

Zárójelentés (OTKA 48397 p., 2005-2008, témavezető: Moskát Csaba)

A pályázat koevolúciós adaptációkat kutató a költésparazita kakukk (*Cuculus canorus*) és gazdafaja, a nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*) között. A költésparazita kakukk tojását a gazda fészkebe csempészi, majd azt magára hagyva a gazda költi ki és neveli fel a fiókat. A kakukkfióka miután kikelt a tojásból, 3 napon belül kilöki a gazda tojásait, vagy fiókáit, s ezzel annak nem lesz szaporulata az adott költésben. Ez a gazdák részére hatalmas költséget jelent, egy erős kakukk parazitizmus könnyen vezethet a gazdapopuláció lokális kipusztulásához. A gazda evolúciós adaptációi segítik túlélésüket, mivel a sikeres adaptációs mechanizmusokkal csökkenthető, esetleg elkerülhető a parazitizmus költsége.

A magyarországi nádírigó lényegesen eltér más gazdapopulációktól, mivel itt a kakukk parazitizmus minden máshol ismert szintet tartósan meghalad, a szokásos 1-10% (Davies 2000) helyett 41-68%-ot találtunk (Moskát et al. 2008 *Journal of Avian Biology*). A gazdapopulációk legismertebb adaptációja a tojásdiszkrimináció, melynek során a gazdák felismerhetik a fészkebe került kakukktojást, s azt elutasíthatják (tojáseltemetéssel, tojáskidobással, vagy fészkelhagyással), így mérsékelve a parazitizmus költségeit.

A jelen pályázatban több résztémával foglalkoztunk a kakukk parazitizmus témaköréből, amint azt az OTKA pályázatunkban kifejtettük, ill. sikerült még kiegészítő kutatásokat is végezni a gyűjtött adatsorokon. A kapott eredményeket a résztémák szerint tárgyalom:

(1) Tojásfelismerés a nádírigónál, létezik-e "signature" információ?

A résztémák közül ezt vizsgáltuk a legrészletesebben, így számos publikáció született a témából.

A tojásfelismerés a tojásdiszkrimináció első fontos lépése, mely a gazda öröklött és tanult képességeihez köthető. A saját tojás felismerése az alapja az idegen tojás felismerésének: ha a gazdák jól ismerik saját tojásaikat, akkor a parazita tojásokat is felismerhetik (Rothstein 1982). A saját tojás felismerésével kapcsolatban feltételezik, hogy a tojáshéj színe és annak mintázata a tojások egyedi azonosításának alapja, mintegy aláírásként ("signature") szolgál. Eredeti hipotézisünk az volt, hogy a nádírigó tojásfelismerése a tojások foltmintázatán alapul, melynek változatossága lehetőséget ad a tojások egyedi felismerésére. Predikciónk szerint a tojások alapszínének és foltmintázatának manipulálása során a foltmintázat változása eredményez több elutasítást.

Terepkísérletek segítségével tanulmányoztuk a nádírigók tojásfelismerését. A kísérleti tojások egy részénél az alapszín manipuláltuk, másik csoportjánál a foltmintázatot, különböző denzitású foltokkal. Volt olyan csoport is, ahol kombinált kezelést alkalmaztunk, s kontroll csoport is, mely a szokásos ellenőrzéseken kívül kezelést nem kapott. A kísérleti eredményeket loglineáris modellel értékeltük ki. A főbb eredmények: A nádírigó tojásdiszkriminációjára leginkább az alapszín változása hatott. A különböző denzitású extra foltok egymáshoz nagyon hasonló, gyenge hatással voltak a gazdák tojáselutasítására. Összetett hatást nem találtunk. Ennek alapján arra a következtetésre jutottunk, hogy a nádírigók nem tudják egyedileg azonosítani tojásaikat a tojáshéjon lévő foltok alapján, viszont az alapszín erősebb hatással van a tojásfelismerésre, mint a foltmintázat. Az eredményeket az *Ethology* című szaklapban publikáltuk (Moskát et al. 2008).

Az előbbi kutatás továbbfejlesztéseként megvizsgáltuk a tojásmintázatok közül a foltok szerepét. Úgy gondoltuk, hogy ezeknek a fészkelőn belüli tojásvariabilitásban lehet szerepük, mely hathat a tojásfelismerésre (kis variabilitás – erősebb elutasítás, nagy variabilitás – kisebb elutasítási képesség; Davies & Brooke 1989). Ezt számos korábbi kutatás cáfolta, többek között a területünkön végzett kísérletes (Karcza et al. 2003) és

spektrofotométeres analízis, melynek tereprészét egy előző OTKA pályázatban végeztük, de részletes feldolgozását pedig ennek a pályázatnak a keretében (Cherry et al. 2007 *Naturwissenschaften*). Ha viszont a foltozottságot elkülönítettük az alapszintől, így pozitív eredményt kaptunk a Davies & Brooke (1989)-féle hipotézisre, elsőnek a kísérletes vonalon (Moskát et al. 2008 *Behavioral Ecology and Sociobiology*, reviewed in *Nature*).

Ugyancsak a tojásfelismerés témakörben végeztünk még kiegészítő vizsgálatokat. Ismétléses kísérletes költésparazitizmussal kimutattuk, hogyha egy nádirigó sikeresen elutasít egy könnyen felismerhető, nem-mimikris parazita tojást, akkor ezt követően könnyebben felismer egy nehezen elkülöníthető, mimikris parazita tojást. Ez felfogható egyfajta tanulási módnak is, mely a parazita tojás felismerésére vonatkozik. A jelenség magyarázatára megadtunk egy elméleti modellt, mely szerint az elfogadási szintek változása eredményezte a különbséget. Ez a kutatás is tudományra nézve új eredményt hozott (Hauber et al. 2006 *Biology Letters*). Egy másik cikkben kimutattuk, hogy a nádirigók több tojást ismernek fel, mint amennyit elutasítanak, valószínűleg az elutasítás költségeinek a növekedése (hiús elutasítás, azaz saját tojás elutasításának a veszélye) miatt. Ezt természetes kakukk parazitizmuson végzett terepi megfigyelésekkel és kísérletekkel is igazoltuk (Moskát et al. 2007 *Animal Cognition*).

Még két további anyagot is feldolgoztunk a téma keretében. Többszörös parazitizmust végeztünk kísérletesen nádirigón, két különböző nem-mimetikus tojással, melynél az elutasítási szint növekedését tapasztaltuk (Honza & Moskát 2005 *Annales Zoologici Fennici*). Egy másik tanulmányban összehasonlítottuk a különböző tojástípusok hatását a gazda tojáselutasító viselkedésére kísérletes parazitizmusban, mint módszertani problémát. Kimutattuk, hogy az elutasítási rátát illetően az eredmények nem különböznek, de a műanyag tojások használata plussz költséget jelent a gazdák számára, ha azokat ejektálni akarják. Ezen kemény tojásokat nem tudják csőrökkel átlukasztani, mint a természetes kakukktojásokat, ezért itt lyukat vésnek csőrükkel a műanyag tojásba, hogy azon fogást találjanak, mely plussz költséget jelent (Honza & Moskát 2008 *Journal of Ethology*).

(2) Antiparazita védekezés változása a költés során: tojásfelismerés vagy kakukkfelismerés?

A tojáselutasításon kívül a kakukk elleni agresszió tekinthető a másik fontos antiparazita adaptációnak. A kakukk azonban nem csak költésparazita, hanem fészekpredátor is, számos esetben kifosztja a fészkeket melyekről már lekésett, azaz már kotlás alatt vannak. Ilyenkor már nem érdemes parazitálni, mert a kakukktojás sokkal később kelne ki, mint a gazdafiókák, melyek így elnyomnák és ezáltal elpusztítanak a kakukkfíókákat. A fészekpredációval viszont új fészkelésre készíti a gazdákat a kakukk. Hipotézisünk szerint a tojásdiszkrimináció és a kakukk elleni agresszió intenzitása a kakukk-parazitizmus kockázatával függ össze. Predikciónk szerint a tojásrakási szakaszban és a korai kotlási szakaszban nagyobb védekezést várunk, mint a kései kotlási szakaszban és a fiókás szakaszban. Ellenhipotézisünk szerint viszont a tojásdiszkrimináció és a kakukk elleni agresszió intenzitása a költés során nem változik. Predikciónk szerint a két védekezési forma tesztelése során az adott szakaszokban hasonló reakciókat mérhetünk.

A terepkísérlet során kakukk preparátumot helyeztem a fészkek közelébe, s mértem a gazdamadarak agresszív reakcióját. Emellett műanyagból készült, hitelesnek tűnő mű kakukktojásokat helyeztem más fészkekbe, azok különböző stádiumaiban. Az eredmények differenciáltak voltak, a kakukk elleni agresszió konstans maradt a tojásrakás, kotlás, és a fiókanevelés különböző szakaszaiban, míg a tojáselutasítás fokozatosan csökkent a kakukk parazitizmus kockázatával. Az eredményeket az *Annales Zoologici Fennici* c. folyóiratban publikáltam (Moskát 2005).

(3) A kakukkfióka adaptációja

A kakukkfióka egyedül nő fel a gazda fészkeben, mivel a kikelés után jelentkező ún. kihordási ösztön hatására kihordja a fészekben található tojásokat vagy kis fiókákat (Davies 2000; a jelenségről a pályázat keretében írt cikkünk: Honza et al. 2007 *Journal of Avian Biology*). Ennek az oka nem nyilvánvaló, melyet kísérletesen létrehozott kevert fészekaljakkal kívántunk tanulmányozni. Hipotézisünk szerint a gazdamadár nem képes megfelelő mennyiségű táplálékkal együttesen ellátni saját fiókáit és a kakukkot. Predikciónk szerint a kísérletesen létrehozott kevert fészekaljokban mind a kakukkfióka, mind pedig a gazdafiókák testtömeg-gyarapodása elmarad a kontrollhoz képest. Ha a hipotézis hamis, akkor a nádírigónak, mint viszonylag nagytestű gazdamadárnak nem okoz gondot a megnövekedett táplálékigény kielégítése.

Kutatásaink során 1 kakukkfiókát és 2 azonos korú nádírigó fiókát helyeztünk egy fészekbe 4 vagy 5-napos korban, amikor már a kakukk kihordási ösztöne már megszűnik. A testtömeg gyarapodását 4 és 8 napos korban hasonlítottuk össze, és a hordott táplálék mennyiségét, annak méretét és az etetési gyakoriságokat is. Ennek alapján megállapítottuk, hogy a gazdák etetési szokása (pl. táplálékméret) igazodik a kakukkfióka megnövekedett táplálékigényéhez, de főleg akkor, ha az egyedül van a fészekben, egy hasonló korábbi kutatással ellentétben (Martin-Gálvez et al. 2005). Így a kakukkfióka számára hasznos, hogy a kihordási ösztön révén kirekeszti mostohatestvéreit, s így kisajátítja a gazdák utódnevelési képességét. A kutatásról részletes cikket írtunk a *Behavioral Ecology* c. lapban (Hauber & Moskat 2008).

(4) Kakukk-gazda koevolúció Japánban és Magyarországon

Japánban a kakukk több gazdát is parazitál (keleti nádírigó *Acrocephalus orientalis*, japán vagy más néven bikafejű gébics *Lanius bucephalus*, szürkearcú sármány *Emberiza spodocephala*, kékszarka *Cyanopica cyana*), míg Magyarországon csak egy, a nádírigó, ill. eltérő habitatban a vörösbecg (*Erithacus rubecula*) tekinthető rendszeresen és gyakran használt gazdamadárnak. A két közelrokon *Acrocephalus* faj (Magyarországon az *A. arundinaceus*, Japánban az *A. orientalis*, utóbbit korábban a nádírigó keleti alfajának tartották *A. arundinaceus orientalis* néven) összehasonlítása hasonlóan fejlett tojásdiszkriminációs képességet, de Japánban kisebb parazitáltsági szintet és a többszörös parazitizmus hiányát, valamint a kakukktojások fejletlenebb tojásmimikrijét tárta fel spektrofotométeres elemzéssel, a Magyarországon már korábban alkalmazott módszerek szerint (Cherry et al. 2007, *Naturwissenschaften* és *Journal of Evolutionary Biology*). A japán-magyar anyag benyújtás előtt áll, valószínűleg az *Evolutionary Ecology* c. lapnak (Moskat et al., MS). A japán oldal több gazdafajának és a kakukknak az elemzése feltárta, hogy nincsenek olyan jól szeparálódott kakukkrasszok (ún. gentek), mint Európában, mivel a kakukktojások általában sármány-típusú vonalas mintázatot viselnek, utalva egy valószínű szürkearcú sármány gentből történt radiációra. A japán gébicsnél viszont a kakukk valószínűleg nem monofiletikus eredetű, mivel vonal nélküli (csak foltos) mintázat is előfordul tojásainál. Ebből is van a pályázat keretében elkészült anyagunk (Takasu et al., *Biological Journal of the Linnean Society*, revision submitted).

(5) Modellezés

A pályázatban szerepelt egy modell fejlesztése a kakukk parazitizmus témaköréből, azzal a céllal, hogy a költésparazita rendszerek működését, főleg azok stabilitását jobban megértsük.

Mivel a pályázat kivitelezése során felfedeztünk egy új jelenséget, miszerint a többszörös parazitizmusban csökken a nádírigó gazdák tojáselutasítása kognitív okok miatt, s ez a többszörösen parazitált fészkek nagyobb kakukk-produkciójához vezet (Moskát et al. 2009 Animal Behaviour), ezért főleg ezt próbáltuk a modellezés során megvizsgálni. Kimutattuk, hogy a nagyobb produkció ugyan előnyös a kakukk számára, ugyanakkor egy fészekből csak egy fióka repülhet ki, ezért a 2, 3 vagy 4 kakukktojásos fészkekben számottróvó kakukktojás megy veszendőbe, mely költségnek tekinthető. Az optimalizációs modell szerint az egyszeres és többszörös parazitizmus aránya a meghatározó, melynek korlátok között kell mozognia a populációk hosszútávú fennmaradásához. A Fugo Takasu-val készített determinisztikus modell elkészült, de még nem publikáltuk, mivel érdemesnek tűnt kiegészíteni sztochasztikus résszel, s így a determinisztikus és sztochasztikus modellt együtt szeretnénk publikálni. (Az anyag közeli benyújtás előtt áll.)

(6) Egyéb, a pályázatban eredetileg nem szereplő résztema

Lehetőségünk nyílt egy spanyol-magyar TÉT pályázat keretében némileg kiterjeszteni az OTKA pályázat kínálta lehetőségeket. Így spanyol kutatókkal együtt megvizsgáltuk, hogy a kakukk gazdaválasztásánál a költésparazita szelektál-e a gazdák között, azaz jobb minőségű gazdákat választva gondoskodik utódjáról. A számos ellentétes előjelű hatás (pl. a jobb minőségű gazdák egyúttal jobb tojásfelismerők és elutasítók is) és a nagy parazitáltsági szint miatt nem találtunk egyértelmű preferenciát bizonyos gazdamadár minőségjelzők felé (Avilés et al. Auk in press), így a kakukkok a populációnkban generalisták.

Hivatkozott irodalom

(*-al jelölve a pályázat keretében született publikációk; utóbbiak teljes listája külön file-ban található, az erre biztosított területen az OTKA honlapon)

- *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 defences. Auk (in press)
- *Cherry MI., Bennett ATD, Moskát C (2007) Host intra-clutch variation, cuckoo egg matching and egg rejection by great reed warblers. Naturwissenschaften 94:441-447
- *Cherry MI., Bennett ATD, Moskát C (2007) Do cuckoos choose nests of great reed warblers on the basis of host egg appearance? Journal of Evolutionary Biology 20:1218-1222
- Davies NB (2000) Cuckoos, cowbirds and other cheats. T. A. D. Poyser, London
- Davies NB, Brooke M de L (1989) An experimental study on the 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
- *Hauber M, Moskát C (2008) Shared parental care is costly for nestlings of common cuckoos and their great reed warbler hosts. Behavioral Ecology 19:79-86
- *Hauber ME, Moskát C, Bán M (2006) Experimental shift in hosts' acceptance threshold of inaccurate-mimic brood parasite eggs. Biology Letters 2:177-180
- *Honza M, Moskát C (2005) Antiparasite behaviour in responses to experimental brood parasitism in the great reed warbler: a comparison of single and multiple parasitism. Annales Zoologici Fennici 42:627-633
- *Honza M, Moskát, C (2008) Egg rejection behaviour in the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*): the effect of egg type. Journal of Ethology 26:389-395
- *Honza M, Voslajerová K, Moskát C (2007) Eviction behaviour of the common cuckoo *Cuculus canorus* chicks. Journal of Avian Biology 38:385-389

- Martín-Gálvez D, Soler M, Soler JJ, Martín-Vivaldi M, Palomino JJ (2005) Food acquisition by common cuckoo chicks in rufous bush robin nests and the advantage of eviction behaviour. *Animal Behaviour* 70:1313-1321
- *Moskát C (2005) Nest defence and egg rejection in great reed warblers over the breeding cycle: are they synchronised with the risk of brood parasitism? *Annales Zoologici Fennici* 42:579-586
- *Moskát C, Hauber ME (2007) Conflict between egg recognition and rejection decisions in common cuckoo (*Cuculus canorus*) hosts. *Animal Cognition* 10:377-386
- *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., Hansson B, Barabás L, Bártol I, Karcza Z (2008) Common cuckoo *Cuculus canorus* parasitism, antiparasite defence and gene flow in closely located populations of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Avian Biology* 39:663-671
- *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 Behaviour* (in press) doi: 10.1016/j.anbehav.2009.01.030
- *Moskát C, Székely T, Cuthill IC, Kisbenedek T (2008) Hosts' responses to parasitic eggs: which cues elicit hosts' egg discrimination? *Ethology* 114:186-194
- Rothstein SI (1982) Mechanisms of avian egg recognition: which egg parameters elicit responses by rejecter species? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11:229-239