

Ornis Hungarica 10: 99-110. 2000

A nádi tücsökmadár elsőrendű evezőinek postnuptiális vedlése

Kelemen Márton, Halmos Gergő és Csörgő Tibor

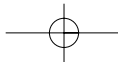
Kelemen, M., Halmos, G. and Csörgő, T. 2000. The postnuptial moult of Savi's Warbler (*Locustella luscinioides*). – Ornis Hung. 10: 99-110.

The moult of Savi's Warbler was studied in 9 consecutive years, between 1990-1998 at Ócsa Ringing Station (central Hungary). During this period a total of 139 Savi's Warbler (*Locustella luscinioides*) moult cards have been collected. According to the sequence and initiation point of the wing feather moult, the data were divided into three groups: (1) the descendent group: birds which showed a normal descendent sequence when caught; (2) the excentric group: birds that initiated the moult with a central primary and did not show an ascendant "wave"; (3) the divergent group initiated the moult from a central primary and showed both the ascendant and descendent waves. The excentric group was divided into subcategories by the initiation locus. We examined separately the extent and timing of the postnuptial moult in the (1) and (2) groups. The date of moult initiation and also the speed of moult increased with the decreasing number of primaries involved in moult. Possible explanations for individual variation of moult characteristics - second clutch, brood failure, time stress and alternative strategies - are discussed.



A nádi tücsökmadár vedlését 1990-1998 között, az Ócsai Madárvártán fogott madarak alapján vizsgáltuk. Az adott periódus alatt összesen 139 postnuptiális vedlés alatt lévő egyedek fogtunk. Az elsőrendű evezők vedlésének iniciációs pontja illetve a vedlési hullám(ok) haladási iránya alapján, az adatokat három nagy csoportra osztottuk: (a) a deszcendens csoport egyedei az adat-felvételezéskor, az európai énekesekre jellemző deszcendens szekvenciát mutatnak. (b) az excentrikus csoport egyedei az elsőrendű evezők vedlését valamely középső evezővel kezdik és innen az evezők cseréje csak a szárnycsúcs irányába halad tovább. (c) a divergens csoport egyedei a vedlést valamely középső evezővel kezdik és innen a tollak cseréje mindkét irányba - a szárnycsúcs és a test irányába is - tovább halad. Az adatok további elemzésének során az excentrikus csoportot további egységekre bontottuk, aszerint hogy az egyedek pontosan melyik evezővel kezdődik a vedlés. A harmadik (divergens) csoportot kizártuk az analízisből a kis mintaszám miatt. Az első és a második csoportba tartozó egyedek vedlésének időtartamát valamint a tollak cseréjének sorrendjét vizsgáltuk. A vedlés időtartama és sebessége nőtt a cserélendő tollak számának növekedésével. A vedlés kezdsének időpontja kitolódik a cserélendő elsőrendű evezők számának csökkenésével. A nádi tücsökmadár vedlési rendszere a különböző tényezők eredményeként kialakult eltérő vedlési időtartamhoz való alkalmazkodásként jött létre. Három hipotézist tárgyalunk, amelyek magyarázhatják a vedlési rendszer összetettségét. Okozhatják ivari különbségek, egyedi életmentből fakadó különbségek és az ha a vedlés sebessége nem növelhető tovább a lemaradás kompenzálására. Eredményeink alapján a harmadik lehetőséget kizárhatjuk. A nádi tücsökmadár vedlésének teljes megértéséhez további vizsgálatok szükségesek. Különösen fontos lenne a vedlés vizsgálatának költésbiológiával való kombinálása és a vedlés telelőterületen történő monitorozása.

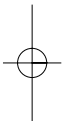
K. M., H. G. és Cs. T.: ELTE Állatszervezettani Tanszék, 1088 Budapest, Puskin u. 3.



1. Bevezetés

A nádi tücsökmadár (*Locustella luscinioides*) vedlése rendkívül kevésbé ismert. A vedléssel foglalkozó, nagy összefoglaló munkákban (Ginn & Melville 1983, Jenni & Winkler 1994), vagy teljesen rendszeretlennek jellemzik a vedlését, vagy ha stratégiák szerint próbálták osztályozni a vedlési sajátosságokat, szinte minden stratégiába besorolhatónak bizonyult a madár. A konkrét ismeretek szinte teljes hiányának ellenére, meglehetősen sok olyan publikáció látott napvilágot, amely a faj vedlésével foglalkozik. Ezek azonban minden esetben kis mintaszámmal dolgoztak (≤ 25), és következtetéseik ellentmondások. Az 1970-ben napvilágot látott első vizsgálatokban (Stresemann & Stresemann 1970, Steiner 1970) a kutatók még abban sem értettek egyet, hogy a faj vedlése eltér az európai énekesek többségétől. Steiner felismerni vélte a faj vedlésének különlegességét, de nem tudott semmi konkrétummal szolgálni. Stresemannék úgy vélték, hogy a faj vedlése nem tér el a többi fajtól, ők 4 Afrikában gyűjtött múzeumi példányt vizsgáltak meg és ezeknek alapján a fajt a prenuptialis teljes vedlést folytató fajok közé sorolták. A vedlés szekvenciájában nem találtak eltérést a normális énekesekre jellemző szekvenciától. Thomas (1977) volt az első, aki 25 különböző eredetű múzeumi példány elemzése alapján, felismerte és elemezte a nádi tücsökmadár vedlési sajátosságait. Két csoportba sorolta a vizsgált egyedeket, az első csoportba az európai énekesekre jellemző deszcendens szekvenciát követő egyedeket, míg a másodikba az ettől bármilyen módon eltérő egyedeket sorolta. A második csoportra ő használta először az

excentrikus vedlés kifejezést. Ez alatt azon szekvenciák gyűjtőfogalmát értette, amelyek bármilyen módon eltérnek a deszcendens szekvenciától. Jenni és Winkler (1994) a nádi tücsökmadarat azon fajok közé sorolták, amelyeknek vedlése tisztázásra vár. A faj vedlésének jellemzését nehezíti, hogy az egyes egyedek nem csak a vedlés szekvenciájában különböznek egymástól. Thomas összegyűjtött adatai között, mind prenuptialis, mind postnuptialis teljes vedlést folytató egyedek megtalálhatóak. Eddig Büki (1985) dolgozta fel a legnagyobb adatbázist (80 postnuptialis vedlési adat), az adatfelvétel módja azonban nem tette lehetővé ezen adatok részletes feldolgozását, ugyanis nem lehetett megállapítani a növekvő tollak cserélődésének sorrendjét. Tovább nehezíti a faj vedlésének megértését az a tény, hogy bizonyos egyedek felfüggesztik a vedlést a prenuptialis vagy(és) a postnuptialis tollcsere során is. Egyes kutatók (Rymkevich 1990, Svensson 1992) szerint a legtöbb észak- és nyugat-európai öreg madár a vonulást öreg tollakkal kezdi, tehát szerintük a populáció döntő többsége prenuptialis vedlést folytat. Thomas (1977) egy statisztikus vedlési szekvencia diagrammot dolgozott ki, mely megadja az evezők vedlési sorrendjének valószínűségét. Az aktív vedlésben lévő madarak minden egyes tollának aktuális vedlési kódját átlagolta, és arra következtetett, hogy statisztikai szempontból a legnagyobb átlagú tollak cserélődnek elsőként. Ugyanezt a módszert használta Büki is szakdolgozatában, ő sem ismerte fel azonban, hogy ez a módszer a nádi tücsökmadár esetében műterméket eredményez (lásd később).





2. Terület és módszer

Az Ócsai Tájvédelmi Körzet a Duna-Ipoly Nemzeti Parkhoz tartozó, egy ősi Dunameder területén kialakult posztglaciális maradvány-láp. Ennek északi részén található az Ócsai Madárvárta. 1983 óta a területen rendszeres madárbefogást folytatunk, állandó hálóállásokkal, a lápra jellemző vegetációtípusokban. Az itt befogott 144 fajhoz tartozó (mintegy 150 000 ezer) madár közül, a nádi tücsökmadár egyike a területre leginkább jellemző fajoknak. A tábor története során kb. 2500 egyedet jelöltünk. Ebben a munkában az 1990-98 között befogott, aktív postnuptialis vedlést folytató, adult egyedek vedlési adatait elemeztük.

A vizsgált periódus alatt 139 vedlési adatot gyűjtöttünk. Az adatfelvételkor, a vedlő egyedek mindekét szárnyának, minden egyes evezőjéhez egy 0-5-ig terjedő kódot rendeltünk, a 0-ás kód öreg tollat, az 1, 2, 3, 4-es értékek az éppen cserélődő toll egymást követő fejlettségi állapotait, míg az 5-ös kód a teljesen kifejlett új tollat jelöli (a módszer részletes leírását lásd Ginn & Melville 1983, magyar nyelvű leírás Miklauzic & Csörgő 1986). Az egyes evezők kódjainak összege adja az adott tollcsoport - esetünkben az elsőrendű evezők - vedlettségi állapotára jellemző vedlési indexet (ezentúl *Vi*). Az evezőket a test irányából a szárnycsúcs felé számoztuk, tehát az alapstratégia szerinti sorrendben (1-es legbelül, 10-es legkívül).

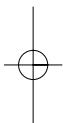
Az elemzés során, stratégiák szerint szétbontva, az elsőrendű index értékeket ábrázoltuk az idő függvényében. Az így nyert ponthalmazra lineáris regresszióval illesztettünk egyenest. A vedlés kezdési időpontjának, sebességének és időtartamá-

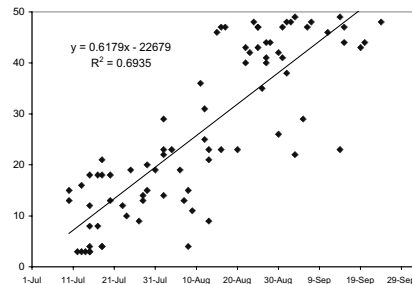
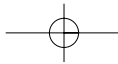
nak becslését az illesztett egyenes jellemzői alapján végeztük. Bár az irodalom szolgáltat pontosabb módszert a vedlés sajátosságainak vizsgálatára (Underhill & Zucchini 1988) az évenként fogott relatív kevés egyed és a visszafogások kis száma miatt nem tudtuk ezeket a módszereket alkalmazni. A kapott eredmények alkalmassak a vizsgált sajátosságok becslésére, és mivel minden csoportnál azonos módszert alkalmaztunk, alkalmasak a csoportok összehasonlítására is.

3. Eredmények

3.1. Szekvencia

Az evezők vedlésének iniciációs pontja alapján a madarak két nagy csoportra különülnek el: a deszcendens csoportra és az excentrikus csoportra. Az első csoportba tartoznak azok a madarak, amelyek a normális deszcendens szekvenciát követve az 1-es sorszámú elsőrendű evezővel kezdik a vedlést, míg a második csoportba az alapszekvenciától bármilyen módon eltérő iniciációt mutató madarakat soroljuk. Bár az összes adatot figyelembe véve, a deszcendens stratégia részesedése több mint 52,5%, ez nem tekinthető a deszcendens stratégia valódi fontosságának a faj által használt szekvenciák között. Azok a madarak, amelyek divergens szekvenciát követnek, valamely középső (általában 2-4-es sorszámú) evezővel kezdik a vedlést és ebből a fókuszából, mindkét irányba megindul egy vedlési hullám. Ha az aszcendens hullám eléri a legbelső 1-es sorszámú evezőt, és annak növekedése befejeződik, a szekvencia megkülönböztethetlenné válik a deszcendens szekvencia előrehaladott állapotától.





1. Ábra. A deszcendens szekvenciát követő egyedek elsődrendű evezőinek vedlési indexének alakulása az idő függvényében. A pontokra lineáris regresszióval illesztettünk egyenest, az ábrán feltüntettük az egyenes egyenletét.

Fig. 1. Scatterplot of the individual moult scores in relation to time in the descendant group, Ócsa, 1990-1998. The growth line was fitted with linear regression.

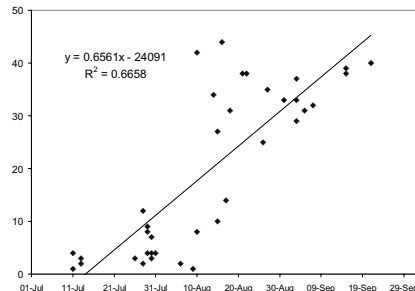
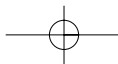
A szekvenciák valós gyakoriságának megállapítására elemeztük a 10-nél kisebb vedlési indexű madaraknál előforduló szekvenciákat ($n=36$). Kiderült hogy a madarak 33,3% (12/36) deszcendens, míg 66,7% (24/36) excentrikus iniciációt mutat. Ezzel a módszerrel sem kapunk azonban valós képet a szekvenciák gyakoriságáról, ugyanis a valódi excentrikus és a divergens szekvencia nem minden esetben különböztethető meg a vedlés ilyen korai stádiumában. A divergens szekvencia esetében ugyanis nem mindig indul egyszerre a két hullám.

Megállapítható, hogy a nádi tücsökmadár elsődrendű evezőinek vedlése - a fajok döntő többségével szemben - nem egy meghatározott szekvencia szerint történik. Az egyedek legalább három szekvencia szerint cserélhetik evezőiket. A teljes mintán és a 10-nél kisebb elsődrendű indexű madarakon nyert eredmények kombinálásával, jól lehet becsülni a használt szekvenciák gyakoriságát. A teljes mintában a deszcendens és a divergens szekvencia -

ha az utóbbi előrehaladott állapotban van - nem különíthető el. A tíznél kisebb $Vi_{\bar{u}}$ madarakon pontosan fel lehet ismerni a deszcendens szekvenciát használó madarakat, de nem lehet elkülöníteni az excentrikus és a divergens szekvencia szerint vedlőket. A két csoport elemzésének alapján, a szekvenciák becsült gyakorisága a következő képen alakul. Megközelítőleg egyharmaduk az európai énekesek többségéhez hasonlóan, deszcendens szekvenciát használ. Az egyedek mintegy 20%-a divergens szekvencia szerint cseréli a tollait. Feltehetően az excentrikus szekvenciának a legnagyobb a jelentősége a faj vedlési rendszerében, mivel az egyedek megközelítőleg fele, látszólag ezt a szekvenciát követi.

Az általunk vizsgált deszcendens iniciációjú madarak mindegyike a normális énekesmadár szekvenciát követi, az evezők egymás után cserélődnek. Ez alól csak a 10-es evező kivétel, amely bizonyos esetekben gyorsabban fejezi be a növekedést, mint a 9-es (esetleg a 8-as) evező(k). Ennek magyarázata azonban nem a tollak cseréjének sorrendjében, hanem a 10-es evező csökevényes voltában keresendő, ebből kifolyólag a 10-es evező bár megfelelő sorrendben esik ki, a növekedése hamarabb befejeződik, mint a sorrend alapján előtte cserélődő evezőké. Általában egyszerre 3-5 toll növekedik.

Az excentrikus stratégiát követő egyedek a vedlést valamely középső elsődrendű evezővel kezdik (1. Ábra), és a vedlési hullám a szárnycsúcs irányába halad, így a belső tollak nem cserélődnek az adott vedlési periódus alatt. A divergens csoportban levő madarak iniciációja hasonlít az excentrikusokéra, de az iniciációs pontból két vedlési hullám indul ki a test, illetve a szárnycsúcs irányába.



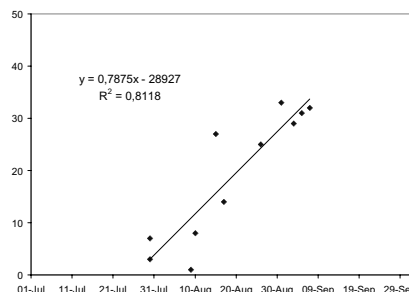
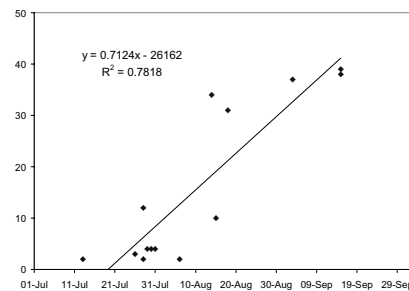
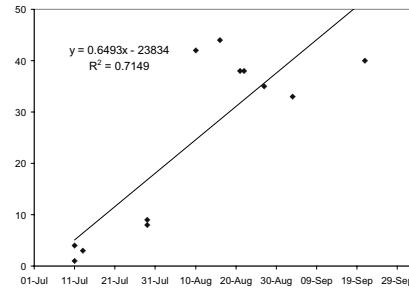
2. Ábra. Az excentrikus szekvenciát követő egyedek elsördendő evezőinek vedlési indexének alakulása az idő függvényében.

Fig. 2. Scatterplot of the individual moult scores in relation to time in the excentric group, Ócsa, 1990-1998.

3.2. A vedlés dinamikája

A vedlés dinamikájának elemzésekor, a vedlés átlagos sebességét, időtartamát és a folyamat becsült kezdeti időpontját vizsgáljuk. Az elemzés során külön kezeltük a különböző szekvenciákat használó csoportokat. A deszcendens csoportot és az excentrikus csoportot vizsgáltuk. A divergens csoportot, egyrészt a kis mintaszám ($n=20$), másrészt a csoporton belüli nagy polimorfizmus miatt kizártuk a vizsgálatból, de a szekvencia potenciális szerepére a faj vedlési rendszerében kitérünk a tárgyalás során.

A deszcendens vedlésű madarak ($R^2=0,69$, $n=72$, $P<0,001$) kezdték a legkorábban a vedlést (jún. 25.), ugyanakkor a vedlés időtartama a leghosszabb (81 nap) míg sebessége a legkisebb volt (0,62 Vi/nap, 1. Ábra). Az excentrikus vedlés sebessége nem különbözött szignifikánsan (0,65 Vi/nap) a deszcendenstől, azonban később kezdődött (júl.11.) és rövidebb ideig tartott (69 nap) mint a deszcendens csoporté. Ez azért lehetséges, mert a megközelítőleg azonos sebességű excentrikus



3. Ábra. A különböző tollal kezdő, excentrikus stratégiát használó egyedek vedlési indexének alakulása az idő függvényében. (A-2-es; B-3-as; C-4-es evezővel kezdő egyedek csoportja). Fig. 3. Changes in the average primary index of different subgroups of the excentric group during the autumn migration. (A-initiation locus primary no. 2; B - ini.loc. pr. no. 3; C - ini. loc. pr. no. 4).

szekvencia esetén, kevesebb tollat cserélnek a madarak.

Bár az excentrikus csoport adatai meglehetősen szorosan illeszkednek a rájuk illesztett egyeneshez (2. Ábra, $R^2=0,66$, $n=37$, $P<0,001$), a csoport mégse egysé-

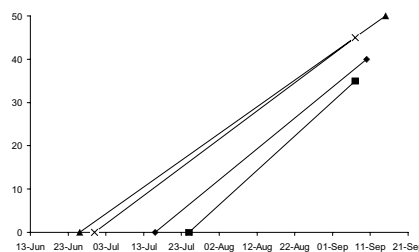


1. Táblázat. A különböző stratégiát használó csoportok dinamikai jellemzőinek összesítése. A zárójelben lévő számok annak az evezőnek a sorszámát jelölik, amelye az adott csoport kezdi a vedlést. Tab. 1. Parameters of moult dynamics in the subgroups using different moult strategies. The numbers in parentheses indicate the primary position where the moult is initiated.

Csoport / Group	Kezdési dátum / Starting date	Időtartam / Duration, days	Befejezési dátum / End date	Sebesség (Vi/nap) / Rate of moult (Vi/day)
Deszcendens (1)	25. Június	81	Szeptember.14	0,69
Excentrikus (2)	30. Június	69	Szeptember.07	0,71
Excentrikus (3)	16. Július	56	Szeptember.10	0,78
Excentrikus (4)	25. Július	44	Szeptember.07	0,81

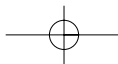
ges. Az elemzések kezdetén a fajjal foglalkozó többi szerzőhöz hasonlóan, az excentrikusan vedlő madarakat egységes csoportként kezeltük. Van azonban egy nagyon jelentős különbség az excentrikusan vedlő madarak között, mégpedig a cserélt elsődrendű evezők számát illetően. Ugyanis az excentrikus szekvencia esetén, egy középső elsődrendű evezővel kezdődik a vedlés és innen, a szárnycsúcs irányba indul ki vedlési hullám. Az határozza meg tehát a cserélt tollak számát, hogy hol kezdi a madár a tollak cseréjét. Néhány elsődrendű evezővel kevesebbet cserélni jelentős idő és energianyereséget jelent, indokolt tehát a cserélt tollak számának alapján az excentrikus csoport tagolása. Az excentrikus csoportból így kiválasztottuk a 2-es, 3-as, ill. 4-es tollakkal kezdő egyedeket és külön elemeztük ezek vedlésének dinamikáját (3. Ábra A, B és C). A fennmaradó tollakkal kezdő egyedeket nem vizsgáltuk, a kis mintaszám miatt. A csoport felosztásának jogosságát az is alátámasztja, hogy a részcsoportok külön-külön szorosabban illeszkednek a rájuk illesztett egyeneshez, mint a teljes adathalmaz (A: $R^2=0,71$, $n=12$, $P<0,001$; B: $R^2=0,78$, $n=14$, $P<0,001$; C: $R^2=0,81$, $n=11$, $P<0,001$). Az excentrikus csoport egységes kezelése tehát műterméket eredményezett. A következőkben az egyes evezővel kezdő csoportokat külön kezeljük, és nem térünk ki a teljes excentrikus csoport sajátosságaira.

A három excentrikus csoport eredményeiben egyértelmű tendenciák figyelhetőek meg (1. Táblázat). A cserélendő tollak számának csökkenésével - ahogy várható volt - csökken a vedlés időtartama. A vedlés becsült kezdési dátuma a cserélt tollak számának csökkenésével egyre későbbre tolódik. Meglepő eredmény volt, hogy a cserélendő tollak számának növekedésével csökken a vedlés sebessége. (4. Ábra) Bár ez az eredmény nem volt várható, később láthatjuk, hogy ez az eredmény logikusan illeszkedik a nádi tücsökmadár vedlési rendszerébe.



4. Ábra. A különböző stratégiát használó csoportokhoz tartozó regressziós egyenesek. Látható, hogy a kezdési időpontok közötti különbség sokkal nagyobb mint a befejezések közötti különbség. (%- deszcendens, x - 2-es evezővel kezdő excentrikus, ■ - 3-as evezővel kezdő excentrikus, ▣ - 4-es evezővel kezdő excentrikus).

Fig. 4. The lines fitted with linear regression on the different subgroups. The period between the moult initiations of the subgroups is much longer than the period between the dates of moult finishing.



A vizsgálati periódus alatt nem fogtunk olyan felnőtt egyedeket, melyről egyértelműen kiderül, hogy nem folytat postnuptialis vedlést. Kijelenthető tehát, hogy eltérően az északi populációktól, Magyarországon az összes egyed megszakított vagy teljes postnuptialis vedlést folytat. Sajnos kevés információnk van arról, hogy mi történik a telelő területeken, a kis számú tavasszal fogott egyed alapján levonható következtetésekre a következő fejezetben térünk ki.

4. Diskusszió

Eredményeink alátámasztják azt a sok helyen előforduló megállapítást (pl. Thomas 1977, Jenni & Winkler 1994), miszerint a nádi tücsökmadár vedlési rendszere a legbonyolultabb az ismert vedlési rendszerek között. Az eddig ismert, egyik legrendhagyóbb vedlésű faj a mezei poszáta volt. Ennél a fajnál földrajzi elterjedéstől függően postnuptialistól prenuptialisig folyamatosan változik a vedlési rendszer (pl. Rymkevich 1990). Van néhány jelleg azonban, amely állandónak tekinthető a faj vedlésében. Minden repülőtoll egyszer vedlik az év során, nem fordul elő aszcendens hullám az elsőrendű evezők vedlésében, egy populáción belül az egyedek döntő többsége azonos vedlési stratégiát folytat.

A nádi tücsökmadár, a többi tücsökmadárral és az *Acrocephalus* nem tagjaival van közeli rokonságban. Az *Acrocephalus*-oknál kevés olyan fajt ismerünk (pl. énekes nádiposzáta *Acrocephalus palustris*, Jenni & Winkler 1994), amelynél a szekvencia különbözik az énekesmadarak deszcendens alapszekvenciájától. A tücsökmadarak (*Locustella* spp.) között már több kivétel is előfordul. A berki tücsök-

madár (*Locustella fluviatilis*) adult egyedei a költőterületen, vagy vonulás közben egy észak-afrikai vedlőterületen folytatnak részleges vedlést, amelynek során a külső elsőrendű evezőket is cserélik (Pearson & Backhurst 1983), ezt követi egy teljes vedlés a telelőterületen. Hasonló vedlési sajátosságokkal rendelkezik több más tücsökmadár faj (pl. *L. fasciolata* és *L. certhiola* (Baker 1997)) és az énekes nádiposzáta (Pearson 1983). Megfigyelhetőek tehát, hogy a rokon fajok között előfordulnak különleges vedlési szekvenciák - de szemben a nádi tücsökmadárral - nem fordul elő divergens szekvencia, és egy populáció egyedeinek döntő többsége azonos szekvenciát követ.

A nádi tücsökmadár vedlési rendszere teljesen egyedülálló, látszólag nincsenek olyan szabályok, amelyek egy populáció egyedeinek döntő többségére érvényesek. A vizsgált populációban az egyedek bármelyik vedlési szezonban cserélhetik evezőiket, a szekvencia nem meghatározott, teljes vedlés és felfüggesztés egyaránt előfordul. A használt szekvencia még az egyed élete során is változhat, egy vizsgált egyed két egymást követő évben egyszer deszcendens, egyszer excentrikus szekvenciát követve cserélte evezőit (saját megfigyelés). Kizárhatjuk tehát a használt szekvencia közvetlen genetikai meghatározottságát.

Nehéz jellemezni a populáció által használt vedlési szekvenciákat. Thomas (1977) kidolgozott egy "statisztikus vedlési szekvenciát". Ő az aktív vedlésben lévő madarak egyes evezőihöz rendelt kódokat összeadta és minden értéket elosztott a mintaszámmal. A kapott értékek alapján arra következtetett, hogy a legvalószínűbb szekvenciát az evezők a hozzájuk rendelt értékek alapján történő sorba rendezésével



kapjuk meg. Ez a módszert használta Büki (1985) is szakdolgozatában. Mindketten a divergens szekvenciát kapták legvalószínűbbnek. Eredményeink alapján kijelenthetjük, hogy ez a módszer nem ad reális eredményeket, mivel az excentrikus és a deszcendens szekvenciák ilyen jellegű együttes elemzése divergens szekvencia diagrammhoz vezet. Tehát, a módszer olyan esetben is divergens szekvenciához vezet, amikor a vizsgált mintában egyetlen ezt a szekvenciát követő egyed sem található.

A szekvenciák gyakoriságának becslésére megfelel az általunk használt módszer, vagyis a 10-nél kisebb vedlési indexű egyedeknél, valamint a teljes mintán tapasztalt gyakoriságok kombinálása. Az igazi kérdés azonban nem az, hogy milyen gyakoriak pontosan ezek a szekvenciák, hiszen tudjuk, hogy mindháromat a populáció jelentős százaléka használja. Valószínű, hogy a kérdésre nem is lehet egyértelmű választ adni, mivel a szekvenciák gyakorisága évről évre és területenként is változhat (saját megfigyelés és Bank szóbeli közlés).

A vedlési stratégiáknak a szekvencián kívül szerves része a vedlés dinamikája is. A vedlés időtartama nagyon változatos az európai énekesek között. A nagytű fajok (pl. varjúfélék *Corvide*) vedlése 140-180 napig is eltarthat, míg az Északi-sarkkörön túl költő hósármány (*Plectrophenax nivalis*) vedlése akár 28-30 nap alatt is befejeződhet (Ginn & Melville 1983). Általános szabálynak tekinthető, hogy az állandó vagy rövidtávon vonuló fajok vedlése hosszabb, mint a hosszútávú vonulóké, az első csoport vedlése 40-80 napig, míg a második csoporté 30-50 napig tarthat (Jenni & Winkler 1994). A nádi tücsökmadár hosszútávú transz-szaharai vonuló, a

deszcendens szekvenciát követő egyedek vedlésének időtartama sokkal nagyobb (~80 nap), mint az a vonulási jellemzők alapján várható lenne. Az excentrikus szekvencia szerint vedlő egyedek vedlésének időtartama és sebessége a cserélt tollak számától függően változik. A cserélt tollak számának csökkenésével nő a vedlés sebessége és csökken az időtartama. Az iniciációs pont szárnycsúcs irányába való tolódásával, a vedlés kezdetének időzítése egyre későbbre tolódik. Az excentrikusan vedlő egyedek vedlésének időtartama már jobban egyezik, a hosszútávú vonulókra jellemző értékekkel (69, 56 ill. 44 nap), bár ezek az értékek is magasak kissé. Minden szekvencia típussal jellemezhető csoport sajátos dinamikai jellemzőkkel rendelkezik (1. Táblázat). A következőkben - excentrikus ill. deszcendens stratégia néven - a szekvenciái és dinamikai jellemzőkre egyaránt utalunk.

A populációban előforduló szekvenciák sokféleségének magyarázatára több hipotézist lehet felállítani. Északi kékbegy populációk vizsgálatakor megfigyelték, hogy a valamilyen okból későn vedlő madaraknál a vedlés átfed a zsírfelhalmozással. A szerzők ezt az átfedést azzal magyarázták, hogy az északi populációkban a vedlés sebessége már eleve maximális, így a késői vedlők nem kompenzálhatják a lemaradást a tollcsere sebességének növelésével (Lindström *et al.* 1994). Feltehetően ez az oka az északi fajoknál (pl. fitisz füzike *Phylloscopus trochilus*) rendszeresen előforduló felfüggesztett vedlésnek is. Első hipotézisként tehát feltehetjük, hogy a nádi tücsökmadárnál azért fordulnak elő a rövidebb vedlési időt lehetővé tevő szekvenciák, mert a vedlés sebessége eleve maximális a fajnál, ezért a sebesség növelésével az egyedek nem tudják kompenzál-



ni a rendelkezésükre álló kevesebb időt.

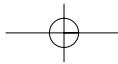
Sok fajnál előfordul, hogy a hímek a költés ill. a fiókanevelés befejezése előtt elkezdik a vedlést. Ez hosszútávú vonuló (pl. kormos légykapó *Ficedula hypoleuca* (Hemborg 1998)) és állandó fajoknál (pl. szén cinege *Parus major* (Dhondt 1981)) egyaránt előfordul. A lemaradást a tojók többféle módon kompenzálhatják. Az állandó fajok esetében, a tojók vagy később fejezik be a vedlést - tehát nem hozzák be a lemaradást -, vagy a rendelkezésre álló rövidebb idő alatt cserélik ki a tollaikat. A vonuló fajoknál is előfordul a sebesség növelésével történő kompenzáció, de erre általában nincs lehetőség a tollcsere eleve magas sebessége miatt. Ezekben az esetekben a lemaradt egyedek felfüggeszthetik a vedlést. A felfüggesztés sokkal gyakoribb a később vedlő tojóknál (pl. fitisz füzike (Norman 1990)). Feltételezhetjük tehát azt is, hogy a nádi tücsökmadarak által használt vedlési stratégiák sokfélesége ivari különbségekre vezethetőek vissza. A később vedlő tojók használják a rövidebb vedlési időszakot biztosító stratégiákat, a rendelkezésükre álló rövidebb vedlési időszak kompenzálására.

Népszerű hipotézis, hogy a vedlést felfüggesztő egyedek életmenet jellemzőikben térnek el, a "normális" fajra jellemző stratégiát folytató fajtársaiktól. A legfontosabb szerepe a vedlési sajátosságok alakulásában a költés alakulásának van. Ez különböző irányban befolyásolhatja a vedléshez rendelkezésre álló idő hosszát. Azoknak a párok amelyeknek a költési periódus késői szakaszában megy tönkre a fészekaljja, nincs lehetőségük pótköltést folytatni. Ezek az egyedek korán elkezdik a vedlést, és fajtársaikhoz viszonyítva a leghosszabb idő áll rendelkezésükre a vedlés befejezéséhez. Azok az egyedek ame-

lyek másodköltést vagy pótköltést folytatnak, később fejezik be a költési periódust egy fészekaljat nevelő (vagy elsöre sikeresen költő) fajtársaikhoz képest (Jenni & Winkler 1994). A rendelkezésükre álló rövidebb időhöz pedig, az előző hipotézisnél leírt módon alkalmazkodhatnak. Harmadik hipotézisünk az, hogy a nádi tücsökmadár vedlési stratégiái, az egyedi életmenetek által eredményezett, sajátos helyzetekhez való alkalmazkodást szolgálják.

Hipotéziseink szerint a madarak, a vedléshez rendelkezésre álló periódus hosszának megváltozásához alkalmazkodnak a különböző stratégiákkal. Az általunk vizsgált négy stratégia esetében, a vedlések befejezési időpontja egy héten belül esik, míg a kezdési időpontok közötti különbség pontosan egy hónap. Ez a tény bizonyítja, hogy esetünkben is a rendelkezésre álló időhöz való alkalmazkodást szolgálják a különböző stratégiák.

Az első hipotézis szerint a madarak azért használnak eltérő stratégiákat, mert nem tudják tovább növelni a vedlés sebességét. A nádi tücsökmadár által használt stratégiák azonban sebességükben is erősen eltérnek egymástól. Az elemzésekből kizárt divergens szekvencia révén a vedlés sebessége feltehetően tovább növelhető. Elvethető tehát az a hipotézis, hogy a különböző stratégiák meglete kizárólag annak tulajdonítható, hogy a madarak képtelenek tovább növelni a vedlés sebességét. A vedlés maximális sebessége nem egyenlő a tollak fizikailag elképzelhető leggyorsabb növekedéssel, mivel a madár nem fektetheti minden energiáját a tollak képzésébe. A maximális sebesség függ az egyed kondíciójától és az élőhely minőségétől (rendelkezésre álló táplálék). Ezek a tényezők pedig többek között az egyedi életmenet által meghatározottak.



A faj költésbiológiájával kapcsolatos rendkívül szegényes ismereteink miatt, a második hipotézis sem megerősíteni, sem elvetni nem tudjuk. Azoknál az énekesmadár fajoknál, amelyeknek jól ismerjük vedlési sajátosságait, a tollcsere időzítésében szinte mindenhol előfordul nemek közötti különbség. A nádi tücsökmadárnál ennek a kérdésnek a vizsgálatára a mi módszereinkkel nincs lehetőség. A két nem képviselőit ugyanis lehetetlen tollazati bélyegek alapján megkülönböztetni (Svensson 1992). Nem valószínű, hogy az ivari különbségek önmagukban ilyen mértékű heterogenitást eredményeznének a vedlési sajátosságokban.

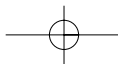
Az egyedi életmenet kihatással van az egyed által használt vedlési stratégiára (Jenni & Winkler 1994), valószínűleg ennek a tényezőnek van a legnagyobb szerepe a használt stratégia meghatározásában. Az egyedi életmenetnek az egyed vedlési sajátosságaira gyakorolt hatásának pontos meghatározásához, valamint az esetleges ivari különbségek pontos kimutatásához részletes költésbiológiai vizsgálatok szükségesek.

A nádi tücsökmadár vedlési rendszere a különböző tényezők eredményeként kialakult eltérő vedlési időtartamhoz való alkalmazkodásként jött létre. A faj vedlésének talán legsajátosabb jellemzője, hogy a cserélendő elsőrendű evezők száma - a vizsgált stratégiáknál -, a vedlési ciklus elején, az iniciációs pont helye alapján eldől. A többi európai énekesnél - az esetek döntő többségében - az utoljára cserélendő evezőket (általában a belső másodrendű evezőket) érinti a felfüggesztés. Ez az előre meghatározott felfüggesztés teljesen ismeretlen jelleg. Van ugyan néhány olyan faj, amelyeknél a csupán a külső elsőrendű evezők cserélődnek a postnuptialis vedlés

során, de ezeknél a fajoknál (pl. parlagi pityer *Anthus campestris* (Stressemann & Stressemann 1968)) az egyedek döntő többsége ezt a stratégiát alkalmazza.

A nádi tücsökmadár vedlési rendszerének teljes megértéséhez további kutatások szükségesek. Az általunk feldolgozott 139 vedlési adat, az eddigi legnagyobb vizsgált adatbázist képezi. A nádi tücsökmadár vedlési rendszerének kialakításában három stratégia játszik szerepet. A deszcendens stratégiát azok az egyedek használják, amelyeknek hosszú idő áll rendelkezésére a vedlés befejezéséhez. A deszcendens stratégia révén az egyedek kis sebességű vedlés mellett összes elsőrendű evezőiket kicserélik. Az excentrikus stratégiát használó egyedek bizonyos számú elsőrendű evezőjüket nem cserélik ki. A cserélt evezők száma az iniciációs pont helyétől függ. A kevesebb cserélt evező és a vedlés nagyobb sebessége miatt, ennél a stratégiánál a vedlés hossza jelentősen (akár felére is) csökkenhet. A divergens stratégiát az adatok kis száma és nagy divergenciája miatt nem tudtuk részletesen elemezni. A két irányba haladó vedlési hullám valószínűleg a tollcsere sebességének drasztikus emelkedését eredményezi. A madár rövid idő alatt is képes lehet a teljes tollazat cseréjére. A stratégia feltehetően azért nem helyettesítheti az excentrikus stratégiát, mert magas energiaigénye miatt, csak nagyon jó kondíciójú egyedek alkalmazhatják magas táplálékellátottság mellett.

A faj vedlésének teljes megértéséhez további kutatások szükségesek. Kísérletesen kellene vizsgálni azokat a tényezőket, amelyek az egyed stratégia "választását" befolyásolhatják. Genetikai módszerekkel meg lehetne határozni az egyedek ivarát, így választ keresni a kérdésre, hogy milyen

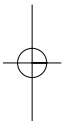


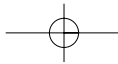
mértékben befolyásolja az ivar a használt stratégiát. Egy faj vedlése nem érhető meg teljesen csak akkor, ha az éves ciklus során lezajló összes tollcserét ismerjük. A nádi tücsökmadár prenuptialis vedléséről szinte semmit nem tudunk. Kasparek (1981) szerint a fiatal egyedek a telelőterületen teljes vedlést folytathatnak. Ennek a megfigyelésnek és a tavasszal érkező madarak tollazatának rendkívül jó állapota alapján (saját megfigyelés), nem zárható ki, hogy az egyedek legalább egy része évi két teljes vedlést folytat. Ennek a kérdésnek a megválaszolásához Afrikában is vizsgálni kellene a faj vedlését. Tekintve, hogy eddig egyetlen transz-szaharai vonulót ismerünk melynek két teljes vedlése van egy évben (fitisz füziké), ennek a ténynek a feltárása különösen fontos lenne.

Köszönetnyilvánítás. Köszönet illeti azt a több 100 embert, akik önfeláldozó munkájukkal lehetővé tették az Ócsai Madárvárta működését. Köszönjük a támogatást az Earthwatch Institute Boston-nak, a Henkel Magyarország Kft-nek, a Regionális Környezetvédelmi Központnak, a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesületnek, a Magyar Természetvédők Szövetségének és a Független Ökológiai Központnak.

Irodalomlista

- Aidley, D.J. & R. Wilkinson. 1987. Moults of some palearctic warblers in northern Nigeria. – *Bird Study* 34: 219-225.
- Bahrmann, U. 1971. Über eine regelwidrige Handschwingermauser beim Eichelhäher *Garrulus glandarius glandarius*. – *Beitr. Vogelkunde* 17: 413-414.
- Baker, K. 1997. Warblers of Europe, Asia and North Africa. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Bensch, S., Hasselquist, D., Hedenström, A. & U. Ottosson. 1991. Rapid moult among palearctic passerines in West Africa - an adaptation to the oncoming dry season? – *Ibis* 133: 47-52.
- Büki, J. 1985. A nádi tücsökmadár vedlésének problematikája. – Szakdolgozat, Juhász Gyula Tanárképző Főiskola, Szeged.
- Dhondt, A. A. 1981. Postnuptial moult of the Great Tit in southern Sweden. – *Ornis Scand.* 12: 127-132.
- del Hoyo, J., Elliott, A. & J. Sargatal. eds. 1992. Handbook of the Birds of the World. Vol. 1. – Lynx Edicions, Barcelona.
- Dorka, V. 1971. Der mausermodus der Flugfedern von *Corvus f. frugilegus* als Ausdruck oecologisch bedingter Anforderungen an den Flugapparat. – Thesis, University of Tübingen, Tübingen, Germany.
- Galbraith, H., Mitchell, A. B. & G. Shaw, G. 1981. The moult of the Dipper in central Scotland. – *Bird Study* 28: 53-59.
- Ginn, H. J. B. & D. S. Melville. 1983. Moults in Birds. – British Trust for Ornithology, Tring.
- Haukioja, E. 1971. Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europe. – *Ornis Fenn.* 48: 101-117.
- Hemborg, C. 1998. Reproduction and Moults in Pied and Collared Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* and *F. albicollis*). – PhD thesis, Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala, Sweden.
- Herremans, M. 1987. Prenuptial moult of migrating Water Pipits in central Belgium. – *Ringing & Migration* 8: 129-134.
- Jenni, L & R. Winkler. 1994. Moults and ageing of european passerines. – Academic Press, London.
- Kjellén, N. 1994. Moults in relation to migration in birds - a review. – *Ornis Svecica* 4: 1-24.
- Lindström, A., Pearson, D.J., Hasselquist, D., Hedenström, A., Bensch, S. & S. Akesson. 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.
- Lindström, A., Daan, S. & H. Visser. 1994. The conflict between moult and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with bluethroats. – *Anim. Behav.* 48: 1173-1181.
- Mead, C. J. & B. R. Watmough. 1976. Suspended moult of trans-saharan migrants in Iberia. – *Bird Study* 23: 187-196.
- Miklauric, M. & T. Csörgő. 1986. A mezei veréb (*Passer montanus*) magyarországi populációjának vedlése. – MME II. Tudományos Ülése, Szeged. Pp. 280-286.
- Müller, H. E. J. 1981. Alterbestimmung, Mauser und einige biometrische Daten von Rohrschwirren. – *Falke* 28: 258-265.
- Nikolaus, K. & D. Pearson. 1991. The seasonal separation of primary and secondary moult in Palearctic passerine migrants on the Sudan coast. – *Ringing & Migration* 12: 46-47.





- Nisbet, I.C.T. 1967. Migration and moult in Pallas's Grasshopper warbler. – *Bird Study* 14: 96-103.
- Norman, S. C. 1990 Factors influencing the onset of post-nuptial moult in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. – *Ringling & Migration* 12: 135-138.
- Pearson, D. J. & G. C. Backhurst. 1983. Moult in the River Warbler *Locustella fluviatilis*. – *Ringling & Migration* 4: 227-230.
- Rymkevich, T. 1990 Moult of passerines of north-western USSR. – *Izd. Leningradskogo Universiteta, Leningrad.*
- Sass, M. 1995. Összehasonlító anatómiai előadások III: A köztakaró. – *Eötvös Kiadó, Budapest.*
- Steiner, H. M. 1970. Die vom schema der Passeres abweichende Handschwingermauser des Rohrschwirls (*Locustella luscinioides*). – *J. Orn.* 111: 230-236.
- Stressemann, E. & V. Stressemann. 1968. Die Mauser von *Anthus campestris* und *Anthus richardi*. – *J. Orn.* 109: 17-21.
- Stressemann, E. & V. Stressemann. 1970. Über die Vollmauser des Rohrschwirls (*Locustella luscinioides*). – *J. Orn.* 111: 237-239.
- Stressemann, E. & V. Stressemann. 1971. Die post-nuptiale und die praenuptiale Vollmauser der asiatischen Würger *Lanius tigrinus* und *L. cristatus*. – *J. Orn.* 112: 373-395.
- Stressemann, V. 1963. Zur Richtungsumkehr der Schwingen- und Schwanzmauser von *Muscicapa striata*. – *J. Orn.* 104: 101-111.
- Thomas, D. K. 1977. Wing moult in the Savi's Warbler. – *Ringling & Migration* 1: 125-130.
- Underhill, L. G. & W. Zucchini. 1988. A model for avian primary moult. – *Ibis* 130: 538-372.
- Underhill, L. G., Prys-Jones, R. P., Dowsett, R. J., Herroelen, P., Johnson, D. N., Lawn, M. R., Norman, S. C., Pearson, D. J. & A. J. Tree. 1992. The biannual primary moult of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Europe and Africa. – *Ibis* 134: 286-297.
- Williamson, K. 1972. Reversal of normal moult sequence in the Spotted Flycatcher. – *Br. Birds* 65: 50-51.
- Wood, J. B. 1976. The biology of Yellow Wagtails over-wintering in Nigeria. – *PhD thesis, University of Abredeen, Abredeen, UK.*

