

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**Fajon belüli- és fajok közötti akusztikus adaptációk egy  
költésparazita—gazda koevolúciós rendszerben**

Marton Attila

Témavezetők:

Dr. Bán Miklós

Dr. Moskát Csaba



DEBRECENI EGYETEM

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2023



## Bevezetés

A költésparaziták egy funkcionálisan elkülönülő természetes ellenség-csoportot alkotnak a ragadozó-parazita kontinuum mentén, amelyek nemrokon egyedek (gazdák) szülői gondozását kihasználva növelik saját szaporulatukat (Pollock és *mtsai*. 2021).

Az öt különböző családba tartozó 109 obligát költésparazita madárfaj tojásait más fajok fészkébe rakja, utódai felnevelésére kényszerítve azokat. A gazdafajok többrétű védekezést fejlesztettek ki a költésparazita fajok ellen, amely óhatatlanul egy evolúciós fegyverkezési versenyhez vezetett (Dawkins és Krebs 1979). Ezek a védekezések lehetnek megelőző intézkedések (úgynevezett frontvonalai védelem; Feeney és *mtsai* 2012; Medina és Langmore 2016;) vagy parazitizmust enyhítő intézkedések (Davies és Brooke 1988; Noh és *mtsai*, 2018). Az előbbiek a költésparazita parazitálási esélyét csökkentik, míg az utóbbi a már bekövetkezett költésparazitizmus negatív hatásait hivatott csökkenteni. A gazda-költésparazita rendszereket vizsgáló korábbi törekvések a kérdésekre koncentráltak leginkább, amelyek a fegyverkezési verseny vizuális aspektusait (pl., a költésparazita tollazati- és tojáshéj-mintázatbeli adaptációi), a parazitizmus elleni védekezés költségeit, illetve a gazdák fészkelőhely-választási adaptációs csereviszonyait vizsgálták. Meglepő módon, alig találunk olyan 2015 előtt közölt tanulmányt, amely a gazda-költésparazita rendszerek akusztikus vonatkozásait vizsgálja. Ezek a tanulmányok szinte kizárólag azt vizsgálják, hogy hogyan manipulálja a költésparazita fióka a fészkekben akusztikus jelzésekkel a szülői gondozás mértékét (Davies és Brooke 1988, Davies 2000). Ugyanakkor, az adult költésparaziták közti akusztikus kommunikáció-, illetve az akusztikus és vizuális szignálok kapcsolata sem képezte tudományos vizsgálódás tárgyát.

A doktori disszertációs munkám célja a kakukk *Cuculus canorus* és a nádirigó *Acrocephalus arundinaceus* közti akusztikus kommunikáció-, illetve a kakukkok közti akusztikus kommunikáció vizsgálata. Dolgozatomban bemutatott tudományos munkákból két tanulmány a kakukk és nádirigó közti interspecifikus koevolúciós kapcsolat akusztikus vonatkozásait

vizsgálja, két dolgot meg a kakukkok közti intraspecifikus kommunikáció vizsgálatáról szól.

## **Célkitűzések**

### **I. tanulmány: A nádírigó riasztóhangjának jelzésértéke a tojó és hím kakukkok számára fészekkeresés során**

A riasztóhangok olyan jelzések, amelyeknek célja az ellenség elriasztása, vagy a közelben élő egyedek figyelmeztetése egy közös veszélyforrás jelenlétéről. A riasztás költséges lehet a riasztó egyed számára, mivel a riasztó egyed magára vonhatja ragadozói figyelmét. A riasztás szerkezete és intenzitása információt közvetíthet az ellenség jellegzetességeiről (pl. légi vagy szárazföldi ragadozó; Strnad és *mtsai.* 2012), elhelyezkedéséről vagy távolságáról (Krytofkov és *mtsai.* 2011), illetve a fenyegetés jellegéről (pl., kifejlett madarak ragadozója, fészekpredátor vagy költésparazita; Trnka és Prokop 2010).

A fészek védelmét szolgáló riasztás értelemszerűen a fészek közelében zajlik (Da Cunha és *mtsai.* 2017). A fészekalj védelmezése értelemszerűen előnyös a gazda számára, a riasztás azonban magas információs értékkel bírhat a közelben levő költésparaziták számára. Seppä (1969) anekdotikus megfigyelése arra utal, hogy a kakukkok a gazdáik fészekvédelmező riasztásait használhatják fel információforrásként fészekkeresési tevékenységük során. Ezt a hipotézist mindmáig nem tesztelte senki, ezért két kísérlet elvégzésével teszteltük azt, hogy felismeri-e a kakukk gazdái riasztóhangját, és reagál-e rá valamilyen formában. A vizsgálat során arra számítottunk, hogy a tojó kakukkok akkor is megközelítik a riasztó gazdákat, amikor a látják és hallják is a nádírigókat riasztani, illetve akkor is, amikor csak hallják a gazdák riasztását.

### **II. tanulmány: A kakukk tojó ivarspecifikus hangjának hatása a fészekvédelmező nádírigók viselkedésére**

A gazdafészek közelében való tartózkodás a kakukk számára kockázatot jelent: a riasztó gazdák csökkentik a

költésparazitizmus sikerességének valószínűségét, sőt, komoly sérüléseket okozhatnak vagy elpusztíthatják a költésparazitát (Šulc és mtsai. 2020). A kakukkok karvalyra *Accipiter nisus* hasonlító tollmintázata feltételezhetően azért fejlődött ki, hogy bizonyos mértékig csökkentse a gazdák támadását (Welbergen és Davies 2011), bár ennek hatékonysága mindmáig vitatott (Davies és Welbergen 2008; Li és mtsai. 2015; Lawson és mtsai. 2021). York és Davies (2017) szerint a karvalyszerű mintázat mellett a tojó kakukk karvalyszerű hangja akusztikus mimikriként befolyásolja a gazdák riasztó viselkedését. Mivel a York és Davies (2017) által végzett kísérletekben a gazdafaj a kisebb és félnélkebb viselkedésű cserregő nádiposzáta *Acrocephalus scirpaceus* volt, elvégeztünk egy kísérletet azért, hogy kiderítsük, hogy a nagyobb és sokkal agresszívabb nádírigó is hasonlóan reagál-e a tojó kakukk hangjára. Azt feltételeztük, hogy a nádírigók kevesebb alkalommal fogják megtámadni a kakukkot imitáló maketteket akkor, amikor a tojó kakukk ivarspecifikus hangját is lejátszunk a fészkek közelében.

### **III. tanulmány: A tojó kakukkok tollazati polimorfizmusának és ivarspecifikus hangjának hatása szabadon élő tojó és hím kakukkok viselkedésére**

A tollazati polimorfizmus kakukkoknál a tojókra korlátozódik, ami feltehetően a gazdák megtevesztésére kifejlesztett adaptációk egyike (Thorogood és Davies 2012). A vörös színváltozathoz tartozó tojókat a gazdák ritkábban támadják ott, ahol ez a színváltozat ritka (Honza és mtsai. 2006; Trnka és Grim 2013), de a szürke színváltozathoz hasonló intenzitású támadás éri őket ott, ahol a két színváltozat egyformán gyakori (Honza és mtsai. 2006). A tollazat polimorfizmusa leggyakrabban a melanin-alapú pigmentációhoz kapcsolódik: egyes színváltozatok tollazatában nagyobb mennyiségű eumelanin található, amely a szürke és fekete színek előállításáért felelős (azaz a sötét színváltozatot hoz létre), mások túlnyomórészt barna vagy vöröses színűek a feomelanin-pigmentek túlexpresszálsága miatt (vörhenyes színváltozat).

Mivel a negatív sűrűségfüggő szelekció a ritkább színváltozatnak kedvez (Honza és mtsai. 2006; Trnka és Grim

2013, Lee és mtsai. 2019), feltételezhető, hogy a tojók közötti interakciók tekintetében is előnyt jelenthet a vörös színváltozatú tollazat, mivel a szürke tojók nem ismerik fel konkurensként a vörös színváltozatú fajtársaikat. Territoriális behatolások szimulálásával teszteltük azt, hogy hogyan reagálnak a tojó és hím kakukkok a vörös és szürke színváltozatú (makett) tojókra tojóra jellemző ivarspecifikus hangok kíséretében. Mivel a két színváltozat egyformán gyakori a vizsgálati területünkön, azt vártuk, hogy a kakukkok hasonló érdeklődést mutassanak mindkét színváltozatú maketre, de csak kevésbé reagáljanak a kontrollként használt balkáni gerle makettekre.

#### **IV. tanulmány: A hím kakukkok hangadási rátája és testméret-paramétereinek közti kapcsolat vizsgálata**

A hangképzési sebességet, vagyis az időegység alatt kibocsátott hangok számát (hangadási ráta), a hangok csúcsfrekvenciáját, a frekvenciasáv szélességet vagy a hosszú ideig történő hangadást a hangszálak és tüdőkapacitás (azaz az allometrikus testméret) korlátozhatja. Ezek a korlátozó tényezők, valamint egyéb külső tényezők (pl. a repülés közbeni hangadás ellentétben a kiülőről történő hangadással) biztosíthatják azt, hogy a szignál valóban az egyed minőségét tükrözi (Maynard Smith és Harper 2003). E hangadási jellemzők közül a hangadási rátát legkönnyebb számszerűsíteni, és több olyan vizsgálat mutatta ki azt, hogy ez a jelleg az egyedminőséggel áll kapcsolatban (Beani és Dessi-Fulgheri 1995).

A kakukk hímek költési időszakban jól ismert, egyszerű felépítésű, kétszótagú "ka-kukk" hangot hallatnak. Bár Møller és mtsai. (2016) szerint a kakukkolás jellegzetessége a hímek minőségéről árulkodik, a kakukkok hajlamosak szintaktikai hibák elkövetésére (Moskát és Hauber 2022). Korrelatív és kísérleti vizsgálatot dolgoztunk ki annak tesztelésére, hogy a hím kakukkok hangadási rátája tükrözi-e a hímek egyedi kondícióját, testméretét és tömegét. A korábbi tanulmányokkal összhangban arra számítottunk, hogy a nagyobb testméretű, és feltehetőleg jobb minőségű hímek többet kakukkolnak időegységenként (azaz magasabb hangadási rátával rendelkeznek), illetve a mesterségesen megnövelt hangadású rátájú kakukkolás magnóról

történő bejátszása agresszívabb választ vált ki a szabadon élő hím kakukkokból.

## Módszerek

A doktori disszertációban bemutatott négy tanulmányhoz tartozó vizsgálatokat a közép-magyarországi Apaj (É 47.113°, K 19.087°) közelében végeztük 2016-2020 között. A munkaterületen a nádirigók 2-7 m keskeny csatornákon költenek, amelyek a kakukkok által használt fák szegélyeznek (Øien és mtsai. 1996; Antonov és mtsai. 2007). Az itt költő nádirigók több mint fele esik költésparazitizmus áldozatául évente (Zölei és mtsai. 2015). Az **I. tanulmányban** bemutatott korrelációs vizsgálat adatait 2013-2014-ben és 2018-ban gyűjtöttük, míg a **II., III. és IV. tanulmányban** felhasznált hím és tojó kakukkhangokat 2015 és 2018 között rögzítettük ugyanezen a területen. A hangokat a Moskát és Hauber (2021) által leírt felszerelés segítségével rögzítettük és játszottuk vissza.

Az **I. tanulmányban** két kísérlet és egy korrelatív vizsgálat segítségével teszteltük azt a hipotézisünket, miszerint a gazda riasztóhangját használják jelzésként a tojó kakukkok a fészekkeresés során. Az első kísérletben egy kakukk makettet helyeztünk el ismert nádirigófészkek mellé, hogy erős támadó viselkedést váltsunk ki a gazdákból. Egy négyfokozatú skálán pontoztuk a hím és tojó kakukkok reakcióit a makettet támadó gazdák riasztására a kísérlet kezdete előtti és után. Arra számítottunk, hogy a hím és tojó kakukkok erősebben fognak reagálni a gazdák riasztása során, mint a riasztás előtt. Mivel elképzelhető volt, hogy a kakukkok a gazdák riasztásának vizuális komponensére reagáltak, elvégeztünk egy második kísérletet, amely során magnóból játszottuk be tojó és hím kakukkoknak gazda riasztóhangot vagy a kakukk számára jelentéktelen balkáni gerle hangot kontrollként. A lejátszás alatt és után minden kakukk mozgását rögzítettük.

A kísérleti eredményeinket egy korrelációs vizsgálattal egészítettük ki, amelyben megvizsgáltuk, hogy összefügg-e a költésparazitizmus kockázata a gazdák fészekvédelmező

viselkedésével. Nádirigó fészkek ellenőrzése során meghatároztuk a tojásrakás kezdetét, a fészkek alj összetételét, valamint a fészkek ellenőrzés során a megfigyelő felé irányuló riasztás jelenlétét vagy hiányát. Az adatokat általánosított lineáris modellel elemeztük ki.

**A II. tanulmányban** azt vizsgáltuk meg, hogy a kakukk tojók ivarspecifikus hangja csökkenti-e a fészkek közelében lévő gazdák fészkekvédelmező viselkedését, hozzájárulva ezáltal a parazita tojásrakási sikeréhez. Vörös színváltozatú kakukokra vagy balkáni gerleire hasonlító maketteket helyeztünk ki tojásos nádirigó fészkekhez. A fészkek közelébe helyezett makett felfedezése után rögzítettük a gazdák viselkedését, majd attól függően, hogy a fészkekhez kakukk vagy balkáni gerle makett került, kakukk tojó ivarspecifikus hangját vagy balkáni gerle hangot játszottuk be. A nádirigók kakukk és balkáni gerle makettek ellen mutatott fajspecifikus reakciójának intenzitását a különböző agresszív viselkedések összegeként fejeztük ki. Az adatokat általánosított lineáris modell építésével elemeztük ki.

**A III. tanulmányban** vörös és szürke színváltozatú kakukk maketteket helyeztünk ki tojó kakukk ivarspecifikus hangjának kíséretében, illetve balkáni gerle maketteket balkáni gerle hanggal kontroll kezelésként. A kísérlet a lokális tojó és hím kakukkok reakcióját tesztelte a két egymástól elkülönülő tojó polimorfizmusra ivarspecifikus hang kíséretében. Rögzítettük a jelenlevő kakukkok akusztikus válaszait, a kísérleti berendezéstől való távolságot a kísérlet különböző időpontjaiban, illetve a fokális egyedek különböző reakcióiig eltelt időtartamát. Főkomponens analízist (PCA) és binomiális eloszlású általánosított lineáris modelleket építettünk azért, hogy kielemezzük a különböző ivarú kakukkok a szürke vagy a vörös színváltozatú tojók behatolásaira adott reakcióit.

**A IV. tanulmányhoz** hím kakukkokat fogtunk be és jelöltünk meg rádióadó segítségével. A befogás után lemértük az egyedek szárny-, farok- és csúdhosszát, illetve testtömegét. Elengedés után azonosítottuk a szabadon mozgó megjelölt kakukkokat, és meghatároztuk természetes hangadási rátájukat. Általános lineáris modellel elemeztük ki a terepen gyűjtött adatokat.



A korrelációs vizsgálaton kívül egy kísérletet is végeztünk, amelyben természetes-, növelt-, vagy csökkentett hangadási rátájú hangokat, valamint balkáni gerle hangokat sugároztunk szabadon élő hím kakukkoknak. A természetes rátájú felvételeket a két egymást követő "ka-kukk" hang közötti időintervallum növelésével vagy csökkentésével manipuláltuk. A kakukkok reakcióit logisztikus regresszióval és főkomponens analízissel elemeztük.

## **Eredmények**

### **I. tanulmány: A nádirigó riasztóhangjának jelzésértéke a tojó és hím kakukkok számára fészekkeresés során**

- Megállapítottuk, hogy a 3D technikával nyomtatott, szürke színváltoztatúra festett kakukkok erős reakciót váltanak ki a nádirigókból akkor, amikor ezek a makettek a fészek közelébe vannak elhelyezve.
- Kísérlettel igazoltuk, hogy a tojó és hím kakukkok felismerik és figyelemmel kísérik a látott és hallott riasztó nádirigókat a fészük közelében.
- Kimutattuk azt, hogy a hím és tojó kakukkoknak akkor is érdeklődnek a gazdájuk riasztóhangja iránt, amikor nem látják a riasztó nádirigókat, vagy a riasztóhang nem az általuk potenciálisan ismert fészkek szomszédságából szól.
- Két esetben is megfigyeltünk hím kakukkokat a kísérleti berendezés felett szitálva keresni a riasztó gazdákat vagy a fészüket.
- Kapcsolatot találtunk a nádirigók fészük körüli riasztásának valószínűsége és a fészek parazitáltsági valószínűsége között. A fészek közelében riasztó nádirigók fészkeit nagyobb mértékben parazitálta a kukk.

### **II. tanulmány: A kukk tojó ivarspecifikus hangjának hatása a fészekvédelmező nádirigók viselkedésére**

- Megállapítottuk, hogy a vörös tojóra hasonlító 3D technikával nyomtatott kakukkok is erős agresszív reakciót váltanak ki a nádirigók részéről.

- Megállapítottuk, hogy a nádírigók kevésbé reagáltak agresszíven a balkáni gerle makettekre, mint a vörös kakukkokat ábrázoló makettekre.
- Megállapítottuk, hogy a nádírigók ritkábban támadják meg és ritkábban fenyegetik csőrcsattintással a vörös kakukk maketteket akkor, amikor a kakukk tojó hangját is visszajátsszuk a fészkek közelében.
- Nem találtunk különbséget a riasztás mértékében azon esetek között, amikor a nádírigó pár mindkét tagja támadta a kakukkot, és aközött, amikor a fészkekhez tartozó párból csak egyik egyed támadta a makettet.
- Alátámasztottuk York és Davies (2017) azon hipotézisét, amely szerint a kakukk tojó ivarspecifikus hangja szerepet játszhat a gazdák elriasztásában, növelve ezáltal a költésparazitizmus sikerességét.

### **III. tanulmány: A tojó kakukkok tollazati polimorfizmusának hatása ivarspecifikus hangok kíséretében a területen tartózkodó hím és tojó kakukkok viselkedésére**

- Megállapítottuk azt, hogy a hím és tojó kakukkok egyaránt pozitívan reagálnak a szürke és vörös fajtársakra hasonlító 3D nyomtatott makettekre, ugyanakkor a balkáni gerle makettekre a kakukkok nem reagálnak.
- Megállapítottuk, hogy a hím és tojó kakukkok nem tesznek különbséget a vörös és szürke színváltozatú kakukkra hasonlító makettek között és mindkét színváltozatra hasonló mértékben reagálnak. Nem találtunk statisztikailag kimutatható preferenciát a két színváltozat iránt sem a hangadás-alapú válaszreakciókat, sem a mozgás-alapú reakciókban, illetve a kísérleti berendezést megközelítő kakukkok számában sem.
- A hím és tojó kakukkok esetében sem különült el a vörös vagy szürke makettekre nyújtott reakció az ordinációs síkban a főkomponens analízis első két tengelye mentén.
- Megfigyeltük, hogy a tojó kakukkok is territóriálisak, figyelnek az idegen, betolakodó tojókra és a hímekhez hasonlóan védelmezik tojásrakási revírjüket.

- Kimutattuk, hogy az általunk használt vörös és szürke kakukk makettek különböző testrészeinek spektrofotometriás reflektanciája hasonlít az élő szürke és vörös kakukk tollazatának reflektanciájához.

#### **IV. tanulmány: A hím kakukkok hangadási rátája és testméret-paramétereik közti kapcsolat vizsgálata**

- Kimutattuk, hogy a 3D technikával nyomtatott kakukk maketteket hatékonyan lehet csaliként használni kakukkok befogásakor.
- 23 kakukk hímet találtunk vissza rádiótelemetriás módszerek segítségével több nappal a jelölésük után. Sikeresen gyűjtöttünk be jó minőségű, folyamatos kakukkolást tartalmazó hangfelvételeket ezektől a hímeiktől. A felvételekről meghatároztuk a kakukk hímek természetes hangadási rátáját.
- Kimutattuk, hogy nincs különbség a befogott és rádiótelemetriás jelöléssel ellátott, és a nem befogott, illetve nem manipulált, szabadon mozgó kakukk hímek hangadási rátája között.
- Kimutattuk, hogy a hangadási ráta nem áll kapcsolatban a szárny-, farok és csúdhosszal, illetve a testtömeggel.
- Nem találtunk statisztikailag kimutatható különbséget szabadon mozgó kakukkok hangalapú vagy távolságalapú reakcióiban a gyorsított, lassított vagy természetes hangadási rátájú kakukkolás visszajátszása esetében. Ezzel ellentétben, a kakukkok fajtársaik bármilyen hangadási rátájú hangjára jobban reagáltak, mint a kontrollként használt balkáni gerle hangra.
- A lassított és gyorsított hangadási rátájú kezelésekre a szabadon mozgó kakukk hímek hang- és mozgásalapú reakciói nem különböztek el az ordinációs síkban a főkomponens analízis első két főtengelye mentén.

## Tárgyalás

A doktori disszertációban bemutatott vizsgálataink mindegyikében használtunk 3D technikával nyomtatott maketteket a kakukk-gazda kapcsolat, illetve a kakukkok közti intra- és interszexuális kommunikációs kapcsolatok vizsgálatára is. Korábbi vizsgálatokban múzeumokból származó kitömött állatokat, fából vagy polisztrénből faragott állatokat, vagy plüssállatokat használtak a kísérletek során (pl. Davies és Brooke 1988; Trnka és Prokop 2010). Ezek a makettek könnyen sérültek vagy nem hasonlítottak kellőképpen azokra a madarakra, amelyekről mintázták őket és megnehezítették a különböző kísérletekből származó eredmények összehasonlíthatóságát. Az általunk végzett vizsgálatok az elsők között voltak az adult madarakat mintázó 3D modellek használatát illetően, hozzájárulva ezzel a kísérletes vizsgálatok ismételhetőségének növeléséhez.

Az **I. tanulmányban** először teszteltük kísérletesen azt a régi anekdotikus megfigyelést, amely szerint a gazdafaj riasztóhangja jelzésértékű lehet a kakukk tojók számára a fészekkeresési periódusban (Seppä 1986). Kísérleteink eredményei azt sugallják, hogy a tojó és hím kakukkok egyaránt felismerik a gazda riasztásait akkor, amikor látják és hallják is a riasztó gazdákat, de akkor is, amikor csak a riasztóhangot hallják vizuális ingerek nélkül. Meglepő módon, a hím kakukkok is érdeklődést tanúsítottak a gazda egyedek riasztása iránt és közelebb repültek a hang forrásához. A kakukk hímek szerepe a tojásrakási periódusban egyelőre teljesen ismeretlen, mitöbb, a kakukkok párzási rendszerét is gyakorlatilag homály fedi.

Az **I. tanulmányban** leírt korrelatív vizsgálatunk eredménye arra utal, hogy a riasztás költséggel jár a gazdák számára. A gazdák riasztó viselkedése pozitív kapcsolatban állt a megfigyelt költésparazitizmus valószínűségével. Az eredmények egyik plauzibilis magyarázata, amely összhangban van fő hipotézisünkkel az, hogy az agresszívebb gazdák véletlenül felfedik fészük helyét a költésparaziták számára, mivel általában a fészük közelében riasztanak (Da Cunha és mtsai. 2017). Tekintettel arra, hogy a riasztás jelenlétét vagy hiányát a fészek

meglátogatásakor rögzítettük, és a parazitálás megelőzte a fészeklátogatást, ugyanilyen valószínű az is, hogy a nádirigópárok agresszívebbek lettek a potenciális zavarótényezőkkel szemben egy sikeres parazitálási esemény után. A fészkenél egy költésparazitával való találkozás növeli annak valószínűségét, hogy a gazdák felismerik és elutasítják a parazita tojásokat (Davies és Welbergen 2009; Welbergen és Davies 2009; Thorogood és Davies 2016; York és Davies 2017), bár a tojásfelismerés miatti sikertelen parazitizmus meglehetősen alacsony (~30%) a vizsgált populációkban (Zölei és *mtsai*. 2015).

Régóta fennálló feltételezés, hogy a kakukkok vizuálisan keresik a megfelelő gazdafészkeket (Øien és *mtsai*. 1996; Moskát és Honza 2000). Funkcionális szempontból a gazdafaj riasztóhangjainak felismerése azonos mértékben vagy akár még hatékonyabb jelezheti a gazdafészkek hollétét, mint a vizuális jelzések. A több forrásból származó információk kombinálása különösen akkor lehet fontos, ha a gazdafajok nagy, homogén élőhelyeken költenek (pl., a sűrű nádasokban költő *Acrocephalus* fajok).

**A II. tanulmányban** bemutatott eredményeink alátámasztják York és Davies (2017) hipotézisét, miszerint a kakukk tojók által hallatott karvalyszerű hang megijeszti a gazdákat a fészük közelében, ezzel csökkentve az agresszív interakciók gyakoriságát. A nádirigó fészkekhez helyezett balkáni gerle-makettek nem váltottak ki agresszív reakciót a nádirigókban sem a balkáni gerle hang bejátszása előtt, sem utána. Ezzel ellentétben, a nádirigók jelentősen kevesebb alkalommal támadták meg a kakukk-makettet akkor, amikor kakukk tojó hangját is lejátszottuk. Az akusztikus mimikri megerősítheti a szürke színváltozatú kakukk tojók vizuális mimikriét, míg a vörös színváltozathoz tartozó kakukkok csak az akusztikus mimikri lehetőségével élhetnek (Trnka és Prokop 2012).

**A III. tanulmányban** ismertetett kísérletben a tojó és hím kakukkok egyaránt nagyobb érdeklődést mutattak a kakukk-makettek iránt, mint a balkáni gerle makettek iránt, viszont egyik ivar sem tett különbséget a két különböző színváltozatú kakukk-makett között. Mivel a kakukkok sűrűsége a vizsgálati területeken

rendszerint alacsony, a tojók közti interakciók kevésbé ismertek. Csak néhány tanulmány számolt be a kakukkok tojók közti közvetlen antagonista kölcsönhatásokról, és ezek a beszámolók rendszerint csupán empirikus megfigyelések (Dröschner 1988; Lee és mtsai. 2019; Moskát és Hauber 2019). Eredményeink azt mutatják, hogy a kakukk tojók a hímekhez hasonlóan territóriumokat tartanak fenn és védelmeznek az ivarspecifikus hangjuk segítségével. A rendelkezésre álló gazdafészek száma korlátozott, így a revírtartás különösen olyan helyeken lehet fontos, ahol magas a többszörös parazitizmus aránya (Zölei és mtsai. 2015). A tojók aktív territórium-védelmező viselkedése nélkülözhetetlen a megfelelő mennyiségű parazitálandó gazdafészek biztosítása érdekében, főleg egy olyan költésparazita fajnál, amely nem tesz különbséget a vetélytársak és a gazdák tojásai között (Moskát és Honza 2002).

Nem találtunk kapcsolatot a kakukk hímek hangadási rátája és tömege, vagy szárny-, csüd- és testhossza között (**IV. tanulmány**). A hím kakukkok pozitívan reagáltak fajtársaik bejátszott hangjára, ellentétben a balkáni gerle hangfelvételekkel. A kakukk hímek, a sugárzott hívások hangadási rátájától függetlenül, érdeklődéssel közelítették meg a kísérleti berendezést. A tanulmányban bemutatott eredményeink arra utalnak, hogy a kakukkolás rátája nem egy minőségjelző szignál, bár fontos szerepet játszik a területharcokban (Moskát és mtsai. 2017, 2018, 2021). A hímek egyéb módon is reklámozhatják magukat a tojók előtt: vizuális bélyegek, gyors repülési sebesség segítség (Lee és mtsai. 2019), vagy faroktollak csóválása által (Esposito és mtsai. 2021). Egyéb hangjellemzők is fontos szerepet játszhatnak az minőségjelzésben, amint azt korábban más nem-énekesmadár fajoknál is kimutatták. Például, azoknak a barna halfarkasoknak *Catharacta antarctica* volt magasabb a párzási sikere, amelyek magasabb hangadási rátával rendelkeztek és moduláló hangjuk volt (Janicke és mtsai. 2008).

## **Köszönetnyilvánítás**

Hatalmas hálával tartozom két témavezetőmnek, dr. Bán Miklósnak és dr. Moskát Csabának, valamint munkatársaimnak és társszerzőimnek. Szeretnék köszönetet mondani korábbi témavezetőimnek, prof. Pap Péter Lászlónak és dr. Vágási Csongornak, azért, mert egyetemistaként erre a pályára állítottak.

Hálás vagyok az Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszéken szerzett barátaimnak és kollégáimnak a folyamatos támogatásukért.

Doktori tanulmányaimat a Magyar Kormány finanszírozta, kutatómunkámat pedig az Innovációs és Technológiai Minisztérium (ÚNKP-19-3-I-DE-368 és ÚNKP-20-3-II-DE-368) támogatta. Kutatásunkat a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatal a témavezetőmnek, dr. Moskát Csabának ítelt OTKA pályázat által (OTKA NN118194) is támogatta.



Nyilvántartási szám: DEENK/46/2023.PL  
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Marton Attila

Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

MTMT azonosító: 10062727

## A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

### Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (4)

1. Elek, Z., Bán, M., Fülöp, A., **Marton, A.**, Hauber, M. E., Moskát, C.: Call rate in Common Cuckoos does not predict body size and responses to conspecific playbacks.  
*J. Ornithol.* 162 (4), 1183-1192, 2021. ISSN: 0021-8375.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-021-01909-6>  
IF: 1.816
2. **Marton, A.**, Fülöp, A., Bán, M., Hauber, M. E., Moskát, C.: Female common cuckoo calls dampen the mobbing intensity of great reed warbler hosts.  
*Ethology.* 127 (3), 286-293, 2021. ISSN: 0179-1613.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/eth.13126>  
IF: 1.857
3. Moskát, C., Hauber, M. E., Růžicková, J., **Marton, A.**, Bán, M., Elek, Z.: Female-female aggression and male responses to the two colour morphs of female common cuckoos.  
*Naturwissenschaften.* 107 (4), 1-13, 2020. ISSN: 0028-1042.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-020-01680-3>  
IF: 1.954
4. **Marton, A.**, Fülöp, A., Ozogány, K., Moskát, C., Bán, M.: Host alarm calls attract the unwanted attention of the brood parasitic common cuckoo.  
*Sci. Rep.* 9 (1), 1-11, 2019. EISSN: 2045-2322.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-54909-1>  
IF: 3.998







### **További közlemények**

#### Idegén nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

5. Kiss, V. A., Pripon, L. R., **Marton, A.**: Differences in eggshell pigmentation pattern between Common Moorhen *Gallinula chloropus* and Eurasian Coot *Fulica atra* eggs.

*Ornis Hung.* 28 (1), 176-180, 2020. ISSN: 1215-1610.

DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2020-0011>

#### Idegén nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (8)

6. **Marton, A.**, Vágási, C. I., Vincze, O., Bókony, V., Pap, P. L., Pătraș, L., Péntes, J., Bărbos, L., Fülöp, A., Osváth, G., Ducatez, S., Giraudeau, M.: Oxidative physiology is weakly associated with pigmentation in birds.

*Ecol. Evol.* 12 (8), 1-12, 2022. ISSN: 2045-7758.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.9177>

IF: 3.167 (2021)

7. **Marton, A.**: Quintuple parasitism of a great reed warbler nest by common cuckoos.

*Ecol. Evol.* 11 (13), 8420-8423, 2021. ISSN: 2045-7758.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.7669>

IF: 3.167

8. Moskát, C., Hauber, M. E., Bán, M., Fülöp, A., Geltsch, N., **Marton, A.**, Elek, Z.: Are both notes of the common cuckoo's call necessary for familiarity recognition?

*Behav. Processes.* 157, 685-690, 2018. ISSN: 0376-6357.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.017>

IF: 2.008

9. Teran, L., Sós, T., Hegyeli, Z., Gábos, E., Fülöp, T., **Marton, A.**: New data on the distribution of Eastern spadefoot toad *Pelobates syriacus* Boettger, 1889 (Anura: Pelobatidae) in the Pannonian Plain.

*North-West. J. Zool.* 13 (1), 179-182, 2017. ISSN: 1584-9074.

IF: 0.596

10. Vágási, C. I., Vincze, O., Pătraș, L., Osváth, G., **Marton, A.**, Bărbos, L., Sol, D., Pap, P. L.: Large-brained birds suffer less oxidative damage.

*J. Evol. Biol.* 29, 1968-1976, 2016. ISSN: 1010-061X.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jeb.12920>

IF: 2.792





11. Pap, P. L., Osváth, G., Sándor, K., Vincze, O., Bărbos, L., **Marton, A.**, Nudds, R. L., Vágási, C. I.: Interspecific variation in the structural properties of flight feathers in birds indicates adaptation to flight requirements and habitat.  
*Funct. Ecol.* 29 (6), 746-757, 2015. ISSN: 0269-8463.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12419>  
IF: 5.21
12. Pap, P. L., Vágási, C. I., Bărbos, L., **Marton, A.**: Chronic coccidian infestation compromises flight feather quality in house sparrows *Passer domesticus*.  
*Biol. J. Linnean Soc.* 108 (2), 414-428, 2013. ISSN: 0024-4066.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.02029.x>  
IF: 2.535
13. Vágási, C. I., Pap, P. L., Vincze, O., Benkő, Z., **Marton, A.**, Barta, Z.: Haste makes waste but condition matters: Molt rate-feather quality trade-off in a sedentary songbird.  
*PLoS One.* 7 (7), 1-9, 2012. ISSN: 1932-6203.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0040651>  
IF: 3.73

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 32,83**

**A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapján szolgáló közleményekre): 9,625**

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományometriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2023.02.21.







Short thesis for the degree of Doctor of Philosophy (PhD)

**Inter- and intraspecific acoustic adaptations in an avian  
brood parasite–host coevolutionary system**

by Attila Marton

Supervisors:

Dr. Miklós Bán

Dr. Csaba Moskát



UNIVERSITY OF DEBRECEN

Juhász-Nagy Pál Doctoral School

Debrecen, 2023



## Introduction

Brood parasites form a functionally distinct natural enemy group along the predator-parasite continuum, which exploit parental care of non-kin individuals to increase their own reproductive output (Pollock *et al.* 2021).

The 109 obligate avian brood parasitic species belonging to five different families lay their eggs in the nests of other species (called hosts), forcing the hosts to incubate and rear parasitic offspring. Host species have evolved multiple defences against brood parasites, which inevitably led to an evolutionary arms race (Dawkins & Krebs 1979). These defences can be preventive (so-called frontline defences; Feeney *et al.* 2012; Medina & Langmore 2016) or mitigatory (Davies & Brooke 1988; Noh *et al.* 2018). The former are intended to reduce the chances of brood parasitism occurring at all, while the latter evolved to reduce the negative effects of brood parasitism once it has already occurred. Previous efforts to investigate brood parasitic-host systems have focused mainly on questions that have examined the visual aspects of this arms race (e.g., feather and eggshell pattern adaptations), the fitness costs of parasitism, and the adaptive trade-offs of host nest site selection. Surprisingly, there are hardly any studies published before 2015 that investigate the acoustic aspects of this coevolutionary relationship. These studies almost exclusively focus on how brood parasite nestlings manipulate parental care with the help of acoustic cues (Davies & Brooke 1988, Davies 2000). Meanwhile, the study of acoustic communication between adult brood parasites and the relationships between their acoustic and visual cues has also been neglected.

The aim of my doctoral thesis is to study the acoustic communication between the cuckoo *Cuculus canorus* and the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. Therefore, the first two scientific publications presented in my thesis focus on the acoustic aspects of the interspecific coevolutionary relationship between cuckoos and great reed warblers, while the second two publications present studies regarding intraspecific communication between cuckoos.

## Aims

### **Study I: The signalling value of the great reed warbler's alarm call for female and male cuckoos during nest searching**

Alarm calls are signals designed to deter an enemy or warn nearby individuals of the presence of a common threat. Alerting can be costly for the alerting individual, as it may attract the attention of its predators. The structure and intensity of the alarm may convey information about the characteristics of the enemy (e.g., aerial or terrestrial predator; Strnad *et al.* 2012), the enemies' location or distance (Krytofkov *et al.* 2011), or the nature of the threat (e.g., predator of adult birds, nest predator or brood parasite; Trnka & Prokop 2010).

Nest defence by alarm calls is carried out in the vicinity of the nest (Da Cunha *et al.* 2017). Nest protection is obviously beneficial for the host, but alarms can have high informational value for eavesdropping brood parasites. Seppä's (1969) anecdotal observation suggests that cuckoos may use their hosts' nest-protective alarm calls as a source of information during nest-searching. This hypothesis has not been formally tested so far, and we conducted two experiments to test whether cuckoos recognise and respond to their hosts' alarm calls. We expected that cuckoos would approach the alarming hosts both when they could see and hear the great reed warblers alarm call, but also when they could only hear the calls of the alarming hosts.

### **Study II: The effect of the female cuckoo's bubbling call on the nest-protecting behaviour of great reed warblers**

Staying close to host nests poses a risk for cuckoos: alarming hosts reduce the likelihood of a successful brood parasitic event and may even seriously injure or kill the brood parasite (Šulc *et al.* 2020). To counter host defences, cuckoos evolved plumage that resemble that of sparrowhawks *Accipiter nisus*, to reduce host attack to some extent (Welbergen & Davies 2011), although the effectiveness of this mimicry is still debated (Davies & Welbergen 2008; Li *et al.* 2015; Lawson *et al.* 2021). York & Davies (2017) suggest that in addition to the sparrow-like plumage pattern, the



sparrowhawk-like call of the cuckoo females (also called bubbling call) acts as an acoustic mimicry to influence the mobbing behaviour of the hosts. Since the host species in the experiments conducted by York & Davies (2017) was the smaller and more docile reed warbler *Acrocephalus scirpaceus*, we conducted an experiment to see if the larger and more aggressive great reed warbler would respond similarly to the bubbling call of a cuckoo female. We hypothesised that the great reed warblers would attack cuckoo decoys less often when the bubbling call is broadcasted near the nest, whereas the calls of the collared dove, used as a control, would not elicit reduced aggression against the collared dove decoys.

### **Study III: Effects of feather polymorphism and sex-specific calls of female cuckoos on the behaviour of free ranging female and male cuckoos**

In cuckoos, plumage polymorphism is restricted to females, and this trait is thought to have evolved to deceive hosts (Thorogood & Davies 2012). Rufous females are less likely to be attacked by hosts where this colour variant is rare (Honza *et al.* 2006; Trnka & Grim 2013), but they are attacked with similar intensity to the grey colour variant where the two morphs are equally common (Honza *et al.* 2006). Plumage polymorphism is most often related to melanin-based pigmentation: some colour variants have higher amounts of eumelanin in their plumage, which is responsible for producing grey and black colours (i.e., the dark/grey morph), others are predominantly brown or reddish due to pheomelanin pigments (rufous morph).

As negative density-dependent selection favours the rarer colour morph (Honza *et al.* 2006; Trnka & Grim 2013, Lee *et al.* 2019), we hypothesised that rarer morph females might be advantaged during same-sex interactions, as grey females do not recognise rufous females as competitors. We experimentally tested whether female and male cuckoos respond differently to territorial intrusion towards female-specific bubbling calls accompanied with rufous or a grey 3D printed decoys. As the two morphs are equally common in our study area, we expected cuckoo females to show similar levels of interest towards the two

colour variant decoys, and to exhibit a lesser response to the collared dove decoys used as controls.

#### **Study IV: The relationship of call rate and body size parameters of male cuckoos**

The rate with which sound is produced, i.e., the number of calls uttered per unit of time (call rate), the peak frequency of calls, the frequency bandwidth or the length of time of a sound can be limited by the vocal cords and lung capacity (i.e., allometric body size). These limiting factors, as well as other external factors (e.g., vocalization in flight as opposed to vocalization from a perching site), may ensure that these signals truly reflect individual quality (Maynard Smith & Harper 2003). Of these vocalization characteristics, the vocalization rate is the easiest to quantify, and several studies have shown that this characteristic is associated with individual quality (Beani & Dessì-Fulgheri 1995).

Cuckoo males produce a well-known, simple, two-syllable "cu-coo" sound during breeding season. Although Møller *et al.* (2016) suggest that the characteristic of the cuckoo call is indicative of male quality, cuckoos are prone to make syntax errors (Moskát & Hauber 2022). We developed a correlative and an experimental study to test whether the vocalization rate of male cuckoos reflects the body size and weight of males. In consistence with previous studies, we expected that males with larger body size and presumably better quality would produce more "cu-coo" calls per unit time (i.e., will have a higher vocalization rate), and that the playback of artificially increased vocalization rate would elicit a more aggressive response from free-living male cuckoos.

#### **Methods**

The experiments pertaining to the four studies presented in the PhD thesis were carried out near Apaj (N 47.113°, E 19.087°) in central Hungary between 2016-2020. In the study area, great reed warblers breed in 2-7 m narrow canals lined with trees used

by cuckoos during nest searching (Øien *et al.* 1996; Antonov *et al.* 2007). Yearly, more than half of the great reed warblers pairs breeding here fall victim to brood parasitism (Zólei *et al.* 2015). Data from the correlational study presented in **Study I** were collected in 2013-2014 and 2018, while the male and female calls used in **Study II, III** and **IV** were recorded between 2015 and 2018 in the same area. The calls were recorded and broadcasted with the equipment described by Moskát & Hauber (2021).

In **Study I** we performed two experiments and a correlative study to test our hypothesis that host alarm calls can be used as a cue by cuckoos during nest searching. In the first experiment, we placed a cuckoo dummy next to known great reed warbler nests to elicit a strong host attack behaviour. We scored the responses of male and female cuckoos to the alarming hosts attacking the dummy before and after the start of the experiment. Since it was conceivable that cuckoos responded to the visual component of host mobbing, we conducted a second experiment in which we tested whether the cuckoos' response was triggered solely by the hosts' alarm calls or by their visual cues during the alarming. We broadcasted host alarm calls or collared dove calls to female and male cuckoos and we scored their movements prior to playback and during playback.

We supplemented our experimental results with a correlation study to examine whether the host' alarming behaviour bears costs regarding brood parasitism. We collected data during regular great reed warbler nest checks on the starting date of egg laying, nest content and the presence or absence of alarms to the observer.

In **Study II** we investigated whether the sex-specific calls of female cuckoos reduces the nest-protective behaviour of hosts near their own nest, thereby contributing to the parasite's laying success. We placed 3D-printed rufous cuckoo morph decoys or collared dove decoys near great reed warbler nests containing eggs. We recorded host behaviour upon discovering the decoy placed near the nest, and then, depending on which decoy was placed near the nest, we applied the following treatment: for the cuckoo decoy, we played the bubbling call specific to the female

cuckoo, and for the collared dove decoy we played the calls of a collared dove. We expressed the total mobbing intensity as the sum of the different aggressive behaviours exhibited by the great reed warblers against the cuckoo and collared dove decoys.

For **Study III**, we placed rufous or grey cuckoo decoys coupled with broadcasted sex-specific female cuckoo calls, or collared dove decoys with collared dove calls simulating territorial intrusions in known female cuckoo territories. The experiment tested the response of local female and male cuckoos towards the female-specific calls and of the two distinct female-restricted plumage morphs. We recorded the acoustic responses of the cuckoos present, the distance from the experimental setup at different times of the experiment and the time elapsed until the different responses of focal individuals during and after the broadcasting period. We analysed the collected data by performing principal component analysis (PCA) and generalised linear models to analyse the responses of female and male cuckoos towards the territorial intrusions.

For **Study IV**, we captured male cuckoos and tagged them with radio transmitters. Upon capture, we measured the wing-, tail-, tarsus length and body weight of each individual. After release, we identified marked male cuckoos and we calculated their natural vocalization rates. We constructed a general linear model to analyse data regarding the acoustic responses of the free-ranging male cuckoos.

We also designed a playback experiment in which we broadcasted calls with natural, increased, or reduced vocalization rates and collared dove calls as controls to free-ranging male cuckoos. We manipulated call rates by increasing or decreasing the time interval between two consecutive "cu-coo" calls. We analysed the data collected using logistic regression and principal component analysis.

## **Results**

### **Study I: The signalling value of the great reed warbler's alarm call for female and male cuckoos during nest searching**

- We found that 3D-printed cuckoos painted to resemble the grey cuckoo morph elicit a strong response from great reed warblers when these decoys are placed near great reed warbler nests.
- We have experimentally demonstrated that female and male cuckoos recognise and are attracted to the alarm calls of great reed warblers.
- We have shown that male and female cuckoos are interested in the alarm calls of their hosts even when they do not see the alarming warblers or when the alarm calls are broadcasted in placed with no known potential nests.
- We observed two male cuckoos hovering over the experimental setup and searching for the alarming hosts or their nests.
- We found correlative evidence that great reed warblers that alarmed near the nest were more likely to be parasitized by cuckoos.

### **Study II: The effect of the female cuckoo's bubbling call on the nest-protecting behaviour of great reed warblers**

- We found that 3D printed decoys painted to resemble the rufous cuckoo morph also elicited a strong aggressive response from great reed warblers.
- We found that great reed warblers exhibited less aggression towards collared dove decoys than towards rufous cuckoo decoys.
- We found that great reed warblers were less likely to mount an attack and to snap their beaks as a threat towards rufous cuckoo decoys when the cuckoo's sex-specific call was broadcasted near the nest.
- We found no difference in mobbing intensity between cases where both members of the great reed warblers pair attacked the cuckoo decoys and the cases where only one individual of the pair mobbed the decoys.

- We brought evidence to support the hypothesis formulated by York and Davies (2017), which proposes that the bubbling call of female cuckoos may play a role in deterring the hosts from their nest, thus increasing the chances of a successful brood parasitic attempt.

### **Study III: Effects of feather polymorphism and sex-specific calls of female cuckoos on the behaviour of free ranging female and male cuckoos**

- We found that both male and female cuckoos responded positively to 3D printed decoys resembling grey and rufous conspecific females, whereas cuckoos did not respond to collared dove decoys.
- We found that male and female cuckoos do not discriminate between rufous and grey colour morph cuckoo decoys and respond to both colour variants in a similar manner. We found no statistically detectable preference for any of the two morphs in either vocalisation-based responses or locomotor-based responses, or in the number of cuckoos approaching the experimental setup.
- The responses of free ranging male and female cuckoos towards rufous or grey cuckoo decoys did not differentiate in the ordination plane along the first two axes of the principal component analysis.
- We observed that female cuckoos are also territorial, watching out for foreign intruding females and protecting their laying territories much like male cuckoos protect their territories against other male conspecifics.
- We have shown that the different body parts of the rufous and grey cuckoo decoys we used has a similar spectrophotometric reflectance as the reflectance of the plumage of living grey and rufous female cuckoos.

### **Study IV: The relationship of call rate and body size parameters of male cuckoos**

- We have shown that 3D printed cuckoo decoys can be effectively used as lures to capture cuckoos.

- We identified 23 male cuckoos using radio telemetry methods several days after tagging. We successfully collected high quality, continuous cuckoo calls from these males and we determined the natural vocalization rate of male cuckoo from these recordings.
- We showed that there was no difference between the vocalization rate of captured and radiotelemetry-tagged and uncaptured or unmanipulated free-ranging male cuckoos.
- We have shown that vocalization rate is not related to wing-, tail-, and tarsus length or mass.
- We found no statistically detectable differences in the vocal or distance-based responses of freely moving cuckoos to playbacks of cuckoo calls at accelerated, slowed or natural vocalization rates. Conversely, cuckoos responded better to the calls of their conspecifics regardless of call rate than to the calls of collared doves used as controls.
- The vocal and locomotor responses of free ranging male cuckoos towards the calls with increased or decreased call rate did not separate in the ordination plane along the first two principal axes of the principal component analysis.

## Discussion

We used 3D printed decoys successfully to investigate the cuckoo-host relationship and also to study intra- and intersexual communication between cuckoos. In previous studies, researchers used stuffed animals from museums, decoys carved from wood or polystyrene, or toys in their experiments (e.g., Davies & Brooke 1988; Trnka & Prokop 2010). These models were often easily damaged or did not resemble the birds from which they were modelled. Therefore, the results of these experiments are usually difficult to compare and to replicate. Our studies were among the first to use 3D models of adult birds, thus contributing to the enhancement of reproducibility of experimental studies.

In **Study I**, we tested experimentally for the first time the old anecdotal observation that the alarm calls of host species can be

used as cues for female cuckoos during the nest searching (Seppä 1986). The results of our experiments suggest that both female and male cuckoos recognize host alarms when they can both see and hear alarming hosts, but also when they are exposed only to the alarm calls without visual stimuli. Surprisingly, male cuckoos also showed interest in the alarms of hosts and flew closer to the experimental setups. The role of male cuckoos in the egg-laying period is still completely unknown, better yet, the mating system of cuckoos is likewise unknown.

The results of our correlative analysis presented in **Study I** suggest that alarming is costly for the great reed warblers. The hosts' alarming behaviour towards human observers was positively associated with the probability of brood parasitism observed in host nests. In consistence with our main hypothesis, more aggressive hosts inadvertently reveal their nest location to brood parasites because they tend to alarm near their nest (Da Cunha *et al.* 2017). Given that the presence or absence of alarm was recorded at the time of nest visit, and that parasitism preceded nest visits, it is equally likely that the great reed warblers pairs became more aggressive towards potential disturbances after experiencing a successful parasitism event. An encounter with a brood parasite at the nest site increases the likelihood of hosts' to recognise and reject parasitic eggs (Davies & Welbergen 2009; Welbergen & Davies 2009; Thorogood & Davies 2016; York & Davies 2017), although unsuccessful parasitism due to egg recognition and rejection is quite low (~30%) in our study population (Zölei *et al.* 2015).

It has long been hypothesized that cuckoos search for suitable host nests visually by perching at high vantage points (Øien *et al.* 1996; Moskát & Honza 2000). From a functional point of view, the detection of host alarm calls can be as or even more effective than visual cues in indicating the location of a host nest. Combining information from multiple sources can be particularly important when host species breed in large, homogeneous habitats (e.g., *Acrocephalus* species breeding in dense reedbeds).

Our results presented in **Study II** support the hypothesis put forward by York & Davies (2017), which postulates that the



sparrowhawk-like call produced by female cuckoos' scares hosts near their nests, thereby reducing the frequency of aggressive interactions. Collared dove decoys placed near the great reed warbler nests did not elicit an aggressive response neither before nor after the introduction of the collared dove call. In contrast, great reed warbler attacked the cuckoo decoys significantly less often when the bubbling call was broadcasted. Acoustic mimicry may enhance the visual mimicry of grey cuckoo plumage, whereas cuckoos of the rufous colour morph can only use acoustic mimicry when approaching host nests (Trnka & Prokop 2012).

The results of our experiments presented in **Study III** support our predictions, as both female and male cuckoos exhibited interest towards cuckoo decoys, but neither sex differentiated between the two different colour female cuckoo morphs. As the density of cuckoos in other study areas is usually low, interactions between the females are less well known. Only a few studies have reported direct antagonistic interactions between cuckoo females, and these reports are usually only empirical observations (Dröscher 1988; Lee *et al.* 2019; Moskát & Hauber 2019). Our results show that cuckoo females maintain territories similarly to males and respond to the presence of intruding females into their territories in a similar way as males do: they approach foreign females and signal their presence with their sex-specific vocalizations. Host nests are a limited resource for brood parasites; therefore, it is essential to protect laying areas in locations with high multiple parasitism rates (Zölei *et al.* 2015). Active territory-protection is essential for female cuckoo to ensure sufficient host nests to parasitize, especially as this brood parasite is known to be unable to discriminate between competitor and host eggs (Moskát & Honza 2002).

We found no apparent relationship between the call rate of male cuckoos and their mass, wing-, tarsus- and tail length in **Study IV**. Male cuckoos responded positively to the vocalizations of conspecifics, in contrast to the vocalizations of collared doves. Male cuckoos approached the experimental equipment with equal interest regardless of the vocalization rate of the broadcast calls, suggesting that vocalization rate does not reflect the quality of

males. Hence, the vocalization rate of cuckoos is probably not signal of quality, although it plays an important role in territorial disputes (Moskát *et al.* 2017, 2018, 2021). Males may advertise themselves to females by visual cues, high flight speed (Lee *et al.* 2019) or tail-whipping on perches (Esposito *et al.* 2021). Other vocal traits may also play a key role in quality signalling, as previously shown in other non-passerine species. For example, male brown skuas *Catharacta antarctica* had higher mating success if they consistently produced vocalizations over a wide range of frequencies (Janicke *et al.* 2008).

## **Acknowledgments**

I am grateful to my two supervisors, Dr. Miklós Bán and Dr. Csaba Moskát, as well as to my colleagues and co-authors. I would like to thank my former supervisors, prof. László Pap Péter Pap and Dr. Csongor Vágási, for setting me on this path ten years ago.

I am grateful to my friends and colleagues in the Department of Evolutionary Zoology and Human Biology for their continued support.

My PhD scholarship was funded by the Hungarian Government and my research was supported by the Ministry of Innovation and Technology (ÚNKP-19-3-I-DE-368 and ÚNKP-20-3-II-DE-368). Our research was also funded by the National Research, Development and Innovation Office through a grant awarded to my supervisor, Dr Csaba Moskát (OTKA NN118194).



Registry number:  
Subject:

DEENK/46/2023.PL  
PhD Publication List

Candidate: Attila Marton

Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences

MTMT ID: 10062727

### List of publications related to the dissertation

#### Foreign language scientific articles in international journals (4)

1. Elek, Z., Bán, M., Fülöp, A., **Marton, A.**, Hauber, M. E., Moskát, C.: Call rate in Common Cuckoos does not predict body size and responses to conspecific playbacks.  
*J. Ornithol.* 162 (4), 1183-1192, 2021. ISSN: 0021-8375.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10336-021-01909-6>  
IF: 1.816
2. **Marton, A.**, Fülöp, A., Bán, M., Hauber, M. E., Moskát, C.: Female common cuckoo calls dampen the mobbing intensity of great reed warbler hosts.  
*Ethology.* 127 (3), 286-293, 2021. ISSN: 0179-1613.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/eth.13126>  
IF: 1.857
3. Moskát, C., Hauber, M. E., Růžicková, J., **Marton, A.**, Bán, M., Elek, Z.: Female-female aggression and male responses to the two colour morphs of female common cuckoos.  
*Naturwissenschaften.* 107 (4), 1-13, 2020. ISSN: 0028-1042.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-020-01680-3>  
IF: 1.954
4. **Marton, A.**, Fülöp, A., Ozogány, K., Moskát, C., Bán, M.: Host alarm calls attract the unwanted attention of the brood parasitic common cuckoo.  
*Sci. Rep.* 9 (1), 1-11, 2019. EISSN: 2045-2322.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-54909-1>  
IF: 3.998





## List of other publications

### Foreign language scientific articles in Hungarian journals (1)

5. Kiss, V. A., Pripon, L. R., **Marton, A.**: Differences in eggshell pigmentation pattern between Common Moorhen *Gallinula chloropus* and Eurasian Coot *Fulica atra* eggs.

*Ornis Hung.* 28 (1), 176-180, 2020. ISSN: 1215-1610.

DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/orhu-2020-0011>

### Foreign language scientific articles in international journals (8)

6. **Marton, A.**, Vágási, C. I., Vincze, O., Bókonyi, V., Pap, P. L., Pătraș, L., Péntes, J., Bărbos, L., Fülöp, A., Osváth, G., Ducatez, S., Giraudeau, M.: Oxidative physiology is weakly associated with pigmentation in birds.

*Ecol. Evol.* 12 (8), 1-12, 2022. ISSN: 2045-7758.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.9177>

IF: 3.167 (2021)

7. **Marton, A.**: Quintuple parasitism of a great reed warbler nest by common cuckoos.

*Ecol. Evol.* 11 (13), 8420-8423, 2021. ISSN: 2045-7758.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.7669>

IF: 3.167

8. Moskát, C., Hauber, M. E., Bán, M., Fülöp, A., Geltsch, N., **Marton, A.**, Elek, Z.: Are both notes of the common cuckoo's call necessary for familiarity recognition?

*Behav. Processes.* 157, 685-690, 2018. ISSN: 0376-6357.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.017>

IF: 2.008

9. Teran, L., Sós, T., Hegyeli, Z., Gábos, E., Fülöp, T., **Marton, A.**: New data on the distribution of Eastern spadefoot toad *Pelobates syriacus* Boettger, 1889 (Anura: Pelobatidae) in the Pannonian Plain.

*North-West. J. Zool.* 13 (1), 179-182, 2017. ISSN: 1584-9074.

IF: 0.596

10. Vágási, C. I., Vincze, O., Pătraș, L., Osváth, G., **Marton, A.**, Bărbos, L., Sol, D., Pap, P. L.: Large-brained birds suffer less oxidative damage.

*J. Evol. Biol.* 29, 1968-1976, 2016. ISSN: 1010-061X.

DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/jeb.12920>

IF: 2.792





11. Pap, P. L., Osváth, G., Sándor, K., Vincze, O., Bárbos, L., **Marton, A.**, Nudds, R. L., Vágási, C. I.: Interspecific variation in the structural properties of flight feathers in birds indicates adaptation to flight requirements and habitat.  
*Funct. Ecol.* 29 (6), 746-757, 2015. ISSN: 0269-8463.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12419>  
IF: 5.21
12. Pap, P. L., Vágási, C. I., Bárbos, L., **Marton, A.**: Chronic coccidian infestation compromises flight feather quality in house sparrows *Passer domesticus*.  
*Biol. J. Linnean Soc.* 108 (2), 414-428, 2013. ISSN: 0024-4066.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.02029.x>  
IF: 2.535
13. Vágási, C. I., Pap, P. L., Vincze, O., Benkő, Z., **Marton, A.**, Barta, Z.: Haste makes waste but condition matters: Molt rate-feather quality trade-off in a sedentary songbird.  
*PLoS One.* 7 (7), 1-9, 2012. ISSN: 1932-6203.  
DOI: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0040651>  
IF: 3.73

**Total IF of journals (all publications): 32,83**

**Total IF of journals (publications related to the dissertation): 9,625**

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóster have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

21 February, 2023





## Irodalomjegyzék / References

- Antonov, A., Stokke, B. G., Moksnes, A. & Røskoft, E. (2007) Factors influencing the risk of common cuckoo *Cuculus canorus* parasitism on marsh warblers *Acrocephalus palustris*. *Journal of Avian Biology*, **38**, 390–393.
- Beani, L. & Dessì-Fulgheri, F. (1995) Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural male traits. *Animal Behaviour*, **49**, 347–356.
- Da Cunha, F. C. R., Fontenelle, J. C. R. & Griessera, M. (2017) Predation risk drives the expression of mobbing across bird species. *Behavioral Ecology*, **28**, 1517–1523.
- Davies, N. B. & Brooke, M. de L. (1988) Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour*, **36**, 262–284.
- Davies, N. B. (2000) *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. T. & A. D. Poyster Ltd., London.
- Davies, N. B. & Welbergen, J. A. (2008) Cuckoo-hawk mimicry? An experimental test. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 1817–1822.
- Davies, N. B. & Welbergen, J. A. (2009) Social transmission of a host defense against cuckoo parasitism. *Science*, **324**, 1318–1320.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R. (1979) Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **205**, 489–511.
- Dröscher, L. (1988) A study on radio-tracking of the European cuckoo *Cuculus canorus canorus*. Proceedings of the International 100th Deutsche Ornithologische-Gesellschaft Meeting, Deutsche Ornithologen-Gesellschaft, (ed. van den Elzen, R., Schuchmann, K.L. & Schmidt-Koenig, K.), pp. 187–193.
- Esposito, M., Ceraulo, M., Tuliozi, B., Buscaino, G., Mazzola, S., Sala, L., Dal Zotto, M. & Campobello, D. (2021) Decoupled acoustic and visual components in the multimodal signals of the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **9**, 725858.
- Feeney, W. E., Welbergen, J. A. & Langmore, N. E. (2012) The frontline of avian brood parasite-host coevolution. *Animal Behaviour*, **84**, 3–12.

- Honza, M., Šicha, V., Procházka, P. & Ležalová, R. (2006) Host nest defense against a color-dimorphic brood parasite: great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* versus common cuckoos *Cuculus canorus*. *Journal of Ornithology*, **147**, 629–637.
- Janicke, T., Hahn, S., Ritz, M. S. & Peter, H. U. (2008) Vocal performance reflects individual quality in a nonpasserine. *Animal Behaviour*, **75**, 91–98.
- Krytofkov, M., Haas, M. & Exnerov, A. (2011) Nest defense in blackbirds *Turdus merula*: effect of predator distance and parental sex. *Acta Ornithologica*, **46**, 55–63.
- Lee, J. W., Kim, H. N., Yoo, S. & Yoo, J. C. (2019) Common cuckoo females may escape male sexual harassment by color polymorphism. *Scientific Reports*, **9**, 1–9.
- Li, D., Wei, H., Zhang, Z., Liang, W. & Stokke, B. G. (2015) Oriental reed warbler *Acrocephalus orientalis* nest defence behaviour towards brood parasites and nest predators. *Behaviour*, **152**, 1601–1621.
- Maynard Smith, J. & Harper, D. (2003) *Animal Signals*. Oxford University Press, New York.
- Medina, I. & Langmore, N. E. (2016) Batten down the thatches: front-line defences in an apparently defenceless cuckoo host. *Animal Behaviour*, **112**, 195–201.
- Møller, A. P., Morelli, F., Mousseau, T. A. & Tryjanowski, P. (2016) The number of syllables in Chernobyl cuckoo calls reliably indicate habitat, soil and radiation levels. *Ecological Indicators*, **66**, 592–597.
- Moskát, C., Elek, Z., Bán, M., Geltsch, N. & Hauber, M. E. (2017) Can common cuckoos discriminate between neighbours and strangers by their calls? *Animal Behaviour*, **126**, 253–260.
- Moskát, C. & Hauber, M. E. (2019) Sex-specific responses to simulated territorial intrusions in the common cuckoo: a dual function of female acoustic signalling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **73**, 1–10.
- Moskát, C. & Hauber, M. E. (2021) Male common cuckoos use a three-note variant of their “cu-coo” call for duetting with conspecific females. *Behavioural Processes*, **191**, 104472.
- Moskát, C. & Hauber, M. E. (2022) Syntax errors do not disrupt acoustic communication in the common cuckoo. *Scientific Reports*, **12**, 1568.



- Moskát, C., Hauber, M. E., Bán, M., Fülöp, A., Geltsch, N., Marton, A. & Elek, Z. (2018) Are both notes of the common cuckoo's call necessary for familiarity recognition? *Behavioural Processes*, **157**, 685–690.
- Moskát, C. & Honza, M. (2000) Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ecography*, **23**, 335–341.
- 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.
- Noh, H. J., Gloag, R. & Langmore, N. E. (2018) True recognition of nestlings by hosts selects for mimetic cuckoo chicks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **285**, 20180726.
- Øien, I. J., Honza, M., Moksnes, A. & Røskaft, E. (1996) The risk of parasitism in relation to the distance from reed warbler nests to cuckoo perches. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 147.
- Pollock, H. S., Hoover, J. P., Uy, F. M. K. & Hauber, M. E. (2021) Brood parasites are a heterogeneous and functionally distinct class of natural enemies. *Trends in Parasitology*, **37**, 588–596.
- Seppä, J. (1986) The cuckoo's ability to find a nest where it can lay an egg. *Ornis Fennica*, **46**, 78–80.
- Strnad, M., Němec, M., Veselý, P. & Fuchs, R. (2012) Red-backed shrikes *Lanius collurio* adjust the mobbing intensity, but not mobbing frequency, by assessing the potential threat to themselves from different predators. *Ornis Fennica*, **89**, 206–215.
- Šulc, M., Štětková, G., Procházka, P., Požgayová, M., Sosnovcová, K., Studecký, J. & Honza, M. (2020) Caught on camera: circumstantial evidence for fatal mobbing of an avian brood parasite by a host. *Journal of Vertebrate Biology*, **69**, 1–6.
- Thorogood, R. & Davies, N. B. (2012) Cuckoos combat socially transmitted defenses of reed warbler hosts with a plumage polymorphism. *Science*, **337**, 578–580.
- Thorogood, R. & Davies, N. B. (2016) Combining personal with social information facilitates host defences and explains why cuckoos should be secretive. *Scientific Reports*, **6**, 10–15.

- Trnka, A. & Grim, T. (2013) Color plumage polymorphism and predator mimicry in brood parasites. *Frontiers in Zoology*, **10**, 1–10.
- Trnka, A. & Prokop, P. (2010) Does social mating system influence nest defence behaviour in great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* males? *Ethology*, **116**, 1075–1083.
- Trnka, A. & Prokop, P. (2012) The effectiveness of hawk mimicry in protecting cuckoos from aggressive hosts. *Animal Behaviour*, **83**, 263–268.
- Welbergen, J. A. & Davies, N. B. (2009) Strategic variation in mobbing as a front line of defense against brood parasitism. *Current Biology*, **19**, 235–240.
- Welbergen, J. A. & Davies, N. B. (2011) A parasite in wolf's clothing: hawk mimicry reduces mobbing of cuckoos by hosts. *Behavioral Ecology*, **22**, 574–579.
- York, J. E. & Davies, N. B. (2017) Female cuckoo calls misdirect host defences towards the wrong enemy. *Nature Ecology and Evolution*, **1**, 1520–1525.
- Zölei, A., Bán, M. & Moskát, C. (2015) No change in common cuckoo *Cuculus canorus* parasitism and great reed warblers' *Acrocephalus arundinaceus* egg rejection after seven decades. *Journal of Avian Biology*, **46**, 570–576.