

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Speciální chemicko-biologické obory

Studijní obor: Molekulární biologie a biochemie organizmů



Barbora Chalupová

Rod *Haemoproteus* u pěvců: dynamika infekce na úrovni jedince

Haemoproteus in passerines: infection dynamics at the individual level

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Milena Svobodová, Dr.

Praha, 2018

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 7. 5. 2018

.....

Barbora Chalupová

Poděkování

Ráda bych zde poděkovala vedoucí práce, paní doc. Mileně Svobodové, Dr., za cenné rady a připomínky, které při psaní práce měla, a hlavně za velkou trpělivost. Také bych ráda poděkovala své rodině a přátelům za veškerou podporu, kterou mi poskytli během psaní této práce.

Abstrakt:

Rod *Haemoproteus* je celosvětově rozšířený parazitický protist, který patří do kmene Apicomplexa. Tento krevní parazit má dvouhostitelský životní cyklus a vyskytuje se v krvi ptáků a v bezobratlých vektorech. Rod *Haemoproteus* je přenášen krevsajícími vektory, tiplíky (Ceratopogonidae) a kloši (Hippoboscidae). Vektoři jsou definitivními hostiteli rodu *Haemoproteus* a probíhá v nich sexuální množení. Ptáci jsou meziphosteli, ve kterých zástupci rodu *Haemoproteus* tráví většinu svého života. V této bakalářské práci jsem se zaměřila na vliv rodu *Haemoproteus* na ptáky a na to kdy, v ontogenezi ptáka dochází k nákaze rodem *Haemoproteus*.

Klíčová slova: *Haemoproteus*, ptáci, infekce, životní cyklus, hostitel, Ceratopogonidae, Hippoboscidae

Abstract:

The genus *Haemoproteus* is worldwide distributed parasitic protist, which belongs to the phylum Apicomplexa. This blood parasite has dioxenous life cycle and he is occurs in the bird's blood and in invertebrate vectors. Genus *Haemoproteus* is transmitted by blood-sucking vectors, biting midges (Ceratopogonidae) and hippoboscid flies (Hippoboscidae). Vectors are final hosts of the genus *Haemoproteus* and the sexual process takes place in these vectors. Birds are intermediate hosts, in which representatives of the genus *Haemoproteus* spend most of their lives. In this bachelor thesis I focused on the influence of the genus *Haemoproteus* on birds and I focus on the time, when the bird gets infected by *Haemoproteus* in his life.

Key words: *Haemoproteus*, birds, infection, life cycle, host, Ceratopogonidae, Hippoboscidae

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Rod <i>Haemoproteus</i>	1
3 Charakteristika a porovnání rodu <i>Haemoproteus</i> s příbuznými rody.....	2
3.1 Rod <i>Plasmodium</i>	3
3.1.1 Charakteristika rodu <i>Plasmodium</i>	3
3.1.2 Porovnání rodů <i>Plasmodium</i> a <i>Haemoproteus</i>	3
3.2 Rod <i>Leucocytozoon</i>	4
3.2.1 Charakteristika rodu <i>Leucocytozoon</i>	4
3.2.2 Porovnání rodu <i>Leucocytozoon</i> a <i>Haemoproteus</i>	5
4 Přenos nákazy rodem <i>Haemoproteus</i> na ptačího hostitele	5
4.1 Vývoj ve vektorech.....	5
4.2 Tiplíci (Ceratopogonidae).....	6
4.3 Kloši (Hippoboscidae)	7
4.4 Porovnávací tiplíků a klošů ve vztahu k rodu <i>Haemoproteus</i>	8
4.5 Komáři (Culicidae)	9
4.6 Vývoj v ptačím hostiteli.....	9
5 Vliv rodu <i>Haemoproteus</i> na ptačího hostitele.....	10
5.1 Vliv rodu <i>Haemoproteus</i> na kvalitu peří	12
5.2 Prevalence rodu <i>Haemoproteus</i>	12
5.3 Intenzita infekce rodem <i>Haemoproteus</i>	14
5.4 Koinfekce	15
5.4.1 Koinfekce rodem <i>Haemoproteus</i> a <i>Plasmodium</i>	15
5.4.2 Koinfekce rodem <i>Haemoproteus</i> a <i>Leucocytozoon</i>	16
5.5 Přenos a vliv infekce rodem <i>Haemoproteus</i> na migrující ptáky	16
6 Infekce rodem <i>Haemoproteus</i> v ontogenezi ptačího hostitele	17
6.1 Průběh infekce	18
6.1.1 Akutní fáze infekce	18
6.1.2 Chronická fáze infekce	19
6.1.3 Relapsy	19
6.2 Změny infekčního statutu	20
7 Závěr	21
8 Seznam použité literatury	23

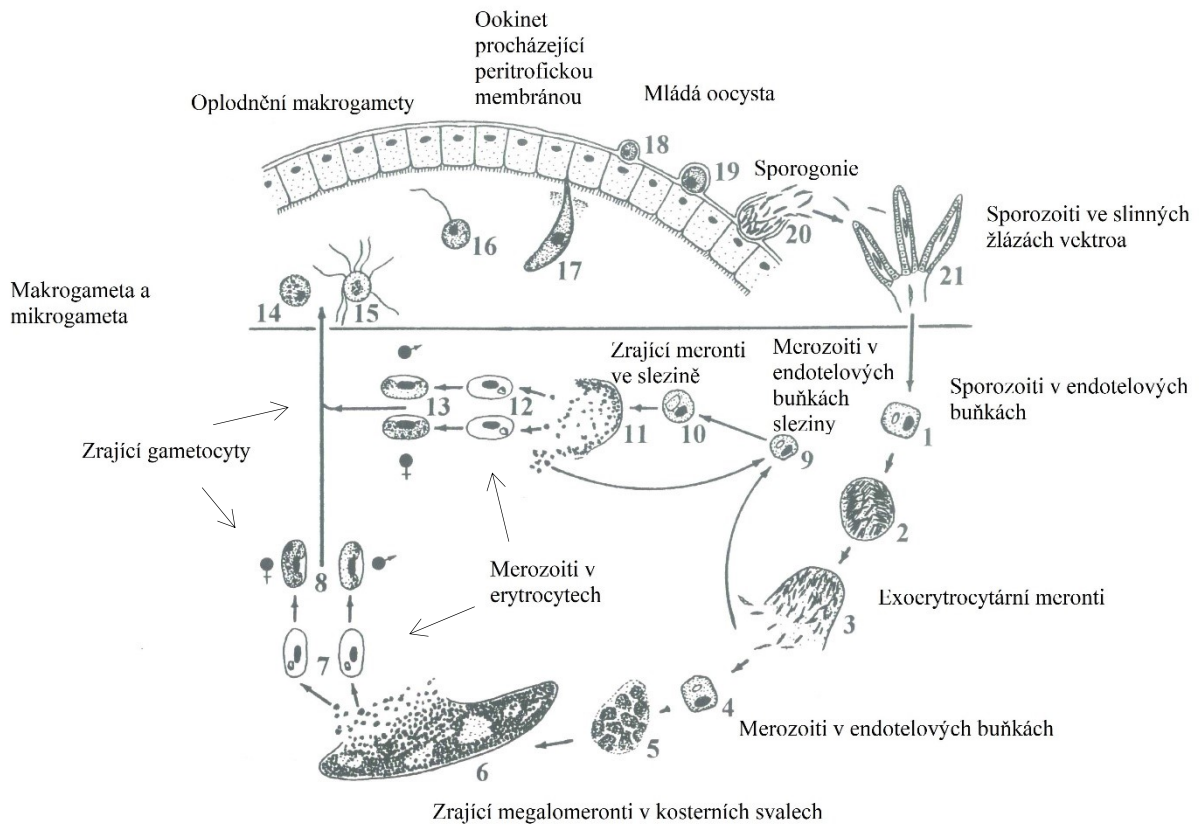
1 Úvod

V této bakalářské práci se zabývám rodem *Haemoproteus*, jeho vektory a vlivem tohoto rodu parazita na fitness ptačích hostitelů. Také se zaměřuji na to, kdy během ontogenetického vývoje ptačího hostitele dochází k nákaze rodem *Haemoproteus*, zda je nákaza tímto rodem parazitů doživotní; dále možností relapsů této infekce či zda může docházet k reinfekci ptačího hostitele.

Haemoproteus je protist, který patří do kmene Apicomplexa, třídy Aconoidasida, řádu Haemospororida, čeledi Plasmodiidae (Atkinson et al., 2008). Jedná se o krevního parazita především ptáků, ale může napadat i některé druhy želv a ještěrek (Valkiūnas, 2005; Orkun a Guven, 2013, Maia et al., 2016). *Haemoproteus* má dvouhostitelský životní cyklus a šíří se inokulativně. *Haemoproteus* je celosvětově rozšířený, s výjimkou Antarktidy (Quillfeldt et al., 2010) a napadá široké spektrum ptáků od volně žijících až po domestikované, což je dáno areálem rozšíření vektorů rodu *Haemoproteus*. Definitivním hostitelem těchto parazitů je krevsající hmyz z řádu Diptera – kloši (Hippoboscidae) a tiplíci (Ceratopogonidae) (Bennett, 1993; Valkiūnas et al., 2002; Valkiūnas, 2005). Rod *Haemoproteus* není přenosný na člověka a ptačímu hostiteli většinou nezpůsobuje příliš závažná onemocnění; u některých jedinců se infekce rodem *Haemoproteus* nemusí projevit vůbec, ale pro jiné jedince může být letální (Earlé et al., 1993; Valkiūnas, 2005).

2 Rod *Haemoproteus*

Zástupci rodu *Haemoproteus* jsou parazitičtí prvoci, které můžeme nalézt v krvi ptáků. Dnes známe přes 150 druhů rodu *Haemoproteus* (Žiegytė et al., 2016). Vektory tohoto parazita jsou kloši (Hippoboscidae) a tiplíci (Ceratopogonidae). V těchto vektorech dochází ke splnutí mikrogamet a makrogamet za vzniku zygoty, která prochází několika vývojovými stádii. Následně vznikají sporozoiti, kteří jsou spolu se slinami vektora injikováni do těla mezihostitele. Mezihostiteli jsou ptáci, ve kterých probíhá merogonie a následně se v erythrocytech infikovaných jedinců vyvíjí gametocyty, které jsou poté spolu s krví nasáty vektorem (Obr. 1).



Obrázek č. 1 Schéma životního cyklu rodu *Haemoproteus* (převzato a upraveno z Valkiūnas, 2005)

Rod *Plasmodium* a rod *Leucocytozoon* jsou příbuznými rody rodu *Haemoproteus*. U rodu *Haemoproteus* můžeme nalézt redukovaný apikální komplex, který je umístěn na přední části těla a je určen k průniku do hostitelské buňky (Shen a Sibley, 2012). Dalším typickým útvarem je apikoplast, což je sekundární plastid pocházející z červené řasy. Tento druh plastidu je velmi redukován (McFadden a Yeh, 2017).

3 Charakteristika a porovnání rodu *Haemoproteus* s příbuznými rody

Rod *Haemoproteus* a *Leucocytozoon* napadají ptáky, kdežto druhy rodu *Plasmodium* napadají nebo savce. Definitivním hostitelem těchto tří rodů je krevsající hmyz.

Základní schéma životního cyklu je pro všechny tři rody stejné, avšak liší se v morfologii jednotlivých stádií, místem exoerytrocytárního vývoje, tvarem gametocytů. Jednotlivé rody se také liší svými vektory (Atkinson a van Riper, 1991). Dle Fecchio et al. (2017) a Martinez-de la Puente et al. (2011) je rod *Haemoproteus* více hostitelsky specifický než rod *Plasmodium*.

3.1 Rod *Plasmodium*

Rod *Plasmodium* patří do čeledi Plasmodiidae, řádu Haemospororida, třídy Aconoidasida, kmene Apikomplexa (Atkinson et al., 2008). Rod *Plasmodium* se vyskytuje u ptáků, plazů a savců. Druhy rodu *Plasmodium* způsobují závažné onemocnění – malárii. Rod *Plasmodium* má široké spektrum mezihostitelů; například *Plasmodium relictum* se vyskytuje u 11 řádů ptáků, včetně pěvců (Bensch et al., 2009).

3.1.1 Charakteristika rodu *Plasmodium*

Definitivním hostitelem rodu *Plasmodium* jsou komáři čeledi Culicidae, rody *Culex*, *Anopheles*, *Aedes* a *Culiseta* (Valkiūnas, 2005). Pouze samice komárů sají krev. Je známo mnoho případů, kdy parazit negativním způsobem ovlivňuje svého vektora, například rod *Plasmodium* způsobuje, že komár saje déle a častěji (Wekesa et al., 1992). Dle Cator et al. (2013) mají různá stádia rodu *Plasmodium* různý vliv na vektora; vektorů, u kterých se vyskytoval rod *Plasmodium* ve stádiu oocysty, mají nižší tendence k sání, na rozdíl od vektorů, u kterých se již vyskytují sporozoiti.

Prevalence *Plasmodium relictum* kolísala u vrabce domácího (*Passer domesticus*) mezi 11 a 79 % v průběhu studie. Prevalence se nelišila pro jednotlivá pohlaví. U jednoročních jedinců byla prevalence nižší, než u starších jedinců (Bichet et al., 2013).

Rod *Plasmodium* je kosmopolitně rozšířen, stejně jako rod *Haemoproteus* (Quillfeldt et al., 2010). Jedním ze způsobů geografické expanze je přenos rodu *Plasmodium* ze zavlečených druhů ptáků, například na Novém Zélandu hlavní rezervoár onemocnění působeného rodem *Plasmodium* tvoří zavlečené druhy ptáků (například kos černý (*Turdus merula*), kteří, jak se zdá, se dokáží lépe vyrovnat s vyšší intenzitou infekce rodem *Plasmodium* (Sijbranda et al., 2017). Rod *Plasmodium* hraje významnou roli v selekci, neboť u imunologicky naivní populace ptáků může infekce tímto krevním parazitem vést až k extinkci druhu (Atkinson et al., 2000).

Dle Atkinson et al. (2013) rod *Plasmodium* snižuje přežití infikovaných jedinců a dle Knowles et al. (2010) má negativní vliv na velikost snůšky vajec. Delhaye et al. (2018) testovali imunitní odpověď organismu na specifické protilátky, které ptákům podávali. Nenalezli rozdíl mezi zdravými jedinci a jedinci infikovanými rodem *Plasmodium*.

3.1.2 Porovnání rodů *Plasmodium* a *Haemoproteus*

Merogonie rodu *Plasmodium* probíhá v hepatocytech, zatímco merogonie rodu *Haemoproteus* probíhá v endotelových buňkách. V hepatocytech také část merozoitů rodu *Plasmodium*

zůstává v podobě hypnozoitů. Erytocytní merozoiti se vyvíjejí v různě starých erythrocytech, zatímco gametocyty se vyvíjejí pouze ve zralých erythrocytech (Valkiūnas, 2005).

Na rozdíl od rodu *Haemoproteus* způsobují některé druhy rodu *Plasmodium* závažné onemocnění některým svým mezipřehostitelům, neboť stádia merozoitů mohou ucpat kapiláry některých životně důležitých orgánů a tím mohou vyvolat anoxii (nedostatek kyslíku v tkáních) a odumírání buněk (Valkiūnas, 2005). Rod *Plasmodium* zvyšuje na rozdíl od rodu *Haemoproteus* zkracování telomer (Asghar et al., 2015).

3.2 Rod *Leucocytozoon*

Rod *Leucocytozoon* náleží do čeledi Leucocytozoidae, řádu Haemosporida, třídy Coccidea, kmene Apikomplexa (Atkinson et al., 2008). Rod *Leucocytozoon* napadá výhradně ptáky a dle Atkinson et al. (2008) se vyskytuje až u 22 řádů ptáků, nejvíce však u pěvců (Passeriformes). Dle Atkinson et al. (2008) jsou některé druhy rodu *Leucocytozoon* pro ptáky až smrtelně nebezpečné, zejména pro mladé jedince (Valkiūnas, 2005).

3.2.1 Charakteristika rodu *Leucocytozoon*

Vektorem rodu *Leucocytozoon* je čeleď Simuliidae (Santiago-Alarcon et al., 2012b). Pouze samice sají krev. Dle Davies (1953) má rod *Leucocytozoon* negativní vliv na přežití svého vektora.

Rod *Leucocytozoon* je celosvětově rozšířen, s výjimkou Antarktidy (Valkiūnas, 2005). Dle Freeman-Gallant a Taff (2017) se prevalence rodu *Leucocytozoon* s rostoucím věkem jedince zvyšuje. Lotta et al. (2016) ve své studii zaznamenali, že s rostoucí nadmořskou výškou roste prevalence rodu *Leucocytozoon*. Merino et al. (2008) zjistili, že s rostoucí nadmořskou výškou roste i prevalence parazita, celková prevalence byla 6,4 %. Dle Valkiūnas et al. (2003) prevalence rodu *Leucocytozoon* dosahovala 2 % v nížinách neotropické oblasti.

Merino et al. (2000) zjistili, že u samic, které léčili pomocí primachinu, byla vyšší pravděpodobnost ztráty tohoto parazita. Dle Martínez-de la Puente et al. (2010) a Schoenle et al. (2017), kteří podávali jedincům infikovaným rodem *Leucocytozoon* také antimalarikum primachin, neměla tato léčba žádný efekt na intenzitu infekce.

Rod *Leucocytozoon* může mít negativní vliv na hostitele, snižuje hmotnost infikovaného jedince (Figuerola et al., 1999). Dle Gilman et al. (2007) má rod *Leucocytozoon* vliv na kvalitu zpěvu strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys oriantha*).

3.2.2 Porovnání rodu *Leucocytozoon* a *Haemoproteus*

Rod *Leucocytozoon* má značně odlišný životní cyklus od předchozích dvou rodů. Exoerytrocytární merogonie probíhá v parenchymatických buňkách jater, kde dochází ke zmnožení jader merozoitů. Dojde k tvorbě oddílů, které obsahují velké množství jader. Tyto oddíly se nazývají cytomery, které podléhají další invaginaci cytoplazmy a dělení jader. To vede k tomu, že se objeví jednojaderní merozoiti. Části cytoplazmy, které jsou obaleny plasmatickou membránou a obsahují několik jader tvoří syncytia, která se vyvíjí synchronizovaně. Tato syncytia se mohou uvolnit a rozšířit se do různých orgánů například plic nebo sleziny, anebo mohou prasknout a uvolnit merozoity, kteří napadají lymfocyty nebo jiné leukocyty. V těchto napadených bílých krvinkách vytvoří gametocyty (Atkinson et al., 2008).

Dalším rozdílem oproti rodu *Haemoproteus* je, že mladé gametocyty způsobují deformace hostitelských buněk a jejich jader. Gametocyty rovněž neobsahují malarický pigment, který je typický pro rod *Plasmodium* a pro rod *Haemoproteus*. Malarický pigment neboli hemozoin je degradační produkt hemoglobinu (Valkiūnas, 2005).

Dle Valkiūnas (2005) rod *Leucocytozoon* poškozují většinu vnitřních orgánů napadeného jedince a způsobuje zánětlivá onemocnění. Když megalomerozoiti opouští fibrózní kapsu, ve které se množí, způsobí napadenému jedinci vnitřní krvácení a v místě prasknutí kapsy dochází k nekróze tkáně. Druhy rodu *Leucocytozoon*, které nemají stádium megalomeronta, způsobují menší zdravotní potíže (Valkiūnas, 2005).

4 Přenos nákazy rodem *Haemoproteus* na ptačího hostitele

K přenosu nákazy rodem *Haemoproteus* dochází prostřednictvím krevsajících vektorů. Vektory rodu *Haemoproteus* jsou zástupci dvou čeledí z řádu Diptera – kloši (Hippoboscidae) a tiplíci (Ceratopogonidae) (Bennett, 1993; Valkiūnas et al., 2002; Valkiūnas, 2005). V jejich slinách se nacházejí sporozoiti, kteří se při sání přenáší spolu se slinami do krve ptačího meziphostitele.

4.1 Vývoj ve vektorech

Vektoři se mohou nakazit tak, že sají krev infikovaného ptáka. Několik minut po sání vektora dochází v jeho zažívacím traktu k uvolnění dospělých gametocytů. Poté dochází ke gametogenezi a oplodnění. Vzniká zygota a následně ookinet (Atkinson a Van Riper, 1991). Reziduální tělísko je formováno na distálním konci ookinet. V tomto reziduálním tělísku se

nachází většina cytoplazmy a část pigmentových granulí. Většina pigmentových granulí je rozptýlena po buňce. Dle Coral et al. (2015) je reziduální tělísko eliminováno v časném vývoji ookinetu spolu s pigmentovými granulemi. Dle Valkiūnas (2005) se vývoj ookinet liší pro jednotlivé druhy rodu *Haemoproteus*, avšak můžeme mezi jednotlivými typy dělení najít jisté podobnosti, proto můžeme rozlišit tři hlavní typy dělení.

Ookinet následně prochází skrz epiteliální vrstvu zažívacího traktu vektora. Ookinet se formuje pod bazální laminou a dává vzniknout oocystě, ve které probíhá sporogonie. Sporogonie je rozdílná u tiplíků a klošů (Atkinson a van Riper, 1991; Valkiūnas, 2005; Atkinson et al., 2008).

4.2 Tiplíci (Ceratopogonidae)

Jedná se o krevsající hmyz z řádu Diptera. Tiplíci se vyskytují globálně v blízkosti vodních ploch, a to i v horských oblastech. Tiplíci dosahují velikosti 1–3 mm a mohou přenášet různá virová, ale i parazitární onemocnění (Volf a Votýpka, 2007). Krev sají pouze samice. Dle Valkiūnas (2005) jsou tiplíci nejvýznamnějšími přenašeči rodu *Haemoproteus*.

Fallis a Bennett (1960) jako první popsali kompletní sporogonii *Haemoproteus mansonii* u *Culicoides sphagnumensis*. Studie, které se zabývají sporogonií jednotlivých druhů rodu *Haemoproteus* u vektorů čeledi Ceratopogonidae stále probíhají (Žiegytė et al., 2017).

Valkiūnas et al. (2002) se zabývali vývojem *Haemoproteus balmorali*, *H. dolniki* a *H. tartakovskiyi* u *Culicoides impunctatus*, ale nenalezli žádné sporozoity u tiplíků, kteří se vyskytovali volně v přírodě. Proto se rozhodli tiplíky odchytit a infikovat těmito třemi druhy rodu *Haemoproteus* v laboratorních podmínkách. Ve slinných žlázách našli sporozoity všech tří druhů rodu *Haemoproteus*. *H. balmorali* a *H. tartakovskiyi* měli více sporozoitů než *H. dolniki* (Valkiūnas et al., 2002).

Valkiūnas a Iezhova (2004) zjistili, že nejvyšší úmrtnost vektorů je během prvního až čtvrtého dne po infekci parazitem rodu *Haemoproteus*, což odpovídá výsledkům Liutkevičiuse (2000). Dle Valkiūnas a Iezhova (2004) je úmrtnost vektora nejvyšší v období, kdy se ookinety formují a prochází stěnou trávicího traktu; je velmi pravděpodobné, že takto vysoká úmrtnost vektora je dána fyzickým poškozením trávicího traktu vektora, případně následnou zánětlivou reakcí organismu na toto poškození. Studie Bukauskaitė et al. (2016) se zabývala vlivem parazita na vektora. Několik hodin po tom, co se tiplíci krmili na infikované krvi, byla nalezena většina skupiny mrtvá, zatímco z kontrolní skupiny nebyli nalezeni žádní mrtví jedinci. Tento úhyn byl způsoben masivní infekcí, způsobenou migrujícími ookinety rodu *Haemoproteus*,

ktelé vážně poškodili stěnu zažívacího traktu vektora a zaplnili abdomen a thorax vektora (Bukauskaitė et al., 2016).

Dle Martinez-de la Puente et al. (2011) existují druhy rodu *Haemoproteus*, které se specializují na konkrétní druhy tiplíků, ale také můžeme nalézt druhy rodu *Haemoproteus*, které jsou nespecifické vůči vektorovi. Dle Žiegytė et al. (2014) může *Culicoides impunctatus* sloužit jako vektor až pro sedm různých druhů rodu *Haemoproteus*.

Někteří tiplíci mohou vlivem infekce rodem *Haemoproteus* zahynout (Valkiūnas a Iezhova, 2004; Liutjevičius, 2000), ale tento úhyn je ovlivněn intenzitou infekce (Bukauskaitė et al., 2016) a může být ovlivněn specifitou interakce vektor-parazit (Martinez-de la Puente et al., 2011).

Přenos rodu *Haemoproteus* pomocí vektora je ovlivněn sezónní dynamikou tiplíků a je omezen na jarní a letní měsíce v oblastech mírného pásu. V subtropické oblasti, například na Floridě, může docházet k přenosu rodu *Haemoproteus* pomocí vektora z čeledi *Ceratopogonidae* po celý rok (Atkinson et al., 2008).

Dle Santiago-Alarcon et al. (2012a) mohou tiplíci, kteří se vyskytují poblíž měst, sát krev i na lidech; lidská krev byla nalezena i v zažívacím traktu některých infikovaných tiplíků.

4.3 Kloši (Hippoboscidae)

Kloši jsou bodavý hmyz z řádu Diptera, který se živí krví ptáků a savců. Kloši se vyskytují hlavně v teplých oblastech s mírnou zimou a také v subtropických a tropických oblastech. Kloši jsou větší než tiplíci a dosahují velikosti od 2 do 10 mm (Samour, 2016). Krev sají obě pohlaví. Jedná se o vysoce morfologicky specializované ektoparazity, kteří mají dorso-ventrálně zploštělé tělo a jsou přizpůsobeni k tomu, aby se dlouho udrželi v peří nebo srsti napadeného jedince. Samice produkuje vždy jednu larvu, která roste uvnitř jejího těla. Larva opouští tělo samice před zakuklením. Dojde k zakuklení a kukla padá z hostitele do lesního podrostu. Vylíhne se dospělý jedinec, který vyhledává dalšího hostitele. Na tomto hostiteli následně dochází k páření klošů (Hutson, 1984). Rod *Haemoproteus* je přenášen především rodem *Pseudolynchia* a rodem *Ornithomya* (Valkiūnas, 2005).

Prevalence klošů kolísá v průběhu roku. Klei & DeGiusti (1975) zjistili, že v severní Americe dosahoval *Haemoproteus columbae* nejvyšší prevalence na podzim a v zimě, což pozitivně korelovalo s hojností *Pseudolynchia canariensis*. Dle Atkinson et al. (2008) je přenos *H. columbae* pomocí klošů spíše sezónního rázu a úzce souvisí s velikostí populace klošů na daném území. Naopak v tropických a subtropických oblastech, kde se kloši vyskytují po celý

rok je možnost přenosu nákazy rodem *Haemoproteus* po celý rok prakticky konstantní (Atkinson et al., 2008). Eeva a Klemola (2013) zjistili, že prevalence *Ornithomya* je závislá na teplotě hnízda. Dále zjistili, že rod *Ornithomya* má negativní vliv na přežití ptáčat.

Některé studie prokazují vliv klošů na vektory, Waite et al. (2012) zjistili, že infekce rodem *Haemoproteus* má negativní vliv na samice *Pseudolynchia canariensis*. *Haemoproteus columbae* snižuje pravděpodobnost přežití *Pseudolynchia canariensis* a snižuje počet potomků *Pseudolynchia canariensis*.

Levin a Parker (2012) zjistili, že koreluje infekční status kloše (*Olfersia spinifera*) a infekce *Haemoproteus iwa*. Kloši infikovaní rodem *Haemoproteus* se častěji vyskytovali na jedinci, který byl také infikovaný rodem *Haemoproteus*. Dle Levin a Parker (2014) mohou *Olfersia spinifera* sít na různých hostitelích v relativně krátkém čase, protože v jejich zaživacím traktu se našly zbytky krve až ze tří různých druhů ptáků. Kloši infikovaní rodem *Haemoproteus* jsou méně mobilní než neinfikovaní jedinci (Levin a Parker, 2012b, 2014).

4.4 Porovnání tiplíků a klošů ve vztahu k rodu *Haemoproteus*

Tiplíci přenáší různé druhy rodu *Haemoproteus* na široké spektrum ptáků (řády vrubozobí (Anseriformes), hrabaví (Galliformes), papoušci (Psittaciformes) a pěvci (Passeriformes)) (Atkinson et al. 2008). Kloši přenáší rod *Haemoproteus* pouze na měkkozobé (Columbiformes) a na hrabavé (Galliformes) (Atkinson et al., 2008). U tiplíků a klošů je rozdílný průběh a trvání sporogonie (Valkiūnas, 2005).

Většina studií se zaměřuje na studium sporogonie u tiplíků, která trvá méně než deset dní, což odpovídá době, kdy vektor nemá potřebu sít krev. V tiplících se na začátku sporogonie se formuje malá oocysta, která má jen jedno germinální centrum. V oocystě se vyvíjí pouze jeden sporoblast, ve kterém se většinou nenachází více jak sto sporozoitů, kteří jsou orientováni přibližně stejným směrem. Výsledkem korelace doby sporogonie a doby trávení potravy je, že jakmile vektor začne aktivně hledat hostitele, oocyt praská a sporozoiti migrují do slinných žláz vektora (Valkiūnas, 2005; Atkinson et al., 2008).

U klošů trvá vývoj oocysty déle než deset dní. Oocysta je větší než u tiplíků a má více než jedno germinální centrum. V oocystě klošů se vyvíjí víc sporoblastů, z nichž poté pučí tisíce sporozoitů. Nedochozí zde ke korelaci sporogonie a potřeby sít krev, neboť kloši se na svém hostiteli vyskytují po většinu svého života a sají dle potřeby, tudíž parazit má více příležitostí k přenosu (Valkiūnas, 2005; Atkinson et al., 2008).

4.5 Komáři (Culicidae)

Njabo et al. (2010) a Synek et al. (2013a) zaznamenali výskyt rodu *Haemoproteus* u rodu *Culex* a rodu *Coquillettidia*. Valkiūnas et al. (2013b) se zabývali možnostmi přenosu *Haemoproteus tartakovskyi* a *H. balmorali* druhem *Ochlerotatus cantans*. Dochází k sexuálnímu množení za vzniku ookinety, ookinety poté prostupují stěnou trávicího traktu a dále dochází ke vzniku oocysty a dokonce dochází k počátkům sporogonie, ale nevznikají sporozoiti, a proto *Ochlerotatus cantans* není vektorem pro tyto dva druhy rodu *Haemoproteus*. Valkiūnas et al. (2014a) dále zjistili, že *H. tartakovskyi*, *H. lanii* a *H. balmorali* jsou velmi virulentní a na *O. cantans* mají negativní vliv; předčasná smrt komárů je pravděpodobně způsobena pohybem ookinet, které způsobují fyzické poškození tkání komára. Dle Žiegytė a Valkiūnase (2014b) je potřeba dalších studií, aby se plně porozumělo vlivu rodu *Haemoproteus* na komáry.

4.6 Vývoj v ptačím hostiteli

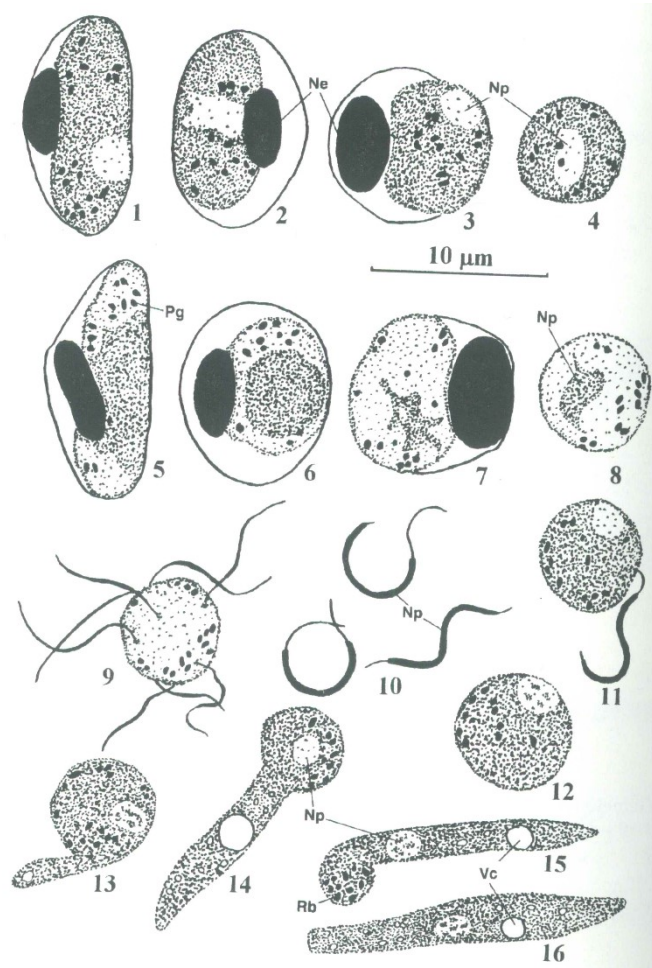
Po injikování sporozoitů do ptačí krve začíná exoerytrocytární vývoj merontů (Ahmed a Mohammed, 1977). Tito meronti se vyskytují hlavně v plicích (Garnham, 1966). Méně často můžeme meronty najít v játrech, slezině, ledvinách, srdci nebo v kosterních svalech. Meronti se během svého vývoje mohou rozdělit do cytomer, které mohou obsahovat několik jader (Valkiūnas, 2005; Donovan et al., 2008).

Dle Gardiner et al. (1984) některé druhy rodu *Haemoproteus* mají stádium megalomeronta, které je větší než obyčejní meronti. Tito megalomeronti se vyskytují hlavně v endoteliálních buňkách kapilár nebo v buňkách myofibroblastů kosterních svalů. Megalomeronti jsou nataženi podél svalu a jsou obaleni hyalinní stěnou (Gardiner et al., 1984; Earle et al., 1993). Donovan et al. (2008) zjistili, že megalomeronti rodu *Haemoproteus* přežívají v játrech infikovaného jedince. Dle histologických testů bylo zjištěno, že megalomeronti způsobují vnitřní krvácení, narušují jaterní parenchym a nekrotizují jaterní buňky v okolí megalomeronte. Dále byla potvrzena přítomnost parazitů v plicích a ve slezině.

Minimálně dvě generace merontů předchází vzniku gametocytů. První generace merontů prochází merogonií a dává vzniknout merozoitům. Tito merozoiti indukují sekundární merogonii v endoteliálních buňkách a vzniká druhá generace merontů. Z této druhé generace merontů se následně mohou vyvíjet megalomeronti, kteří vnikají do erytrocytů (Valkiūnas, 2005; Atkinson et al., 2008).

Gametocyty jsou jediné stádium rodu *Haemoproteus*, které se vyvíjí v erytrocytech. Pokud je intenzita parazitémie vysoká, může se stát, že více merozoitů infikuje jeden erytrocyt.

Většinou však intenzita parazitémie je nízká a jeden erythrocyt napadají maximálně dva merozoiti (Valkiūnas, 2005). V gametocytech vzniká malarický pigment ve formě zlato-hnědých, hnědých nebo černých granulí (Peirce, 2000). Gametocyty mohou být nasáty vektorem (Atkinson et al., 2008).



Obrázek č. 2: Gametogeneze *Haemoproteus tartakovskiy*, vývoj zygoty a ookinetu *in vitro*: 1,5 – zrající makrogametocyty (1) a mikrogametocyty (5) v krvi *Loxia curvirostra* před začátkem gametogeneze; 2, 3 zakulacené makrogametocyty; 4 – makrogamety; 6, 7 – zakulacené mikrogametocyty; 8 – volné mikrogametocyty; 9 – exflagelace mikrogamety; 10 – mikrogamety; 11 – oplodnění makrogamety; 12 – zygota; 13 – počáteční stádium ookinetu; 14 – středně diferencovaný ookinet; 15 – ookinet s reziduálním tělískem; 16 – plně diferencovaný ookinet bez reziduálního tělíska; Ne – jádro erythrocytu; Np – jádro parazita; Pg – pigmentové granule; Vc – ‚vakuola‘ (převzato z Valkiūnas, 2005)

5 Vliv rodu *Haemoproteus* na ptačího hostitele

Většina druhů rodu *Haemoproteus* nezpůsobuje závažná onemocnění; výjimkou je *Haemoproteus masoni*, který způsobuje nekrózy tkání, ve kterých dochází k merogonii. Následně tyto napadené tkáně odumírají (Valkiūnas, 2005). *Haemoproteus belopolskyi* má

negativní vliv na hmotnost infikovaných juvenilních jedinců; ke ztrátě hmotnosti jedince dochází při maximální intenzitě infekce (Valkiūnas et al., 2006).

Møller a Nielsen (2007) zjistili, že u jedinců infikovaných rodem *Haemoproteus* je vyšší pravděpodobnost ulovení dravcem.

Infekční status rodem *Haemoproteus* nemá vliv na počet potomků, přestože samice lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) infikované tímto parazitem vykazují jiný vzorec chování než samice zdravé. Infikované samice začínají hnízdit ve stejný čas, jako samice neinfikované. Infikované samice mají na začátku hnízdní sezony menší počet potomků než samice neinfikované, ale během druhého hnízdění vychovávají naopak větší počet potomků, čímž vyrovnávají celkový počet vychovaných potomků (Kulma et al., 2014). Dle Zylberberg et al. (2015) má *Haemoproteus backeri* vliv především na samice strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys oriantha*). Infikované samice měli až dvojnásobně větší snůšku vajec a vychovali až dvojnásobný počet potomků než samice neinfikované. Dle Marzal et al. (2005) snášely jirčičky obecné (*Delichon urbicum*), které byly léčené primachinem, více vajec ve snůšce. Léčba měla vliv i na počet vylíhnutých mláďat, neboť samice léčené pomocí primachin vychovaly více potomků.

Infekce různými druhy rodu *Haemoproteus* neměla u samců rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) vliv na kvalitu zpěvu nebo na počet potomků (Bensch et al., 2007). U samců sýkory koňadry (*Parus major*), kteří vychovávají více mláďat, je poté vyšší pravděpodobnost nákazy rodem *Haemoproteus* (Norte et al., 2009).

Martinez-de la Puente et al. (2010) se ve své studii zabývali negativním vlivem *Haemoproteus* spp. na přežití sýkory modřinky (*Cyanister caeruleus*). Výsledky ukázaly, že vlivem antimalarika primachin, které bylo infikovaným sýkorám podáváno, se snížila intenzita infekce především u samic, zatímco u samců nebyl tento pokles tak výrazný. Lashev et al. (1995) a Pinsonneault a Sadeé (2004) tento efekt léčiv vysvětlují různou koncentrací hormonů u samců a samic, která může mít vliv na rozdílnou absorpci a metabolismus těchto léčiv. Schoenle et al. (2017) podávali ptákům infikovaným rodem *Haemoproteus* primachin, ale toto léčivo nemělo u vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) žádný efekt na parazita.

Merino et al. (2000) se zabývali intenzitou infekce rodem *Haemoproteus* u samic sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) léčených primachinem. Vlivem podávaných léků došlo ke snížení intenzity infekce.

Rod *Haemoproteus* má negativní vliv na svého meziphostitele (Møller a Nielsen, 2007), ale pomocí antimalarik můžeme snížit intenzitu infekce a zvýšit pravděpodobnost přežití ptáků (Merino et al., 2000; Martinez-de la Puente et al., 2010).

5.1 Vliv rodu *Haemoproteus* na kvalitu peří

Parazité rodu *Haemoproteus* mohou ovlivňovat odstín barvy peří ptáků, které infikovali. Zbarvení peří je dáno obsahem karotenoidů, melaninu, luteinu a dalších pigmentů. Karotenoidy jsou také antioxidanty a hrají významnou roli v imunitním systému, neboť zvyšují proliferaci lymfocytů (Møller et al., 2000). Dle Synek et al. (2013b) však infekce rodem *Haemoproteus* nesouvisí s obsahem karotenoidů v peří hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*).

Výsledky Merila et al. (1999) nepotvrdily vztah mezi prevalencí rodu *Haemoproteus* a zbarvením peří u zvonka zeleného (*Carduelis chloris*). Prevalence rodu *Haemoproteus* souvisí s odstínem barvy peří sýkory koňadry (*Parus major*) v závislosti na věku a pohlaví jedince. Zdraví roční jedinci vykazovali vyšší průměrné hodnoty odstínu peří než sýkory, které byly infikované rodem *Haemoproteus*. Starší infikovaní samci měli více zbarvené peří než zdraví jedinci. U starších samic nebyl tento trend pozorován (Hõrak et al., 2001).

Merila et al. (1999) dále ukázali negativní vztah mezi intenzitou infekce rodem *Haemoproteus* a zbarvením peří; s rostoucí intenzitou infekce je i výraznější žluté zbarvení samců. Dle Badás et al. (2017) má samec sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) světlejší zbarvení peří při vyšší intenzitě infekce tímto parazitem.

Marzal et al. (2013) ukázali, že infekční status má výrazný vliv na růst peří; u zdravých jedinců roste peří nejrychleji, zatímco u jedinců infikovaných více druhy parazitů roste peří nejpomaleji.

Rod *Haemoproteus* má negativní vliv na zbarvení peří. U jednotlivých druhů ptáků se tento vliv projevuje různě, například u sýkor souvisí s obsahem karotenoidů v peří (Badás et al., 2017), zatímco u hýla tento vztah nebyl prokázán (Synek et al., 2013b). Vliv na barvu peří může také mít pohlaví nebo věk jedince (Hõrak et al., 2001).

5.2 Prevalence rodu *Haemoproteus*

Prevalence je počet nakažených jedinců ku celkovému počtu jedinců ve sledované populaci. Prevalence rodu *Haemoproteus* kolísá v čase a vykazuje periodickou fluktuaci (Bensch et al., 2007). Scheurlein a Ricklefs (2004) zjistili, že celková prevalence rodu *Haemoproteus* dosahovala 26 % u pěvců v Evropě. Dle Podmokla et al. (2014) dosahovala prevalence rodu *Haemoproteus* 16,5 % u sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*).

Cornelius et al. (2014) zjistili, že prevalence rodu *Haemoproteus* je nejnižší v zimních měsících. Dle Ham-Dueñas et al. (2017) je prevalence rodu *Haemoproteus* vyšší v období hnízdění u strnádky černohrdlé (*Amphispiza bilineata*).

Ze studií Reinoso-Perez et al. (2016) a Belo et al. (2011) vyplývá, že prevalence rodu *Haemoproteus* kolísá v závislosti na urbanizaci a odlesnění hnízdiště. Dle Reinoso-Perez et al. (2016) byla prevalence rodu *Haemoproteus* nejvyšší v křovinatých oblastech a nejnižších hodnot dosahovala prevalence tohoto parazita ve městech. Naopak dle Ham-Dueñas et al. (2017) biotop nemá vliv na prevalenci rodu *Haemoproteus*. Dle Rojo et al. (2013) prevalence rodu *Haemoproteus* u skorce vodního (*Cinclus cinclus*) závisí na oblasti, ve které vzorky odebíráme.

Zamora-Vilchis et al. (2012) se zabývali vlivem nadmořské výšky v tropické oblasti; s rostoucí nadmořskou výškou klesá prevalence parazita. Hernández et al. (2017) zkoumali prevalenci rodu *Haemoproteus* u mláďat tuhýka pustinného (*Lanius meridionalis*) ve třech lokalitách; v každé z lokalit byla prevalence rodu *Haemoproteus* rozdílná. Nejvyšší prevalence byla v oblasti nejnižší nadmořské výšky a nejvyšších srážek.

Fecchio et al. (2017) v Amazonii zjistili, že místa, kde se vyskytovaly podobné druhy ptáků, měla podobné složení druhů rodu *Haemoproteus* a že prevalence parazita je u endemických druhů ptáků velmi rozdílná. Wood et al. (2007) mapovali distribuci infekce rodem *Haemoproteus* u sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) a zjistili, že prevalence *Haemoproteus* spp. a *Haemoproteus minutus* je v různých částech lesa poblíž Oxfordu rozdílná.

Ishtiaq et al. (2017) se zabývali prevalencí rodu *Haemoproteus* u migrujících a místních druhů ptáků na předhůří Himalájí. Migrující druhy ptáků jsou více infikovány rodem *Haemoproteus* než druhy místní. Waldenström et al. (2002) se zabývali výskytem rodu *Haemoproteus* u migrujících a místních druhů ptáků. Prevalence měřená na podzim byla vyšší pro místní druhy čeledi rákosníkovití (*Acrocephalus*). Jedinci, kteří se narodili v daném roce a nejednalo se o migrující druhy, dosahovali nejvyšší prevalence.

Clark et al. (2014) zjistili, že na kontinentech je vyšší prevalence než v oceánských regionech. Dle Illera et al. (2015) byla prevalence rodu *Haemoproteus* vyšší na ostrově, kde dosahovala hodnot 24–95 %, než na pevnině, kde je 20–35 % prevalence. Velikost ostrova či jeho vzdálenost od pevniny neměla na prevalenci vliv. Loiseau et al. (2017) se zabývali ostrovním vlivem na prevalenci rodu *Haemoproteus*, ale nenalezli žádný efekt. Dle Pérez-Rodríguez et al. (2013) byla prevalence rodu *Haemoproteus* nižší na ostrovech než na pevnině. Avšak na různých ostrovech byla prevalence různá.

Drovetski et al. (2014) se zabývali prevalencí různých druhů rodu *Haemoproteus* a zjistili, že druhy tohoto parazita, které se specializují na konkrétní druh pěvce, mají vyšší prevalenci než druhy nespecifické. Dle Loiseau et al. (2017) je prevalence endemických a

hostitelsky specifických ostrovních druhů rodu *Haemoproteus* nižší na ostrovech než na pevnině.

Van Oers et al. (2010) zjistili, že u rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*) byla prevalence rodem *Haemoproteus* 26 % a *Haemoproteus* spp. infikuje převážně mladé jedince. Fecchio et al. (2015) pozorovali vyšší prevalenci rodu *Haemoproteus* u dospělých tangar bělopruhých (*Neothraupis fasciata*) (až 80 %) než u mladých jedinců, u kterých dosahovala 56,7 %. Dle Cornelius et al. (2014) je na jaře prevalence rodu *Haemoproteus* vyšší u dospělých jedinců křivky obecné (*Loxia curvirostra*) a dosahuje až 60 %. Zatímco u jedinců narozených v témže roce měla prevalence sigmoidální průběh, v červnu vrostla až na 45 %, v červenci opět poklesla na 30 % a následně od srpna až do listopadu stoupala.

Marzal et al. (2016) zjistili, že s rostoucím věkem jiříčky obecné (*Delichon urbica*) se zvyšuje pravděpodobnost nákazy rodem *Haemoproteus*. Garvin et al. (2003b) zjistili, že není rozdíl v prevalenci *Haemoproteus beckeri* u jedinců drozdce černohlavého (*Dumatella carolinensis*), kteří se vylíhli v témže roce, a jedinci, kteří se vylíhli v roce minulém.

Dle Van Oers et al. (2010) je prevalence *Haemoproteus* spp. vyšší u mladých samců rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*). Infikované samice rákosníka navíc dokázaly rychleji potlačit infekci než infikovaní samci. Fecchio et al. (2015) nezaznamenali rozdíl v prevalenci rodu *Haemoproteus* u jednotlivých pohlaví tangar bělopruhých (*Neothraupis fasciata*).

Badás et al. (2017) tvrdí, že prevalence rodu *Haemoproteus* u samců má vliv na zbarvení vajec sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus*).

Prevalence rodu *Haemoproteus* je závislá na ročním období (Cornelius et al., 2014; Ham-Dueñas et al., 2017), nadmořské výšce (Zamora-Vilchis et al., 2012), složení ptačí populace (Fecchio et al., 2017) a na ostrovním vlivu (Pérez-Rodríguez et al., 2013).

5.3 Intenzita infekce rodem *Haemoproteus*

Intenzita infekce je počet erytrocytů infikovaných rodem *Haemoproteus* na 10 000 erytrocytů. Allander a Bennett (1994) zaznamenali, že intenzita infekce v průběhu roku klesá. Dle Garvin et al. (2003b) není výrazný rozdíl v intenzitě infekce *Haemoproteus beckeri* u jedinců drozdce černohlavého (*Dumatella carolinensis*), kteří se narodili v témže roce, oproti jedincům, kteří se narodili v roce minulém. Stjernman et al. (2008) ukázali, že nejvyšší pravděpodobnost přežití mají ti jedinci sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus*), u kterých intenzita infekce *Haemoproteus majoris* dosahuje středních hodnot. Zylberberg et al. (2015) se zabývali

intenzitou infekce *Haemoproteus beckeri* u strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys oriantha*). Zjistili, že tato intenzita je u samců vyšší než u samic.

Intenzita infekce *Haemoproteus payevskiyi* je vyšší u jednoročních samic rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) než u samic dvou ročních. U samců pozorovali podobný trend, ale nebyl tak výrazný jako u samic Hasselquist et al. (2007). Bielański et al. (2017) se zabývali intenzitou infekce rodem *Haemoproteus* a délkou života u samců rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*). U samců, kteří po druhém roce života zahynuli, byla předtím vyšší intenzita infekce parazitem než u jedinců, kteří žili déle. Hammers et al. (2016) prováděli dlouholetou studii také na rákosníkovi proužkovaném, ale nezaznamenali podobný trend.

Cornelius et al. (2014) ve své práci tvrdí, že intenzita infekce je dána měsícem, místem odchyty jedince a pohlavím jedince. U samců dosahovala intenzita infekce vyšších hodnot než u samic, a to především v červenci a srpnu. Dle Sorensen et al. (2016) byla intenzita infekce vyšší v místě hnízdiště než v místě zimoviště.

Intenzita infekce má vliv na přežití jedince (Bielański et al., 2017) a je ovlivněna pohlavím a věkem jedince (Hasselquist et al., 2007).

5.4 Koinfekce

V jednom jedinci se může vyskytovat více různých linií rodu *Haemoproteus* nebo se v jednom jedinci může nacházet více rodů parazitů, např. *Haemoproteus* a *Plasmodium*, které se dle van Rooyen et al. (2013) spolu vyskytují velmi často.

Davidar a Morton (2006) zaznamenali, že koinfekce rodem *Haemoproteus* a jiným druhem parazita může mít závažnější vliv na zdraví jedince než infekce jedním druhem parazita.

Výskyt určitých druhů parazitů může korelovat pozitivně nebo negativně, proto do značné míry tento vztah závisí na konkrétních druzích parazitů, kteří se spolu vyskytují v jednom hostiteli (Clark et al., 2016).

Valkiūnas et al. (2014b) se zabývali vývojem několika druhů rodu *Haemoproteus in vitro*. *Haemoproteus lanii* a *Haemoproteus tartakovskiyi* měli souběžný sexuální vývoj a vyšší počet ookinet, než když se druhy vyvíjely odděleně.

5.4.1 Koinfekce rodem *Haemoproteus* a *Plasmodium*

Koinfekce rodem *Haemoproteus* a rodem *Plasmodium* se vyskytuje napříč roky a u většiny nakažených jedinců má podobný průběh (Van Rooyen et al., 2013).

U mlád'at ťuhýka pustinného (*Lanius meridionalis*) nedochází ke koinfekci rodem *Haemoproteus* a *Plasmodium*. Ke koinfekci těmito dvěma rody dochází pravděpodobně až v průběhu života jedince (Hernández et al., 2017). Dle Piersma a Velde (2012) nebyl výskyt parazitů vázán na pohlaví hostitele, ale samice byly častěji koinfikované.

Prevalence koinfekce rodu *Haemoproteus* a *Plasmodium* byla 16 % u jiříčky obecné (*Delichon urbica*) (Marzal et al., 2008). Dle Dunn et al. (2014) dosahovala prevalence koinfekce 47 % u strnada obecného (*Emberiza citrinella*). Prevalence koinfekce u jiříčky obecné (*Delichon urbica*) byla 22 % (Marzal et al., 2013).

Nejnižší šanci na přežití měly dvojité infikované jiříčky, zatímco zdraví jedinci měli tyto šance nejvyšší; jedinci infikovaní těmito dvěma rody parazitů zároveň mohou mít větší vejce (Marzal et al., 2008). Jiříčky koinfikované rodem *Haemoproteus* a rodem *Plasmodium*, a jiříčky, které jsou infikované pouze jedním z těchto dvou rodů parazitů, mají stejný index tělesné kondice, zatímco neinfikované jiříčky mají tento index výrazně vyšší. Navíc status infekce má výrazný vliv na růst peří; u zdravých jedinců roste peří nejrychleji, zatímco u jedinců infikovaných více druhy parazitů roste peří nejpomaleji (Marzal et al., 2013).

Marinov et al. (2017) měřili bázlivost konipase lučního (*Motacilla flava*), dle toho, jak se jedinci chovali k novým předmětům v klecích. Zjistili, že samice infikované více druhy parazitů měly větší strach než zdravé samice, zatímco u samců toto chování nebylo pozorováno.

5.4.2 Koinfekce rodem *Haemoproteus* a *Leucocytozoon*

Dunn et al. (2014) zjistili, že koinfekce rodem *Haemoproteus* a rodem *Leucocytozoon* dosahovala prevalence až 50 % u strnada obecného (*Emberiza citrinella*). Dle van Rooyen et al. (2013) byla prevalence koinfekce těmito dvěma rody 34,6 %. Smith et al. (2018) zaznamenali prevalenci koinfekce 50 %.

Koinfekce rodem *Haemoproteus* a *Leucocytozoon* může mít negativní vliv na hmotnost samců skorce vodního (*Cinclus cinclus*) (Rojo et al., 2013).

5.5 Přenos a vliv infekce rodem *Haemoproteus* na migrující ptáky

Migrující ptáci se mohou nakazit parazitem jak v místě zimoviště, tak v místě svého hnízdiště. Tito migranti mohou být také přenašeči parazitů mezi těmito místy (Greenberg a Marra, 2005).

Walderstrom et al. (2002) zjistili, že některé druhy rodu *Haemoproteus* jsou typické pro africká zimoviště, kde se migrující ptáci mohou nakazit. Tyto druhy parazita se nepřenáší na

evropské druhy ptáků, kteří se vyskytují v místě hnízdiště migrantů; existují však i druhy rodu *Haemoproteus*, které se přenáší mezi zimovišti a hnízdišti. Hellgren et al. (2007), kteří se ve své studii také zabývali ptáky migrujícími mezi Evropou a Afrikou, tvrdí, že existuje více linií rodu *Haemoproteus*, které se vyskytují pouze u místních druhů. Dle Ricklefs et al. (2017) se u migrujících druhů ptáků nacházejí odlišné linie rodu *Haemoproteus* než u místních druhů. Dále zjistili, že existují dva systémy, které se liší vzorci chování. V rámci Euro-Afrického systému nedochází k přenosu linií rodu *Haemoproteus* mezi zimovištěm a hnízdištěm. Druhý systém je Americký, v rámci kterého se určité druhy rodu *Haemoproteus* mohou vyskytovat u místních i migrujících druhů ptáků.

Møller et al. (2004) zjistili, že existuje závislost mezi infekcí rodem *Haemoproteus* a datem přiletu vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) ze zimovišť. Infekce parazitem může způsobit pozdější návrat jedince, což má dopad na reprodukci jedince.

Schrader et al. (2003) a Garvin et al. (2006) zjistili, že některé druhy migrujících ptáků, jejichž jedinci jsou infikováni rodem *Haemoproteus*, mají méně tuku a nižší hmotnost než neinfikovaní jedinci.

6 Infekce rodem *Haemoproteus* v ontogenezi ptačího hostitele

Nejčastěji se nakazí již ptáčata v hnízdě; je však obtížné určit, kdy přesně k nákaze rodem *Haemoproteus* dojde, protože prepatentní perioda může u ptáčat trvat od 11 dní do 3 týdnů (Valkiūnas, 2005). Valkiūnas (2005) po několika dnech po vylíhnutí mládřata odebral z hnízd a vychovával je v laboratorních podmínkách. U několika z těchto ptáčat byla po více jak třech týdnech po vylíhnutí detekována infekce rodem *Haemoproteus*. Merino a Potti (1995) nezaznamenali u 13denních ptáčat infekci rodem *Haemoproteus*, avšak u dospělých jedinců byli parazité přítomni. Cosgrove et al. (2006) u dvou týdenních ptáčat nepotvrdili infekci rodem *Haemoproteus*, což mohlo být způsobeno tím, že infekce rodem *Haemoproteus* byla u těchto ptáčat stále v prepatentní fázi a gametocyty se zatím neobjevily v krvi. Dle výsledků Calero-Riestra a García (2016) byl rod *Haemoproteus* pozorován pouze u dospělých jedinců.

Hasselquist et al. (2007) se zabývali infekcí rodem *Haemoproteus* u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) v místě hnízdiště. U ptáčat, která byla stará 4–9 týdnů, však nenalezli v krvi žádné gametocyty, přestože někteří rodiče ptáčat byli infikováni *Haemoproteus payevskyi*. Bensch et al. (2007) a Sorensen et al. (2016) se zabývali infekcí rodem *Haemoproteus* v místě zimoviště rákosníka velkého. Roční jedinci museli infekci získat

předešlou zimu, protože po návratu ze zimoviště již byli rodem *Haemoproteus* infikováni. Nalezli pouze jedince, kteří měli nízkou intenzitu infekce a infekce již byla chronickou.

Ze studií Hasselquist et al. (2007) a Sorensen et al. (2016) vyplývá, že k nákaze rákosníků nedochází v místě zimoviště ani v místě hnízdiště. Jedinci, u kterých by se vyskytovala akutní fáze infekce, nebyli detekováni, proto k infekci tímto rodem parazita pravděpodobně dochází v místě několika týdenní zastávky, která se nachází mezi těmito dvěma stanovišti.

Dle Bensch a Åkesson (2003) se budníček větší (*Phylloscopus trochilus*) nakazí rodem *Haemoproteus* v místě hnízdiště.

6.1 Průběh infekce

Pokud se parazit rodu *Haemoproteus* dostane do těla hostitele, začne napadat různé druhy buněk a v nich se pomnoží, (viz. kapitola 4.6). Jakmile dosáhne určitého stádia vývoje, začnou se tato stádia objevovat v krvi; toto první objevení se parazita v krvi je v případě imunologicky naivního jedince označováno jako akutní fáze. Po této akutní fázi infekce přechází do fáze chronické, kdy je parazit nedetekovatelný v periferní krvi hostitele. Většinou na jaře dochází k relapsům infekce, kdy můžeme nalézt gametocyty rodu *Haemoproteus* v periferní krvi hostitele.

6.1.1 Akutní fáze infekce

Jedinci, kteří se nakazí rodem *Haemoproteus* prodělávají nejdříve akutní fázi infekce a tito jedinci často nejsou odchyceni, protože infikovaní jedinci jsou méně mobilní, a proto o průběhu této fáze máme málo dat. Dle Valkiūnas (2005) je akutní fáze relativně krátká. V této fázi dochází k tomu, že se parazit se ve vysoké míře dostává do krve infikovaného jedince. U přeživších jedinců parazité rodu *Haemoproteus* perzistují v orgánech nakaženého jedince a infekce se stává chronickou (Valkiūnas, 2005) a v období zimy nedetekovatelnou (Barnard et al., 2010). Allander a Bennett (1994) zaznamenali, že u jedinců sýkory koňadry (*Parus major*), kteří se narodili v témže roce, byla intenzita infekce druhem *Haemoproteus majoris* nejvyšší.

U ptáčat rákosníka proužkovaného (*Acrocephalus schoenobaenus*), která ještě nevyletla z hnízda, je infekce zřídka detekována a prevalence dosahovala pouze 5 %, u ptáčat, která již vylétávají z hnízda, byla prevalence vyšší a to 58 %, ale nejvyšších hodnot (až 84 %) dosahovala u juvenilních jedinců. Prevalence infekce s věkem jedince postupně klesá, u

juvenilních jedinců dosahovala prevalence 29–100 %. U dospělých jedinců byla prevalence 44 % (Hammers et al., 2016).

6.1.2 Chronická fáze infekce

Dle Asghar et al. (2011) má chronická infekce rodem *Haemoproteus* mírný, negativní vliv na tělesný stav a reprodukci jedince.

Schoenle et al. (2017) zjistili, že chronická infekce rodem *Haemoproteus* může u ptáků zvyšovat produkci erytrocytů. U ptáků infikovaných rodem *Haemoproteus* je zvýšená hladina bílých krvinek a haptoglobinu. Haptoglobin spouští zánětlivou imunitní reakci a jeho hladina stoupá při akutních stavech infekce. U jedinců s velmi nízkou intenzitou infekce je hladina haptoglobinu stejná jako u jedinců s vyšší intenzitou infekce (Ellis et al., 2014).

6.1.3 Relapsy

V orgánech infikovaného jedince se parazité rodu *Haemoproteus* kumulují v podobě merozoitů. S nástupem jara se začnou objevovat gametocyty rodu *Haemoproteus* v krvi infikovaného jedince a dochází k relapsům infekce (Valkiūnas, 2005).

Valkiūnas et al. (2004) potvrdili, že dochází k relapsům u samců a samic bez rozdílu. U jedinců, kteří byli drženi v místnosti s nezměněnými podmínkami, nebyly relapsy parazita pozorovány, zatímco u jedinců, kteří byli vystaveni stresu nebo kterým se prodlužovala fotoperioda, došlo k objevení parazitů v periferní krvi.

Garvin et al. (2003b) si všimli, že nejvyšší prevalence dosahuje *Haemoproteus beckeri* na začátku hnízdící sezony, kdy v důsledku stresu dochází k relapsům. S koncem léta dochází ke změně infekčního statutu z pozitivního na negativní (Garvin et al., 2003b). Cornelius et al. (2014) nenalezli žádnou spojitost mezi rozmnožováním a relapsy infekce. Pérez-Rodríguez et al. (2015) zjistili, že *Haemoproteus parabelopolskyi* dosahuje maxima infekce na podzim a přes zimu není v krvi pěnic (*Sylvia*) přítomen a objevuje se znovu na jaře; existují ale i druhy rodu *Haemoproteus*, které jsou v krvi přítomny po celý rok.

Barnard et al. (2010) sledoval vlvovce severního (*Euphagus carolinus*) v místě zimoviště a v místě hnízdiště a rod *Haemoproteus* se u tohoto druhu pěvce vyskytuje v periferní krvi pouze během období hnízdění, kdy dochází k relapsům této infekce.

Haemoproteus payevskyi, který infikoval některé rákosníky velké (*Acrocephalus arundinaceus*), byl nalezen ve stádiu gametocytů v erytrocytech infikovaných jedinců. V tomto

období byla intenzita infekce nejvyšší u a v průběhu hnízdění postupně klesala (Hasselquist et al., 2007).

6.2 Změny infekčního statutu

Infekční status rodu *Haemoproteus* se může u nakažených jedinců měnit. Dle Bensch et al. (2007) dochází spíše k zisku infekce rodem *Haemoproteus*. Piersma a Velde (2012) také zjistili, že mezi lety dochází spíše k zisku nové infekce než k její ztrátě; také zjistili, že je vyšší pravděpodobnost infekce novou linií parazita než reinfekce linií, kterou byl jedinec nakažen minulou sezónou.

Hammers et al. (2016) nenalezli u většiny rákosníků seychelských (*Acrocephalus sechellensis*) změnu infekčního statutu ve dvou po sobě následujících letech. U některých infikovaných jedinců se spíše snižovala intenzita infekce pod detekovatelnou hranici. Nejvyšší pravděpodobnost nákazy rodem *Haemoproteus* byla během prvního roku života jedince, u starších jedinců byla tato pravděpodobnost nízká. Pohlaví jedince však nehrálo roli. Dle Hasselquist et al. (2007), kteří se zabývali rákosníkem velkým (*Acrocephalus arundinaceus*), u většiny jedinců nedošlo ke změně infekčního statusu, zatímco u některých jedinců docházelo spíše ke ztrátě infekce rodem *Haemoproteus*.

Dubiec et al. (2017) prováděli studii na sýkoře koňadře (*Parus major*) u žádné infikované sýkory nedošlo ke změně statusu na neinfikovaný. Spíše docházelo k zisku dalších druhů rodu *Haemoproteus*. Podmokla et al. (2017) a Synek et al. (2013b), kteří sledovali sýkoru modřinku (*Cyanistes caeruleus*) a hýla rudého (*Carpodacus erythrinus*), zaznamenali také zisk infekce.

Zylberberg et al. (2015) zjistili, že někteří jedinci strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) infikovaní rodem *Haemoproteus* dokázali infekci potlačit na minimální hodnotu, případně se infekce stala chronickou. Podmokla et al. (2014) testovali sýkory modřinky a dospěli k závěru, že mezi dvěma hnízdními období je vyšší pravděpodobnost zisku parazita z rodu *Haemoproteus* než jeho ztráta.

Dle Latta a Ricklefs (2010) si 58 % jedinců zachovalo pozitivní infekční status a 68 % jedinců si zachovalo negativní infekční status mezi jednotlivými roky. Pouze 11 % jedinců, kteří si zachovali pozitivní infekční status, bylo infikováno stejnou linií rodu *Haemoproteus*, ale u 47 % jedinců se sice infekční status nezměnil, ale změnila se linie, kterou byl jedinec infikován.

7 Závěr

Rod *Haemoproteus* je celosvětově rozšířený parazit, který má dvouhostitelský životní cyklus. Jeho vektory jsou kloši (Hippoboscidae) a tiplíci (Ceratopogonidae). Mezihostitelem rodu *Haemoproteus* jsou ptáci, ve kterých tento parazit tráví většinu svého života. Rod *Haemoproteus* u ptáků snižuje míru přežití, má pozitivní vliv na snůšku vajec u samic a negativní vliv na zbarvení peří u samců, u migrujících ptáků má vliv na hmotnost jedince a podíl tukových zásob. Intenzita infekce tímto parazitem má také vliv na přežití infikovaného jedince. V průběhu života mezihostitele dochází spíše k zisku infekce rodem *Haemoproteus* než k její ztrátě. Avšak byly zaznamenány případy, kdy došlo k potlačení infekce tímto parazitem.

Prevalence rodu *Haemoproteus* je závislá hlavně na výskytu vektora, který je ovlivněn ročním obdobím. Dalším faktorem ovlivňujícím výskyt parazita může být zalesnění území, případně vesnický ráz krajiny, jelikož v městských oblastech nebyl rod *Haemoproteus* detekován.

Persistence rodu *Haemoproteus* může být ovlivněna imunitním systémem hostitele. Imunologicky naivní jedinci mohou této infekci podlehnout a parazit by tak nemohl dokončit svůj životní cyklus a nemohl by se dále přenést. Na druhou stranu může být infekce rodem *Haemoproteus* imunitním systémem infikovaného ptáka potlačena. Nejčastěji však rod *Haemoproteus* zůstává v těle infikovaného hostitele po celý jeho život.

Je pravděpodobné, že jedinci, u kterých je intenzita infekce nejsilnější, jsou méně mobilní, proto do místa zimoviště či hnízdiště přilétají později než jedinci s nižší mírou infekce, a proto nejsme schopni detekovat akutní fázi infekce.

V databázi MalAvi je zaregistrováno přes 1200 haplotypů rodu *Haemoproteus*, většina z nich je plně osekvenována. V současné době známe asi 150 druhů rodu *Haemoproteus*, ale o některých z nich víme pouze to, že byli pozorováni. Máme velmi málo informací o průběhu exoerytrocytárního vývoje. V dnešní době se používá metoda PCR k určení přítomnosti parazita v krvi jedince, protože v případě chronické fáze infekce jsou exoerytrocytární stádia v endotelových buňkách hostitele. Mikroskopie se většinou používá k určení toho, zda je parazit přítomen v periferní krvi, ale k určení haplotypu parazita se používá PCR.

Rod *Haemoproteus* není nebezpečný pro člověka, ačkoliv se spekuluje o možnosti jeho přenosu na něj. Proto tomuto druhu parazita nebyla v minulosti věnována taková pozornost jako jeho příbuznému rodu *Plasmodium*.

V současné době se ukazuje, že rod *Haemoproteus* může ovlivňovat ptačí hostitele různým způsobem. Rod *Haemoproteus* nás bude i nadále překvapovat ve svém vlivu na hostitele.

8 Seznam použité literatury

- Ahmed, F.E. a A.H.H. Mohammed. Schizogony in *Haemoproteus columbae* Kruse. *Journal of Protozoology*. 1977, **24**, 389-93.
- Allander, K. a G. F. Bennett. Prevalence and intensity of haematozoan infection in a population of great tits *Parus major* from Gotland, Sweden. *Journal of Avian Biology*. 1994, **25**, 69–74.
- Asghar, M., D. Hasselquist, B. Hansson, P. Zehtindjiev, H. Westerdahl, a S. Bensch. Hidden costs of infection: chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science*. 2015, **347**, 436–38.
- Asghar M., D. Hasselquist, a S. Bensch. Are chronic avian haemosporidian infections costly in wild birds?. *Journal of Avian Biology*. 2011, **42**, 530–37.
- Atkinson C.T., a C. van Riper. Pathogenicity and epizootiology of avian haematozoa: Plasmodium, Leucocytozoon, and Haemoproteus. In: Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behavior. London: Oxford University Press. 1991, 19-48
- Atkinson, C. T., R. J. Dusek, K. L. Woods, a W. M. Iko. 2000. Pathogenicity of avian malaria in experimentally-infected hawaii amakihi. *Journal of Wildlife Diseases*. 2000, **36**, 197–204.
- Atkinson, C. T., N. J. Thomas, a D. B. Hunter. *Parasitic Diseases of Wild Birds*. Ames: Blackwell Publishing, 2008. ISBN-13: 978-0-8138-2081-1/2008.
- Atkinson, C. T., K. S. Saili, R. B. Utzurrum, a S. I. Jarvi. Experimental evidence for evolved tolerance to avian malaria in a wild population of low elevation Hawai'i 'Amakihi Hemignathus Emphasis. *EcoHealth*. 2013, **10**, 366–75.
- Badás, E. P., J. Martínez, J. Rivero-de Aguilar, M. Stevens, M. van der Velde, J. Komdeur, a S. Merino. Eggshell pigmentation in the blue tit: male quality matters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2017, **71**, 57.
- Barnard, W. H., C. Mettke-Hofmann, a S. M. Matsuoka. Prevalence of hematozoa infections among breeding and wintering rusty blackbirds. *The Condor*. 2010, **112**, 849–53.
- Belo, N. O., R. T. Pinheiro, E. S. Reis, R. E. Ricklefs, a É. M. Braga. Prevalence and lineage diversity of avian haemosporidians from three distinct cerrado habitats in Brazil. *PLOS ONE*. 2011, **6**, e17654.

- Bennett, G. F. *Haemoproteus Gabaldoni* n. Sp. (Apicomplexa: Haemosporidae) from the muscovy duck *Cairina moschata* (Aves: Anatidae). *Systematic Parasitology*. 1993, **25**, 119–123.
- Bensch, S., & Åkesson. Temporal and spatial variation of haemosporidians in scandinavian willow warblers. *Journal of Parasitology*. 2003 **89**, 388–91.
- Bensch, S., O. Hellgren, & Perez-Tris. 2009. MalAvi: a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. *Molecular Ecology Resources*. 2009, **9**, 1353–58.
- Bensch, S., J. Waldenström, N. Jonzén, H. Westerdahl, B. Hansson, D. Sejberg, & D. Hasselquist. Temporal dynamics and diversity of avian malaria parasites in a single host species. *Journal of Animal Ecology*. 2007, **76**, 112–22.
- Bielański, W., A. Biedrzycka, T. Zając, A. Ćmiel, & W. Solarz. Age-related parasite load and longevity patterns in the sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*. *Journal of Avian Biology*. 2017, **48**, 997–1004.
- Bichet, C., G. Sorci, A. Robert, R. Julliard, Á. Z. Lendvai, O. Chastel, S. Garnier, & C. Loiseau. Epidemiology of *Plasmodium relictum* infection in the house sparrow. *Journal of Parasitology*. 2014, **100**, 59–65.
- Bukauskaitė, D., R. Bernotienė, T. A. Iezhova, & G. Valkiūnas. Mechanisms of mortality in *Culicoides* biting midges due to *Haemoproteus* infection. *Parasitology*. 2016, **143**, 1748–54.
- Calero-Riestra, M., & T. García. Sex-dependent differences in avian malaria prevalence and consequences of infections on nestling growth and adult condition in the tawny pipit, *Anthus campestris*. *Malaria Journal*. 2016, **15**, 178.
- Cator, L. J., J. George, S. Blanford, C. C. Murdock, T. C. Baker, A. F. Read, & M. B. Thomas. Manipulation without the parasite: altered feeding behaviour of mosquitoes is not dependent on infection with malaria parasites. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013, **280**, 20130711–20130711.
- Clark, N. J., S. M. Clegg, & M. R. Lima. A review of global diversity in avian haemosporidians (*Plasmodium* and *Haemoproteus*: Haemosporida): new insights from molecular data. *International Journal for Parasitology* 2014, **44**, 329–38.

- Clark, N. J., K. Wells, D. Dimitrov, and M. Clegg. Co-infections and environmental conditions drive the distributions of blood parasites in wild birds. *Journal of Animal Ecology*. 2016, **85**, 1461–70.
- Coral, A. A., G. Valkiūnas, A. D. González, and N. E. Matta. In vitro development of *Haemoproteus columbae* (Haemosporida: Haemoproteidae), with perspectives for genomic studies of avian haemosporidian parasites. *Experimental Parasitology*. 2015, **157**, 163–69.
- Cornelius, E. A., A. K. Davis, and S. A. Altizer. How Important are hemoparasites to migratory songbirds? evaluating physiological measures and infection status in three neotropical migrants during stopover. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2014, **87**, 719–28.
- Cornelius, J. M., M. Zylberberg, C. W. Breuner, A. C. Gleiss, and T. P. Hahn. Assessing the role of reproduction and stress in the spring emergence of haematozoan parasites in birds. *Journal of Experimental Biology*. 2014, **217**, 841–49.
- Cosgrove, C. L., S. C. L. Knowles, K. P. Day, and B. C. Sheldon. No evidence for avian malaria infection during the nestling phase in a passerine bird. *Journal of Parasitology*. 2006, **92**, 1302–4.
- Davidar, P., and E. S. Morton. Are multiple infections more severe for purple martins (*Progne subis*) than single infections?. *Auk*. 2006, **123**, 141–47.
- Davies, D. M. Longevity of black flies in captivity. *Canadian Journal of Zoology*. 1953, **31**, 304–312.
- Delhaye, J., T. Jenkins, O. Glairot, and P. Christe. Avian malaria and bird humoral immune response. *Malaria Journal*. 2018, **17**, 77.
- Donovan, T. A., M. Schrenzel, T. A. Tucker, A. P. Pessier, and I. H. Stalis. Hepatic hemorrhage, hemocoelom, and sudden death due to *Haemoproteus* infection in passerine birds: eleven cases. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*. 2008, **20**, 304–13.
- Drovetski S. V., S. A. Aghayan, V. A. Mata, R. J. Lopes, N. A. Mode, J. A. Harvey, and G. Voelker. Does the niche breadth or trade-off hypothesis explain the abundance–occupancy relationship in avian Haemosporidia?. *Molecular Ecology*. 2014, **23**, 3322–29.
- Dubiec, A., E. Podmokła, and L. Gustafsson. Intra-individual changes in haemosporidian infections over the nesting period in great tit females. *Parasitology Research*. 2017, **116**, 2385–92.

- Dunn, J. C., S. J. Goodman, T. G. Benton, a K. C. Hamer. Active blood parasite infection is not limited to the breeding season in a declining farmland bird. *Journal of Parasitology*. 2014, **100**, 260–66.
- Earlé, R. A., S. S. Bastianello, G. F. Bennett, a R. C. Krecek. Histopathology and morphology of the tissue stages of *Haemoproteus Columbae* causing mortality in Columbiformes. *Avian Pathology: Journal of the W.V.P.A.* 1993, **22**, 67–80.
- Eeva, T., a T. Klemola. Variation in prevalence and intensity of two avian ectoparasites in a polluted area. *Parasitology*. 2013, **140**, 1384–93.
- Ellis, V. A., M. R. Kunkel, a R.t E. Ricklefs. The ecology of host immune responses to chronic avian haemosporidian infection. *Oecologia*. 2014, **176**, 729–37.
- Fallis, A. M., a G. F. Bennett. Description of *Haemoproteus canachites* n. sp. (Sporozoa: Haemoproteidae) and sporogony in *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). *Canadian Journal of Zoology*. 1960, **38**, 455–464.
- Fecchio, A., M. R. Lima, P. Silveira, A. C. A. Ribas, R. Caparroz, a M. A. Marini. Age, but not sex and seasonality, influence haemosporida prevalence in white-banded tanagers (*Neothraupis sasciata*) from central Brazil. *Canadian Journal of Zoology*. 2015, **93**, 71–77.
- Fecchio A., R. Pinheiro, G. Felix, I. P. Faria, J. B. Pinho, G. A. Lacorte, E. M. Braga, I. P. Farias, A. Aleixo, V. V. Tkach, M. D. Collins, J. A. Bell, J. D. Weckstein. Host community similarity and geography shape the diversity and distribution of haemosporidian parasites in Amazonian birds. *Ecography*. 2017, **41**, 505–15.
- Figuerola J., E. Muñoz, R. Gutiérrez, a D. Ferrer. Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the ciril bunting, *Emberiza cirilus*. *Functional Ecology*. 1999, **13**, 594–601.
- Freeman-Gallant, C. R., a C. C. Taff. Age-specific patterns of infection with haemosporidians and trypanosomes in a warbler: implications for sexual selection. *Oecologia*. 2017, **184**, 813–23.
- Gardiner, C. H., H. J. Jenkins, a K. S. Mahoney. Myositis and death in bobwhites, *Colinus virginianus* (L.) due to hemorrhagic cysts of haemosporozoan of undetermined taxonomic status. *Journal of Wildlife Diseases*. 1984, **20**, 308-318.
- Garnham, P. C. *Malaria Parasites and Other Haemosporidia*. Blackwell University Press, New York.

- Garvin, M. C., J. P. Basbaum, R. M. Ducore, a K. E. Bell. Patterns of haemoproteus beckeri parasitism in the gray catbird (*Dumetella carolinensis*) during the breeding season. *Journal of Wildlife Diseases*. 2003b, **39**, 582–87.
- Garvin, M. C., C. C. Szell, a F. R. Moore. Blood parasites of nearctic–neotropical migrant passerine birds during spring trans-gulf migration: impact on host body condition. *Journal of Parasitology*. 2006, **92**, 990–96.
- Gilman S., D. T. Blumstein, a J.Foufopoulos. The effect of hemosporidian infections on white-crowned sparrow singing behavior. *Ethology*. 2007, **113**, 437–45.
- Greenberg R., a P. P. Marra. Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration. Baltimore: Johns Hopkins University Press: 2005. ISBN 0-8018-8107-2.
- Ham-Dueñas, J. G., L. Chapa-Vargas, C. M. Stracey, a E. Huber-Sannwald. Haemosporidian prevalence and parasitaemia in the black-throated sparrow (*Amphispiza bilineata*) in central-mexican dryland habitats. *Parasitology Research*. 2017, **116**, 2527–37.
- Hammers, M., J. Komdeur, S. A. Kingma, K. Hutchings, E. A. Fairfield, D. L. Gilroy, a D. S. Richardson. Age-specific haemosporidian infection dynamics and survival in seychelles warblers. *Scientific Reports*. 2016, **6**, 29720.
- Hasselquist, D., Ö. Östman, J. Waldenström, a S. Bensch. Temporal patterns of occurrence and transmission of the blood parasite *Haemoproteus payevskyi* in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology*. 2007, **148**, 401–9.
- Hellgren O., J. Waldenström, J. Pérez-Tris, E. Szölli, D. Hasselquist, A. Krizanauskiene, U. Ottosson, a S. Bensch. Detecting shifts of transmission areas in avian blood parasites — a phylogenetic approach. *Molecular Ecology*. 2007, **16**, 1281–90.
- Hernández, M. Á., M. Á. Rojo, F. Campos, F. Gutiérrez-Corchero, a G. Moreno-Rueda. Haemosporidian prevalence in southern grey shrike *Lanius meridionalis* nestlings: impact on body condition and geographic distribution in the Iberian Peninsula. *Bird Study*. 2017, **64**, 362–73.
- Hörak, P., I. Ots, H. Vellau, C. Spottiswoode, a A. P. Møller. Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia*. 2001, **126**, 166–73.

- Hutson, A. M. Diptera: keds, flat-flies and bat-flies (Hippoboscidae and Nycteribiidae). *Handbooks for the Identification of British Insects*. 1984, **10**, part 7.
- Illera J. C., Á. Fernández-Álvarez, C. N. Hernández-Flores, a P. Foronda. Unforeseen biogeographical patterns in a multiple parasite system in Macaronesia. *Journal of Biogeography*. 2015, **42**, 1858–70.
- Ishtiaq, F., C. G. R. Bowden, a Y. V. Jhala. Seasonal dynamics in mosquito abundance and temperature do not influence avian malaria prevalence in the himalayan foothills. *Ecology and Evolution*. 2017, **7**, 8040–57.
- Klei, T. R., a D. L. DeGiusti. Seasonal occurrence of *Haemoproteus columbae* kruse and its vector *Pseudolynchia canariensis* bequaert. *Journal of Wildlife Diseases*. 1975, **11**, 130–35.
- Knowles S. C. L., V. Palinauskas, a B. C. Sheldon. Chronic malaria infections increase family inequalities and reduce parental fitness: experimental evidence from a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology*. 2010, **23**, 557–69.
- Kulma, K., M. Low, S. Bensch, a A. Qvarnström. Malaria-infected female collared flycatchers (*Ficedula albicollis*) do not pay the cost of late breeding. *PLOS ONE*. 2014, **9**, e85822.
- Lashev, L. D., A. K. Bouchukov, a G. Penchev. Effect of testosterone on the pharmacokinetics of sulphadimidine and sulphachloropyrazine in roosters: a preliminary report. *British Veterinary Journal*. 1995, **151**, 331-336.
- Latta, S. C., a R. E. Ricklefs. Prevalence patterns of avian haemosporida on Hispaniola. *Journal of Avian Biology*. 2010, **41**, 25–33.
- Levin, I. I., a P. G. Parker. Prevalence of *Haemoproteus iwa* in galapagos great frigatebirds (*Fregata minor*) and their obligate fly ectoparasite (*Olfersia spinifera*). *Journal of Parasitology*. 2012, **98**, 924–29.
- Levin I. I., a P. G. Parker. Infection with *Haemoproteus iwa* affects vector movement in a hippoboscid fly—frigatebird system. *Molecular Ecology*. 2014, **23**, 947–53.
- Liutkevičius, G. The study of the effects of *Haemoproteus dolniki*, *H. balmorali*, *H. tartakovskiyi* (Haemosporida: Haemoproteidae) on the mortality of *Culicoides impunctatus* (Diptera: Ceratopogonidae). *Acta Zoologica Lituanica*. 2000, **10**, 3–8.

- Loiseau, C., M. Melo, E. Lobato, J. S. Beadell, R. C. Fleischer, S. Reis, C. Doutrelant, a R. Covas. insularity effects on the assemblage of the blood parasite community of the birds from the gulf of Guinea. *Journal of Biogeography*. 2017, **44**, 2607–17.
- Lotta, I. A., M. A. Pacheco, A. A. Escalante, A.D. González, J.S. Mantilla, L. I. Moncada, P. H. Adler, a N. E. Matta. Leucocytozoon diversity and possible vectors in the neotropical highlands of Colombia. *Protist*. 2016, 167, 185–204.
- Maia, J. P., D. J. Harris, a S. Carranza. Reconstruction of the evolutionary history of Haemosporida (Apicomplexa) based on the cyt b gene with characterization of haemocystidium in geckos (Squamata: Gekkota) from Oman". *Parasitology International*. 2016, **65**, 5–11.
- Marinov, M.P., C. Marchetti, D. Dimitrov, M. Ilieva, a P. Zehindjiev. Mixed haemosporidian infections are associated with higher fearfulness in yellow wagtail (*Motacilla flava*). *Canadian Journal of Zoology*. 2017, **95**, 405–10.
- Martinez-de la Puente, J., S. Merino, G. Tomas, J. Moreno, J. Morales, E. Lobato, S. Garcia-Fraile, a E. J. Belda. The Blood parasite *Haemoproteus* reduces survival in a wild bird: a medication experiment. *Biology Letters*. 2010, **6**, 663–65.
- Martínez-de la Puente J., J. Martínez, J. Rivero-de Aguilar, J. Herrero, a S. Merino. On the specificity of avian blood parasites: revealing specific and generalist relationships between haemosporidians and biting midges. *Molecular Ecology*. 2011, **20**, 3275–87.
- Marzal, A., F. de Lope, C. Navarro, A. P. Møller. Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia*. 2005, **142**, 541-5.
- Marzal, A., S. Bensch, M. Reviriego, J. Balbontin, a F. de Lope. Effects of malaria double infection in birds: one plus one is not two. *Journal of Evolutionary Biology*. 2008, **21**, 979–87.
- Marzal A., M. Asghar, L. Rodríguez, M. Reviriego, I. G. Hermosell, J. Balbontín, L. Garcia-Longoria, F. de Lope, a S. Bensch. Co-infections by malaria parasites decrease feather growth but not feather quality in house martin. *Journal of Avian Biology*. 2013, **44**, 437–44.
- Marzal, A., J. Balbontin, M. Reviriego, L. Garcia-Longoria, C. Relinque, I. G. Hermosell, S. Magallanes, C. Lopez-Calderon, F. de Lope, a A. P. Moller. A longitudinal study of age-related changes in *Haemoproteus* infection in a Passerine bird. *Oikos*. 2016, **125**, 1092–99.

- McFadden, G. I., a E. Yeh. The apicoplast: now you see it, now you don't. *International Journal for Parasitology*. 2017, **47**, 137–44.
- Merila, J., B. C. Sheldon, a K. Lindstrom. Plumage brightness in relation to haematozoan infections in the greenfinch *Carduelis chloris*: bright males are a good bet". *Ecoscience*. 1999, **6**, 12–18.
- Merino, S., aj. Potti. High prevalence of hematozoa in nestlings of a passerine species, the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *The Auk*. 1995, **112**, 1041–43.
- Merino, S., J. Moreno, J. J. Sanz, a E. Arriero. Are avian blood parasites pathogenic in the wild? a medication experiment in blue tits (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 2000, **267**, 2507–10.
- Merino, S., J. Moreno, R. A. Vasquez, J. Martinez, I. Sanchez-Monsalvez, C. F. Estades, S. Ippi, P. Sabat, R. Rozzi, a S. Mcgehee. Haematozoa in forest birds from southern Chile: latitudinal gradients in prevalence and parasite lineage richness. *Austral Ecology*. 2008, **33**, 329–40.
- Moller, A. P., C. Biard, J. D. Blount, D. C. Houston, P. Ninni, N. Saino, a P. F. Surai. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability?. *Avian and Poultry Biology Reviews*. 2000, **11**, 137–59.
- Møller, A. P., F. de Lope, a N. Saino. Parasitism, immunity, and arrival date in a migratory bird, the barn swallow. *Ecology*. 2004, **85**, 206–19.
- Møller, A. P., a J T. Nielsen. Malaria and risk of predation: a comparative study of birds. *Ecology*. 2007, **88**, 871–81.
- Njabo K. Y., A. J. Cornel, C. Bonneaud, E. Toffelmier, R. N. M. Sehgal, G. Valkiūnas, A. F. Russell, a T. B. Smith. Nonspecific patterns of vector, host and avian malaria parasite associations in a central African rainforest. *Molecular Ecology*. 2010, **20**, 1049–61.
- Norte A. C., P. M. Araújo., H. L. Sampaio, J. P. Sousa, a J. A. Ramos. Haematozoa infections in a great tit *Parus major* population in central Portugal: relationships with breeding effort and health. *Ibis*. 2009, **151**, 677–88.
- Orkun, O., a E. Guven. A new species of haemoproteus from a tortoise (*Testudo graeca*) in turkey, with remarks on molecular phylogenetic and morphological analysis. *Journal of Parasitology*. 2013, **99**, 112–17.

- Pérez-Rodríguez A., Á. Ramírez, D. S. Richardson, a J. Pérez-Tris. Evolution of parasite island syndromes without long-term host population isolation: parasite dynamics in Macaronesian blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Global Ecology and Biogeography*. 2013, **22**, 1272–81.
- Pérez-Rodríguez, A., I. de la Hera, S. Bensch, aj. Pérez-Tris. Evolution of seasonal transmission patterns in avian blood-borne parasites. *International Journal for Parasitology*. 2015, **45**, 605–11.
- Peirce, M. A. Order Haemospororida Danilewsky, 1885. In *An Illustrated Guide to the Protozoa*, Vol. 1, 2nd ed., J. J. Lee, G. F. Leedale, a P. Bradbury (eds). Society of Protozoologists, Lawrence, KS, pp. 339-347.
- Piersma, T., a M. van der Velde. Dutch House martins *Delichon urbicum* gain blood parasite infections over their lifetime, but do not seem to suffer. *Journal of Ornithology*. 2012, **153**, 907–12.
- Pinsonneault, J., a W. Sadeé. Pharmacogenomics of multigenic diseases: sex-specific differences in disease and treatment outcome. *Aaps Pharmsci*. 2003, **5**, 29.
- Podmokła, E., A. Dubiec, S. M. Drobniak, A. Arct, L. Gustafsson, a M. Cichoń. Determinants of prevalence and intensity of infection with malaria parasites in the blue tit. *Journal of Ornithology*. 2014, **155**, 721–27.
- Podmokła, E., A. Dubiec, S. M. Drobniak, J. Sudyka, A. Krupski, A. Arct, L. Gustafsson, a M. Cichoń. Effect of haemosporidian infections on host survival and recapture rate in the blue tit. *Journal of Avian Biology*. 2017, **48**, 796–803.
- Quillfeldt, P., J. Martínez, J. Hennicke, K. Ludynia, A. Gladbach, J. F. Masello, S. Riou, a S. Merino. Hemosporidian blood parasites in seabirds—a comparative genetic study of species from Antarctic to tropical habitats. *Die Naturwissenschaften*. 2010, **97**, 809–17.
- Reinoso-Perez T. M., J. C. Canales-Delgadillo, L. Chapa-Vargas, a L. Riego-Ruiz. Haemosporidian parasite prevalence, parasitemia, and diversity in three resident bird species at a shrubland dominated landscape of the mexican highland plateau. *Parasites & Vectors* 2016, **9**, 307.
- Ricklefs R. E., M. Medeiros, V. A. Ellis, M. Svensson-Coelho, J. G. Blake, B. A. Loiselle, L. Soares, A. Fecchio, D. Outlaw, P. P. Marra, S. C. Latta, G. Valkiūnas, O. Hellgran, S. Bensch.

- Avian migration and the distribution of malaria parasites in New World passerine birds. *Journal of Biogeography*. 2017, **44**, 1113–23.
- Rojo, M. Á., F. Campos, M. Á. Hernández, S. Dias, E. Santos, T. Santamaría, a L. Corrales. Prevalence of haematozoan parasites in the white-throated dipper *Cinclus cinclus* in southern Europe. *Bird Study*. 2013, **60**, 247–56.
- J. Samour. *Avian Medicine*. Vitalsource Technologies, Inc 2016. ISBN: 978-0-7234-3832-8
- Santiago-Alarcon, D., P. Havelka, H. M. Schaefer, a G. Segelbacher. Bloodmeal analysis reveals avian plasmodium infections and broad host preferences of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) vectors. *PLOS ONE*. 2012a, **7**, e31098.
- Santiago-Alarcon D., V. Palinauskas, a H. M. Schaefer. Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: untangling parasite life cycles and their taxonomy. *Biological Reviews*. 2012b, **87**, 928–64.
- Scheuerlein, A., a R. E. Ricklefs. Prevalence of blood parasites in European passeriform birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2004, **271**, 1363–70.
- Schoenle L. A., M. Kernbach, M. F. Haussmann, F. Bonier, I. T. Moore, a D. Ardia. An experimental test of the physiological consequences of avian malaria infection. *Journal of Animal Ecology*. 2017, **86**, 1483–96.
- Schrader, M. S., E. L. Walters, F. C. James, a E. C. Greiner. Seasonal prevalence of a haematozoan parasite of red-bellied woodpeckers (*Melanerpes carolinus*) and its association with host condition and overwinter survival. *Auk (American Ornithologists Union)*. 2003, **120**, 130.
- Shen, B., a L. D. Sibley. The moving junction, a key portal to host cell invasion by apicomplexan parasites. *Current Opinion in Microbiology*. 2012, **15**, 449-455.
- Sijbranda, D. C., B. D. Gartrell, Z. L. Grange, a L. Howe. Use of a real-time PCR to explore the intensity of *Plasmodium* spp. infections in native, endemic and introduced New Zealand birds. *Parasitology*. 2017, **144**, 1743–51.
- Smith, J. D., S. A. Gill, K. M. Baker, a M. J. Vonhof. Prevalence and diversity of avian haemosporida infecting songbirds in southwest Michigan. *Parasitology Research*. 2018, **117**, 471–89.

- Sorensen, M. C., M. Asghar, S. Bensch, G. D. Fairhurst, S. Jenni-Eiermann, a C. N. Spottiswoode. A rare study from the wintering grounds provides insight into the costs of malaria infection for migratory birds. *Journal of Avian Biology*. 201, **647**, 575–82.
- Stjernman, M., L. Råberg, J. Å. Nilsson. Maximum host survival at intermediate parasite infection intensities. *PLOS ONE*. 2008, **3**, e2463.
- Synek, P., P. Munclinger, T. Albrecht, aj. Votýpka. Avian haemosporidians in haematophagous insects in the Czech Republic. *Parasitology Research*. 2013a, **112**, 839–45.
- Synek, P., T. Albrecht, M. Vinkler, J. Schnitzer, J. Votýpka, a P. Munclinger. Haemosporidian parasites of a european passerine wintering in south Asia: diversity, mixed infections and effect on host condition. *Parasitology Research*. 2013b, **112**, 1667–77.
- Valkiūnas, G., G. Liutkevičius, a T. A. Iezhova. Complete development of three species of Haemoproteus (Haemosporida, Haemoproteidae) in the biting midge *Culicoides impunctatus* (Diptera, Ceratopogonidae). *Journal of Parasitology*. 2002, **88**, 864–68
- Valkiūnas, G., P. Salaman, a T. A. Iezhova. Paucity of hematozoa in colombian birds. *Journal of Wildlife Diseases*. 2003, **39**, 445–48.
- Valkiūnas, G., F. Bairlein, T. A. Iezhova, a O. V. Dolnik. Factors affecting the relapse of Haemoproteus belopolskyi infections and the parasitaemia of Trypanosoma spp. in a naturally infected european songbird, the blackcap *Sylvia atricapilla*. *Parasitology Research*. 2004, **93**, 218–22.
- Valkiūnas, G., a T. A. Iezhova. The transmission of Haemoproteus belopolskyi (Haemosporida: Haemoproteidae) of blackcap by *Culicoides impunctatus* (Diptera: Ceratopogonidae). *Journal of Parasitology*. 2004, **90**, 196–98.
- Valkiūnas, G. *Avian Malaria Parasites and Other Haemosporidia*. Boca, Florida: CRC Press, 2005. ISBN 0-415-30097-5.
- Valkiūnas, G., T. Žičkus, A. P. Shapoval, a T. A. Iezhova. Effect of Haemoproteus belopolskyi (Haemosporida: Haemoproteidae) on body mass of the blackcap *Sylvia atricapilla*. *Journal of Parasitology*. 2006, **92**, 1123–25.
- Valkiūnas, G., R. Kazlauskienė, R. Bernotienė, V. Palinauskas, a T. A. Iezhova. Abortive long-lasting sporogony of two haemoproteus species (Haemosporida, Haemoproteidae) in the

- mosquito *Ochlerotatus cantans*, with perspectives on haemosporidian vector research. *Parasitology Research*. 2013b, **112**, 2159–69.
- Valkiūnas, G., R. Kazlauskienė, R. Bernotienė, D. Bukauskaitė, V. Palinauskas, a T. A. Iezhova. Haemoproteus infections (Haemosporida, Haemoproteidae) kill bird-biting mosquitoes". *Parasitology Research*. 2014a, **113**, 1011–18.
- Valkiūnas, G., V. Palinauskas, M. Ilgūnas, R. Bernotienė, a T. A. Iezhova. In vitro development of Haemoproteus parasites: the efficiency of reproductive cells increase during simultaneous sexual process of different lineages. *Parasitology Research*. 2014b, **113**, 1417–23.
- Van Oers, K., D. S. Richardson, S. A. Sæther, aj. Komdeur. Reduced blood parasite prevalence with age in the seychelles warbler: selective mortality or suppression of infection?. *Journal of Ornithology*. 2010, **151**, 69–77.
- Van Rooyen, J., F. Lalubin, O. Glaizot, a P. Christe. Avian haemosporidian persistence and co-infection in great tits at the individual level. *Malaria Journal*. 2013, **12**, 40.
- Volf, P., P. Horák, I. Čepička, J. Flegr, J. Lukeš, L. Mikeš, M. Svobodová, J. Vávra, aj. Votýpka. *Paraziti a jejich biologie*. Praha: Triton, 2007. ISBN 978-80-7387-008-9.
- Waite, J. L., A. R. Henry, F. R. Adler, a D. H. Clayton. Sex-specific effects of an avian malaria parasite on an insect vector: support for the resource limitation hypothesis. *Ecology*. 2012, **93**, 2448–55.
- Waldenström J., Bensch S., Kiboi S., Hasselquist D., a Ottosson U. Cross-species infection of blood parasites between resident and migratory songbirds in Africa. *Molecular Ecology* 2002, **11**, 1545–54.
- Wekesa J. w., R.S. Copeland, R. W. Mwangi. Effect of Plasmodium falciparum on blood feeding-behavior of naturally infected anopheles mosquitos in western Kenya. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 1992, **47**, 484-488.
- Wood M. J., C. L. Cosgrove, T. A. Wilkin, S. C. L. Knowles, K. P. Day, a B. C. Sheldon. Within-population variation in prevalence and lineage distribution of avian malaria in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Molecular Ecology*. 2007, **16**, 3263–73.
- Zamora-Vilchis, I., S. E. Williams, a C. N. Johnson. Environmental temperature affects prevalence of blood parasites of birds on an elevation gradient: implications for disease in a warming climate. *Plos One*. 2012, **7**, e39208.

- Zylberberg, M., E. P. Derryberry, C. W. Breuner, E. A. Macdougall-Shackleton, J. M. Cornelius, a T. P. Hahn. Haemoproteus infected birds have increased lifetime reproductive success. *Parasitology*. 2015, **142**, 1033–43.
- Žiegytė, R., V. Palinauskas, R. Bernotiene, T. A. Iezhova, a G. Valkiunas. Haemoproteus minutus and Haemoproteus belopolskyi (Haemoproteidae): complete sporogony in the biting midge Culicoides impunctatus (Ceratopogonidae), with implications on epidemiology of haemoproteosis. *Experimental Parasitology*. 2014, **145**, 74–79.
- Žiegytė, R., a G. Valkiūnas. Recent advances in vector studies of avian haemosporidian parasites. *Ekologija*. 2014b, **60**.
- Žiegytė, R., R. Bernotiene, V. Palinauskas, a G. Valkiūnas. Haemoproteus tartakovskye (Haemoproteidae): complete sporogony in Culicoides nubeculosus (Ceratopogonidae), with implications for avian haemoproteid experimental research. *Experimental Parasitology*. 2016, **160**, 17-22.
- Žiegytė, R., M. Y. Markovets, R. Bernotiene, A. Mukhin, T. A. Iezhova, G. Valkiunas, a V. Palinauskas. The widespread biting midge Culicoides impunctatus (Ceratopogonidae) is susceptible to infection with numerous Haemoproteus (Haemoproteidae) species. *Parasites & Vectors*. 2017, **10**, 397.