

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

Ökológiai és filogenetikai komparatív vizsgálatok madarak tetvein

Piross Imre Sándor

Témavezetők: Dr. Harnos Andrea

Dr. Rózsa Lajos



ÁLLATORVOSTUDOMÁNYI EGYETEM

ÁLLATORVOSTUDOMÁNYI DOKTORI ISKOLA

Budapest, 2022

Állatorvostudományi Egyetem
Állatorvostudományi Doktori Iskola

.....
Dr. Harnos Andrea, PhD

egyetemi docens, tanszékvezető

Biomatematikai és Számítástechnikai Tanszék

Állatorvostudományi Egyetem

témavezető

.....
Dr. Rózsa Lajos, DSc.

tudományos tanácsadó

ELKH Ökológiai Kutatóközpont

Evolúció tudományi Intézet, Budapest

témavezető

.....
Piross Imre Sándor

Tartalom

1 Bevezetés	3
2 A tolltetű-fertőzöttség és fészekaljméret kapcsolata a vörös vércsénél (<i>Falco tinnunculus</i>).....	6
3 Ivarfüggő változások a kék vércsék (<i>Falco vespertinus</i>) tetveinek abundanciájában	9
4 Ivari interakció a tetvek korfüggő abundanciaváltozásában amuri vércsénél (<i>Falco amurensis</i>).....	13
5 Rensch-szabály a madarak tetveinél: ellentmondó allometrikus trendek az ivari méretbeli dimorfizmusban	15
6 Új tudományos eredmények	18
7 A doktori kutatás témájához kapcsolódó, tudományos folyóiratokban megjelent publikációk.....	19

1 Bevezetés

A tetvek (Phthiraptera) a madarak gyakori külső élősködői, kapcsolatuk legalább 40 millió évre tekint vissza. Ez időszak alatti fegyverkezési versenyben adaptációk és ellenadaptációk sora formálta a madarak és tetveik jellegeit.

A tetvek teljes életciklusukat a madarak tollzatában töltik. A madarak tetvei az *Ichnocera* és az *Amblycera* alrendekbe tartoznak. Elsődlegesen a tollzat anyagát fogyasztják, de hámtörmeléssel és vérrel is táplálkozhatnak fejlődő tollak megrágásakor. A tetvek ivarosán szaporodnak, a nőstények átlagosan naponta egy petét raknak.

A tetveket tipikusan alacsony patogenitású élősködőkként tartjuk számon. Súlyosabb tüneteket csak akkor tudnak okozni, ha túlzottan elszaporodnak a gazdán. A tetvek által elfogyasztott tollzat mennyisége kihathat a gazdáik hőháztartására, emellett más kórokozók vektorai is lehetnek. A madarak változatos módon küzdenek tetveik ellen, elsődlegesen tollázkodással. A csőr morfológiája részben a külső élősködők eltávolítására adaptálódott. Sérült madarak gyakran szenvednek tetveiktől, mivel a sérüléstől függően nehézséget okozhat számukra külső élősködők eltávolítása. Megfelelő védelem hiányában a tetvek nagyon megszorodhatnak egy madáron, de egy erős tolltetű-fertőzöttség is rontja kondíciójukat.

A tetvek szárnyatlan rovarok, melyek jobbra a gazdák közvetlen fizikai érintkezésével terjednek. Néhány tetűfaj mutat foretikus viselkedést mely során kullancslegyekbe (*Hippoboscidae*) kapaszkodva utaznak gazdák között. Általánosan két terjedési utat

különböztethetünk meg: a horizontális és vertikális terjedési útvonalat. Horizontális terjedés során a tetvek nem rokon egyedek között terjednek. A vertikális transzmisszió rokon egyedek között zajlik általában a szülő-utód útvonalon vagy a fészektestvérek között. Valószínűleg a tetvek nem véletlenszerűen terjednek át egyik gazdáról a másikra, de erről a viselkedésükről keveset tudunk. Terjedési viselkedésükre hatással lehet a jelenlegi és potenciális gazdáik túlélési és szaporodási esélye és egyedi tulajdonságaik.

Hasonlóan más élősködőkhöz a tetvek tipikusan aggregáltak vannak jelen a gazdapopuláció egyedein, azaz a madarak nagy része nem, vagy alig fertőzött, míg egy kisebb részük erősen fertőzött. Ebből következik, hogy hatásuk is ennek tükrében jelentkeznek a gazdapopulációban.

A tetvek terjedési mintázatainak vizsgálatához olyan gazdaparazita rendszert érdemes választani, ahol a tetvek nagy számban fordulnak elő és a gazdafaj biológiája is jól ismert. A vörös vércse (*Falco tinnunculus*) a palearktikus régióban széles elterjedt faj, költésbiológiája részletesen kutatott. A kék vércsék (*Falco vespertinus*) a kelet-palearktikumban költenek. Kifejezett ivari dimorfizmus jellemzi az adult egyedeket, míg a hím és nőstény fiókák szinte egyformák. Az amuri vércse (*Falco amurensis*) a leghosszabb vonulási útvonallal rendelkező ragadozómadár. Őszi vonulásuk során hatalmas éjszakai gyülekezőhelyeket használnak, ahol akár több százezer madár is összegyűlhet egyszerre.

A disszertáció első felében bemutatott kutatások arra fókuszálnak, hogy a vizsgált vércsefajok egyedi tulajdonságai hogyan

befolyásolják leggyakoribb tetűfajaik abundanciáját különböző életszakaszaikban. Első vizsgálatunk arra kereste a választ, hogy az ivar, a fejlettség és a fészekalj mérete hogyan befolyásolja a vörös vércse fiókák tetveinek abundanciáját. Második vizsgálatunk arra irányult, hogy hogyan befolyásolják a kék vércsék állandó és változó jellegei a tolltetű-szubpopulációk dinamikáját és a fiókák kolonizációját. Végül megvizsgáltuk, hogy az őszi gyülekezőhelyeken éjszakázó amuri vércsék tetveinek abundanciája függ-e gazdájuk ivarától, korától és testméretétől.

A disszertáció második felében szereplő kutatásban az volt a kérdésünk, hogy a testméretbeli ivari dimorfizmusban gyakran megfigyelt jelenség, a Rensch-szabály igaz-e a madarakon élő tetvek családjaira. A Rensch-szabály szerint a közel rokon fajok között hímek relatív testmérete a nőstényekhez viszonyítva nő a faj átlagos méretével.

2 A tolltetű-fertőzöttség és fészekaljméret kapcsolata a vörös vércsénél (*Falco tinnunculus*)

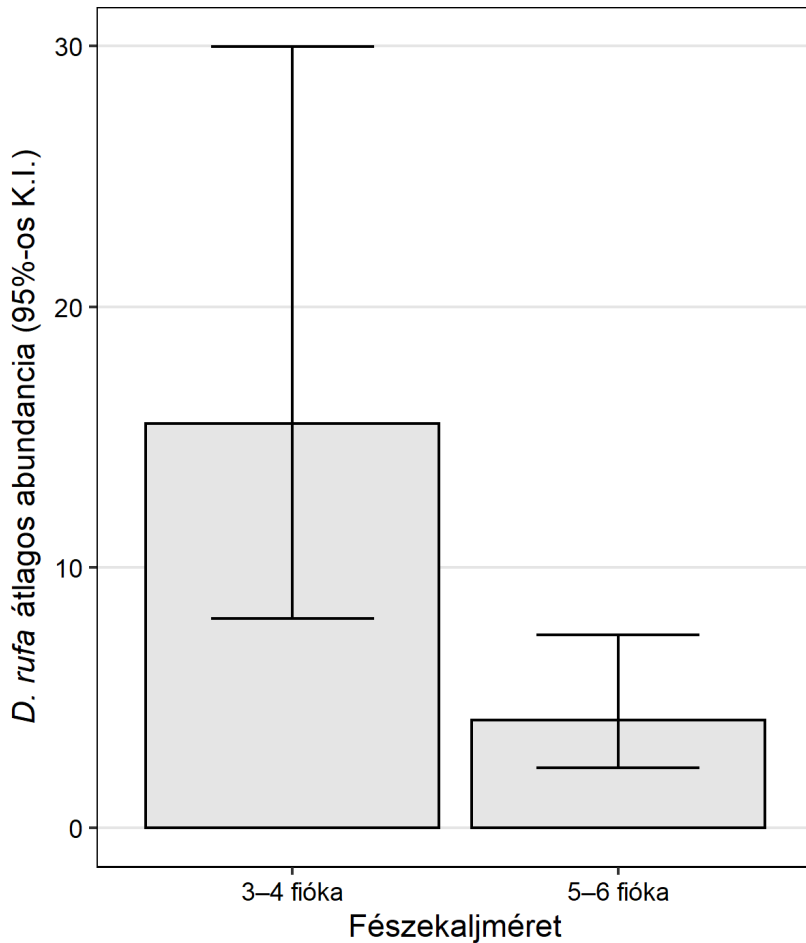
Piross, I. S.; Saliga, R.; Solt, S.; Horváth, É.; Kotymán, L.; Harnos, A.; Rózsa, L.; Palatitz, P.; Fehérvári, P., **A tolltetű-fertőzöttség és fészekaljméret kapcsolata a vörös vércsénél (*Falco tinnunculus*)**. Magyar Állatorvosok Lapja., 745–753., 2018

A tetvek legtöbb esetben a gazdák testi érintkezésekor terjednek. A tetvek számára előnyös lehet, ha olyan gazdát választanak, ami jobb terjedési és túlélési esélyeket biztosít számukra. A szülők a fiókákkal való és a fiókák egymás közötti érintkezése jó alkalmat teremt a gazdaválasztásra. A vörös vércsék jó vizsgálati rendszert jelentenek a tetvek vertikális transzmissziójának tanulmányozására. Kutatásunk arra irányult, hogy hogyan befolyásolja a vörös vércse fiókák tetveinek abundanciáját azok ivara, a fejlettsége és a fészekaljuk mérete.

Vizsgálatunkat 2017-ben a Körös-Maros Nemzeti Parkban végeztük. Összesen 54 fiókától gyűjtöttünk ektoparazita mintát, adatainkat negatív binomiális kevert modellekkel elemeztük. A vizsgált változók közül csak a fészekaljméretnek volt hatása, csak a *Degeeriella rufa* tetűfaj esetében. A 3–4 fiókás fészekaljokban a faj abundanciája (15,5 95%-os K.I.: 8–30) 3,7-szer akkora volt, mint az 5–6 fiókásokban (4,2 95%-os K.I.: 2,3–7,4).

A jelenséget két szempontból tudjuk magyarázni. Először is, a rosszabb kondícióban lévő vércsék kevesebb fiókát nevelnek és magasabb lehet rajtuk a tetvek abundanciája, így több tetű terjedhet

át a fiókákra. Másodsor, az ún. hígítási hipotézis szerint a tetvek hosszú életsiklusú élősködőknek tekinthetők amik nem tudnak a fiókák fészekben töltött ideje alatt számottevően felszaporodni. A nagyobb fészekaljokban a tetvek több fióka közt tudnak szétterjedni, így csökkentve az egy fiókára jutó abundanciát.



1. ábra: A *Degeeriella rufa* átlagos abundanciája (95%-os konfidencia intervallum, K.I.) vörös vércse (*Falco tinnunculus*) kis (3-4 fióka) és nagy (5-6 fióka) fészekaljokban.

3 Ivarfüggő változások a kék vércsék (*Falco vespertinus*) tetveinek abundanciájában

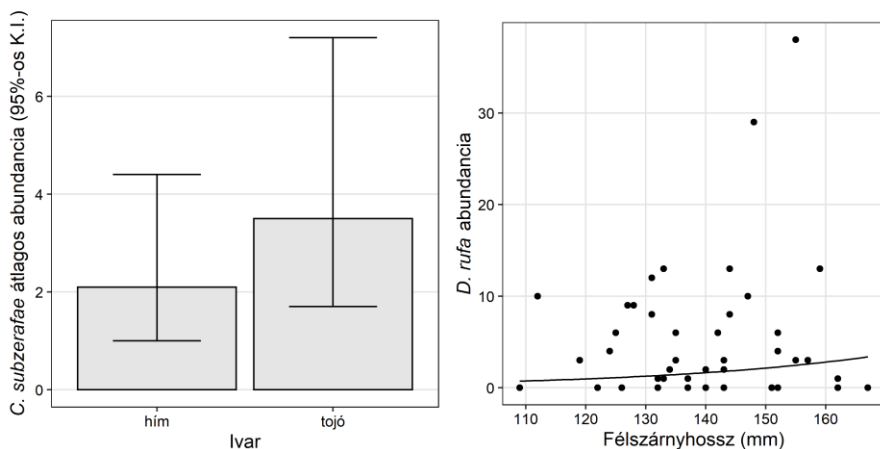
Based on: Piross, I. S.; Solt, S.; Horváth, É.; Kotymán, L.; Palatitz, P.; Bertók, P.; Szabó, K.; Vili, N.; Vas, Z.; Rózsa, L.; Harnos, A.; Fehérvári, P., **Sex-dependent changes in the louse abundance of red-footed falcons (*Falco vespertinus*)**. Parasitology Research., 119, 1327–1335., 2020

Obligát külső élősködők a gazdájuk kültakarója által jelentett stabil környezetben élnek, így a populációdinamikájuk is a gazda életciklusához igazodik. Vizsgálatunkban arra kerestük a választ, hogy a kék vércsék állandó és dinamikusan változó jellegei hogyan hatnak tetveik abundanciájára és az új gazda egyedek kolonizációjára.

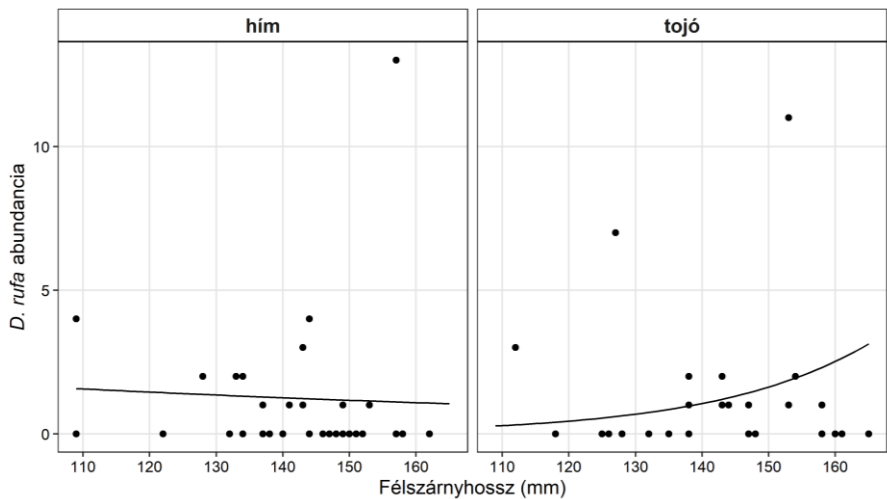
Kék vércse fiókáktól kettő, adultaktól egy évben gyűjtöttünk tolltetű-mintákat. *Colpocephalum subzerfae* és *Degeeriella rufa* tetűfajok abundanciáját a fiókák fészekaljméretével, ivarukkal, félszárnyhosszukkal és e két változó interakciójával modelleztük. Az adult madarak esetében a félszárnyhosszt, a költéskezdés óta eltelt napok számát és mindkét változó ivarral való interakcióját vettük figyelembe.

A *D. rufa* abundanciája a fiókák félszárnyhosszával növekedett. Az egyik évben ez a növekedés a nőstény fiókákon volt meredekebb. Az adult madarakon mindkét tetűfaj abundanciája magasabb volt a tojókon a költési időszak elején. Ez a költési időszak alatt folyamatosan csökkent. A hímeken az abundanciájuk végig egyenletesen alacsony volt.

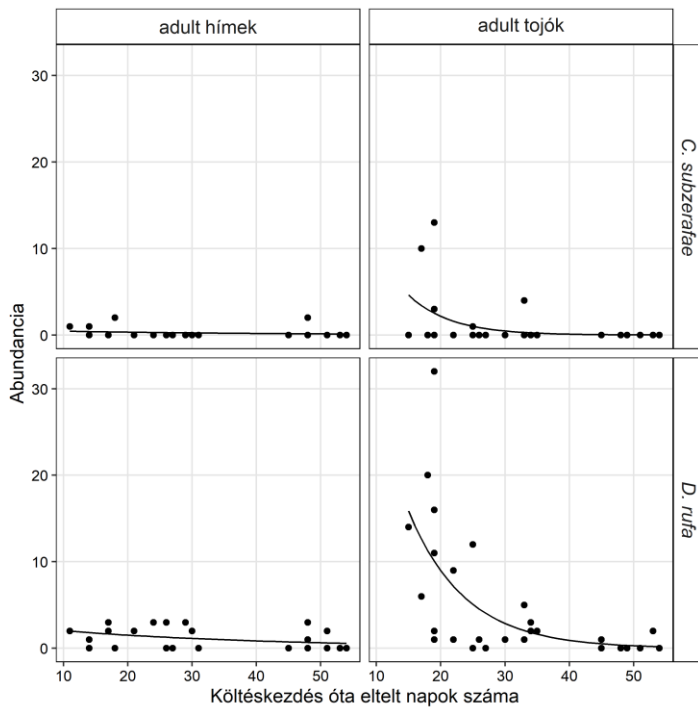
Úgy tűnik, hogy a *D. rufa* nem terjed addig a fiókákra, amíg azok tollazata nem fejlődött ki eléggé, illetve a fészektetvérek közül a fejlettebb tollazatú fiókákat választják. Az adult tojók költési időszak elején megfigyelhető magasabb fertőzöttségét okozhatja a két ivar tollazatában meglévő különbség, illetve a tojók esetleges preferenciája a kevésbé parazitált hímek irányába. Ezen felül a tojók valószínűleg több időt töltenek tolláskodással a költési időszak alatt, ami csökkenti a rajtuk lévő tetvek számát. A megfigyelt ivarfüggő fertőzöttségi mintázatok oka lehet a tetvek esetleges preferenciája a fiókákra való terjedéskor, illetve adult egyedek eltérő viselkedése a költési időszakban.



2. ábra A 2012-ben vizsgált kék vércse (*Falco vespertinus*) fiókák tolltetű abundanciáját vizsgáló általánosított lineáris kevert modellek eredményei. A *Colpocephalum subzerafae* esetében egy nem szignifikáns különbség látható az ivarok között. A *Degeeriella rufa* esetében az átlagos abundancia a fióka félszárnyhosszával nő.



3. ábra A 2014-ben vizsgált kék vércse (*Falco vespertinus*) fiókák tolltetű abundanciáját vizsgáló általánosított lineáris kevert modellek eredményei. A *Degeeriella rufa* esetében interakciót figyelhetünk meg az ivar és a félszárnyhossz között. Az átlagos abundancia a tojók esetében a félszárnyhosszal nő.



4. ábra A 2014-ben vizsgált adult kék vércsék (*Falco vespertinus*) tolltetű abundanciáját vizsgáló általánosított lineáris kevert modellek eredményei. Interakció figyelhető meg az ivar és a költéskezdés óta eltelt napok száma között mindkét tetűfaj esetében. A tojók esetében a tetvek átlagos abundanciája az eltelt napok számával csökken, míg a hímek esetében végig egyenletesen alacsony marad.

4 Ivari interakció a tetvek korfüggő abundanciaváltozásában amuri vércsénél (*Falco amurensis*)

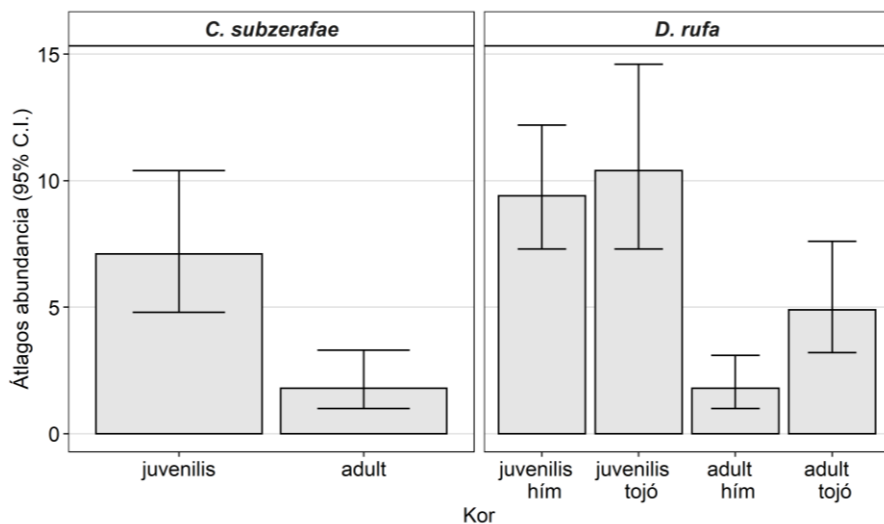
Piross, I. S.; Siliwal, M.; Kumar, R. S.; Palatitz, P.; Solt, S.; Borbáth, P.; Vili, N.; Magonyi, N.; Vas, Z.; Rózsa, L.; Harnos, A.; Fehérvári, P., **Sex interacts with age-dependent change in the abundance of lice infesting Amur Falcons (*Falco amurensis*)**. *Parasitology Research*, 119, 2579–2585., 2020

Az ivar- és korfüggő fertőzöttségi mintázatok általánosan elterjedtek az élősködők körében, ez alól a külső élősködők sem kivételek. Amuri vércséken vizsgáltuk, hogy az ivar, a kor és a testméret hogyan hat tetűfajaik abundanciájára. A vizsgálatunkat egy olyan vonulás alatti éjszakázóhelyen végeztük, ahol a vércsék élőhelyhasználata és viselkedése homogénebb az egyes ivarok és korcsoportok között.

Mintáinkat Nágaföldön, Indiában gyűjtöttük 2016-ban, az őszi vonulásuk során. A két leggyakoribb tetűfajuk abundanciájának leírásához általánosított lineáris modelleket használtunk, ahol a kort (juvenilis, azaz első naptári éves és adult), a félszárnyhosszukat, és mindkettőt az ivarral interakcióban vettük figyelembe.

A *C. subzerfae* abundanciáját csak a kor befolyásolta szignifikánsan, a juvenilis madarakon négyszer akkora volt, mint az adultakon. A juvenilis madarak *D. rufa* fertőzöttsége is magasabb volt, de ezen felül különbség mutatkozott a két ivar között felnőtt korban. Adult hímeken a *D. rufa* abundanciája magasabb volt a tojókhöz viszonyítva.

A fiatal egyedek magasabb ektoparazita fertőzöttsége gyakori a természetben. Ebben a korban immunológiailag naívabbak, erőforrás-limitáltabbak és tapasztalatlanabbak lehetnek a tollászkodásban, mint a felnőtt egyedek. A nőstényeltolt fertőzöttségi mintázatok ritkábbak, mint a hímeteltoltak. A hímek viselkedésük miatt jobban kitettek lehetnek a parazita-fertőzöttségnek, emellett a tesztoszteron immunszuppresszív hatása is szerepet játszhat ebben.



5. ábra Az amuri vércsék (*Falco amurensis*) tolltetű abundanciáját vizsgáló általánosított lineáris modellek eredményei. A *Colpocephalum subzerafae* abundanciája magasabb volt a juvenilis madarakon az adultakhoz képest. A *Degeeriella rufa* esetében interakciót találtunk a madarak kora és ivara között. A faj abundanciája hasonlóan magasabb fiatal korban, viszont az adult tojókon magasabb az adult hímekhez képest.

5 Rensch-szabály a madarak tetveinél: ellentmondó allometrikus trendek az ivari méretbeli dimorfizmusban

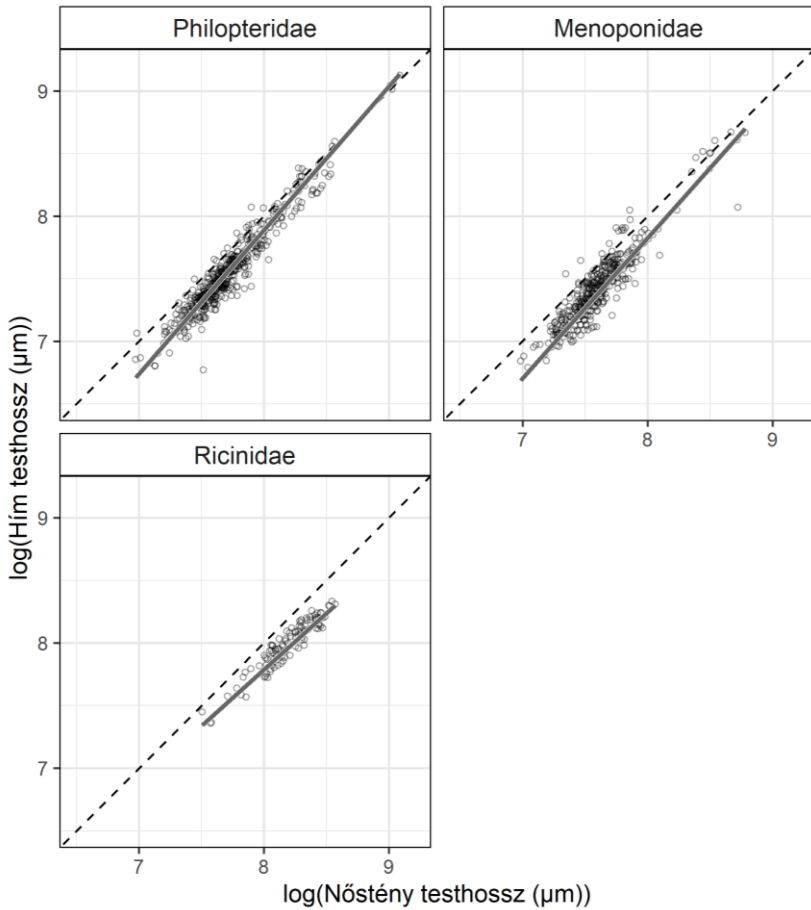
Piross, I. S.; Harnos, A.; Rózsa, L., **Rensch's rule in avian lice: contradictory allometric trends for sexual size dimorphism.** Scientific Reports., 9, 7908., 2019

A Rensch-szabály szerint közel rokon fajok között a hímek relatív testmérete nő a faj átlagos testméretével. Ezt a mintázatot több gerinces és ízeltlábú csoportnál is kimutatták.

A Rensch-szabály érvényességét madarak tetveinél, a Philopterae, Menoponidae, és Ricinidae családokban vizsgáltuk. Összesen 989 faj, alfaj vagy fajon belül elkülöníthető leszármazási vonal adatait gyűjtöttük ki irodalmi adatokból. A kérdés megválaszolásához RMA regressziókat végeztünk a tetvek filogenetikai kontrollja mellett (phylogenetic reduced major axis regression).

Eredményeink azt mutatják, hogy Philopterae és Menoponidae családok követik a Rensch-szabályt. Ezt magyarázhatja az, hogy a nagyobb madárfajok nagyobb tetűfajoknak adnak otthont, amiknek abundanciája is magasabb. Ebből következhet, hogy a hímek közötti ivari versengés miatt a testméretükre ható szelekció erősebb, mint a nőstényekre ható termékenységi szelekció. A Ricinidae családban a Rensch-szabály fordítottját figyeltük meg, náluk feltehetően a termékenységi szelekció erősebb. A tetvek testmérete erős szelekció alatt áll, hogy elkerülhessék a gazda védekezését, míg az egyes ivarok egymáshoz viszonyított relatív testméretének lehetővé kell

tennie számukra a pázást. Mindazonáltal eredményeink szerint a tetvek testméretére nem csak a gazda által kifejtett szelekciós erők hatnak.



6. ábra Allometrikus kapcsolatok a vizsgált tetű családokban. Az y-tengelyen a hímek, az x-tengelyen a nőstények testmérete (µm) szerepel logaritmizálva. A szaggatott vonallal az izometrikus egyeneseket, folytonos vonallal a tetvek filogetikai kontrollja mellett illesztett RMA regressziós egyeneseket láthatjuk.

6 Új tudományos eredmények

Kistestű sólyom fajok egyedi jellegei és tetűfajaik abundanciája közötti kapcsolatot leíró megfigyeléses vizsgálatok eredményei:

- A *Degeeriella rufa* tetűfaj abundanciája átlagosan magasabb volt a kisebb fészekaljából származó vörös vércse (*Falco tinnunculus*) fiókákon.
- A *Degeeriella rufa* tetűfaj abundanciája átlagosan magasabb volt a nagyobb méretű kék vércse (*Falco vespertinus*) fiókákon. Ez interakcióban állhat az ivarral, ahol ez csak a nőstény fiókákon figyelhető meg.
- A *Degeeriella rufa* és a *Colpocephalum subzerafae* tetűfajok abundanciája trendszerűen csökkent a felnőtt, tojó kék vércséken a költési időszak alatt. Hímeken az abundanciájuk végig egyenletesen alacsony volt.
- A *Degeeriella rufa* és *Colpocephalum subzerafae* abundanciája átlagosan magasabb volt az első naptári éves amuri vércséken (*Falco amurensis*) az adult madarakhoz képest az őszi vonulási időszakban.
- A *Degeeriella rufa* tetűfaj abundanciája átlagosan magasabb volt az adult, tojó amuri vércséken az adult hímekhez képest ugyanebben az időszakban.

A madarak tetveinek méretbeli ivari dimorfizmusát vizsgáló kutatás eredményei:

- A hímek nőstényekhez viszonyított relatív testmérete nő a faj átlagos méretével a Philopteridae és Menoponidae családokban, azaz követik a Rensch-szabályt.
- A Ricinidae családban a hímek nőstényekhez viszonyított relatív testmérete csökken a faj átlagos méretével, azaz a Rensch-szabály fordítottját követik.

7 A doktori kutatás témájához kapcsolódó, tudományos folyóiratokban megjelent publikációk

Piross, I. S.; Saliga, R.; Solt, S.; Horváth, É.; Kotymán, L.; Harnos, A.; Rózsa, L.; Palatitz, P.; Fehérvári, P., **A tolltetű-fertőzöttség és fészekaljméret kapcsolata a vörös vércsénél (*Falco tinnunculus*): The relationship of louse infestation and clutch size in the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*). *Magyar Állatorvosok Lapja.*, 745–753., 2018**

Piross, I. S.; Solt, S.; Horváth, É.; Kotymán, L.; Palatitz, P.; Bertók, P.; Szabó, K.; Vili, N.; Vas, Z.; Rózsa, L.; Harnos, A.; Fehérvári, P., **Sex-dependent changes in the louse abundance of red-footed falcons (*Falco vespertinus*). *Parasitol Res.*, 2020**

Piross, I. S.; Siliwal, M.; Kumar, R. S.; Palatitz, P.; Solt, S.; Borbáth, P.; Vili, N.; Magonyi, N.; Vas, Z.; Rózsa, L.; Harnos, A.; Fehérvári, P., **Sex interacts with age-dependent change in the abundance of lice infesting Amur Falcons (*Falco amurensis*). *Parasitol Res.*, 2020**

Piross, I. S.; Harnos, A.; Rózsa, L., **Rensch's rule in avian lice: contradictory allometric trends for sexual size dimorphism. *Scientific Reports.*, 9, 7908., 2019**