges hibridjeiből álló, szabályos hálózatban ültetett, legalább 15 éves vágásfordulóval intenzíven kezelt erdő.

Az élőhelyek térképi lehatárolását és területi arányának meghatározását térinformatikai módszerekkel végeztem. Az egyes erdőrészeket leíró attribútum-adatait a Nemzeti-élelmiszerlánc Biztonsági Hivatal (NÉBIH) Erdészeti Igazgatóságától szereztem be, majd ezek alapján M=1:10.000 méretarányú topográfiai alaptérképeken ArcView 3.1 térképszerkesztő programmal (ESRI 1998) poligon-típusú digitális fedvényeket készítettem (5. ábra).



5. ábra. Digitális poligon-fedvény létrehozása ArcView programmal. A térképfedvény különböző színei (zöld) az erdőrészeket eltérő természetességi kategóriáit jelölik (az ábrán látható példa: Bockerek-erdő, Szatmár-Bereg mintavételi terület).

A kapott poligonok alapján meghatároztam az egyes élőhelytípusok méretét (hektár) és a bejárt területeken (Bódva: 178 ha, Bátorliget: 201 ha, Felső-Tisza: 751 ha, Szatmár-Bereg: 923 ha; összesen 2053 ha) belüli előfordulási arányát. A fülemülék igen territóriumhűek, a hímek az elfoglalt revírekben a teljes költési ciklus ideje alatt aktívan énekelnek (LILLE 1988, AMRHEIN *et al.* 2002, 2004a, 2004b, saját megfigyelések). A revírpontokat a rezidens, éneklő hímek jelenléte alapján (SORJONEN 1986b, AMRHEIN *et al.* 2002, 2004a, 2004b) jelöltem ki. A megtalált revírek helyét Garmin Colorado 300 típusú GPS-szel rögzítettem. A rezidens hímeknek a napkelte előtt éneklő madarakat tekintettem, mivel a fülemülék éneklés-intenzitása ekkor a legmagasabb (AMRHEIN *et al.* 2004b). A hálózások során kézrekerült egyedek élőhelye került vizsgálatra. A madarak esetében az élőhely-preferencia vizsgálatához a legpontosabb adatokat a jeladóval felszerelt egyedek szolgáltatják. A rádiótelemetriás vizsgálatok alapján (NAGUIB *et al.* 2001, AMRHEIN szóbeli közlései, saját mérési tapasztalatok), a fülemülék territóriumának (*activity range*) átlagos nagysága $r = 80 \text{ m} \pm 15 \text{ m S.E.}$ (2,01 ha $\pm 0,07$ ha S.E.) sugarú körnek felel meg.

Ezek alapján, a madarak által igénybe vett territóriumok lehatárolásához ezt az átlagos területnagyságot használtam fel, mivel a vizsgált egyedek külön jeladóval való felszerelésére nem volt lehetőség, illetve az egyes preferenciák megítéléséhez az irodalmi átlagérték is elegendőnek bizonyult.

A territóriumok előfordulása és az egyes élőhelytípusok területi aránya alapján, az élőhely-preferencia értékét (P_x) a megfigyeléseken alapuló adatbázisok feldolgozására alkalmas Ivlev-index segítségével (IVLEV 1961) számítottam ki:

$$P_x = \frac{R-É}{R+É}$$

ahol:

R: a revírek aránya az adott élőhely-típusban (élőhelyhasználat %);

É: az adott élőhely-típus aránya a vizsgált területen (élőhelykínálat %)

Az Ivlev-teszt hasonló témák vonatkozásában is ajánlott (CSÍDER *et al.* 2009, JHALA *et al.* 2009, SZEKERES *et al.* 2012) módszer. P_x index dimenzió nélküli szám, amely kifejezi az adott élőhelytípusra eső elkerülés vagy preferencia értékét, és amely -1 és +1 közötti értékeket mutathat. A P_x index -1 értéke az adott élőhelytípus teljes elkerülését, míg +1 értéke az adott élőhelytípus maximális preferálását mutatja. A 0 és -1, illetve 0 és +1 között felvett értékek az adott élőhelytípus alapján várható preferenciát jelentik.

V. Eredmények

V. 1. Morfológiai eredmények

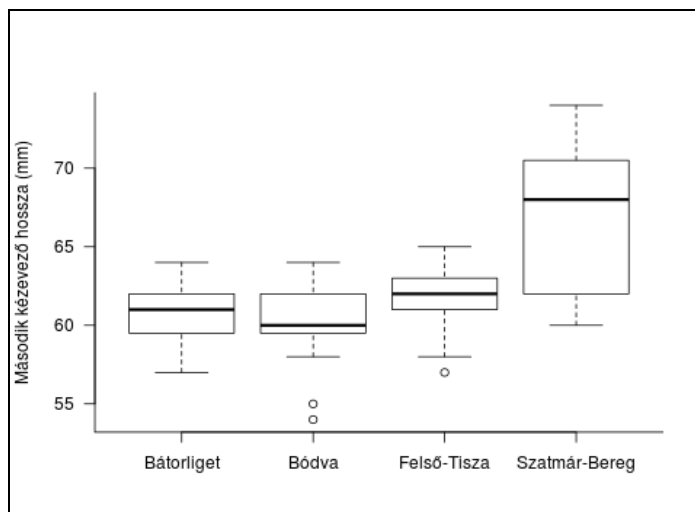
V. 1.1. A költőállományok morfológiai jellemzése

Az adatgyűjtés során összesen 130 madár egyedi méreteit vettem fel a négy vizsgálati területen. Mivel a hibridnek határozott egyedek ($n = 9$) értelemszerűen nem kerültek a morfológiai összehasonlításba, illetve klasszifikálásba, így összesen 121 madár méretadatát hasonlítottam össze. Az egyes területeken befogott egyedek (Bódva: $n = 33$, Felső-Tisza: $n = 38$, Szatmár-Bereg: $n = 23$, Bátorliget: $n = 27$) morfológiai méretei alapján készített leíró statisztikákat a 2. függelék foglalja össze. A morfológiai változók állományonkénti (területenkénti) összehasonlításánál a szignifikáns eltérést mutató változók kerültek bemutatásra és ábrázolásra. A maximális szárnyhossz (MWL) átlagaiban a vizsgált költőállományok között szignifikáns különbséget lehetett kimutatni (lineáris modell, LM): $F_{(3, 117)} = 2,95$, $p = 0,036$), amelynek alapján a szatmár-beregi egyedek szárnya átlagosan 1,5 mm-rel (SE = 0,541) hosszabb, mint a bódvai madaraké (Tukey-teszt: $t = 2,75$, $p = 0,034$) (6. ábra). A négy területen a maximális szárnyhossz variabilitása nem különbözött szignifikánsan (Levene-teszt: $F_{(3, 117)} = 1,7$, $p = 0,17$).



6. ábra. Az MWL értékeinek boxplot ábrája négy költőállományra.

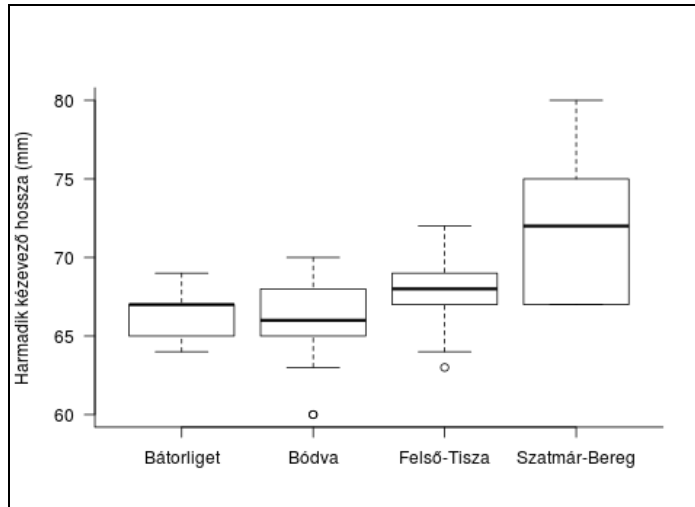
A második- (P_2) és negyedik- (P_4), illetve a harmadik kézevező (P_3) relatív hosszában az egyes területek állományai között erős szignifikáns különbséget lehetett kimutatni. A szatmár-beregi állomány átlagos P_2 mérete a többi háromtól jelentősen eltért (általánosított legkisebb négyzetek módszerével illesztett lineáris modell (gls): $F_{(1, 3)} = 24$, $p < 0,0001$). Az átlagok különbségei és összehasonlításuk Tukey-tesztel: Szatmár-Bereg vs Bátorliget: 5,5 (SE = 0,782) mm, $t = 7,07$, $p < 0,0001$; Szatmár-Bereg vs Bódva: 6,0 (SE = 0,776) mm, $t = 7,77$, $p < 0,0001$; Szatmár-Bereg vs Felső-Tisza: 4,4 (SE = 0,732) mm, $t = 6,01$, $p < 0,0001$). Ennek alapján a P_2 relatív hossza a szatmár-beregi költőállomány a legnagyobb. A változó varianciája is szignifikánsan eltért (Levene-teszt: $F_{(3, 111)} = 16,3$, $p < 0,0001$). A P_2 méreteloszlásait a 7. ábra boxplotjai mutatják be.



7. ábra. A P_2 értékeinek boxplot ábrái a négy költőállományra.

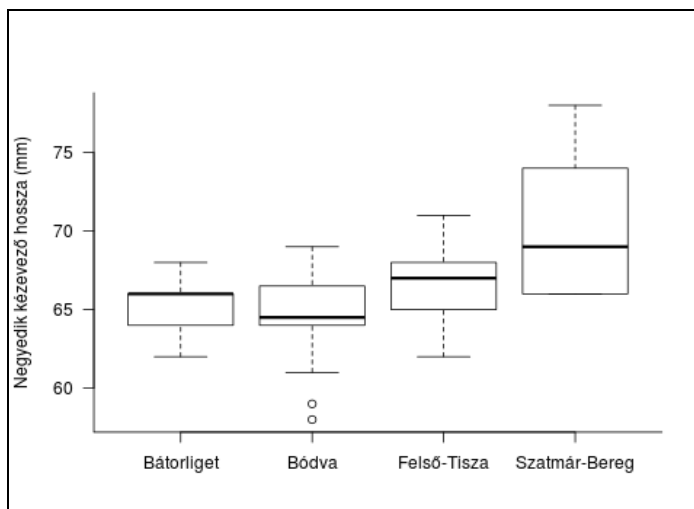
A P_3 morfológiai változó esetében is erős szignifikáns különbségeket lehetett kimutatni az egyes állományok között (gls: $F_{(1, 3)} = 25$, $p < 0,0001$). A szatmár-beregi csoport a többi költőállománytól ebben az esetben is nagyon jól elkülönült. Az átlagok különbségei és összehasonlításuk Tukey-tesztel: Szatmár-Bereg vs Bátorliget: 5,4 (SE = 0,731) mm, $t = 7,38$, $p < 0,0001$; Szatmár-Bereg vs Bódva: 5,7 (SE = 0,723) mm, $t = 7,83$, $p < 0,0001$; Szatmár-Bereg vs Felső-Tisza: 4,1 (SE = 0,684) mm, $t = 5,99$, $p < 0,0001$). Ezek alapján a P_3 hossza a szatmár-beregi költőállomány esetében a legnagyobb.

A változó varianciájában szignifikáns eltérés mutatható ki (Levene-teszt: $F_{(3, 112)} = 15,2$, $p = < 0,001$). A P_3 változó méreteloszlásai a 8. ábra boxplot diagramjain kerültek ábrázolásra.



8. ábra. A P_3 értékeinek boxplot ábrái a négy kötőállományra.

A vizsgált állományok P_4 méretátlagai között is szignifikáns eltéréseket lehetett kimutatni. (gls: $F_{(1, 3)} = 25$, $p < 0,0001$). Az átlagok és különbségeinek Tukey-tesztel való összehasonlítása alapján (Szatmár-Bereg vs Bátorliget: 5,3 (SE = 0,731) mm, $t = 7,19$, $p < 0,0001$; Szatmár-Bereg vs Bódva: 5,8 (SE = 0,725) mm, $t = 8,05$, $p < 0,0001$; Szatmár-Bereg vs Felső-Tisza: 4,1 (SE = 0,684) mm, $t = 5,97$, $p < 0,0001$), a szatmár-beregi csoport P_4 mérete a leghosszabb. A P_4 változó varianciája erősen eltérő volt a négy költőállomány között (Levene-teszt: $F_{(3, 111)} = 10,1$, $p < 0,001$). A P_4 méreteloszlásait a 9. ábra mutatja be.

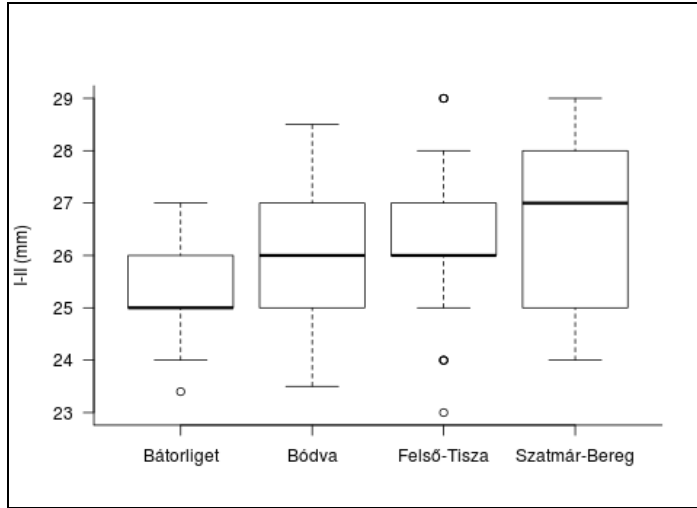


9. ábra. A P_4 értékeinek boxplot ábrái a négy költőállományra.

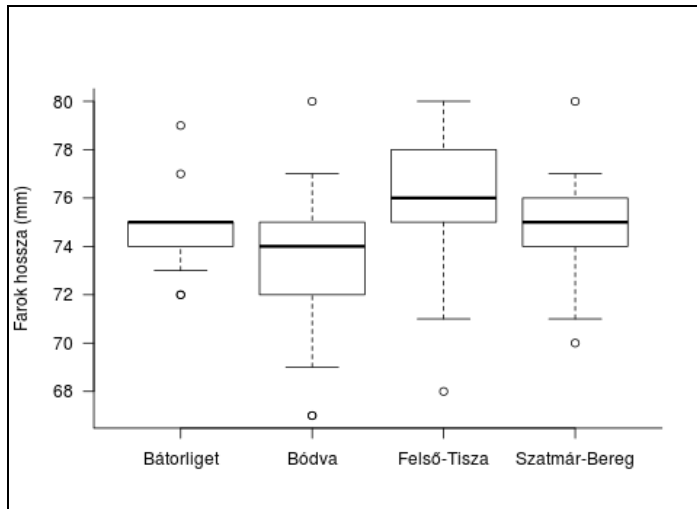
A költőállományok leghosszabb kéz- és karevező (I/II.) méretátlagai szignifikánsan különböztek egymástól (gls: $F_{(1, 3)} = 4,51$, $p = 0,005$). A méretátlagok és különbségeinek Tukey-tesztel való összehasonlítása: Szatmár-Bereg vs Bátorliget: 1,3 (SE = 0,377) mm, $t = 3,50$, $p = 0,003$; Felső-Tisza vs Bátorliget: 1,0 (SE = 0,336) mm, $t = 2,77$, $p = 0,033$). A változó variabilitása a négy állományban nem különbözött szignifikánsan (Levene-teszt: $F_{(3, 116)} = 1,73$, $p = 0,17$). A méretek boxplot diagramjait a 10. ábra mutatja be.

A farokhosszra (TL) vonatkozó elemzés szignifikáns különbséget mutatott (gls: $F_{(1, 3)} = 4$, $p < 0,0075$), de csak két állomány között mutatható ki jelentős eltérés. Ennek alapján a felső-tiszai egyedek farokhossza átlagosan 1,9 mm-rel (SE = 0,562) nagyobb a bódvai madarakénál (Tukey-teszt: $t = 3,44$, $p < 0,0045$) (11. ábra). A TL variabilitása szignifikánsan is különbözött egymástól (Levene-teszt: $F_{(3, 117)} = 3,62$, $p = 0,015$).

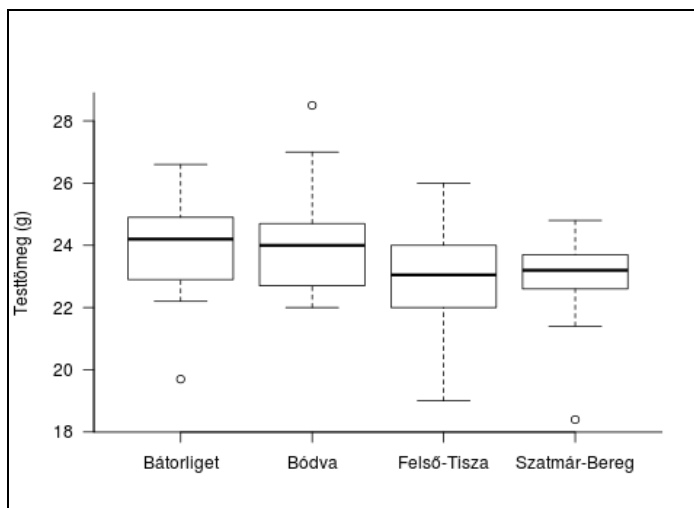
A testtömeg (Bm) esetében szignifikáns különbség mutatható ki a négy terület költőállománya között (gls: $F_{(1, 3)} = 4,1$, $p = 0,0083$). A méretátlagok és különbségeik összehasonlítása alapján, a felső-tiszai állomány tömege mind a bátorligeti, mind a bódvai madaraknál átlagosan 1 g-mal kevesebbnek adódott (Tukey-tesztek: Bátorliget vs Felső-Tisza: 1 (SE = 0,378) g, $t = -2,65$, $p = 0,045$; Bódva vs Felső-Tisza: 1 (SE = 0,357) g, $t = -2,76$, $p = 0,033$) (12. ábra). A testtömeg variabilitásában nem mutatható ki szignifikáns különbség (Levene-teszt: $F_{(3, 117)} = 1,03$, $p = 0,38$).



10. ábra. Az I/II. értékeinek boxplot ábrái a négy költőállományra.

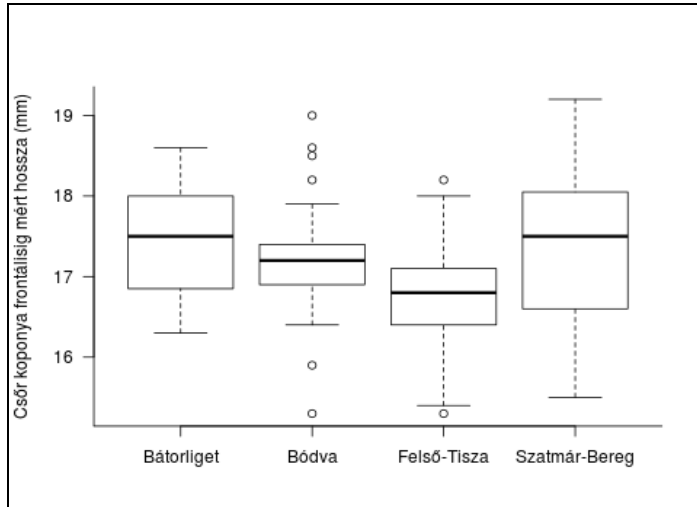


11. ábra. A TL értékeinek boxplot ábrái a négy költőállományra.

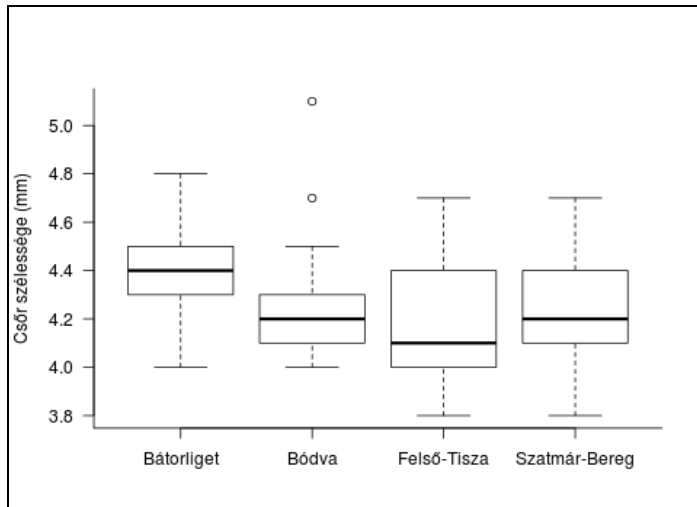


12. ábra. A Bm értékeinek boxplot ábrái a négy költőállományra.

A vizsgált állományok a csőrméretekben (BL és Bw) szignifikánsan különböztek egymástól ($gls_{BL}: F_{(1, 3)} = 6, p < 0,001$; $gls_{Bw}: F_{(1, 3)} = 4,377, p = 0,0059$). A méretátlagok és különbségeinek összehasonlítása alapján a bátorligeti egyedek csőre átlagosan 0,77 mm-rel ($SE = 0,198$), a szatmár-beregi példányoké 0,63 mm-rel ($SE = 0,208$), míg a bódvaiaké szintén 0,63 mm-rel ($SE = 0,2$) volt hosszabb, mint a felső-tiszai madaraké (Tukey-tesztek: Bátorliget vs Felső-Tisza: $t = -3,9, p = 0,0009$; Szatmár-Bereg vs Felső-Tisza: $t = 3,03, p = 0,0158$, Bódva vs. Felső-Tisza: $t = 3,201, p = 0,009$). A Bátorligeten vizsgált madaraknak átlagosan 0,2 mm-rel ($SE = 0,0556$) szélesebb a csőrük, mint a felső-tiszai egyedeknek (Tukey-teszt: $t = -3,55, p = 0,0033$). A csőrméretek közül csak a csőrhossz variabilitása különbözött szignifikánsan (Levene-teszt_{BL}: $F_{(3, 117)} = 3,47, p = 0,018$), míg a csőrszélességé nem (Levene-teszt_{Bw}: $F_{(3, 117)} = 0,54, p = 0,66$). A BL méreteloszlások boxplot diagramjait a 13. ábra, míg a Bw boxplotjait a 14. ábra szemlélteti.



13. ábra. A BL értékeinek boxplot ábrái a négy költőállományra.



14. ábra. A Bw értékeinek boxplot ábrái a négy költőállományra.

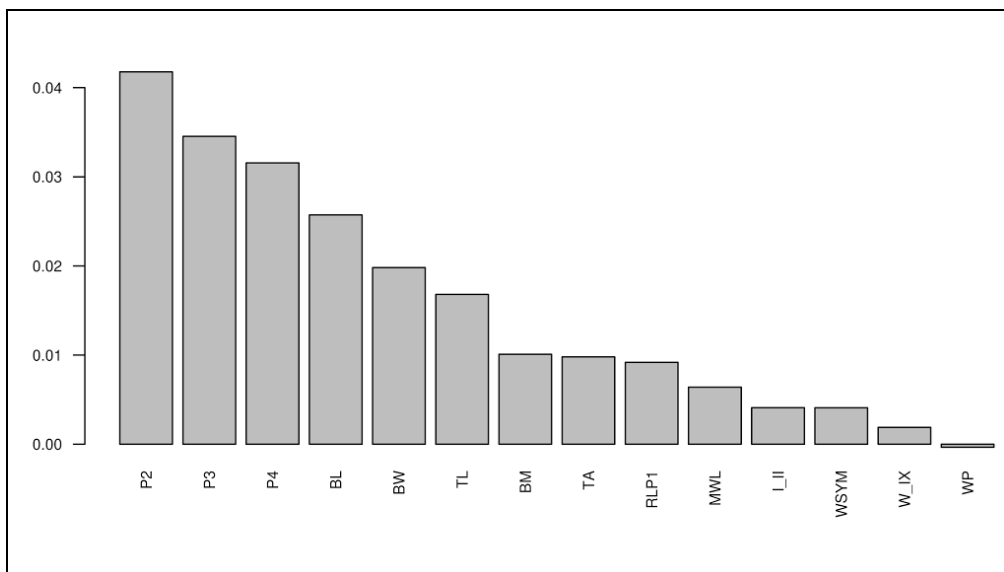
A költőállományok összehasonlítása többváltozós módszerekkel – random forest (RF), döntési fák (CART) és lineáris diszkriminancia analízis (LDA)

Az elemzésekből a TA változót kihagytam, mivel a bódvai állomány esetén összesen nyolc madárnál lett lemérve. A lineáris modellek eredményei szerint e változóban egyébként sem volt szignifikáns különbség sem az átlagok, sem a varianciák tekintetében a négy költőállomány között.

A „véletlen erdők” módszerével elkészített elemzés alapján a négy állomány elkülönítéséhez becsült első három legfontosabbnak ítélt változó a P₂, P₃, és P₄, majd ezeket követően a BL, Bw és TL. A RF becslése alapján a találati arány 81,7 % volt, tehát igen jónak mondható (KOVÁTS & HARNOS 2015) (1. táblázat). A magyarázó változók fontossági sorrendjét a 15. ábra szemlélteti.

1. táblázat. A RF elemzés becslés-megfigyelés kontingencia-táblája.

Prediktált állomány	Megfigyelt állomány			
	Bátorliget	Bódva	Felső-Tisza	Szatmár-Bereg
Bátorliget	22	2	2	1
Bódva	3	19	2	1
Felső-Tisza	2	7	33	1
Szatmár-Bereg	0	0	0	20
Találati arány	0,817			

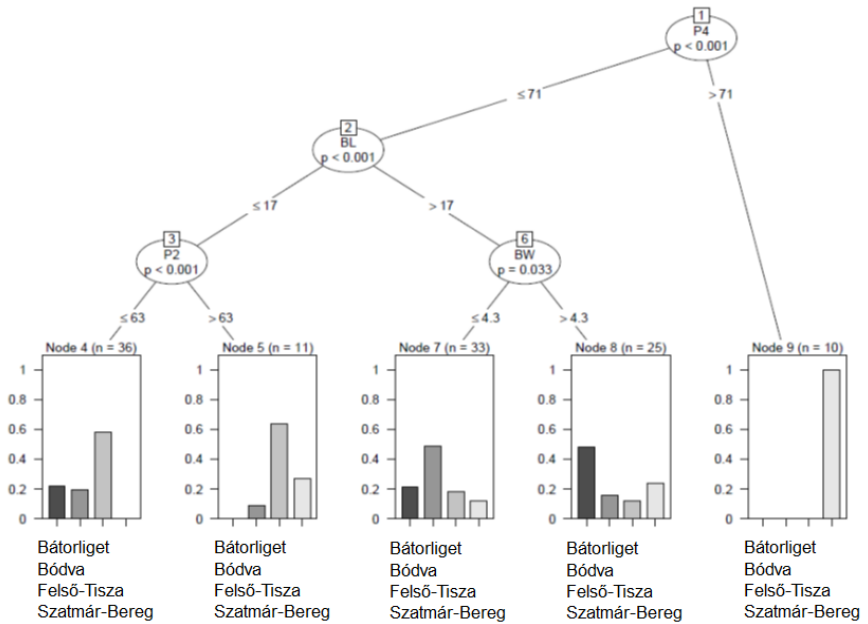
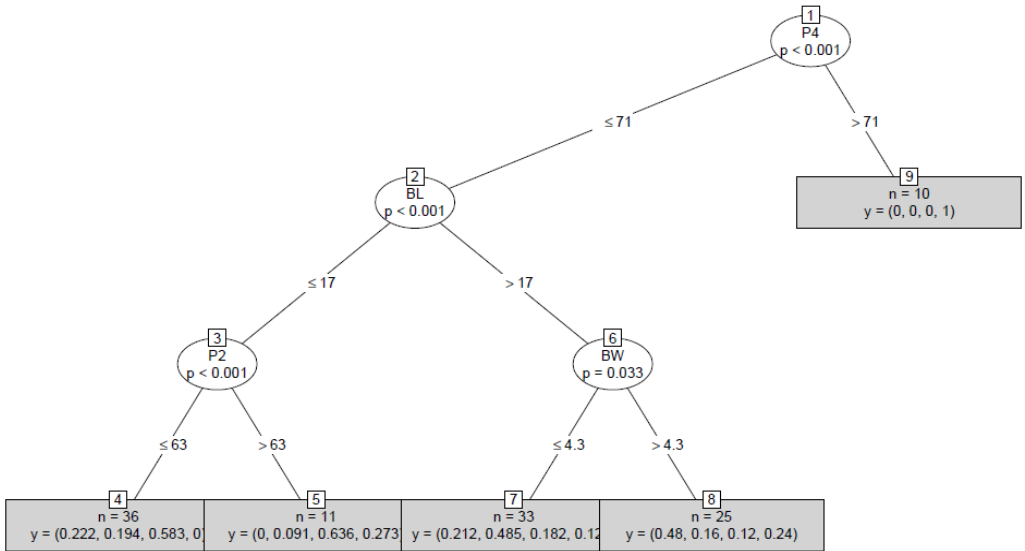


15. ábra. A morfológiai célváltozók Random forest által meghatározott fontossági sorrendje.

A CART módszerrel elkészített döntési fa találati aránya a RF-hez képest sokkal kedvezőtlenebb, 57,4 %-nak adódott (KOVÁTS & HARNOS 2015) (2. táblázat). A döntési fák a RF által is lényegesnek ítélt P₂ és BL változókat szintén kijelölte, míg a testtömeget (Bm) – a RF predikcióhoz hasonlóan – a gyökértől távolabb kezelve, hátrébb sorolta (16. ábra).

2. táblázat. A döntési fa (CART) által kijelölt változók becslés-megfigyelés kontingencia-táblája.

Prediktált állomány	Megfigyelt állomány			
	Bátorliget	Bódva	Felső-Tisza	Szatmár-Bereg
Bátorliget	12	4	3	6
Bódva	7	16	6	4
Felső-Tisza	8	1	28	3
Szatmár-Bereg	0	0	0	10
Találati arány	0,574			



16. ábra. Döntési fa (CART) által kijelölt lényeges morfológiai célváltozók (és azok interakciói), valamint az egyes esetek területek szerinti előfordulási aránya (levelek).

A lineáris-diszkriminancia analízissel (LDA) előállított csoportok topológiája alapján a szatmár-beregi költőállomány a többi állománytól egyértelműen elkülönül (17. ábra). Az LDA által meghatározott diszkriminancia függvények együtthatóit a 3. táblázat tartalmazza. Az eredeti változókkal alkotott lineáris diszkriminancia függvények korrelációi alapján kiolvasható, hogy az LD1 a P_2 , P_3 , P_4 változókkal korrelált leginkább, az LD2 pedig a BL és Bw változókkal (4. táblázat). Ez szintén alátámasztja, hogy a megfigyelt állományok közötti különbségek is a kézevezők hosszában, illetve a csőrméretekben jelennek meg (KOVÁTS & HARNOS 2015).

A találati arány 64,3 % volt (5. táblázat), amely kissé kedvezőbb a CART elemzésénél, de közel 17%-kal rosszabb, mint a RF által kapott érték. Az elemzésből kiderült, hogy az LD1 az összvariancia 67,8%-át, az LD2 a 19,7%-át, az LD3 pedig a 12,5%-át mutatja.

3. táblázat. A lineáris diszkriminancia (LD) együtthatók értékei a vizsgált költőállományokra.

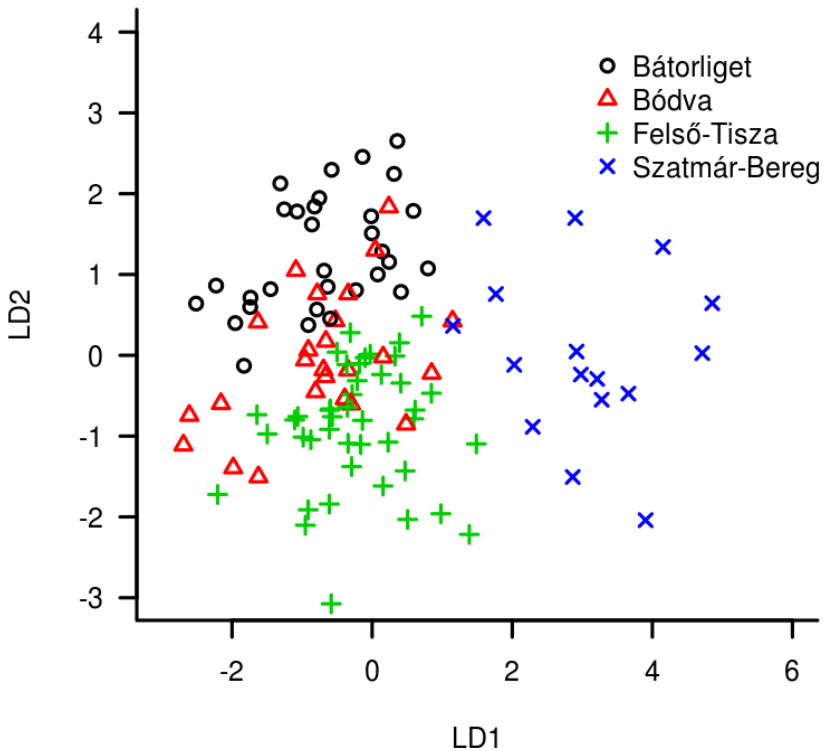
Változó	LD1	LD2	LD3
P_2	0,1072	-0,1882	0,2886
P_3	0,2652	0,1577	0,3383
P_4	0,1186	0,1307	-0,6078
BL	0,3518	0,4602	0,6926
Bw	0,7542	2,3300	-2,4910
TL	-0,0874	-0,2436	-0,1034
Bm	-0,2831	0,2639	0,2189
rLP ₁	0,1695	-0,2287	0,2974
MWL	-0,2484	0,1171	-0,2654
I/II	0,0848	-0,3620	0,3236
W^{sym}	0,0434	0,0234	-0,2389
W^{ix}	0,1022	-0,0220	0,0020
Variancia hányad (%)	67,8	19,7	12,5

4. táblázat. A lineáris diszkriminancia függvények és a mért változók korrelációs értékei a vizsgált állományokra.

Változó	LD1	LD2	LD3
Bm	-0,2116	0,4398	0,167
MWL	0,2121	-0,0066	-0,369
W^{Ix}	0,3583	-0,0776	-0,151
P_3	0,8260	-0,0740	-0,179
rLP_1	0,0415	-0,1572	0,419
I/II	0,3246	-0,3886	0,171
TL	0,0351	-0,3777	-0,545
W^P	0,2272	-0,0533	0,120
W^{sym}	0,2348	0,0773	-0,116
P_2	0,8158	-0,0273	-0,201
P_4	0,8239	-0,0479	-0,247
BL	0,0390	0,6675	0,323
Bw	-0,0379	0,6304	-0,275

5. táblázat. A lineáris diszkriminancia analízis (LDA) becsült-érték megfigyelés kontingencia táblázata.

Prediktált állomány	Megfigyelt állomány			
	Bátorliget	Bódva	Felső-Tisza	Szatmár-Bereg
Bátorliget	19	6	2	4
Bódva	2	13	9	1
Felső-Tisza	6	9	26	2
Szatmár-Bereg	0	0	0	16
Találati arány	0,643			



17. ábra. A lineáris-diszkriminancia analízis (LDA) eredménye az első és a második diszkriminancia tengely mentén (LD1 és LD2) a vizsgált négy költőállományra. A szatmár-beregi állomány elkülönülése jól megfigyelhető, míg a bódvai, felső-tiszai és bátorligeti állományok egymással átfednek.

A morfológiai változók közötti kapcsolatok bemutatása

A négy költőállomány általános morfológiai jellemzését és különbségei leírását követően, a különféle változók közötti összefüggések megkeresése következett. A kapcsolatok modellezésére Spearman-féle rangkorreláció került alkalmazásra. Az eredmények felsorolásánál az 1-hez közeli, erős pozitívan korreláló változókra került hangsúly, de a különbségek érzékeltetésére az alacsonyabb értékű korrelációs kapcsolatok is feltüntetésre kerültek.

A P_2 , P_3 , és P_4 kézevezők közötti valamennyi állományban erős pozitív szignifikáns kapcsolat volt megfigyelhető volt (6., 7., 8. és 9. táblázat). A MWL és az előbb sorolt kézevezők közötti kapcsolat – kivéve a szatmár-beregi csoportot –

mindegyik területen erősnek mondható. Nagyfokú pozitív szorosság jelentkezett a W^p és W^{sym} között a felső-tiszai (7. táblázat) és batorligeti (9. táblázat) költőállományban, míg a szatmár-beregi egyedeknél ez a kapcsolat némileg gyengébbnek ítéltető (6. táblázat). A bódvai madaraknál – bár az előzőeknél gyengébb szignifikancia szinttel –, a Bm és a TA között is jelentős a kapcsolat (6. táblázat). A szatmár-beregi állományban a BL és Bw változók között szignifikánsan erős pozitív, míg a BL, Bw és P_2 , P_3 , P_4 változók között erős negatív korreláció figyelhető meg (8. táblázat).

6. táblázat. Az egyes morfológiai változók között kimutatott korrelációs kapcsolatok a bódvai költőállományban.

változó (X)	változó (Y)	R	p-érték
P_2	P_4	0,89	< 0,001
P_3	P_4	0,88	< 0,001
P_2	P_3	0,86	< 0,001
MWL	P_3	0,77	< 0,001
MWL	P_2	0,75	< 0,001
Bm	TA	0,73	0,04
MWL	P_4	0,65	< 0,001
MWL	TL	0,59	< 0,001
I/II	W^p	0,59	< 0,001
I/II	W^{lx}	0,55	< 0,001
Bw	W^{sym}	0,44	0,02
I/II	P_3	0,43	0,02
P_4	TL	0,41	0,03
P_3	TL	0,39	0,04

7. táblázat. Az egyes morfológiai változók között kimutatott korrelációs kapcsolatok a felső-tiszai költőállományban.

változó (X)	változó (Y)	R	p-érték
P ₃	P ₄	0,97	< 0,001
MWL	P ₃	0,86	< 0,001
P ₂	P ₃	0,86	< 0,001
MWL	P ₄	0,81	< 0,001
MWL	P ₂	0,80	< 0,001
P ₂	P ₄	0,80	< 0,001
P ₃	W ^{Ix}	0,76	< 0,001
P ₄	W ^{Ix}	0,76	< 0,001
W ^P	W ^{sym}	0,74	< 0,001
P ₄	TL	0,62	< 0,001
P ₂	W ^{Ix}	0,61	< 0,001
P ₃	TL	0,60	< 0,001
MWL	W ^{Ix}	0,59	< 0,001
P ₂	W ^{sym}	0,54	< 0,001
MWL	TL	0,53	< 0,001
P ₂	TL	0,50	< 0,001
TL	W ^{Ix}	0,49	< 0,001
I/II	MWL	0,44	0,01
I/II	W ^{Ix}	0,43	0,01
I/II	P ₃	0,42	0,01
Bm	TA	0,40	0,01
MWL	TA	0,37	0,02
I/II	W ^P	0,36	0,03
I/II	P ₄	0,36	0,03
I/II	TA	0,36	0,03
P ₂	W ^P	0,36	0,03
Bw	rLP ₁	0,36	0,03
Bm	MWL	0,33	0,04

8. táblázat. Az egyes morfológiai változók között kimutatott korrelációs kapcsolatok a szatmár-beregi költőállományban.

változó (X)	változó (Y)	R	p-érték
P ₃	P ₄	0,98	< 0,001
P ₂	P ₃	0,97	< 0,001
P ₂	P ₄	0,94	< 0,001
BL	Bw	0,71	< 0,001
I/II	W ^P	0,62	< 0,001
BL	W ^{Ix}	0,62	< 0,001
P ₂	W ^{sym}	0,59	< 0,001
Bm	P ₄	0,58	< 0,001
MWL	TL	0,57	< 0,001
I/II	MWL	0,56	0,01
Bm	P ₃	0,52	0,01
MWL	W ^{Ix}	0,52	0,01
Bm	P ₂	0,49	0,02
MWL	W ^P	0,49	0,02
P ₃	W ^{sym}	0,46	0,03
W ^P	W ^{sym}	0,44	0,04
Bm	Bw	-0,55	0,01
Bw	P ₂	-0,63	< 0,001
BL	P ₂	-0,64	< 0,001
BL	P ₄	-0,67	< 0,001
Bw	P ₄	-0,67	< 0,001
Bw	P ₃	-0,70	< 0,001
BL	P ₃	-0,71	< 0,001

9. táblázat. Az egyes morfológiai változók között kimutatott korrelációs kapcsolatok a bátorligeti költőállományban.

változó (X)	változó (Y)	R	p-érték
P ₃	P ₄	1	< 0,001*
MWL	P ₂	0,90	< 0,001
P ₂	P ₄	0,88	< 0,001
P ₂	P ₃	0,87	< 0,001
MWL	P ₃	0,80	< 0,001
MWL	P ₄	0,80	< 0,001
W ^P	W ^{sym}	0,74	< 0,001
P ₄	W ^{lx}	0,69	< 0,001
P ₃	W ^{lx}	0,68	< 0,001
P ₂	W ^{lx}	0,66	< 0,001
P ₂	W ^{sym}	0,65	< 0,001
BL	W ^{sym}	0,65	< 0,001
MWL	W ^{sym}	0,59	< 0,001
Bm	W ^{sym}	0,58	< 0,001
BL	P ₂	0,58	< 0,001
MWL	W ^{lx}	0,55	< 0,001
BL	W ^P	0,54	< 0,001
P ₂	W ^P	0,53	< 0,001
BL	W ^{lx}	0,53	< 0,001
BL	MWL	0,51	0,01
MWL	W ^P	0,49	0,01
BL	Bm	0,49	0,01
Bm	W ^P	0,41	0,03
Bm	P ₂	0,39	0,04

V. 2. A hibridek előfordulása és morfológiai jellemzése

A mintaterületeken fogott példányok tollszínében tónusbeli különbségek voltak megfigyelhetők: a felső-tiszai és a szatmár-beregi állományoknál a Bódva környékén költő madarak sötétebb színezetűek voltak. A kérdéses egyedek alsó farokfedőinek színezete az 1. melléklet 3. képen látható mintázatot mutatta, ami hibridekre utaló mintázat (KVEREK *et al.* 2008). A megmért 130 egyedből kilenc példányt interspecifikus hibridnek határoztam (Felső-Tisza: 5 pld., Bódva-völgy: 2 pld., Szatmár-Bereg: 2 pld., 6. melléklet 1. és 3. kép), amely a vizsgált állomány 6,92 %-a. Ezek morfológiai afatait a 10. táblázat tartalmazza.

A hibridek háttollazata és a felső szárnyfedők sötét olív-barna, vagy földbarna volt, nem pedig vörhenyes árnyalatú, mint a *L. megarhynchos* típusos példányainak. A felső farokfedők és a farok sötét, a barna-tónus különféle változataival kevert, de mélyebb színű volt, mint amilyen *L. megarhynchos* általában, de a *L. luscinia* típusnál kissé világosabb. A hibridek torka finoman sávozott volt, krémfehér felhőzéssel, de finomabb sötéttel, mint a *L. megarhynchos*. A mell centrális része – a legtöbb potenciális hibridre jellemzően – gyengén foltozott volt (KVEREK *et al.* 2008).

10. táblázat. A *L. luscinia* × *L. megarhynchos* interspecifikus hibrid egyedeinek morfológiai méretadatai (Bódva (B), Felső-Tisza (FT), Szatmár-Bereg (SZB)).

Sorszám (terület)	Bm	MWL	P ₂	P ₃	P ₄	rLP ₁	I/II.	TL	BL	Bw	TA	P ₂ /P ₄
1. (B)	23,8	89,0	64,0	67,0	66,0	-2	27,0	75,0	17,9	4,0	27,0	<
2. (B)	24,2	89,0	86,0	68,0	88,0	-4	26,0	74,0	17,0	4,4	27,0	<
3. (FT)	23,5	88,0	82,0	68,0	88,0	-1	27,0	73,0	16,8	4,2	27,1	<
4. (FT)	24,1	85,0	80,0	66,0	85,0	-3	25,0	75,0	16,7	4,2	29,0	<
5. (FT)	22,4	89,0	85,0	69,0	88,0	-1	27,0	79,0	16,2	4,2	29,0	<
6. (FT)	23,5	86,0	81,0	66,0	85,0	-1	27,0	75,0	17,6	4,1	27,0	<
7. (FT)	24,0	86,0	78,0	68,0	85,0	-1	26,0	76,0	17,3	5,1	28,1	<
8. (SZB)	24,4	90,0	64,0	70,0	70,0	-1	26,0	76,0	17,2	4,7	27,0	<
9. (SZB)	25,0	93,0	73,0	81,0	79,0	-3	27,0	81,0	16,7	4,0	28,0	<
\bar{x}	23,8	88,3	77,0	69,2	81,5	-1,8	26,4	76,0	17,0	4,3	27,6	
Min-max.	24,4- 25,0	85,0- 93,0	64,0- 86,0	66,0- 81,0	66,0- 88,0	-1/-4	25,0- 27,0	73,0- 81,0	16,2- 17,9	4,0- 5,1	27,0- 29,0	
SD	0,68	2,31	7,82	4,34	7,76	1,10	0,68	2,36	0,79	0,34	0,86	

V. 3. A költőállományok filogenetikai vizsgálatának eredményei

A COI szekvencia analízisek általános eredményei

A befogási helyeket figyelembe véve, a genetikai változékonyság reprezentálására 33 minta került kiválasztásra (1. függelékben zöld színnel jelölve). A kiválasztott vérmintákból jó minőségű DNS-t sikerült izolálni. A hazai egyedekből kinyert COI szekvenciákat összehasonlítottuk a GenBank-ból előzőleg letöltött, közelrokon *Luscinia* és *Ficedula* fajok COI szekvenciáival. A szekvenciák (alignmentek) összerendezése után a COI adatmátrix 663 bp hosszú és 101 COI szekvenciából állt.

A MEGA5 szoftverrel kapott Neighbour Joining (NJ), Maximum Parsimony (MP) és Maximum Likelihood (ML) fák, valamint a MrBayes 3.2.1 programmal kapott törzsfák hasonló topológiát mutattak, ami azt bizonyítja, hogy a különböző filogenetikai rokonságot elemző módszerek hasonló eredményt adtak. Külcsoporként a *Monticola gularis* COI szekvenciája került kijelölésre, így e fajhoz viszonyítottuk a *Luscinia* és *Ficedula* fajok szekvenciáit. A fán csak azok az elágazások kerültek ábrázolásra, amelyek 50% poszterior valószínűség felettiak voltak, tehát nagy valószínűséggel az evolúció során is ezek a filogenetikai elágazások történhettek meg.

A szekvenciák filogenetikai törzsfába rendezése után láthatóvá vált, hogy a tárgyalt két közelrokon *Luscinia* faj a *Ficedula* kládokhoz klaszterez a legjobban (3. függelék). A kapott filogenetikai törzsfá alapján az ábrázolt taxonok három nagyobb fajcsoportra oszthatók: (i) a *Luscinia luscinia-megarhynchos-svecica* fajcsoporthoz közelebb áll a (ii) *Ficedula albicollis-hypoleuca-semitorquata* fajcsoport, mint a (iii) *Luscinia brunnea-calliope-cyane-sibilans* fajcsoport. Következésképpen a jelenlegi *Luscinia* génusz nem monofiletikus, hanem poli-, vagy parafiletikus csoportnak tekintendő. A vizsgált fajok mindegyike monofiletikusnak adódott. A 3. függelék ábráján jól látszik, hogy az analízisbe bevont markerek alapján a *L. luscinia* és a *L. megarhynchos* két, genetikailag jól elkülönült faj. A *L. luscinia* COI gén fragmentek Norvégiából, Svédországból, Oroszországból (Kelet-Európa) és

Magyarországról (6. melléklet, 2. kép) származtak. Az egymástól távoli gyűjtőhelyek ellenére a *L. luscinia* fajon belüli genetikai variabilitás viszonylag kismértékűnek adódott.

Az általam gyűjtött minták markervizsgálata alapján a Bockerek-erdőből (Szatmár-Bereg, Vámosatya) származó egyedek (szekvencia kódjaik az 1. függelékben zöld színnel vastagon szedve: JQ740221, JQ740246) egy genetikailag is tisztán elkülöníthető *L. luscinia* állomány létezését bizonyítják (ÁCS & KOVÁTS 2013). Ez az alcsoport a sverdlovskayai régióból (Bizert-folyó mentén) gyűjtött mintákhoz illeszkedett, melyek egy ázsiai populációt reprezentálnak. A *L. megarhynchos* vizsgált állományai a haplotípusok elhelyezkedése alapján homogén genetikai készlettel rendelkeznek. A *L. luscinia* macedóniai és oroszországi szekvenciái a magyarországi haplotípusokkal megegyező kládba rendeződtek.

Fajon belüli és fajok közötti genetikai különbségek bemutatása

A marker csoportokként felhasznált három közelrokon *Ficedula* faj interspecifikus távolságai 2-2,48 % közöttinek, az intraspecifikus differencia egy nagyságrenddel kisebbnek adódott (11. táblázat). Ezt figyelembe véve, a gyűjtött minták p-távolság alapján történő elkülönítése, illetve törzsfán való elhelyezkedése megbízhatónak mondható. A felhasznált COI szekvenciák alapján, a két *Luscinia* faj között becsült evolúciós távolságokat (szekvencia divergenciákat) a 12. táblázat mutatja be. A *L. luscinia* teljes intraspecifikus változékonysága 0,2 %, míg a *L. megarhynchos*é 0,16 %-nak adódott. A két faj haplotípus-kládjai közötti 5,5 %-os interspecifikus differencia nagymértékű elkülönülésre utal.

11. táblázat. A *Ficedula* fajok evolúciós távolságmátrixa.

lineage	(1)	(2)	(3)
(1) <i>F. hypoleuca</i>	0,0030		
(2) <i>F. semitorquata</i>	0,0248	0,0011	
(3) <i>F. albicollis</i>	0,0200	0,0222	0,0000

12. táblázat. A *L. luscinia* és *L. megarhynchos* fajok evolúciós távolságmátrixa.

lineage	(1)	(2)
(1) <i>L. luscinia</i>	0,0020	
(2) <i>L. megarhynchos</i>	0,0550	0,0016

A vizsgált csoportok között talált genetikai különbségek bemutatása

Az egyszerű filogenetikai törzsfá létrehozásán vagy a kladogramokról leolvasható általános különbségeken kívül, a MEGA5 program arra is lehetőséget ad, hogy az adatbázisban kijelölt szekvenciák alapján tetszőleges csoportokat hozzunk létre és ezeket adott igény szerint vizsgáljuk. A kijelölt csoportok közötti átlagos evolúciós távolságok, illetve a csoportokra jellemző genetikai diverzitás a program segítségével megbecsülhető. Az adott populációk genetikai diverzitása információkat ad arra vonatkozóan, hogy az izolált állományok milyen régen szeparálódtak el egymástól. Ennek kiszámítása a molekuláris órával lehetséges a programban. A továbbiakban a négy költőállomány, a kelet-európai állományok, valamint az interspecifikus hibridek közötti genetikai különbségek kerülnek bemutatásra.

A kapott filogenetikai törzsfá alapján megállapítható, hogy az észak-magyarországi régióban költő *L. megarhynchos* állományok a kelet-európai térség *L. luscinia* állományaitól határozottan elkülönülnek és filogenetikailag egy kládba rendeződnek. Az általam gyűjtött *L. megarhynchos* minták a kelet-európai *L. megarhynchos* haplotípusokhoz klasztereztek leginkább (3. függelék) (ÁCS & KOVÁTS 2013), ezért filogenetikailag ezekhez állnak a legközelebb.

A vizsgált négy költőállomány átlagos nukleotid diverzitása (π) igen alacsonynak adódott. Ezek közül a felső-tiszai állomány diverzitása volt a legnagyobb ($\pi = 0,0025 \pm 0,0014$ SE), míg a szatmár-beregi és batorligeti állományoké megegyezett ($\pi = 0,0015 \pm 0,0009$ SE; $\pi = 0,0015 \pm 0,0015$ SE). A bódvai költő egyedek diverzitása $\pi = 0,0022 \pm 0,0012$ SE, míg az interspecifikus hibrideké $\pi = 0,001 \pm 0,001$ SE volt.

A csoportok közötti evolúciós távolságokat megfigyelve, a négy terület közül a batorligeti állomány áll legközelebb a kelet-európai, illetve az ázsiai haplotípusokhoz, míg a felső-tiszai madarak a legtávolabb.

A vizsgált területek esetében a batorligeti és a bódvai költőállomány áll filogenetikailag a legközelebb egymáshoz (13. táblázat). A molekuláris óra által kapott divergencia-időértékek alapján a két faj az utolsó pleisztocéni glaciálist megelőzően, körülbelül 13.000 évvel ezelőtt válhatott el egymástól. Az újonnan kimutatott szatmár-beregi *L. luscinia* klád és a kelet-európai populációk szétválása megközelítőleg 1300 évvel korábban történhetett.

13. táblázat. A négy vizsgált költőállomány és a kelet-európai fülemüle markerek evolúciós távolságmátrixa.

lineage	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
(1) <i>L. luscinia</i> (K-E)					
(2) <i>L. megarhynchos</i> (K-E)	0,0517				
(3) Bódva	0,0516	0,0012			
(4) Szatmár-Bereg	0,0509	0,0013	0,0018		
(5) Bátorliget	0,0509	0,0008	0,0011	0,0018	
(6) Felső-Tisza	0,0524	0,0015	0,0020	0,0020	0,0015

A kérdéses négy állomány és az interspecifikus hibridek közötti genetikai távolságokat külön is megvizsgáltam. A kapott távolságmátrix alapján a hibridek filogenetikailag a batorligeti egyedekhez állnak a legközelebb (14. táblázat).

14. táblázat. Az interspecifikus hibridek (HYB) és a négy vizsgált költőállomány evolúciós távolságmátrixa.

lineage	(1)	(2)	(3)	(4)
(1) Bódva				
(2) Szatmár-Bereg	0,0020			
(3) Bátorliget	0,0013	0,0018		
(4) Felső-Tisza	0,0022	0,0020	0,0015	
(5) HYB	0,0014	0,0013	0,0008	0,0015

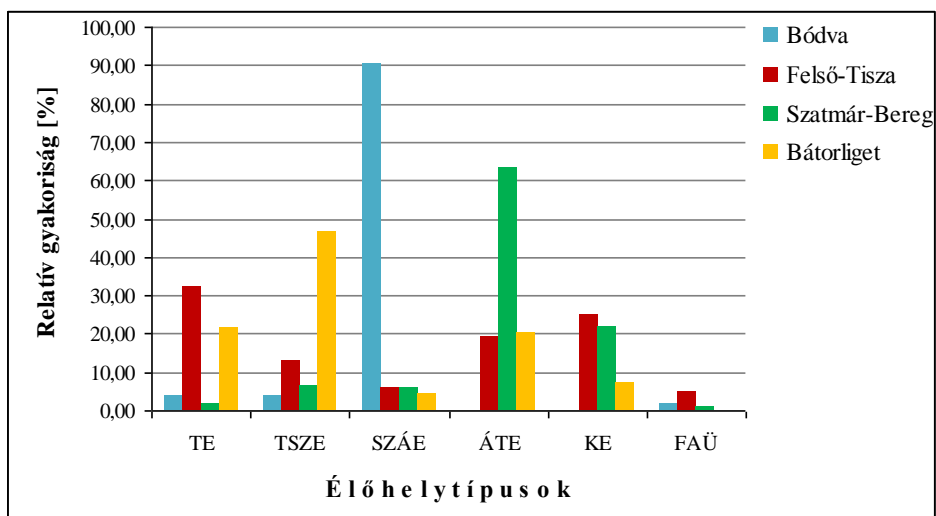
V. 4. A költőállományok vedlési vizsgálatának eredményei

A vedlést valamennyi befogott példány esetében vizsgáltam, de erre utaló jeleket csak a bátorligeti területen tapasztaltam. Itt összesen 24 adult madár vedléséről gyűjtöttem információkat (2006-ban nyolc, 2007-ben öt, 2009-ben hat, 2013-ban öt példány). Az első, költési időszakban aktívan vedlő egyedeket 2006. június 6-án észleltem. A vedlésben lévő 24 madár közül 15 egyed a kézevezők jelentős részét már kicserélte, vagy azok aktív vedlésben voltak (4.1. függelék, 1-15. sorszámmal jelzett egyedek). Ezeknél a fajra jellemző általános stratégiát tapasztaltam, ahol a kézevezők cseréje alatt a karevezők vedlése is megindult.

Kilenc egyed esetében azonban olyan vedlési mintázatot figyeltem meg, ahol a kézevezők vedlése már majdnem befejeződött, azonban a vedlés a karevezőket nem érintette (4.2. függelék, 1-9. sorszámmal jelzett egyedek, 6. melléklet, 4-5. kép). A tollpászták növekedési stádiuma alapján ezek a megfigyeléshez képest körülbelül 30-40 nappal korábban kezdték meg tollazatuk cseréjét (május elején, vagy még korábban). Ezek a példányok tehát a szokásostól eltérő vedlést a költési időszak alatt mutatták, amikor a territórium fenntartásához és védelméhez egyébként is nagy energiafelhasználás szükséges. A jelzett madarak rendellenes vedlése alapján az a következtetés vonható le, hogy a bátorligeti állomány a többi vizsgált csoporttól erősen eltérő, önálló vedlési rendszert követ, ami a fülemülék életciklusára vonatkozóan új információ.

V. 5. A költőállományok élőhelyhasználat vizsgálatának eredményei

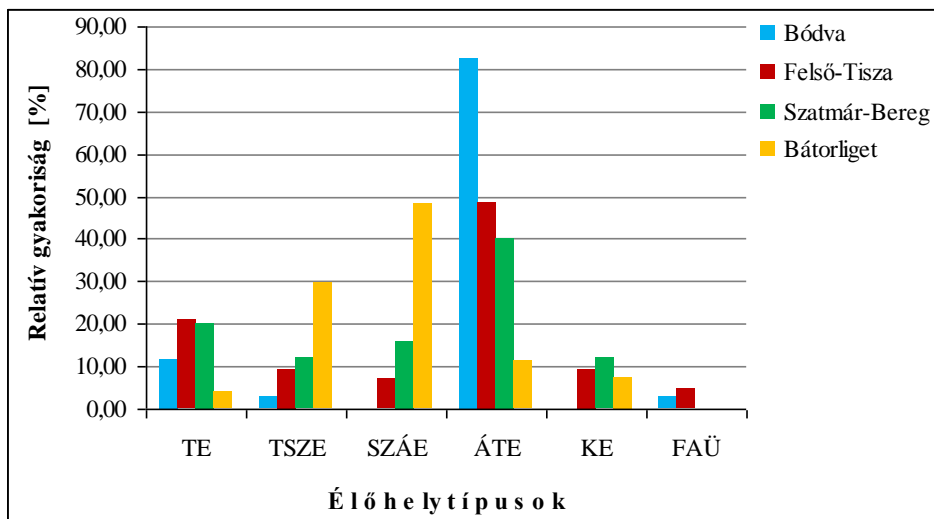
A vizsgálatok első lépéseként – az elkészített térképfedvények segítségével – a négy mintaterületre meghatároztam az egyes élőhelytípusok összesített előfordulási arányát (18. ábra).



18. ábra. Az egyes élőhelytípusok gyakorisági eloszlása a négy mintavételi területen (rövidítések: TE: természetes erdő, TSZE: természetszerű erdő, SZÁE: származék erdő, ÁTE: átmeneti erdő, KE: kultúrerdő, FAÜ: faültetvény).

Az eloszlások alapján a természetes erdei élőhelyek legnagyobb arányban a Felső-Tiszán (32,03 %-ban) és Bátorliget környezetében (21,44 %-ban) fordult elő, míg a Bódvánál 3,74 %-ban és a Szatmár-Bereg területén ez az élőhelytípus mindössze 1,70 %-ban volt jelen. A természetszerű erdőállományok legnagyobb arányban szintén Bátorligeten (46,64 %) és a Felső-Tisza környezetében (13,06 %) találhatóak. A Szatmár-Beregben csak 6,26 %-ban, és a Bódva területén is mindössze 3,78 %-ban fordult elő ez az élőhelytípus. A származék erdő élőhelytípus a Bódva mintavételi területen kiemelkedő arányú (90,74 %) volt.

A Felső-Tisza, a Szatmár-Bereg és Bátorliget vizsgálati területeken a származék erdő élőhelytípus megoszlása közel egyforma (sorrendben 5,86 %, 5,96 % és 4,29 % arányban) volt. Az átmeneti erdő élőhelytípus gyakorisága a Szatmár-Bereg területén a legnagyobb (63,72 %), míg Bátorligeten és a Felső-Tiszán ennek megoszlása közel azonos (20,33 % és 19,34 % arányban) volt. A legcsekélyebb diverzitású élőhelyek közé sorolható kultúrerdők előfordulási aránya a Felső-Tiszán (25,04 %) és a Szatmár-Bereg területén (21,69 %) volt a legmagasabb. Bátorliget környezetében ez az élőhelytípus 7,28 %-ban fordult elő, a Bódva mintaterületről pedig hiányzik. A faültetvény jellegű élőhelytípusba sorolható erdőrészetek a Felső-Tiszán 4,65 %-ban, a Bódva területén 1,64 %-ban, a Szatmár-Beregben pedig 0,64 %-ban fordultak elő, míg a bátorligeti területen ilyen élőhelytípus nem található. Az élőhely-előfordulások leírását követően, a hálózasi eredmények birtokában meghatároztam a revírek élőhelyenként előforduló relatív gyakoriságát (19. ábra).



19. ábra. A revírek élőhely-típusok szerinti gyakoriság eloszlása a négy vizsgálati területen.

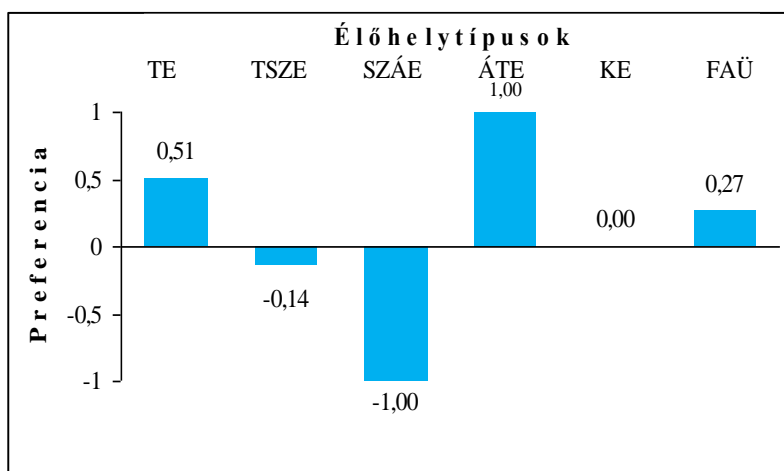
A négy mintaterületre vonatkozóan megállapítható, hogy a megfigyelt revírek a Bódva, a Felső-Tisza és a Szatmár-Bereg területén (82,85 %-ban, 48,83 %-ban és 40,00 %-ban), az átmeneti erdő élőhelytípusban fordultak elő a leggyakrabban. A Bátorligeten megtalált revírek előfordulása a származék

erdő élőhelytípusban, 48,14 %-os gyakoriságú, a természetszerű erdőben kissé kevesebb, 29,62 % volt. A természetes erdőkben található revírek gyakoriság két élőhelyen azonos arányú, a Felső-Tiszán 20,93 %, míg a Szatmár-Beregben 20,00 % volt. A természetszerű és a kultúrerdőkben található revírek gyakorisága a felső-tiszai és a szatmár-beregi mintavételi területeken megegyező arányú, 9,30 % és 12,00 % volt.

A faültetvény jellegű élőhelytípusban a revírek csak a Felső-Tisza és a Bódva mintaterületeken fordultak elő 4,46 %, és 2,86 % arányban. A költőállományok élőhely-preferencia vizsgálatának eredményei az alábbiak szerint írhatók le.

(1) Bódva

Az élőhely-preferencia vizsgálat alapján a bódvai állomány az átmeneti erdő élőhelytípust maximálisan preferálja (Ivlev-teszt: $P_x = 1,00$), míg a származék erdőtípust teljesen elkerüli (Ivlev-teszt: $P_x = -1,00$) (20. ábra). A természetes erdők iránti preferencia közepes (Ivlev-teszt: $P_x = 0,51$) volt, a faültetvény jellegű élőhelyeket az itt előforduló egyedek csak kevésbé részesítik előnyben (Ivlev-teszt: $P_x = 0,27$). A természetszerű erdőkre kisfokú negatív preferenciát (Ivlev-teszt: $P_x = -0,14$) kaptam eredményül.



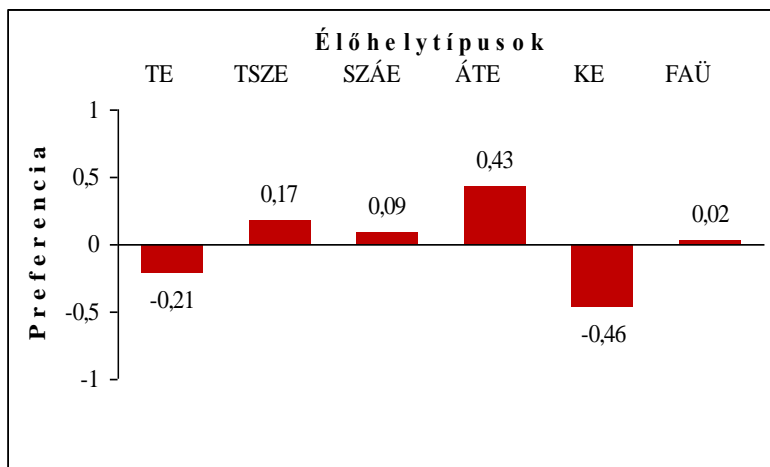
20. ábra. A bódvai költőállomány élőhely-preferenciája.

(2) Felső-Tisza

A felső-tiszai állomány – bár a közepesnél csak gyengébb mértékben – szintén az átmeneti élőhelytípust részesíti előnyben (Ivlev-teszt: $P_x= 0,43$) a többi élőhelyhez képest. A természetszerű-, a származék-, és a faültetvény élőhelytípusokra kimutatott pozitív preferencia értékek igen gyengének (Ivlev-teszt: $P_x= 0,17$, $P_x= 0,09$ és $P_x= 0,02$) mondhatók.

A területen költő egyedek a kultúrerdőt a közepesnél valamivel kisebb (Ivlev-teszt: $P_x= -0,46$), míg a természetes erdőtársulásokat kis mértékben (Ivlev-teszt: $P_x= -0,21$) elkerülik.

A természetszerű és származék erdő élőhelytípusok esetében csak kismértékű (Ivlev-teszt: $P_x= 0,17$ és $P_x= 0,09$) preferenciát tapasztaltam (21. ábra).



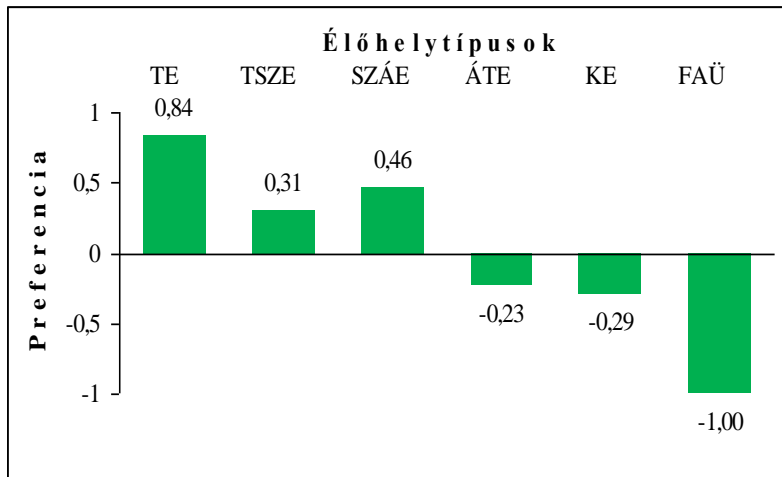
21. ábra. A felső-tiszai költőállomány élőhely-preferenciája.

(3) Szatmár-Bereg

A területen költő madarak élőhely-preferenciája két csoportra osztható (22. ábra). Az első három természetességi kategóriájú élőhely iránt a kimutatott preferencia pozitív, a többire negatív értékűnek adódott. Ez az állomány a természetes erdőtípusra nagyfokú (Ivlev-teszt: $P_x= 0,84$), a természetszerűre közepes (Ivlev-teszt: $P_x= 0,38$), a származék erdő

élőhelytípusra a közepesnél kissé alacsonyabb (Ivlev-teszt: $P_x= 0,46$) preferenciát mutatott. A preferencia értékek másik csoportja a többi élőhely vonatkozásában egyértelműen negatív volt.

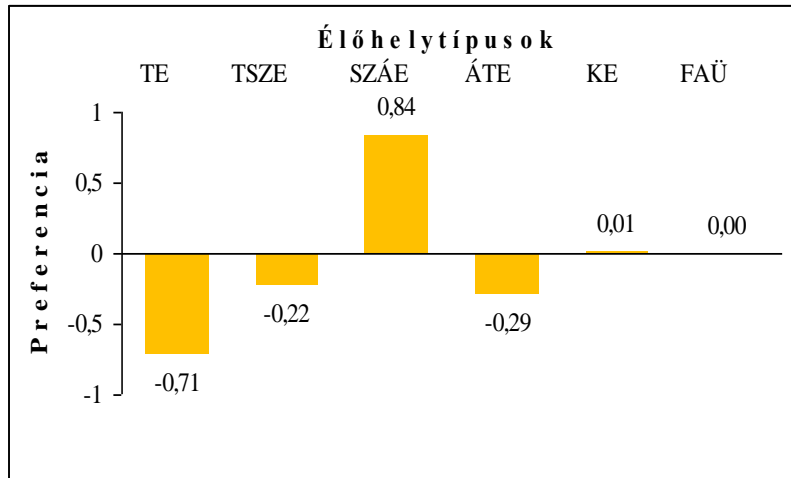
Ez a költőállomány tehát a legcsekélyebb diverzitással rendelkező faültetvényeket teljes mértékben elkerüli (Ivlev-teszt: $P_x= -1,00$), míg a kultúrerdők és az átmeneti élőhelyek tekintetében az elkerülés kisebb mértékű (Ivlev-teszt: $P_x= 0,29$ és $P_x= -0,23$).



22. ábra. A szatmár-beregi költőállomány élőhely-preferenciája.

(4) Bátorliget

A bátorligeti állomány esetében megállapítható, hogy a megfigyelt madarak csak a származék erdő élőhelytípus irányában támasztanak nagyfokú preferenciát (Ivlev-teszt: $P_x= 0,84$) (23. ábra). A jobb minőségű élőhelyet kínáló természetes erdők felé nagyfokú (Ivlev-teszt: $P_x= -0,71$) negatív preferencia volt a jellemző, amíg a természetszerű és az átmeneti erdők vonatkozásában a negatív preferencia egyformán kis mértékű (Ivlev-teszt: $P_x= -0,22$ és $P_x= -0,29$) volt.



23. ábra. A bátorligeti költőállomány élőhely-preferenciája.

A kapott preferencia-értékek között nem találtam szignifikáns különbségeket (ANOVA: $F_{(5, 18)} = 0,334$, $p = 0,886$), ezért a territóriumok kiválasztását az élőhelyek eltérő természetessége nem befolyásolja.

V. 6. A *Luscinia luscinia* helyi állománycsökkenésének modellezése

Az eddig bemutatott eredmények (morfológiai, filogenetikai) alapján megállapítható, hogy a *L. luscinia* felső-tiszai maradvány-állománya annyira lecsökkent, hogy a kutatási időszak alatt onnan egyetlen egyedet sem sikerült befogni. Az akusztikus megfigyelések a hálózási eredményekhez hasonlóan, szintén negatív eredménnyel zárultak, vagyis tipikus nagy fülemüle ének a vizsgált folyószakaszon nem volt hallható. A faj eltűnését a típuspéldányok hiánya, az interspecifikus egyedek nagy aránya, valamint a DNS szekvenálás során, a fajra kapott PCR-negatív eredmények is alátámasztják. A megállapítás egyik magyarázata, hogy a faj a fragmentált területekre egyre inkább benyomuló *L. megarhynchos*-szal folyamatosan kereszteződött, posztzigotikus izolációt idézve elő:

- 1) Külföldi vizsgálatok alapján tudható, hogy a *L. luscinia* × *L. megarhynchos* F₁ hibridnemzedék tojói sterilek, a hímek fertilesek (HALDANE 1922, STADIE 1983, STADIE 1991, STORCHOVÁ *et al.* 2010, REIFOVÁ *et al.* 2011a), mivel a sterilitás a nemhez kötött öröklésmenet szabályait követi.
- 2) A fertilitás értelemszerűen domináns tulajdonság és a nemhez kötött öröklésmenet szabálya alapján bizonyított, hogy az csak a tojó egyedeknél jut érvényre (STADIE 1983, REIFOVÁ *et al.* 2011a). Mivel a sterilitás a heterogametikus ivarban jelentkezik, azt a hímek (ZZ) örökítik, és a kapcsolt tulajdonságok öröklődésének szabálya alapján (*criss-cross* szabály) a madaraknál, az mindig a női utódban (ZW) jut érvényre (HALDANE 1922, PRICE & BOUVIER 2002). A modell alkalmazásakor olyan zóna meglétét feltételezzük, ahol a *L. luscinia* hímek a *L. megarhynchos* tojókkal párba állhatnak, így megtörténik a hibridizáció.
- 3) Mivel a sterilitás ivarhoz kötötten manifesztálódik, ezért a sterilitás terjedésének bemutatására az alábbi kombinációs modelltáblákat célszerű használni. A kombinációs táblázatokban felsorolt párosodási lehetőségek alapján legalább az egyik fajnak a sterilitást hordozó allélekkel kell rendelkeznie.

A lehetséges genotípusok az alábbiak lehetnek:

$Z_{nf}Z_{nf}$: fertilis ♂
 $Z_{nf}Z_{nf}^s$: fertilis ♂
 $Z_{nf}^sZ_{nf}^s$: steril ♂
 Z_fW_f : fertilis ♀
 $Z_f^sW_f$: steril ♀

ahol,

$_f$: *L. megarhynchos*
 $_{nf}$: *L. luscinia*

A lehetséges keresztezéseket elvégezve, a fertilitás/streilitás várható megoszlási arányai az alábbiak:

$$P \text{ szülők: } Z_{nf}Z_{nf}^s \times Z_fW_f$$

F_1

♂ ♀	Z_{nf}	Z_{nf}^s
Z_f	$Z_{nf}Z_f$	$Z_{nf}^sZ_f$
W_f	$Z_{nf}W_f$	$Z_{nf}^sW_f$

Ekkor az utódok 25%-a steril, 25%-a fertilis tojó, 50%-a fertilis hím.

F_2

- (1) $Z_{nf}Z_f \times Z_{nf}W_f$ esetén valamennyi utód fertilis.
- (2) $Z_{nf}^sZ_f \times Z_{nf}W_f$ esetén az utódok 25%-a steril tojó:

♂ ♀	Z_{nf}^s	Z_f
Z_{nf}	$Z_{nf}^sZ_{nf}$	Z_fZ_{nf}
W_f	$Z_{nf}^sW_f$	Z_fW_f

- (3) $Z_{nf}^sZ_{nf}^s \times Z_{nf}W_f$ esetén az utódok 50%-a steril tojó:

♂ ♀	Z_{nf}^s	Z_{nf}^s
Z_{nf}	$Z_{nf}^sZ_{nf}$	$Z_{nf}^sZ_{nf}$
W_f	$Z_{nf}^sW_f$	$Z_{nf}^sW_f$

(4) Back-cross P szülőekkel: $Z_{nf}^s Z_{nf}^s \times Z_f W_f$

Az utódok 50%-a steril tojó, az állományban pedig már csak hibrid példányok jelennek meg:

♂	Z_{nf}^s	Z_{nf}^s
♀	Z_f	W_f
	$Z_{nf}^s Z_f$	$Z_{nf}^s W_f$
	$Z_{nf}^s Z_f$	$Z_{nf}^s W_f$

A fenti modellábrából látható, hogy a visszakereszteződés miatt bekövetkező beltenyésztés a homozigóták arányát növeli, így több nemzedék után a hemizigóták elfognak (nagyon kis előfordulási gyakoriság esetén pedig már véletlenszerűen is kieshetnek). Amennyiben P szülők F_1 -ből származó hibrid tojók 25 %-a steril, akkor F_2 -ben a fertilisen maradt 25 %-ban tojók, 25%-ban tiszta genotípusú fertiles hibrid hímekkel (1), vagy 25%-ban sterilitást hordozó hibrid hímekkel (2) állhatnak párba.

Az (1) visszakereszteződési esetben ($Z_{nf}^s Z_{nf}^s \times Z_f W_f$) valamennyi utód ismét fertiles lesz, mivel nincs jelen sterilitást hordozó allél, így az 25 %-ban *L. luscinia* hím, 25 %-ban hibrid hím, 25 %-ban hibrid tojó és 25 %-ban *L. megarhynchos* tojó utódokat tartalmaz majd. Ez a vonal tehát növeli a beltenyésztést és egyúttal 50 %-kal a hibridek arányát. A (2) esetben ($Z_{nf}^s Z_f \times Z_{nf} W_f$) még szintén beltenyésztés folyik, melynek eredményeként, a hibrid tojók aránya, az F_1 -hez hasonlóan ismét 25 % lesz. A két esetben tehát F_1 fertiles hibrid tojók, az F_1 fertiles hibrid hímekkel, vagy P szülők tiszta genotípusú *L. luscinia* hímekkel párosodhatnak. A (3) esetben ($Z_{nf}^s Z_{nf}^s \times Z_{nf} W_f$) az F_1 fertiles hibrid tojók a mindkét kromoszómára nézve steril *L. luscinia* hímekkel állnak párba. Visszakereszteződés (*back-cross*), illetve további beltenyésztés ebben az esetben nem lehetséges, mivel F_2 -ben valamennyi hibrid tojó steril lesz (50 %). A keletkező *L. luscinia* hímek P szülők tojóival, vagy F_1 fertiles hibrid tojókkal tudnak szaporodni, amelynek következményei már említésre kerültek. A (4) esetben kizárólag hibridek keletkeznek, és a hibridnemzedékben valamennyi tojó ismét steril lesz. A beltenyésztési zsákutca miatt, a fertiles hibrid hímek csak F_2 fertiles hibrid tojóit, vagy a P állományban meglévő *L. megarhynchos* tojókat választhatják.

A ciklus következtében egyre több lesz a sterilitást hordozó allélok száma, ezért az eredetileg jelen lévő kis létszámú *L. luscinia* forrásállománya (ZZ és ZW) a sterilitás öröklődése következtében nemzedékről-nemzedékre csökken. A folyamat addig ismétlődik, amíg a *L. luscinia* P maradvány-állományából ZZ és ZW egyedek teljesen elfogynak.

Figyelembe kell venni azonban azt is, hogy természetes körülmények között, drift hatására az F₁ tojók, P állománytól távolabbi területeket is kolonizálhatnak, megszakítva ezzel a fogadó állomány alléltisztaságát. A sterilitást hordozó hibrid tojók a távoli élőhelyen is steril egyedek megjelenését okozhatják (ha a fogadó állományban található olyan hím, amely Z^s allél recesszív hordozója). Mindez a populációk genetikai diverzitásának csökkenéséhez vezethet („*palacknyak-hatást*”).

VI. Értékelés

VI. 1. A morfológiai eredmények értékelése

A morfológiai jelek vizsgálata általában minden élőlény esetében különös jelentőséggel bír, az egyes taxonokat terepi körülmények között leginkább ezek alapján tudjuk azonosítani és rendszerezni. A fajok, alfajok populációinak elkülönítésére a különböző határozókönyvekben közölt határozókulcsok is nagyrészt a morfológiai bélyegek (pl. jellemző átlagméretek, mérethatárok) korrekt megadásán alapulnak. A tanulmányozott költőállományok jellemzésénél is ugyanerre törekedtem.

A megvizsgált fülemüle állományok között a P₂, P₃, P₄, BL, Bw, MWL, I/II, TL és Bm változóknál mutatkozott szignifikáns különbség. A többi karakter esetében az átlagok és a varianciák tekintetében nem lehetett szignifikáns különbségeket kimutatni. Ezért ezek az állományok elkülönítése szempontjából irrelevánsak. A lineáris diszkriminancia függvények korrelációi alapján elmondható, hogy a négy költőállomány leginkább a kézevezők (P₂, P₄, P₃) hosszában és a csőrméreteknél (BL, Bw) különbözött egymástól.

A közép- és kelet-európai fülemülénél bizonyított, hogy az allopatrikus populációk hasonló, míg szimpatrikus állományaik eltérő csőrméretűek (REIFOVÁ *et al.* 2011b).

A kapott csőrméret-különbségek alapján a vizsgált csoportok szimpatrikus állományokra utalnak. Mivel a csőrméreteket (BL, Bw) (BOWMAN 1961, SCHOENER 1965, CODY 1969, RISING & SOMERS 1989), és a P₂, P₃ és P₄ kézevezőket a RF módszer egyformán a lényeges elkülönítő magyarázó változók közé sorolta, a fennálló különbségek is elsősorban e változókban jelennek meg. A szatmár-beregi populáció elkülönülését a CART a RF és a LDA módszerek eredményei is igazolták. Összefoglalva, a különböző módszerekkel (LM, Levene-teszt, RF, CART, LDA) szelektált morfológiai változók alapján a szatmár-beregi állomány a bódvai, felső-tiszai és bátorligeti állományoktól határozottan elkülöníthető (MWL \geq 88,2 mm, P₂ \geq 66,4 mm, P₃ \geq 72,0 mm, P₄ \geq 71,0 mm).

A felső-tiszai és bátorligeti állományok esetében erős, míg a szatmár-bereginél közepesen erős pozitív korreláció jelentkezett a szárnyaszimmetria- és szárnyhegyesség indexek között. A bódvai állománynál ebben a tekintetben nem volt kimutatható összefüggés. A két változó közötti kapcsolat nem meglepő, hiszen ezek egymástól is függő minőségi változók (TIAINEN 1982, CHANDLER & MULVIHILL 1988, TIAINEN & HANSKI 1985, LOCKWOOD *et al.* 1998). A nagyobb szárnyhegyesség keskenyebb szárnyra utal (LÖVEI 1983, LOCKWOOD *et al.* 1998).

A szárnycsúcsot alkotó evezőtollak száma (és helyzete) genetikailag rögzült, ami fontos morfológiai bélyeg a legtöbb fajnál (SVENSSON 1992, BUSSE 2000). A hosszabb vonulási útvonalat használó populációkra általában erősebb szelekciós nyomás hat (CSÖRGŐ & LÖVEI 1986). A magasabb szélességi körön költő populációk szárnya átlagosan hosszabb és hegyesebb (pl. *Ph. collybita*, TIAINEN & HANSKI 1985, CSÖRGŐ & LÖVEI 1986, LOCKWOOD *et al.* 1998, HARNOS & CSÖRGŐ 2011), mivel így gyorsabban és energiatakarékosabban lehet repülni. Ez a hosszabb repülési út megtételének egyik alapfeltétele.

A szárnyhossz-elemzés azonban azt mutatta, hogy a szatmár-beregi madarak szárnya szignifikánsan hosszabb, mint az északabra költő bódvai állományé. A meglévő különbség oka lehet, hogy ez a csoport hosszabb útvonalon éri el telelőterületét. Mivel a vonulási útvonal genetikailag kódolt, valószínű, hogy a szatmár-beregi állomány posztglaciális kiindulópontja volt a legtávolibb, az általam is vizsgált populációk szétterjedési útvonalán belül (ÁCS & KOVÁTS 2013).

A szárnyhegyességben gyakran találhatók különbségek amiatt, hogy a különböző populációk eltérő távolságokat tesznek meg telelőhelyeik felé (TIAINEN & HANSKI 1985, CSÖRGŐ & LÖVEI 1986, LOCKWOOD *et al.* 1998, TELLERÍA & CARBONELL 1999). A RF elemzés azonban a szárnyszimmetria-, és a szárnyhegyesség-indexet is kifejezetten hátra sorolta, és e két változóban nem volt szignifikáns különbség a populációk között. Ezért a szárnyalakot (W^p , W^{sym}) tekintve a klasszifikált állományok hasonlóak, amely azok földrajzi közelségével magyarázható.

A szatmár-beregi populáció esetében érdekes volt a csőrméreték és a P_2 , P_3 , P_4 közötti erős negatív korreláció (a csőrméret értékének csökkenése, az evezők hosszának növekedésével jár együtt). Mivel ez a populáció morfológiailag a többitől jól elkülönült, a negatív összefüggés is sajátos (pl. ivarhoz kötött) szelekción alapulhat. A költés alatt, a hímek idejük nagy részét a revír és a fészek védelmére fordítják (SCHOENER 1965, CODY 1969, 1974). A hosszabb evezőtollak átlagosan nagyobb szárnyfelületet adnak (LOCKWOOD *et al.* 1998), amely a territórium védelmében, vagy a ragadozók előli gyors menekülésben jelent előnyt (SORJONEN 1986b). A tojók ezzel ellentétben energiájuk nagyobb részét a fiókák nevelésére fordítják a költési időszakban, ezért náluk a táplálékfogást elősegítő morfológiai adottságok az előnyösebbek. A fiókakori táplálékok zömét a talajon mozgó gerinctelenek (pl. pókok, lepkehernyók, kisebb csigák, giliszták) teszik ki, így a tojóknál a szélesebb és hosszabb csőr előnyösebb lehet, mivel ez adott körülmények között a szélesebb táplálékspektrumhoz jobb hozzáférést biztosít (SCHOENER 1965). A táplálkozással összefüggő morfológiai eltérések mögött tehát részben az adott élőhelyen elérhető tápláléktípusokhoz köthető erősebb specializáció áll, ahogy ezt a barátposzáták (*Sylvia atricapilla*) (TELLERÍA & CARBONELL 1999), vagy a különböző remetekolibri fajok (Phaethornithinae) esetében is igazolták (TEMELES *et al.* 2010).

A kimutatott morfológiai különállóságok további magyarázata a kompetíciós versenyben keresendő. A fülemülék erős kompetítor fajok (SCHMIDT 1986a, SORJONEN, 1986b, LILLE 1988, BECKER 2007, KVEREK *et al.* 2008, STORCHOVÁ *et al.* 2010, REIFOVÁ *et al.* 2011a, 2011b, VOKURKOVÁ *et al.* 2013). Ökológiai szempontból a nagyobb testméret előnyösebb, a nagyobb egyedek a kisebbekkel szemben általában dominánsabbak (HOGSTAD 1987, KOIVULA & ORELL 1988). Ebből ökológiai előnyök

származhatnak: a nagyobb példányok általában jobb kompetítorok, ezért a territóriumok elfoglalásában és „fenntartásában” előnyösebb a helyzetük (KOIVULA & ORELL 1988). A szárnycsontok hossza általában pozitívan korrelál a szárnyhosszal (JOHNSTON 1969), így a hosszabb szárnyú madaraknak általában hosszabbak a kézevezői (JOHNSTON 1969, ALATALO *et al.* 1984, CALMAESTRA & MORENO 2001). A P₂, P₃ és P₄ méretkülönbségei alapján a szatmár-beregi madarak kézevezői, a többi populáció egyedeihez képest átlagosan nagyobbak. Amennyiben a testméretet meghatározó szerepű kompetíciós faktornak fogadjuk el, a szatmár-beregi csoport méretbeli szegregációja a morfológiai különbözőségekre vezethető vissza.

Mivel az élőlények valamennyi morfológiai karakterét több gén is kódolja, a genomban nagy arányban található olyan gének, amelyek az adott jelleg kialakításában részt vesznek. A kialakuló mutációk ezekben a génekben felhalmozódhatnak, így a genetikai variabilitás nagy hányada várhatóan a morfológiai jellegeket meghatározó géneken fejeződik ki (BENSCH *et al.* 1999). A genetikai variabilitást tehát egyrészt a morfológiai változatosság tükrözi, de előfordulnak olyan esetek is, amikor a morfológiai karakterek és a molekuláris markerek eltérő differenciálódást mutatnak (pl. VÖRÖS *et al.* 2006, REIFOVÁ *et al.* 2011b). A morfológiai jellegeket azonban bizonyos szintű fenotípusos plaszticitás is jellemzi (AGRAWAL 2001), mivel kialakulásukat nem csak genetikai faktorok, hanem környezeti- és egyéb ökológiai tényezők (pl. hőmérséklet, élőhely-szerkezet, elérhető táplálékforrások) is meghatározzák (AGRAWAL 2001, PFENNIG *et al.* 2010).

A madarak átlagos méretei a populáció genetikai készletétől és a változó környezettől is függenek (SAETRE *et al.* 2001). A kimutatott morfológiai különbségek miatt felmerül, hogy azok a természetes szelekció, vagy inkább a fenotípusos plaszticitás eredményei. Az egyik lehetséges válasz, hogy azoknál a fajoknál, ahol a hibridizáció gyakori, az interspecifikus génáramlás gátolhatja az ökológiai differenciálódást, amely eltérő morfológiai jellemzőkben jut érvényre (pl. *Ficedula* spp., SAETRE *et al.* 2001). A kapott morfometriai és genetikai eredmények is erre utalnak. Másrészt ismert, hogy a két *Luscinia* faj között a génáramlás mindkét irányban lehetséges (STORCHOVÁ *et al.* 2010). Ez felveti a morfológiai divergencia kérdését, hogy az miért nem törlődik az introgresszió által.

Ennek egyik magyarázata lehet, hogy a természetes szelekciónak az allélfrekvenciára gyakorolt hatása erősebb azon a lókuszon, amely például az csörméretben tapasztalható változékonyságért felelős, mint amit az a nem-interspecifikus génáramlás során kifejt.

A populációk között a morfológiai különbségek meglétére a fenotípusos plaszticitás nyújthat alternatív magyarázatot. A nagy fenotípusos plaszticitás azt jelenti, hogy a faj többféle környezethez képes adaptálódni azáltal, hogy megváltoztatja testfelépítését (morfológiai plaszticitás) (AGRAWAL 2001, PFENNIG *et al.* 2010). Mivel azonban ez nem genetikai válasz, az interspecifikus génáramlás nem érintheti a fenotípusos plaszticitás által okozott morfológiai különbségeket. Az egyszínű seregélyeken (*Sturnus unicolor*) végzett vizsgálatok alapján például igazolták, hogy a csörméret plaszticitása a fiókakori fejlődés alatti kedvezőtlen feltételekre kialakult válasz, mivel a limitáló készletek hasznosítása bizonyos morfológiai változásokat indukál (GIL *et al.* 2008).

Miért különbözhet a csörméret eloszlása a vizsgált populációk között? Amennyiben a táplálék és a kompetítorok eloszlása eltér, többnyire a szelekciós tényezőkben is különbség található (GRANT 1999). Ezért adott változó környezetben, egy adott tulajdonság-kombinációval (fenotípussal) rendelkező egyedek túlélése, reprodukív sikere eltérhet a populációk között. Más környezetben viszont másik tulajdonság lehet előnyös (adaptív), amely természetes szelekció hatására elterjed. A konzisztens generációról generációra történő változás, amely például egy adott csörtípusra visszavezetett előnynek tulajdonítható, hosszú idő alatt jelentős különbségeket eredményezhet az adott környezetben, feltételezve, hogy a csörtípus öröklődik (GRANT 1999). Amennyiben a szelekció intenzív, az gyors változást, vagyis jelentős generációk közötti különbséget eredményezhet az adott közösségben.

A fenotípusos plaszticitás és a kialakult táplálkozási szokás kapcsán külön kiemelendő a paraziták szerepe. A legújabb vizsgálatok azt igazolják, hogy a fülemülék esetében a táplálkozóhely és az ektoparazitáltság szorosan összefügg (HORNOK *et al.* 2014). Mivel a fülemülék főleg a talajon táplálkoznak, a gypszint egyik leggyakoribb kullancsfaja a közönséges kullancs (*Ixodes ricinus*) prevalenciája mindkét *Luscinia* fajnál jelentős mértékű (HORNOK *et al.* 2014). Ezek a kullancsok által terjesztett kórokozók

(pl. *Rickettsia helvetica*, *Anaplasma phagocytophilum*) potenciális vektorai is egyben (HORNOK *et al.* 2014). Madarak esetében bizonyított, hogy az általános ökológiai jellemzők (pl. étrend, táplálkozóhely magassága, élőhely specializáció és elterjedési terület) jelentősen összefüggenek az ektoparaziták által terjesztett fertőzőtség arányával (HASLE 2013, LAURANCE *et al.* 2013, HORNOK *et al.* 2014). Ezért, adott környezetben a parazitáltság túlsúlya (kórokozóktól függetlenül) káros vagy letális hatású is lehet (pl. *Ixodes frontalis* okozta „tick-related syndrome”) (MONKS *et al.* 2006, BONA & STANKO 2013), amely az élőhelyek kiválasztása során speciális szelekciós tényezőként játszik közre a madárközösségekben (LAURANCE *et al.* 2013, HORNOK szóbeli közlései). Adott populációkban tehát a környezethez való alkalmazkodás is elősegítheti az eltérő morfológiai jellegek kialakulását és elterjedését (TELLERÍA & CARBONELL 1999).

A külföldi vizsgálatok alapján ismert, hogy szimpatrikus élőhelyen, ahol a két *Luscinia* faj denzitása hasonló arányt mutat, ott a *L. megarhynchos* a gyengébb kompetitor, ezért általában csak a redukált táplálékkínálattal bíró területeket foglalja el (SORJONEN 1986b, REIFOVÁ *et al.* 2011b). A szegényesebb táplálékspektrum miatt a fiókáknál a táplálkozási stressz okoz csőrnövekedést, amely később az adult példányoknál mérhető (GIL *et al.* 2008). A morfológiai különbségekből eredő fenotípusos plaszticitás azonban nem tekinthető karakter eltolódásának (jellegpolarizációnak), mivel az nem genetikai alapú, így nem lehet öröklött tulajdonság. Amennyiben a fenotípusos változás adaptív (pl. ha ez táplálékváltáshoz vezet, ami a fajok közötti kompetíciót csökkentheti), akkor a genetikai különbségek evolúciója által végül stabilizálódhat, amely genetikai asszimilációt jelent. Ezáltal a fenotípusos plaszticitás bizonyos morfológiai karakterek evolúcióját megkönnyítheti (POLECHOVÁ & BARTON 2005). Az adaptáció vonatkozhat az egyedi élet során az egyed fennmaradását segítő változásokra, illetve azokra az egyedi tulajdonságokra, amelyek egy populáció fennmaradását adott környezeti feltételek között lehetővé teszik. Ezek olyan tulajdonságok (pl. egyedi alkalmazkodóképesség), amelyeket az adott populációban a természetes szelekció fenntart. Ennek során az egyes genotípusokhoz rendelt reakciónormák szelektálódnak, tehát a különböző genotípusokhoz eltérő normák tartoznak. Változó környezetben általában a legnagyobb rátermettséget biztosító reakciónorma terjed el a populációban, amely stabil

genetikai polimorfizmus kialakulását segíti elő. A jövőben fejlődés- és táplálkozástani vizsgálatokra lenne szükség arra, hogy a fiókák milyen típusú és minőségű táplálékon nőnek fel.

A testméret, a táplálkozás és a táplálékméret közötti pozitív kapcsolatot az ivarok eltérő ökológiája is okozhatja (SHINE 1989). Annak ellenére, hogy a tárgyalt *Luscinia* fajok nemei a testméret és a tollszín tekintetében hasonlóak (CRAMP 1988, SVENSSON 1992), az ivarok csőrmérete az eltérő forrásfelhasználás miatt különbözhet. Trópusi kolibrifajokon (pl. *Glaucis hirsutus* – Brazília, *Phaethornis malaris* – Bolívia, *Ph. longirostris* – Panama) végzett modellvizsgálatban, a csőrméretben és alakban ivari dimorfizmus lelhető fel, mivel a hímek és a tojók táplálékválasztása eltérő (TEMELES *et al.* 2010). A tápláléktípusok eloszlását tehát az ivarok szerint is vizsgálni szükséges amiatt, hogy a csőrméretnek (pl. BL, BW) mint lényeges szerepű morfológiai változók kialakulásában mekkora szerepet játszik a táplálkozási szokás.

Javaslat a véletlen erdők (RF) és döntési fák (CART) hasonló témákban való alkalmazására

A hagyományos klasszifikációs módszereket, mint például a diszkriminancia analízis vagy a logisztikus regresszió, sokszor használják az ökológiai vizsgálatokban. A dolgozatban alkalmazott klasszifikációs és regressziós fák (CART) illetve Véletlen erdők (Random Forest: RF) módszerek azonban kevésbé elterjedtek. Mindkét módszer előnye, hogy nem szükséges a célváltozó és a magyarázó változók lineáris kapcsolata, gyakorlatilag bármilyen típusúak és eloszlásúak lehetnek. A CART módszerrel feltárhatók a változók interakciói, és az elkészült fa szemléletesen mutatja a magyarázó változók és a célváltozó kapcsolatát.

Az RF módszer előnye, hogy nem egyetlen fát, hanem fák sokaságát építi fel a változók és a minta véletlen részhalmazából. Ezzel a technikával lehetővé válik olyan problémák klasszifikációs megoldása, amikor a változók nagy számához képest aránylag kicsi a minta elemszám (n). A módszerrel lényegesen jobb klasszifikáció érhető el, mint egyetlen fa építésével. Hátránya a módszernek az, hogy nem lehet olyan szemléletesen ábrázolni, mint a CART módszerrel készült döntési fát. Az RF módszer további előnye,

hogy kiválóan alkalmas változószelekcióra az által, hogy mérhető vele az egyes változók fontossága. A módszer ráadásul képes arra, hogy torzítatlan becslést adjon a változók fontosságának. Esetünkben ez azért fontos, mert a változók nagyon korreláltak. A három klasszifikációs módszer eredményeit összehasonlítva, az RF módszer bizonyult a legjobbnak a klasszifikáció találati arányát tekintve (81,7%). A lineáris diszkriminancia elemzés és a CART módszer hasonló eredményt adott (64,3% és 57,4%). A feltárt magyarázó változók tekintetében az RF és az LDA módszer szintén hasonló eredményt adott, míg a CART a nagyon korrelált (P_2 , P_3 és P_4) változók közül csak kettőt illesztett be a fába, de ez a módszer tulajdonságaiból adódik. Az eredményeket tekintve azt mondhatjuk, hogy mindhárom módszer szimultán alkalmazása a legmegfelelőbb.

Az RF inkább a predikciós pontosságot és a változó szelekciót tekintve teljesít nagyon jól, míg a CART a változók kapcsolatrendszerének ábrázolásával nyújt plusz információt. Az LDA módszer pedig a lineáris diszkriminancia függvények segítségével lehetővé teszi a diszkriminancia szókórok kiszámítását, amivel további elemzések végezhetők (lényegesen kevesebb látens változó jön létre, mint az eredeti változók) és az esetek csoportosulása is jól szemléltethető.

Összefoglalva azt kívántam bemutatni, hogy a dolgozatban közölt módszerek kombinatív használatával a kis földrajzi léptékű populációk közötti különbségek is megbízhatóan kimutathatók.

VI. 2. Az interspecifikus hibridek elterjedésének értékelése

A hibridizáció előfordulására számos tényező van hatással, többek között a kereszteződő fajok adott térben és időben való együttes előfordulása (HEWITT 1999). A két fülemülefajt érintő hibridizációs vizsgálatok során a különböző területeken eltérő eredmények születtek. Hasonló vizsgálati anyagon a hibridzóna lengyel- és németországi részein a hibridek aránya 3-5% (BECKER 2007), míg a csehországi területeken mindössze 0,06% (KVEREK *et al.* 2008, REIFOVÁ *et al.* 2011a). Az alacsonyabb érték magyarázata, hogy a csehországi zóna a szimpatikus övezet magjához képest kijebbe esik. Mivel a vizsgálatomban a hibridek aránya 6,92 % volt, ezért a

hibridzóna hazai részét illetően a posztzigotikus izoláció erősebb fokú. A hibridek jelentősebb aránya arra utal, hogy a vizsgált költőállományok nem a közelmúltban érintkeztek először, vagyis a kereszteződés már több generáció óta, folyamatosan zajlik. Ennek alátámasztására szolgál, hogy SCHMIDT (1986b) a egyes strófászerkezetű és habitusú egyedekre már az 1980-as években felfigyelt. Ezen kívül, a kevert morfológiájú egyedek a későbbiekben is kimutathatók voltak (KOVÁTS & URBÁN 2009a, KOVÁTS *et al.* 2009, 2013).

A hibridzónák az érintkező populációk közötti folyamatos génáramlás által bizonyos evolúciós lehetőségeket biztosítanak. A zese/szürke zese (*Carduelis flammea/C. hornemanni*) fajkomplex hibridzónában például a morfológiai és a genetikai tulajdonságok hasonló keresztirányultságot mutatnak (MOLAU 1985, TROY 1985, KNOX 1988, MARTHINSEN *et al.* 2008).

A komplexen belül nincs genetikai különbség (MARTHINSEN *et al.* 2008), de a hibridpopulációban a közös allélkészlet eltérő morfológiai variációkban jut érvényre (MARTHINSEN *et al.* 2008). Hasonlóan, a keresztcsőrű/nagy keresztcsőrű (*Loxia curvirostra/L. pytyopsittacus*) fajkomplex esetében az egyedek genetikailag szintén nem különböznek (SUMMERS *et al.* 2007), de morfológiailag (pl. csőrméreteik alapján) jól elkülöníthetőek (VOOUS 1960, CRAMP 1988, SVENSSON 1992, BENKMAN 2003a, BENKMAN 2003b, SMITH & BENKMAN 2007). Erre az európai területeken kívül is akad példa; az introgresszió miatti morfológiai változás egyes észak-amerikai kolibrifajok (pl. *Calyptes anna* × *Selasphorus calliope*) hibridállományaiiban is jól megfigyelhető (GRAVES & NEWFIELD 1996).

Bizonyos fajpárok érintkezési területein azonban arra is akad példa, amikor a génáramlás fokozott jelenléte miatt megnő a hibridek aránya. A már többször említett *Ficedula* fajok kapcsán ismert, hogy a közép-európai zónában kevesebb hibrid költ, mint az északi területek izolált részein, mivel a szigetszerű populációkban az introgresszió extenzívebb (SAETRE *et al.* 1999a). Következésképpen, a kevert származású (F_2 , F_3 ... F_n -hibridek) fertilis egyedek akkumulációja a hibridek arányát csökkentheti (SAETRE *et al.* 1999a, SLAGSVOLD szóbeli közlései). Ahol a hibridzóna két oldalát az allopatrikus területekről beáramló egyedek folyamatosan „nyomás alatt” tartják (*tension zone*), ott a hibridek aránya viszonylag állandó. Amennyiben a két faj elterjedése a zóna két oldalán nem folytonos, a hibridek aránya az egyik oldalon megnő és a génáramlás aszimmetrikussá válik (SAETRE *et al.* 1999a). A dolgozatban

közölt eredmények alapján a vizsgált területeken nagyfokú a *L. megarhynchos* általi introgressziós nyomás, amely a felső-tiszai *L. luscinia* állományát gyakorlatilag felszámolta. A morfológiai karakter-eltolódások és a hibridek aránya stabil hibridpopuláció meglétére utalnak. A morfológiai elemzés is azt mutatta, hogy mind a négy költőállomány átlagos szárnyhossza meghaladta a *L. megarhynchos*-ra vonatkozó, az irodalomban (SVENSSON 1992) közölt felső határértéket (86 mm) (2. függelék). Ennek oka a hibridizáció miatti introgresszió, amelynek során a *L. luscinia* fokozatosan beolvad a *L. megarhynchos* állományába. A fülemülékhez hasonló introgresszó más sibling fajoknál, például a kerti geze (*Hippolais icterina*) és a déli geze (*H. polyglotta*) hibridpopulációkban is megfigyelhető. A kerti geze Északkelet-Európától Észak-Szibériáig elterjedt énekesmadárfaj (CRAMP 1992).

Fészkelő területe a déli gezével parapatikus, amely Délnyugat-Európától Észak-Afrikáig fordul elő (CRAMP 1992). Költőterületük Dél-Belgiumtól Svájc déli részéig egy keskeny zónában átfed (FAIVRE *et al.* 1999). A két faj szárnyhossza az allopatrikus populációkban átfedés nélkül különbözik (kerti geze: 73–82 mm, déli geze: 62–71 mm) (SVENSSON 1992), a kerti geze átlagos szárnyhossza nagyobb. A gezek introgresszióját két periódusban (1965 és 1976, illetve 1985 és 1996 között) a két faj kelet-franciaországi szimpatikus övezetében vizsgálták (FAIVRE *et al.* 1999). A második vizsgálati időszakban azt találták, hogy a megmért kerti gezek átlagos szárnyhossza rövidebb lett, vagyis a déli geze méretéhez közelített, míg a déli gezek szárnyhosszában nem volt hasonló eltérés. Ez a morfológiai változás az egyirányú introgresszót igazolja, amely az ökológiailag dominánsabb faj irányába folyik.

A kerti gezéknél emiatt mérhető egyre rövidebb szárnyhossz. A kapott morfológiai eredmények alapján, a *Hippolais* fajok hibridizációja következményeként előállt hasonló, egyirányú méretbeni változás figyelhető meg a vizsgált fülemüle állományokban is: az átlagosan hosszabb szárnyú *L. luscinia* és a rövidebb szárnyú *L. megarhynchos* hibridállományban a *L. megarhynchos*-nál átlagosan hosszabb szárnyú egyedek jelennek meg. Az egyirányú morfológiai változást a kombinációs táblákban már bemutatott visszakereszteződés is magyarázza, amely csak az egyik szülőfaj irányába lehetséges (RHYMER & SIMBERLOFF 1996). Amennyiben a hibridizáció erős

génáramlást okoz, a populációk genetikailag hasonlóak lesznek (METTLER *et al.* 2013).

A vizsgált költőállományok esetében ezt a megszerkesztett filogenetikai törzsfá topológiája is igazolta (3. függelék). A folyamatos érintkezés másik fő oka a prezigotikus izoláció, amely többnyire az eltérő forrásigényen (pl. élőhely, táplálék), vagy életcikluson (pl. költés időzítése) alapul. Annak ellenére, hogy a két faj tavaszi érkezési ideje és éves reprodukciós ciklusa különbözik (STADIE 1991), a telelőhelyek távolsága a klímaváltozás miatt az elmúlt évtizedekben megváltozhatott annyira, hogy tavaszi érkezésük közötti időkülönbség csökkenjen. Ennek következtében a korábbinál intenzívebb kompetíció alakulhat ki, amely egy erősen fragmentált élőhelyeken tovább növeli a hibridizáció esélyét. Mivel a hibridizáció nem egyformán hat az ivarokra, ez a fülemülék énektanulásában is megmutatkozik (CATCHPOLE *et al.* 1984). A hímek fertilisek, ami visszahat az énektanulásra azáltal, hogy a *L. luscinia* visszaszorulása miatt a szomszédos revírekből egyre több kevert énekű hibrid, illetve *L. megarhynchos* hím énekel.

A két faj énekének nagyfokú hasonlósága miatt a *L. luscinia* tojók a kevert énekű hibrid partnert is elfogadják (CATCHPOLE *et al.* 1984), ezért a *L. luscinia* megmaradt tojói is csak ezekkel állhatnak párba. A *L. megarhynchos* és *L. luscinia* fajok között létrejövő hibridizáció, és az ennek következményeként előállt tojósterilitás posztzigotikus izolációt jelent, amelynek mértéke eltérő lehet a különböző fajpárok hibridpopulációjában. Természetes környezetben azonban bizonyos fajpárok hibridjeinél nem csak sterilitás, hanem fertilitás is előfordul. A *Ficedula* fajok esetében például kimutatták, hogy a többszörös generációkból (F_2 , F_3 ... F_n) származó hibridek néha fertilisebbek lehetnek, mint az F_1 hibridek (GELTER *et al.* 1992). Ezért, a jövőben fontos lenne megtudni, hogy a fülemülék esetében mekkora a fertilis hibridek aránya az egyes generációkban.

A növekvő fertilitás ugyanis az aszimmetrikus génáramlásból eredő szelekciós nyomást csökkentheti (GELTER *et al.* 1992), ezáltal a hibridek terjedését féken tartja, ugyanakkor azt speciális életciklusuk (pl. vonulási szokás) is befolyásolja (RUEGG 2008). Amennyiben a hibridek kevésbé optimális vonulási szokást örökölnek, akkor ez a hibridizáció elleni szelekciót elősegíti (RUEGG 2008, ROHWER & IRWIN 2011, METTLER *et al.* 2013). A vonulási szokásokban meglévő különbségek emiatt hozzájárulhatnak a

reproduktív izolációhoz, így csökkentve az eltérő fajok közötti génáramlást. Mivel a különböző vonulási útvonalak a populációk számára eltérő túlélési lehetőségeket kínálnak, vonulási stratégiájuk függvényében egyesekre erősebb, míg másokra gyengébb szelekció hat (LIEDVOGEL *et al.* 2011). A barátságosáták (*Sylvia atricapilla*) szimpatikus populációinak legújabb, izotópos vizsgálata alapján a délnyugat- és délkelet-európai madarak F₁ hibridjei köztes (déli) vonulási orientációval rendelkeznek (METTLER *et al.* 2013, ROLSHAUSEN *et al.* 2013). Azon barátságosáták, amelyek a kontakt zóna középső részéről származtak, vonulási irányuk délnyugati-északnyugati volt, ami a déli-délkeleti vonulási irányú madarak (így a hibridek, illetve a délkeleti × délkeleti párok) elleni szelekcióra utal (METTLER *et al.* 2013). Az ilyen populációkon belüli genetikai szerkezet egyedi különbségekhez vezet a vonulási viselkedésben (ROLSHAUSEN *et al.* 2013). Következésképpen, a hibridzónák fejlődésére, dinamikájára az egyedi, tehát a hibridek által használt vonulási útvonalak hatással vannak. A távolság-alapú szelekciós hatás azonban a megvizsgált költőállományokban (a csekély földrajzi távolságok miatt) feltehetően kevésbé érvényesül, ezért ennek megismerésére a jövőben további célvizsgálatok javasolhatók.

VI. 3. A költőállományok filogenetikai vizsgálatának értékelése

A markervizsgálatok egyik fő célja, a *L. luscinia* felső-tiszai jelenlétének ellenőrzése volt. Másodsorban a négy vizsgált populáció filogenetikai és morfológiai jellemzőinek összehasonlítása volt a cél. A mtDNS vizsgálatok egyik jelentős eredménye, hogy *L. luscinia* haplotípus a Felső-Tisza mintavételi területről nem került elő (ÁCS & KOVÁTS 2013), ami arra utal, hogy ez a faj eltűnt az itteni élőhelyekről. A szatmár-beregi populáción kívül, a többi haplotípus csoport genetikailag homogén volt, ezek a *L. megarhynchos*-hoz sorolandók.

A DNS szekvencia-vizsgálat egyik legérdekesebb eredménye, hogy a Bockerek-erdőből (Szatmár-Bereg, Vámosatya) egy olyan *L. luscinia* kládot sikerült kimutatni, amely a többi haplotípus csoporttól tisztán elkülöníthető (3. függelék). Az eredmény újszerűségét a morfológiai és genetikai vizsgálatok eltérő eredménye is mutatja: az újonnan felfedezett parafiletikus

klád *L. luscinia* mitokondriális DNS-sel, de a *L. megarhynchos*-ra jellemző morfológiával rendelkezett. Ez a két faj közötti introgresszió bizonyítéka, melyet korábban csak a felső-tiszai állományban feltételeztek (SCHMIDT 1986b).

Ezen kívül az új *L. luscinia* klád genetikailag a Sverdlovskaya térségében élő populációkhoz áll közelebb, amely evolúciós szempontból keleti irányú, ázsiai kapcsolat bizonyítéka.

A populációk közötti genetikai differenciáltság mértéke adott területen kapcsolatba hozható az adott faj elterjedési mintázatával (VAURIE 1957, SAETRE *et al.* 2001, PÄCKERT *et al.* 2007). Az egybefüggő, vagy kevésbé tagolt elterjedési területtel rendelkező fajok genetikai differenciáltsága alacsonyabb, míg a tagolt elterjedési struktúra nagyobb különbségekhez vezet (HEWITT 1999). A vizsgálat során kapott eredmények ennek megfelelően alakultak, hiszen a vizsgálatba bevont állományok közül genetikailag a *L. megarhynchos* rendelkezik összefüggő területtel, míg a *L. luscinia*-t csak egyetlen helyről sikerült kimutatni. A kapott filogenetikai kladogram és a távolságmátrixok alapján, az általam vizsgált *L. megarhynchos* állományok a Kaukázus előterében elnyúló Kelet-európai síkság (Fekete-tenger keleti partvidéke, Krasnodar térsége) populációival állnak rokonságban (ÁCS & KOVÁTS 2013). A haplotípus-kládok filogenetikai mintázata a kelet-európai és a bátorligeti populációk közeli kapcsolatát mutatja.

A szekvenciák taxonómiai besorolása alapján tehát, a két faj eloszlása között jelentős különbség állapítható meg: a vizsgált állományt 93,9 %-ban a *L. megarhynchos*, amíg a szatmár-beregi haplotípus csoport által képviselt *L. luscinia* mindössze 6,1 %-os arányban reprezentálja. Ez egyben a *L. luscinia* jelentős mértékű visszaszorulását is jelzi a korábban becsült állománynagyságához (SCHMIDT 1986b, HARASZTHY 1998) képest.

A filogenetikai kapcsolatok megvitatásakor a kérdéses fajok vonulási szokásaira is szükséges kitérni, mivel ez a rekolonizációs útvonalak feltérképezését is segíti. A legújabb geológatoros és izotópos niche-vizsgálatok alapján nagy pontossággal igazolták, hogy a *L. megarhynchos* telelőterületei populáció-specifikusak: a Nyugat- és Dél-Európában költő populációk délnyugati irányban vonulnak és Nyugat-Afrikában (Libéria, Ghána, Nigéria, Kamerun) telelnek, míg a kelet-európaiak délkeleti irányban

távoznak, és a telet a közép-afrikai térségben (Dél-Csád, Közép-Afrikai-Köztársaság, Kongó) töltik (HAHN *et al.* 2013).

A nyugati és déli populációk telelőhelyei átfednek, míg a keleti állomány ezektől határozottan elkülönül. Ettől eltérően, a *L. luscinia* költő-telelőhely kapcsolatairól már kevesebb információval rendelkezünk. Geológátorral felszerelt svédországi egyedek (n = 35) mozgásai alapján azt találták, hogy a faj – a Szahara átrepülése után – három egymást követő területen (Szudán, Észak-Kenya, Kelet-Zambia) huzamosabb időt tölt el (STACH *et al.* 2012). A bázishelyek közötti mozgása, az esőket követő rovargradációs csúcsokkal esik egybe, ami következetes, komplex telelési magatartásra utal. A nagy fülemülék tehát szakaszosan vonulnak Afrikában, és vonulásukat több palearktikus énekeshez hasonlóan (LACK 1983) a téli esőzésekhez igazítják. A kisszámú visszafogási adatok szerint, az ősszel átvonuló példányok általában észak-nyugat, észak és észak-kelet felől érkeznek hazánkba (HARASZTHY 1998).

A filogenetikai kapcsolat-vizsgálatok alapján (ÁCS & KOVÁTS 2013) bizonyos, hogy az ország középső (Ócsa) és északkeleti részére (Felső-Tisza) a Kelet-európai-síkságon költő populációkból is érkeznek vonulók. A hazai élőhelyek azonban különböző szerepet töltenek be a faj vonulásában: a szezonon belül visszafogott madarak eltérő tömeggyarapodásából következik, hogy egyes helyeket (pl. Ócsa) a zsírtartalékok feltöltésére (CSÖRGŐ & LÖVEI 1995), amíg más területeket (pl. Bódva-völgy) csak átmeneti pihenésre használnak (KOVÁTS 2012).

A dolgozat témáját érintően a fenti megállapítások azért fontosak, mert az eljegesedési időszakok és a madárvonulási útvonalak kapcsolatai, a posztglaciális szétterjedési útvonalakat tükrözik (BERTHOLD *et al.* 2003). A geológátorral igazolt költőterület-telelőterület kapcsolatok a refúgium-elméletet (HEWITT 1999) erősítik meg: a nyugat- és dél-európai *L. megarhynchos* populációk egy nyugat-afrikai, míg közép- és kelet-európai állományai közép-afrikai refúgiumból népesíthették be az európai költőhelyeket. A *L. luscinia* esetében még nincsenek nagyobb mintaszámon alapuló eredményeink, de a rezidens telelőpontok elhelyezkedéséből (STACH *et al.* 2012) ítélve itt is egy kelet-, délkelet-afrikai refúgiumról beszélhetünk. Az említett külföldi vizsgálatoktól eltekintve, még nem ismerjük részleteiben az egyes populációk vonulási taktikáját, illetve differenciáltságát.

Különösen igaz ez a kelet-európai és ázsiai állományokra, melyekről egyelőre nem tudható, hogy pontosan milyen útvonalon és ütemben közlekednek Afrika felé. Hazai viszonylatban, a költő- és telelőhelyek közötti populációs szintű kapcsolatok teljes mértékben hiányoznak, mint ahogy a vizsgált hibridek (feltehetően sajátos) vonulási szokásairól sincsenek adataink. A hiányzó kapcsolatokat az említett konnektivitás-vizsgálatokkal szükséges tisztázni a jövőben. Ennek segítségével lehetővé válna, a feltételezett refúgiumokból történő szétterjedés-mintázat pontosabb rekonstruálása és összehasonlítása.

VI. 4. A vedlési mintázat értékelése

A madarak energiájuk jelentős részét a tollazat évenkénti (ciklikus) vedlésére fordítják (GINN & MELVILLE 1983, JENNI & WINKLER 1994). A vedlés időtartama nagyon változatos az európai énekesmadarak között. Amíg a nagytestű fajok (pl. *Corvus frugilegus*) vedlése 140-180 napig is eltarthat, addig az Északi-sarkkörön túl költő hósármány (*Plectrophenax nivalis*) vedlése 28-30 nap alatt befejeződik (GINN & MELVILLE 1983). Általános szabálynak tekinthető, hogy az állandó vagy rövidtávú (parciális) vonuló fajok vedlése tovább tart, mint a hosszútávú vonulóké (GINN & MELVILLE 1983, JONES 1995), amely a költő- és a telelőhelyek közötti eltérő távolságból adódik. A rezidens és parciális vonulási stratégiát követő fajok vedlése 40-80 napig, amíg a hosszútávú vonulóké 30-50 napig tarthat (JENNI & WINKLER 1994).

A vedlés időtartama és a vonulás során megteendő távolság, illetve az arra rendelkezésre álló idő között tehát szoros az összefüggés (JENNI & WINKLER 1994, KELEMEN *et al.* 2000). Vonulási stratégiájuk függvényében azonban még a hasonló távolságokra vonuló és széles elterjedésű fajoknál (pl. *Acrocephalus scirpaceus*, *Locustella luscinioides*, *Saxicola rubetra*, *Sylvia borin*, *S. nisoria*) is jelentős változékonyság figyelhető meg a vedlési stratégiákban (PEARSON 1973, BERTHOLD & QUERNER 1982, GINN & MELVILLE 1983, AIDLEY & WILKINSON 1987, HASSELQUIST *et al.* 1988., LINDSTRÖM *et al.* 1993, JENNI & WINKLER 1994, JONES 1995, HALL & FRANSSON 2001). Számos faj esetében a rövidebb távolságra vonuló déli és

délnyugati populációk lassabban, míg az északabbra költők gyorsabban vedlenek (pl. *Turdus merula*) (GINN & MELVILLE 1983, GWINNER 1996, BUSSE 2000). Ennek háttérében genetikai és környezeti tényezők állnak (GWINNER 1996, HELM & GWINNER 1999, 2001).

A legtöbb vizsgálat elsősorban a bonyolultabb életciklusú fajok (pl. *Locustella luscinioides*, *Phylloscopus trochilus*, *Locustella certhiola*, *Acrocephalus orientalis*) vedlési szokását célozza (pl. NISBET 1967, PEARSON & BACKHRUST 1983, BÜKI 1985, NORMAN 1990, RYMKEVICH 1990, NORMAN 1991, NIKOLAUS & PEARSON 1991, UNDERHILL *et al.* 1992, HULLÓ & GERGELY 2000, KELEMEN *et al.* 2000), azonban a vedlés populációs szintű variációi az egyszerűbb stratégiát követő fajok (pl. *Turdus merula*, *Parus major*, *Luscinia* spp.) esetében sem tisztázottak eléggé (SVENSSON 1992). Az általánostól eltérő vedlési mintázat megfigyelésére számos példa akad (GLADWIN 1969, DWOSETT 1971, 1972, NISBET & MEDWAY 1972, DHONDT 1973, GINN 1975, GASTON 1976, GALBRAITH 1977, BANKS 1978, GINN & MELVILLE 1983, EVANS 1986, HASSELQUIST *et al.* 1988), amely a legtöbb esetben az adott populációra jellemző. Mivel a vedlés a madarak éves ciklusán belül az egyik legfontosabb folyamat, a szokatlan vedlési mintázat populációs szintű szokásokat (pl. reprodukció, táplálkozás) is jelezhet (WILLIAMSON 1965, SWANN & BAILLIE 1979).

A régiókban költő énekesmadarak közül több faj vedlési stratégiájáról még csak felületes ismeretekkel rendelkezünk. Néhány hosszútávú vonuló (pl. *Ficedula hypoleuca*) és rezidens madárfaj (pl. *Parus major*) esetében előfordul, hogy a hímek a költés, illetve a fiókanevelés befejezése előtt már megkezdik a vedlést (DHONDT 1981, KELEMEN *et al.* 2000). A lemaradást a tojók részben úgy kompenzálják, hogy (i) (rezidens fajok esetében) rövidebb idő alatt cserélik ki a tollaikat, vagy (ii) (vonuló fajok esetében) a rendelkezésre álló idő rövidege miatt a vonulás idejére vedlésüket felfüggeszthetik (pl. *Phylloscopus trochylus*) (NORMAN 1990, 1991, 1994, 1998).

A vedlési stratégiák tehát részben az ivartól, sebességük pedig az egyed kondíciójától függenek (GINN & MELVILLE 1983, NORMAN 1997, BUSSE 2000, HELM & GWINNER 2001), de befolyásolja az adott élőhely minősége és az elérhető táplálékforrás is (BUSSE 2000, KELEMEN *et al.* 2000). A közeli és/vagy könnyen megszerezhető táplálék a tollcserét időben biztonságosabbá

teheti, amíg a távoli és/vagy nehezen elérhető táplálék a vedlésre fordítható energiát csökkentő tényező, ami miatt a vedlés időben elhúzódhat (GINN & MELVILLE 1983, BUSSE 2000).

A vedlésnek két fő típusát, (i) a részleges vedlést és (ii) a teljes vedlést különböztetjük meg. A teljes vedlés a kéz- és karevezők sorban történő cseréjével jár, amely során az evezők cseréje meghatározott szekvencia (sorrend) szerint megy végbe (GINN & MELVILLE 1983, SVENSSON 1992, BUSSE 2000). A részleges vedlés a vállevezőkre, ritkán egy vagy két karevezőre és részben, vagy akár egészben a farktollakra is kiterjedhet (GINN & MELVILLE 1983, SVENSSON 1992).

Az adult fülemülék általában teljes, mindkét szárnyra kiterjedő postnuptiális descendens vedlést végeznek. Ennek alapján a vedlés meghatározott szekvencia szerint megy végbe, vagyis az evezőtollak egymás után cserélődnek (GINN & MELVILLE 1983, JENNI & WINKLER 1994, SVENSSON 1992). Ekkor valamennyi szárnytoll, testtoll és farktoll is teljesen kicserélődik. Ez a stratégia fordul elő leggyakrabban az adult madaraknál, bár akadhatnak kivételek (MAGNANI 2004). Az evezők vedlése mindkét szárnyon szimmetrikusan és a két evezőcsoport között centrifugálisan megy végbe. A jellemző szekvencia szerint az első karevező akkor cserélődik, amikor a 4-7. kézevező növekszik és vedlése befejeződött (BERGER 1967, GINN & MELVILLE 1983, SVENSSON 1992, JENNI & WINKLER 1994). Vizsgálataim alapján négy egyed azonban nem ezt a stratégiát követte, hanem a karevezőket kihagyva folytatta a vedlést (6. melléklet, 4–5. kép) (KOVÁTS & UDVARI 2009). A fülemülék általában a költési szezon vége után, de még a vonulás előttkezdik meg vedlésüket (BERGER 1967, GINN & MELVILLE 1983, STRESEMANN & STRESEMANN 1966), de az július előtt sohasem indul meg (JENNI & WINKLER 1994). Ez a kelet-európai populációk esetében is mindig július második felére esik (DEMENTIEV & GLADKOV 1954). Az első toll általában június 25. és augusztus 5. között, illetve július 10. körül cserélődik ki (BERGER 1967).

Az eltérő vedlési mintázat kialakulása nagy mértékben függhet attól is, hogy az év során az egyedek hogyan időzítik életük fő eseményeit. A madarak a vedlés alatt azokat a tollakat cserélik később – tehát a kedvezőtlen időszakhoz közelebb –, amelyeknek nagyobb hatása van a repülési képességükre, gyorsabban kopnak és kevesebb energiába kerül a vedlésük. BARTA *et al.* (2006) az optimális vedlési stratégiák kapcsán készített modellje

szerint az azonos tollpásztán lévő tollak vedlési sorrendjének kialakításában a környezetnek jelentős a szerepe. Az egyedi életmenet kihatással van az egyed által használt vedlési stratégiára (JENNI & WINKLER 1994). Azoknál az énekesmadaraknál, amelyeknek jól ismerjük vedlési sajátosságait, a tollcsere időzítésében szinte mindenhol előfordul a nemek közötti különbség. Sok fajnál előfordul, hogy a hímek a költés, vagy a fiókanevelés befejezése előtt elkezdik a vedlést, míg a tojók csak később vedlenek. Ez más hosszútávú vonuló (pl. *F. hypoleuca*, HEMBORG 1998) és a rezidens fajoknál (pl. *Parus major*, DHONDT 1981) egyaránt előfordul. Az általam tapasztalt rendellenes vedlésre kétféle magyarázat szolgálhat: (i) a madarak a karevezők vedlését a vonulás idejére megszakítják („*arrested moult*”) (pl. energiatakarékosság céljából), így a többi tollat csak a telelőterületen cserélik; vagy (ii) felfüggesztett vedlést („*suspended moult*”) végeznek (MEAD & WATMOUGH 1976, BERTHOLD & QUERNER 1982, SVENSSON 1992, JONES 1995), amely régi és új tollakat egyaránt tartalmaz. Az utóbbi esetben a nem vedlett evezők már csak a következő teljes vedléskor cserélődnek (pl. nádi tücsökmadár *Locustella luscinioides*, (KELEMEN *et al.* 2000). A bátorligeti példányok azonban nem felfüggesztett vedlést végeztek, mivel annak fő ismérve, hogy időtartama egybeesik az őszi vonulással. Mivel a vizsgált egyedek vedlése június elején, vagyis még költési időben zajlott, a felfüggesztett vedlésre vonatkozó hipotézis elvethető. Ezen kívül a kérdéses példányokon subcutan zsír nem volt, ami szintén vonuláshoz való készülődés ellen szól. Ezeket figyelembe véve, a kérdéses korai vedlés egy prenoptualis és posztnoptualis szakasz közötti sajátos stratégiával lehetne leginkább jellemezni. A madarak tollazata jó állapotú (kopásmentes) volt, ezért nem zárható ki, hogy ezek a példányok Afrikában is végeznek egy teljes vedlést (a telelőhelyen eltöltött erre bőven elegendő). Az adult madarak évi két teljes vedlése ritka startégia a Palearktiszi énekesek körében (SVENSSON 1992), és eddig csak néhány faj esetében bizonyított (pl. *Lanius tigrinus*, *L. cristatus* (STRESEMANN & STRESEMANN 1971), *Phylloscopus trochilus* (NORMAN 1991, 1998).

A bátorligeti egyedek „sietve” cserélték evezőtollaikat, a növekvő tollak fejlettségéből ítélve vedlésük már májusban megindult. Nem tudható pontosan, hogy a vizsgált madarak miért kezdték ilyen korán a vedlést, illetve miért nem indult meg a kézevezők vedlése alatt a karevezők cseréje. A

vedlési mintázat területi eltérésére az egyik logikus válasz az lenne, hogy egy nagy elterjedésű faj esetében, a délebbi populációk „ráérnek” később vedleni, mivel nem kell hosszabb utat megtenniük, mint a sokkal északabbra költő egyedeknek. Ennek teljesebb körű megértéséhez a madarak költésbiológiáját és a korai vedlés ciklikusságát kellene vizsgálni. Az évente rendszeresen, azonos időszakban végzett tollcserét az adott populáció szempontjából normálisnak kell tekintenünk (GINN & MELVILLE 1983, SVENSSON 1992, JENNI & WINKLER 1994).

A bátorligeti populáció június eleji vedléséhez csak egy hasonló példát találtam: 2009 június 3-án, a cseh Mladá Boleslav környékén (50°24'39"É, 14°56'14"K) egy adult *L. megarhynchos* × *L. luscinia* steril hibrid tojót fogtak (REIFOVÁ *et al.* 2011a). A területen a legtöbb *L. megarhynchos* június 17. és augusztus 21. között kezdi meg a vedlést (KVEREK 2008). Az egyed kézevezői (hasonlóan az általam megvizsgált példányokhoz) aktív vedlésben voltak, de a karevezőkre nem terjedt ki. A tollak fejlettségéből arra következtettek, hogy azok vedlése már május 28-án megindult. Az egyeden nagy mennyiségű subcutan zsírt is találtak annak ellenére, hogy a fülemülék általában csak az őszi vonulás előtt, hirtelen kezdenek tartalékfelhalmozásba (STADIE 1991). A korai tollváltás okaként két lehetőséget jelölnek meg: (i) a madár a korábbi években nem költött, ezért vedlését már néhány héttel korábban megkezdte, mint a rendszeresen költő társai (habár ennek indoklása elmarad). A hibrid tojó korai vedlésének oka a hibridsterilitás; (ii) a vedlés helytelen időzítését a szülőfajok éves szaporodási ciklusának eltérése okozza, ami a hibridekben a korai vedlés kialakulásához vezet. Ez utóbbi más taxonok esetében, például az afrikai és az európai cigánycsuk fajok (*Saxicola torquata rubicola* – *S. t. axillaris*) között is megfigyelhető (HELM & GWINNER 1999). Mivel a Bátorligeten befogott madarak hímek voltak, ezek korai vedlése a hibridsterilitással nem magyarázható. A fülemülék őszi táplálékául szolgáló fekete bodza érése a klímamelegedés következtében korábbra tolódott (SZABÓ *et al.* 2009). Ezért, bizonyos populációk korábban kezdenek zsírtartalék-felhalmozásba.

Amennyiben a madarak a felvett táplálékot a vedlés mielőbbi befejezésére fordítják júniusban, a korábban megújult tollazattal „ráérnek” egy számukra sokkal alkalmasabb (akár távolabbi) táplálkozóhelyre eljutni a vonulás tényleges megkezdése előtt. A hamarabb kicserélt tollazat ugyanis

lehetővé teszi azt is, hogy a madarak akár hosszabb, de biztonságosabb (pl. biztosabb táplálékforrásokat kínáló) útvonalon közlekedjenek afrikai telelőhelyük felé. A költés alatt meginduló (akár részben vagy akár egészében befejeződő) vedlés azonban az egyed életmenetére alapvető hatással van, mivel ekkor a költésre és a vedlésre rendelkezésre álló időt (és energiát) a madárnak egyszerre kell beosztania. A vedlési sajátosság tehát az adott populáció költési ciklusa, vagy az egyedi életmenet miatt is kialakulhat. A fotoperiódus hossza (amely augusztusban rövidebb, mint a júniusi-júliusi időszakban), valószínűleg figyelmeztető jelként játszik közre abban, hogy vonulás előtt az egyednek mikor kell kezdenie a vedlést (BARTA *et al.* 2006). BARTA *et al.* (2006) modellje igazolta, hogy bizonyos állapotváltozók (pl. tollminőség, energiatartalékok) jelentősen befolyásolják a vedlés és vándorlás időzítését.

A kimutatott filogenetikai kapcsolatokat figyelembe véve szükséges lenne megtudni, hogy a kelet-európai (és az ázsiai) populációk a batorligeti állománnyhoz hasonló, vagy eltérő vedlési szokásokkal rendelkeznek. A refúgium hipotézis, illetve a posztglaciális rekolonizáció elmélet szerint ugyanis, a földrajzi izolációt követően számos populáció megőrizhette életciklusát (HEWITT 1999, 2000, 2004).

VI. 5. Az élőhelyhasználat vizsgálat eredményeinek értékelése

Adott élőhelytípus teljes elkerülését összesen két esetben tapasztaltam. A bódvai állomány a származék erdő típust, míg a szatmár-beregi madarak a faültetvényeket elkerülik. A származék erdők elkerülése arra utal, hogy ez az élőhelytípus ott inkább a magasabb fekvésű, hegyvidéki erdőtömbökben fordul elő (lásd 4. melléklet, 1b. térkép) és nem a fészkelés vagy táplálkozás szempontjából kedvezőbb, folyóhoz közeli ligetekben. A Bódva-völgyben előforduló faültetvények aljnövényzet-szerkezete miatt azonban ezek alkalmas költőhelyet jelentenek. Ezzel magyarázható a vizsgált állomány faültetvényekkel szembeni pozitív preferenciája. A felső-tiszai állomány esetében a madarak az átmeneti természetességű élőhelyeket kedvelik jobban, míg a batorligetiek a származék típusú élőhelyeket.

Ennek oka a már bemutatott nagyfokú élőhely-fragmentáció. A vizsgált költőállományok közül a szatmár-beregi madarak preferencia-mintázata volt a legszabályosabb. A preferencia-értékek a magasabb fokú természetesség felől az alacsonyabb felé fokozatos csökkenést mutattak. A természetes szerkezetű élőhelyek kedveltsége ennél a populációnál volt a legnagyobb, ami arra utal, hogy itt ebben az élőhelytípusban található meg a költéshez és fiókaneveléshez szükséges feltételek (források).

Az élőhely-preferencia vizsgálatok alapján azt várnánk, hogy a territóriumok általában a magasabb természetességű élőhelyekre esnek. Ennek ellenére heterogenitást tapasztaltam. A pozitív preferencia-érték nem csak a magasabb, hanem az alacsonyabb természetességű élőhelyek esetében is kimutatható volt, ami vegyes élőhelyhasználatra utal. A hibridizációs övezetben költő állományok tehát az ökológiai szempontból diverzebb és a homogénebb élőhelyeket egyaránt elfoglalják.

Az eredmények azt mutatták, hogy a magasabb természetességű élőhelyek akár teljes elkerülése is előfordulhat (pl. Bódva, Felső-Tisza). A bódvai állomány esetében például az átmeneti természetességű élőhelyek preferáltsága maximális ($P_x = 1$), míg a természetes élőhelyeké csak ennek fele ($P_x = 0,51$) volt. Ez ellentmond annak, hogy az egyedek általában a nagyobb természetességű élőhelyeket foglalják el. Az eltérő preferenciák tehát jelen esetben nem az élőhelytípusok általános diverzitására, hanem inkább az adott faj specifikus forrásigényeinek meglétére, vagy hiányára utalhatnak. A szatmár-beregi állomány élőhelyválasztási mintázata a többitől jól elkülönül. Az egyedek kifejezetten a nagyobb természetességű élőhelyeket preferálják, míg a homogénebb élőhelyeket egyértelműen elkerülik. A kapott mintázat magyarázata, hogy a Szatmár-Bereg területén meglévő erdős élőhelyek a *L. luscinia* számára még megfelelnek. Az élőhelyválasztás, a morfológiai jellemzők és a genetikai eredmények is arra utalnak, hogy a *L. luscinia* állománya ezen a területen élt túl legtovább. A többi állomány esetében a preferencia-mintázat kevertebb képet mutat és a *L. megarhynchos* élőhelyválasztását tükrözi. A fülemülék általában a talajon, vagy annak közelében fészkelnek. A fiatalok átlagosan négyhetes korukban válnak teljesen önállóvá és hagyják el a revír területét, de ennek eléréséig az aljnövényzet (*Urtica* spp., *Rubus* spp., stb.) nélkülözhetetlen rejtékhelyet

jelent számukra (SORJONEN 1980, BANKOVICS, CSÖRGŐ és AMRHEIN szóbeli közlései, saját megfigyelések).

Ezen kívül a szülők a fiókák etetéséhez szükséges táplálékot (lószúnyogok, lepkehernyók, pókok) szintén ebből a szintből szerzik be (SORJONEN 1980, HARASZTHY 1998). A fészkelőhely megfelelő aljnövényzetborítottsága és összetétele a fiókanevelés szempontjából tehát alapvető fontosságú (STUTTARD & WILLIAMSON 1970, SORJONEN 1980).

A fülemüléknél a filopátia igen nagyfokú, vagyis az egyed évről-évre ugyanazt a territóriumot foglalja el. Ezt azért fontos megemlíteni, mert a megjelölt egyedek élőhely-preferenciái a visszafogások által kapott adatokkal a későbbiekben összehasonlíthatók. Az eltérő időszakok preferenciaértékeiben talált különbségek egyúttal az élőhelyek megváltozását is jelzik.

VI. 6. A *Luscinia luscinia* állománycsökkenésére vonatkozó eredmények értékelése

A *L. luscinia*, korábbi költőfajunk helyi állománycsökkenésére több magyarázat is szolgál. A faj élőhelyigényéből kiindulva a csökkenés elsődleges oka az élőhelyek erős fragmentációja. A fragmentált erdei élőhelyeken gyakran mutatható ki szegélyhatás, ahol a ragadozók száma miatt nagyobb a fészekpredáció (BÁLDI 1996, KEYSER *et al.* 1998, PRIMACK 2001), míg az élőhelyfoltok belseje felé haladva a fészkek, így az utódok túlélése fokozatosan nő (ROBINSON *et al.* 1995, BÁLDI 1996). Az alkalmas élőhelyek hiánya miatt megnő a fészekdenzitás, ami önmagában is kisebb fészkelési sikerhez vezet (PATON 1994, BÁLDI 1995, KEYSER *et al.* 1998). Ez az erdőirtással szorosan összefügg (BÁLDI 1996), ami egy talajon fészkelő madárfaj számára fokozott hátrányt jelent. Amennyiben az alkalmas élőhely ösztérülete redukálódik, csökken az alkalmas territóriumok és az egyéb források elérésének a lehetősége is, amely egyedszám csökkenéséhez vezet (STEPHENS *et al.* 2003).

A fülemülék erős territoriális fajok, ezért az élőhelyek elfoglalása során gyakran alakul ki kompetíció (SORJONEN 1986b, LILLE 1988, AMRHEIN *et al.* 2002, 2004a, 2004b, VOKURKOVÁ *et al.* 2013). Ebben a két faj eltérő szezonális szerepet játszik: a hím fülemülék hamarabb érkeznek

meg európai költőterületükre, mint a nagy fülemülék (HARASZTHY 1998, SCHMIDT 1986a, STADIE 1991), mivel költő- és telelőhelyük eltérő távolságokra található (CRAMP 1988, 1993).

A visszaérkezés eltérő időzítése miatt a fülemülék a jobb minőségű élőhelyeket hamarabb elfoglalhatják, konkurenciát jelentve ezzel a társfaj számára.

Adott populációrendszerben számolni kell a populációk közötti migráció következtében fellépő génáramlással. Lengyelországi populációknál bizonyított, hogy a génáramlás a *L. megarhynchos*-tól a *L. luscinia* irányba folyik (STORCHOVÁ *et al.* 2010). Mivel a *L. luscinia* az ottani területeken jóval gyakoribb elterjedésű, populációi stabilabbak, így erősebb kompetíciós nyomást gyakorolhat a másik fajra (REIFOVÁ *et al.* 2011b). A populációk genetikai szubstrukturáltsága és differenciáltsága között tehát a kompetícióban is különbségek várhatók amiatt, hogy a rekolonizáció során a két faj területenként eltérő arányban terjedt el. Mivel az erős génáramlás nagyobb fokú szubstrukturáltsághoz vezet, a zóna közepe felé irányuló génáramlás általában jelentősebb (STORCHOVÁ *et al.* 2010).

A kapott morfológiai mintázat alapján a génáramlás a lengyelországgal ellentétes, vagyis a *L. luscinia*-tól a *L. megarhynchos* irányba mutat. A kis populációk esetén a drift mellett fellépő beltenyésztés miatt csökken a genetikai variabilitás, mivel a genotípusgyakoriságok a homozigótaság fokozódásának irányába tolódnak. A hibridsterilitás által keltett genetikai barrier (pl. posztzigotikus izoláció) és a monogám párzási szokás a kis populációk fennmaradása ellen ható tényezőket csak erősítik.

VII. Következtetések, javaslatok

Komplex morfológiai összehasonlító vizsgálatokban gyakran az a fő cél, hogy a populációk (csoportok) elkülönítése minél megbízhatóbb módszerekkel történjen, ezzel együtt a módszer alkalmas legyen a differenciálásra alkalmatlan változók szelektálására. A dolgozatban közölt klasszifikálási eredmények alapján a RF és a CART megbízható statisztikai modellek a populációkat jellemző lényeges változók feltárására. Ezért, mindkét modell széles körű alkalmazása javasolható a hasonló jellegű morfológiai összehasonlító vizsgálatokban. A módszerek szimultán használata különösen az olyan széles elterjedésű fajok esetében lehet sikeres, amelyek helyi populációi között a meglévő biometriai különbségek kismértékűek és fokozatosak (pl. *Calandrella* spp., *Galerida* spp., *Phylloscopus* spp.) (CRAMP 1988, HANSKI & TIAINEN 1991, SVENSSON 1992).

A filogenetikai eredmények alapján a *L. megarhynchos* állományok genetikai diverzitása alacsonynak adódott, tehát ezek között intenzív a génáramlás. A kis genetikai távolságok miatt a rokoni kapcsolat szorosnak mondható. A megvizsgált állományok filogenetikailag a kelet-európai populációkhoz állnak a legközelebb, amely a térség egyik fő rekolonizációs útvonalán fekszik (HEWITT 1999). A markervizsgálatok azt mutatták, hogy a *L. luscinia* a Felső-Tisza magyarországi szakaszáról, mint fészkelő faj, eltűnt. Ennek oka egyrészt az élőhelyek minőségi romlása, és ennek köszönhetően a *L. megarhynchos*-szal való hibridizáció. Mivel az interspecifikus hibridek genetikailag a bátorligeti csoporthoz állnak közelebb, a bátorligeti élőhely refúgiális kiindulópontot jelenthetett az északabbra fekvő (pl. Felső-Tisza, Bódva) területek rekolonizációjában.

A morfológiai-, és filogenetikai eredmények alapján a *L. luscinia* faj a szatmár-beregi vizsgálati területen még megtalálható. Ezt az élőhelypreferencia mintázat is megerősítette. A többi állomány esetében már jóval homogénabb a kép, az élőhelyválasztási mintázatok inkább a *L. megarhynchos* élőhely-igényeit tükrözik. A hibridizáció szempontjából ez lényeges elem, mivel ez is alátámasztja, hogy a két faj keveredését az élőhelyek megváltozása valóban elősegíthette.

A reprodukív izoláltság hiánya a közelrokon fajok között introgressziót indukál. Ennek következtében csökken a genetikai diverzitás, a ritka allélok kiesésével pedig a populáció fennmaradása veszélybe kerül.

A *L. luscinia* felső-tiszai eltűnése, és a hibridek nagy aránya ezért a kis populációk sérülékenységére hívja fel a figyelmet. A hibrid egyedek jelenléte tehát részben indikátor szerepet tölt be, így a kapott információkat elsősorban az élőhelykezelési tevékenységek meghatározása során lehet felhasználni. Ennek figyelembe vételével a károsnak ítélt folyamatok (pl. élőhelyvesztés) időben felismerhetők és szükség esetén javíthatók. További vizsgálatok javasolhatók azonban az állományok genetikai struktúrájának részletesebb feltárására. Célszerű volna meghatározni például, hogy a populációkban melyik ivar genetikai differenciálódása a nagyobb. Az ivarok eltérő szétterjedési stratégiája, és kompetíciója ugyanis az erősebb ivari differenciálódás miatt is bekövetkezhet. Ez genetikai szempontból előnyösebb, mivel növeli a heterozigóciát.

A bátorligeti állomány esetében kimutatott szokatlan vedlési mintázat szintén új tudományos adat. Mivel a kapott mintázat azt igazolta, hogy a vedlés időzítése még a genetikailag hasonló egyedek között sem egységes, a korai vedlést az adott állomány éves életciklusának természetes részeként kell értelmeznünk. Igazolható tehát, hogy egyes populációk sajátos vedlési rendszert is alkalmazhatnak. Ennek háttérében alternatív viselkedési formák (pl. a táplálék eltérő felhasználása, eltérő időbeosztás, stb.) állhatnak. A kialakulásáért felelős tényezők részletesebb feltárásához további mintaterületek bevonása javasolt.

Az élőhely-preferencia értékei között heterogenitás volt kimutatható. Pozitív preferencia a magasabb és az alacsonyabb természetességű élőhelyek esetében is előfordult. Ezek között azonban nem volt szignifikánsan különbség, ami arra utal, hogy a territóriumok kiválasztását az eltérő természetességű élőhelyek alapvetően nem befolyásolják. A költőhelyek kiválasztása a fülemülék esetében jobban függhet a mikroélőhelyektől (pl. elegendő aljnövényzet megléte a fiókanevelés miatt) (SORJONEN 1980). A mikroélőhelyek következetes használata kapcsán további vizsgálat javasolt, amellyel értékes információkhoz lehet jutni (pl. van-e különbség a predátorok előli elrejtőzésre, vagy a táplálkozásra használt élőhelytípusok között).

VIII. Új tudományos eredmények összefoglalása

Átfogóan vizsgáltam két testvér faj, a *Luscinia megarhynchos* és *L. luscinia* szimpatikus elterjedésű állományainak morfológiai-, vedlési jellemzőit, filogenetikai kapcsolatrendszerét és élőhely-preferenciáját Magyarország északkeleti régiójában 2006 és 2013 között. A morfológiai és genetikai vizsgálatokkal megpróbáltam feltérképezni a két faj hibridizációjára utaló jeleket. Ennek kapcsán összefüggéseket kerestem a hibridizáció, és a *L. luscinia* korábban feltételezett hazai állománycsökkenése között.

Négy fülemüle állomány ('Bódva', 'Felső-Tisza', 'Szatmár-Bereg' és 'Bátorliget') morfológiai jellemzőit vizsgáltam. Összesen 121 megmért egyed bevonásával meghatároztam a költőállományok elkülönítéséhez felhasználható morfológiai változókat, majd az állományokat ezek alapján összehasonlítottam. A lényeges morfológiai változók szelekciójára a véletlen erdők (RF) és a döntési fák (CART) módszereket eredményesen alkalmaztam. Megállapítottam, hogy az állományokat leginkább a kézevezők hossza (P_2 , P_3 , P_4), másodsorban pedig a csőrméret (BL, Bw) alapján lehet elkülöníteni. Ezen változók között nagyfokú korreláltság is jelentkezett.

A morfometriai vizsgálatok alátámasztották továbbá azt is, hogy a *L. luscinia* típusos példányai a Felső-Tisza vizsgált részéről eltűntek. A kapott morfológiai eredmények arra utalnak, hogy a területen jelenleg a *L. luscinia* × *L. megarhynchos* interspecifikus hibridjei és a *L. megarhynchos* fordulnak elő. Az alkalmazott módszerek (lineáris modell, Levene-teszt, véletlen erdő, döntési fa, diszkriminancia analízis) alapján a szatmár-beregi populáció a bódvai, a felső-tiszai és a bátorligeti állományoktól határozottan elkülöníthető, így ezt morfológiailag önálló csoportnak tekintendő. Mivel az eredmények alapján az alkalmazott statisztikai modellekkel (különösen a RF, CART) más problémás taxonok összehasonlítása is hatékonyan elvégezhető, javasoltam a módszerek széleskörű használatát.

Megállapítottam, hogy a megmért egyedek 6,92 %-a ($n=9$) interspecifikus hibrid. A hibridek magas aránya arra utal, hogy a *L. megarhynchos* által egy nagyobb fokú introgressziós nyomás zajlik. A morfológiai karakter eltolódások és a hibridek aránya stabil, növekvő hibridpopuláció meglétére utalnak.

A filogenetikai eredmények igazolták, hogy a vizsgált állományok a kelet-európai populációkkal mutatnak rokonságot, azaz posztglaciális szétterjedésük is ebben az irányban történhetett. A DNS szekvenálás segítségével, a szatmár-beregi állományban (Bockerek-erdő) olyan önálló haplotípus csoport került elő, amely *L. megarhynchos* morfológiával, de *L. luscinia* mtDNS-sel rendelkezett. A mitokondriális introgresszió alapján arra lehet következtetni, hogy a korábbiakban a *L. luscinia* erről a területről kiszorította a *L. megarhynchos*-t és azt periférikus élőhelyekre izolálta. Mivel azonban a *L. megarhynchos*-szal ellentétben a szatmár-beregi populációban nem voltak olyan egyedek, amelyek tipikus *L. luscinia* morfológiával és mtDNS-sel rendelkezének, e faj szülőpéldányainak jelenléte egyelőre nem bizonyítható, így további vizsgálatok szükségesek.

A molekuláris óra által kapott divergencia-időértékek alapján, a két faj az utolsó pleisztocéni glaciális megelzően, mintegy 13,000 évvel ezelőtt válhatott el egymástól. A szatmár-beregi *L. luscinia* klád a kelet-európai populációktól kb. 1300 évvel ezelőtt szakadt el, majd innen kolonizálta a térséget. Ennek alapján ez az introgressziós folyamat, a várakozásokkal ellentétben nem az elmúlt évtizedekben, hanem már jóval korábban megkezdődhetett. Következésképpen, nem valószínű, hogy a két faj közötti génáramlás csak az utóbbi időben indult volna meg, esetleg csak antropogén hatásra. Mivel a másik három állomány genetikailag homogénnek adódott, arra lehet következtetni, hogy az elkülönülésük óta eltelt idő nem volt elegendő arra, hogy jelentős mértékű mutáció halmozódjon fel a mitokondriális génjeikben. A genetikai vizsgálatok egyik érdekes eredménye, hogy az interspecifikus hibridek filogenetikailag a bátorligeti csoporthoz állnak közelebb. A bátorligeti és a kelet-európai állományok között meglévő szoros kapcsolat pedig arra utal, hogy a bátorligeti refúgiumban izolálódott populáció rekolonizációs kiindulópontot jelenthetett a környező élőhelyek felé.

Vizsgáltam az állományok költési időszak alatti vedlését. Csak a bátorligeti területen voltak vedlő egyedek (n=24), ami az összes vizsgált példány (n=154) 15,6 %-a. Ezek vedlése az őszi postnuptiális teljes vedléssel megegyező mintázatú volt. A kézevezők cseréjét azonban június elején már részben befejezték, tehát a vedlést a szokásosnál hamarabb (kb. 30-40 nappal korábban, májusban) kellett megkezdjék. Kilenc példány a karevezőket

kihagyva folytatta a vedlést. Ilyen vedlési mintázatot és időzítést, a fülemülék esetében még nem észleltek. A rendellenes vedlés hímeknél fordult elő, ezért ez nem magyarázható hibridsterilitással. Az eltérő időzítés háttérben más hatások (pl. élőhelyváltozás, genetikai hatások, elérhető táplálékforrások minősége és mennyisége, időzítés-stressz) állhatnak. A kapott mintázat a vedlés populációs szintű differenciáltságára utal. Az eredmény újszerűsége, hogy a populációk vedlési rendszere még a kisléptékű állományok között sem mindig egységes. A költési szezon alatti vedlés teljesebb körű megértését külön program keretében javasolt vizsgálni a későbbiekben.

Az élőhely-preferencia vizsgálatokkal igazoltam, hogy a populációk különböző természetességű élőhelyeket preferálnak, és nem kizárólag a legjobb minőségűeket foglalják el. Megállapítottam, hogy a revírek kiválasztását nem befolyásolja az élőhelyek természetessége, amely adaptív plaszticitásra utal. A hibridizációs övezet költőállományait tehát a kevert élőhelyhasználat jellemzi.

A felső-tiszai *L. luscinia* maradványpopulációja kapcsán a DNS vizsgálatok PCR-negatív eredményt adtak, melynek alapján a faj a korábbi költőhelyéről eltűnt. Ennek fő oka egyrészt az élőhelyfragmentáció (szegélyhatás), másrészt a *L. megarhynchos*-szal való intenzív hibridizáció, és az ennek következtében előállt, a posztzigotikus izolációból eredő hibridsterilitás. Az élőhely-szerkezetek átalakulása a fülemülék intenzív kompetícióját tehát erősíti, amit az interspecifikus hibridek nagy aránya is igazol.

IX. Summary

I comprehensively examined characteristics of morphology, moulting, phylogenetic relationships and habitat-preferences in a contact zone of two sister species of nightingales *Luscinia megarhynchos* and *L. luscinia* in North-Eastern Hungary between 2006 and 2013. I would have liked to know whether the two species hybridize with each other using morphological and genetic studies and if so, in what extent. In this context, I was looking for relationships between hybridization and hypothetical decreasing of the former population of *L. luscinia*.

I investigated morphological characteristics of four populations called 'Bódva', 'Felső-Tisza', 'Szatmár-Bereg' and 'Bátorliget', respectively in the northeastern region of Hungary. In total, 121 individuals were measured and compared with each other on the basis of different biometrical characteristics. For the prediction of relevant morphological variables, *random forest* (RF) and *classification and regression trees* (CART) methods were effectively used. The statistical results confirmed that the four populations can primarily be characterized by on the basis of the length of primaries (P₂, P₃, P₄) and on bill sizes (BL, Bw), secondly, while other morphological traits showed greater similarities between the populations. Further, these variables highly correlated with each other. The morphometric analysis also confirmed that nominotypical *L. luscinia* was extinct from the studied site of the Felső-Tisza. The morphometrical results showed that interspecific hybrids of *L. luscinia* × *L. megarhynchos* and *L. megarhynchos* can only be found in the Felső-Tisza and its surroundings, presently. Based on the utilized methods (linear model, Levene's-test, random forests, classification and regression trees, and linear discriminant analysis) Szatmár-Bereg population was significantly differed from population of Bódva and Felső-Tisza and Bátorliget. Thus, individuals of the Szatmár-Bereg are considered as a morphologically separated group. According to my findings, extensive use of classification models of RF and CART are recommended for similar comparative morphological studies.

In total, 6.92 % of measured individuals were interspecific hybrids (n=9). It suggests a high level pressure of introgression takes place from the *L. megarhynchos* to *L. luscinia*. The morphological character displacements and the proportion of hybrids refers a stable hybrid population.

The phylogenetic results confirmed that the four populations clustered to those marker haplotypes originated from Eastern Europe. Using direct sequencing of the mitochondrial DNA, a strong evidence for a haplotype group of Szatmár-Bereg (Bockerek Forest) was found, which had *L. megarhynchos* morphology but of *L. luscinia*' mtDNA. Based on the mitochondrial introgression I suggest that former stand of *L. luscinia* ousted *L. megarhynchos* from this area to peripheral habitats. However, I did not find individuals which both phenotypically and morphologically are *L. luscinia* in the Szatmár-Bereg contrary to the *L. megarhynchos*. Thus, presence of parental specimens of *L. luscinia* has not been proven yet, thus, further research is needed.

Based on divergence time values obtained by molecular clock, the two coexistent *Luscinia* species might be separated before the last Pleistocene glaciation ca. 13.000 years ago. Szatmár-Bereg' *L. luscinia* population might be diverged from its Eastern European' stands approximately 1.300 years ago, and colonized the studied region later. It suggests introgression process did not begin in the past decades, but much more earlier. Consequently, it is unlikely that gene flow have recently been started between the two species by human impact solely. The other three populations were genetically homogeneous suggest there was not enough time to accumulate a significant mutation in their mitochondrial genes to separation. One of the most interesting of the genetic analyses was that interspecific hybrids are genetically closest to the Bátorliget population nor to others. The relationship between the populations of Bátorliget and Eastern Europe suggests isolated refuge nightingale' stand of Bátorliget might be a focal point of the recolonization to surrounding areas.

I investigated the moulting system of the four populations during breeding season. Twenty four (15.6%) moulting individuals of all investigated birds (n=154) were captured in Bátorliget only. Their moulting showed common postnuptial moulting pattern. The exchange of primaries has already completed partially in those individuals at the beginning of June, so

they had to begin the moulting earlier than usual (about 30-40 days earlier in May). Nine birds almost finished the change of the primaries, but their moulting did not extend to the secondaries. This strategy has not been reported in adult nightingales under breeding period in Hungary yet. The early moulting could not be caused by hybrid sterility in case of male individuals. Thus, it suggests that early onset of moulting process may be a natural part of those population's annual life cycle. The possible explanations for this outlier moulting pattern can be found in environmental changes, the quality and quantity of available food resources or time stress. This novel result showed that moulting system is not uniform in genetically closely related populations, but some of them follow alternative strategies. However, to obtain a better overview of moulting system, further investigations are recommended during the breeding season.

I confirmed that the four investigated populations did not differ significantly in their habitat-preferences. I found that selection of territories is not affected by the naturalness of habitat types which refers to adaptive plasticity. Hence, sympatric nightingale' population characterized by a mixed habitat selection.

X. Köszönetnyilvánítás

Az elsők között szeretném köszönetemet kifejezni témavezetőmnek Dr. Varga Zoltánnak, hogy a kutatómunkámat irányította. Köszönöm a munkához adott útmutatásait és végtelen türelmét. Nagyon köszönöm Dr. Hamos Andrea társ-témavezetőnek a statisztikai elemzésekhez nyújtott segítségét, amely a dolgozat magját képezi. Köszönöm Dr. Csörgő Tibornak a munkákhoz adott szakmai és módszertani tanácsait. Kimeríthetetlen segítőkészségét, tanítását – amit gyerekkorom óta kaptam – nem tudom elegendő hálával kifejezni. Köszönettel tartozom Dr. Barta Zoltánnak, aki a kutatás-tervezést és a dolgozat végső kialakítását számos ötlettel segítette.

Külön köszönöm Urbán Helgának a minták és az adatok terepi begyűjtéséhez nyújtott segítségét, amely nélkül ez a dolgozat nem készülhetett volna el. Köszönettel tartozom Ferencz Beatrix szakkönyvtárosnak és Büki Józsefnek, akik a nehezen hozzáférhető irodalmak beszerzésében voltak segítségemre.

Köszönöm Dr. Szép Tibornak az élőhelyváltozások kapcsán megosztott saját tapasztalatait, Ács Zoltánnak a molekuláris vizsgálatokhoz nyújtott segítségét. Köszönet illeti Dr. Bankovics Attilát (MTM Madárgyűjtemény), Dr. Sharon Birks-t és Mr. Kevin L. Epperly-t (Burke Museum, Washington), hogy múzeumi preparátumokhoz való hozzáférést biztosították számomra. A taxonómiai kérdésekben köszönöm Dr. Agnieszka Ozarowska és Dr. Przemysław Busse (Gdansk University, Poland), illetve Dr. Végvári Zsolt és Farkas Roland szakmai tanácsait. Köszönöm Dr. Hornok Sándornak a téma madár-parazitológiai részéhez adott szakmai segítségét és javaslatait.

Köszönettel tartozom a Vénic Alapítványnak a terepi és laboratóriumi költségekhez felajánlott anyagi támogatásért. A terepen nyújtott segítségükért a következő személyeket illeti köszönet: Ács Zoltán, Csendes Brigitta, Ferencz Beatrix, dr. Kovács Zsófia Eszter, Mihalik Imre.

Végül a legnagyobb hálával a családomnak tartozom, hogy munkámat minden elérhető módon segítették és ehhez megfelelő háttérrel biztosítottak.

XI. Irodalomjegyzék

XI. 1. Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke

- ADAMIK P. & BUREŠ S. (2007): Experimental evidence for species-specific habitat preferences in two flycatcher species in their hybrid zone. *Naturwissenschaften* 94: 859–863.
- AGRAWAL A.A. (2001): Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321–326.
- AIDLEY D.J. & WILKINSON R. (1987): Moults of some Palearctic warblers in Nigeria. *Bird Study* 34: 219–225.
- ALATALO R.V. (1982): Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp.: a review. *Annales Zoologici Fennici* 19: 309–317.
- ALATALO R.V., GUSTAFSSON L. & LUNDBERG A. (1982): Hybridization and breeding success of collared and pied flycatchers on the island of Gotland. *The Auk* 99: 285–291.
- ALATALO R.V., GUSTAFSSON L. & LUNDBERG A. (1984): Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *Ibis* 126: 410–415.
- ALATALO R.V., ERIKSSON D., GUSTAFSSON L. & SUNDBERG A. (1990): Hybridization between pied and collared flycatchers – sexual selection and speciation theory. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 375–289.
- ALATALO R.V., GUSTAFSSON L. & LUNDBERG A. (1994): Male coloration and species recognition in sympatric flycatchers. *Proceedings of the Royal Society of London. B* 256: 113–118.
- ALERSTAM T., EBENMANN B., SYLVÉN M., TAMM S. & ULFSTRAND S. (1978): Hybridization as an agent of composition between two bird allospecies: *Ficedula albicollis* and *F. hypoleuca* on the island of Gotland in the Baltic. *Oikos* 31: 326–331.
- AMRHEIN V., KORNER P. & NAGUIB M. (2002): Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlations with mating status and breeding cycle. *Animal Behaviour* 64: 939–944.
- AMRHEIN V., KUNC H.P. & NAGUIB M. (2004a): Seasonal patterns of singing activity vary with time of day in the nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *The Auk* 121: 110–117.

- AMRHEIN V., KUNC H.P. & NAGUIB M. (2004b): Non-territorial nightingales prospect territories during the dawn chorus. *Proceedings of the Royal Society of London B. (Suppl.)* 271: S167–S169.
- ANDERSON E. & STEBBINS G.L. (1954): Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* 8: 378–388.
- ARNTZEN W. J. (1978): Some hypotheses on postglacial migrations of the fire-bellied toad, *Bombina bombina* (Linnaeus) and the yellow-bellied toad, *Bombina variegata* (Linnaeus). *Journal of Biogeography* 5: 339–345.
- ASH J. (1973): *Luscinia megarhynchos* and *L. luscinia* in Ethiopia. *Ibis* 115: 267–269.
- ÁCS Z. & KOVÁTS D. (2013): Phylogenetic patterns of a nightingale population in a contact zone of *Luscinia megarhynchos* and *L. luscinia* in Hungary. *North-Western Journal of Zoology* 9(2): 365–373.
- BÁLDI A. (1996): Edge effect in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypothesis for the explanation of differences. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 42: 163–172.
- BANKOVICS A. (1976): A nagy fülemüle (*Luscinia luscinia*) első megkerülése a Bakonyban. *Aquila* 83: 307 p.
- BANKS R.C. (1978): Prealternate Moults in Nuthatches. *The Auk* 95: 179–181.
- BARTA Z., HOUSTON AL., MCNAMARA J.M., WELHAM R.K., HEDENSTRÖM A., WEBER T.P. & FERRO O. (2006): Annual routines of non-migratory birds: optimal moult strategies. *Oikos* 112 (3): 580–593.
- BARTHOLY J. & BOZÓ L. (2002): Magyarország Éghajlati Atlasza. Országos Meteorológiai Szolgálat, Budapest. 107 p.
- BARTON N.H. (1979): The dynamics of hybrid zones. *Heredity* 43: 341–359.
- BARTON N.H. (2001): The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology* 10: 551–568.
- BARTON N.H. & CHARLESWORTH B. (1984): Genetic revolutions, founder effects and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 133–164.
- BARTON N.H. & HEWITT M.G. (1981): Hybrid zones and speciation. In: *Evolution and speciation*: 109–145. Atchley W.R. & Woodruff D.S. (eds) Cambridge. Cambridge University Press.
- BARTON N.H. & HEWITT M.G. (1985): Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 113–148.

- BARTON N.H. & HEWITT M. G. (1989): Adaption, speciation and hybrid zones. *Nature* 341: 497–503.
- BÁRÁNY P. & BÁLDI A. (2004): Evidence of an edge effect on avian nest success. *Conservation Biology* 18: 389–172.
- BECKER J. (1995): Sympatry and hybridization between thrush nightingale *Luscinia luscinia* and nightingale *L. megarhynchos* around Farnkfurt (Oder). *Vogelweit* 116(3): 109–118.
- BECKER J. (2007): About Nightingales (*Luscinia megarhynchos*), Thrush Nightingale (*L. luscinia*) and their hybrids – further results of an investigation via bird ringin gin the Frankfurt (Oder) area. *Vogelwarte* 45: 15–16.
- BENNET K.D., TZEDAKIS P.C. & WILLIS K.J. (1991): Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103–115.
- BENSCH S., ANDERSSON T. & ÅKESSON S. (1999): Morphological and molecular variation across a migratory divide in willow warblers, *Phylloscopus trochilus*. *Evolution* 53: 1925–1935.
- BENSON C.W., BROOKE R.K., DOWSETT R.J. & IRWIN M.P.S. (1971): *The Birds of Zambia*. Collins, London. 414 p.
- BERGER W. (1967): Die Mauser das Sprossers (*Luscinia luscinia* L.). *Journal of Finnish Ornithology* 108: 320–327.
- BERGGREN Å. & LOW M. (2006): Sexual dichromatism in North Island Robins (*Petroica longipes*) is weakened by delayed plumage maturation in males and females. *Emu* 106(3): 203–209.
- BERTHOLD P. & QUERNEL U. (1982): On the control of suspended moult in an European trans-Saharan migrant, the Orphean Warbler. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* 14: 157–165.
- BERTHOLD P., GWINNER E. & SONNENSCHNEINEN E. (2003): *Avian migration*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- BENKMAN C.W. (2003a): Adaption to single resources and the evolution of Crossbill (*Loxia*) diversity. *Ecological Monographs* 63: 305–325.
- BENKMAN C.W. (2003b): Divergent selection drives the adaptive radiation of crossbills. *Evolution* 57: 1176–1181.
- BOWMAN R.I. (1961): Morphological differentiation and adaption in the Galápagos finches. *University of California Publications, Zoology* 58: 1–302.

- BUB H. (1991): Bird Trapping and Bird Banding. A Handbook for Trapping Methods All Over the World. Cornell University Press, Ithaca, New York, 330 p.
- BUREŠ S. (1995): Comparison of diet between collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) and pied flycatcher (*F. hypoleuca*) nestlings in a hybrid zone. *Folia Zoologica* 44: 247–253.
- BUREŠ S. & KRÁL M. (1995): Age, time and space related variability of biometric characteristics of collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) females. *Folia Zoologica*. 44: 315–323.
- BUSSE P. (1967): Application of the numerical indexes of the wing-shape. *Notatki Ornithologiczne* 8: 1–8.
- BUSSE P. (1984): Key to sexing and ageing of European Passerines. *Beitr. Naturk. Niedersachsens*. Vol. 37. Sonderheft, Peine.
- BUSSE P. (2000): Bird Station Manual. SE European Bird Migration Network. University of Gdańsk. 264 p.
- BÜKI J. (1985): A nádi tücsökmadár vedlésének problematikája. – Szakdolgozat, Juhász Gyula Tanárképző Főiskola, Szeged.
- BONA M. & STANKO M. (2013): First record of tick *Ixodes frontalis* (Panzer, 1795) (Acari, Ixodidae) in Slovakia. *Ticks and Tick-borne Diseases* 4: 478–481.
- BREIMAN L. (2001): Random Forests. *Machine Learning* 45(1): 5–32.
- BRENSING D. & BARTHEL P.H. (1993): Ein Hybride aus Lasur *Parus cyanus* und Blaumeise *P. caeruleus* am Neusiedlersee. *Limicola* 7: 147–151.
- BROWN W.M., GEORGE M. & WILSON A.C. (1979): Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 76: 1967–1971.
- CALMAESTRA R. & MORENO E. (2001): A phylogenetically-based analysis on the relationship between wing morphology and migratory behaviour in passeriformes. *Ardea* 89: 407–416.
- CATCHPOLE C.K. (1978): Interspecific territorialism and kompetition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. *Animal Behaviour* 26: 1072–1080.
- CATCHPOLE C.K., DITTAMI J. & LEISLER B. (1984): Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol. *Nature* 312: 563–564.

- CHANDLER C.R. & MULVIHILL R.S. (1988): The use of wing shape indices: an evolution. *Ornis Scandinavica* 19: 212–216.
- CLANCEY A.P. & VON JORDANS A. (1950): *Luscinia megarhynchos* Brehm in the western palearctic region, and a new race from the british isles. *The Auk* 67: 361–363.
- CLANCEY P.A. (1980): S.A.O.S. checklist of Southern African Birds. Southern African Ornithological Society. 325 p.
- CODY M.L. (1968): Interspecific territoriality among hummingbird species. *Condor* 70: 270–271.
- CODY M.L. (1969): Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor* 71: 222–239.
- CODY M.L. (1974): *Competition and the Structure of Bird Communities*. New Jersey: Princeton University Press.
- COMES H.P. & KADAREIT J.W. (1998): The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432–438.
- CRAMP S. (1988): *The Birds of the Western Palearctic Vol V*. Oxford University Press, Oxford, New York, 1063 p.
- CRAMP S. (1992): *The Birds of the Western Palearctic Vol VI*. Oxford University Press, Oxford, New York, 728 p.
- CRAMP S. & PERRINS C.M. (1993): *The Birds of the Western Palearctic Vol VII*. Oxford University Press, Oxford, New York, 577 p.
- CUTLER D.R., EDWARDS C.T., BEARD H.K., CUTLER A., HESS T.K., GIBSON C.J. & LAWLER C.J. (2007): Random Forest for Classification in Ecology. *Ecology* 88(11): 2783–2792.
- CSÍDER I., GYÜRE P. & MONOKI A. (2009): A székiicsér (*Glareola partincola*) állománya és védelme a Nagykunságon. *Természetvédelmi közlemények* 15: 476–485.
- CSÖRGŐ T. & LÖVEI G. (1986): Egy fészkelő csilpcsálp-fűzike *Phylloscopus collybita* populáció szármalajának jellemzése. *MME II. Tudományos Ülése, Szeged*, 155–159 pp.
- CSÖRGŐ T. & LÖVEI G. (1995): Autumn migration and recurrence of the Thrush nightingale *Luscinia luscinia* at a stopover site in Central Hungary. *Ardeola* 42: 57–68.

- DE'ATH G. & FABRICIUS E.K. (2000): Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178–3192.
- DEMENTIEV, G.P. & GLADKOV, N.A. (1954): Birds of the Soviet Union, Vol. 5. „Sovetskaya Nauka” Moscow.
- DENNIS R.L.H., WILLIAMS W.R. & SHREVE T.G. (1991): A multivariate approach to the determination of faunal structures among European butterfly species (Lepidoptera: Rhopalocera). *Zoological Journal of the Linnean Society* 101: 1–49.
- DHONDT A.A. (1973): Postjuvenile and postnuptial moult in a Belgian population of Great Tits, *Parus major*, with some data on captive birds. *Gerfaut* 63: 187–209.
- DHONDT A.A. (1981): Postnuptial moult of the Great Tit in southern Sweden. *Ornis Scandinavica* 12: 127–132.
- DITTBERNER H. & DITTBERNER W. (1989): Alters und Geschlechtskennzeichen beim Sprosser. *Falke* 36: 255–259 p., 314–317 p., 321 p.
- DROVETSKI S.V. (2003): Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily. *Journal of Biogeography* 30: 1173–1181.
- EHLERS J., GIBBARD P. & HUGHES P.D. (2011): Quaternary Glaciations: Extent and Chronology. Elsevier, Amsterdam, 1126 p.
- EMLEN S.T., RISING J.D. & THOMPSON W.L. (1975): A behavioral and morphological study in the Indigo and Lazuli Buntings of the great plains. *Wilson Bulletin* 87: 145–179.
- ENDLER J.A. (1982): Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. *American Zoologist* 22: 441–452.
- ESRI, Inc. (1998): ArcView GIS Version 3.1, Redlands.
- EVANS P.G.H. (1986): Ecological aspects of wing moult in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 128: 558–561.
- FARKAS T. (1952): A nagy fülemüle (*Luscinia luscinia* L.) magyarországi előfordulása és néhány megjegyzés rendszertani helyzetéhez. In: A magyar tudományegyetemek biológiai intézeteinek évkönyve. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 2: 57–81.

- FARKAS T. (1954): Der Sprosser (*Luscinia luscinia* L.) als Brutvogel in Ungarn, nebst einige Bemerkungen zu seiner Systematic. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 2: 57–81.
- FARKAS T. (1955): Nagy fülemüle fészkelése a Bodrogeközben. *Aquila* 59/62: 393–394.
- FORMOZOV N.A. (1994): New hybridization zone between *Parus major* and *Parus bokharensis* in Kazakhstan. *Journal für Ornithologie* 135(Suppl.): 45.
- GAGINSKAYA A.R. & RYCHKOVA A.L. (1999): Capture of a hybrid *Phylloscopus collybita* × *Ph. trochilus*. *Russkii ornitologicheskii Zhurnal* 63: 21–22.
- GALBRAITH H. (1977): The Postnuptial Moults of a Migratory Population of Pied Wagtails. *Ringling & Migration* 12: 184–186.
- GASTON A.J. (1976): The moult of Blyth's Reed Warbler *Acrocephalus dumetorum*, with notes on the moult of other palearctic warblers in India. *Ibis* 118: 247–251.
- GEEN G.R. (1988): The autumn migration of Chiffchaffs at an island site in south-east England. *Ringling & Migration* 9: 65–67.
- GELTER H.P. (1987): Song differences between the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, the Collared Flycatcher *F. albicollis*, and their hybrids. *Ornis Scandinavica* 18: 205–215.
- GELTER H.P. (1989): Genetic and behavioural differentiation associated with speciation in the flycatchers *Ficedula hypoleuca* and *F. albicollis*. *Acta Universitatis Upsaliensis (Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science)*, 1989: vol (1), 210 p.
- GELTER H.P. & TEGELSTRÖM H. (1991): Genetic differentiation between two closely related flycatcher species (Muscicapidae). *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici (Christchurch)*, vol. 1: 592–599.
- GELTER H.P., TEGELSTRÖM H. & GUSTAFSSON L. (1992): Evidence from hatching success and DNA fingerprinting for the fertility of hybrid pied x collared flycatchers *Ficedula hypoleuca* × *F. albicollis*. *Ibis* 134: 62–68.
- GIL D., BULMER E., CELIS P. & LOPEZ-RULL I. (2008): Adaptive developmental plasticity in growing nestlings: sibling competition induces differential gape growth. *Proceedings of the Royal Society B*. 275: 549–554.

- GILL F.B. & MURRAY B.G. (1971): Discrimination behavior and hybridization of the Blue-winged and Golden winged Warblers. *Evolution* 26: 282–293.
- GINN H.B. (1975): The Timing and Sequence of the Complete Annual Moulting in the Dunnock (*Prunella modularis*) in Britain over an Eleven Year Period. *Journal of field Ornithology* 116: 263–280.
- GINN H.B. & MELVILLE D.S. (1983): *Moult in Birds*. –British Trust for Ornithology, Tring.
- GLADWIN T.W. (1969): Postnuptial wingmoult in the Garden Warbler. *Bird Study* 16: 131–132.
- GRANT P.R. (1999): *The Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton, 492 p.
- GRANT P.R. & GRANT B.R. (1992): Hybridization of bird species. *Science* 256: 193–197.
- GRILL A., AMORI G., ALOISE G., LISI I., TOSI G., WAUTERS L.A. & RANDI E. (2009): Molecular phylogeography of European *Sciurus vulgaris*: refuge within refugia? *Molecular Ecology* 18: 2687–2699.
- GÓMEZ A. & LUNT D. (2007): Refugia within a refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. In: *Phylogeography of Southern European Refugia*. Weiss, S. & Ferrand, N. (eds) Springer, Dordrecht, 155–188 pp.
- GUNTHER E. (1992): Ein Hybrid Halsband *Ficedula albicollis* × Trauerschnäpper *F. hypoleuca* in Sachsen Anhalt. *Limicola* 6: 291–292.
- GUSTAFSSON L. & PART T. (1991): Interspecific relations between the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* and the Pied Flycatcher *F. hypoleuca*. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici (Christchurch)*, vol. 3: 1425–1431.
- GWINNER E. (1996): Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis* 138: 47–63.
- HAHN S., AMRHEIN V., ZEHTINDIJEV P. & LIECHTI F. (2013): Strong migration connectivity and seasonal shifting isotopic niches in geographically separated populations of a long-distance migrating songbird. *Oecologia* 173: 1217–1225.
- HALDANE J.B.S. (1922): Sex ratio and unisexual sterility in animal hybrids. *Journal of Genetics* 12: 101–109.

- HALL K.S.S. & FRANSSON T. (2001): Wing moult in relation to autumn migration in adult common whitethroats *Sylvia communis communis*. *Ibis* 143: 580–586.
- HANSKI I.K. & TIAINEN J. (1991): Morphological variation in sympatric and allopatric populations of European Willow Warblers and Chiffchaffs. *Ornis Fennica* 68: 1–64.
- HARASZTHY L. (1984): Magyarország fészkelő madarai. Natura Kiadó, Budapest. 174 p.
- HARASZTHY L. (1998): Magyarország madarai. Mezőgazda Kiadó, Budapest. 274–275 p.
- HARNOS A. & CSÖRGŐ T. (2011): Ivarmeghatározás biometriai adatok alapján – esettanulmány csilpcsálp füzikére. *Ornis Hungarica* 19: 40–52.
- HARRISON C. (1982): *An Atlas of the Birds of the Western Palearctic*. Collins, London. 322 p.
- HARRISON R.G. (1990): Hybrid zones: windows on evolutionary process. In: *Oxford surveys in evolutionary biology* 7: 69–128.
- HARRISON R.G. (1993): *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, Oxford.
- HARRISON J. A., ALLAN D.G., UNDERHILL L.G., HERREMANS M., TREE A.J., PARKER V. & BROWN C.J. (1997): *The atlas of southern African birds*. Vol. 2: Passerines. BirdLife South Africa, Johannesburg. 1514 p.
- HARTELY M.J. & HUNTER M.L. (1998): A meta-analysis of forest cover, edge effects, and artificial nest predation rates. *Conservation Biology* 12: 465–469.
- HASLE G. (2013): Transport of ixodid ticks and tick-borne pathogens by migratory birds. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 3: 48.
- HASSELQUIST D., HEDENSTRÖM A., LINDSTRÖM Å. & BENSCH S. (1988): The seasonally divided flight feather moult in the Barred Warbler *Sylvia nisoria* – a new moult pattern for European passerines. *Ornis Scandinavica* 19: 280–286.
- HEBERT P.D.N., STOECKLE M.Y., ZEMLAK T.S. & FRANCIS C.M. (2004): Identifications of birds through DNA barcodes. *Plos Biology* 2: 1657–1663.
- HELBIG A.J., MARTENS J., SEIBOLD I., HENNING F., SCHOTTLER B. & WINK M. (1996): Phylogeny and species limits in the Palearctic Chiffchaff

- Phylloscopus collybita* complex: Mitochondrial genetic differentiation and bioacoustic evidence. *The Ibis* 138: 650–666.
- HELM B. & GWINNER E. (1999): Timing of post-juvenile moult in African (*Saxicola torquata axillaris*) and European (*S. t. rubicola*) stonechats: effects of genetic and environmental factors. *The Auk* 116: 589–603.
- HELM B. & GWINNER E. (2001): Nestling growth and post-juvenile moult under a tight seasonal schedule in stonechats *Saxicola torquata maura* from Kazakhstan. *Avian Science*. 1: 13–42.
- HEMBORG C. (1998): Reproduction and Moulting in Pied and Collared Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* and *F. albicollis*). PhD thesis. Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala, Sweden.
- HEWITT G.M. (1988): Hybrid zones – natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology & Evolution* 3: 158–167.
- HEWITT G.M. (1993): Postglacial distribution and species substructure: lessons from pollen, insects and hybrid zones. *Linnean Society Symposium Series* 14: 97–123.
- HEWITT G.M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.
- HEWITT G.M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
- HEWITT G.M. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.
- HEWITT G.M. (2001): Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* 10: 537–549.
- HEWITT G.M. (2004): Genetic consequences of climatic oscillation in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*. 359: 183–195.
- HILDÉN O. (1983): A hybrid *Parus ater* × *P. montanus* found in Finland. *Ornis Fennica* 60: 171–177.
- HILDÉN O. & KETOLA, H. (1985): A mixed pair of *Parus cinctus* and *P. montanus* nesting in Kuusano. *Ornis Fennica* 62: 26.
- HILPRECHT A. (1965): Nachtgall und Sprosser (in German). Die Neue Brehm-Bucherei, Wittenberg Lutherstadt.

- HOGNER S., SÆTHER S.A., BORGE T., BRUVIK T., JOHNSEN A. & SÆTRE G.P. (2012): Increased divergence but reduced variation on the Z chromosome relative to autosomes in *Ficedula* flycatchers: differential introgression or the faster-Z effect? *Ecology and Evolution* 2: 379–396.
- HOGG P., DARE P.J. & RINTOUL J.V. (1984): Palearctic migrants in the Central Sudan. *Ibis* 126: 307–331.
- HOGG I.D. & HEBERT P.D.N. (2004): Biological identifications of springtails (Hexapoda: Collembola) from the Canadian arctic using mitochondrial DNA barcodes. *Canadian Journal of Zoology* 82: 749–754.
- HOGSTAD O. (1987): It is expensive to be dominant. *The Auk* 104: 333–336.
- HOLYNSKI R. (1965): The methods of analysis of wing-formula variability. *Notatki Ornithologiczne* 6: 21–25.
- HORNOK S., KOVÁTS D., CSÖRGŐ T., MELI L.M., GÖNCZI E., HADNAGY ZS., TAKÁCS N., RÓBERT F. & HOFFMANN-LEHMANN R. (2014): Birds as potential reservoirs of tick-borne pathogens: first evidence of bacteraemia with *Rickettsia helvetica*. *Parasites & Vectors* 7: 128.
- HOTHORN T., BUEHLMANN P., DUDOIT S., MOLINARO A. & VAN DER LAAN M. (2006a): Survival Ensembles. *Biostatistics* 7(3): 355–373.
- HOTHORN T., HORNIK K. & ZEILEIS A. (2006b): Unbiased Recursive Partitioning: A Conditional Inference Framework. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 15(3): 651–674.
- HULLÓ I. & GERGELY J. (2000): Adatok a fülemülesítke (*Acrocephalus melanopogon*) vedlési stratégiájához. *Ornis Hungarica* 10: 111–113.
- HYTTIÄ K & VIKERBERG P. (1973): Autumn migration and moult of the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* at Signilskar bird station. *Ornis Fennica* 50: 134–143.
- IPCC (International Panel of Climate Change) 2001. *Climate Change 2001: The scientific basis. Third assessment Report of Working Group I*. In: Albritton, D.L. & Meira Filho, L.G. (eds) Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- IRWIN M.P.S. (1987): *The Birds of Zimbabwe*. Quest Publishing, Harare, Zimbabwe. 464 p.
- IVLEV V.S. (1961): *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven, 302 p.

- JÄRVINEN A., YLIMAUNU J. & HANNILA J. (1985): A mixed nesting pair *Parus montanus* and *P. cinctus* in Finnish Lapland. *Ornis Fennica* 62: 25–26.
- JÄRVINEN A. (1987): A successful mixed breed between *Parus cinctus* and *Parus montanus* in Finnish Lapland. *Ornis Fennica* 64: 158–159.
- JÄRVINEN A. (1989): More mixed breedings between *Parus cinctus* and *P. montanus* in Finnish Lapland. *Ornis Fennica* 66: 123.
- JÄRVINEN A. (1997): Interspecific hybridization between the Siberian Tit *Parus cinctus* and the Willow Tit *Parus montanus* produces fertile offspring. *Ornis Fennica* 74: 149–152.
- JENNI L. & WINKLER R. (1994): *Moult and Ageing of European Passerines*. Academic Press, London.
- JHALA V.Y., MUKHERJEE S., SHAH N., CHAUHAN S.K., DAVE V.C., MEENA V. & BANERJEE K. (2009): Home range and habitat preference of female lions (*Panthera leo persica*) in Gir forests, India. *Biodiversity Conservation*. 18: 3383–3394.
- JOHNSON N. K. & CICERO C. (2004): New mitochondrial DNA data affirm the importance of Pleistocene speciation in North American birds. *Evolution* 58: 1122–1130.
- JOHNSTON R. (1969): Character variation and adaptation in European sparrows. *Systematic Zoology* 18: 206–231.
- JONES P. (1995): Migration strategies of Palearctic passerines in Africa. *Israel Journal of Zoology* 41: 393–406.
- KELEMEN M., HALMOS G. & CSÖRGŐ T. (2000): A nádi tücsökmadár (*Locustella luscinioides*) elsőrendű evezőinek postnuptiális vedlése. *Ornis Hungarica* 10: 99–110.
- KEITH S., URBAN E.K. & FRY C.M. (1992): *The Birds of Africa*. IV: 408–409 pp. Academic Press, London.
- KERR K.C.R., LIJMAER D.A., BARREIRA A.S., HEBERT P.D.N. & TUBARO P.L. (2009) Probing evolutionary patterns in Neotropical birds through DNA barcodes. *Plos One* 4(2): e4379.
- KEYSER A.J., HILL G.E. & SOEHREP E.C. (1998): Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground nesting passerine birds. *Conservation Biology* 12: 986–994.

- KEVIN C.R.K., SHARON M.B., MIKHAIL V.K., YAROSLAV A.R., EUGENY A.K., PAUL D.N.H. (2009): Filling the gap – COI barcode resolution in eastern Palearctic birds. *Frontiers in Zoology* 6: 29.
- KIMURA M. (1980): A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16 (2): 111–120.
- KLICKA J. & ZINK R.M. (1997): The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science* 277: 1666–1669.
- KNOX A.G. (1988): The taxonomy of redpolls. *Ardea* 76: 1–26.
- KOIVULA K. & ORELL M. (1988): Social rank and winter survival in the Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Fennica* 65: 114–120.
- KOVÁTS D. (2012): Autumn migration of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) in Northern Hungary. *The Ring* 34(1): 23–36.
- KOVÁTS D. & HARNOS A. (2015): Morphological classification of conspecific birds from closely situated breeding areas – A case study of the Common Nightingale. *Ornis Hungarica* 23(2): 20–30.
- KOVÁTS D. & UDVARI Z. (2009): Adatok a fülemüle (*Luscinia megarhynchos*, Brehm 1931) szimpatrikus övezetben történő postnuptiális vedléséhez. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 33: 241–248.
- KOVÁTS D. & URBÁN H. (2009a): A Bódva-völgyben költő fülemülék (*Luscinia* spp.) taxonómiai problémája. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 33: 227–231.
- KOVÁTS D. & URBÁN H. (2009b): A nagy fülemüle (*Luscinia luscinia*, Linnaeus 1758) őszi vonulása a Bódva-völgyben. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 33: 233–239.
- KOVÁTS D., URBÁN H. & VARGA Z. (2009): Szimpatrikus övezetben költő fülemülék morfológiai összehasonlítása. *Állattani Közlemények* 94(1): 55–62.
- KOVÁTS D., VÉGVÁRI ZS. & VARGA Z. (2013): Morphological patterns of a nightingale population in a contact zone of *Luscinia megarhynchos* and *L. luscinia*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 59(2): 157–170.
- KRUSZEWICZ A.G. (1993): Hybridization of flycatchers (*Ficedula albicollis* × *Ficedula hypoleuca*) near Warsaw. *Notatki Ornitologiczne* 34: 379–382.

- KVEREK P. (1998): A crossing of nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) occurs? *Panurus* 9: 99–102. (in Czech with English summary)
- KVEREK P. (2002): Another nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) hybrid found. *Sylvia* 38: 67–70. (in Czech with English summary)
- KVEREK P. (2007): Beware of possible hybrids between the common nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*). *Kroužkovatel* 3: 21–23.
- KVEREK P. (2008): Moulting of adult nightingales (*Luscinia megarhynchos*) in the Mladá Boleslav region. *Panurus* 17: 43–52.
- KVEREK P., STORCHOVÁ R., REIF J. & NACHMAN W.M. (2008): Occurrence of a hybrid between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in the Czech Republic confirmed by genetic analysis. *Sylvia* 44: 17–26.
- KVIST L., RUOKONEN M., ORELL M. & LUMME J. (1996): Evolutionary patterns and phylogeny of tits and chickadees (genus *Parus*) based on the sequence of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Ornis Fennica* 73: 145–156.
- LACK P.C. (1983): The movements of the Palearctic landbird migrants in Tsavo East National Park, Kenya. *Journal of Animal Ecology* 52: 513–524.
- LAURANCE S.G.W., JONES D., WESTCOTT D., MCKEOWN A., HARRINGTON G. & HILBERT D.W. (2013): Habitat Fragmentation and Ecological Traits Influence the Prevalence of Avian Blood Parasites in a Tropical Rainforest Landscape. *Plos One* 8(10): e76227.
- LEMAIRE F. (1977): Mixed song, interspecific competition and hybridization in the reed and marsh warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*). *Behaviour* 3: 215–240.
- LIAW A. & WIENER M. (2002): Classification and Regression by random Forest. *R News* (2): 18 p.
- LIEDVOGEL M., ÅKESSON S. & BENSCH S. (2011): The genetics of migration on the move. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 561–569.
- LINDSTRÖM Å., PEARSON, D.J., HASSELQUIST D., HEDENSTRÖM A., BENSCH S., ÅKESSON S. (1993): The moult of Barred Warblers *Sylvia nisoria* in

- Kenya: evidence for a split wing-moult pattern initiated during the birds' first winter. *Ibis* 135: 403–409.
- LILLE R. (1988): Species-specific song and mixed singing of Nightingale and Thrush Nightingale (*Luscinia megarhynchos*, *L. luscinia*). *Journal of Ornithology* 129: 133–159.
- LOCKLEY A.K. (1996): Changes in the position of the hybrid zone between the House Sparrow *Passer domesticus domesticus* and the Italian Sparrow *P. d. italiae* in the Alpes maritimes. *Journal of Ornithology* 137: 243–248.
- LOCKWOOD R., SWADDLE J.P. & RAYNER J.M.V. (1998): Avian wing tip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology* 29: 273–292.
- LOVETTE I.J. (2004): Mitochondrial dating and mixed-support for the '2% rule' in birds. *The Auk* 121: 1–6.
- LÖVEI G. (1983): Wing shape variations of Chiffchaffs on autumn migration in Hungary. *Ringling & Migration* 4: 231–236.
- MAGNANI A. (2004): Partial moult involving greater coverts in first-year Nightingales, *Luscinia megarhynchos megarhynchos*, in Italy. *Ringling & Migration* 22: 59–60.
- MAROVA I.M. & LEONOVICH V.V. (1993): Hybridization between Siberian (*Phylloscopus collybita tristis*) and East European (*Ph. collybita abietinus*) chiffchaffs in the area of sympatry. *Sbornik trudov Zoologicheskogo Muzeia* 30: 147–163.
- MARTHINSEN G., WENNERBERG L. & LIFJELD J.T. (2008): Low support for separate species within the redpoll complex (*Carduelis flammea-hornemanni-cabaret*) from analyses of mtDNA and microsatellite markers. *Molecular Phylogeny and Evolution* 47: 1005–1017.
- MARTIN J-L. (1990): The *Parus caeruleus* complex revisited. *Ardea* 79: 429–438.
- MARTIN T.E., MARTIN P.R., OLSON C.R., HEIDINOER B.J. & FONTAINE J.J. (2000): Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482–1485.
- MANLY B. (1986): *Multivariate Statistical Methods: a Primer*. Chapman and Hall, New York, 159 pp.
- MAYER J. (1905): Meine Vögel im Jahre 1904 und anderes. *Gefiederte Welt* 34: 121–122.

- MEAD C.J. & WATMOUGH B.R. (1976): Suspended moult of trans-saharan migrants in Iberia. *Bird Study* 23: 187–196.
- MERCER J.M. & ROTH V.L. (2003): The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299: 1568–1572.
- METTLER R., SCHAEFER H.M., CHERNETSOV N., FIEDLER W., HOBSON K.A. *et al.* (2013): Contrasting Patterns of Genetic Differentiation among Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with Divergent Migratory Orientations in Europe. *Plos One* 8(11): e81365.
- MIHOLCSA T., TÓTH A. & CSÖRGŐ T. (2009): Change of the timing of autumn migration in *Acrocephalus* and *Locustella* genus. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 55:175–178.
- MOLAU U. (1985): The redpoll complex in Sweden. *Vår Fagelvärld* 44: 5–20.
- MONKS D., FISHER M. & FORBES N.A. (2006): Ixodes frontalis and avian tick-related syndrome in the United Kingdom. *Journal of Small Animal Practice* 47: 451–455.
- MOREAU R.E. (1972): The Palearctic – African bird migration system. Academic Press, New York.
- MORITZ C., & CICERO C. (2004): DNA Barcoding: promises and pitfalls. *Public Library of Science, Biology* 2: 354.
- MOORE W.S. (1977): An evolution of narrow hybrid zones in vertebrates. *Quarterly Review of Biology* 52: 263–277.
- MOORE W.S. (1987): Random mating in the northern flicker hybrid zone: implications for the evolution of bright and contrasting plumage patterns in hybrids. *Evolution* 41: 539–546.
- MURRAY B.G. (1971): The ecological consequences of interspecific territorial behaviour in birds. *Ecology* 52: 414–423.
- NAGUIB M., ALTENCAMP R. & GRIESSMANN B. (2001): Nightingales in space: song and extra-territorial forays of radio tracked song birds. *Journal of Ornithology* 142: 306–312.
- NAZARENKO A.A., VALCHUK O.P. & MARTENS J. (1999): Secondary contact and overlap of *Parus major* and *Parus minor* populations in the middle Amur River basin. *Zoologicheskii Zhurnal* 78: 372–381.
- NEI M. & KUMAR S. (2000): *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, New York, 333 pp.

- NIKOLAUS K. & PEARSON D. (1991): The seasonal separation of primary and secondary moult in Palearctic passerine migrants on the Sudan coast. *Ringling & Migration* 12: 46–47.
- NISBET I.C.T. (1967): Migration and moult in Pallas's Grasshopper Warbler (*Locustella certhiola*). *Bird Study* 14: 96–103.
- NISBET I.C.T. & MEDWAY L. (1967): Dispersion, population ecology and migration of Eastern Great Reed Warblers *Acrocephalus orientalis* wintering in Malaysia. *Ibis* 114: 451–494.
- NORMAN S.C. (1990): Factors influencing the onset of postnuptial moult in Willow Warblers (*Phylloscopus trochilus*). *Ringling & Migration* 12: 135–138.
- NORMAN S.C. (1991): Suspended splitmoult systems – an alternative explanation for some species of Palearctic migrants. *Ringling & Migration* 12: 135–138.
- NORMAN S.C. (1994): Variations in wing lengths of Willow warblers in relation to age, sex and season. *Ringling & Migration* 4: 269–274.
- NORMAN S.C. (1997): Juvenile wing shape, wing moult and weight in the family Sylviidae. *Ibis* 139: 617–630.
- NORMAN S.C. (1998): Post-nuptial moult variation in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in relation to breeding. *Bird Study* 45: 226–231.
- NOOR M.A. (1995): Speciation driven by natural selection in *Drosophila*. *Nature* 375: 674–675.
- PATON P.W.C. (1994): The effect on edge on avian nest success: How strong is the evidence? *Conservation Biology* 8: 17–26.
- PÄCKERT M., MARTENS J., TIETZE T. D., DIETZEN C., WINK M. & KVIST L. (2007): Calibration of a molecular clock in tits (Paridae) – Do nucleotide substitution rates of mitochondrial genes deviate from the 2% rule? *Molecular Phylogeny and Evolution* 44(1): 1–14.
- PEARSON D.J. (1973): Moult of some Palearctic warblers wintering in Uganda. *Bird Study* 20: 24–36.
- PEARSON D.J. & BACKHRUST C.G. (1976): The southward migration of Palearctic birds over Ngulia, Kenya. *Ibis* 118: 78–105.
- PEARSON D.J. & BACKHRUST C.G. (1983): Moult in the River Warbler *Locustella fluviatilis*. *Ringling & Migration* 4: 227–230.
- PETRILLA A. (1981): Nagy fülemüle-tábor Tiszabercelen. *Búvár* 36(9): 419 p.

- PFENNIG D.W., WUND M.A., SNELL-ROOD E.C., CRUICKSHANK T., SCHLICHTING C.D. & MOCZEK A.P. (2010): Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 25:459–467.
- POLECHOVÁ J. & BARTON N.H. (2005): Speciation through competition: a critical review. *Evolution* 59: 1194–1210.
- POSADA D. & CRANDALL K.A. (1998): MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817–818.
- POTVLIEGE R. (1996): Additional record of hybrid Azure x Blue tit in Europe. *Dutch Birding* 18: 83.
- PRAED-MACKWORTH C.W. & GRANT C.H.B. CAPTAIN (1960): Birds of Eastern and North Eastern Africa. – African Handbook of Birds I: vol. 2: 330–331 p. Longmans.
- PRICE T.D. & BOUVIER M.M. (2002): The evolution of F₁ postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* 56: 2083–2089.
- PRINZIE A. & VAN-DEN POEL D. (2008): Random Forests for multiclass classification: Random MultiNomial Logit. *Expert Systems with Applications* 34 (3): 1721.
- PROVAN J. & BENNETT K.D. (2008): Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 564–571.
- QVARNSTRÖM A., SVEDIN N., WILEY C., VEEN T. & GUSTAFSSON L. (2005): Cross-fostering reveals seasonal changes in the relative fitness of two competing species of flycatchers. *Biology Letters* 1: 68–71.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2010): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- REICZIGEL J., HARNOS A. & SOLYMOSSI N. (2010): Biostatistika nem statisztikusoknak, Nagykovácsi, Pars kft, 2. kiadás, 465 p.
- REIFOVÁ R., KVEREK P. & REIF J. (2011a): The first record of a female hybrid between the Common Nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in nature. *Journal of Ornithology* 152: 1063–1068.
- REIFOVÁ R., REIF J., ANTCZAK M. & NACHMAN M.W. (2011b): Ecological character displacement in the face of gene flow: Evidence from two species of nightingales. *BMC Evolutionary Biology* 11: 138.

- RHOWER S. & IRWIN D.E. (2011): Molt, Orientation and Avian Speciation. *The Auk* 128: 419–425.
- RHYMER J.M. & SIMBERLOFF D. (1996): Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 83–109.
- RISING J.D. & SOMERS K.M. (1989): The measurement of overall body size in birds. *The Auk* 106: 666–674.
- ROBERT J.D., DYLAN R.A. & LEMAIRE F.D. (2008): *The Birds of Zambia*. Tauraco Press. 606 p.
- ROBINSON S.W., THOMPSON F.R., DONOVAN T.M., WHITEHEAD D.R. & FAABORG J. (1995): Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267: 1987–1990.
- ROBINSON-RECHAVI M., BOUSSAE B. & LAUDET V. (2004): Phylogenetic dating and characterization of gene duplications in vertebrates: the cartilaginous fish reference. *Molecular Biology and Evolution* 21: 580–586.
- ROLHAUSEN G., SEGELBACHER G., HERMES C., HOBSON A.K. & SCHAEFER M.H. (2013): Individual differences in migratory behavior shape population genetic structure and microhabitat choice in sympatric blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Ecology and Evolution* 3(12): 4278–4289.
- RONQUIST F. & HUELSENBECK J.P. (2003): MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- RUEGG K. (2008): Genetic, morphological and ecological characterization of a hybrid zone that spans a migratory divide. *Evolution* 62: 452–466.
- RYMKEVICH T. (1990): Moults of passerines of north-western USSR. – *Izd. Leningradskogo Universiteta, Leningrad*.
- SAETRE G.P., KRÁL M. & BUREŠ S. (1997): Differential species recognition abilities of males and females in a flycatcher hybrid zone. *Journal of Avian Biology* 28: 259–263.
- SAETRE G.P., POST E. & KRÁL M. (1999a): Can environmental fluctuation prevent competitive exclusion in sympatric flycatchers? *Proceedings of the Royal Society of London B*. 266: 1247–1251.
- SAETRE G.P., KRÁL M., BUREŠ S. & IMS R.A. (1999b): Dynamics of a clinal hybrid zone and a comparison with island hybrid zones of flycatchers (*Ficedula hypoleuca* and *F. albicollis*). *Journal of Zoology* 247: 53–64.
- SAETRE G.P., BORGE T., LINDELL J., MOUM T., PRIMMER C.R., SHELDON B.C., HAAVIE J., JOHNSEN A. & ELLEGREN H. (2001): Speciation, introgressive

- hybridization and nonlinear rate of molecular evolution in flycatchers. *Molecular Ecology* 10: 737–749.
- SAINO N. & DE BERNARDI F. (1994): Geographic variation in size and sexual dimorphism across a hybrid zone between Carrion Crows (*Corvus corone corone*) and Hooded Crows (*C. c. cornix*). *Canadian Journal of Zoology* 72: 1543–1550.
- SCHMIDT E. (1973): Zur Ökologie des Sprossers (*Luscinia luscinia* L.) in der Theiss-auen beim Tiszatelek, nach seiner Ankunft im Frühling. *Tiscia* 8: 79–81.
- SCHMIDT E. (1975): Über die Gründe der Abnahme des Sprossers in Ungarn. *Gefiederte Welt* 99: 151–152.
- SCHMIDT E. (1986a): Búcsúznak a nagy fülemülék (*Luscinia luscinia*)? *Madártani Tájékoztató* 4-9: 12–16.
- SCHMIDT E. (1986b): A kis és a nagy fülemüle. In: *MME füzetek, Legkedvesebb madaraink sorozat*, 28 p.
- SCHMIDT E. (1995): Madártani adatok a felső Tiszáról. *Madártani Tájékoztató*. VII-XII: 3–4 p.
- SCHOENER T.W. (1965): The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution* 19: 189–213.
- SHINE, R. (1989): Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64: 414–461.
- SHUTOVA C.V. (1986): On a case of hybridization between *Parus montanus* and *P. cinctus* in natural conditions. (In: *Recent problems in ornithology*, Ilichev, V.D. (ed.), Moscow, Nauka. 233–234 pp.
- SIBRAVA V., BOWEN D.Q., & RICHMOND G.M. (1986): Quaternary glaciations in the Northern Hemisphere. *Quaternary Science Reviews* (5): 1–514.
- SIMON T. (1957): *Az Északi Alföld erdői* (Die Wälder des nördlichen Alföld). Akadémiai Kiadó, Budapest.
- SIROCKO F., CLAUSSEN M., LITT T. & SANCHEZ-GONI M.F. (2006): The climate of past interglacials. Elsevier, 638 p.
- SMITH J.W. & BENKMAN C.W. (2007): A coevolutionary arms race causes ecological speciation in crossbills. *The American Naturalist* 169: 455–465.
- SNOW D.W. (1954a): The habitats of Eurasian tits, *Parus* spp. *Ibis* 96: 565–585.
- SNOW D.W. (1954b): Trends in geographical variation in Palearctic members of the genus *Parus*. *Evolution* 8: 19–28.

- SORJONEN J. (1977): Seasonal and dial patterns in the song of the Thrush nightingale *Luscinia luscinia* in SE Finland. *Ornis Fennica* 54: 101–107.
- SORJONEN J. (1980): Selection of breeding habitat by the Thrush Nightingale *Luscinia luscinia* and its position in bird communities. *Ornis Scandinavica* 11: 125–134.
- SORJONEN J. (1983a): Transmission of the two most characteristics phrases of the song of the Thrush nightingale *Luscinia luscinia* in different environmental conditions. *Ornis Scandinavica* 14: 278–288.
- SORJONEN J. (1983b): Song convergence in two sympatric nightingales. Proceedings of the 18th International Ethological Conference (Brisbane), 267 p.
- SORJONEN J. (1986a): Singing strategies in northern European passerines. Article III-V. University of Joensuu Publication Sciences No. 9. Joensuu. Finland.
- SORJONEN J. (1986b): Mixed singing and interspecific territoriality – consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe. *Ornis Scandinavica* 17: 53–67.
- SORJONEN J. (1986c): Song dialects and Vocal Traditions of the Thrush Nightingale (*Luscinia luscinia*) in different Parts of the Species Distribution. Acta XIX. Congress of International Ornithology 11: 1613–1626. Conf. Ottava, Canada. 22–29. VI. 1986.
- STACH R., JAKOBSON S., KULLBERG C. & FRANSSON T. (2012): Geolocators reveal three consecutive wintering areas in the thrush nightingale. *Animal Migration* (1): 1–7.
- STADIE C. (1983): Erste Ergebnisse zur verwandtschaftlichen Beziehung zwischen Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) und Sprosser (*Luscinia luscinia*). *Voliere* 6: 87–91.
- STADIE C. (1991): Erdsanager I; Nachtigall und Sprosser. *Europäische Vogelwelt* (Sonderheft) 3: 130–189.
- STORCHOVÁ R., REIF J. & NACHMAN W.M. (2010): Female heterogamety and speciation: reduced introgression of the Z chromosome between two species of nightingales. *Evolution* 64(2): 456–471.
- STUTTARD P. & WILLIAMSON K. (1970): Habitat requirements of the Nightingale (*Luscinia megarhynchos*). *Bird Study* 18: 9–14.

- STRESEMANN E. & STRESEMANN V. (1966): Die Mauser der Vögel. *Journal of Ornithology* (Sonderheft) 107 p.
- STRESEMANN E. & STRESEMANN V. (1971): Die Postnuptiale und die Praenuptiale Vollmauser der asiatischen Würger *Lanius tigrinus* und *L. cristatus*. *Journal of Ornithology* 112: 373–395.
- STROBL C., BOULESTEIX A-L., ZEILEIS A. & HOTHORN T. (2007): Bias in Random Forest Variable Importance Measures: Illustrations, Sources and a Solution. *BMC Bioinformatics* 8: 25.
- STROBL C., ANNE-LAURE B., THOMAS K., THOMAS A. & ACHIM Z. (2008): Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics* 9: 307.
- SUMMERS R.W., DAWSON R.J.G. & PHILLIPS R.E. (2007): Assortative mating and patterns of inheritance indicate that the three crossbill taxa in Scotland are species. *Journal of Avian Biology* 38: 153–162.
- SVENSSON L. (1970): The first record of Nightingale in Sweden belonged to the easternmost subspecies *Luscinia megarhynchos hafizi*. *Vår Fågelvärld* 29:67–71.
- SVENSSON L. (1992): Identification Guide to European Passerines. Stockholm. 368 p.
- SVENSSON L., GRANT P.J., MULLARNEY K. & ZETTERSTRÖM D. (1999): Collins Bird Guide, London. 400 p.
- SWANN R.L. & BAILLIE S.R. (1979): The suspension of moult by transSaharan migrants in Crete. *Bird Study* 26: 55–58.
- SZABÓ N.D., ALGAR A.C. & KERR J.T. (2009): Reconciling topographic and climatic effects on widespread and range-restricted species richness. *Global Ecology Biogeography* 18(6): 735–744.
- SZEKERES B., BELÉNYESI M., PROMMER M. & TÓTH L. (2012): A kerecsensólyom (*Falco cherrug*) élőhely-preferencia vizsgálatának tapasztalatai a Hevesi-sík mintaterületen. *Természetvédelmi Közlemények* 18: 467–479.
- TABERLET P., FUMAGALLI L., WUST-SAUCY A-G. & COSSONS J-F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- TAMURA K., PETERSON D., PETERSON N., STECHER G., NEI M. & KUMAR S. (2011): MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using

- Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*. 28: 2731–2739. Epublication 4 May 2011.
- TAVARES E. & BAKER A. (2008): Single mitochondrial gene barcodes reliably identify sister-species in diverse clades of birds. *BMC Evolutionary Biology* 8: 81.
- TELLERÍA J.L. & CARBONELL R. (1999): Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology* 30: 63–71.
- TEGELSTRÖM H., & GELTER H.P. (1990): Haldane's rule and sex biased gene flow between two hybridizing flycatcher species (*Ficedula albicollis* and *F. hypoleuca*, Aves: Muscicapidae). *Evolution* 44(8): 2012–2021.
- TEGELSTRÖM H., GELTER H.P. & JAAROLA M. (1990): Variation in pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) mitochondrial DNA. *The Auk* 170: 730–736.
- TEMELES, E.J., MILLER, J.S. & RIFKIN, J.L. (2010): Evolution of sexual dimorphism in bill size and shape of hermit hummingbirds (Phaethornithinae): a role for ecological causation. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 365: 1053–1063.
- THINGSTAD P.G. & VIE G.E. (2003): Some new observations of Siberian Tit (*Parus cinctus*) from its presumed distribution gap area in Scandinavia, and an instance of hybridisation between Siberian Tit and Willow Tit (*P. montanus*). *Ornis Norvegica* 26: 115–118.
- THOMAS C.D. & LENNON J.J. (1999): Birds extend their range northwards. *Nature* 399: 213.
- TIAINEN J. (1982): Ecological significance of morphometric variation in three sympatric *Phylloscopus* warblers. *Annales Zoologici Fennici* 19: 285–295.
- TIAINEN J. & HANSKI I.K. (1985): Wing shape variation of Finnish and central European Willow warblers *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaffs *P. collybita*. *Ibis* 127: 365–371.
- TROY M. (1985): A phenetic analysis of the redpolls *Carduelis flammea flammea* and *C. hornemanni exilipes*. *The Auk* 102: 82–96.
- TUCKER G.M. & HEAT M.F. (1994): *The Conservation Status of European Birds*. ICBP, Cambridge. 600 p.

- UNDERHILL L.G., PRYS-JONES R.P., DOWSETT R.J., HERROELEN P., JOHNSON D.N. & TREE J.A. (1992): The biennial primary moult of Willow Warblers (*Phylloscopus trochilus*) in Europe and Africa. *Ibis* 134: 286–297.
- URSENBACHER S., CARLSSON M., HELFER V., TEGELSTRÖM H. & FUMAGALLI L. (2006): Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology* 15: 3425–3437.
- VANDEPOELE K., DE VOS W., TAYLOR J.S., MEYER A. & VAN DE PEER Y. (2004): Major events in the genome evolution of vertebrates: paranome age and size differ considerably between ray-finned fishes and land vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 1638–1643.
- VARGA Z. (1995): Geographical Patterns of Biodiversity in the Palearctic and in the Carpathian Basin. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 41: 71–92.
- VARGA Z. (2008): Mountain coniferous forests, refugia and butterflies. *Molecular Ecology* 17: 2101–2106.
- VAURIE C. (1957): Systematic notes on the Palearctic birds number 26. Paridae. The *Parus caeruleus* complex. *American Museum Novitates* 1833: 1–15.
- VEPSÄLÄINEN K. & JARVINEN O. (1977): A hybrid male Collared × Pied flycatcher *Ficedula albicollis* × *Ficedula hypoleuca* breeds in Finland. *Journal für Ornithologie* 118: 436–437.
- VOKURKOVÁ J., PETRUSKOVÁ T., REIFOVÁ R., KOZMAN A., MOŘKOVSKÝ L. *et al.* (2013): The Causes and Evolutionary Consequences of Mixed Singing in Two Hybridizing Songbirds Species (*Luscinia* spp.). *Plos One* 8(4): e60172.
- VOOUS K.H. (1960): *Atlas of European Birds*. Nelson, London.
- VÖRÖS J., ALCOBENDAS M., MARTÍNEZ-SOLANO I. & GARCÍA-PARÍS M. (2006): Evolution of *Bombina bombina* and *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae) in the Carpathian Basin: a history of repeated mt-DNA introgression across species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 705–715.
- WALLIN L. (1968): Divergent character displacement in the song of two allospecies: The pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, and the collared flycatcher *F. albicollis*. *Ibis* 128: 251–259.

- WALTARI E., HIJMANS R.J., PETERSON A.T., NYÁRI Á.S., PERKINS S.L., ROBERT P. & GURALNICK R.P. (2007): Locating Pleistocene Refugia: Comparing Phylogeographic and Ecological Niche Model Predictions. *Plos One* 2(7): e563.
- WARGA K. (1930): A sátoraljaújhelyi erdei gémtelep. *Aquila* 36/37: 135–137.
- WEBB T. & BARTLEIN P.J. (1992): Global changes during the last 3 million years: Climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 141–173.
- WEISS S. & FERRAND N. (2007): *Phylogeography of Southern European Refugia*. Springer, Dordrecht. 359 p.
- WILLIAMSON K. (1965): Moults and its relation to taxonomy in Rock and Water Pipits. *British Birds* 58: 493–504.
- WILSON A.C., OCHMAN H. & PRAGER E.M. (1987): Molecular timescale for evolution. *Trends Genetics* 3: 241–247.
- WINK M., SAUER–GURTH H. & GWINNER E. (2002): Evolutionary relationships of stonechats and related species inferred from mitochondrial-DNA sequences and genomic fingerprinting. *British Birds* 95: 349–355.
- ZIMMERMANN D.A., TURNER D.A. & PEARSON D.J. (1996): *Birds of Kenya and Northern Tanzania*. Helm identification guides. Helm, London. 740 p.
- ZINK G. (1975): *Der Zug europäischer Singvögel*. Vogelwarte Radolfzell, Möggingen.

XI. 2. Tudományos tevékenység jegyzéke

XI. 2.1. Az értekezés alapjául szolgáló megjelent referált publikációk

KOVÁTS D., VÉGVÁRI ZS. & VARGA Z. (2013): Morphological patterns of a nightingale population in a contact zone of *Luscinia megarhynchos* and *L. luscinia*. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 59(2): 157–170. (IF: 0.263)

ÁCS Z. & KOVÁTS D. (2013): Phylogenetic patterns of a nightingale population in a contact zone of *Luscinia megarhynchos* and *L. luscinia* in Hungary. North-Western Journal of Zoology 9(2): 365–373. (IF: 0.7)

HORNOK S., KOVÁTS D., CSÖRGŐ T. *et al.* (2014): Birds as potential reservoirs of tick-borne pathogens: first evidence of bacteraemia with *Rickettsia helvetica*. Parasites & Vectors 7: 128. (IF: 3.43)

XI. 2.2. Az értekezés témakörében megjelent egyéb publikációk

KOVÁTS D. & HARNOS A. (2015): Morphological classification of conspecific birds from closely situated breeding areas – A case study of the Common Nightingale. Ornis Hungarica 23(2): 20–30.

KOVÁTS D. (2012): Autumn migration of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) in northern Hungary. The Ring 34(1): 23–36.

KOVÁTS D., URBÁN H. & VARGA Z. (2009): Szimpatikus övezetben költő fülemülék morfológiai összehasonlítása. Állattani Közlemények 94(1): 55–62.

KOVÁTS D. & UDVARI ZS. (2009): Adatok a fülemüle (*Luscinia megarhynchos*, Brehm 1931) szimpatikus övezetben történő postnuptiális vedléséhez. Folia Historico Naturalia Musei Matraensis 33: 241–248.

KOVÁTS D. & URBÁN H. (2009): A Bódva-völgyben költő fülemülék (*Luscinia* spp.) taxonómiai problémája. Folia Historico Naturalia Musei Matraensis 33: 227–231.

KOVÁTS D. & URBÁN H. (2009): A nagy fülemüle (*Luscinia luscinia*, Linnaeus 1758) őszi vonulása a Bódva-völgyben. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 33: 233–239.

XI. 2.3. Az értekezés témakörében elhangzott konferencia előadások és poszter-előadások

KOVÁTS D. & HARNOS A. (2014): Klasszifikációs tanuló algoritmusok használata populációk elkülönítésére: esettanulmány fülemülére. V. Kvantitatív Ökológiai Szimpózium, Tihany, 2014. május 9-10.

KOVÁTS D. & URBÁN H. (2009): Morphological difference between nightingales in sympatric habitats in Hungary – The 1st. Forum Carpathicum. Krakow, Poland. Science for Carpathians. Integrating Nature and Society Toward Sustainability 15-18. September 2010., 46 p.

XII. Függelékek

1. függelék. DNS szekvenálásokhoz felhasznált minták *GenBank* azonosító számai és származási helyei (KA: Kazahsztán, KR: D-Kórea, MK: Macedonia, MM: Myanmar, MO: Mongólia, E-HU: Kelet-Magyarország, C-HU: Közép-Magyarország, NE-HU: Északkelet-Magyarország, N-HU: Észak-Magyarország, IR: Irán, RU: Oroszország, SW: Svédország, NO: Norvégia, UWBM: Burke Museum of Natural History and Culture (University of Washington), NRM: Svéd Természettudományi Múzeum, ZMMU: Moszkvai Zoológiai Múzeum. (zöld szín: saját gyűjtésekből származó szekvenciák, fekete szín: *GenBank* szekvenciák)

Faj	<i>GenBank</i> azonosító kód, COI	Gyűjtési hely
<i>L. luscinia</i>	GQ482131	Sverdlovskaya, RU
<i>L. luscinia</i>	GQ482130	Sverdlovskaya, RU
<i>L. luscinia</i>	GQ482132	Kirov, RU
<i>L. luscinia</i>	GQ482129	Moskov, RU
<i>L. luscinia</i>	GQ482128	Moskov, RU
<i>L. luscinia</i>	GQ482134	Kaliningrad, RU
<i>L. luscinia</i>	GQ482133	Smolensk, RU
<i>L. luscinia</i>	DQ683476	Malmon, SW
<i>L. luscinia</i>	GU571964	Orebro, SW
<i>L. luscinia</i>	GU571473	Telemark, NO
<i>L. luscinia</i>	GU571474	Telemark, NO
<i>L. luscinia</i>	JQ740221	Vámosatya, E-HU
<i>L. luscinia</i>	JQ740231	Tiszadob, NE-HU
<i>L. luscinia</i>	JQ740232	Ócsa, C-HU
<i>L. luscinia</i>	JQ740233	Tiszadob, NE-HU
<i>L. luscinia</i>	JQ740241	Ócsa, C-HU
<i>L. luscinia</i>	JQ740246	Vámosatya, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	GQ482137	Krasnodar, RU
<i>L. megarhynchos</i>	GQ482135	Krasnodar, RU
<i>L. megarhynchos</i>	GQ482136	Alma-Ata, KA
<i>L. megarhynchos</i>	DQ683477	Bazangan, IR
<i>L. megarhynchos</i>	JQ175292	MK

<i>L. megarhynchos</i>	JQ175293	MK
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740216	Perkupa, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740217	Tornanádaska, N-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740218	Tornanádaska, N-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740219	Szögliget, N-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740220	Szögliget, N-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740222	Tarpa, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740223	Tivadar, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740224	Fehérgyarmat, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740225	Bátorliget, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740226	Tiszabercel, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740227	Tiszalúc, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740228	Tiszalúc, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740229	Tiszalúc, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740230	Tiszalúc, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740234	Tiszabercel, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740235	Tiszalúc, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740236	Máriaalom, MN-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740237	Tiszalúc, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740238	Tiszalúc, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740239	Tiszalúc, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740240	Tiszabercel, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740242	Vámosatya, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740243	Perkupa, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740244	Tiszadob, NE-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740245	Tarpa, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740247	Tivadar, E-HU
<i>L. megarhynchos</i>	JQ740248	Perkupa, E-HU
<i>L. brunnea</i>	JQ175290	Chin, MM
<i>L. brunnea</i>	JQ175291	Chin, MM
<i>L. calliope</i>	GQ482118	Sopochnoe-lake, RU
<i>L. calliope</i>	GQ482121	Sopochnoe-lake, RU

<i>L. calliope</i>	GQ482119	Sopochnoe-lake, RU
<i>L. calliope</i>	GQ482112	Kamchatka, RU
<i>L. calliope</i>	GQ482120	Sopochnoe-lake, RU
<i>L. calliope</i>	GQ482114	Khabarovsk, RU
<i>L. calliope</i>	GQ482115	Magadansk, RU
<i>L. calliope</i>	GQ482113	Krasnoyarsk, RU
<i>L. calliope</i>	GQ482117	Dornod, MO
<i>L. calliope</i>	GQ482116	Irkutsk, RU
<i>L. cyane</i>	GQ482126	Sakhalinsk, RU
<i>L. cyane</i>	GQ482123	Primorskiy Kray, RU
<i>L. cyane</i>	GQ482124	Magadansk, RU
<i>L. cyane</i>	GQ482122	Khabarovsk, RU
<i>L. cyane</i>	GQ482125	Krasnoyarsk, RU
<i>L. cyane</i>	GQ482127	Dornod, MO
<i>L. sibilans</i>	GQ482138	Sakhalin, RU
<i>L. sibilans</i>	GQ482139	Kamchatka, RU
<i>L. sibilans</i>	GQ482140	Irkuts, RU
<i>L. sibilans</i>	GQ482141	Khabarovsk, RU
<i>L. sibilans</i>	EF515794	KR
<i>L. svecica</i>	GQ482142	Kirov, RU
<i>L. svecica</i>	GQ482143	Labytnangi, RU
<i>L. svecica</i>	GQ482144	Murmansk, RU
<i>L. svecica</i>	GQ482145	Tyva, RU
<i>L. svecica</i>	GQ482146	Chukotskiy Avtonomnaya, RU
<i>L. svecica</i>	GQ482147	Tormanskoe swamp, RU
<i>L. svecica</i>	GQ482148	Tormanskoe swamp, RU
<i>L. svecica</i>	DQ433005	Lappland, SW
<i>L. svecica</i>	DQ433776	Tyva, RU
<i>L. svecica</i>	DQ433777	Kamchatka, RU
<i>L. svecica</i>	GU571475	Oppland, NO
<i>L. svecica</i>	GU571476	Oppland, NO
<i>L. svecica</i>	GU571965	Norrbotten, SW

<i>L. svecica</i>	GU571966	Norrboten, SW
<i>Ficedula albicollis</i>	GQ481892	Kursk, RU
<i>Ficedula albicollis</i>	GQ481893	Kursk, RU
<i>Ficedula albicollis</i>	GQ481894	Kursk, RU
<i>Ficedula hypoleuca</i>	GQ481896	Kursk, RU
<i>Ficedula hypoleuca</i>	GQ481897	Kaliningrad, RU
<i>Ficedula hypoleuca</i>	GQ481898	Kursk, RU
<i>Ficedula hypoleuca</i>	GQ481899	RU
<i>Ficedula hypoleuca</i>	GQ481901	RU
<i>Ficedula hypoleuca</i>	GU571395	Oslo, NO
<i>Ficedula hypoleuca</i>	GU571396	Oslo, NO
<i>Ficedula semitorquata</i>	GQ481913	Krasnodar, RU
<i>Ficedula semitorquata</i>	GQ481914	Akhmetovska, RU
<i>Ficedula semitorquata</i>	GQ481915	Krasnaya Polyana, RU
<i>Monticola gularis</i>	GQ482168	New-Barag, MO

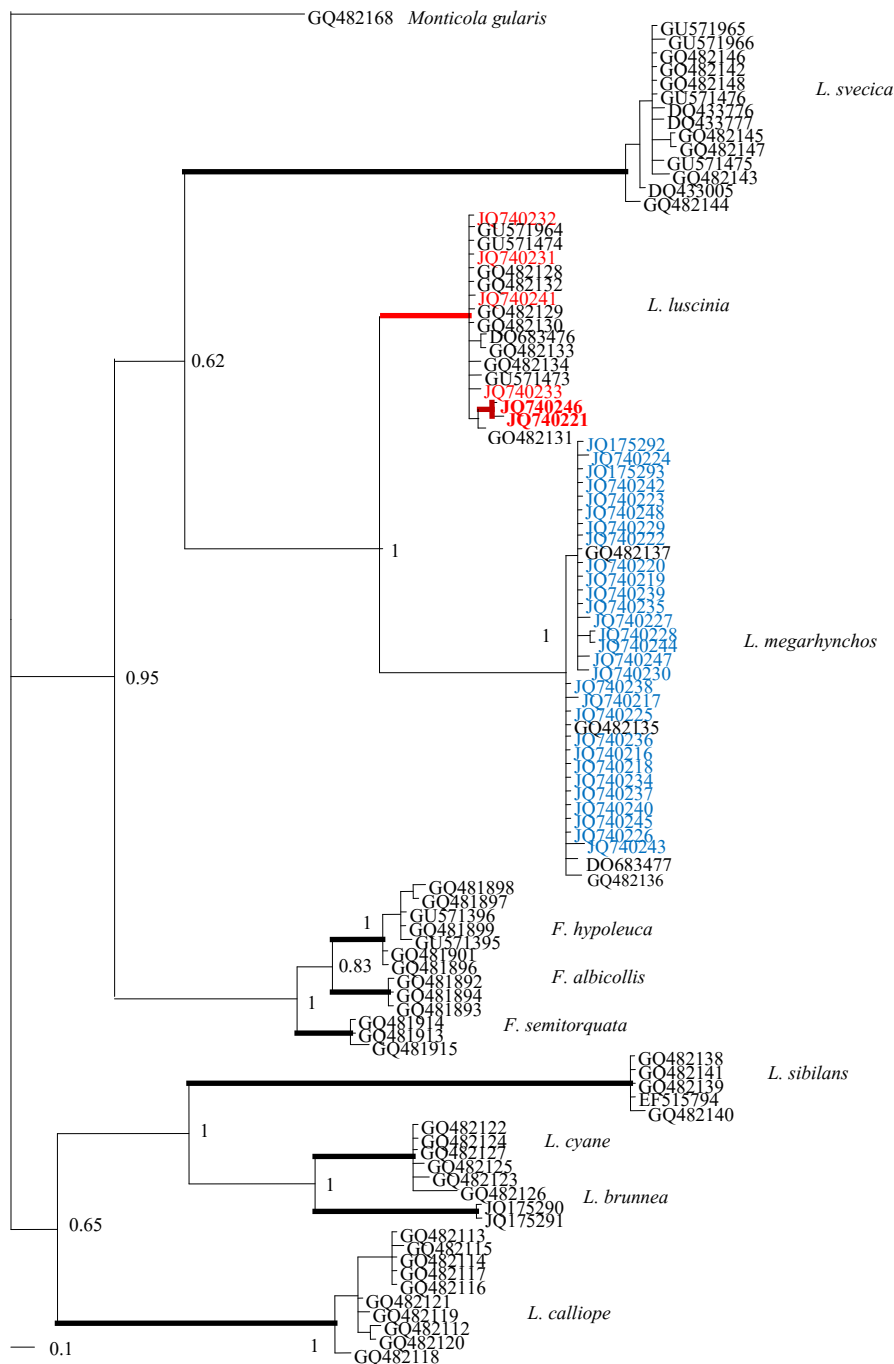
2. függelék. A mintaterületeken befogott egyedek összesített morfometriai adatai csoportonként (Bódva, Felső-Tisza, Szatmár-Bereg, Bátorliget).

Populáció	Morfológiai változó	\bar{x}	SD	Me	min-max	Cv[%]	n
Bódva	MWL	86,73	2,15	86,00	83,0-92,0	2,48	33
	W ^{lx}	48,36	3,14	48,00	43,0-59,0	6,49	33
	W ^P	47,50	5,49	46,51	38,8-65,5	11,57	28
	W ^{sym}	8,38	1,29	8,45	6,0-12,0	15,39	28
	rLP ₁	2,70	1,24	3,00	1_6	45,93	33
	P ₂	60,32	2,29	60,00	54,0-64,0	3,80	28
	P ₃	66,04	2,40	66,00	60,0-70,0	3,63	28
	P ₄	64,64	2,57	64,50	58,0-69,0	3,98	28
	I/II.	26,15	1,30	26,00	23,5-28,5	4,97	33
	TL	73,42	2,89	74,00	67,0-80,0	3,94	33
	Bm	23,92	1,50	24,00	22,0-28,5	6,27	33
	BL	17,22	0,73	17,20	15,3-19,0	4,24	33
	Bw	4,23	0,23	4,20	4,2-5,1	5,44	33
	TA	27,25	0,71	27,00	26,0-30,0	2,61	8
Felső-Tisza	MWL	87,79	2,18	88,00	82,0-92,0	2,48	38
	W ^{lx}	49,16	2,40	49,00	44,0-54,0	4,88	38
	W ^P	47,00	4,76	46,67	31,7-58,6	10,13	37
	W ^{sym}	8,65	2,30	8,17	5,3-18,0	26,59	37
	rLP ₁	2,11	1,41	2,00	0_5	66,82	38
	P ₂	61,95	2,04	62,00	57,0-65,0	3,29	37
	P ₃	67,63	1,99	68,00	63,0-72,0	2,94	38
	P ₄	66,39	2,00	67,00	62,0-71,0	3,01	37
	I/II.	26,30	1,37	26,00	23,0-29,0	5,21	37
	TL	75,82	2,64	76,00	68,0-80,0	3,48	38
	Bm	22,93	1,59	23,05	19,0-26,0	6,93	38
	BL	16,72	0,72	16,80	15,3-18,2	4,31	38
	Bw	4,18	0,22	4,10	3,8-4,7	5,26	38
	TA	26,92	1,05	27,00	24,0-29,0	3,90	38

2. függelék folytatása.

Populáció	Morfológiai változó	\bar{x}	SD	Me	min-max	Cv[%]	<i>n</i>
Szatmár-Bereg	MWL	88,22	1,88	88,00	83,0-92,0	2,13	23
	W ^{lx}	50,75	5,99	49,00	46,0-76,0	11,80	23
	W ^p	48,70	3,63	48,31	43,0-56,5	7,46	23
	W ^{sym}	9,44	2,27	9,00	6,3-16,3	24,05	23
	rLP ₁	2,22	1,65	2,00	-2_5	74,32	23
	P ₂	66,35	4,64	68,00	60,0-74,0	6,99	23
	P ₃	71,70	4,15	72,00	67,0-80,0	5,79	23
	P ₄	70,48	3,99	69,00	66,0-78,0	5,66	23
	I/II.	26,69	1,65	27,00	24,0-29,0	6,18	23
	TL	74,65	2,17	75,00	70,0-80,0	2,91	23
	Bm	23,03	1,30	23,20	18,4-24,8	5,64	23
	BL	17,33	1,07	17,50	15,5-19,2	6,17	23
	Bw	4,26	0,24	4,20	3,8-4,7	5,63	23
	TA	27,65	1,19	27,00	25,0-31,0	4,30	23
Bátorliget	MWL	87,67	1,54	88,00	82,0-89,0	1,79	27
	W ^{lx}	48,34	1,56	48,00	46,0-51,0	3,23	27
	W ^p	47,00	2,90	47,19	36,7-51,7	6,17	27
	W ^{sym}	8,71	1,37	9,40	6,3-11,0	15,70	27
	rLP ₁	1,74	0,94	2,00	0_4	54,02	27
	P ₂	60,81	1,73	61,00	57,0-64,0	2,84	27
	P ₃	66,30	1,49	67,00	64,0-69,0	2,25	27
	P ₄	65,22	1,58	66,00	62,0-68,0	2,42	27
	I/II.	25,37	0,94	25,00	23,4-27,0	3,71	27
	TL	74,52	1,37	75,00	72,0-79,0	1,84	27
	Bm	23,93	1,54	24,20	19,7-26,6	6,44	27
	BL	17,48	0,71	17,50	16,3-18,6	4,06	27
	Bw	4,38	0,19	4,40	4,0-4,8	4,34	27
	TA	27,48	0,75	27,00	26,0-30,0	2,73	27

3. függelék. A *Luscinia* és *Ficedula* génusz-csoportok filogenetikai pozíciója COI szekvenciák alapján (a poszteriori értékek az elágazásoknál szerepelnek, a piros és kék színű markerek saját szekvenciák).



4.1. függelék. A korai, *normális* vedlési szekvenciát követő egyedek vedlettségi stádiuma (kódok: 0 = öreg toll; 1,2,3,4 = vedlés alatti, eltérő fejlettségi stádiumban lévő tollak; 5 = teljes hosszúságát elérő új toll)

		Evező típusa és sorszáma																		
		Kézevezők										Karevezők						Vállevezők		
Egyed	Szárny	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	1	2	3
1.	Bal Jobb	5	5	5	5	5	4	3	3	0	0	3	3	2	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
2.	Bal Jobb	5	5	5	2	3	3	3	0	0	0	3	3	2	1	0	0	0	2	0
		szimmetrikus																		
3.	Bal Jobb	5	5	5	4	3	2	2	2	0	0	3	2	2	1	0	0	0	0	1
		szimmetrikus																		
4.	Bal Jobb	5	5	5	4	4	3	3	3	0	0	3	3	2	0	0	0	1	0	0
		szimmetrikus																		
5.	Bal Jobb	5	5	5	5	5	3	3	2	0	0	4	2	2	1	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
6.	Bal Jobb	5	5	5	5	4	3	2	2	0	0	3	2	2	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
7.	Bal Jobb	5	5	5	4	3	3	1	1	0	0	3	3	2	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
8.	Bal Jobb	5	5	5	3	3	2	1	1	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
9.	Bal Jobb	5	5	5	4	3	3	1	1	0	0	4	3	3	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
10.	Bal Jobb	5	5	5	5	3	2	2	2	1	0	4	3	3	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
11.	Bal Jobb	5	5	5	4	3	3	1	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
12.	Bal Jobb	5	5	5	4	3	3	1	1	0	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
13.	Bal Jobb	5	5	5	5	4	4	3	3	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
14.	Bal Jobb	5	5	5	4	3	3	3	3	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0
		szimmetrikus																		
15.	Bal Jobb	5	5	5	5	4	3	3	2	2	0	3	2	1	0	0	0	1	0	0
		szimmetrikus																		

4.2. függelék. A korai, *aberráns* vedlési stratégiát követő egyedek vedlettségi stádiuma (kódok: 0 = öreg toll; 1,2,3,4 = vedlés alatti, eltérő fejlettségi stádiumban lévő tollak; 5 = teljes hosszúságát elérő új toll)

		Evező típusa és sorszáma																		
		Kézevezők										Karevezők						Vállevezők		
Egyed	Szárny	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	1	2	3
1.	Bal Jobb	5	5	5	5	4	4	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5
		szimmetrikus																		
2.	Bal Jobb	5	5	3	3	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5
		szimmetrikus																		
3.	Bal Jobb	5	5	5	5	5	3	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5
		szimmetrikus																		
4.	Bal Jobb	5	5	5	5	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5
		szimmetrikus																		
5.	Bal Jobb	5	5	5	5	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	5	5
		szimmetrikus																		
6.	Bal Jobb	5	5	5	5	5	4	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5
		szimmetrikus																		
7.	Bal Jobb	5	5	5	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5
		szimmetrikus																		
8.	Bal Jobb	5	5	5	5	4	4	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5
		szimmetrikus																		
9.	Bal Jobb	5	5	5	5	5	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5	5
		szimmetrikus																		

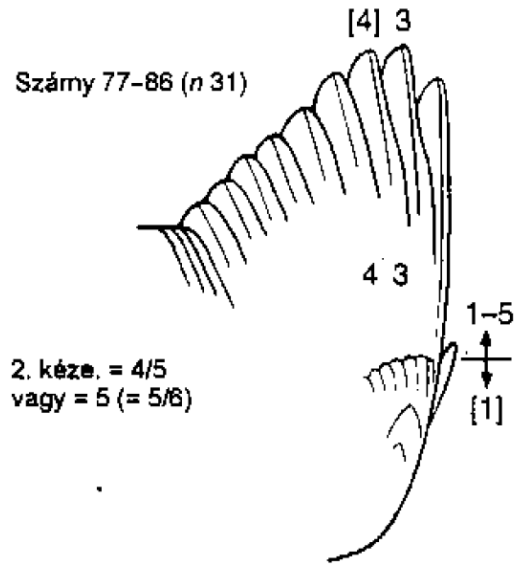
XIII. Mellékletek

1. melléklet. Alsó farokfedők mintázata

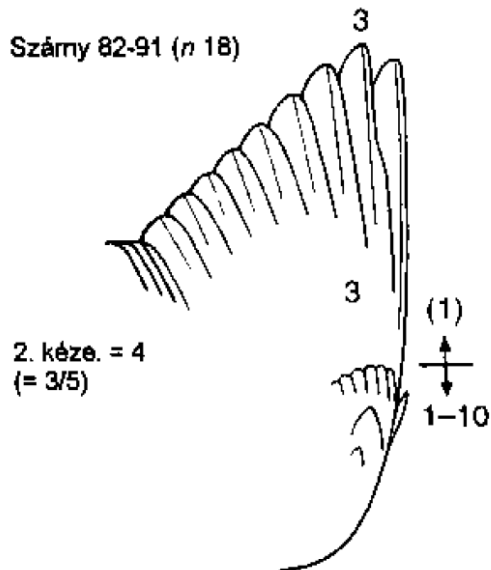


- 1. kép.** A *Luscinia megarhynchos* alsó farokfedőinek mintázata (Felső-Tisza, Tiszalúc).
- 2. kép.** A *Luscinia luscinia* alsó farokfedőinek mintázata (Bódva-völgy, Perkupa).
- 3. kép.** A *L. megarhynchos* × *L. luscinia* hibrid alsó farokfedőinek mintázata (Felső-Tisza, Tiszabercel). (Saját készítésű fényképfelvételek.)

1.1. melléklet. Szárnyformák

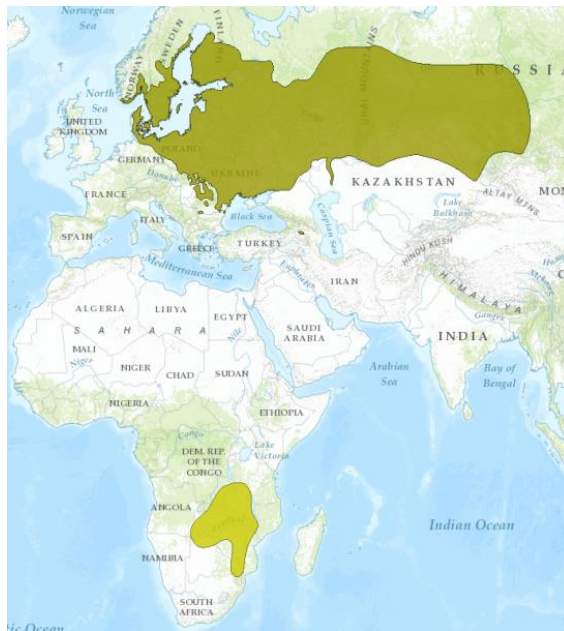
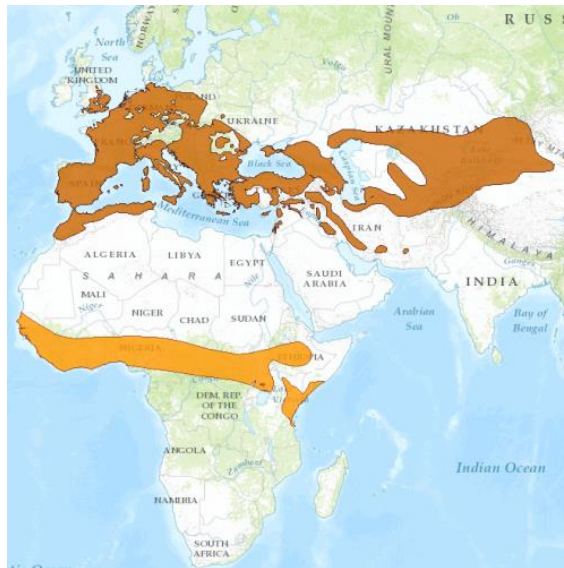


1. ábra. A *Luscinia megarhynchos* szárnyformája (SVENSSON 1992).



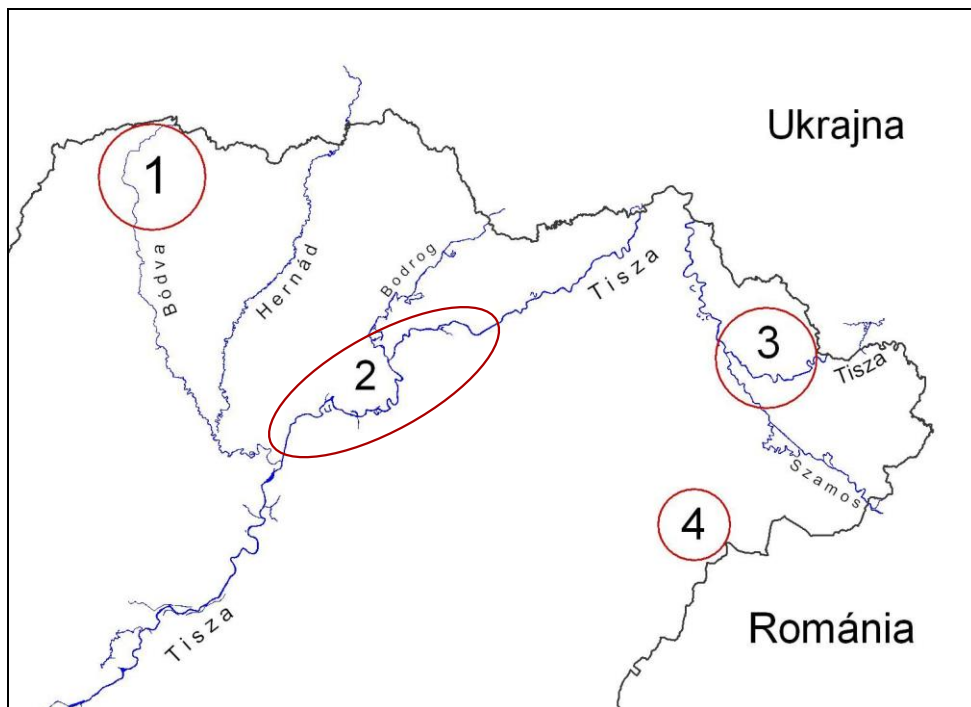
2. ábra. A *Luscinia luscinia* szárnyformája (SVENSSON 1992).

2. melléklet. Elterjedési térképek



1. térkép. A *Luscinia megarhynchos megarhynchos* elterjedése (sötétnarancs: költőterület Európában; világos narancs: telelőterülete Afrikában) **2. térkép.** A *Luscinia luscini* elterjedése (spenótzöld: költőterület Európában; világoszöld: telelőterület Afrikában) (forrás: www.iucnredlist.org)

3. melléklet. Mintavételi területek térképe



1. térkép. A vizsgálati területek elhelyezkedése (1: Bódva, 2: Felső-Tisza 3: Szatmár-Bereg, 4: Bátorliget).

4. melléklet. Élőhelyek



1-2. kép. Bódva folyót kísérő fűz-éger ligetek (Perkupa) és heglábi erdőssztyepp jellegű élőhelyek (Tomanádaska). **3-4. kép.** Fűz-nyár ligeterdő Tiszabercel és Tiszatelek közötti ártéren. **5. kép.** Idős kocsányos tölgyes erdőtömb szegélye (Tiszalúc-Bárányszeg). **6. kép.** Reliktum lápszegélyi erdőtársulás (Bátorliget). (Saját készítésű fényképfelvételek.)

5. melléklet. Hálók



1. kép. Erdőszélen felállított $2,5 \times 7$ m hosszú függőnháló (a nyíl a háló alatt elhelyezett magnót jelöli) (Bódvaszilas). **2. kép.** Ártéri ligeterdőben felállított $2,5 \times 30$ m hosszú nagyháló működés közben (Tiszabercel). (Saját készítésű fényképfelvételek.)

6. melléklet.



1. kép. Átmeneti színezetű *Luscinia megarhynchos* (Tiszabercel).
2. kép. Vonuláskor gyűrűzött *Luscinia luscinia* (Perkupa). (Saját készítésű fényképfelvételek.)



3. kép. *Luscinia megarhynchos* × *L. luscinia* interspecifikus hibrid első kézevezőjének helyzete a leghosszabb kézfedőhöz képest (Felső-Tisza, Tiszabercel). **4-5. kép.** Korai, rendellenes vedlést végző *L. megarhynchos* (Bátorliget). (Saját készítésű fényképfelvételek.)