

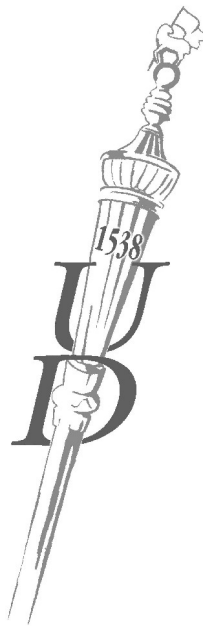
Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

**KAKUKK PARAZITIZMUS NÁDIRIGÓN: KOEVOLÚCIÓS ADAPTÁCIÓS
MECHANIZMUSOK**

**COMMON CUCKOO PARASITISM ON THE GREAT REED WARBLER:
MECHANISMS OF COEVOLUTIONARY ADAPTATION**

Bán Miklós

Témavezető: Dr. Moskát Csaba



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2012

A doktori értekezés előzményei és célkitűzései

Az úgynevezett költésparazita állatok utódaik felnevelését más fajokra bízzák és ezzel a nem rokon utódok gondozásának költségeit a gazdára terhelik (Kilner & Langmore 2011). Ez a szociális parazitizmus a gazdára (mostoha szülők) és parazitára egyaránt szelekciós nyomást fejt ki és koevolúciós folyamatot indít be (Rothstein 1990), ami morfológiai, viselkedési és kognitív adaptációk formájában jelentkezik a gazda és a parazita részéről is (Krüger 2007). Ilyen például a parazita tojás felismerése és eltávolítása a gazdák részéről, vagy a tojásméret redukciója a kakukk részéről.

A kakukk (*Cuculus canorus*) obligát költésparazita madárfaj. Fészket nem épít, tojásait más madarak fészkebe rakja, az utódairól a továbbiakban nem gondoskodik. Szaporodási parazitizmusa igen költséges a gazda részére, mivel a sikeresen parazitált fészekben csak a kakukk fiókája nő fel. Emiatt a gazdák többsége védekezik a kakukk parazitizmus ellen, pl. felismeri és eltávolítja a kakukktojást a fészekből. Ez erős szelekciós nyomás, ami miatt a kakukk adaptálódik a gazdához, pl. kialakul és folyamatosan javul a tojásmimikrije. A gazda parazitaellenes viselkedése által szelektált kakukk tulajdonságok visszahatnak a gazdára, ami a kölcsönös adaptációk jól vizsgálható dinamikus „evolúciós versenyfutását” (Dawkins & Krebs 1979) eredményezik. A kölcsönös adaptív válaszok mellett a kakukknak vannak olyan „trükkjei” (Davies 2011), ami a gazda viselkedését specifikusan befolyásolja és a gazdának nem feltétlenül vannak ellene válaszai, mint például a kakukkfióka kéréshangja, ami a szülőket fokozott táplálékfordásra ösztönzi.

A kakukk széles elterjedésű faj Európában szinte mindenfelé előfordul, keleti elterjedési területe Japánig húzódik. Ezen a hatalmas területen számos madárfajjal volt és van kapcsolata. A kakukk különböző gazdákkal kapcsolatban lévő specializálódott rasszait genteknek nevezzük. A kakukk gentek a gazda tojás típusok szerint különböznek egymástól, elterjedésük földrajzi régióként átfed egymással. A különböző gentek tojáštípusai ránézésre elkülöníthetők egymástól. Európában eddig 16 főbb gentet írtak le (Alvarez 1994, Moksnes & Røskaft 1995). Az egyes gentek fennmaradása nem kizárólag a gazda felismerésén alapul (Lack 1963), hanem a kakukk területhűségének (Seel 1977) és élőhelytípushoz való ragaszkodásának (Moksnes & Røskaft 1995) is van benne szerepe.

A kakukk-gazda kapcsolat egy-egy gazda populáció esetében a sorozatos kölcsönös adaptációk miatt folyamatosan változik (Takasu et al. 1993), aminek különböző kimenetele

lehet (Dawkins & Krebs 1979), de a legvalószínűbb az, hogy a gazda a kakukktojást nagyon jól felismeri, ami a kakukk parazitizmus megszűnésével jár (Lovászi & Moskát 2004, Honza et al. 2004, Stokke et al. 2004, Procházka & Honza 2003). A kakukk-gazda kapcsolat fejlettségén túl a kakukk parazitizmus mértékét egy gazda populáción belül a helyi élőhelyi jellegzetességek is befolyásolják, mivel nem minden élőhelytípusban képes a kakukk megtalálni a gazda fészket. A legfontosabb a kakukk számára, hogy a gazda kifigyelésére alkalmas fák legyenek a fészkek közelében. Hosszútávú kakukk-gazda kapcsolat olyan élőhelyen tud kialakulni, ahol változatos élőhelyi adottságok vannak a kakukk számára és a gazdapopuláció egy része a kakukk parazitizmustól mentes (Røskft et al. 2002).

A Magyarországon leggyakoribb kakukk-gazda a nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*) élőhelyein fás és fátlan területek egyaránt vannak. Az általunk vizsgált kiskunsági nádirigók fészkeiben világszinten egyedülállón gyakori a kakukktojás (64% - Moskát & Honza 2002). Ez a magas parazitáltsági szint csak más alacsonyabb parazitáltságú nádirigó populációkból való folyamatos nádirigó betelepüléssel képzelhető el (Barabás et al. 2004). A nádirigók tipikus szegélylakó madarak, nádasok többnyire víz feletti 3-4m-es sávjában találhatóak a fészkei, a víz felett, változatos magasságban. A Kiskunságban többnyire keskeny csatornákat szegélyező 1-3 méter széles nádsávban költenek. A hímek a nád tetejére ülnek ki énekelni. A territóriumok alkalmas nádasban 10-50 m távolságra vannak egymástól. A fészkeik nádszálakra szőve készülnek a tojásokon csak a tojó kotlik és a fiókákat mindkét szülő eteti. A fészkek rendben tartását, az idegen tárgyak eltávolítását csak a tojó végzi, míg a fészkek őrzése elsődlegesen a hímek feladata. Azaz pl. amikor egy kakukk odarepül a fészkekhez, többnyire a hím támad rá először, de amikor kakukktojás kerül a fészkekbe, arra csak a tojó reagál. Ha egy kakukktojásból kikel a kakukkfióka, azt a nádirigó szülők minden esetben felnevelik. Védekező reakciók csak a kakukk tojások és az öreg kakukkok ellen irányulnak. Fióka elutasítás csak más költésparazita madárfajoknál fordul elő és ott sem gyakori (Grim 2006).

A kakukk és gazda koevolúció hosszabb távú együttélés esetén lehetséges, amire jó példa a magyarországi alföldi kakukk és nádirigó példája (Baker 1942, Molnár 1944). A hosszútávú együttélés egyre specializáltabb kognitív mechanizmusok kifejlődését segíti elő adott helyzetben értelmezhető optimalizációs folyamatok által (Reeve 1989). A parazita optimális alkalmazkodása nem feltétlenül a tökéletes mimikri kialakulását jelenti a kakukk részéről és különböző gazda populációk esetében eltérő viselkedések lehetnek dominánsak vagy alakulhatnak ki ami a párhuzamos koevolúcióra jó példa (Nakamura et al 1998). A gazda parazita elutasítási viselkedésének fejlődése szintén összetett folyamat, ami egyrészt

különböző populációk esetében hasonló módon zajlik (Davies & Brooke 1989a,b) másrészt gazdapopulációnként egyedileg különböző lehet (például a különböző reakció típusok relatív gyakorisága). Ezek az egyedi különbségek az alapjai a költsésparazitizmus általános modelljei (Reeve 1989, Rodriguez-Gironés & Lotem 1999) eltérő támogatottságának (pl.: Stokke et al 1999 vs. Lotem et al. 1995).

Mivel a parazitizmus elutasítása költséges (fészkelhagyás, saját tojás kidobás), ezért beszélhetünk optimális elfogadási szintről a gazdák részéről (Reeve 1989). Az optimális elfogadási szint pedig függhet az egyedek tapasztalatától. A nádirigó alföldi állománya esetében a fejlett felismerési képesség a kiváló mimikrijű kakukktojások mellett viszonylag alacsony kakukktojás elutasítási szintet (34%) eredményez. Egyedi sajátosága a kutatási területünknek a kakukkok nagy gyakorisága, ami miatt a többszörös parazitizmus (több kakukktojó is rak tojást egy gazdafészekbe) is szokványos jelenség. Emiatt jó lehetőség van ezen a nádirigó populáción tesztelni a kakukk parazitizmus elutasítás fejlődésének mélyebb részleteit, ami egyrészt korábbi elméleti modellek tesztelésére alkalmas másrészt koevolúciós mechanizmusok általánosabb megértésére.

2005-óta végzek terepi vizsgálatokat a Kiskunlacháza - Kunszentmiklós térségben élő erősen kakukk parazitált nádirigókkal. Dolgozatom célja a kakukk és nádirigó koevolúciós kapcsolatának vizsgálata mindkét faj szempontjából.

Az értekezés új tudományos eredményei

A gazda és kakukk tojás alakjának különbségei

A kakukktojások hasonlósága (mimikrije) a gazda tojásaihoz régóta ismert jelenség és számos tanulmány szól róla (Wyllie 1981, Moksnes & Røskoft, 1995, Davies 2000, Cherry & Bennett 2001). Ezek a vizsgálatok többnyire csak a tojások mintázatával foglalkoztak, a tojás alakját figyelmen kívül hagyták miközben a tojás alakja fajokra jellemző és feltehetőleg az adott faj átlagos tojásszáma és a fészek adottságai mellett ideális hőháztartást biztosít a fejlődő embrióknak (Barta & Székely 1994). Az első fejezetben bemutatott publikált vizsgálatban magyarországi és japán gazdafajok tojás alakját hasonlítottuk össze a fészkeikben talált kakukktojások alakjával, ill. a különböző földrajzi régiókból származó kakukktojások alakját egymással. Eredményeink szerint a kakukktojások a gazda fajokkal alak tekintetében nem mutat hasonlóságot, de földrajzi területenként eltérést mutatnak. Ez az eredmény azt jelenti, hogy a kakukk nem tökéletesen alkalmazkodott egy-egy gazdafajhoz, a tojásainak olyan jellegei is vannak, ami a különböző gazdafajok váltása között fontos lehet.

Gazda minőség és a kakukk választása

A nádirigóknál mindkét szülő részt vesz az utódok gondozásában, viszont egyes feladatokban a két nem eltérő szerepet vállal. A fészket a tojók építik, kotlani is csak a tojó kotlik, viszont a fiókákat mindkét szülő eteti. A fészek és a territórium védelme leginkább a hímek feladata. A hím nádirigó éneke mint kondíció jelző szignál fontos lehet a tojók számára (Catchpole et al. 1985, Soler et al. 1995, Forstmeier & Leisler 2004, Parejo & Avilés 2007) a fészek minősége pedig a hím számára jelezheti a tojó szülői képességeit, szándékát (Szentirmai et al. 2005). A nádirigó szülők szülői minősége, etetési aktivitása nem csak a saját fiókái számára alapvetően fontos, hanem az őt kihasználó kakukknak is (Hasselquist et al. 1996) az lehet, mivel a kakukk fióka ugyan egyedül nő föl a fészekben, de 10 nappal tovább van ott és a kirepülési súlya nagyobb mint egy átlagos nádirigó fészkealj összes fiókájának a súlya. A második fejezetben bemutatott tanulmányban azt vizsgáltuk meg, hogy a gazda párok szexuális szignáljai (hímek éneke) és egyes minőségi paraméterei (etetési aktivitás, fészekminőség) mutatnak-e összefüggést a kakukktojások elutasításával és a kakukk

fészekválasztásával. Azt találtuk, hogy a kakukk tojók nem használják ezeket az információkat, de a jobb minőségi szignálok erősebb elutasítási képességekkel párosulnak a gazdák részéről. A kakukk úgy tűnik nem válogat a megtalált fészkek között a vizsgált területen. Ez egyrészt azért is lehet, mert a számára is kedvező gazda-szülői paraméterek hatékonyabb elutasítással párosulnak a gazda részéről, másrészt a vizsgált területen nagyon nagy a kakukkok közötti versengés amit többszörös parazitizmus gyakorisága is jól jelez. Egy szülői minőség vs. kakukk elutasítás optimum modellel és más – kevésbé erősen parazitált területen elvégzett hasonló vizsgálattal ez még tovább vizsgálható kérdés.

Helyzetfüggő tojásfelismerés és elutasítás

A nádirigó többféle módon tud védekezni a kakukk parazitizmusa ellen. Ezek mindegyike az idegen tojás felismerésével kezdődik, amelyet valamilyen döntés és diszkriminatív esemény követhet. A gazda reakció tipikusan az idegen tojás eltávolítása, a fészkek elhagyása, vagy az idegen tojás fészkekbe építése szokott lenni (Moskát & Honza 2002). Az idegen tojás felismerése nem hiba mentes, legrosszabb esetben irányulhat akár saját tojás ellen is. Pontossága függ a kakukktojás hasonlóságától, a gazda előzetes tapasztalatától a saját és idegen tojásokkal, vagy a parazita tojás fészkekbe kerülésének körülményeitől (Moskát & Hauber 2007). A gazda reakciójának mértéke összefüggést mutat a parazitával találkozás esélyével és a gazda-parazita tojás eltérésének a nagyságától (Reeve 1989). A harmadik fejezetben bemutatott tanulmányban az optimális elfogadási küszöb eltolódását teszteltük a parazita frekvencia kísérletes növekedésével. A Magyarországon leggyakoribb gazdafaj a nádirigó kiskunsági populációjában a nádirigók idegentojás elutasítási valószínűsége különböző tojás típusonként (mimikri minősége) helyzetfüggően változik. Ez azt jelenti, hogy egy költési szeznon belül ugyanaz a nádirigó tojó ugyan olyan típusú kakukktojásra különböző mértékben reagálhat. A kidobás valószínűsége nagyobb, ha előzőleg már találkozott parazita tojással. Azaz az idegen tojás elfogadásának küszöb szintje csökken a parazitizmus valószínűségének növekedésével (Reeve 1989, Bártol et al. 2002). Az elutasításnak ez az egyedi helyzetfüggő változatossága segíthet egy gazdapopuláció stabilizálódásában egy olyan helyzetben ahol csak jó hasonlóságú kakukktojások vannak jelen.

Diszkriminációs képesség és mechanizmusok

A parazita tojás felismerésének többféle kognitív mechanizmusa ismert. Alapulhat a fészekben levő tojások összehasonlításán, vagy egy memória sablonnal való összevetésen. Az első esetben a diszkrimináció a fészekben a többitől leginkább különböző tojás ellen irányul (*diszkordancia hipotézis*: Rothstein 1974), aminek az evolúciós alapja, hogy a kakukkgazda fajok egy fészekaljon belüli tojásai hasonlítanak egymásra (Davies & Brooke 1988), ami elősegíti az eltérő tojások felismerését (Moskát et al. 2008). Önreferencia alapulhat egyrészt valós idejű összehasonlításon (in situ összehasonlítása a saját és idegen tojásnak) vagy *memória folyamatként* (egy belső templátot használva a saját és idegen fenotípusok megkülönböztetésére) (Hauber & Sherman 2001). A negyedik fejezet első tanulmányában (4. publikáció) kísérletes úton befolyásoltuk a nádirigók saját tojás tanulását, ami így a memória sablon meghatározott módosítása miatt alkalmas volt a diszkordancián alapuló döntési mechanizmussal való összevetésre. Eredményeink szerint a nádirigónál a diszkordancia és a memória sablon mechanizmusok is szerepet játszanak az idegen tojás felismerésében.

A többszörös parazitizmus olyan eset, amikor egy gazda fészkébe egymástól függetlenül több parazita utód is kerül. A kiskunsági nádirigóknál a magas kakukk gyakoriság miatt rendszeresen előfordul, hogy több kakukktojás is van egy fészekben. A kakukkfiókák egymást is kilövik a fészekből, ami miatt számukra egyértelműen hátrányos a többszörös parazitizmus, de a nádirigó tojásfelismerési hatékonyságát is befolyásolja, amikor több idegen tojás van a fészekben. A diszkordancián alapuló felismerés hatékonysága ilyen esetekben várhatóan csökken, vagy akár a saját tojások ellen is irányulhat, ha azok vannak kisebbségben. Ezzel szemben a memória sablon használata esetén nem várunk különbséget többszörös parazitizmusban az egyszereshez képest az idegen tojások elutasításának mértékében. A negyedik fejezet második részében (5. publikáció) bemutatott tanulmány eredményei szerint a többszörösen parazitált fészekből nagyobb eséllyel repültek ki kakukk fiókák mint az egyszeresen parazitáltakból ami többszörösen parazitált fészkek esetében a diszkordancián alapuló döntési mechanizmus szerepét emeli ki.

A következő tanulmányban (IV fejezet, 6. publikáció) az idegen tojás elleni diszkrimináció kognitív alapjait vizsgáltuk kísérletesen, úgy hogy az egyszeres és többszörös parazitizmus hatásait együttesen teszteltük olyan esetekben is ahol kisebbségben van a gazda tojás vagy egyáltalán nincs jelen saját tojás a fészekben és emiatt az *önreferencián* és *diszkordancián* alapuló mechanizmusok nem működhetnek. A kísérletek eredménye szerint a memória sablon használata mindig befolyásolja a nádirigók idegen tojás elutasítási döntését, de a két mechanizmus bizonyos esetekben együttesen határozza meg a gazdák viselkedését. A különböző felismerési mechanizmusok összehasonlítására végzett vizsgálataink eredményei

szerint a nádirigók olyan helyzetben is képesek reagálni a parazitizmusra, ha csak idegen tojás van a fészekben. Ebben a különleges és a természetben ritkán előforduló helyzetben gyakran hagyják el a parazitált fészket, míg olyan helyzetben ahol a kísérletesen manipulált tojások többségben vannak a fészükben a saját tojásokkal szemben is az egyébként számukra a legkevésbé elfogadott tojástípust utasítják el. Ez a következetesség egy olyan önreferencia jelenlétét feltételezi, amihez bármilyen esetben tud hasonlítani a gazdamadár. Ez a mechanizmus tulajdonképpen megvédi a nádirigókat a saját tojásai elutasításától olyan többszörös parazitizmusban ahol a saját tojásai kisebbségben vannak. Hosszabb távon pedig ennek a különleges gazda-parazita együttélés gazda oldali nyereséggel záruló kimenetelének kulcsa lehet.

The premises and aims of the doctoral dissertation

The so called brood-parasites leave parental care of their offspring to other species thus loading the costs of caring of the non-related young on the host. (Kilner & Langmore 2011). This social parasitism imposes selection pressure both on the hosts (foster parents) and parasites and generates a co-evolutionary process (Rothstein 1990), which will occur in the form of morphological, behavioural and cognitive adaptations (Krüger 2007). For example the recognition and rejection of parasite eggs by the hosts and the egg size reduction by the cuckoos.

Common cuckoos (*Cuculus canorus*) are obligate brood parasites. They do not build a nest, do not spend time with raising the chicks but lay their eggs in the nests of other avian species and let them raise the chicks. Reproduction parasitism is costly for the host, since only the cuckoo chick will grow up in a successfully parasitized clutch. Most of the hosts have evolved different defence mechanisms against cuckoo parasitism, e.g. recognition and rejection of the cuckoo egg. This evokes strong selection pressure on the cuckoo, which it tries to overcome by adapting to the host, e.g. its egg mimicry develops and improves continually. Those selected attributes of the cuckoo which effect the hosts' anti-parasite behaviour will in turn influence the host again, and result in a dynamic „evolutionary race” of coevolutionary adaptations that can be studied and analysed on a large scale. (Dawkins & Krebs 1979). Besides the mutually adaptive responses the common cuckoo has evolved some tricks, which will influence host behaviour specifically and on those the host may not have counter-reactions (Davies 2011), for example the begging call of cuckoo nestlings which intensify the feeding activity.

Cuckoo is a widespread species, it can be found everywhere in Europe. Its eastern geographical range reaches to Japan. On this wide geographical range the cuckoo has interactions with many species. Specialized types of cuckoos related to different hosts are the so-called gentes. cuckoo gentes differ from one another in host egg variants. Their geographical occurrences may overlap. The egg types of different gentes are distinguishable simply by observing. 16 major gentes have so far been described (Alvarez 1994, Moksnes & Røskaft 1995). The existence of a cuckoo gent does not exclusively depend on the ability of recognizing the host (Lack 1963), but also on the cuckoo's fidelity to certain locations (Seel 1977) and habitat types (Moksnes & Røskaft 1995).

The cuckoo-host relationship is changing continuously due to successive coevolutionary adaptations (Takasu et al. 1993). However, this may have different outcomes (Dawkins & Krebs 1979). It is most likely that the host becomes an excellent cuckoo egg recognizer and that will inhibit cuckoo parasitism (Lovász & Moskát 2004, Honza et al. 2004, Stokke et al. 2004, Procházka & Honza 2003). Since Cuckoos may not be able to find the hosts' nest in each habitat type the number of parasitized nests within a host population is not only influenced by the state of development of cuckoo-host relationship but also the characteristics of the local habitat. The most important factor for cuckoos is to find trees in the vicinity of the nests, which will be suitable for observing their hosts. Long-term cuckoo-host relationships can be established in diverse habitats only where at least a proportion of the host population can avoid the parasitism (Røskaft et al. 2002).

There are both wooded and clear areas in the habitats favoured by the most frequent cuckoo host in Hungary, the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*). In clutches of the the great reed warblers studied in Hungarian Kiskunság, cuckoo eggs occur in particularly high extent (64% - Moskát & Honza 2002), which is unique in the world. This high rate of parasitism can only be maintained for a longer period if a continuous immigration from a source population with lower parasitism levels exists (Barabás et al. 2004). The great reed warblers typically breed on the water edges, their nests are found in 3-4 meter-wide reedbeds at varied height. In the Kiskunság they mostly breed in 1-3 m wide reedbed along sides of the narrow channels. Male great reed warblers sit on top of the reed to sing, their territories extending 10-50 m away from each other. Their nests are weaved and built on reed strips. Only the female incubates and both parents feed the chicks. Females are responsible for cleaning the nests, ejecting foreign objects, whilst males are in charge of guarding the nests. For example, when a cuckoo flies to a nest, mostly the male attacks first. However, when a cuckoo egg gets into the nest it is only the female who will react. Whenever a cuckoo hatches from a cuckoo egg, it will be raised by the great reed warblers by all means. Anti-cuckoo reactions are only taken against eggs and adult cuckoos. Nestling rejection only occur among other brood parasite systems although it is still uncommon (Grim 2006).

The cuckoo-host coevolution is only possible if species co-occur for a longer period as it can be seen in the example of the cuckoo and great reed warbler populations on the great Plain in Hungary (Baker 1942, Molnár 1944). Long-term coexistence facilitates the development of increasingly complex cognitive mechanisms through local interpretation of optimization processes (Reeve 1989). The optimal adaptation behaviour of the cuckoo may not necessarily result in the development of one perfect mimicry to host species but

generating a distinct behavioural patterns or shifting dominances between behaviours for different host populations. This phenomenon is supported by the coevolutionary theory (Nakamura et al 1998). The development of host's anti-parasite behaviour is a complex process which shows strong similarities between populations (Davies & Brooke 1989a,b) but individual patterns within host populations (for example the relative frequency of the distinct rejection types). These individual differences distinctly support (eg.: Stokke et al 1999 vs. Lotem et al. 1995) the general models of brood parasitism (Reeve 1989 , Rodriguez-Gironés & Lotem 1999).

Due to the costs (e.g. nest abandonment, own egg ejection) emerging from the rejection of cuckoo parasitism the hypothesis of the existence of an optimal level of acceptance is plausible (Reeve 1989). The optimal acceptance level can depend on the experience of the individuals. Despite the highly developed recognizing skills of the Great Reed Warblers on the Hungarian Great Plain the perfection of cuckoo's eggs results in a low rejection rate (34%). Multiple parasitism (more than one female cuckoos lay eggs in one host nest) is common at our study site due to the uncommonly high density of cuckoos in the region. These unique characteristics enable us to run detailed tests on the development of the rejection of cuckoo parasitism on great reed warbler populations.

I have been doing field research with great reed warblers since 2005 in the Kiskunlacháza - Kunszentmiklós region; a place of exceptionally high rate of cuckoo-parasitism. My thesis focuses on the coevolutionary relationship between cuckoos and great reed warblers from the point of view of both species.

The new results of the dissertation

The differences of hosts' and cuckoo's egg shape

The resemblance (mimicry) of the cuckoos' eggs to hosts' eggs has been a well known phenomenon for a long time and several studies have been published about it (Wyllie 1981, Moksnes & Røskoft, 1995, Davies 2000, Cherry & Bennett 2001). However these experiments mostly took into consideration only the eggs' pattern, and ignored the shape of eggs'. The eggs' shape is a unique trait for the species and does not only give information about the average egg quantity and the qualities of clutch aptitudes but presumably also ensures ideal temperature for the embryos. (Barta & Székely 1994), hence these characteristics should also be investigated. In the published study which is presented in the first chapter we compared egg shapes of Hungarian and Japanese host species with the eggs' shape of cuckoos found in their nests as well as cuckoo egg shapes from different geographical regions. Findings revealed that cuckoo eggs do not show shape resemblance to host eggs, however, do differ between geographical regions. It means that cuckoos has not specialized on a single host species. Their egg has generalistic characteristics, which might become an important factor for the birds when changing host species.

Host quality and cuckoos' host choice

In case of great reed warblers both parents take part in caring about the nestlings, although with different responsibilities. Nests are built by the females, and it is the female only, who incubates, but feeding is done by both parents. Protection of the clutch and the territory is the task of the males. The song repertoire of a male great reed warbler can be an important condition signal for the females (Catchpole et al. 1985, Soler et al. 1995, Forstmeier & Leisler 2004, Parejo & Avilés 2007). The quality of the nest on the other hand is a marker for males about the females' parental qualities and motivations (Szentirmai et al. 2005). The parental qualities and feeding activity of the male and female great reed warblers are essential not only for their own nestlings but for their cuckoo parasite as well (Hasselquist et al. 1996). Despite the fact that the chick is raised alone, it stays in the nest for 10 more days and its fledgling weight is more than the combined weight of all great reed warbler fledglings of an average nest. In the study, which was introduced in the second chapter we studied whether sexual

signals of host couples (e.g. males' song) as well as some of their other quality parameters (feeding activity, nest quality) show correlation with rejection of cuckoo eggs and cuckoos' choice of host clutch. We found that cuckoo females disregard these pieces of information, however better quality-signals are matched with stronger rejection abilities from host's point of view. Apparently, cuckoos were not fastidious about choosing nests in the studied area. The reason could be that favourable host-parent characteristics come with more effective rejection from hosts' side. Strong competition among cuckoos in the studied site might be another explanation marked by the phenomenon of frequent multiple parasitism in several cases. Parental quality vs cuckoo rejection with optimum models and other experiments conducted in less heavily parasitized territories - this might be a field of study to be exploited in the future.

Context-dependent egg recognition and rejection

The great reed warbler have different defence mechanisms against cuckoo parasitism. Each of these techniques starts with recognition of the foreign egg, which then is followed by some kind of decision and a discriminatory act or event. Ejection of the parasite egg, desertion of the parasitized clutch or building of foreign egg into the nest are the most typical reactions. (Moskát & Honza 2002). The foreign egg recognition is not fail-safe; a wrong decision can result in discriminate own eggs. The accuracy depends on the resemblance of cuckoo eggs, on previous experience of host with parasite and own eggs or on the circumstances how parasite egg got into the hosts' nest (Moskát & Hauber 2007). Hosts' reaction rate correlates with the chance of encountering parasite and host-parasite egg deviation rate. (Reeve 1989). In the study presented in the third chapter we investigated and tested optimal acceptance threshold shifts with increasing experimental parasite-frequency. In the case of the great reed warbler - the most frequent host population in Kiskunság, the cuckoos' eggs rejection likelihood is context dependent according to egg types (mimicry quality). This means that within one breeding season the same great reed warbler female may react to the same type of cuckoo egg in a different extent. Ejection likelihood is higher if host has previously encountered parasite egg (i.e. foreign egg acceptance threshold level decreases with increasing parasitism likelihood Reeve 1989, Bártol et al. 2002). This unique, context dependent variability of rejection may help to maintain a host population where only well-resembling cuckoos are present.

Discrimination ability and mechanisms

There are several cognitive mechanisms of recognizing the parasitic egg. Recognition is either based on comparison of the eggs in clutch or on recognition from a memory template. In the first case the host discriminates the egg which differs most from others in clutch. (*discordancy hypothesis*: Rothstein 1974). The evolutionary background of this act is that the eggs of cuckoo host species within one clutch resemble one another (Davies & Brooke 1988), and this fact facilitates recognition of dissimilar eggs (Moskát et al. 2008). Self-referencing can exist based on online processing (in situ comparison of own vs. foreign eggs) or *memory processing* (using an internal template of own eggs to compare with foreign phenotypes) (Hauber & Sherman 2001). In the first study of the fourth chapter (4th publication) we influenced reed warblers' learning experimentally, which due to the defined modification of the memory template proved to be suitable for contrasting with decision mechanism based on discordancy. Our findings suggest that great reed warblers rely on both discordancy and memory template mechanisms in foreign egg recognition.

Multiple parasitism is a phenomenon when more parasite eggs get into the nest of a host, independently of each other. It frequently happens with great reed warblers of Kiskunság that due to high frequency of cuckoo occurrence that their clutches contain more than one cuckoo eggs. Cuckoo chicks also eject each other from clutches thus for them multiple parasitism is evidently disadvantageous. More alien eggs also influence the efficiency of great reed warblers' egg recognition ability. Discordancy-based recognition efficiency in such cases will presumably decrease, or hosts could end up rejecting their own eggs, once these became the minority in the parasitized clutch. In contrast we do not expect any difference in the rate of alien egg rejection in case of multiple parasitism as opposed to singular parasitism when warblers use templates. Findings of the study presented in the second part of the fourth chapter (5th publication) showed that a nest with multiple parasitism had stronger likelihood of releasing cuckoo chicks, than a nest with single parasitism, which emphasizes the role of discordancy-based recognition mechanism in clutches with multiple parasitism.

In the next study (4th chapter, 6th publication) we investigated the cognitive bases of discrimination against alien eggs experimentally, we tested the effects of single and multiple parasitism jointly and in cases as well, where host eggs are in minority or not present at all thus mechanisms based on self-reference or discordance cannot function. Experiments revealed that memory templates always affect warblers' decision to reject alien egg, however in certain cases, the two mechanisms act together in determining host behaviour. According to

findings of experiments, which were conducted in order to compare different recognition mechanisms, great reed warblers are able to react to parasitism even in those cases when there are only alien eggs in their clutches. They often desert parasitized clutch in such peculiar and rare cases, whilst in others, where experimentally manipulated eggs are in majority in the nests, they reject the least acceptable egg types. This consistency assumes the presence of such a self-reference, which the host can use for comparison at any time. The mechanism in fact protects great reed warblers from rejecting their own eggs in multiple parasitized conditions where their own eggs are in minority. But in long term it might also become the clue for host side gainings in the unique coexistence of host and parasite.

Irodalomjegyzék / References

- Barabás L, Gilicze B, Takasu F & Moskát C (2004). Survival and anti-parasite defense in a host metapopulation under heavy brood parasitism: a source-sink dynamic model. *Journal of Ethology* 22, 143-151.
- Bártol I, Karcza Z, Moskát C, Røskaft E & Kisbenedek T (2002). Responses of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* to experimental brood parasitism: the effects of a cuckoo *Cuculus canorus* dummy and egg mimicry. *Journal of Avian Biology* 33, 420-425.
- Catchpole CK, Leisler B & Winkler H (1985). Polygyny in the Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus*: A possible case of deception. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16, 285-291.
- Cherry MI & Bennett ATD (2001). Egg colour matching in an African cuckoo as revealed by ultraviolet-visible reflectance spectrophotometry. *The Proceedings of Royal Society London B* 268, 565-571.
- Davies NB & Brooke M de L (1988). cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour* 36, 262-284.
- Davies NB & Brooke M de L (1989a). An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology* 58, 207-224.
- Davies NB & Brooke M de L (1989b). An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *Journal of Animal Ecology* 58, 225-236.
- Davies NB (2000). cuckoos, cowbirds and other cheats. London: T. A. & D. Poyser.
- Davies NB (2011). cuckoo adaptations: trickery and tuning. *Journal of Zoology* 284, 1-14
- Dawkins NB & Krebs JR (1979). Arms races between and within species. *The Proceedings of Royal Society London B* 205, 489-511.
- Forstmeier W & Leisler B (2004). Repertoire size, sexual selection, and offspring viability in the Great Reed Warbler: Changing patterns in space and time. *Behavioral Ecology* 15, 555-563.

- Grim T (2006). The evolution of nestling discrimination by hosts of parasitic birds: why is rejection so rare? *Evolutionary Ecology Research* 8, 785-802
- Hauber ME & Sherman PW (2001). Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical results. *Trends of Neurosciences* 24, 609-616.
- Hasselquist D, Bensch D, & Schantz T (1996). Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the Great Reed Warbler. *Nature* 381, 229-232.
- Kilner RM, Langmore NE (2011). cuckoos *versus* hosts in insects and birds: adaptations, counter-adaptations and outcomes. *Biological Reviews* 86, 836-852.
- Krüger O (2007). cuckoos, cowbirds and hosts: adaptations, trade-offs and constraints. *Philosophical Transactions Royal Society London B* 362, 1873-1886.
- Lack D (1963). cuckoo hosts in England. *Bird Study* 10, 185-202.
- Lotem A, Nakamura H & Zahavi A. (1995). Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. *Animal Behaviour* 49, 1185-1209.
- Lovász P. & Moskát C. (2004). Break-down of arms race between the red-backed shrike (*Lanius collurio*) and the common cuckoo (*Cuculus canorus*). *Behaviour* 141, 245-262.
- Moksnes A & Røskft E (1995). Egg-morphs and host preference in the common cuckoo *Cuculus canorus*: an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of Zoology* 236, 625-648.
- Moskát C (2006) Adaptáció és koevolúció: A költésparazitizmus sajátosságai kakukkgazdáknál . Doktori disszertáció, Budapest.
- Moskát C, Avilés JM, Bán M, Hargitai R & Zölei A (2008). Experimental support for the use of egg uniformity in parasite egg discrimination by cuckoo hosts. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 1885-1890.
- Moskát C & Hauber, ME (2007). Conflict between egg recognition and egg rejection decisions in common cuckoo (*Cuculus canorus*) hosts. *Animal Cognition* 10, 377-386.
- Moskát C & Honza M (2002). European Cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and host's rejection behaviour in a heavily parasitized Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* population., *Ibis* 144, 614-622.
- Nakamura H, Kubota S & Suzuki R (1998). Coevolution between the Common Cuckoo and its major hosts in Japan. In: Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution. (eds. by SI Rothstein & SK Robinson), pp. 94-112. Oxford: Oxford University Press.

- Parejo D and Avilés JM (2007). Do avian brood parasites eavesdrop on heterospecific sexual signals revealing host quality? A review of the evidence. *Animal Cognition* 10, 81-88.
- Reeve HK (1989). The evolution of conspecific acceptance thresholds. *The American Naturalist* 133, 407-435.
- Rodríguez-Gironés MA & Lotem A (1999). How to detect a cuckoo egg: a signal-detection theory model for recognition and learning. *The American Naturalist* 153, 633-648.
- Røskaft E, Moksnes A, Stokke BG, Moskát C & Honza M (2002). The spatial habitat structure of host populations explains the pattern of rejection behavior in hosts and parasitic adaptations in cuckoos. *Behavioral Ecology* 13, 163-168.
- Rothstein SI (1974). Mechanisms of avian egg recognition: possible learned and innate factors. *The Auk* 91, 796-807.
- Rothstein SI (1990). A model system for coevolution.: avian brood parasitism. *Annual Review Ecology and Systematics* 21, 481-508.
- Seel DC (1977). Migration of the northwestern European population of the cuckoo *Cuculus canorus* as shown by ringing. *Ibis* 119, 309-322.
- Soler JJ, Soler M, Møller AP & Martínez JG (1995). Does the Great Spotted cuckoo choose magpie hosts according to their parenting ability? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36, 201-206.
- Stokke BG, Moksnes A, Røskaft E, Rudolfson G & Honza M (1999). Rejection of artificial cuckoo (*Cuculus canorus*) eggs in relation to variation in egg appearance among reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*). *The Proceedings of Royal Society London B* 266, 1483-1488.
- Szentirmai I, Komdeur J & Székely T (2005). What makes a nest-building male successful? Male behavior and female care in Penduline Tits. *Behavioral Ecology* 16, 994-1000.
- Takasu F, Kawasaki K, Nakamura H, Cohen JE & Shigesada N (1993). Modeling the Population Dynamics of a cuckoo-Host Association and the Evolution of Host Defenses. *The American Naturalist* 142, 819-839
- Wyllie I (1981). *The cuckoo*. Batsford, London.

A jelöltnek az értekezés témájában született publikációi

The candidate's publications related to the dissertation

* Bán M, Moskát C, Barta Z, Hauber ME. Viewing own eggs is not required for foreign egg rejection. (Submitted ms)

Geltsch N, Hauber ME, Anderson MG, Bán M, Moskát C (2012). Competition with a host nestling for parental provisioning imposes recoverable costs on parasitic cuckoo chick's growth. **Behavioural Processes** 90(3):378-83. **IF:1.53**

Hargitai R, Costantini D, Moskát C, Bán M, Muriel J, Hauber ME (2012). Variation in plasma oxidative status and testosterone level in relation to egg eviction effort and age of brood parasitic common cuckoo nestlings **The Condor** in press. **IF:1.118**

* Bán M, Barta Z, Munoz AR, Takasu F, Nakamura H, Moskát C (2011). The analysis of common cuckoo's egg shape in relation to its hosts' in two geographically distant areas. **Journal of Zoology** 284/2: 77-83. **IF:1.55**

Moskát C, Rosendaal EC, Boers M, Zölei A, Bán M, Komdeur J (2011). Post-ejection nest-desertion of common cuckoo hosts: a second defense mechanism or avoiding reduced reproductive success? **Behavioral Ecology and Sociobiology** 65:1045-1053. **IF:2.75**

Birkhead TR, Hemmings N, Spottiswoode CN, Mikulica O, Moskát C, Bán M, Schulze-Hagen K (2011). Internal incubation and early hatching in brood parasitic birds. **The Proceedings of The Royal Society B**. 278: 1019-1024. **IF:4.11**

* Moskát C, Bán M, Székely T, Komdeur J, Lucassen RWG, Boheemen LA, Hauber ME (2010). Discordancy or template-based recognition? Dissecting the cognitive basis of the rejection of foreign eggs in hosts of avian brood parasites. **The Journal of Experimental Biology** 213:1976-1983. **IF:2.72**

Hargitai R, Moskát C, Bán M, Gil D, Lopez-Rull I, Solymos E (2010). Eggshell characteristics and yolk composition in the common cuckoo *Cuculus canorus*: are they adapted to brood parasitism? **Journal of Avian Biology** 41:177-185. **IF:2.18**

Anderson MG, Moskát C, Bán M, Grim T, Cassey P, Hauber ME (2009). Egg Eviction Imposes a Recoverable Cost of Virulence in Chicks of a Brood Parasite. **PLoS One** 4(11):e7725. **IF: 4.411**

* Moskát C, Hauber ME, Avilés JM, Bán M, Hargitai R, Honza M (2009). Increased host tolerance of multiple cuckoo eggs leads to higher fledging success of the brood parasite.. **Animal Behavior** 77:1281-1290. **IF: 2.89**

* Avilés JM, Moskát C, Bán M, Hargitai R, Parejo D (2009). Common Cuckoos (*Cuculus Canorus*) do not rely on indicators of parental abilities when searching for host nests: the importance of host defenses. **The Auk** 126(2):431-438. **IF: 2.01**

Moskát C, Avilés JM, Bán M, Hargitai R, Zőlei A (2008). Experimental support for the use of egg uniformity in parasite egg discrimination by cuckoo hosts. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 62(12):1885-1890. **IF: 2.75**

* Hauber ME, Moskát C, Bán M (2006). Experimental shift in hosts acceptance threshold of inaccurate-mimic brood parasite eggs. **Biology Letters** 2(2):177-180. **IF: 3.52**

Bán M, Barta Z, Moskát C, Takasu F, Munoz AR, Nakamura H (2007). A comparison of egg shape in Cuckoos and their hosts. **6th European Ornithologists' Union Conference**, Vienna, Austria

Moskát C, Bán M, Bártol I, Barabás L (2005). Heavy cuckoo parasitism on the great reed warbler in Hungary: How can hosts survive? **XXIX. International Ethological Conference**, Budapest, Hungary

Bán M, Barta Z (2005). Tojásparaméterek mérése és számolása fényképekről. **VII. Magyar Biometriai és Biomatematikai Konferencia**, Budapest, Hungary

Barta Z, Moskát C, Bán M, Takasu F, Munoz AR, Nakamura H (2004). Egg shape mimicry in Common Cuckoo. **Avian Brood Parasitism satellite meeting**, Nagano, Japan

IF = ISI Web Of Knowledge Journal Citation Reports

* A dolgozat alapjául szolgáló publikációk

Az értekezés alapjául szolgáló referált közlemények

Publications in peer-reviewed journals related to the thesis

Bán M, Barta Z, Munoz AR, Takasu F, Nakamura H, Moskát C (2011). The analysis of common cuckoo's egg shape in relation to its hosts' in two geographically distant areas.

Journal of Zoology 284/2: 77-83. **IF:1.55**

Moskát C, Bán M, Székely T, Komdeur J, Lucassen RWG, Boheemen LA, Hauber ME (2010). Discordancy or template-based recognition? Dissecting the cognitive basis of the rejection of foreign eggs in hosts of avian brood parasites. **The Journal of**

Experimental Biology 213:1976-1983. **IF:2.72**

Moskát C, Hauber ME, Avilés JM, Bán M, Hargitai R, Honza M (2009). Increased host tolerance of multiple cuckoo eggs leads to higher fledging success of the brood parasite.. **Animal Behavior** 77:1281-1290. **IF: 2.89**

Avilés JM, Moskát C, Bán M, Hargitai R, Parejo D (2009). Common Cuckoos (*Cuculus Canorus*) do not rely on indicators of parental abilities when searching for host nests: the importance of host defenses. **The Auk** 126(2):431-438. **IF: 2.01**

Hauber ME, Moskát C, Bán M (2006). Experimental shift in hosts acceptance threshold of inaccurate-mimic brood parasite eggs. **Biology Letters** 2(2):177-180. **IF: 3.52**

IF = ISI Web Of Knowledge Journal Citation Reports