

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie
Studijní obor: Zoologie obratlovců



Bc. Kateřina Novotná

Reprodukční investice, tělesná kondice a přežívání u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*)
Reproductive investment, body condition and survival in the barn swallow (*Hirundo rustica*)

Diplomová práce

Vedoucí práce: MVDr. Oldřich Tomášek, Ph.D.

Praha, 2019

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

Kateřina Novotná

.....

Poděkování

Tímto bych ráda vřele poděkovala svému školiteli, MVDr. Oldřichovi Tomáškoví, PhD za vstřícný přístup a veškerou výpomoc při zpracování dat a konzultaci práce. Velký dík patří také paní laborantce Haně Nádeníčkové z VFU v Brně za skvělé zaučení ohledně laboratorních metod pro barvení krevních nátěrů a MVDr. Zoře Knotkové rovněž z VFU za perfektní konzultaci ohledně řádného analyzování krevních nátěrů. Dále bych ráda poděkovala všem kolegům a spolužákům z terénu, s nimiž se díky dobré spolupráci a náladě data snáze sbírala, a po stráveném čase na Třeboňsku si tak odnáším spoustu cenných zkušeností i vzpomínek. V neposlední řadě patří velký dík mé rodině, která mě po celou dobu studia podporovala a povzbuzovala ku jeho zdárnému dokončení.

Abstrakt

Teorie životních strategií poskytuje možná vysvětlení pro načasování důležitých událostí v životě jedinců, které utváří povahu jejich specifických životních cyklů a způsob získávání zdrojů. Jelikož množství dostupných zdrojů je omezené, jedinec musí činit kompromisy, na základě nichž investuje energii a čas do jednotlivých komponent determinujících fitness. Klíčové je trade-off mezi alokací zdrojů do reprodukce a mechanismů zajišťujících homeostázu a přežívání. Zvýšená investice do aktuální reprodukce může mít negativní dopad na kondici a tím na reprodukci či přežívání v budoucnu. Na jihočeské populaci vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) jsem v práci studovala souvislosti mezi investicí do reprodukce, kondičními parametry (hematologie a prevalence ektoparazitů) a přežíváním. Průměrná velikost snůšky v sezóně byla pozitivně korelována s přežíváním do následující sezóny u samic, avšak ne u samců. U obou pohlaví bylo navíc přežívání pozitivně korelováno s počtem hnízdění. Tyto výsledky naznačují, že kromě trade-off mezi investicí do reprodukce a následným přežíváním, se na jejich výsledném vztahu podílí i rozdíly v individuální kvalitě, kondici či dostupnosti zdrojů mezi jedinci. Kvalitní jedinci, kteří jsou efektivnější v získávání a využití živin či jiných zdrojů, mohou investovat více jak do reprodukce, tak zároveň do mechanismů zajišťujících přežívání. Výsledky dále ukázaly korelaci mezi přežíváním a poměrem heterofilů a lymfocytů (ukazatel akutní infekce, případně intenzity stresu, směr závislosti se však lišil u samic a samců. Ostatní hematologické parametry (eosinofily a basofily) a množství ektoparazitů s přežíváním nesouvisely. Hematologie ani ektoparazitární zátěž navíc nevykazovaly vztah k reprodukční investici v minulé sezóně. To vše naznačuje, že vztahy mezi reprodukcí a přežíváním nejsou zprostředkovány prostřednictvím ektoparazitární zátěže a pravděpodobně ani měřenými hematologickými parametry.

Klíčová slova: reprodukční investice, teorie životních strategií, přežívání, vlaštovka obecná, tělesná kondice, parazitace

Abstract

Life history theory provides possible explanations for timing of important events which shape nature of both specific animal life cycles and acquisition of resources. Since the amount of available resources is limited, trade-off arises in an organism in how energy and time are invested into components that determine individual fitness. A key trade-off in life history theory is the one between resource allocation into reproduction and mechanism promoting homeostasis and survival. Increased investment in actual reproduction can have negative impact on condition and hence on future reproduction or survival. I explored relationships between reproduction, aspects of condition (haematology and ectoparasite prevalence) and survival in barn swallow (*Hirundo rustica*) population in South Bohemia. Mean brood size in actual season was positively correlated with survival in next breeding season in females but not in males. In addition, survival was positively correlated with number of nests in both sexes. These findings suggest that, apart from trade-off between reproduction and survival, variability of individual quality, condition or resource availability also influence their eventual relationship. High quality individuals that are more efficient in acquisition and utilisation of nutrients or other resources can invest more not only into reproduction but also into survival-promoting mechanisms. My results further demonstrated correlation between survival and heterophil/lymphocyte ratio (acute phase infection or stress intensity indicator); however trend direction was opposite in males and females. Other hematology parameters (eosinophils and basophils) and ectoparasite prevalence were not related to individual survival. Moreover, neither hematology nor ectoparasite load were related to last year reproductive investment. These observations indicate that the relationships between reproduction and survival are probably not mediated by ectoparasite load or measured haematology parameters.

Key words: reproductive investment, life-history theory, survival, barn swallow, body condition, parasitism

Obsah

1	Úvod	3
	Teorie životních strategií a reprodukce	4
	Cena za reprodukci.....	7
	1.1.1 Fyziologické mechanismy ceny za reprodukci	7
2	Vliv reprodukční investice na přežívání.....	10
3	Dopad reprodukční investice na kondici.....	15
	3.1 Vliv reprodukčního úsilí na kondici se zaměřením na infestaci parazity	20
	3.2 Vliv parazitů na kondici a přežívání.....	21
4	Vliv kondice na reprodukční úsilí a úspěšnost	24
5	Dynamika investice do reprodukce a přežíváním v rámci života jedince	25
6	Parazité obecně.....	29
	6.1 Ektoparazité ptáků (vlaštovek).....	29
	6.1.1 Péřoví roztoči	29
	6.1.2 Všenky	31
	6.2 Ptačí hematologie se zaměřením na leukocyty	33
	6.2.1 Heterofily.....	33
	6.2.2 Eozinofily	33
	6.2.3 Bazofily	33
	6.2.4 Lymfocyty	34
	6.2.5 Monocyty	34
	6.2.6 H/L ratio	34
7	Cíle práce.....	36
8	Metodika	36
	8.1 Odchytové akce.....	36
	8.2 Morfologická měření.....	37
	8.3 Počítání ektoparazitů a děr v opeření.....	37
	8.4 Hematologie.....	38
	8.5 Vyhodnocování reprodukční investice a přežívání	39

8.6	Statistické vyhodnocení	40
9	Výsledky	41
9.1	Jak hematologie a parazité ovlivnili přežívání.....	41
9.1.1	H/L ratio a délka života	42
9.1.2	Bazofily a délka života	44
9.1.3	Eozinofily a délka života	46
9.1.4	Pěřoví roztoči a délka života	47
9.1.5	Díry v opeření a délka života.....	50
9.2	Souvislost reprodukční investice s přežíváním do dalšího roku.....	52
9.3	Souvislost loňské reprodukční investice s letošní hematologií a mírou parazitace.....	55
9.3.1	Minulá reprodukční investice a H/L ratio.....	55
9.3.2	Minulá reprodukční investice a bazofily	56
9.3.3	Minulá reprodukční investice a eozinofily	58
9.3.4	Minulá reprodukční investice a pěřoví roztoči.....	59
9.3.5	Minulá reprodukční investice a díry v opeření.....	61
10	Diskuze	63
10.1	Hematologie a délka života	63
10.2	Ektoparazité a délka života	64
10.3	Souvislost reprodukční investice s přežíváním do dalšího roku.....	65
10.4	Minulá reprodukční investice a hematologie	67
10.5	Minulá reprodukční investice a ektoparaziti.....	69
11	Závěr.....	71
12	Seznam použité literatury	73

1 Úvod

Každý jedinec má z evolučního hlediska svoji cenu, již lze charakterizovat pomocí biologické zdatnosti, tzv. fitness. Mezi nejdůležitější složky fitness se řadí schopnost přežívání a reprodukce. S fitness úzce souvisí charakter životních cyklů živočichů. Životní cykly jsou spouštěny nejrůznějšími demografickými rysy, například počtem potomků, délkou života či reprodukční investicí. Všechny tyto rysy se uplatňují skrze tzv. trade-offs neboli kompromisy, jejichž uplatňováním jedinec ovlivňuje svoji fitness (Flatt & Heyland 2011). Jedinci nezdůrazněná musí volit mezi investicí svých zdrojů do reprodukce a do udržování tělesné kondice, přičemž často dochází k alokaci zejména do proměnných ovlivňujících budoucí reprodukční úspěšnost (Williams 1966a). Ve své diplomové práci se soustředím právě na cenu za reprodukci, která si za zvýšenou reprodukční investicí nárokuje daň v podobě horší schopnosti budoucí reprodukce anebo zhoršené schopnosti přežívání (Reznick 1985). Míra vynaloženého reprodukčního úsilí se určitým způsobem může promítnout i do kondice jedince anebo naopak (Svensson *et al.* 2002). V případě prvého hovoříme o kondiční souvislosti na reprodukční investici. Tento vztah se hlouběji projevuje u pohlaví, které významněji podléhá pohlavnímu výběru, většinou se tak děje u samců, byť jejich investice do tvorby gamet a často i rodičovská péče jsou energeticky zanedbatelné. Je to kvůli vlivu pohlavního výběru, jenž působí na průběh selekce kondičně závislých znaků (Zahavi 1975; Janicke & Chapuis 2016). Tím pádem existuje úzká vazba mezi reprodukčním výkonem samce a kondicí. Kondiční souvislost reprodukčního výdeje u samic je důsledkem nákladné produkce vajíček a investice do vývinu plodu (Janicke & Chapuis 2016). V případech, kdy naopak kondice ovlivňuje reprodukční investici, pak zdravotní stav jedinců, zvláště třeba u migrujících druhů (Ankney & Macinnes 1978), může mít značný dopad na pravděpodobnost reprodukce danou sezónou, na časnost započetí reprodukce či hnízdění nebo počet mláďat (Weimerskirch 1992; Devries *et al.* 2008; Griesser *et al.* 2017). Kondici jedince také nemalou mírou ovlivňuje výskyt parazitů, nejčastěji se setkáváme s negativním dopadem na hostitelův tělesný stav (Buchanan *et al.* 1999; Møller & Szép 2002). Zvířata s vyvinutou rezistencí vůči parazitům pak bývají postižena relativně nižším počtem parazitů a zároveň mohou disponovat nápadnějším druhotnými pohlavními znaky (Møller & Szép 2002). Množství parazitů má naopak vliv na reprodukční úspěšnost, tedy na hmotnost mláďat, inkubační dobu a také na četnost hnízdění (Møller 1990; Delahay *et al.* 1995). Záro-

veň však také kondice hostitele ovlivňuje preference parazitů, jelikož při zhoršených imunitních reakcích organismu nemusí parazit čelit dobře vyvinutým obranným mechanismům, a tak se spíše zaměří na oslabeného hostitele (Tschirren *et al.* 2007).

Ve své diplomové práci, která je založena na longitudinálně sbíraných datech u populace vlaš-
tovky obecné, se zaměřuji na vztah mezi investicí do reprodukce, tělesnou kondicí a přežívá-
ním. Tato korelační studie se zabývá životními strategiemi a trade-off, zejména cenou za re-
produkci. Posuzuji, jaký má vliv loňská reprodukční investice na kondici, konkrétně
na parazitaci a hematologii, v nadcházejícím roce. Za ukazatele kondice v práci sloužily různé
hematologické parametry, které lze získat diferenciálním rozpočtem leukocytů. Dále se zde
také zabývám trade-off mezi investicí do přežívání a do rozmnožování, přičemž jsem se zamě-
řila na souvislost mezi minulou reprodukční investicí (počtem odchovaných mláďat a počtem
zahníždění) s následným přežíváním do dalšího roku. Zajímal mě také vztah mezi kondicí a
přežíváním, respektive věkem dožití.

Teorie životních strategií a reprodukce

Teorie životních strategií nám z evolučního hlediska pomáhá porozumět rozdílnosti životních
cyklů napříč organismy, načasování životních stádií a událostí, společně s jejich příčinami a
důsledky. Časování životních stádií a událostí, jako jsou růst, dospívání, reprodukce či úmrtí
podléhá přírodnímu výběru (Hill & Kaplan 1999). Stěžejní hledisko modelů, týkajících se ži-
votních strategií, je hledání evolučně optimální odpovědi na konkrétní formy selekce. Kom-
promisy, které organismus v rámci životních strategií činí, jsou geneticky podmíněné (Reznick
1985). Události a rysy (traits) v životě utváří specifickou životní strategii, pomocí níž získává
organismus zdroje. Podle Buss & Duntley (2008) lze rozlišovat mezi jedinci, kteří se ke zdro-
jům dostávají individuálně (lov, sběr surovin apod.), dále mezi jedinci, kteří navzájem koope-
rují za účelem zisku zdroje (reciproční altruismus, utváření koalic atd.) a nakonec mezi těmi,
kteří využívají cizích zdrojů. S životními událostmi úzce souvisí, jak a na úkor čeho bude in-
vestována energie a čas. Jedinec své zdroje investuje mezi růst, reprodukci, udržování fyziolo-
gických funkcí zajišťující přežívání (Hill & Kaplan 1999).

Údržba organismu, růst a reprodukce jsou hlavní tři oblasti, u nichž je nutné činit kompromisy
a které utváří životní strategii určitého organismu. V podstatě lze tento trojí vztah vyjádřit co-

by kompromis mezi aktuální a budoucí reprodukční investicí, neboť aktuální míra investice do údržby a růstu má dopad na budoucí reprodukci nositele (Hill & Kaplan 1999). Pokud by jedinec zanedbával péči o svůj tělesný stav, časem by jistě došlo ke zhoršení jeho kondice. Z hlediska budoucí reprodukční úspěšnosti se vyplatí investovat živiny do somatické údržby, neboť to postupnělepší zdravotní stav jedince natolik, že bude mít přebytek zdrojů, které bude moci vložit právě do reprodukce (Hill & Kaplan 1999). Reprodukční investice si však může vybírat daň, takzvanou cenu za reprodukci v podobě zhoršeného přežívání nebo zhoršené schopnosti reprodukce v budoucnu (Stearns 1989). Reprodukce a přežívání jsou funkčně závislé jednak kvůli reciprokým kauzálním vztahům (jedno je následkem druhého a naopak), dále kvůli čerpání ze stejných zdrojů, jež jsou objektem kompromisu, a také souvislostí na obdobných podmínkách (Robert *et al.* 2015). Dobson & Jouventin (2010) ve své studii ověřovali negativní vztah reprodukce a přežívání mezi různými druhy albatrosů a buňáků, který by mohl být artefaktem různého tělesného vzrůstu napříč druhy. Analýzy při kontrole na tělesnou velikost podporují teorii a podávají evidenci o silném vlivu reprodukční investice na přežívání, i když studované druhy kladou jediné vejce v dané hnízdní sezóně (Dobson & Jouventin 2010). Vzájemný vztah reprodukce a přežívání ovlivňuje počet mláďat, věk, kdy jedinec vstupuje do reprodukce, ale třeba také iteroparii (Stearns 1989), neboť alokace množství energie do rozmnožování se mimo jiné odvíjí i od konkrétního rozmnožovacího systému daného druhu (MacDonald 1997). Jiné množství energie bude do aktu rozmnožování vkládat organismus iteroparní (množící se během života opakovaně, typické pro dlouhověké druhy), než-li semelparní druh (vyznačující se jedinou reprodukční událostí za dobu existence, obvyklé pro druhy krátkověké) (MacDonald 1997). Iteroparní druhy lze dále rozlišit na ty s ukončeným růstem a neukončeným růstem. Živočichové s ukončeným růstem mají jasně oddělené období růstu a začátek reprodukčního období, a tím jasně dané, kam bude směřovat v které období maximální alokace živin. Vedle toho druhy s neukončeným růstem mohou alokovat své zdroje do reprodukce jen částečně v důsledku neustálé potřeby směřovat energii do budování tělesné stavby (Hill & Kaplan 1999).

Rozmnožování je energeticky náročný proces, který je provázen alokací energie a živin do funkcí zajišťujících produkci potomků. Zvýšené náklady na reprodukci se mohou projevit sníženou dostupností zdrojů pro fyziologické funkce zajišťující přežití (Williams 1966a; Bell

1980). Naopak investicí do fyziologických funkcí zajišťujících přežívání a růst může jedinec docílit vyšší plodnosti v budoucnu (Jasienska 2009). Některé druhy živočichů s nízkou roční mortalitou disponují relativně vysokou reziduální reprodukční hodnotou, avšak právě proto nevyvádějí relativně více mláďat oproti druhům s vyšší mortalitou. Z hlediska jejich dlouhověkosti se jim nevyplatí investovat nárazově velké množství energie do početné snůšky (Williams 1966). K vyjádření míry přerozdělování zdrojů organismu za určitý čas, si lze představit určitou škálu, na jejímž jednom konci bude převažovat vysoká plodnost s nízkou kvalitou potomků (r-strategie), na druhém pak nižší plodnost a vyšší investice do kvality potomků (K-strategie). Pro druhy mající blíže k „r“ konci je pak typická vysoká investice do množství potomků, kdežto u K-strategů se setkáváme s investicí zdrojů do plození minima kvalitních potomků. Z r/K hypotézy pak plyne teorie o tzv. *fast-slow kontinuu*, která má na základě životních strategií příslušného druhu umožnit jeho zařazení na pomyslné škále stupňující rychlost životního cyklu. Obdobně jako u r a K strategie na jedné straně stojí druhy s vysokou fekunditou, které pohlavně brzy dospívají a dříve umírají, na straně druhé pak druhy s opožděnější pohlavní dospělostí, nižší fekunditou a delším životem (Blackburn & Gaston 2003). Podle Jeschke & Kokko (2009) je však teorie fast-slow life-history continuum nepřesná a kontroverzní, neboť trade-off mezi r a K strategií často vůbec nenastává, a to zejména proto, že nelze porovnávat například obratlovce s bezobratlými nebo trvalé a jednoleté rostliny. Dále se vymezují vůči fast-slow kontinuu, jehož platnost není podložena patřičným vysvětlením, pouze se hovoří o rychlých a pomalých životních strategiích. Předpokládá se, že kontinuum je utvářeno populačně-regulační vlivy. Ve své studii však Jeschke & Kokko (2009) nenašli na základě analýz dat podporu pro hypotézu fast-slow kontinua. Je zapotřebí opatrného přístupu k porovnávání různých taxonomických skupin s rozdílným tělesným vzrůstem. Rychlost životních strategií by bylo vhodné zjišťovat pomocí korelačních studií, které by braly v potaz životní strategie včetně trade-off, kontrolovaly na věkové a velikostní parametry (Jeschke & Kokko 2009).

Důležitým termínem týkajícím se reprodukční investice je reprodukční hodnota organismu. Ta popisuje celkovou míru reprodukce za život, jíž může živočich vzhledem k aktuálnímu věku a k pohlaví průměrně dosáhnout. Slouží tedy k porovnání současné a budoucí reprodukce (Fisher 1999; Hill & Kaplan 1999). Reziduální reprodukční hodnota (residual reproductive

value) pak popisuje budoucí reprodukci jednotlivce odhadnuté prostřednictvím investic vložených do přežívání a růstu (Williams 1966). Rozhodování ohledně investic do reprodukce zahrnuje množství kompromisů. Trade-off podléhají morfologické znaky jako signály statusu, ornamenty, vyzbrojení (armament), ale i behaviorální vzorce a interakce mezi jedinci typu hledání partnera, námluv či bojů o protějška (Kemp 2006). Starší samci (případně samice) mívají residuální reprodukční hodnotu nižší, a více proto investují do reprodukce, a toto úsilí jim zvyšuje úspěšnost při námluvách oproti mladším kolegům. Zároveň starší jedinci mohou vykazovat riskantnější chování (pouštět se více do soubojů o teritorium či partnera), poněvadž jejich příležitosti k páření s blížící se smrtí ubývá. Mladé jedince by takový risk stál větší cenu, jelikož by jim případné zranění ovlivnilo reprodukční parametry na celý život (Fischer *et al.* 2008). Ovšem i nezkušení jedinci mohou za určitých podmínek zvolit cestu risku a vyvinout značné reprodukční úsilí. Stává se tak za předpokladu budoucího nedostatku dostupných zdrojů (Kemp 2006).

Cena za reprodukci

Hypotéza pojednávající o ceně za reprodukci předpokládá, že zvýšená alokace energie a živin do současného vrhu či snůšky se může projevit sníženou kondicí, fekunditou a přežíváním v budoucnu (Reznick 1985; Fisher 1999). Podle teorie by se cena za reprodukci měla zvyšovat s počtem mláďat (Nur 1984). Ideální životní strategie by měla vyvažovat ceny a benefity kompromisů vůči okolním zdrojům mortality tak, aby jedinec maximalizoval svoji fitness (Reznick 1985).

V následujících podkapitolách pojednávám o mechanismech, jež souvisí s reprodukční investicí. Dále se věnuji přehledu rešerší dvou typů cen za reprodukci, jež jsem testovala ve svých analýzách. Jedná se o dopad reprodukční investice na přežívání jedince a o cenu za reprodukci spojenou s kondičními ukazateli, jako jsou hematologické parametry, hmotnost, ornamenty či imunitní odpověď.

1.1.1 Fyziologické mechanismy ceny za reprodukci

Mezi podstatné mechanismy vzájemného vlivu reprodukce a kondice či přežívání spadá také hospodaření s energetickými zásobami. Logicky není možné alokovat zároveň do všech složek fitness maximum energie a je zapotřebí kompromisů. Jedinec tak investuje jen do některých

znaků úzce spjatých s fitness na úkor jiných rysů. Principy, podle nichž se řídí kompromisy týkající se alokace energie, jsou velmi komplexní, avšak lze je jednoduše vyjádřit například pomocí „Y“ modelu (Zera & Harshman 2001; Lancaster Lesley T. *et al.* 2017). „Y“ model popisuje rozdílnou alokaci zdrojů mezi proměnné, do nichž nelze investovat zároveň. Například tedy nelze investovat zdroje zároveň do reprodukce a do mechanismů zajišťujících přežívání (Lailvaux & Husak 2014).

Mechanismy spjaté s tím, jaký má reprodukce vliv na kondici a přežívání jsou stále předmětem výzkumů. Jedním z nejznámějších mechanismů je oxidační stres, který je vyvolán uvolněním volných radikálů coby vedlejších produktů při běžném metabolismu. U fyzicky náročných aktivit, jakou mnohdy je rozmnožování, dochází k zvýšení metabolického výdeje. Lze očekávat, že během reprodukčního období bude oxidační stres narůstat. Oxidační stres je popisován coby nerovnováha mezi produkcí značně nestabilních volných kyslíkových radikálů (ROS) a antioxidantů (Alonso-Alvarez *et al.* 2004). Volné radikály představují atomy či molekuly obsahující nepárové elektrony, které jsou značně reaktivní (von Schantz *et al.* 1999). Radikály pak mohou degradovat proteiny, lipidy, molekuly MHC II. třídy, DNA či mohou narušit imunitní reakce založené na T a B lymfocytech (von Schantz *et al.* 1999; Alonso-Alvarez *et al.* 2004). Za tvorbu kyslíkových radikálů je ve většině případů zodpovědný superoxid, jenž vzniká v dýchacím řetězci, a následně reaguje s dalšími molekulami za vzniku ROS s delším biologickým poločasem, které mohou oxidační stres šířit z místa vzniku v mitochondriích dále do organismu. Při zvýšené metabolické potřebě dochází k vyššímu riziku tvorby radikálů. Jedinec však vždy nemá k dispozici dostatek zdrojů na údržbu antioxidantních a opravných mechanismů, například v důsledku alokace zdrojů do reprodukce. Tudíž při nedostatečnosti těchto mechanismů a transformačních enzymů může docházet k toxikaci, při níž vznikají ještě reaktivnější sloučeniny generující volné radikály. Dalším zdrojem ROS jsou fagocyty, jež využívají reaktivitu ROS ke zničení fagocytovaných patogenů. Tyto však napadají nejen patogen, ale i okolní buňky, čímž způsobují oxidační stres (von Schantz *et al.* 1999). Oxidačnímu stresu se může jedinec bránit pomocí specifických endogenních (superoxid dismutáza, též SOD; glutathion peroxidáza, též GPO) i exogenních (vitamin C, E, karotenoidy) antioxidantních obranných mechanismů, jež přeměňují volné radikály na méně toxické sloučeniny. Množství exogenních antioxidantů přijímaných ve stravě lze odhadnout z krevního obrazu či pomocí

biopsie (von Schantz *et al.* 1999). Oxidační stres přispívá kvůli hromadění volných radikálů a jejich škodlivým vlivům ke zhoršující se kondici s časem, a podle této teorie (oxidative stress theory of ageing) by staří jedinci měli mít nejhorší tělesný stav (Alonso-Alvarez *et al.* 2004; Hill 2011). Recentně je však oxidative stress theory of ageing zpochybňována (Pérez *et al.* 2009), jelikož přímé důkazy o tom, že by oxidační stres hrál roli při stárnutí, jsou omezeny na pouhých několik studií zaměřených na transgenní octomilky (*Drosophila*), které nadměrně exprimovaly antioxidační enzymy (Fleming *et al.* 1992). Výzkum, který se zabýval expresí velkého množství genů kódujících antioxidační enzymy, z nichž pouze jediný měl vliv na délku života. Proto je platnost hypotézy oxidative stress theory of ageing minimálně dost sporná (Pérez *et al.* 2009). Oxidační stres má supresivní účinky na imunitní reakce, způsobuje různé degenerativní a autoimunitní nemoci včetně rakoviny a mimo jiné se projevuje i na expresi druhotných pohlavních znaků, které jsou kondičně závislé (von Schantz *et al.* 1999). Hladina oxidačního stresu je ovlivněna dostupností potravních zdrojů, variabilitou prostředí a infestací parazity. Výsledný kondiční a tělesný stav jedince jsou tak dány kombinací nejrůznějších faktorů (Hill 2011).

Dalším důležitým polem, na němž se odehrává regulace životních strategií, je endokrinní systém. Životní strategie jsou v tomto ohledu řízeny enzymaticky pomocí regulace hormonů s přesahem do kompromisů na úrovni hormonálních receptorů až hormonálně řízené genové exprese. Hormonální činnost zasahuje do spousty významných funkcí týkajících se reprodukce, například do produkce vajíček, do činnosti metabolismu či růstu (Zera & Harshman 2001). Testosteron však ovlivňuje i jiné fyziologické funkce jako například antioxidační mechanismy, přičemž zvýšené množství testosteronu a jeho anabolické účinky mohou zvyšovat produkci ROS a snižovat aktivitu antioxidačních mechanismů (Alonso-Alvarez Carlos *et al.* 2007). Mezi obratlovci má testosteron velký vliv na reprodukční parametry, jelikož se podílí na expresi druhotných pohlavních znaků. Existuje hypotéza, že vyšší hladina testosteronu nutná pro reprodukci a expresi pohlavních znaků má imunopresivní účinky - tomuto jevu se říká imunokompetenční hendikep. Na základě této teorie lze ornamenty považovat za čestné signály kvality jedince (Rolff 2002). Množství testosteronu vzrůstá v době rozmnožování a pozitivně ovlivňuje odhodlání k boji o potenciální partnerku či teritorium (Archer 2006; Batrinos 2012). Vyšší hladiny testosteronu jsou tedy spojované s agresivním chováním, které může vést

ke zraněním až úmrtí při soubojích. Samci s vyšší hladinou testosteronu mohou mít výraznější ornamenty a chovají se nápadně a neopatrně (např. při soubojích), což nese vyšší riziko predace (Georgiev *et al.* 2013). Míra hormonální regulace životních strategií může být posouzena na základě měření hormonálních hodnot *in vivo*. Hormony jako mediátory nákladnosti reprodukce byly hojně studovány na polymorfismu křídel u cvrčků (*Gryllus*), přičemž byly zkoumány mechanismy trade-off mezi schopností létat a fekunditou. Ve svém review poukazují na komplexitu mechanismů, jež zprostředkovávají alokaci zdrojů a hormonální regulaci mezi reprodukčním systémem a letovými schopnostmi. Jelikož autoři nepřinesli jasnou evidenci, mechanismy trade-off na hormonální úrovni nebyly objasněny (Zera & Harshman 2001).

2 Vliv reprodukční investice na přežívání

Metaanalýza provedená Santos & Nakagawa (2012) se zabývá manipulačními studii (velikost snůšky) na téma kompromisu mezi reprodukcí a přežíváním u ptáků. Nezávisle na fylogenetické příslušnosti zkoumaných druhů jim vyšly rozporuplné výsledky. Samci, kterým byla zvětšena snůška, měli tendenci hůře přežívat než kontrolní samci, kdežto samice se zvětšenými snůškami přežívaly stejně jako ty kontrolní (Santos & Nakagawa 2012). Různé studie na ptácích přináší dle této metaanalýzy sporné výsledky, přičemž některé nenachází vztah, jiné zase dokonce pozitivní vztah mezi reprodukční investicí a přežíváním. Tyto protichůdné výsledky mohou pramenit z variabilní dostupnosti zdrojů či efektu individuální kvality jedince a také věku. Někdy jsou pozorovány pozitivní vztahy namísto očekávaných negativních, jelikož každý jedinec má rozdílné množství zdrojů, které může investovat do životních strategií. Jestliže v populaci někteří jedinci mohou využít spoustu zdrojů, zatímco jiní málo, pak vychází pozitivní korelace. Variabilita v získávání a přerozdělování zdrojů je určující pro typ výsledné korelace (van Noordwijk & de Jong 1986). Kvalitní jedinci mohou být teoreticky schopni alokovat více zdrojů do více znaků. Je také třeba kontrolovat na pohlaví, jelikož míra rodičovské péče se liší u samců a u samic. V potaz přichází i možnost, že síla statistických analýz v některých studiích není dostatečná pro odhalení vlivu experimentů na přežívání (Santos & Nakagawa 2012). Výsledky analýz naznačují, že vztah mezi reprodukčním úsilím a přežíváním je patrně ovlivněn složitějšími mechanismy a že je tento kompromis potřeba podrobit dalším výzkumům (Santos & Nakagawa 2012).

Od výsledků metaanalýzy (Santos & Nakagawa 2012) se značně liší výsledky studie na populaci vrabce domácího (*Passer domesticus*) bylo manipulováno s velikostí snůšky a pozorován dopad na přežívání samců i samic. U samců neměl tento experiment žádný vliv na budoucí přežívání, kdežto u samic byl pozorován negativní vliv, avšak nedosahoval signifikantní hladiny. Zato velikost hrdelního ornamentu, jehož expresi lze považovat za investici do reprodukce, u samců měla pozitivní vztah s budoucím přežíváním, samci s velkou hrdelní skvrnou tedy lépe přežívali (Griffith S. C. 2000). I ve studii provedené Nur (1984) na sýkorách modřinkách (*Parus caeruleus*) byly zjištěny odlišné výsledky vůči konsenzu metaanalýzy provedené (Santos & Nakagawa 2012). V tomto výzkumu bylo manipulováno s velikostí snůšky a zkoumali vliv manipulace na přežívání rodičů. U samic, jejichž snůška se zvětšila z původních tří vajíček na patnáct, došlo k významnému zhoršení přežívání. Negativní dopad na přežívání byl o něco mírnější u samic, jejichž původní snůška byla větší (četla nad tři vejce). Přežívání samců však nemělo vztah k velikostem snůšky. Manipulace snůšky tudíž negativně ovlivnila jen přežívání samic, z čehož by se dalo usuzovat, že reprodukce u modřinek je fyziologicky daleko větší zátěží pro samice (Nur 1984). Během experimentální studie na izolované populaci lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) bylo manipulováno s velikostí snůšky. Přežívání dospělých ptáků tímto zásahem nebylo nijak ovlivněno (Gustafsson & Sutherland 1988). Důkazem složitosti zkoumaného trade-off je částečně komparační a částečně experimentální studie na leguánkovi pestrém (*Uta stansburiana*), která zahrnovala manipulaci snůšky vyjmutím její části z dělohy či naopak podáním gonadotropinu a zvětšením snůšky a podáním kortikosteronu. Odebrání snůšky způsobilo zlepšení přežívání. Zvětšení snůšky mělo komplikované důsledky. V jednom roce měla vyšší reprodukční investice pozitivní vliv na přežívání, dalšího roku neměla žádný vliv na přežívání a v další sezóně vyšel negativní vliv na přežívání. Za tento obrat by podle autorů mělo částečně zodpovídat dlouhodobé sucho, které mohlo ovlivnit dostupnost zdrojů a nakládání s nimi, navíc ke konci tohoto období (doba, kam spadal negativní vztah) byla pozorována zvýšená aktivita predátorů (Sinervo & DeNardo 1996). Robert *et al.* (2015) testovali kovarianci mezi přežíváním a reprodukcí u buňáčka Monteirova (*Oceanodroma monteiroi*). Analýza objevila, že pozitivní vztah mezi individuálním reprodukčním úspěchem a následným přežíváním byl silný, ale evidentní jen v případech, kdy byly okolní podmínky příznivé. To by mohlo poukazovat na fakt, že existence tohoto vztahu úzce souvisí s kondicí, která se odvíjí od daných podmínek (Robert *et al.* 2015).

I na lidské populaci proběhl dlouhodobý výzkum životaschopnosti související s reprodukční investicí, přičemž bylo kontrolováno na faktory typu etnických skupin, geografické, parazitologické či socio-ekonomické ukazatele. Přes veškeré kontroly byl zjištěn negativní vztah mezi průměrnou fekunditou žen a jejich přežíváním. Výsledky mohou odkazovat i na genetické rozdíly mezi národnostmi, jelikož etnikum coby kontrolní proměnná vyšlo signifikantní, a tento aspekt by bylo dobré dále přezkoumat. Je třeba brát v potaz, že během této studie byly vyloučeny socio-kulturní ukazatele, aby mohly být znaky životních strategií lidské populace srovnávány s těmi zvířecími. Jelikož socio-kulturní aspekty mohou vysvětlovat část reprodukčních rysů, a tudíž výsledky mohou být tímto zkreslené (Thomas *et al.* 2000). Historická data o britské aristokracii posloužila taktéž k ověření ceny za reprodukci. Ženy, které porodily mezi prvními, zemřely nejdříve, kdežto ty, jež měly první dítě podstatně později, zemřely ve vysokém věku. Délka ženského života pozitivně korelovala s věkem prvního porodu a negativně korelovala s počtem potomků. V části populace, která se dožila nejvyššího věku, se úmrtnost kohort obou skupin (ženy, které porodily brzy a pozdě) vyrovnává. To může signalizovat heterogenitu v populaci, která by vysvětlovala zmenšení úmrtnosti se zvyšujícím se věkem. Druhé vysvětlení spočívá v tom, že mortalita u starých žen začala klesat až v určitém roce (Westendorp & Kirkwood 1998). U samic makaka rhesa (*Macaca mulatta*) byl studován vliv na vazbu mezi věkem první reprodukce a přežíváním. U dané populace byl začátek reprodukce dědičným znakem, což by mělo spolehlivě poukazovat na genetickou kovarianci s dalšími znaky životních strategií. Nízký věk první reprodukce u samic makaků znamenal zkrácenou délku života (Blomquist 2009). Jiná longitudinální studie na též živočišném druhu neobjevila negativní dopad brzkého vstupu do reprodukce na přežívání ani délku života. Pokud samice porodily samčího potomka, mělo to negativní vliv na jejich budoucí fekunditu. Na celkovou reprodukční úspěšnost (lifetime reproductive success) neměl ve finále velký vliv věk prvního porodu, nýbrž věk dožití (Bercovitch & Berard 1993). Mechanismy zasažené reprodukční investicí závisí na dané reprodukční strategii jedince. Krátkověké druhy vykazují spíše cenu za reprodukci v podobě horšího přežívání než budoucí snížené fekundity, jelikož jejich životní strategie se řídí přednostní investicí do reprodukce (Aloise King *et al.* 2013).

Malí savci však mohou mít cenu za reprodukci maskovanou dobrou schopností kompenzovat energetické ztráty spojené s rozmnožováním a výdeji s ním spojenými. Pokud má živočich

přístup k zdrojům energie, může raději zvýšit příjem živin, aniž by plýtvat nastřádanými energetickými zásobami v těle. Tato strategie je obvyklá pro tzv. „income breeders“, živočichy, kteří investují do reprodukce zdroje, které seženou během období rozmnožování. Vedle nich jsou rozlišováni tzv. „capital breeders“, a ti čerpají do reprodukce zdroje, které již měli nastřádané před obdobím rozmnožování, a u těch lze lépe rozpoznat případné ceny za reprodukci (Koivula *et al.* 2003; Stephens *et al.* 2009).

Nicméně u volně žijících zvířat se nelze cenám za reprodukci většinou vyhnout. Experimenty probíhající na zvířatech v zajetí mohou přinášet rozdílné výsledky, poněvadž při nich chybí důležitá omezení plynoucí z okolního prostředí (Koivula *et al.* 2003). Tříletý experiment na osmi populacích volně žijícího norníka rudého (*Myodes glareolus*) zahrnoval manipulaci s velikostí vrhu. Matky zvětšených vrhů mláďat měly následkem nižší přežívání a budoucí fekunditu (Koivula *et al.* 2003). Korelační studie na samicích skokana hnědého (*Rana temporaria*) neodhalila negativní dopad reprodukčního úsilí na přežívání následujícího roku. Variabilita v reprodukční úspěšnosti skokanů se zde jevila spíše coby důsledek okolních podmínek než reprodukčních strategií. Variabilita v prostředí mezi roky, a tedy v dostupnosti zdrojů, však mohla maskovat případný pozitivní vztah mezi reprodukční investicí napříč roky, a tím pádem i existenci geneticky podmíněné variability reprodukčních parametrů. Pokud tam pozitivní vztah byl, pravděpodobně byl malý na to, aby odhalil trade-off mezi reprodukcí a přežíváním (Ryser 1989).

Během experimentální studie na anolisech šedých (*Anolis sagrei*) byla samicím provedena ovariektomie, což mělo za následek prudký vzestup ve schopnosti přežívání v dané i následující sezóně. Bylo srovnáváno přežívání manipulovaných (nereprodukujících se samic) s kontrolami s přihlédnutím k energetickým zásobám, hematokritu, parazitaci a imunitní funkci. Sterilizované samice měly oproti kontrolám významně lepší přežívání, což mohlo být i vyšší alokací do tukových zásob, které jim pomohly lépe přežít zimu (Cox *et al.* 2010). Výsledky této a další experimentální studie (Landwer 1994) na plazech poukazují na fakt, že reprodukce je pro samice energeticky nesmírně náročná a má na svědomí následnou zvýšenou pravděpodobnost mortality. Během jiné manipulační studie byl redukován počet vajíček v děloze ještěrky živorodé (*Zootoca vivipara*), což ale neovlivnilo následné přežívání. Buď tam opravdu žádný vztah nebyl, nebo nebyl pozorován, neboť zde mohl hrát roli malý počet

znovu chycených samic, případně by to mohlo znamenat, že nejnákladnějším procesem při reprodukci je tvorba vajíček (Bleu *et al.* 2012), což je podpořeno jinou studií na scinkovi (*Lerista bougainvillii*) (Qualls & Shine 1998). Důležitost experimentálního testování trade-off potvrzují Olsson *et al.* (2001). Pracovali se skupinkou kontrolních samic scinků (*Niveoscincus microlepidotus*) a skupinou manipulovaných samic, jimž byl podán folikostimulační hormon, který stimuloval růst ovariálních folikulů (útvary tvořené oocytem a podpůrnými folikulárními buňkami). Takto stimulované samice produkovaly větší snůšky, než jaké by kladly bez podání FSH. Nemanipulované samice s většími snůškami přežívaly lépe než kontrolní samice, takže u kontrol nebyl zaznamenán žádný dopad reprodukce na přežívání. Ovšem experimentální samice po podání hormonu zvýšily nuceně reprodukční úsilí, což bylo provázeno zhoršeným přežíváním oproti kontrolám. Tento výsledek upozorňuje před výsledky deskriptivních studií, které nemusí odhalit případné vztahy reprodukce a přežívání, jež jsou maskovány kondičními parametry (Olsson *et al.* 2001).

Rozdíly v životních strategiích jsou patrné i na úrovni pohlaví. Bývají přisuzovány pro samce a samice specifickým párovacím systémům a mezipohlavní korelaci genů pro imunitu. Tzv. Batemanovo pravidlo popisuje rozdíly v reprodukční úspěšnosti mezi druhy a pohlavími, kdy větší reprodukční variabilitu pozorujeme u samců než u samic. Z tohoto principu vychází Rolff (2002) ve své studii, byť zaměřené zejména na hmyzí druhy, v níž popisuje mezipohlavní rozdíly ve způsobu zvyšování fitness. Pro samčí fitness je podle Batemanova principu stěžejní míra rozmnožování. U samic je z hlediska optimalizace jejich fitness patrná snaha o lepší přežívání, a tedy mít možnost se rozmnožovat během delšího časového úseku. Z toho by vyplývalo, že samice by kvůli snaze lépe přežívat měly více investovat do imunitního systému. Tím pádem by oproti samcům měly vykazovat vyšší odolnost vůči patogenům (Rolff 2002).

3 Dopad reprodukční investice na kondici

Reprodukce představuje vysoce nákladnou činnost, jejíž konsekvence mohou mít dalekosáhlý dopad na fitness jedince. Investice do rozmnožování s sebou nese snížení reziduální reprodukční hodnoty, s níž úzce souvisí délka života a budoucí investice do reprodukce. Míra investice do reprodukce se liší napříč živočišnými druhy v závislosti na dané reprodukční strategii a délce života. Jakmile jedinec investuje do reprodukce, má velmi omezenou možnost alokovat zdroje do jiných funkcí a znaků, například do mechanismů, které zajišťují přežívání či imunitní systém (Zera & Harshman 2001; Aloise King *et al.* 2013).

K úsilí spojenému s reprodukcí se váže také investice do sekundárních pohlavních znaků, jejichž exprese je kondičně závislá. Dle výraznosti fenotypických znaků jedince pak podle teorie o kondiční závislosti lze odhadovat jeho zdravotní stav (Griffith S. C. 2000). Kondici lze pojmut coby schopnost udržovat optimální funkčnost životně důležitých funkcí v těle a ornamenty tuto funkčnost signalizují navenek (Hill 2011). Podle Hill (2011) se exprese druhotných pohlavních znaků pojí s kondicí jedince několika způsoby. Musí nastat kompromis se zdroji mezi fyziologickými funkcemi a tvorbou ornamentů, regulační činitel ovlivňující expresi znaku by měl omezovat fyziologické funkce, tvorba znaku vyžaduje produkt fyziologických funkcí a je třeba, aby dráhy pro tvorbu ornamentu a fyziologické procesy byly sdílené (Hill 2011).

Druhotné pohlavní znaky hrají významnou roli v pohlavním výběru u sociálně monogamních druhů ptáků (Kirkpatrick *et al.* 1990). Exprese různých velkých ornamentů vrabce domácího (*Passer domesticus*) ovlivnila budoucí přežívání samců. Byl zaznamenán pozitivní vztah velikosti skvrny s přežíváním, což by značilo kondiční závislost tohoto znaku. Jedinci s velkou hrdelní skvrnou měli lepší přežívání a tím větší šanci na opakovanou reprodukci (což jim zvyšovalo lifetime reproductive success) v dalším roce na rozdíl od samců s menším ornamentem, kteří naopak ale vykazovali vyšší reprodukční úsilí a úspěšnost v rámci dané sezóny. Jsou zde patrné dvě různé strategie, přičemž ta u samců s velkou skvrnou se vyplatí víc během příznivých podmínek (mírné zimy), kdežto za nepříznivých podmínek se více vyplatí strategie samců s malou skvrnou, kteří investují maximum do současné reprodukce. Samice preferovaly samce s menší skvrnou, jelikož si partnera vybíraly primárně pro přímé benefity v podobě

velké snůšky v daném roce (Griffith S. C. 2000). Kondiční souvislost byla testovaná u lejska bělokřkého (*Ficedula albicollis*). Velikost ornamentu v podobě bílého pole na křídlech měla negativní vztah k zásobám živin v těle během hnízdního období, ale poněkud překvapivě neměla žádný vztah k současné kondici zvířete. Kondici posuzovali na základě znalosti reziduální hmotnosti, dále byla měřena rychlost ukládání tuků a také byla měřena rychlost spalování tuků. Spotřeba tukových zásob se projevila na aktuální kondici, nicméně souvislost mezi kondicí a ukládáním podkožního tuku byla celkem malá. Autoři považují za poněkud obtížné zjistit, z jakého rezervoáru přesně organismus čerpá živiny pro alokaci do ornamentů a tělesných funkcí. Jasný vztah mezi současnou kondicí a změnami v ornamentaci nebyl nalezen, nicméně významně vycházel vztah mezi spotřebou tukových zásob a budoucí expresí méně výrazných ornamentů. Velikost pole na křídlech se vztahovala k ukládání zásob v těle, ale nesouvisela se současnou kondicí, což může být způsobeno tím, že během hnízdní sezóny se mění trajektorie v alokaci živin. Podle autorů je patrně alokace do ornamentů kondičně závislá, dále souvisí s fyziologickým stavem a dostupností zdrojů. Zároveň určitý ornament v různých populacích může signalizovat různé věci, a od toho se také může odvíjet jeho kondiční závislost. Je také pravděpodobné, že současná reprodukční investice ovlivní velikost ornamentu a kondici až v následujícím roce, proto teoreticky nebyl jasný vztah současné kondice s ornamenty nalezen (Hegyí *et al.* 2019). Ve studii na vlaštovce obecné (*Hirundo rustica erythrogaster*) bylo manipulováno zbarvení peří na ventrální části těla samců. Před a po experimentu byla změřena hladina androgenů (mediátory mezi fyziologickými pochody a expresí ornamentů) a samci byli zváženi. Nabarvení samci měli po týdnu vyšší hladinu androgenu a měli nižší hmotnost na rozdíl od kontrolních samců, kteří přibrali. Obvyklá dráha androgenních hormonů byla obrácená manipulací samčího zbarvení. To nasvědčuje vazbě mezi fyziologií a morfologickými znaky (Safran *et al.* 2008). Další studie na samicích amerických vlaštovek (*Hirundo rustica erythrogaster*) provedená Vitousek *et al.* (2013) využila rovněž manipulačního experimentu, který zahrnoval barvení ventrální části těla. Melanin deponovaný do peří je považovaný za ukazatel odolnosti vůči oxidačnímu stresu. Tmavší samice v přírodě vykazují nižší hladinu oxidačního stresu. Manipulované samice po nějaké době začaly disponovat sníženými hladinami oxidačního stresu. Z uvedeného vyplývá, že zbarvení opeření, které se vyvíjí na zimovišti, může o několik měsíců později ovlivnit fyziologii jedince během reprodukce (Vitousek *et al.* 2013). Saino *et al.* (2003) manipulovali s délkou ocasních per u samců vlaštovky obecné

(*Hirundo rustica*) a sledovali vliv na kvalitu a frekvenci zpěvu, jenž lze považovat za kondičně závislý znak, jelikož je energeticky náročný. Expres tohoto znaku je považována za fyziologicky nákladnou, tudíž byl očekáván negativní vztah ornamentu a kvalitou zpěvu u samců s experimentálně prodlouženými ocasy, avšak nebyl nalezena žádná souvislost (Saino *et al.* 2003). Nicméně v minulých studiích bylo prokázáno, že manipulace s délkou ocasních per má negativní vliv na hematokrit a imunitu (Møller & de Lope 1994; Møller *et al.* 1995). Zajímavý příklad přináší experimentální výzkum na hrobaříkovi druhu *Nicrophorus orbicollis*, u něhož je testováno, jak se mění s věkem cena za reprodukci. Samice hrobaříků se starají jak o vajíčka, která kladou do mršin, tak o vylíhnuté potomstvo. Samice, které investovaly maximum zdrojů do reprodukce, přežily nejkratší dobu a zároveň měly nejméně potomků. Starší samice zároveň investovaly do péče o potomstvo na úkor vlastní tělesné hmotnosti více než ty mladé, což je v souladu s teorií „terminal investment“ (Creighton *et al.* 2009). I další studie provedené na bezobratlých si všímají ceny za reprodukci. Během observační studie na modelovém druhu, octomilce obecné (*Drosophila melanogaster*), došlo při zvýšeném reprodukčním úsilí k zvýšení citlivosti na oxidační stres a nižší reprodukční úspěšnosti v podobě zhoršené úspěšnosti líhnutí potomků (Salmon *et al.* 2001).

Aby rodiče vyvedli kvalitní, životaschopné potomky, musí vyvinout značné úsilí. Někdy za cenu vlastní zhoršené kondice mohou rodiče favorizovat svá mláďata krmením nutričně bohatou potravou, jejíž složení bohaté proteiny přispívá k jejich dobré kondici (Saino *et al.* 1997). Vyvinuté úsilí při reprodukci s sebou nese trade-off mezi rodičovskou péčí a životně důležitými funkcemi, například imunitními mechanismy. Rodičovská investice zdrojů do potomstva zasahuje právě imunitu rodiče (Keller *et al.* 2017). K otestování tohoto kompromisu byla provedena studie na tlamovci jikroskvrnném (*Astatotilapia burtoni*). Jedna skupina samic byla před pářením imunizována a druhá byla kontrolní. Mláďata samic z obou skupin byla podrobena imunitním testům pro zjištění, zda je imunitní stav dědičný. Jak naivní, tak imunizované samice investovaly zdroje do reprodukce. Mláďata vykazovala down regulaci (regulace směrem dolů, snížení odpovědi na stimulaci) imunitních a life-history genů, měla tedy nižší schopnost imunitní reakce. Je patrné, že stres vyvolaný imunizací a odchovem mláďat, se přenesl v určité míře i na potomstvo (Keller *et al.* 2017). Zcela unikátní životní strategie, vyzna-

čující se nízkou rychlostí, zaujímají primáti. Pohlavní dospělosti je dosaženo v pozdním věku, mají nízkou plodnost a značnou délku života a jejich reprodukční úsilí je obecně nízké. Existuje předpoklad, že za takovými strategiemi stojí značná variabilita okolního prostředí, jež primáti obývají, a fakt, že jsou potravními specialisty (Jones 2011).

V experimentu provedeném Saino *et al.* (1997) bylo sledováno, jak manipulace snůšky ovlivní rodičovskou péči a kondici mlád'at. Při experimentálním zvětšení snůšky se zvýšila aktivita rodičů dílem zvýšeného hledání potravy. Obrannoschopnost mlád'at pak negativně korelovala s počtem mlád'at ve snůšce a jejich hmotností následkem nižšího příjmu potravy *per capita* (Deerenberg *et al.* 1997). Nejenom kondice mlád'at, ale i zvýšená aktivita rodičů během reprodukčního období je reflektována v schopnosti organismu reagovat na antigenní podněty. Deerenberg *et al.* (1997) experimentálně ověřovali, jak manipulace snůšky a podání příslušného antigenu zebřičce pestré (*Taeniopygia guttata*) ovlivní imunitní odpověď a míru infestace parazity u rodičů. Zatímco u ptáků, kteří nebyli reprodukčně aktivní, byla zaznamenána silná imunitní odpověď produkcí hemaglutinačních protilátek, hnízdící ptáci s experimentálně zvětšenou snůškou měli v různé míře sníženou imunizaci. Tito ptáci museli zvýšit fyzickou aktivitu, aby zvládli vyvést mlád'ata, což mělo negativní dopad na imunitní odpověď organismu (Deerenberg *et al.* 1997). Nur (1984) ve své experimentální studii, během níž bylo manipulováno s velikostmi snůšek u sýkor modřinek (*Parus caeruleus*), podpořil teorii ceny za reprodukci. U tohoto druhu je obvyklá velká snůška oproti jiným druhům pěvců. Tato strategie se sýkorám vyplatí možná z toho důvodu, že cena, kterou samice za takovou snůšku zaplatí, je výhodná vůči profitu v podobě počtu vyvedených mlád'at. Samice, které měly zvětšené snůšky, klesaly na hmotnosti během pozorovaných let. V jednom roce se dokonce i u samců objevila slabá pozitivní závislost úbytku hmotnosti na velikosti snůšky. Ovšem u samců nebyla pozorována korelace mezi přežíváním a velikostí snůšky a hmotností. U snůšek manipulovaných ze 3 vajíček na 15 bylo zaznamenáno zhoršené přežívání samic. Samice, jejichž snůšky byly původně větší než tři vejce, měly po experimentálním zvětšení snůšky lepší přežívání než ty původně se třemi vejci. Rozdílný úbytek hmotnosti mezi jedinci vypovídá o skutečných rozdílech cen za reprodukci. Výsledky této studie napovídají, že úbytek hmotnosti zrcadlí rovnováhu mezi cenou a benefitem za velkou snůšku. Navíc to může zároveň značit, že krmení a odchování mladých je fyzicky velmi náročné (Nur 1984). Velmi oblíbeným modelovým orga-

nismem pro testování různých fyziologických funkcí, je zebřička pestrá (*Taeniopygia guttata*). Alonso-Alvarez *et al.* (2004) při manipulativním zvětšení snůšky testovali obranyschopnost a citlivost vůči oxidačnímu stresu. Výsledky odhalily mezipohlavní rozdíly v obranyschopnosti vůči oxidačnímu stresu, přičemž samci oproti samicím vykazali větší citlivost vůči oxidačnímu stresu a horší schopnost vypořádat se se zvýšeným reprodukčním úsilím. Rozdílná reakce na manipulaci snůšky by mohla souviset s různým využitím antioxidantních mechanismů a možná i deponací živin do různých zdrojů. U samic dochází k využití karotenoidů k tvorbě vajíček, u samců jsou alokované karotenoidy do druhotných pohlavních znaků (Alonso-Alvarez *et al.* 2004; Bertrand *et al.* 2006). Pap *et al.* (2018) hypotézu o ceně za reprodukci podpořili zjištěním, že časně hnízdící vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) trpí zvýšeným oxidačním stresem, a to zejména během doby odchovávání mladých, což je doba, kdy je největší poptávka po potravě kvůli krmení. Hladina antioxidantu glutationu (GSH) pozitivně korelovala s kondicí jedince a časností zahnízdění, což by podporovalo hypotézu, že jedinci v dobré kondici hnízdí dříve. Zároveň také hladina GSH naměřená samicím den po vylíhnutí mlád'at se ukázala být prediktorem pravděpodobnosti návratu příští rok (tedy pravděpodobnosti přežití) (Pap *et al.* 2018). Ve studii provedené Cox *et al.* (2010) Experimentální studie na anolisech šedých (*Anolis sagrei*) zkoumala vliv reprodukce na přežívání, kondiční parametry a infestaci parazity. Jedné skupině samic byly chirurgicky odstraněny vaječníky. Tyto samice po zákroku měly zvýšený hematokrit, tělesný růst, energetické zásoby, větší tuková tělíska. I jejich imunitní reakce byla vyšší než u kontrolních samic, což značí, že imunita je důležitým pojítkem mezi reprodukcí a přežíváním. V této studii byla sledována pozitivní korelace imunitní reakce a přežívání (což nebývá ve všech případech). Důsledky ovariektomie samy o sobě nepřinášejí přímý důkaz o tom, že sterilizace zapříčinila alokaci do údržby tělesných funkcí, ale určitě způsobila vyšší alokaci do růstu a schopnosti ukládání živin.

3.1 Vliv reprodukčního úsilí na kondici se zaměřením na infestaci parazity

Norris & Evans (2000) zkoumali trade-off a životních strategií na základě studií o různých druzích ptáků a jejich vztah k obranným mechanismům jedince. Docházejí k závěru, že imunokompetence patrně je omezená zdroji a že při jejich investici do životních strategií se obranyschopnost snižuje. Byl posuzován i vztah imunity a parazitace. Snižená imunokompetence (právě vlivem reprodukčního úsilí) by mohla vést k vyššímu riziku infekce. Investice do reprodukce bývá provázena horší obranyschopností a zvýšenou parazitární zátěží. Poukazují však na to, že pozitivní lineární vztah mezi reprodukčním úsilím a mírou infestace nemusí nutně odrážet obranyschopnost organismu, nýbrž jen významnější vystavení jedince parazitům a jejich působení u reprodukčně aktivních jedinců. Pro podpoření teorie, podle níž existuje kauzalita mezi reprodukčním úsilím, imunokompetencí a následnou prevalencí parazitů, je třeba provést více výzkumů, a to zejména u volně žijících živočichů v přirozených podmínkách (Norris & Evans 2000; Hasselquist *et al.* 2001).

V průběhu hnízdní sezóny nezůstává stále stejná míra parazitace, ale má tendenci kolísat. Dochází k synchronizaci rozmnožovacího cyklu parazitů a jejich hostitelů. Bylo zaznamenáno, že s počtem vylíhlých mláďat se zvyšuje i abundance parazitů. V odpověď na zvýšený nápor parazitů během hnízdní sezóny Møller *et al.* (2003) předpokládá selekci na schopnost zvýšit svou obranyschopnost právě během tohoto kritického období. Tehdy dochází ke zbytnění sleziny a zesílení T-lymfocyty mediované imunitní odpovědi (Møller *et al.* 2003). Aby se organismus dokázal vypořádat s patogeny, musí včas a správně zareagovat, aniž by poškodil sám sebe, což vyžaduje dobře fungující imunitní systém. Patogen se snaží uniknout buněčným rozpoznávacím mechanismům za současného využití regulačních mechanismů imunity hostitele ve svůj prospěch. V evoluci si různé linie patogenů vyvinuly různé strategie pro efektivní boj s obrannými mechanismy. Zrovna tak hostitel si může vyvinout geneticky podmíněnou rezistenci, která se projeví vyšší tolerancí vůči parazitům. Obranné mechanismy při aktivaci generují určité množství škodlivých vedlejších produktů v podobě volných radikálů a reaktivních metabolitů, které způsobují oxidativní poškození DNA známé pod pojmem oxidační stres. Živočichové s lépe vyvinutými obrannými systémy (a vyšší rezistencí vůči parazitům) produkují menší množství těchto látek (von Schantz *et al.* 1999). Zvýšené reprodukční úsilí má

negativní dopad na imunokompetenci, což vede ke zvýšené produkci volných radikálů a tvorbě oxidačního stresu. Organismus se tak stává náchylnějším pro infekční onemocnění a infestaci parazity a zhoršuje se mu schopnost přežívání. To poukazuje na existenci trade-off mezi reprodukcí a přežíváním (Alonso-Alvarez *et al.* 2004; Zhang & Hood 2016; Latta *et al.* 2019). Studie na anolisech však přináší zajímavou evidenci o vztahu mezi reprodukční investicí a následnou infestací parazity. Samice, jimž byly odebrány vaječníky a nemohly tedy alokovat zdroje do reprodukce, vykazovaly zlepšení přežívání a kondice. Oproti očekávání měly však vyšší prevalenci parazitů než kontrolní samice. Kontroly měly podle dat o růstu vykazovat vyšší intoleranci vůči parazitům. Jedním z vysvětlení může být změna chování sterilizovaných samic, které se mohly více vystavovat vlivu parazitů, což je spíše nepravděpodobné. Je ovšem možné, že některé kontrolní samice reprodukce vyčerpala natolik, že byly náchylnější na infestaci parazity a zemřely, přičemž přežily jen ty s nízkou prevalencí parazitů (Cox *et al.* 2010).

Zajímavé jsou i mezipohlavní rozdíly v míře infestace, jež bývá často obecně mezi obratlovci vyšší u samců, což může souviset s imunosupresivními účinky testosteronu, a tím větší náchylností k infekcím. Testosteron má dvojitý účinek, podílí se při tvorbě druhotných pohlavních znaků a zároveň snižuje obranyschopnost jedince (Zuk 1990; Folstad & Karter 1992). Tomu se však vymyká studie na populaci rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*), v níž byla zjištěna vyšší parazitémie (intenzita parazitace) u samic, které jsou vystaveny značnému stresu spojenému s migrací, následným zahnízděním a péčí o snůšku a mladé. Stres u samic při hnízdění a tím imunosuprese mohou být významnější kvůli danému typu reprodukčního systému. U rákosníka totiž samci tvoří harémy, a tím pádem samice inkubují a krmí mladé s minimální či žádnou kooperací samce (Asghar *et al.* 2011).

3.2 Vliv parazitů na kondici a přežívání

Ohledně vztahu mezi parazitací a přežíváním nebylo doposud vedeno uspokojivé množství výzkumů u volně žijících druhů, jelikož v této oblasti chybí longitudinálně sbíraná data (Sandland & Minchella 2003; Carlsson *et al.* 2018; Hicks *et al.* 2018). Brown *et al.* (1995) studovali vliv manipulace počtu ektoparazitů (všenek, blech a štěnic) u adultů vlaštovky pestré (*Hirundo pyrrhon*) na přežívání. Dlouhodobý výzkum odhalil negativní vliv ektoparazitární zátěže na kondici vlaštovek. Během manipulací byla část populace vlaštovek pestrých (*Petroche-*

lidon pyrrhonota) za pomoci fumigantů zbavena ektoparazitů. Tito ptáci měli následovně oproti kontrolám lepší přežívání. Dilem odstranění všech parazitů nelze však říci, jakým podílem se konkrétní druh parazita (blechy, všenky, štěnice) podílel na snižování hostitelovy schopnosti přežít. (Brown *et al.* 1995). Studie na pískomilovi Andersonově (*Gerbillus andersoni*) se pomocí manipulace insekticidem snažila odhalit vliv ektoparazitů na přežívání a souvislost infestace s věkem zvířete. Schopnost přežívání byla však signifikantně horší pouze u juvenilů, dospělci neměli přežívání ovlivněné ektoparazity (Hawlena *et al.* 2006). Při experimentální studii na křečcích bělonohých (*Peromyscus leucopus*) byli jedinci infestováni nymfami klíštěte obecného (*Ixodes scapularis*) a byl zkoumán vliv na přežívání v rámci sezóny a mezi sezónami. Oproti očekáváním neměla ani značná zátěž parazity negativní účinek na hostitelovo přežívání. Byla dokonce zjištěna pozitivní korelace parazitace a přežívání během sezóny. Možným vysvětlením je změna chování u takto zatížených jedinců, kteří se mohou více ukrývat, méně hledat potravu, a tím se účinněji vyhýbat predátorům oproti nezatíženým jedincům. Nebo jsou napadení jedinci nuceni díky trade-off méně investovat do reprodukce a více do somatické údržby (Hersh *et al.* 2014). Brown *et al.* (2006) manipulovali s ektoparazity u vlaštovek pestrých (*Petrochelidon pyrrhonota*). Zjistili, že se mezidenní přežívání mění během hnízdní sezóny a že za zhoršené přežívání mohou parazité. Zajímavé bylo zjištění, že vlaštovkám v těch největších koloniích se během sezóny zlepšovalo přežívání (Brown *et al.* 2006). Výzkum zabírající se vztahem mezi přežíváním a infestací všenkami poukázal na detrimetální vliv ektoparazitů a zvýšenou mortalitu u mladých jedinců vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*), kdežto u dospělých rozmnožujících se ptáků nebyl žádný takový efekt zaznamenán. Infestace všenkami byla posuzována počtem děr v ocasních perech vlaštovek (mladí ptáci jich měli více než starší). Toto zjištění by mohlo poukazovat buď na lepší zdatnost starších ptáků při čištění peří, neboť starší ptáci na základě nabytých zkušeností potřebují méně času k zvládnutí aktivit jako je lov či stavba hnízda, a proto mohou mít více času na péči o tělní pokrývku. Za druhé mechanické vlastnosti peří se mohou měnit s věkem, a pera starších ptáků by nemusela pro parazity být tak stravitelná. V tomto výzkumu nebyl nalezen vztah mezi infestací všenkami a selektivním přežíváním vlaštovek, ale autoři jej zcela nevylučují. Pokud by byl přítomen, nebyl by nijak významný vzhledem k minimálnímu počtu jedinců s vysokou prevalencí děr v opeření (Lombardo *et al.* 2015).

Množství přerozdělených zdrojů z imunitního systému do reprodukce by mělo být srovnatelné s benefity spojenými s aktuálním reprodukčním úsilím. Bylo rovněž vyzorováno, že během zvýšeného stresu dochází k neuroendokrinní imunopresi, aby byla zachována normální aktivita obranných mechanismů za účelem vyhnout se autoimunitním reakcím. I z tohoto důvodu mohou být jedinci ve zvýšené zátěži náchylnější k infestaci parazity, imunoprese se pak jeví jako menší zlo (Råberg Lars *et al.* 1998). Krevní parazité ptáků z řádu Haemosporida mají prokazatelný vliv na mortalitu jedinců, obzvláště velké škody napáchají v naivních populacích, infikovaní ptáci bývají navíc častějšími oběťmi predátorů. Vedle přežívání mají vliv na kondici a reprodukční úspěšnost (Marzal *et al.* 2008). Velice obvyklé jsou vícečetné infestace různými liniemi parazitů. (Marzal *et al.* 2008) zkoumali populaci jiříček obecných (*Delichon urbicum*) a zaměřili se na jednoduchou a dvojnou infekci malárií. Jiříčky s násobnou infekcí trpěly zhoršenou kondicí-měly relativně nižší hmotnost. Všichni jakkoliv napadení ptáci hůře přežívali. Navíc dvojná infekce krevními parazity pozitivně korelovala s mírou infestace ekto-parazity, což je možné zdůvodnit tělesnou slabostí způsobenou malárií, a tím horší péčí o peří. Dále bylo zjištěno, že ptáci trpící jedinou infekcí měli relativně méně mláďat na snůšku a zahnízdili později oproti ptákům s dvojnou či žádnou infekcí (Marzal *et al.* 2008). Možné vysvětlení ve zvýšeném reprodukčním úsilí tkví ve snížených vyhlídkách na přežití dílem zhoršeného zdravotního stavu, což by podporovalo teorii terminální investice (Clutton-Brock 1984; Agnew *et al.* 2000; Marzal *et al.* 2008). Tuto teorii například částečně podporuje studie na sýkorách koňadrách (*Parus major*), jimž byly do hnízd přidány blechy slepičí (*Ceratophyllus gallinae*). Otcové takto infestovaných hnízd svá mláďata výrazně častěji krmili, čímž kompenzovali jejich krevní ztráty, a zvýšili tak šance na vyvedení ptáčat. Samice sýkor však podvyživená mláďata častěji nekrmily, což poukazuje na mezipohlavní rozdíly v investici buď do současného či budoucího reprodukčního úspěchu (Christe *et al.* 1996). Ve výzkumu zaměřeném na oxidační stres a parazitaci u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) byla zjištěna pozitivní korelace počtu krev sajících všenek v hnízdech s mírou oxidačního stresu u samců i samic, což podporuje hypotézu „oxidative cost of parasitism“. Odpověď antioxidantních mechanismů se však může lišit například z důvodu vyčerpání zásob antioxidantů či up regulací (regulace ke zvýšení odpovědi na určitý stimul) antioxidantního systému za účelem jeho ochrany před poškozením. (Pap *et al.* 2018). Průzkum na volně žijících kormoránech chocholatých (*Phalacrocorax aristotelis*) se snažil kvantifikovat náklady způsobené infestací endoparazitick-

kými hlísticemi (Hicks *et al.* 2018). Hicks *et al.* (2018) se zaměřili zejména na alokaci energetických zdrojů a vzorce chování, jako je let, odpočívání a potápění. Parazité negativně ovlivnili behaviorální odpověď a hospodaření se zdroji energie u samic, což by mohlo být spojeno s horším přežíváním. Navíc v jiné studii na téže druhu bylo dokázáno, že samice mají horší přežívání než samci a že je negativně ovlivněno právě parazity (Devries *et al.* 2008; Hicks *et al.* 2018). Jedna z mála longitudinálních experimentálních studií na volně žijících obratlovcích pojednává o vlivu parazitů na kondici a fekunditu soba polárního (*Rangifer tarandus*). Každý rok bylo náhodně vybrané skupince sobů starších jednoho roku podáno odčervení proti hlísticím. Manipulace ovšem neměla signifikantní vliv na hmotnost ani plodnost sobů během zimy, což lze vysvětlit tím, že během zimy infestace soby tolik neohrožuje na zdraví. Hlístice *Marshallagia marshalli* se rozmnožuje a přenáší právě v zimě, tudíž by se naopak dalo očekávat zhoršení kondice (Carlsson *et al.* 2018). Jiný výzkum však objevil signifikantní vztah mezi parazitací hlísticemi (s největší prevalencí druhu *Marshallagia marshalli*) a kondicí u ovce aljašské (*Ovis dalli*). Parazitace se zvyšovala s věkem a negativně korelovala s tělesnou kondicí a schopností zabřeznout (Aleuy *et al.* 2018).

4 Vliv kondice na reprodukční úsilí a úspěšnost

Vztahem mezi kondicí a reprodukční investicí se přímo ve své práci nezabývám, nicméně variabilita v kondici mezi jedinci může vlivem na reprodukční investici zastírat případné trade-off mezi investicí do reprodukce a přežíváním. Na populační úrovni každý jedinec investuje dle možností, které mu poskytuje jeho vlastní tělesná kondice a množství dostupných zdrojů. Kvalitnější jedinci s lepšími schopnostmi obstarat si dostatek kvalitní potravy mohou investovat více zdrojů do reprodukce a mít více mláďat či více hnízdních pokusů za sezónu, a zároveň mohou mít dostatek zdrojů, které mohou investovat do mechanismů zajišťujících přežívání. To ovšem neznamená, že trade-off mezi investicí do reprodukce a přežíváním není na úrovni jedince přítomno. Variabilita v dostupnosti zdrojů a tělesné kondici však může očekávanou negativní závislost maskovat a díky tomu je možné pozorovat žádný nebo dokonce pozitivní vztah mezi reprodukčním úsilím a přežíváním (van Noordwijk & de Jong 1986).

Předpokládaný pozitivní vztah mezi tělesnou kondicí a reprodukčním úsilím byl v předchozích studiích již pozorován (Moller *et al.* 2004; Ardia 2005). Důležitými faktory, podle nichž můžeme posuzovat reprodukční úspěšnost, jsou velikost snůšky a datum načasování zahnízdění. Časnost hnízdění je ovlivněna ekologickými faktory, kvalitami jedince a množstvím zkušeností (Ardia 2005). Předpokládá se, že relativně později hnízdící ptáci vykazují nižší kvalitu, která odráží fyziologický stav jedince (Asghar *et al.* 2011). Podle (Moller *et al.* 2004) se na hnízdiště dříve vrací a dříve tedy zahnízdí samci se silnější T-lymfocyty zprostředkovanou imunitní odpovědí. U samců vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) bylo vypořádováno, že na hnízdiště přilétají dříve nežli samice a že časnost přiletu hraje významnou roli pro jejich reprodukční úspěšnost v dané sezóně. Variabilita v načasování návratu je mezi samci větší než mezi samičkami, jelikož u samců je tento znak výrazněji kondičně podmíněn. S časností návratu na hnízdiště je úzce spojena úspěšnost v páření, počet zahnízdění za sezónu a množství vlastní předané genetické informace (Moller *et al.* 2004).

Ve studii zaměřené na kvalitu samic vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) z hlediska volby mezi preferencí vlastní kondice a kvalitou mláďat bylo zjištěno, že po experimentálním zvětšení snůšky měly ty samice, které začaly klást vejce dříve, silnější imunitní reakce na injektovaný phytohemagglutinin (PHA). Samice v horší kondici začaly snášet později a jejich obranyschopnost byla navíc snížena dílem zvětšení snůšky (Ardia 2005). Také (Hasselquist *et al.* 2001) našel skrze svou experimentální studii podáním příslušného antigenu Keyhole limpet haemocyanin (KLH) silnou negativní korelaci mezi humorální složkou imunity a časností zahnízdění samic vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*). Variabilita v látkové imunitě se odráží na kvalitě a pravděpodobně i na atraktivitě u těchto vlaštovek (Hasselquist *et al.* 2001).

5 Dynamika investice do reprodukce a přežíváním v rámci života jedince

Úsilí vložené do reprodukce lze měřit vydanou energií a zvýšenou mortalitou. Během života jedince dochází ke změnám reprodukčního výkonu a získávání zkušeností s věkem. Při zhoršení okolních podmínek či u starých jedinců dochází k odložení reprodukce. Dle tzv. hypotézy

„reproductive restraint“ jedinci alokují méně zdrojů do současné reprodukce, aby si zvýšili šanci dožít se další reprodukční události, anebo vyčkávají na příznivější podmínky, čímž by dosáhli vyššího celkového reprodukčního úspěchu (Smith *et al.* 2014). Tato hypotéza byla testována na samcích hrobaříků (*Nicrophorus orbicollis*). Hrobaříci jsou příležitostně biparentální, přičemž samci opouštějí mláďata dřív než samice. V této experimentální studii bylo pozorováno, jak se liší čas strávený se samicí a mláďaty s věkem samců v závislosti na tom, zda byla provedena manipulační tak, aby zůstal se snůškou samec (samice byla odebrána) a péče byla tak nuceně uniparentální, či biparentální (oba rodiče byli ponecháni u snůšky). V případě „uniparentálních“ samců docházelo ke zkracování doby, kterou strávili u mláďat, s věkem samců. U „biparentálních“ hrobaříků se tato doba v čase neměnila. Starší „uniparentální“ samci svým chováním podpořili pattern hypotézy reproductive restraint (Smith *et al.* 2014).

Délka života organismu by podle této teorie byla omezena nikoliv zejména časem, ale zhoršením fyzického stavu v čase. Tělesný stav by mohl být určující pro to, zda a jak moc se bude jedinec v budoucnosti reprodukovat. Poškození organismu se zvyšuje s investicí do reprodukce, tudíž na sklonku života by bylo logické investovat méně do současné reprodukce, a získat tak vyhlídky na dožití další sezóny a reprodukci (McNamara *et al.* 2009).

Neboli „reproductive constraint hypothesis“ spočívá v tom, že v reprodukci jedincům brání omezení v podobě nedostatku zkušeností, a tím pádem je zdržení od reprodukce nedobrovolné. I kdyby se tito jedinci chtěli rozmnožovat nebo se chtěli rozmnožovat rychleji, není to možné. Až získáváním patřičných zkušeností v čase se jedinec stane kompetentní k reprodukci. Teorie „reproductive constraint“ navrhuje coby příčinu vzrůstajícího reprodukčního úspěchu s věkem rostoucí dovednost a zdatnost, které se tříbí například lovem a rozmnožováním. Podle této teorie současně vzrůstá jak životaschopnost, tak reprodukční úspěšnost (Dugdale *et al.* 2011). Patrná je lepší výkonnost u pohlavně aktivních jedinců na rozdíl od jejich vrstevníků bez této zkušenosti. Reprodukční úspěšnost je u této teorie pozitivně korelovaná s počtem let, během nichž jedinec úspěšně vyváděl mladé (Weimerskirch 1992; Hanssen 2006). Jedinci vstupující do reprodukce dříve oproti průměru mají horší přežívání než ti, kteří se začali rozmnožovat později (Weimerskirch 1992). Hypotéza „reproductive constraint“ byla částečně podpořena studií na populaci albatrose stěhovavého (*Diomedea exulans*), druhu, který má relativně pozdní vstup do reprodukce. Zároveň však výsledky poukazují na to, že věkově závislé znaky re-

produkční činnosti a přežívání nelze u albatrose přisuzovat pouze tvrzení této jedné hypotézy. Jako pravděpodobné funkční schéma by sestávalo z kombinace prvků hypotézy o constraints (jedinci se nemohli rozmnožovat kvůli nedostatku zkušeností), ale i restraints (jedinci se dobrovolně zdrželi hnízdění) a selekcí kvalitních jedinců za současného vlivu senescence na utváření životních strategií tohoto dlouhověkého ptačího druhu (Weimerskirch 1992). Dlouhodobá studie na pandě velké (*Ailuropoda melanoleuca*) podpořila hypotézu reprodukčních constraints. Pandí samice, které měly svá první mláďata, byly omezené ve smyslu horší schopnosti poskytnout kvalitní péči mláďatům. Tyto samice měly horší kondici (body condition constraint hypothesis) a menší množství zkušeností oproti medvědicím, které se rozmnožovaly vícekrát (experience constraint hypothesis) (Snyder *et al.* 2016).

Jedinec může z různých příčin odkládat reprodukci v závislosti na vnějších podmínkách a fyziologických predispozicích. Teorie terminální investice v širším slova smyslu (spadá sem teorie reproductive restraint podle Dugdale *et al.* (2011) mají společné to, že se jedinci buď vzdávají reprodukce anebo do ní investují méně (mají méně vajíček či mláďat), což se mění v závislosti na věku. Hypotéza terminální investice v užším smyslu slova kalkuluje s faktem, že starší zvířata mají nižší reziduální reprodukční hodnotu a mladí naopak vyšší, přičemž se investice do reprodukce zvyšuje s věkem (Dugdale *et al.* 2011).

Pro teorii restraint podle Dugdale *et al.* (2011) je příznačné, že se reprodukční úsilí mění v závislosti na reziduální reprodukční hodnotě jedince. Mladý jedinec se zdržuje reprodukce za účelem šetření svých somatických funkcí, aby si zvýšil šanci na přežití a mohl se rozmnožovat v budoucnu (Dugdale *et al.* 2011). Staří jedinci by podle této teorie měli více investovat do reprodukce, jelikož už se blíží jejich konec, proto se v tomto případě teorie označuje spíše coby hypotéza terminální investice. Ta předpokládá, že starší jedinci mohou začít více investovat do současné reprodukce, jelikož poznají, že se blíží jejich konec. Reziduální reprodukční hodnota těchto jedinců je nízká, tudíž raději investují maximum do současné reprodukce, jelikož se další sezóny nemusejí dožít. Vše, co souvisí s rovnicí nižší reziduální reprodukční hodnoty ústí ve vyšší investici do rozmnožování. Jedinec může poznat, že se blíží konec jeho života dle vyšší aktivity imunitních funkcí, a začít deponovat zdroje do aktuální reprodukce (Clutton-Brock 1984; Hanssen 2006). Volba investice do rozmnožování negativně ovlivní kondici rodiče, která už se tak s věkem zhoršuje (Clutton-Brock 1984). Zato kondice potomků

rodičů s touto strategií byla pozorována o to lepší, čím starší jejich rodič byl. Přichází tedy v úvahu jistá kompenzace zhoršené kondice a vyhlídek na přežití v podobě co největší investice do kondice aktuálního potomstva (Clutton-Brock 1984). Intenzivnější imunitní odpovědi jsou zároveň nákladné a jedince mohou okrádat o zdroje využitelné pro reprodukci. Z hlediska teorie životních strategií má tak imunizace dva různé výstupy: podle hypotézy terminální investice to je zvýšené reprodukční úsilí a dle teorie ceny za reprodukci/za imunitu naopak snížená investice do reprodukce (Hanssen 2006). Teorii „terminal investment“ podporuje studie provedená Fisher & Blomberg (2011) na vakomyších (*Antechinus*), přičemž všichni samci a většina samic je semelparní. Semelparní samice měly rychleji rostoucí mláďata, což značilo alokaci maxima zdrojů do reprodukční události. Tyto samice vykazovaly horší přežívání do dalšího roku, aniž by byly vystaveny nepříznivým podmínkám. Iteroparní samice však musely své zdroje rozdělit mezi dvě reprodukční události (dožívají se dvou let), a tím negativně ovlivnit přežívání mláďat. U většiny savců však bývá cena za reprodukci dobře rozpoznatelná pouze za zhoršených podmínek. Velké počty mladých a krátká doba života pak tyto vakomyši řadí na „rychlý“ konec fast-slow kontinua. Přežívání druhů s rychlou životní strategií by tak mělo být zvláště náchylné na reprodukční investice (Fisher & Blomberg 2011). Naopak Fessler *et al.* (2005) nenacházejí podporu pro hypotézu terminální investice u lidí a šimpanzů. Na základě porodních dat bylo zjištěno, že parita (počet porodů) má pozitivní vliv na porodní hmotnost dětí, ale nebyl zjištěn efekt věku, který je z hlediska teorie terminální investice klíčový. U šimpanzů žijících v zajetí byl nalezen pozitivní vztah parity a negativní vliv věku na porodní hmotnost mláďat. (Fessler *et al.* 2005). Testování hypotézy terminální investice přináší rozporuplné výsledky, evidence je tedy často nejasná. Duffield *et al.* (2017) navrhuje pro objasnění rozporuplných výsledků existenci jistého prahu, na němž se spouští v těle jedince mechanismy, které vedou k projevení terminální investice. Tato hranice by měla být dynamická a závislá na stavu daného jedince a vnějších faktorech, které ovlivňují reziduální reprodukční hodnotu. Do budoucna je zapotřebí více výzkumů, které by se věnovaly vnějším a vnitřním faktorům, které spouští terminální investici (Duffield *et al.* 2017).

6 Parazité obecně

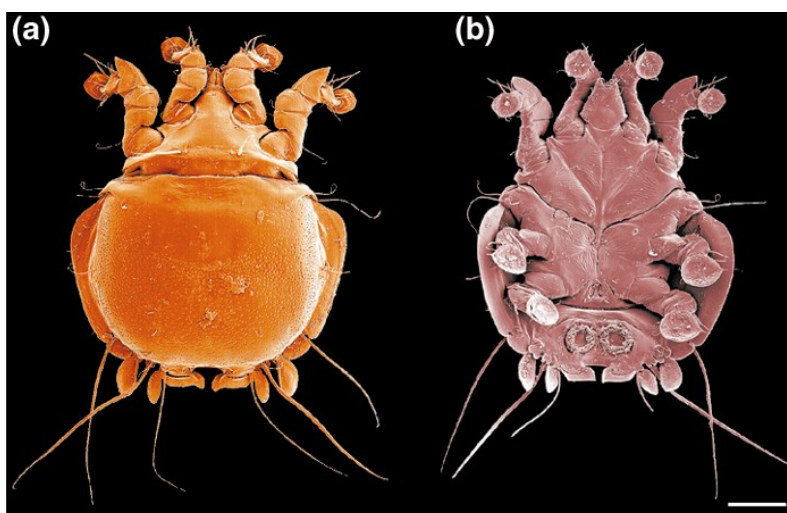
Za parazity jsou považovány veškeré organismy, které žijí vně či uvnitř svého heterospecifického hostitele, zatímco mu snižují mu fitness (Lozano 1994). Parazité hrají významnou roli z hlediska životaschopnosti jedinců a výrazně se podílejí na alokaci zdrojů, jejichž množství a dostupnost zpravidla omezují (Agnew *et al.* 2000). Parazité ovlivňují také populační dynamiku hostitele, pohlavní výběr a životní strategie, přičemž jejich hostitelé si proti nim vyvíjejí patričné adaptace a parazité se tato uzpůsobení snaží překonat. Obranné mechanismy hostitelů počínají u vyhýbání se místům výskytu parazitů, pokračují vytvořením antigenově specifických imunitních odpovědí po humorálně a buněčně zprostředkované odpovědi (Sheldon & Verhulst 1996). Dopad parazitické zátěže není okamžitý, svou daň si vybírá časem. Hostitel má tím pádem čas vynaložit úsilí a investovat do reprodukce, než mu v tom vzrůstající parazitární zátěž zabrání. Je tak možné přizpůsobit a načasovat si životní strategie: jednak zvýšit sexuální aktivitu či začít s rozmnožováním dříve anebo zefektivnit péči o aktuální snůšku či vrh (Agnew *et al.* 2000).

6.1 Ektoparazité ptáků (vlaštovek)

6.1.1 Péřoví roztoči

Péřoví roztoči (mites) skýtají velmi diverzifikovanou skupinu živočichů, z nichž některé jsou parazitické, jiné linie nežijí paraziticky a některé dokonce svému hostiteli prospívají, což může být zdrojem protichůdných výsledků některých studií. Jedná se o starodávnou skupinu roztočů (Acari) spadajících do třídy (Arachnida), kteří si parazitismus v evoluci vyvinuli mnohokrát nezávisle. Jejich tělo dosahuje od cca 80 μm po zhruba 3cm a je tvořeno jediným tagmatem. Jejich vývojová stadia zpravidla zahrnují vajíčko, larvu, protonymfu, deutonymfu, tritonymfu a adultní stádium (Proctor & Owens 2000). Ptačí roztoče najdeme v řádech Parasitiformes Acariformes. Péřoví roztoči jsou zpravidla považováni za komenzály, mutualisty či nepříliš nebezpečné parazity. Co se týká péřových roztočů vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), jsou považováni za komenzály živící se řasami, houbami, pylem a sekrety kostrční žlázy. Tyto roztoče najdeme zpravidla zesponu na křídlech mezi ostny (Pap *et al.* 2005). Ptáci se infestaci roztoči brání vedle sluněním, mravenčením a čištěním peří například vystýláním hnízda aromatickými materiály, které roztoče odpuzují (Proctor & Owens 2000). Jejich dopad na kondici a fitness hostitele je diskutabilní a je třeba do této problematiky vnést více studií. Některé vý-

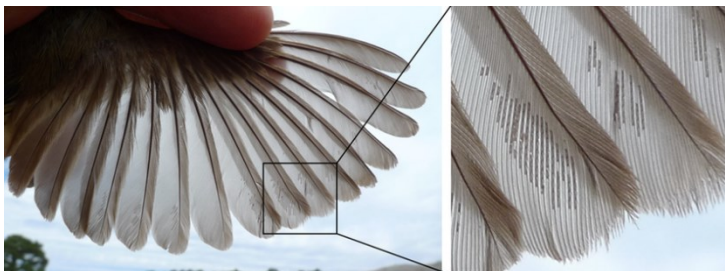
zkumy odhalily pozitivní (Brown *et al.* 2006), jiné negativní (Møller 1993) a další žádný vliv na kondici (Pap *et al.* 2005). K přenosu roztočů dochází fyzickým kontaktem s nakaženými jedinci v rámci kolonie, nejčastěji mezi mláďaty a partnery. Péřoví roztoči se dovedou pohybovat pouze po povrchu peří, bez svého hostitele tedy hynou po třech až deseti dnech (Proctor & Owens 2000).



Obr. 1: Snímek samce péřového roztoče (Astigmata: Freyanidae) z a) dorzální a b) ventrální s měřítkem 5-100 mm. Převzato od Dave Walter, University of Queensland (Proctor & Owens 2000).



Obr.2: Foto z rastrovacího elektronového mikroskopu zachycující kopulaci péřových roztočů (Astigmata: Pterolichidae) s měřítkem 5-100 mm. Převzato od Dave Walter, University of Queensland, (Proctor & Owens 2000).



Obr. 3: Péřovní roztoči (*Dolichodectes hispanicus*) na letkách sedmihláška švitořivého (*Hippolais polyglota*). Převzato od Doña *et al.* (2015).

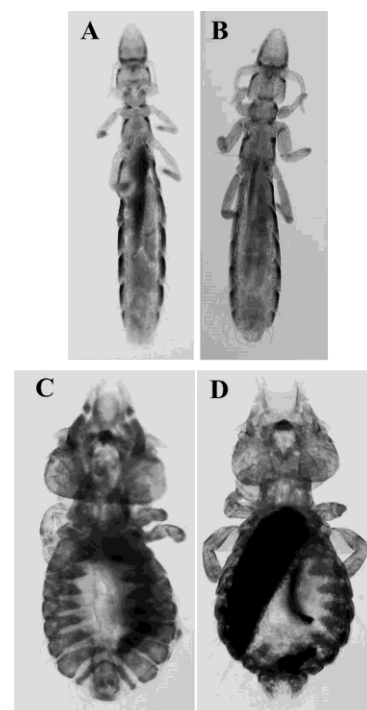
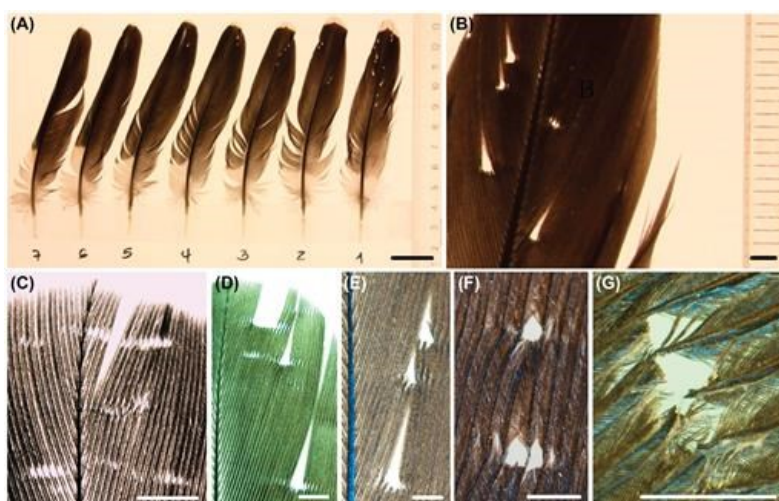
6.1.2 Všenky

Všenky (Ischnocera, chewing lice) spadají do řádu Phthiraptera, který zahrnuje podřády Amblycera, Anoplura, Ischnocera a Rhynchophthirina (Ischnocera, Amblycera a někdy i Rhynchophthirina bývají na základě podobné morfologie sjednocovány do souhrnné skupiny Mallophaga). Vyjma sající Anoplura se jedná o tzv. „chewing lice“ dle zvykacího ústního aparátu. Parazitují zejména na ptácích, ale některé druhy se objevují i na savcích. Tělesná velikost se pohybuje v dospělosti od 0,5mm do 8mm, jejich životní cyklus zahrnuje několikačetnou metamorfózu. Stavba těla všenek je dorzoventrálně zploštělá, soma postrádá křídla. Všenky žijí ektoparaziticky a každých několik hodin se živí sáním hostitelovy krve. Bez zdroje potravy umírají během jednoho až dvou dnů. Samičky všenek kladou a přichytávají svá vajíčka na tělesný povrch hostitele za pomoci speciálních cementových žláz (Lehane 1991). K transmisi všenek mezi ptáky může docházet fyzickým kontaktem jedinců a také přes forezi například s klošovitými (*Hippoboscidae*) (Harbison *et al.* 2009). Rozlišujeme mezi všenkami přebývajících na křídlech a ocasních perech a na abdominální části těla hostitele, přičemž všenky z křídel a ocasu jsou protáhlého tvaru a ty druhé soudečkovitého. Ptačí všenky obou typů se živí odumřelým keratinem paprsků peří na spodních částech obrysových per v abdominální oblasti, jelikož tato pera jsou dost jemná na to, aby je všenky prokously (Møller & Rózsa 2005; Bush & Malenke 2008). Møller & Rózsa (2005) zkoumali vliv a existenci koevoluce mezi kondicí hostitele a ektoparazitickými všenkami dvou řádů (Amblycera, Ischnocera). Řád Amblycera žije přímo na pokožce, řád Ischnocera je vázaný výskytem na peří. Četnost výskytu všenek z řádu Amblycera na hostiteli odrážela společnou evoluci s imunitním systémem skrze sílu T-lymfocyty zprostředkované imunitní odpovědi, kdežto abundance všenek z řádu

Ischnocera tuto korelaci nevykazovaly. Koevoluce s kondičními parametry u některých ekto-parazitů by mohla skýtat odpověď na otázku bohaté diverzity určitých linií (Møller & Rózsa 2005). S fyziologií souvisí také výskyt tzv. „fault bars“, které je třeba odlišovat od děr vykou-saných všenkami. Jedná se o deformované úseky peří kolmé k ostnu se zlámanými ostny a paprsky, v důsledku čehož vznikají místy penetrace. Jejich tvorba souvisí s fyziologickým stresem způsobeným predačními pokusy či manipulací (Jovani & Rohwer 2017).

Obr. 4 vpravo dole: Odlišné morfotypy všenek. Na snímcích A, B: *Columbicola columbae* (*Columba livia domestica*): A, samice; B, samec. Na snímcích C, D: *Craspedorrhynchus fraterculus* (*Aquila heliaca*): C, samec; *Cuculoecus latifrons* (*Cuculus canorus*): D, samice. Převzato od (Adam 2007).

Obr. 5 vlevo dole: Díry v opeření (fotky: A, B, E, F, G) a tzv. „fault bars“ (fotky: C, D) u bě-
lokura horského (*Lagopus muta*). Převzato od (Stenkewitz et al. 2017).



6.2 Ptačí hematologie se zaměřením na leukocyty

Veškeré krevní buňky ptáků obsahují jádro (Carisch *et al.* 2019). Ptáci jsou na rozdíl od savců odolnější vůči krevním ztrátám díky lepší schopnosti mimocévní mobilizace tekutin. Pěvcům může být bez rizika odebráno až 1% krve odpovídající celkové tělesné hmotnosti (Ritchie 1994). Hematologické analýzy jsou hojně užívané k zhodnocení zdravotního stavu včetně ověření progresu nemocí a terapeutických postupů (Carisch *et al.* 2019). Ptačí leukocyty se dělí na granulocyty (heterofily, eozinofily a bazofily) a jednojaderné agranulocyty (lymfocyty a monocyty). Granulocyty jsou leukocyty obsahující sekreční granula v cytoplazmě, agranulocyty tato granula postrádají. Následuje stručný výčet ptačích leukocytů v periferní krvi na základě kapitoly „Hematology“ od Ritchie (1994) v knižní publikaci „Avian Medicine: Principles and applications“.

6.2.1 Heterofily

Neboli neutrofilní granulocyty jsou kulaté buňky s obsahem oranžovo-červených cytoplazmatických granul protáhlého až větvenovitého tvaru. Maturní heterofily obsahují segmentované jádro s laloky. Jádro má fialové zbarvení a jaderný chromatin tvoří shluky, cytoplazma není vakuolizovaná a jest bezbarvá (Ritchie 1994). Heterofily se podílí na akutní protizánětlivé odpovědi. V místě infekce dojde k nárůstu počtu heterofilů zvaném heterofilie. Heterofily jsou schopny fagocytózy a mají antimikrobiální aktivitu (Harmon 1998).

6.2.2 Eozinofily

Tyto granulocyty kulovitého tvaru mají stejně jako heterofily členité laločnaté jádro tmavšího fialového zbarvení, cytoplazma je však modrá. V cytoplazmě se vyskytují granula kulovitého tvaru a červeno-oranžového zbarvení. Morfologie těchto krevních elementů se napříč ptačími liniemi dost liší (Ritchie 1994). Eozinofily se podílí na imunitních reakcích organismu tak, že mohou skrze sekreci určitých látek spouštět zánětlivé reakce. Vysoká prevalence tkáňových a krevních eozinofilů se nazývá hypereozinofilie a může vést k poškození orgánů (Valent *et al.* 2012).

6.2.3 Bazofily

Relativně menší leukocyt bezbarvé cytoplazmy se silně bazofilickými granuly, která mají tendenci se rozpouštět v barvách s obsahem alkoholu (např. barvení dle Romanowsky). Jejich

jádro je oválné až kulaté, často skryté pod granuly tmavě purpurového zbarvení. Bazofily hrají roli ve spouštění zánětlivých reakcí organismu tím, že zvýší svoji početnost (bazofilie) a obdobně jako eozinofily vypouštějí prozánětlivé mediátory, například hormon histamin (Ritchie 1994; Bochner 2000). Bazofilie provází alergie (astma, atopický ekzém), nádorová onemocnění a různá autoimunitní onemocnění jako třeba Crohnovu chorobu (Bochner 2000; Siracusa *et al.* 2013).

6.2.4 Lymfocyty

Jedná se často o poměrně velké buňky kulovitěho tvaru a jejich kulaté jádro zabírá většinu buněčného prostoru. Homogenní cytoplazma obklopující jádro je světle modrá. Jaderný chromatin se v maturním lymfocytu silně shlukuje. Lymfocyty vznikají diferenciací lymfoidních buněk v kostní dřeni (Ritchie 1994). Rozlišujeme mezi T a B-lymfocyty, které zajišťují specifickou imunitu, a mezi tzv. „*natural killers*“, podílejícími se na nespecifické imunitě. Během imunitní reakce při rozpoznání patogenu dochází k aktivaci T-buněk a jejich proliferaci. Poté, co se organismus s cizorodými agens vypořádá, hladina lymfocytů se vrátí na původní hladinu (O'Sullivan & Pearce 2015).

6.2.5 Monocyty

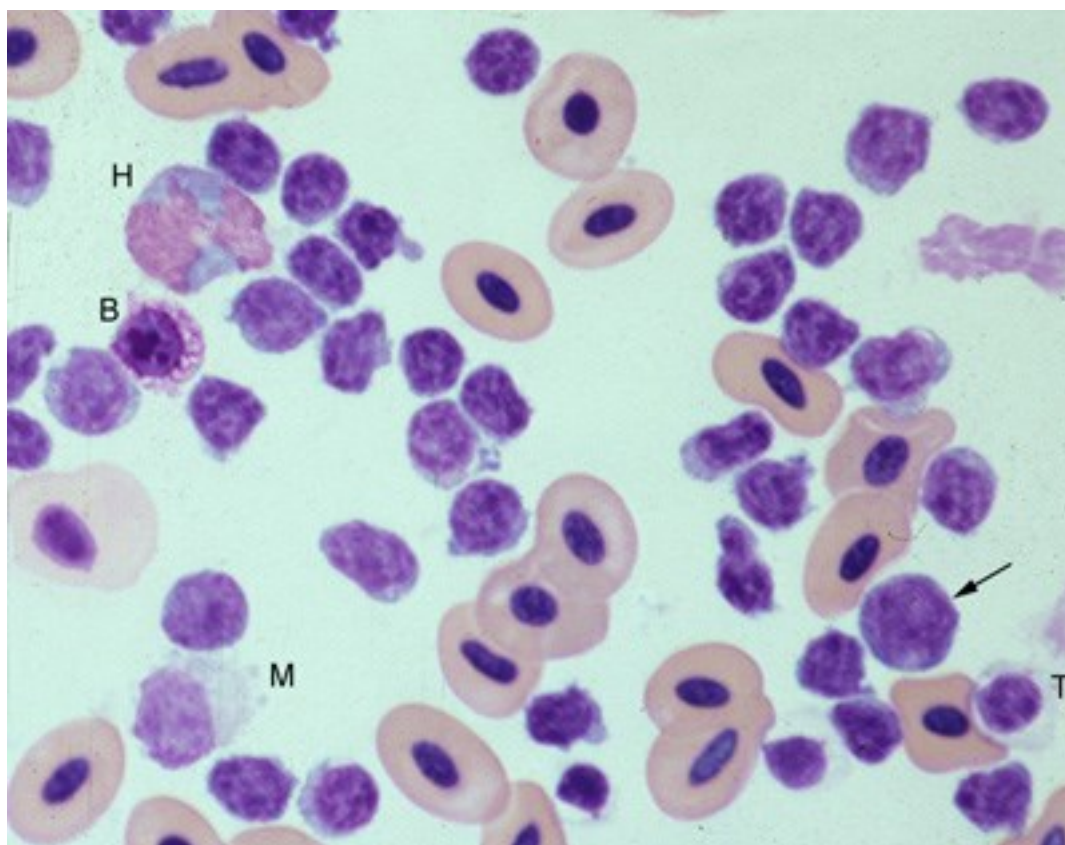
Lze je považovat za největší leukocyty s valírujícími tvary od kulatého po amébovitý. V porovnání s lymfocyty obsahují více cytoplazmy, která je navíc tmavší a nezřídka vakuolizovaná, občas obsahuje eozinofilická granula. Chromatin monocytů není tak objemný a nahloubčený. Jádro může být kulovité až dvoulaločnaté, vždy zabírá oproti lymfocytům méně prostoru v buňce (Ritchie 1994). Monocyty jsou schopny fagocytózy a podílí se jak na obranných reakcích vrozené, tak získané imunity. Účastní se patogeneze různých onemocnění jako například jaterní fibrózy, aterosklerózy, různých autoimunitních onemocnění a Alzheimerovy choroby, zároveň však často mají regenerační účinky a působí proti infekcím (Karlmark *et al.* 2012).

6.2.6 H/L ratio

Poměr heterofilů a lymfocytů slouží coby ukazatel míry stresové odpovědi. Při akutních zánětech jsou zejména heterofily schopny fagocytózy, spolu s makrofágy se podílí na vrozených imunitních reakcích. V případě stresové reakce dochází tedy k nárůstu počtu heterofilů (leuko-

cytóza) za současného poklesu množství lymfocytů (leukopenie). Stresem se rozumí adaptivní odpověď organismu vůči narušení homeostáze. Homeostáze pod vlivem stresu vykazuje narušenou osu mezi nadledvinami a kortikoidy (Cotter 2015; Lentfer *et al.* 2015). Rozsah imunitní odpovědi se individuálně liší a záleží na délce trvání, závažnosti a novosti stresové situace. K posouzení celistvé kondice jedince a lepší interpretaci výsledků je však lepší připojit k hematologické analýze vlastní behaviorální observace a další zdravotní ukazatele, aby bylo vyloučeno, že byl pták ve stresu například jen kvůli případné manipulaci při opakovaných odběrech krve (Lentfer *et al.* 2015).

Obr.5: Snímek některých ptačích leukocytů v periferní krvi. Šipka: lymfocyt, H: heterofil, B: bazofil, M: monocyt, T: trombocyt (zvětšeno 250x). Převzato od Cornell University College of Veterinary Medicine (2013) Dostupné z: <http://eclinpath.com/march-2013-case-of-the-month/figure-1a-avian-leukocytes-in-a-blood-smear-labelled/>



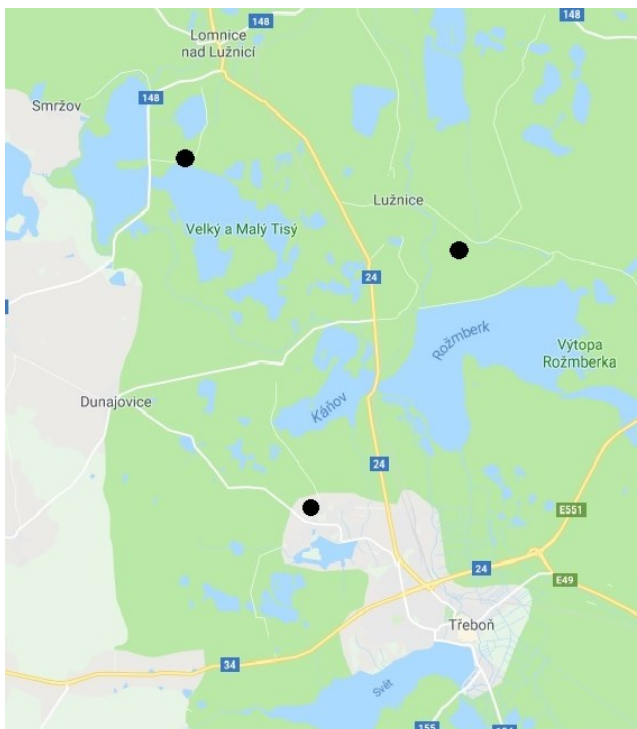
7 Cíle práce

V této diplomové práci, která se zaměřila na reprodukční ekologii vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) se zaměřuji na vztah mezi investicí do reprodukce, tělesnou kondicí a přežíváním. Zaměřila jsem se na životní strategie a trade-off s nimi spojenými, zejména na cenu za reprodukci. Nejvíce mne zajímal vztah mezi loňskou reprodukční investicí (počet odchovaných mláďat a průměrný počet hnízd) a přežíváním v dalším roce. Snažila se odhalit souvislosti mezi loňskou reprodukční investicí, přežíváním a kondičními parametry (na infestaci parazity a hematologické ukazatele), v nadcházejícím roce.

8 Metodika

8.1 Odchyťové akce

Diplomová práce je založena na datech získaných z populace vlaštovky obecné na Třeboňsku intenzivně studované od roku 2009. Tradiční odchyťové akce vlaštovek probíhaly během hnízdního období zpravidla od května do července. Aktivně jsem se podílela na sběru dat od roku 2015 až do roku 2019. Do své diplomové práce jsem využila data nasbíraná na třech lokalitách, a to v chlévech ve vsi Břilice (49°1' N, 14°44' E), v hospodářském stavení Hamr v obci Lužnice (49°3' N, 14°45' E) a na sádkách Šaloun v Lomnici nad Lužnicí (49°4' N, 14°42' E). Lokality se nachází v Třeboňské pánvi v okrese Jindřichův Hradec.



Obr. 6: Mapa výzkumných lokalit na Jindřichohradecku

Odchyty vlaštovek se konaly vždy od rozbřesku, kdy ptáci aktivovali a vylétávali pro potravu či přilétali z nocovišť. Ptáky jsme chytali do ornitologických sítí určených pro odchyt malých ptáků, přičemž objekty jsme zajistili tak, abychom vychytali všechny jedince. Chycené ptáky jsme umístili do pytlíků, v nichž čekali na zpracování. Každého jedince jsme opatřili hliníkovým kroužkem s unikátním kódem od Národního muzea v Praze. Krom toho jsme jedince okroužkovali i barevnými plastovými kroužky v jedinečných kombinacích za účelem určování sociálních partnerů vlaštovek. Vlaštovkám jsme odebírali krev z krční žíly v množství cca 0,1 ml pro hematologické analýzy a za účelem dalších analýz, které s touto prací nesouvisí.

8.2 Morfologická měření

Ptáky jsme vážili na digitální váze (Pesola, MS500, rozsah 0-500 g, přesnost 0,1 g). Dále probíhalo fotografování barevných ornamentů pro zjištění celkové plochy znaků. Fotili jsme skvrny na čele, hrdle a na ocase pomocí fotoaparátu Nikon D40, a to na pozadí šedé tabulky s přiloženým barevným spektrem a měřítkem. Pro analýzy spektrometrem jsme odebrali vzorky per z hrdla, hrudi, břicha, ventrální oblasti a ze zad (zhruba po deseti kusech z každé tělní části).

8.3 Počítání ektoparazitů a děr v opeření

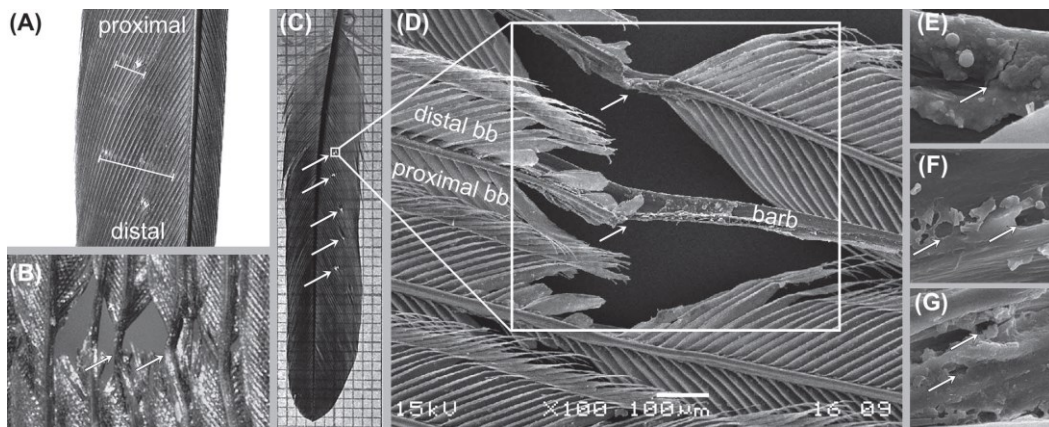
Analýzu infestace ektoparazity jsme prováděli od roku 2014, přičemž jsem v práci využila i data získaná v rámci diplomové práce Elišky Wichové (data z let 2014 a 2015). Ve své práci jsem tato data využila k testování odlišných hypotéz.

Kvantifikace parazitů a děr probíhala za pomoci brýlí se zvětšovacími skly o 3,5násobném zvětšení na dostatečném denním světle či pod zářivkou. Hodnoty jsem počítala zvlášť pro ocas a zvlášť i pro obě křídla. Posléze jsem však všechny tři hodnoty sečetla dohromady pro snazší statistické zpracování dat. Péřové roztoče jsem kvůli nepatrným rozměrům počítala po skupinkách pěti až deseti jedinců. Díry vykousané všenkami v opeření jsem musela obezřetně vizuálně odlišit od mechanického poškození. Otvory, jež vykousávaly všenky, byly více méně

kompaktního kulatého tvaru. Počítala jsem ty díry, u nichž byla penetrace ostnů či paprsků úplná.

Vzhledem ke dvěma různým počítajícím osobám jsem data následně kontrolovala na osobu, která parazity počítala v příslušném roce. Také jsem si spočítala opakovatelnost sama se sebou pro zjištění, jak moc se má měření týchž vzorků mezi sebou lišila.

*Obr. 7: Snímky z elektronového mikroskopu zachycující díry v opeření jiříčky obecné (*Delichon urbicum*) poukazují na mechanismus poškození (převzato od Vágási 2014).*



8.4 Hematologie

Krevní nátěry jsme zhotovili v terénu ihned po odběru krve. Poté jsem je zároveň fixovala a barvila v kyvetách umístěných do kádínek. O fixaci se postaral koncentrovaný roztok May-Grünwald, jímž jsem barvila 3 minuty. Posléze jsem barvila 2 minuty v pufrované vodě a May-Grünwald v poměru 1:1, pak skla opláchla pod proudem tekoucí vody a ponořila je na 12 až 15 minut do barvicího roztoku Giemsa-Romanowsky ředěného v poměru 1:20 s pufrovanou vodou. Posléze jsem skla opláchla pod tekoucí vodou a nechala uschnout. Giemsa-Romanowsky je zásaditá látka, přesně eozinát methylenového azuru, modři a methylenové violeti s afinitou k acidickým strukturám, jako je například chromatin v DNA. Pomáhá zvýraznit buněčné struktury tak, že eozin obarví dočervena erythrocyty a granula eozinofilů, azur se váže na chromatin a obarvuje granula heterofilů, krevní destičky, granula bazofilů a ribo-

somy v cytoplasmě. Až do fialových odstínů mohou být obarveny struktury jako granula heterofilů, chromatin a krevní destičky (Horobin & Walter 2011).

K analýze leukocytů jsem využila binokulární mikroskop Olympus CX31 se čtyřmi objektivy, pro účely imerzního mikroskopování posloužil objektiv o stonásobném zvětšení. Na vzorky jsem aplikovala imerzní olej, který nastolil homogenní prostředí mezi preparátem a stěnou čočky. K analýze jsem užila metodu diferenciálního rozpočtu, která dokáže odhalit abnormality v krevním obraze. Pro zjištění diferenciálu bylo třeba spočítat prvních sto bílých krvinek a rozpočítat procentuální zastoupení heterofilů, lymfocytů, bazofilů, eozinofilů a monocytů.

Pro kontrolu jsem si vypočítala svou vlastní opakovatelnost na 15 vzorcích. Pro jednotlivé typy leukocytů mi vyšly tyto hodnoty opakovatelnosti: heterofily $r = 0,96$; lymfocyty $r = 0,82$; eozinofily $r = 0,77$; bazofily $r = 0,87$. Z analýz jsem zcela vyřadila monocyty kvůli jejich nízké prevalenci ve vzorcích. Důležitou proměnnou v mé práci a analýzách představoval poměr heterofilů a lymfocytů, tzv. H/L ratio, který mi sloužil za ukazatele dlouhodobého stresu a akutní infekce. Poměr granulocytů a lymfocytů v periferní krvi spolehlivě odráží hyperaktivitu kortikosteroidů v nadledvinkách (Cotter 2015). Opakovatelnost kondičních znaků v rámci jedince jsem stanovovala na základě hematologických dat sbíraných mezi roky 2014-2016. Opakovatelnost byla vyhodnocena v programu R 3.6.0 za použití balíčku rptR (Stoffel *et al.* 2018).

8.5 Vyhodnocování reprodukční investice a přežívání

Reprodukční investici jsem posuzovala z hlediska počtu odchovaných mláďat. Sociální rodiče jsme stanovili na základě odpozorování unikátních kombinací barevných kroužků za pomoci dalekohledu a fotoaparátu. Přežívání vlaštovek jsme posuzovali na základě toho, zda se jedinec chytil během odchytových akcí, neboť u tohoto druhu je známá vysoká míra filopatrie, tedy věrnost k místu prvního zahnízdění jedince. Jedinec, který se na lokalitu nevrátil, byl považován za uhynulého (Greenwood 1980).

8.6 Statistické vyhodnocení

Veškeré analýzy jsem prováděla v programu R 3.6.0. Každý model jsem zhotovila pro samce a samice zvlášť. Pro všechny mé analýzy jsem standardně zvolila hladinu významnosti $\alpha < 0.05$. Relativní zastoupení bazofilů a eozinofilů bylo normalizováno pomocí logit transformace a H/L poměr pomocí transformace přirozeným logaritmem.

V první části jsem vyhodnocovala souvislost hematologie a délky dožití jedince, kde jsem použila lineární smíšené modely skrze funkci lmer s normálním rozložením dat. Vliv roku pozorování, sezóny a věku na parazitaci (jak na díry v opeření, tak na výskyt péroových roztočů) jsem zanalyzovala pomocí generalizovaného smíšeného modelu s binomiálním rozložením a nulovou inflací s využitím funkce glmmTMB. Negativně binomiální model jsem vybrala na základě nižšího AICc (Akaike information criterion s korekcí) ve srovnání s modely s Poissonovým rozložením s i bez nulové inflace a s binomiálním rozložením bez nulové inflace. Mezi vysvětlující proměnné ve všech těchto modelech jsem zahrнула věk dožití, aktuální věk a jeho druhý a třetí polynom za účelem podchycení nelineárních trendů. Kombinace délky dožití a aktuálního věku v modelu umožňuje odseparování vlivu věku a selektivního přežívání (Pol & Verhulst 2006). Model dále kontroloval na juliánský den značící vliv sezóny, lokalitu odchyty a rok pozorování. Identitu jedince jsem použila jako náhodný efekt. Z plných modelů jsem postupně vyřadila všechny prediktory s $P > 0,1$.

Ve druhé části analýz jsem testovala, jak souvisela reprodukční investice s přežíváním v dalším roce. Závislou binární proměnnou v modelu byla mortalita (0 = jedinec přežil do dalšího roku, 1 = jedinec uhynul). Jako klíčové vysvětlující proměnné zde vystupovaly průměrná velikost snůšky jedince v dané sezóně a počet hnízdění za sezónu. Model dále kontroloval na věk, rok pozorování a příslušnost k lokalitě. Zde bylo rozložení dat binomiální a použila jsem zobecněný lineární model (GLM), přičemž globální model jsem opět zjednodušovala postupným odebráním prediktorů s $P > 0,1$.

Nakonec jsem testovala, zda existuje souvislost mezi hematologickým stavem a mírou parazitace s reprodukční investicí v minulém roce. Data jsem statisticky zpracovala pomocí smíšených modelů. U hematologických parametrů bylo použito normální rozložení a u počtu parazitů a děr v opeření negativně binomiální rozložením s nulovou inflací (funkce glmmTMB). Tento model byl opět vybrán na základě srovnání AICc, kde jsem porovnávala Poissonovo rozložení s a bez nulové inflací a negativně binomiální s a bez nulové inflace. Hlavními vy-

světlujícími proměnnými byly počet odchovaných mláďat v roce předcházejícím rok, ve kterém byly analyzovány hematologické parametry a míra ektoparazitární infestace. Jako další prediktory jsem zahrнула juliánský den, rok pozorování, věk, a lokalitu. Identita jedince byla vložena jako náhodný efekt. Globální model jsem opět zjednodušovala postupným odebráním prediktorů s $P > 0,1$.

9 Výsledky

9.1 Jak hematologie a parazité ovlivnili přežívání

V první části analýz jsem vyhodnocovala vliv roku, dne v sezóně a věku jedince vzhledem k jeho hematologickým parametrům. Zajímá mě zejména vliv hematologie na věk dožití a také věk jedince v pozorovaném roce a den v sezóně.

Opakovatelnost pro heterofily byla signifikantní v každém roce:

Rok	r	p	Počet pozorování	Počet jedinců
2014	0.368	0,007	117	72
2015	0.467	< 0,001	289	206
2016	0.214	0.002	412	241

Stejně i lymfocyty měly v každém z roků významnou opakovatelnost:

Rok	r	p	Počet pozorování	Počet jedinců
2014	0.332	0.016	117	72
2015	0.404	< 0,001	289	206
2016	0.272	< 0,001	412	241

Počty bazofilů v rámci jedince měly signifikantní opakovatelnost v letech 2014 a 2015, roku 2016 nikoliv:

Rok	r	p	Počet pozorování	Počet jedinců
2014	0.394	0,007	117	72
2015	0.192	0.031	289	206
2016	0.081	0.087	412	241

Eozinofily měly významnou opakovatelnost pouze roku 2016:

Rok	r	p	Počet pozorování	Počet jedinců
2014	0	1	117	72
2015	0.13	0.145	289	206
2016	0.165	0.004	412	241

Heterofily, lymfocyty, bazofily a eozinofily vykazovaly opakovatelnost v rámci jedince, což indikuje, že jsou do určité míry specifické pro každého jedince a mohou podléhat selekci. Opakovatelnost však v žádném případě nepřesahovala hodnot $R = 0,5$, což znamená, že jsou to zároveň do určité míry znaky flexibilní, které mohou indikovat aktuální zdravotní stav a kondici jedince.

9.1.1 H/L ratio a délka života

Výsledky lineárního smíšeného modelu pro obě pohlaví jsou uvedeny v tabulce 1, přičemž signifikantní proměnné jsem tučně zvýraznila. Testovala jsem v první řadě vliv poměru heterofilů k lymfocytům na přežívání vlaštovek.

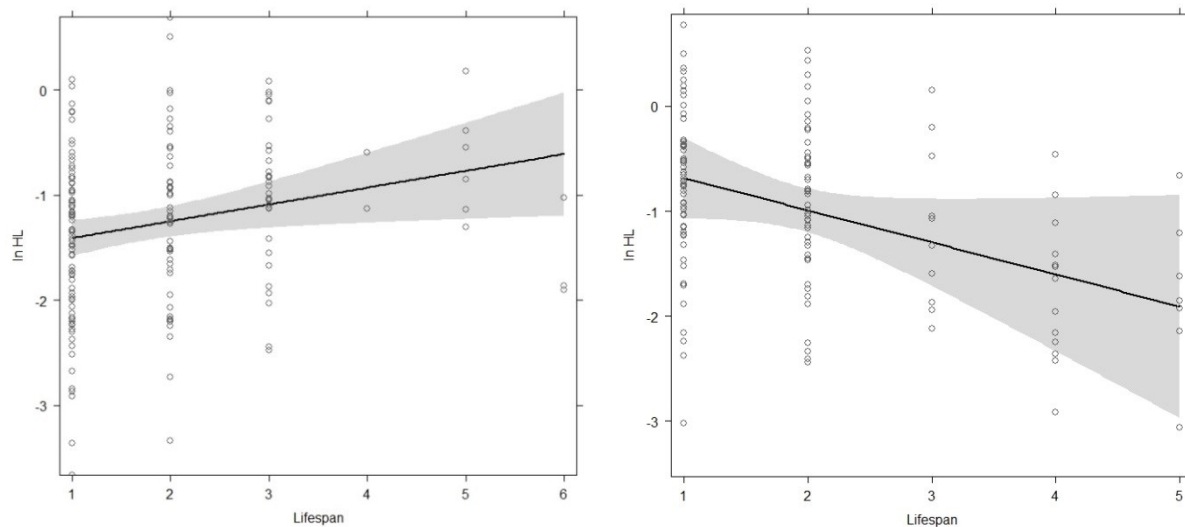
U samců byl prokázán pozitivní vztah mezi H/L v krvi a věkem dožití ($\beta \pm SE = 0.16 \pm 0.07$, $t = 2.37$, $p = 0.018$; graf 1), což znamená, že poměr heterofilů k lymfocytům rostl s délkou života. Vztah mezi H/L a věkem byl nesignifikantní a souvislost byla negativní.

Pro samice byl zjištěn nesignifikantní negativní vztah mezi H/L a věkem dožití ($\beta \pm SE = -0.31 \pm 0.17$, $t = -1.77$, $p = 0.08$; graf 1), tedy H/L se snižoval, čím větší byla délka života. Nicméně vyšla pozitivní souvislost H/L na věku, tedy s věkem se poměr heterofilů k lymfocytům u samic zvyšoval ($\beta \pm SE = 0.82 \pm 0.34$, $t = 2,41$, $p = 0,016$; graf 2).

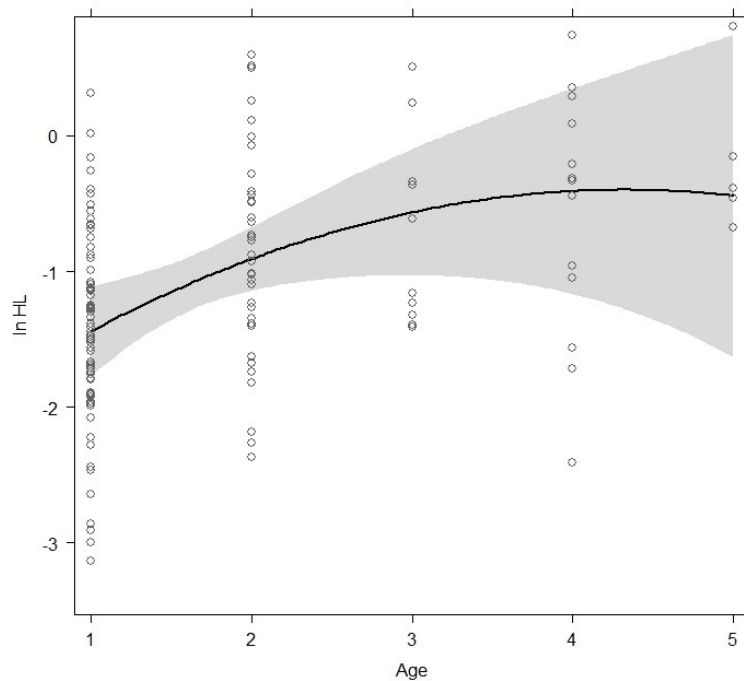
Tabulka 1: Model vztahu mezi H/L ratio a vybranými proměnnými, zejména věkem dožití ($N_{females} = 139$ pozorování, 93 jedinců; $N_{males} = 176$ pozorování, 97 jedinců; lineární smíšený model. Prediktory s $P > 0.1$ byly z modelu v průběhu jeho zjednodušování odstraněny. Uvedeny jsou hodnoty, na jejichž základě byl konkrétní prediktor odstraněn (tzn., hodnoty z posledního testu před odstraněním). U prediktorů, které ve finálním zjednodušeném modelu zůstaly (zvýrazněné tučně), jsou uvedeny hodnoty z tohoto finálního modelu.)

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Věk dožití	3.14	0.08	5.614	0.018
Věk			0.77	0.38
Věk²	2.80	0.09	2.33	0.13
Věk ³	2.48	0.12	0.23	0.63
Juliánský den	3.06	0.08	0.75	0.39
Lokalita	0.17	0.92	0.51	0.48
Rok	0.69	0.71	3.59	0.17

Graf 1: Souvislost mezi H/L ratio s délkou života u samců (vlevo) a samic (vpravo)



Graf 2: Souvislost mezi H/L ratio s věkem u samic



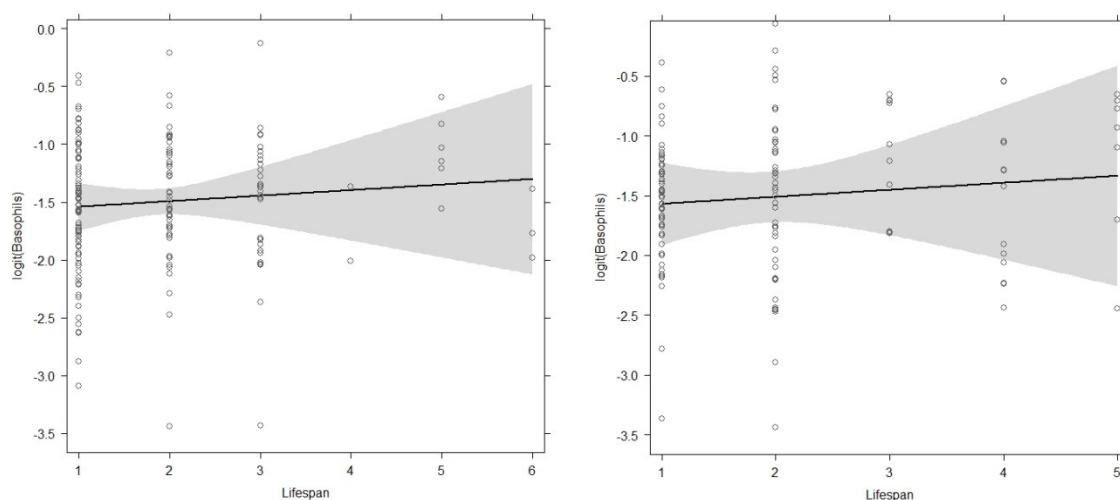
9.1.2 Bazofily a délka života

Dále jsem testovala vliv bazofilů na délku života, u obou pohlaví mi však signifikantně vyšel pouze rok pozorování (tabulka 2). Mezi bazofily a délkou života samců nebyl nalezen vztah ($\beta \pm SE = 0.05 \pm 0.10$, $t = 0.48$, $p = 0.63$; graf 4). Ani u samic nebyla pozorována souvztažnost mezi bazofily a délkou života ($\beta \pm SE = 0.14 \pm 0.35$, $t = 0.40$, $p = 0.69$; graf 4).

Tabulka 2: Model vztahu mezi bazofily a vybranými proměnnými, zejména věkem dožití ($N_{females} = 139$ pozorování, 93 jedinců; $N_{males} = 176$ pozorování, 97 jedinců; lineární smíšený model).

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Věk dožití	0.16	0.69	0.23	0.63
Věk	0.06	0.81	0.69	0.41
Věk2	0.05	0.82	0.71	0.40
Věk3	2.59	0.11	0.16	0.69
Juliánský den	0.87	0.35	0.25	0.62
Lokalita	1.10	0.58	0.36	0.55
Rok	9.464	0.009	27.864	< 0.001

Graf 4: Souvislost mezi množstvím bazofilů s délkou života u samců (vlevo) a u samic (vpravo)



9.1.3 Eozinofily a délka života

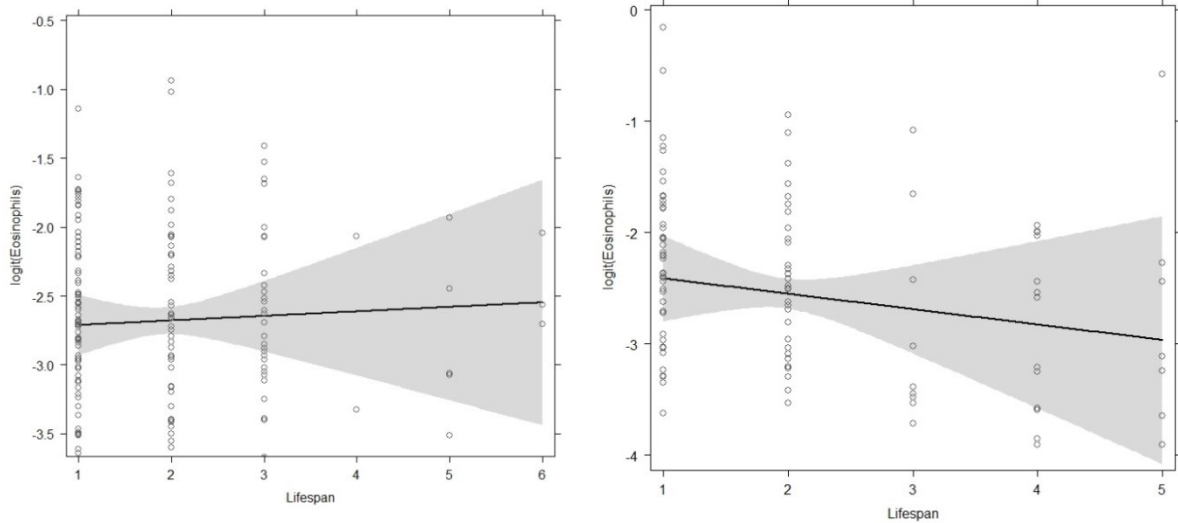
Výsledné hodnoty udávající vztah mezi hladinou eozinofilů a vysvětlujícími proměnnými jsou zahrnuty v tabulce 3. Mezi eozinofily a délkou života nebyl u samců zaznamenán vztah ($\beta \pm SE = 0.03 \pm 0.11$, $t = 0.30$, $p = 0.76$; graf 5). Věk samců s eozinofily nesouvisel. Byla ovšem odhalena signifikantní pozitivní vazba mezi eozinofily a juliánským dnem. Během sezóny byl objeven trend narůstání počtu eozinofilů. Také mezi eozinofily a lokalitou byl objeven významný vztah. Na lokalitě Šaloun měli samci signifikantně více eozinofilů než u Kotrby.

Eozinofily samic neměly vztah k věku jedince ani k délce života ($\beta \pm SE = -0.14 \pm 0.19$, $t = -0.75$, $p = 0.46$; graf 5). U samic jsem získala pozitivní vztah mezi eozinofily a lokalitou odchytů. Podle analýz byla u samic v Břilicích nejnižší prevalence eozinofilů a nejvyšší na sádkách Šaloun.

Tabulka 3: Model vztahu mezi eozinofily a vybranými proměnnými, zejména věkem dožití ($N_{females} = 139$ pozorování, 93 jedinců; $N_{males} = 176$ pozorování, 97 jedinců; lineární smíšený model).

Prediktor	Samice		Samci	
	Chi-square	P	Chi-square	P
Věk dožití	0.50	0.48	0.10	0.76
Věk	0.60	0.44	0.30	0.59
Věk2	1.05	0.30	0.50	0.48
Věk3	0.27	0.60	0.02	0.90
Juliánský den	0.25	0.62	7.769	0.005
Lokalita	6.78	0.034	7.448	0.006
Rok	21.673	< 0.001	72.077	< 0.001

Graf 5: Souvislost mezi množstvím eozinofilů s délkou života u samců (vlevo) a u samic (vpravo)



9.1.4 Pěroví roztoči a délka života

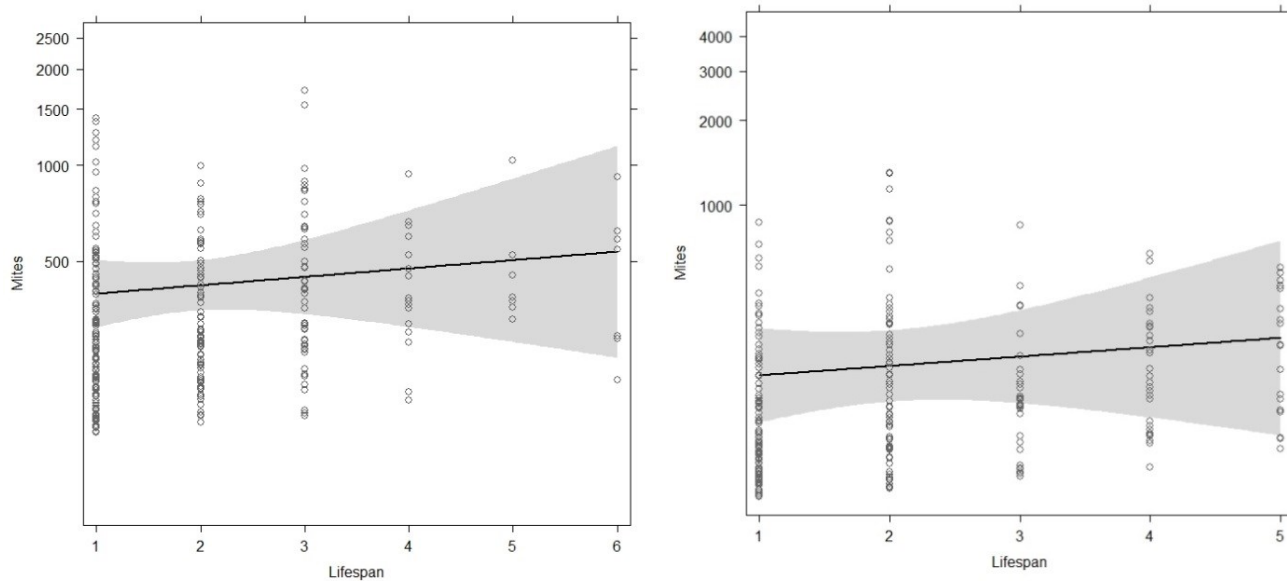
Obecně u tohoto modelu většina proměnných vycházela signifikantně ve vztahu k infestaci parazity (tabulka 4). Věk dožití, který mě však zajímá především, vyšel u samců nesignifikantně ($\beta \pm SE = 0.06 \pm 0.09$, $z = 0.66$, $p = 0.51$; graf 6). U samic souvisela prevalence roztočů s věkem, kdy mezi 1. a 2. rokem počet roztočů rostl, posléze se ustálil, a po 4. roce prudce stoupal, přičemž jsem kontrolovala na věk dožití, tudíž jev nebyl způsoben selektivním přežíváním ($\beta \pm SE = 0,05 \pm 0.02$, $z = 2,44$, $p = 0.015$; graf 7). Dále jsem pozorovala statisticky významný vztah počtu roztočů mezi lokalitami, přičemž u Kotrby byla signifikantně větší prevalence pěrových roztočů než na Šalounu.

Mezi počtem samičích roztočů a věkem dožití nebyla v analýze nalezena souvislost ($\beta \pm SE = 0.08 \pm 0.13$, $z = 0.61$, $p = 0,54$; graf 6). Pro samice vyšel nelineární vztah mezi věkem a roztoči, kdy mezi 1. a 2. rokem došlo k nepatrnému poklesu a posléze prudkému nárůstu počtu parazitů, který klesal po 4. roce života ($\beta \pm SE = -0.10 \pm 0.05$, $z = -2.14$, $p = 0.032$; graf 7). Obdobně jako u samců i u samic byla lokalita vůči počtu všenek signifikantní, přičemž u Kotrby byly samice daleko víc zamořené roztoči než na Šalounu.

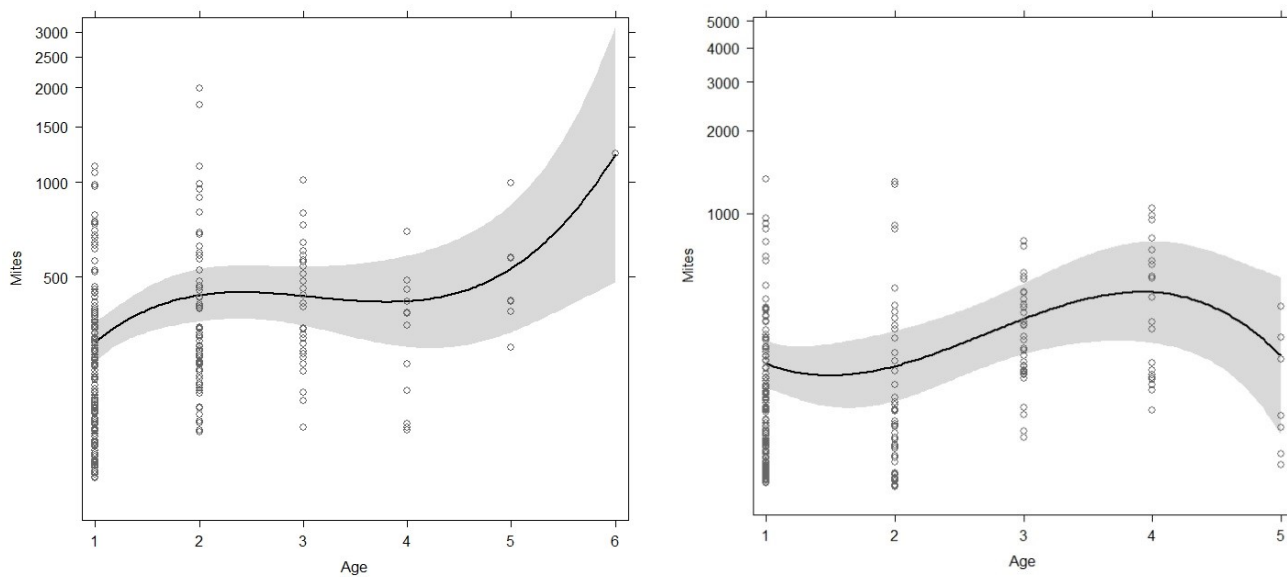
Tabulka 4: Model vztahu mezi pérovními roztoči a vybranými proměnnými, zejména věkem dožití ($N_{females} = 256$ pozorování, 155 jedinců; $N_{males} = 274$ pozorování, 172 jedinců; lineární smíšený model).

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Věk dožití	0.37	0.54	0.43	0.51
Věk				
Věk2				
Věk3	4.587	0.032	5.949	0.015
Juliánský den	3.38	0.07	1.39	0.24
Lokalita	11.798	< 0.001	10.064	0.002
Rok	153.141	< 0.001	160.651	< 0.001

Graf 6: Souvislost prevalence péroých roztočů s délkou života u samců (vlevo) a u samic (vpravo)



Graf 7: Souvislost prevalence péroých roztočů s věkem u samců (vlevo) a u samic (vpravo)



9.1.5 Díry v opeření a délka života

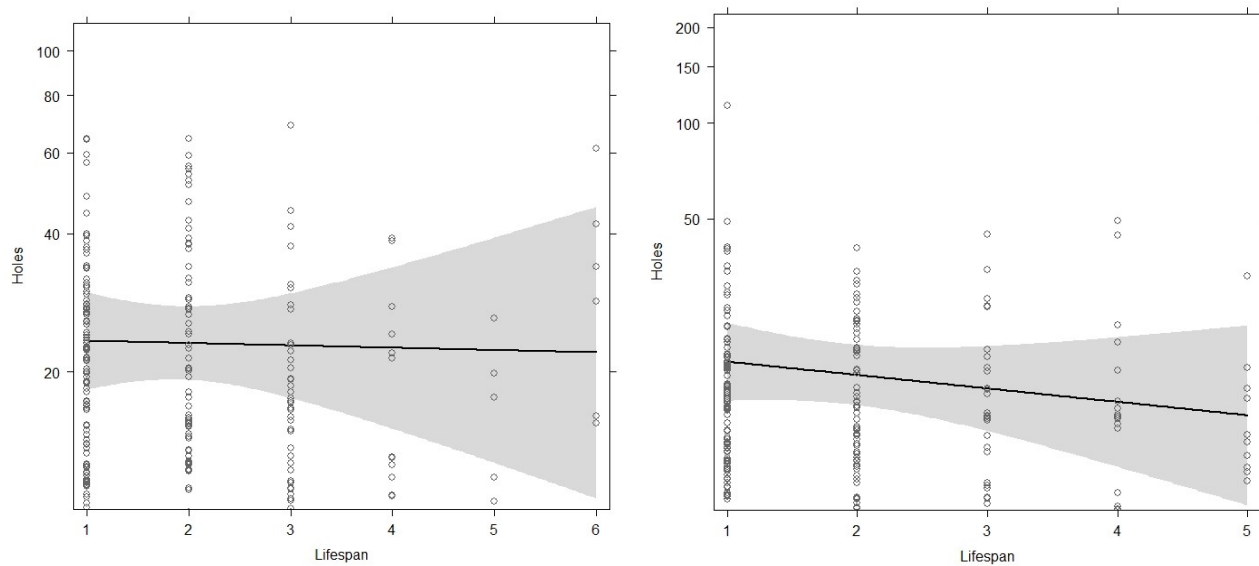
Statistika popisující vztah mezi dírami v peří a proměnnými v čele s věkem dožití je v tabulce 5. Mezi prevalencí děr a věkem dožití samců jsem souvislost nenašla ($\beta \pm SE = -0.01 \pm 0.09$, $z = -0,13$, $p = 0,89$; graf 8). Podle mých výsledků lze usoudit, že díry v peří vykousané všenkami ovlivňují daleko více životní strategie samic než samců. Podle negativně binomiálního modelu s nulovou inflací mi pro samce vyšel signifikantní pouze věk, kde byl nalezen nelineární vztah ($\beta \pm SE = 0,09 \pm 0.04$, $z = 2,57$, $p = 0,89$; graf 9). Počet děr s věkem nejprve klesal a od 3. až 4. roku rostl.

U samic rovněž nebyl patrný vztah mezi dírami v peří a věkem dožití ($\beta \pm SE = -0.10 \pm 0.10$, $z = -0,96$, $p = 0,34$; graf 8). Počet děr v peří měl nelineární vztah s věkem. Zhruba do 2. roku života počet děr klesal a posléze rostl do 4. roku s následným poklesem ($\beta \pm SE = -0.09 \pm 0.03$, $z = -2,68$, $p = 0,007$; graf 9). Dále zde vyšel signifikantní vztah mezi dírami a lokalitou. Prevalence děr byla signifikantně nižší u Kotrby než na Šalounu. Nelineární vztah byl zjištěn mezi dírami a rokem observace.

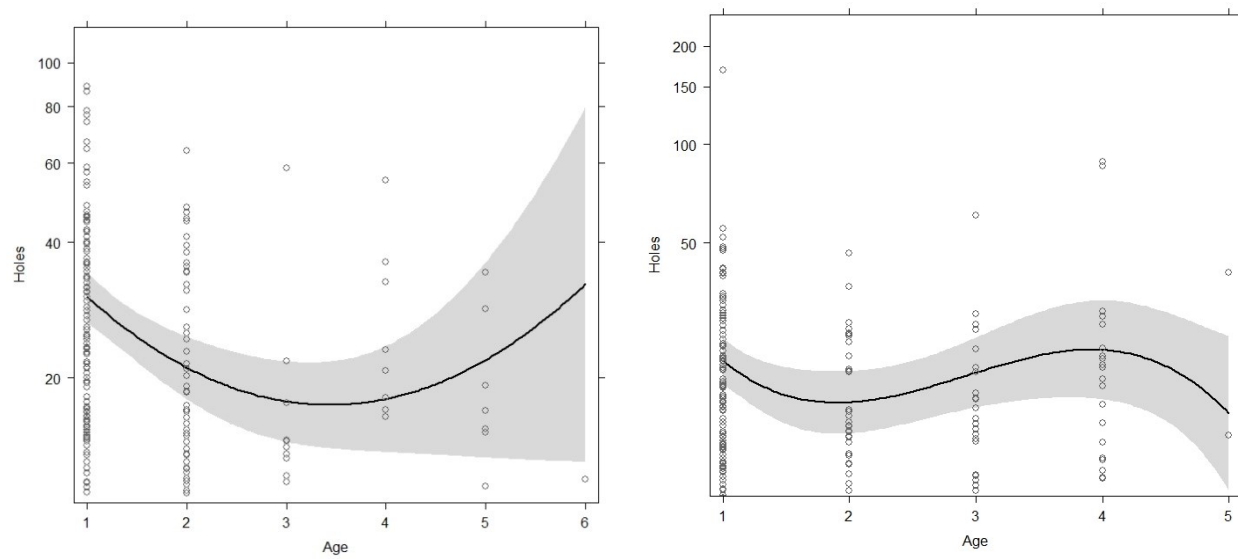
Tabulka 5: Model vztahu mezi dírami v opeření a vybranými proměnnými, zejména věkem dožití ($N_{females} = 256$ pozorování, 155 jedinců; $N_{males} = 274$ pozorování, 172 jedinců; lineární smíšený model).

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Věk dožití	0.92	0.34	0.02	0.89
Věk				
Věk2			6.585	0.010
Věk3	7.174	0.007	0.03	0.86
Juliánský den	1.25	0.26	0.23	0.63
Lokalita	3.807	0.051	0.03	0.87
Rok	9.499	0.023	5.37	0.15

Graf 8: Souvislost mezi počtem děr v opeření a věkem dožití samců (vlevo) a u samic (vpravo)



Graf 9: Souvislost mezi počtem děr v opeření a věkem u samců (vlevo) a u samic (vpravo)



9.2 Souvislost reprodukční investice s přežíváním do dalšího roku

Pro tuto část mých analýz jsem zvolila zobecněný lineární model (GLM), kdy rozložení dat bylo negativně binomiální. Zde jsem testovala vliv reprodukční investice na přežívání. Z vysvětlujících proměnných mne tedy nejvíc zajímala průměrná velikost snůšky a počet hnízd za sezónu ve vztahu k mortalitě jedince (tabulka 6).

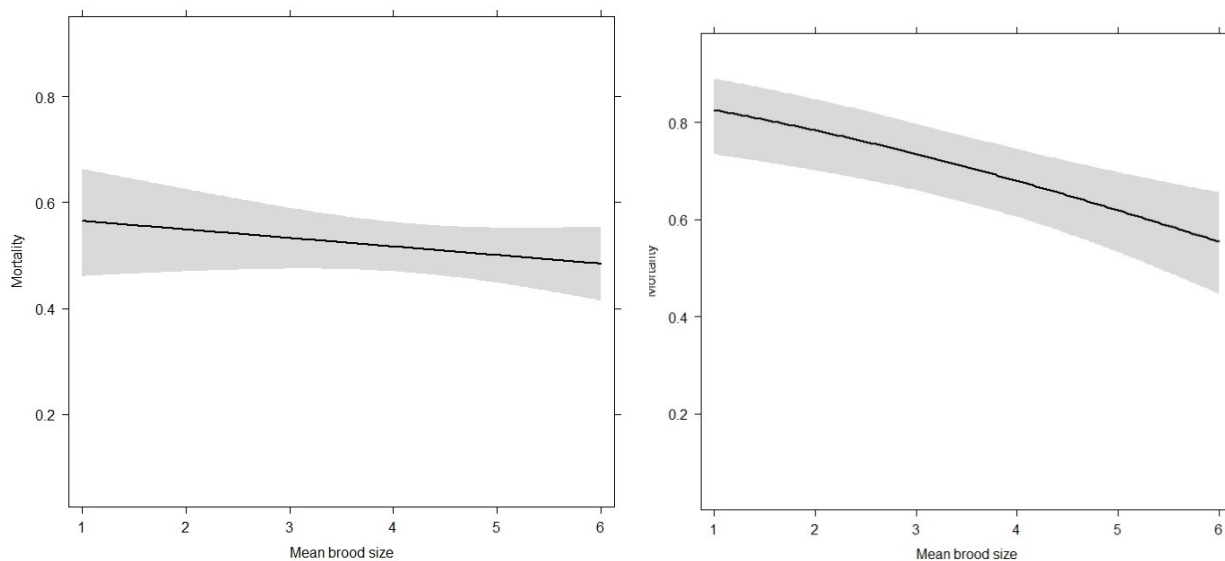
Samčí míru úmrtnosti ovlivnila velikost snůšky pouze nesignifikantně, kdy mortalita klesala s velikostí snůšky ($\beta \pm SE = -0.06 \pm 0.06$, $z = -1.09$, $p = 0,28$; graf 10) zatímco pro počet hnízd za sezónu už byl průkazný negativní vztah nalezen ($\beta \pm SE = -0.26 \pm 0.11$, $z = -2.49$, $p = 0,013$; graf 11), ale byl daleko slabší než u samic. Mortalita měla nelineární vztah s věkem, kdy zpočátku byla mortalita vysoká a mezi 3. a 4. rokem docházelo u samců k prudkému poklesu úmrtnosti ($\beta \pm SE = -0.15 \pm 0.05$, $z = -3,34$, $p < 0.001$; graf 12). Statisticky významný vzešel i vztah mezi úmrtností a lokalitami. Samci nejhůře přežívali na Šalounu a nejlépe u Kotrby a na Břilicích, u nichž byla průměrná úmrtnost dost vyrovnaná.

U samic v analýzách vyšla signifikantně průměrná velikost snůšky ($\beta \pm SE = -0.27 \pm 0.07$, $z = -3.67$, $p < 0.001$; graf 17) vůči přežívání, kdy úmrtnost klesala, čím větší průměrnou snůšku samice v předchozí sezóně měla. V souladu s tímto výsledkem pak bylo zjištění, že počet hnízd za sezónu ($\beta \pm SE = -0.60 \pm 0.14$, $z = -0,13$, $p < 0.001$; graf 19) negativně souvisel s mortalitou. Vztah mezi mortalitou a věkem lze popsat jako nelineární. Mortalita rostla s věkem do téměř 2 let, poté klesala do zhruba 3 let, nakonec se opět začala zvyšovat ($\beta \pm SE = 0,43 \pm 0.14$, $z = 3,00$, $p < 0.001$; graf 21). Mortalita se také významně lišila mezi lokalitami napříč roky 2010-2016: nejvyšší úmrtnost byla zaznamenána pro lokalitu Kotrba, jen o něco nižší hodnoty měl Šaloun a nejnižší úmrtnost se vyskytovala na Břilicích.

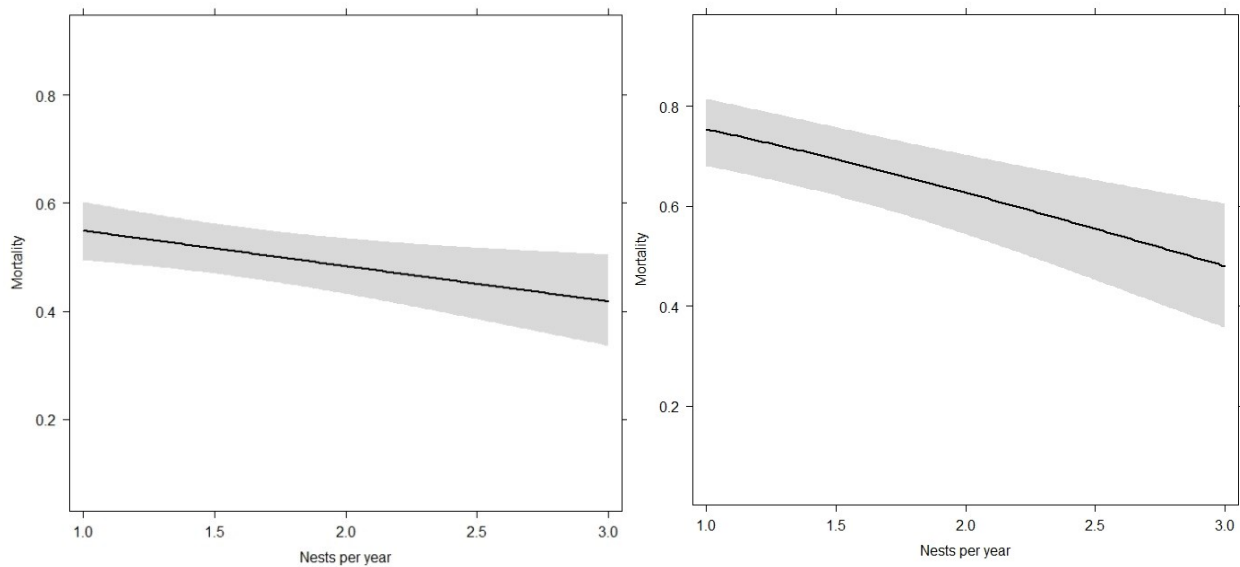
Tabulka 6: Model vztahu mezi dírami v opeření a vybranými proměnnými, zejména věkem dožití ($N_{females} = 989$ pozorování, 312 jedinců; $N_{males} = 1325$ pozorování, 312 jedinců; lineární smíšený model).

Prediktor	Samice		Samci	
	LRT	P	LRT	P
Průměrná velikost snůšky	13.829	< 0.001	0.31	0.58
Počet hnízd v sezóně	18.059	< 0.001	6.207	0.013
Věk				
Věk ²				
Věk ³	9.008	0.003	11.529	< 0.001
Lokalita	15.16	< 0.001	34.779	< 0.001
Rok	57.701	< 0.001	23.145	< 0.001

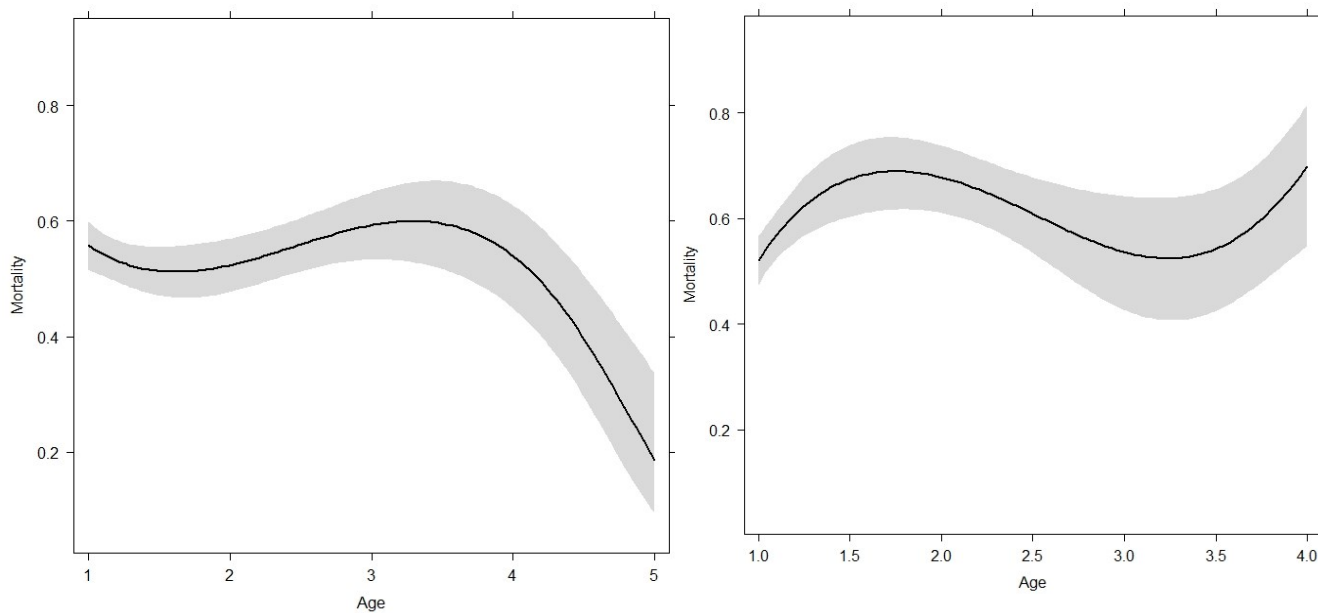
Graf 10: Souvislost mezi mortalitou a velikostí snůšky u samců (vlevo) a u samic (vpravo)



Graf 11: Souvislost mezi mortalitou a počtem hnízd v sezóně u samců (vlevo) a u samic (vpravo)



Graf 12: Souvislost mezi mortalitou a věkem samců (vlevo) a u samic (vpravo)



9.3 Souvislost loňské reprodukční investice s letošní hematologií a mírou parazitace

V poslední části statistických analýz jsem se zaměřila na vliv reprodukční investice na kondici a na parazitaci v dalším roce. Pro její zpracování jsem užila negativně binomiálního modelu, data byla rozložena negativně binomicky s nulovou inflací.

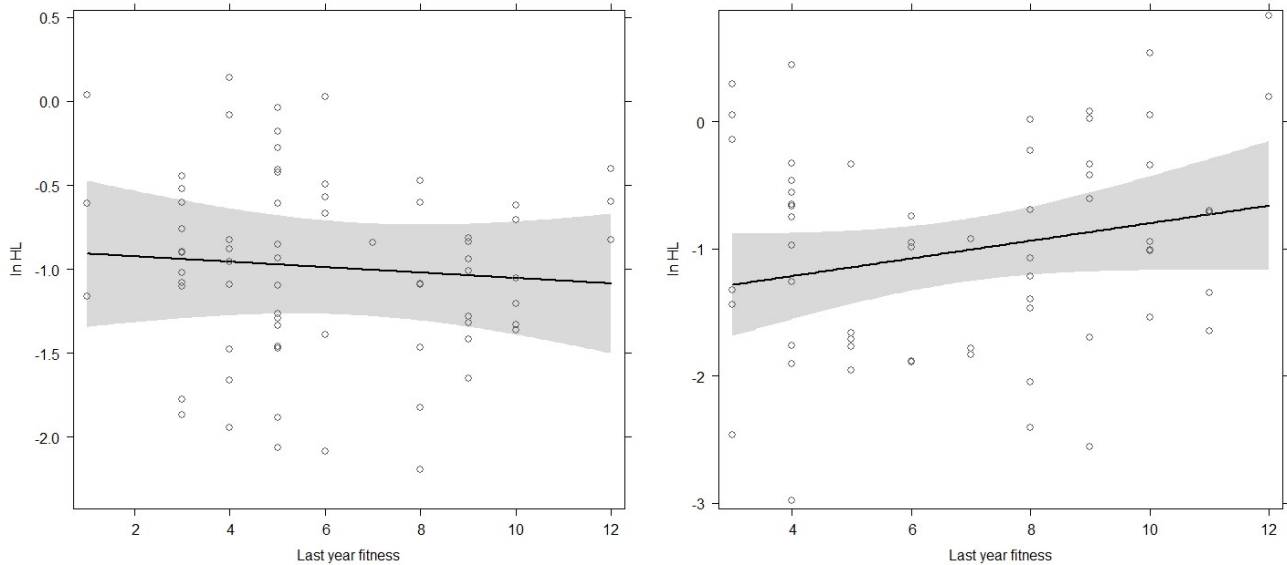
9.3.1 Minulá reprodukční investice a H/L ratio

Podle výsledků analýz (tabulka 7) se zdá být loňská reprodukční investice jako chabý prediktor poměru heterofilů k lymfocytům v následujícím roce. Ani u jednoho pohlaví nevyšel signifikantně vztah mezi H/L ratio a loňským počtem mlád'at. Statistika vztahu H/L ratio a loňskou reprodukční investicí u samic: ($\beta \pm SE = 0.07 \pm 0.04$, $z = 1.63$, $p = 0,10$; graf 13). Statistika téhož u samců: ($\beta \pm SE = -0.02 \pm 0.03$, $z = -0.55$, $p = 0,58$; graf 13), kdy bylo možné pozorovat slabý trend zvyšování H/L ratio se snižujícím se počtem odchovaných mlád'at v loňském roce. Jediný průkazný efekt bylo možné pozorovat mezi H/L ratio a věkem samců, který popisuje nejprve rostoucí H/L ratio s věkem do zhruba 4,5 roku a následný strmý pokles ($\beta \pm SE = -0,15 \pm 0.06$, $z = -2,53$, $p = 0,011$).

Tabulka 7: Model vztahu mezi H/L ratio a vybranými proměnnými, zejména minulou reprodukční investicí ($N_{females} = 61$ pozorování, 40 jedinců; $N_{males} = 71$ pozorování, 32 jedinců; negativně binomiální model s nulovou inflací).

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Počet mlád'at v minulé sezóně	2.66	0.10	0.30	0.58
Věk	2.50	0.11		
Věk2	0.63	0.43		
Věk3	0.00	0.95	6.422	0.011
Juliánský den	0.35	0.55	0.49	0.49
Lokalita	1.84	0.18	5.09	0.08
Rok	3.93	0.14	1.34	0.51

Graf 13: Souvislost mezi H/L ratio a loňským počtem mlád'at u samců (vlevo) a u samic (vpravo)



9.3.2 Minulá reprodukční investice a bazofily

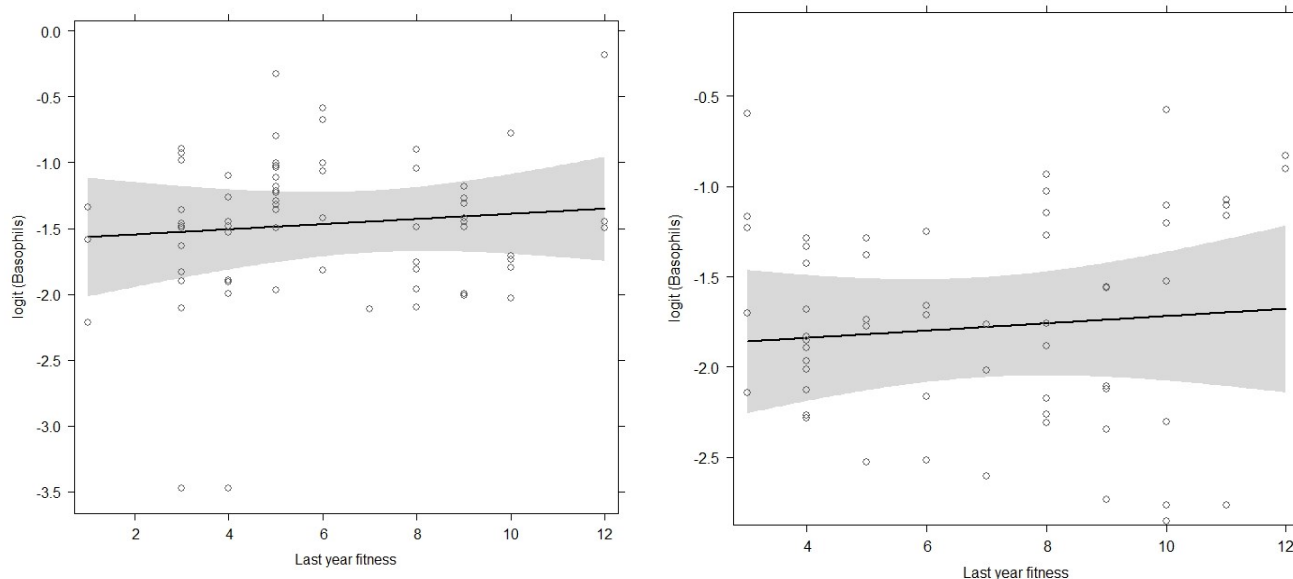
Statistika pro tento model je znázorněna v tabulce 8. Negativně binomiální model odhalil absenci vztahu mezi loňským počtem mlád'at a bazofily u samců ($\beta \pm SE = 0.02 \pm 0.03$, $z = 0.61$, $p = 0.54$; graf 14).

Ani samice nevykázaly vztah mezi bazofily a počtem mlád'at vyvedených loňského roku ($\beta \pm SE = 0.02 \pm 0.04$, $z = 0.55$, $p = 0,54$; graf 14). Naopak vztah s věkem vyšel signifikantní a výsledný vztah byl nelineární se zpočátku klesajícím počtem bazofilů s věkem, po 3,5 letech života však prevalence bazofilů v periferní krvi stoupala ($\beta \pm SE = 0.22 \pm 0.11$, $z = 2,02$; $p = 0,043$). Výsledky pro lokality poukázala na významně vyšší prevalenci bazofilů u Kotrby oproti Šalounu.

Tabulka 8: Model vztahu mezi hladinou bazofilů a vybranými proměnnými, zejména minulou reprodukční investicí ($N_{females} = 61$ pozorování, 40 jedinců; $N_{males} = 71$ pozorování, 32 jedinců; negativně binomiální model s nulovou inflací. Prediktory s $P > 0.1$ byly z modelu v průběhu jeho zjednodušování odstraněny. Uvedeny jsou hodnoty, na jejichž základě byl konkrétní prediktor odstraněn (tzn., hodnoty z posledního testu před odstraněním). U prediktorů, které ve finálním zjednodušeném modelu zůstaly (zvýrazněné tučně), jsou uvedeny hodnoty z tohoto finálního modelu).

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Počet mlád'at v minulé sezóně	0.37	0.54	0.37	0.54
Věk			0.91	0.34
Věk2	4.082	0.043	0.47	0.50
Věk3	0.10	0.75	0.12	0.73
Juliánský den	0.30	0.58	0.02	0.89
Lokalita	7.117	0.008	0.37	0.83
Rok	2.61	0.27	9.373	0.009

Graf 14: Souvislost mezi množstvím bazofilů a loňským počtem mlád'at samců (vlevo) a u samic (vpravo)



9.3.3 Minulá reprodukční investice a eozinofily

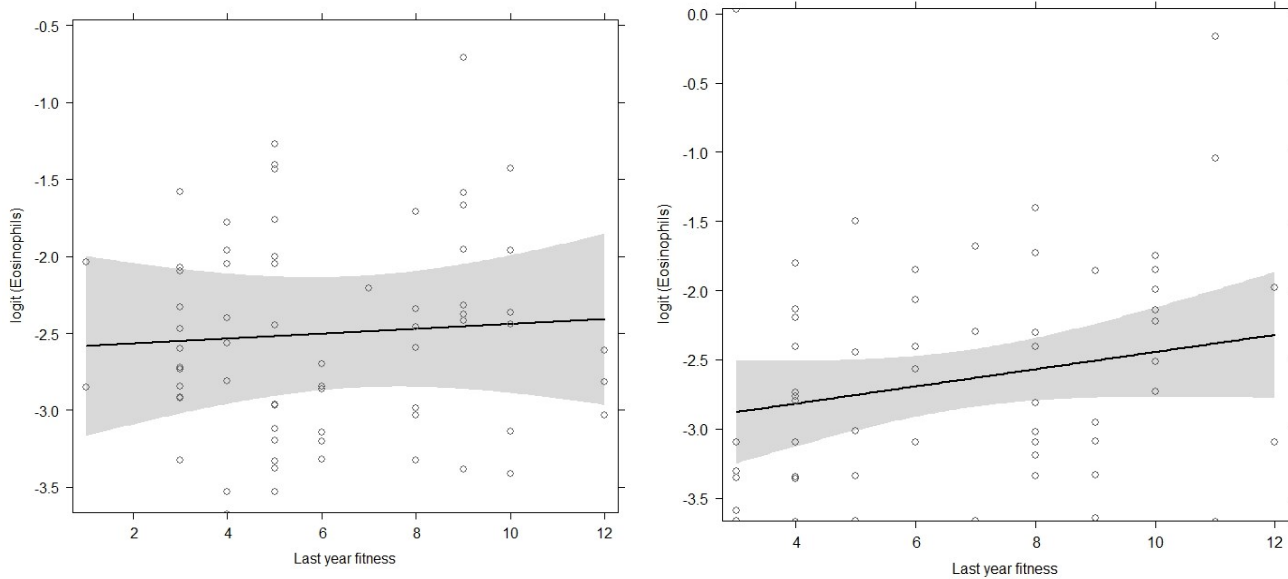
Výsledné hodnoty jsou zaznamenány v tabulce 9. Model zahrnující eozinofily a loňský reprodukční investici poskytl statisticky nevýznamný výsledek u samců ($\beta \pm SE = 0.02 \pm 0.04$, $z = 0.40$, $p = 0,69$; graf 15) i samic ($\beta \pm SE = 0.06 \pm 0.04$, $z = 1.57$, $p = 0,12$; graf 15).

Do výsledků se významně promítla lokalita se signifikantně vyšším množstvím eozinofilů v krvi samic od Šalounu oproti Kotrbovi.

Tabulka 9: Model vztahu mezi hladinou eozinofilů a vybranými proměnnými, zejména minulou reprodukční investicí ($N_{females} = 61$ pozorování, 40 jedinců; $N_{males} = 71$ pozorování, 32 jedinců; negativně binomiální model s nulovou inflací).

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Počet mlád'at v minulé sezóně	2.47	0.12	0.16	0.69
Věk	0.04	0.84	0.05	0.83
Věk2	1.04	0.31	0.70	0.40
Věk3	1.60	0.21	1.36	0.24
Juliánský den	0.02	0.88	0.71	0.40
Lokalita	5.370	0.020	3.99	0.14
Rok	11.059	0.004	12.440	0.002

Graf 15: Souvislost mezi eozinofily a množstvím loňských mláďat samců (vlevo) a u samic (vpravo)



9.3.4 Minulá reprodukční investice a péřoví roztoči

V poslední části svých analýz jsem se zaměřila na to, jak loňská reprodukční investice ovlivnila infestaci péřovými parazity a prevalenci děr v opeření vykousaných všenkami. Byl použit negativně binomiální model s nulovou inflací a rozložení dat bylo negativně binomiální (tabulka 10).

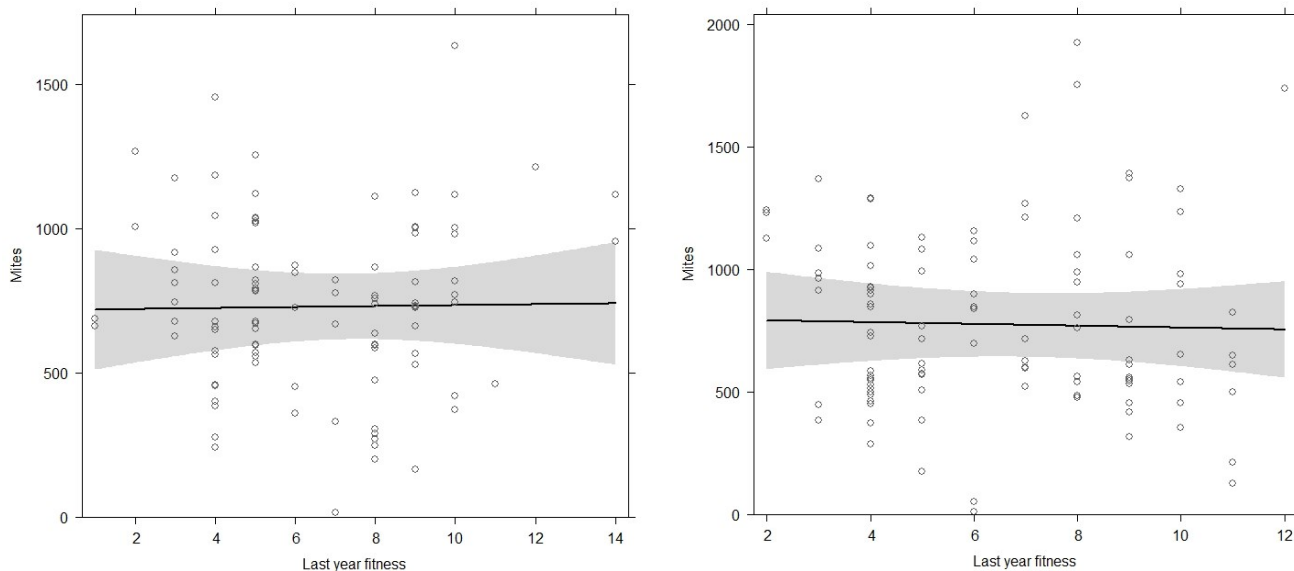
Prevalence roztočů u samců nesouvisela s loňskou reprodukční investicí ($\beta \pm SE = 1.65 \pm 13.68$, $z = 0.12$, $p = 0,90$; graf 16). Vztah s věkem byl průkazný a nelineární. Počet roztočů vzrůstal do 2,5 roku života a poté klesal do 4,5 roku, načež znovu vzrostl ($\beta \pm SE = 117,85 \pm 46,98$, $z = 2,51$, $p = 0,012$). Efekt roku vystupoval velmi silně. Lokalita u Kotrby se vyznačovala signifikantně vyšší prevalencí roztočů oproti Šalounu.

Mezi péřovými ektoparazity samic a loňskou reprodukční investicí nebyl nalezen žádný průkazný vztah ($\beta \pm SE = -3.67 \pm 15,00$, $z = -0.25$, $p = 0,81$; graf 16). Patrný však byl vliv sezóny, kdy se počet péřových roztočů postupně snižoval. Byl popsán nelineární vztah s věkem, vyznačující se nárůstem roztočů do 2,5 roku, následoval pokles až do 4,5 roku a poté vzestup zhruba na úroveň počátečního stavu ($\beta \pm SE = 106.74 \pm 41,00$, $z = 2,60$, $p = 0,009$).

Tabulka 10: Model vztahu mezi infestací péřovými roztoči a vybranými proměnnými, zejména minulou reprodukční investicí ($N_{females} = 106$ pozorování, 60 jedinců; $N_{males} = 100$ pozorování, 58 jedinců; negativně binomiální model s nulovou inflací).

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Počet mlád'at v minulé sezóně	0.06	0.81	0.01	0.90
Věk				
Věk2				
Věk3	6.778	0.009	6.292	0.012
Juliánský den	8.695	0.003	1.10	0.30
Lokalita	1.38	0.24	8.990	0.003
Rok	16.895	< 0.001	66.561	< 0.001

Graf 16: Souvislost mezi prevalencí péřových roztočů a množstvím loňských mlád'at samic (vlevo) a u samic (vpravo)



9.3.5 Minulá reprodukční investice a díry v opeření

Ukázalo se, že loňská reprodukční investice nepredikuje počet děr v opeření, a tím náchylnost k napadení všenkami a že celkově neovlivňuje většinu zkoumaných proměnných (tabulka 11)

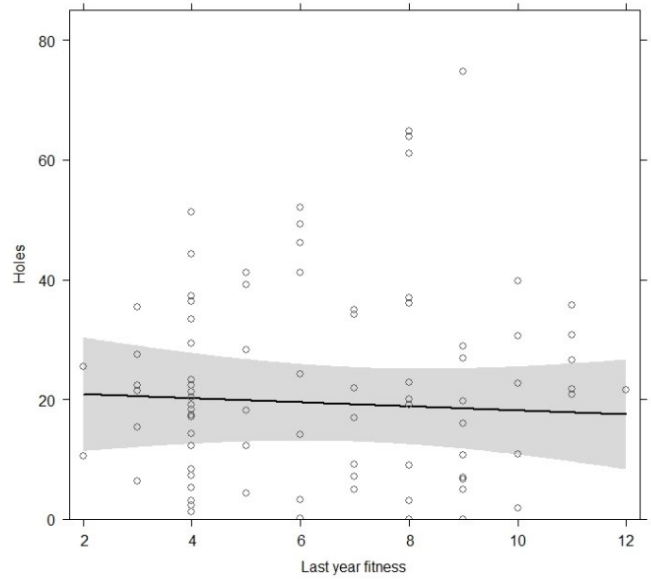
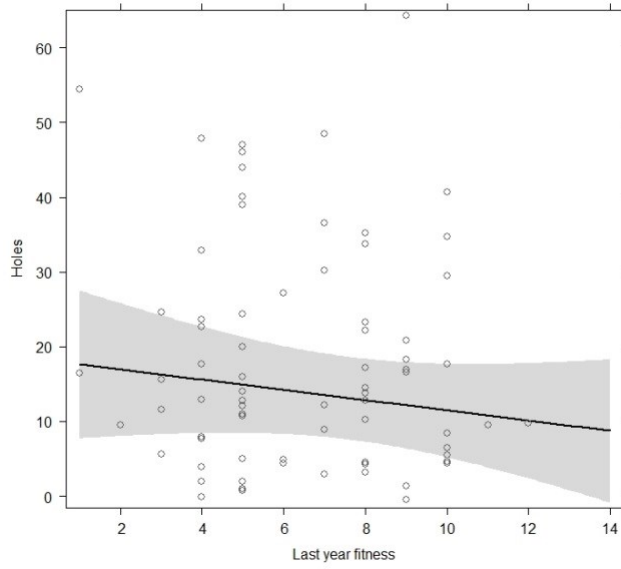
Samčí díry nevykazovaly souvislost s loňským reprodukčním úsilím ($\beta \pm SE = -0.34 \pm 0.70$, $z = -0.48$, $p = 0,63$; graf 17). Prevalence děr se velmi různila s rostoucím věkem jedince. Počet děr se snižoval do téměř 3 let, následoval značný nárůst, posléze se ustálil mezi 4-4,5 roky a pak až do smrti klesal ($\beta \pm SE = -8.32 \pm 2.06$, $z = -4.03$, $p < 0.001$).

Mezi počtem loňských potomků samic a počtem děr v peří následujícího roku nebyl opět prokázán vztah ($\beta \pm SE = -0.34 \pm 0.70$, $z = -0.48$, $p = 0,63$; graf 17). Počet vykousaných děr se však markantně měnil s věkem, přičemž do 2,5 roku mírně klesnul a poté stoupal do 4-4,5 roku, pak u nejstarších samic opět klesal ($\beta \pm SE = -5.69 \pm 1,99$, $z = -2.86$, $p = 0.004$).

Tabulka 11: Model vztahu mezi počtem děr v opeření a vybranými proměnnými, zejména minulou reprodukční investicí ($N_{females} = 106$ pozorování, 60 jedinců; $N_{males} = 100$ pozorování, 58 jedinců; negativně binomiální model s nulovou inflací).

Prediktor	Samice		Samci	
	χ^2	P	χ^2	P
Počet mlád'at v minulé sezóně	0.23	0.63	1.21	0.27
Věk				
Věk2				
Věk3	8.152	0.004	16.271	< 0.001
Juliánský den	1.23	0.27	0.49	0.48
Lokalita	1.47	0.23	0.02	0.90
Rok	5.79	0.12	6.02	0.11

Graf 17: Souvislost mezi množstvím děr v opeření a loňskou reprodukční investicí samců (vlevo) a u samic (vpravo)



10 Diskuze

10.1 Hematologie a délka života

Poměr heterofilů vůči lymfocytům je považovaný za ukazatele stresu a kondičních parametrů, a jeho zvýšení může značit přítomnost infekce v těle (Cotter 2015). Heterofily jsou granulózní leukocyty s antimikrobiální aktivitou, které se během rané fáze infekce mohou pomnožit v místě zánětu a zlikvidovat cizorodé látky pomocí fagocytózy. V pozdější fázi infekce se do boje s patogeny zapojí lymfocyty (a také makrofágy či Langhansovy buňky) (Harmon 1998). V námi studované populaci vlaštovek se poměr H/L signifikantně promítl do přežívání samců vlaštovek, přičemž jsem našla jeho pozitivní vztah s délkou života, což značí lepší přežívání samců se zvýšeným poměrem H/L. Tito samci mohou mít reaktivnější imunitní systém a být schopni silnější imunitní odpovědi, což jim může zlepšovat schopnost přežívání. H/L je též považován za ukazatel stresové odpovědi (Bílková *et al.* 2017). Vzhledem k tomu, že stresová odpověď zajišťuje udržení homeostázy a přežívání, může tedy pozorovaný vztah také znamenat její vyšší intenzitu u dlouhověkých jedinců (Vermeulen & Loeschke 2007; Chovatiya & Medzhitov 2014). U samic H/L byl nalezen nesignifikantní vztah, ale byl patrný opačný trend než u samců, kdy lépe přežívaly samice s nízkým poměrem heterofilů k lymfocytům. Je možné, že některé samice mají horší schopnost vypořádat se se stresem oproti samcům a/nebo že je jejich kondiční zátěž větší například kvůli péči o snůšku a mladé, za což ty méně odolné samice zaplatí horší schopností přežít. Množství bazofilů ani eozinofilů v periferním krevním oběhu nikterak nesouviselo s přežíváním u žádného pohlaví. Bazofily i eozinofily se podílejí na zánětlivých reakcích organismu, přičemž se při infekci pomnoží, a je tudíž možné v krevních nátěrech pozorovat bazofilii a eozinofilii (Bochner 2000; Valent *et al.* 2012). Je tedy zajímavé, že H/L ratio mělo signifikantní dopad a tyto leukocyty nikoliv. H/L se kromě infekcí zvyšuje i při stresových stavech a jeho vztah k délce dožití tudíž nemusí souviset s patogenní zátěží, jak by naznačovala absence vztahu v případě bazofilů a eozinofilů, ale se stresovou odpovědí.

10.2 Ektoparazité a délka života

Prevalence péřových roztočů ani děr v opeření podle mých korelačních analýz nesouvisela signifikantně s přežíváním samců ani samic. Tento výsledek kontrastuje s několika dřívějšími studii. V experimentální manipulační studii provedené Brown *et al.* (1995) byl pozorován negativní vztah mezi počtem ektoparazitů a přežíváním. I další výzkum, který byl však komparativní, odhalil významný negativní dopad všenek na přežívání, ale pouze u dvouletých, nikoliv u starších ptáků (Lombardo *et al.* 2015). Stejně jako v mé práci i Lombardo *et al.* (2015) posuzovali zátěž parazity sčítáním děr v opeření. V rozporu s těmito poznatky je však studie provedená (Hawlena *et al.* 2006), která objevila negativní vztah ektoparazitů s přežíváním, ale pouze u juvenilních jedinců. Dospělci neměli v souladu s našimi výsledky ovlivněnou schopnost přežívání množstvím ektoparazitů. To by mohlo značit, že nedospělí jedinci ještě nemají dost zkušeností, a tedy dobrou schopnost vyhledávat dostatek zdrojů, jež by alokovali do imunitního systému na rozdíl od dospělců (Hawlena *et al.* 2006).

V jiné manipulační studii potvrdili negativní vztah infestace ektoparazity s přežíváním bez ohledu na věk (Brown *et al.* 2006). Studie na křečcích pak dokonce odhalila překvapivě pozitivní vztah mezi infestací ektoparazity a přežíváním v rámci sezóny. Absence vztahu mezi průměrným počtem parazitů na jedince a rychlostí obměny populace dávají předpoklad, že tyto ektoparazité mají ve skutečnosti nízký nebo žádný dopad na přežívání křečků na populační úrovni. Pozitivní vztah mohly způsobit vyšší parazitární zátěže těsně předtím, než populace vzrostla, a souběžně s ní prevalence parazitů. Pokud prevalence parazitů neměla souvislost s mírou změny populace, pak parazité pravděpodobně nezvyšovali hostitelům přežívání tím, že by je omezili v reprodukci, tudíž trade-off mezi investicí do reprodukce a přežívání patrně pozorováno nebylo, pro jasnou evidenci je však třeba dalších výzkumů (Hersh *et al.* 2014). Případný vztah mezi prevalencí péřových roztočů a děr jsem nemusela odhalit kvůli nedostatečnosti korelačních analýz, které nemusí negativní korelace odhalit například z důvodu vlivu variability v dostupnosti zdrojů či individuální kvalitě mezi jedinci. Dalším důvodem může být nízká škodlivost péřových roztočů. Studie věnující se krevním parazitům a jiným endoparazitickým organismům častěji odhalily negativní vliv na přežívání či kondici zvířat (Devries *et al.* 2008; Marzal *et al.* 2008; Pap *et al.* 2018). Je velmi pravděpodobné, že ektoparazité neo-

hrožují zdraví svého hostitele zdaleka tolik jako infekce krevními parazity či hlísticemi (Hicks *et al.* 2018).

Ohledně vlivu ektoparazitů na přežívání volně žijících živočichů nebylo doposud vedeno uspokojivé množství výzkumů, byť ty dosavadní spíše vypovídají o negativním vlivu parazitů na somatické funkce. Bylo by tudíž zapotřebí více longitudoálních studií, jelikož evidence souvislosti infestace ektoparazity s přežíváním je stále nejasná.

10.3 Souvislost reprodukční investice s přežíváním do dalšího roku

Reprodukční investice se v naší populaci vlaštovek významněji projevila u přežívání samic, a to v pozitivním slova smyslu. To je zajímavý výsledek, vezmeme-li v potaz, že reprodukce je, obzvláště pro samice, fyziologicky náročná vzhledem k alokaci zdrojů do tvorby vajíček a inkubaci, přičemž samci pěvců s péčí o mladé nepomáhá vždy řádně například kvůli mimopárovým kopulacím a péči o svá další mláďata (Hasselquist & Sherman 2001; Ball *et al.* 2017; Raja-aho *et al.* 2017).

Samičí délka života byla pozitivně ovlivněná jak velikostí snůšky, tak počtem hnízdních pokusů v předchozím roce. Čím větší byla snůška a čím častěji samice zahnízdila, tím nižší byla mortalita, což by nasvědčovalo vyšší kvalitě takových samic. Naznačuje to, že kvalitní samice si mohly dovolit vyšší reprodukční investici, aniž by se to negativně projevilo na jejich dalším přežívání. Variabilita v kvalitě mezi samicemi tak může maskovat trade-off mezi investicí do reprodukce a přežíváním, které může být přítomné i přes pozorovanou pozitivní korelaci. Z důvodu individuální variability zdrojů, jež může jedinec investovat, můžeme v případech, kdy někteří jedinci jsou schopni využít nadměrného množství zdrojů a jiní naopak menšího množství, efekt kvalitních jedinců převáží a vznikne tak pozitivní vztah mezi reprodukcí a přežíváním jako v tomto případě (van Noordwijk & de Jong 1986).

Někdy jsou pozorovány pozitivní vztahy namísto očekávaných negativních, jelikož každý jedinec má rozdílné množství zdrojů, které může investovat do životních strategií. Jestliže v populaci někteří jedinci mohou využít spoustu zdrojů, zatímco jiní málo, pak vychází pozitivní korelace. Variabilita v získávání a přerozdělování zdrojů je určující pro typ výsledné korelace

Pro jeho odhalení by bylo nutné manipulovat reprodukční investici (Olsson *et al.* 2001). Negativní vztah mezi velikostí snůšky a přežíváním u samic byl skutečně již pozorován (Griffith S. C. 2000), což podporuje i studie na plodnosti žen a jejich přežívání (Thomas *et al.* 2000) či výzkum na nornících (Koivula *et al.* 2003). Negativní vztah podporují i výzkumy na plazech (Landwer 1994; Olsson *et al.* 2001; Cox *et al.* 2010). Jiné studie však podobné trade-off nepozorovaly (Ryser 1989; Griffith S. C. 2000).

U našich samců vlaštovek neměl počet mláďat v sezóně dopad na mortalitu v následujícím roce, což může souviset s tím, že se samci o snůšku starají minimálně a někteří samci nekrmí mladé tak často jako samice (Smith & Montgomerie 1992; Naef-Daenzer *et al.* 2010). V některých dalších studiích, které využily manipulačních experimentů, rovněž nebyla nalezena souvislost mezi reprodukcí a přežíváním samců (Nur 1984; Griffith S. C. 2000). Jiný výzkum však tyto výsledky rozporuje a metaanalýza studií na různých ptačích druzích zjistila převažující negativní vztah mezi reprodukcí a přežíváním samců (Santos & Nakagawa 2012). Průměrný počet hnízd samců v sezóně už průkazný vztah vykazoval, kdy mortalita klesala s rostoucím počtem hnízdění, což mohlo být způsobeno tím, že někteří samci uhynuli již během sezóny, podle které hodnotíme počty snůšek. Jelikož se jedinci, kteří nehnízdí podruhé, na lokalitě nezdržují, nelze však posoudit, zda daný výsledek odpovídá negativnímu vlivu reprodukce na přežívání nebo úhynu některých samců po prvním hnízdění v roce odečítání hnízd a velikosti snůšek.

V takovém případě oba rodiče mohli upřednostnit vlastní přežívání na úkor aktuální reprodukce, a tudíž jejich přežívání nebylo manipulacemi snůšky nijak ovlivněno (Gustafsson & Sutherland 1988). Metaanalýza studií na různých ptačích druzích nenalezla vztah mezi reprodukcí a přežíváním samic (Santos & Nakagawa 2012), což podporují i výsledky dalších studií, byť zaměřených na plazy (Qualls & Shine 1998; Bleu *et al.* 2012). Pozitivní vztah mezi reprodukčním výdejem a schopností přežít, který vycházel v mé práci, byl pozorován ve studii provedené (Robert *et al.* 2015). Tento výsledek mohl souviset s variabilitou prostředí, jelikož jim pozitivní vztah vycházel významně pouze za příznivých podmínek (Robert *et al.* 2015). Důležitou úlohu okolních podmínek by mohly podpořit i výsledky dalších studií (Ryser 1989;

Sinervo & DeNardo 1996). Ve studii na leguánkovi pestrém (*Uta stansburiana*) byla pozorována variabilita trade-off mezi reprodukcí a přežíváním napříč roky od pozitivního, přes žádný až po negativní vztah (Sinervo & DeNardo 1996).

Vcelku jsou tedy důkazy o vztahu mezi reprodukční investicí a přežíváním velmi rozporuplné, ovšem studií, v nichž by byl pozorován pozitivní vztah, je o něco méně. Důležitými faktory, jež komplikují interpretaci výsledků, jsou kondiční parametry a variabilita v dostupnosti zdrojů mezi jedinci, jež mohou maskovat případnou existenci negativního vlivu reprodukčního úsilí na následnou životaschopnost, a také variabilita prostředí. Průkazné jsou rozdíly mezi pohlavími, což naznačuje rozdílnost mechanismů, které utváří životní strategie samců a samic. Výsledky studií spíše nasvědčují tomu, že reprodukce je nákladná zejména pro samce a přežívání samic je spíše reprodukčním úsilím nepoznamenáno. Zvýšené reprodukční úsilí však nemusí nutně vést k zhoršenému přežívání. Vzhledem k variabilitě výsledků, jež je i přes jistý převládající trend stále patrná, by bylo dobré zaměřit se na další longitudinální experimentální studie zaměřené na trade-off mezi reprodukcí a přežíváním. Komparační studie mohou pomoci vysvětlit pohlavní variabilitu v rodičovské péči a také mechanismy exprese trade-off životních strategií (Santos & Nakagawa 2012).

Pro objasnění souvislostí, které se podílejí na utváření reprodukčních strategií a trade-off, jež je provází, je beze sporu zapotřebí více longitudinálních studií na divoče žijících populacích, které by zahrnovaly manipulační experimenty a spolehlivá data o přežívání.

10.4 Minulá reprodukční investice a hematologie

Reprodukční úsilí v jedné sezóně se nijak nepromítlo do poměru H/L ani do počtu bazofilů či eozinofilů v následujícím roce, a to ani u jednoho pohlaví, což nepodporuje hypotézu nákladnosti reprodukce a jejím negativním vlivu na kondici (Williams 1966b; Reznick 1985; Kirkwood & Westendorp 2001). To by mohlo například značit, že počet vyvedených mláďat ve zkoumané populaci vlaštovek neovlivňuje z dlouhodobého hlediska (meziročně) kondici rodičů. Případně mohl být vztah slabý a analýzy jej neodhalily, anebo byl zamaskovaný kon-

dicí kvalitních jedinců, kteří měli dobrou obranyschopnost a s touto zátěží si poradili (Pap *et al.* 2018).

Mnoho studií je zaměřeno na vliv exprese druhotných pohlavních znaků (jež lze brát coby investici do reprodukce) na následnou kondici, přičemž případy podobné mému, kdy velikost ornamentu nezasáhla kondici jedinců, jsou spíše vzácné. V jisté studii hodnotili vztah reprodukční investice a kondice v rámci jedné sezóny, přičemž žádný neodhalili, nicméně změna v kondici se mohla projevit až příští sezónu (Hegyi *et al.* 2019). Poněkud složitě, zato průkazné mohou být manipulační experimenty, kdy je jedincům upravována velikost či intenzita ornamentů, přičemž výzkumy na vlaštovkách nejsou výjimkou (Saino *et al.* 2003; Safran *et al.* 2008; Vitousek *et al.* 2013), nicméně i mezi nimi jsou nekonzistentní poznatky. Některé potvrzují, že investice do reprodukce skrze expresi druhotného pohlavního znaku je nákladná a má negativní dopad na kondiční parametry (Møller & de Lope 1994; Moller *et al.* 1995). Negativní vztah reprodukce a kondice nacházejí i studie na bezobratlých (Salmon *et al.* 2001; Creighton *et al.* 2009). V jiném případě nebyl nalezen žádný vztah (Saino *et al.* 2003). Manipulace zbarvení peří přinesly zajímavé výsledky a podpořily teorii, že exprese ornamentů je kondičně závislá (Safran *et al.* 2008; Vitousek *et al.* 2013), přičemž kvalitní jedinci mají výraznější ornamenty a nacházejí se v lepší kondici. To ovšem nemusí znamenat, že je exprese nápadných znaků nic nestojí z hlediska kondičních parametrů.

Lze očekávat, že během hnízdního období budou rodiče ve zvýšeném stresu kvůli shánění potravy nejen pro sebe, ale i pro mláďata, což se v případě mé studie nepromítlo do kondice, respektive do hematologických parametrů. Jiné studie však pomocí manipulačních experimentů odhalily cenu za reprodukci, kdy byla pozorována zvýšená imunitní odpověď a infestace parazity (Deerenberg *et al.* 1997) či snížená hmotnost rodičů (Nur 1984). Výjimkou není ani případ, kdy samec snáší reprodukční zátěž hůře než samice, což bylo provázeno vyšší hladinou oxidačního stresu (Alonso-Alvarez *et al.* 2004).

Hematologické parametry měly vliv na další proměnné a vztahy mezi nimi lépe objasnily, jak bylo ovlivněno přežívání. V této části práce jsem nekontrolovala na věk dožití, tudíž souvislost hematologických parametrů s věkem zde mohla vycházet odlišně. H/L se měnil s věkem samců, kdy poměr zprvu stoupal a po 4,5 roce klesal. V první části analýz v rámci modelů

kontrolujících na přežívání vyšel vztah H/L a věku samců nesignifikantně, tudíž výsledek v této části je skutečně daný absencí kontroly na věk dožití. Pro hladinu bazofilů samic zde vyšel nelineární vztah, jemuž ale nelze přikládat váhu, jelikož v modelu, který kontroloval na věk dožití, žádný vztah nevyšel. Významný byl rok pozorování pro bazofily a eozinofily, přičemž počty bazofilů kolísaly a eozinofily narůstaly mezi roky 2014-2016. Buď se jednalo o skutečné kolísání způsobené vnějšími faktory anebo se jednalo o odchylky počítající osoby. Největší počty bazofilů byly vyhodnoceny u Kotrby, což by teoreticky mohlo souviset s mortalitou samic (byť pokud tam vztah byl, neprokázala jsem ho svými analýzami) anebo s prevalencí péroových roztočů (u Kotrby jich bylo nejvíce), kteří teoreticky mohli negativně působit na hematologické parametry a tím na kondici, i když by takový vztah byl slabý, jelikož jsem ho neprokázala. Naopak nejvíce eozinofilů se vyskytovalo v krvi vlaštovek ze Šalounu, což by mohlo souviset s vysokou prevalencí všenek a výzkum, který by se na hledání těchto souvislostí zaměřil, by byl jistě zajímavý.

Většina studií se spíše shoduje v tom, že reprodukce je pro oba rodiče akt organismus vysoce zatěžující a že si vyžaduje alokaci spousty zdrojů na úkor jiných tělesných funkcí, často těch spojených s obranyschopností (Nur 1984; Møller & de Lope 1994; Moller *et al.* 1995; Deerenberg *et al.* 1997; Norris & Evans 2000; Salmon *et al.* 2001; Creighton *et al.* 2009; Pap *et al.* 2018). Já jsem tuto souvislost nenašla, což podporuje i studie provedená (Saino *et al.* 2003; Hegyi *et al.* 2019). Absence jakéhokoliv vztahu může značit, že případný negativní efekt je zamaskovaný kondicí kvalitních jedinců, kteří se umí se stresem lépe vypořádat oproti ptákům v horším tělesném stavu. Tomu nasvědčují výsledky z úseku práce, v němž jsem testovala vliv reprodukční investice na mortalitu, a kde mi vyšel nepřímý vztah. Jiným vysvětlením by mohl být výběr kondičního parametru, který nemusel být dost silným ukazatelem kondice.

10.5 Minulá reprodukční investice a ektoparaziti

Prevalence děr v peří vykousaných všenkami neodráží míru minulé reprodukční investice, totéž platí pro abundanci péroových roztočů v rámci zkoumané populace vlaštovek. Dal by se však očekávat výsledek opačného rázu, poněvadž během reprodukčního období jsou rodiče vystaveni značnému stresu, který může negativně ovlivňovat jejich kondici. Zhoršený tělesný stav pak představuje příležitost pro snazší proniknutí obrannými mechanismy stran patogenů či parazitů (Alonso-Alvarez *et al.* 2004). Negativní vliv ektoparazitů na kondici potvrzují stu-

die zahrnující manipulaci množství parazitů (Brown *et al.* 1995), některé však tuto vazbu pozorují jen u juvenilních jedinců, nikoliv u adultů (Hawlana *et al.* 2006; Lombardo *et al.* 2015; Pap *et al.* 2018). Výzkumy vlivu entoparazitů přinášejí silnější evidenci, a to zřejmě díky jejich větší invazivitě vůči hostitelovi (Marzal *et al.* 2008; Aleuy *et al.* 2018). Prevalence krevních parazitů může jít ruku v ruce s množstvím ektoparazitů, poněvadž postižení entoparazity může oslabit jedince natolik, že je náchylný k dalším infekcím (Marzal *et al.* 2008). V závislosti na reprodukčním systému lze i zaznamenat rozdílné postižení parazity mezi pohlavími, neboť lze očekávat, že samice, které se starají o snůšku a mladé prakticky samy, se mohou nacházet v horší kondici oproti polygynním samcům, a mohou být kvůli tomu infestované ve vyšší míře (Asghar *et al.* 2011).

Co se týká celkové bilance ve studiích na ektoparazitech, jistě by bylo dobré pokračovat zejména v manipulačních experimentech. O vlivu reprodukčního úsilí na kondici se vedlo celkem uspokojivé množství prací, ale konkrétně na infestaci ektoparazity již tolik výzkumů k dispozici není. Volba korelační studie navíc možná není pro objasnění vztahu mezi reprodukční investicí a následnou parazitací vhodná.

11 Závěr

Ve své diplomové práci, jež má povahu korelační studie, jsem se zabývala životními strategiemi, problematikou nakládání s přírodními zdroji a s nimi spojenými trade-off mezi komponentami fitness. Na modelovém druhu pěvce, vlaštovce obecné (*Hirundo rustica*), jsem studovala, jakou měla souvislost alokace zdrojů do reprodukce s kondičními parametry (hematologie a prevalence ektoparazitů) a přežíváním v budoucnu. Výsledky mé práce lze shrnout takto:

1. Průměrná velikost snůšky v uplynulé sezóně pozitivně korelovala s přežíváním samic do následujícího roku. U samic byla nalezena pozitivní korelace s počtem hnízdění. Tato zjištění naznačují, že se na těchto vztazích podílela kromě trade-off mezi reprodukcí a přežíváním také variabilita v individuální kvalitě, kondici či dostupnosti zdrojů mezi jedinci.
2. Vztah mezi velikostí snůšky a přežíváním samců byl nesignifikantní. Nabízí se vysvětlení, že velikost snůšky nepředstavuje pro samce zátěž nebo nalezený vztah též ovlivnila variabilita v individuální kvalitě a dostupnosti zdrojů.
3. U obou pohlaví byl pozorován negativní vztah mezi počtem hnízdění v uplynulé sezóně a přežíváním do dalšího roku. Kromě vlivu variability v kvalitě a dostupnosti zdrojů mezi jedinci, nelze v tomto případě vyloučit možnost, že k této korelaci dochází v důsledku úhynu jedince v průběhu hnízdění sezóny (tzn., dříve, než mohl zahrnout podruhé či potřetí).
4. Mezi přežíváním a poměrem heterofilů a lymfocytů byla nalezena korelace, přičemž u samců byla pozitivní, kdežto u samic byla závislost opačného směru. To naznačuje, že H/L není univerzálním mediátorem vztahu mezi intenzitou reprodukce a následného přežívání.
5. Další hematologické parametry (bazofily a eozinofily) ani prevalence ektoparazitů nesouvisely s přežíváním.
6. Hematologické parametry ani infestace ektoparazity nevykazovaly souvislost s reprodukční investicí z předchozího roku.
7. Z daných výsledků lze usoudit, že hematologické parametry ani ektoparazitární zátěž pravděpodobně nezprostředkují vztah mezi reprodukcí a přežíváním.

Nalezla jsem pozitivní vztah mezi reprodukční investicí a přežíváním, což je v rozporu s výsledky metaanalýzy předešlých studií na ptačích druzích. I přesto však existují studie, které podobný pozitivní vztah pozorovaly. Tento vztah lze vysvětlit interakcí alokačního trade-off a vlivu variability v individuální kvalitě, dostupnosti zdrojů a tělesné kondice mezi jedinci. Podařilo se mi u obou pohlaví odhalit souvislost poměru heterofilů a lymfocytů s přežíváním, přičemž samci s vyšším poměrem heterofilů a lymfocytů lépe přežívali, u samic jsem zaznamenala opačný trend. Množství bazofilů a eozinofilů společně s prevalencí ektoparazitů nepokazovaly na souvislost s přežíváním. Reprodukční investice předchozího roku neovlivňovala hematologické parametry ani prevalenci parazitů. Tyto výsledky naznačují, že hematologické parametry ani ektoparazitární zátěž pravděpodobně vztah mezi reprodukcí a přežíváním nezprostředkovávají. Definitivní potvrzení by však vyžadovalo experimentální manipulaci reprodukční investice, ideálně v kombinaci s manipulací dostupnosti zdrojů.

12 Seznam použité literatury

Sekundární zdroje literatury jsou označeny *

- Adam, C. (2007). Data on the chewing louse fauna (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera) from some Romanian autochthonous and exotic birds. *Trav. Muséum Natl. D'Histoire Nat. Grigore Antipa*, 50, 145–210.
- *Agnew, P., C. Koella, J. & Michalakis, Y. (2000). Host life history responses to parasitism. *Microbes Infect.*, 2, 891–896.
- Aleuy, O.A., Ruckstuhl, K., Hoberg, E.P., Veitch, A., Simmons, N. & Kutz, S.J. (2018). Diversity of gastrointestinal helminths in Dall's sheep and the negative association of the abomasal nematode, *Marshallagia marshalli*, with fitness indicators. *PLOS ONE*, 13, e0192825.
- Aloise King, E.D., Garratt, M. & Brooks, R. (2013). Manipulating reproductive effort leads to changes in female reproductive scheduling but not oxidative stress. *Ecol. Evol.*, 3, 4161–4171.
- Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Prost, J., Faivre, B. & Sorci, G. (2004). Increased susceptibility to oxidative stress as a proximate cost of reproduction. *Ecol. Lett.*, 7, 363–368.
- Alonso-Alvarez Carlos, Bertrand Sophie, Faivre Bruno, Chastel Olivier & Sorci Gabriele. (2007). Testosterone and oxidative stress: the oxidation handicap hypothesis. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 274, 819–825.
- Ankney, C.D. & Macinnes, C.D. (1978). Nutrients reserves and reproductive performance of female lesser snow geese, 95, 13.
- *Archer, J. (2006). Testosterone and human aggression: an evaluation of the challenge hypothesis. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, Relationship between the Brain and Aggression, 30, 319–345.
- Ardia, D.R. (2005). Individual Quality Mediates Trade-Offs between Reproductive Effort and Immune Function in Tree Swallows. *J. Anim. Ecol.*, 74, 517–524.
- Asghar, M., Hasselquist, D. & Bensch, S. (2011). Are chronic avian haemosporidian infections costly in wild birds? *J. Avian Biol.*, 42, 530–537.
- Ball, A.D., Dijk, R.E. van, Lloyd, P., Pogány, Á., Dawson, D.A., Dorus, S., *et al.* (2017). Levels of extra-pair paternity are associated with parental care in penduline tits (*Remizidae*). *Ibis*, 159, 449–455.
- Batrinou, M.L. (2012). Testosterone and Aggressive Behavior in Man. *Int. J. Endocrinol. Metab.*, 10, 563–568.
- *Bell, G. (1980). The Costs of Reproduction and Their Consequences. *Am. Nat.*, 116, 45–76.
- Bercovitch, F.B. & Berard, J.D. (1993). Life History Costs and Consequences of Rapid Reproductive Maturation in Female Rhesus Macaques. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32, 103–109.
- Bertrand, S., Faivre, B. & Sorci, G. (2006). Do carotenoid-based sexual traits signal the availability of non-pigmentary antioxidants? *J. Exp. Biol.*, 209, 4414–4419.
- Bílková, B., Bainová, Z., Janda, J., Zita, L. & Vinkler, M. (2017). Different breeds, different blood: Cytometric analysis of whole blood cellular composition in chicken breeds. *Vet. Immunol. Immunopathol.*, 188, 71–77.

- *Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2003). *Macroecology: Concepts and Consequences: 43rd Symposium of the British Ecological Society*. Cambridge University Press.
- Bleu, J., Massot Manuel, Haussy Claudy & Meylan Sandrine. (2012). Experimental litter size reduction reveals costs of gestation and delayed effects on offspring in a viviparous lizard. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 279, 489–498.
- Blomquist, G.E. (2009). *Trade-off between age of first reproduction and survival in a female primate*. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2679923/>. Last accessed 28 July 2019.
- *Bochner, B.S. (2000). Systemic activation of basophils and eosinophils: Markers and consequences. *J. Allergy Clin. Immunol.*, 106, S292–S302.
- Brown, C.R., Brazeal, K.R., Strickler, S.A. & Brown, M.B. (2006). Feather mites are positively associated with daily survival in cliff swallows. *Can. J. Zool.*, 84, 1307–1314.
- Brown, C.R., Brown, M.B. & Rannala, B. (1995). Ectoparasites Reduce Long-Term Survival of their Avian Host. *Proc. Biol. Sci.*, 262, 313–319.
- Buchanan, K.L., Catchpole, C.K., Lewis, J.W. & Lodge, A. (1999). Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Anim. Behav.*, 57, 307–314.
- Bush, S.E. & Malenke, J.R. (2008). Host defence mediates interspecific competition in ectoparasites. *J. Anim. Ecol.*, 77, 558–564.
- Buss, D.M. & Duntley, J.D. (2008). Adaptations for exploitation. *Group Dyn. Theory Res. Pract.*, 12, 53–62.
- Carisch, L., Stirn, M., Hatt, J.M., Federer, K., Hofmann-Lehmann, R. & Riond, B. (2019). White blood cell count in birds: evaluation of a commercially available method. *BMC Vet. Res.*, 15, 93.
- Carlsson, A.M., Albon, S.D., Coulson, S.J., Ropstad, E., Stien, A., Wilson, K., *et al.* (2018). Little impact of over-winter parasitism on a free-ranging ungulate in the high Arctic. *Funct. Ecol.*
- Chovatiya, R. & Medzhitov, R. (2014). Stress, Inflammation, and Defense of Homeostasis. *Mol. Cell*, 54, 281–288.
- Christe, P., Richner, H. & Oppliger, A. (1996). Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behav. Ecol.*, 7, 127–131.
- Clutton-Brock, T.H. (1984). Reproductive Effort and Terminal Investment in Iteroparous Animals. *Am. Nat.*, 123, 212–229.
- Cornell University College of Veterinary Medicine. (2013). *Figure 1a: Avian leukocytes (labelled)*. *eClinpath*. Available at: <http://eclinpath.com/march-2013-case-of-the-month/figure-1a-avian-leukocytes-in-a-blood-smear-labelled/>. Last accessed 22 July 2019.
- Cotter, P.F. (2015). An examination of the utility of heterophil-lymphocyte ratios in assessing stress of caged hens. *Poult. Sci.*, 94, 512–517.
- Cox, R.M., Parker, E.U., Cheney, D.M., Liebl, A.L., Martin, L.B. & Calsbeek, R. (2010). Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. *Funct. Ecol.*, 24, 1262–1269.
- Creighton, J.C., Heflin, N.D. & Belk, M.C. (2009). Cost of reproduction, resource quality, and terminal investment in a burying beetle. *Am. Nat.*, 174, 673–684.
- Deerenberg, C., Arpanius, V., Daan, S. & Bos, N. (1997). Reproductive Effort Decreases Antibody Responsiveness. *Proc. Biol. Sci.*, 264, 1021–1029.

- Delahay, R.J., Speakman, J.R. & Moss, R. (1995). The energetic consequences of parasitism: effects of a developing infection of *Trichostrongylus tenuis* (Nematoda) on red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) energy balance, body weight and condition. *Parasitology*, 110, 473–482.
- Devries, J.H., Brook, R.W., Howerter, D.W. & Anderson, M.G. (2008). Effects of Spring Body Condition and Age on Reproduction in Mallards (*Anas platyrhynchos*) Effets de la condition corporelle printanière et de l'âge sur la reproduction chez *Anas platyrhynchos* Devries et al. Factors Affecting Mallard Reproduction. *Auk Ornithol. Adv.*, 125, 618–628.
- Dobson, F.S. & Jouventin, P. (2010). *The trade-off of reproduction and survival in slow-breeding seabirds - Canadian Journal of Zoology*. Available at: <https://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/Z10-054>. Last accessed 27 July 2019.
- Doña, J., Moreno-García, M., Criscione, C., Serrano, D. & Jovani, R. (2015). Species mtDNA genetic diversity explained by infrapopulation size in a host-symbiont system. *Ecol. Evol.*, 5.
- *Duffield, K.R., Bowers, E.K., Sakaluk, S.K. & Sadd, B.M. (2017). A dynamic threshold model for terminal investment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 71.
- Dugdale, H.L., Pope, L.C., Newman, C., Macdonald, D.W. & Burke, T. (2011). Age-specific breeding success in a wild mammalian population: selection, constraint, restraint and senescence: AGE-SPECIFIC BREEDING SUCCESS IN BADGERS. *Mol. Ecol.*, 20, 3261–3274.
- Fessler, D.M.T., Navarrete, C.D., Hopkins, W. & Izard, M.K. (2005). Examining the terminal investment hypothesis in humans and chimpanzees: Associations among maternal age, parity, and birth weight. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 127, 95–104.
- Fischer, K., Perlick, J. & Galetz, T. (2008). *Residual reproductive value and male mating success: older males do better*. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2602655/>. Last accessed 27 July 2019.
- Fisher, D.O. & Blomberg, S.P. (2011). Costs of Reproduction and Terminal Investment by Females in a Semelparous Marsupial. *PLOS ONE*, 6, e15226.
- *Fisher, R.A. (1999). *The Genetical Theory of Natural Selection: A Complete Variorum Edition*. OUP Oxford.
- *Flatt, T. & Heyland, A. (2011). *Mechanisms of Life History Evolution: The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs*. Oxford University Press.
- *Fleming, J.E., Reveillaud, I. & Niedzwiecki, A. (1992). Role of oxidative stress in *Drosophila* aging. *Mutat. Res.*, 275, 267–279.
- Folstad, I. & Karter, A.J. (1992). Parasites, Bright Males, and the Immunocompetence Handicap. *Am. Nat.*, 139, 603–622.
- Georgiev, A.V., Klimczuk, A.C.E., Traficante, D.M. & Maestripieri, D. (2013). When Violence Pays: A Cost-Benefit Analysis of Aggressive Behavior in Animals and Humans. *Evol. Psychol. Int. J. Evol. Approaches Psychol. Behav.*, 11, 678–699.
- Greenwood, J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds. *Biol.*, 1523–1739.
- Griesser, M., Wagner, G.F., Drobniak, S.M. & Ekman, J. (2017). Reproductive trade-offs in a long-lived bird species: condition-dependent reproductive allocation maintains female survival and offspring quality. *J. Evol. Biol.*, 30, 782–795.

- Griffith S. C. (2000). A trade-off between reproduction and a condition-dependent sexually selected ornament in the house sparrow *Passer domesticus*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 267, 1115–1119.
- Gustafsson, L., Nordling, D., Anderson, M.S., Sheldon, B.C. & Qvarnström, A. (1994). *Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds*. - PubMed - NCBI. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7708827>. Last accessed 28 July 2019.
- Gustafsson, L. & Sutherland, W.J. (1988). The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature*, 335, 813–815.
- Hanssen, S.A. (2006). Costs of an Immune Challenge and Terminal Investment in a Long-Lived Bird. *Ecology*, 87, 2440–2446.
- Harbison, C.W., Jacobsen, M.V. & Clayton, D.H. (2009). A hitchhiker's guide to parasite transmission: The phoretic behaviour of feather lice. *Int. J. Parasitol.*, 39, 569–575.
- Harmon, B.G. (1998). Avian heterophils in inflammation and disease resistance. *Poult. Sci.*, 77, 972–977.
- Hasselquist, D., F. Wasson, M. & Winkler, D. (2001). Humoral immunocompetence correlates with date of egg-laying and reflects work load in female tree swallows. *Behav. Ecol.*, 12.
- Hasselquist, D. & Sherman, P.W. (2001). Social mating systems and extrapair fertilizations in passerine birds. *Behav. Ecol.*, 12, 457–466.
- Hawlena, H., Abramsky, Z. & Krasnov, B.R. (2006). Ectoparasites and age-dependent survival in a desert rodent. *Oecologia*, 148, 30–39.
- Hegyi, Jenni-Eiermann & Boross. (2019). *Ornaments and condition: plumage patch sizes, nutritional reserve state, reserve accumulation, and reserve depletion* | SpringerLink. Available at: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00265-019-2701-0>. Last accessed 28 July 2019.
- Hersh, M.H., LaDeau, S.L., Previtali, M.A. & Ostfeld, R.S. (2014). When is a parasite not a parasite? Effects of larval tick burdens on white-footed mouse survival. *Ecology*, 95, 1360–1369.
- Hicks, Burthe Sarah J., Daunt Francis, Newell Mark, Butler Adam, Ito Motohiro, *et al.* (2018). The energetic cost of parasitism in a wild population. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 285, 20180489.
- Hill, G.E. (2011). Condition-dependent traits as signals of the functionality of vital cellular processes. *Ecol. Lett.*, 14, 625–634.
- *Hill, K. & Kaplan, H. (1999). Life History Traits in Humans: Theory and Empirical Studies. *Annu. Rev. Anthropol.*, 28, 397–430.
- Horobin, R.W. & Walter, K.J. (2011). *Understanding Romanowsky staining* | SpringerLink. Available at: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00490267>. Last accessed 15 July 2019.
- Janicke, T. & Chapuis, E. (2016). *Condition dependence of male and female reproductive success: insights from a simultaneous hermaphrodite*. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4739575/>. Last accessed 26 July 2019.
- Jasienska, G. (2009). Reproduction and lifespan: Trade-offs, overall energy budgets, intergenerational costs, and costs neglected by research. *Am. J. Hum. Biol.*, 21, 524–532.
- Jeschke, J.M. & Kokko, H. (2009). The roles of body size and phylogeny in fast and slow life histories. *Evol. Ecol.*, 23, 867–878.

- *Jones, J.H. (2011). Primates and the Evolution of Long-Slow Life Histories. *Curr. Biol. CB*, 21, R708–R717.
- *Jovani, R. & Rohwer, S. (2017). Fault bars in bird feathers: mechanisms, and ecological and evolutionary causes and consequences. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 92, 1113–1127.
- *Karlmark, K.R., Tacke, F. & Dunay, I.R. (2012). Monocytes in health and disease – Minireview. *Eur. J. Microbiol. Immunol.*, 2, 97.
- Keller, I.S., Salzburger, W. & Roth, O. (2017). Parental investment matters for maternal and offspring immune defense in the mouthbrooding cichlid *Astatotilapia burtoni*. *BMC Evol. Biol.*, 17, 264.
- Kemp, D.J. (2006). *Ageing, reproductive value, and the evolution of lifetime fighting behaviour - KEMP - 2006 - Biological Journal of the Linnean Society - Wiley Online Library*. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1095-8312.2006.00643.x>. Last accessed 27 July 2019.
- *Kirkpatrick, M., Price, T. & Arnold, S.J. (1990). The Darwin-Fisher Theory of Sexual Selection in Monogamous Birds. *Evolution*, 44, 180–193.
- Kirkwood, T.B.L. & Westendorp, R.G.J. (2001). Human Longevity at the Cost of Reproductive Success: Trade-Offs in the Life History. In: *Sex and Longevity: Sexuality, Gender, Reproduction, Parenthood*, Research and Perspectives in Longevity (eds. Robine, J.-M., Kirkwood, T.B.L. & Allard, M.). Springer Berlin Heidelberg, pp. 1–6.
- Koivula, M., Koskela, E., Mappes, T. & Oksanen, T.A. (2003). Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole. *Ecology*, 84, 398–405.
- Lailvaux, S. & Husak, J. (2014). The Life History of Whole-Organism Performance. *Q. Rev. Biol.*, 89, 285–318.
- *Lancaster Lesley T., Morrison Gavin & Fitt Robert N. (2017). Life history trade-offs, the intensity of competition, and coexistence in novel and evolving communities under climate change. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 372, 20160046.
- Landwer, A.J. (1994). Manipulation of Egg Production Reveals Costs of Reproduction in the Tree Lizard (*Urosaurus ornatus*). *Oecologia*, 100, 243–249.
- Latta, L.C., Tucker, K.N. & Haney, R.A. (2019). The relationship between oxidative stress, reproduction, and survival in a bdelloid rotifer. *BMC Ecol.*, 19, 7.
- Lehane, M.J. (1991). *The Biology of Blood-Sucking in Insects*, SECOND EDITION.
- Lentfer, T.L., Pendl, H., Gebhardt-Henrich, S.G., Fröhlich, E.K.F. & Von Borell, E. (2015). H/L ratio as a measurement of stress in laying hens - methodology and reliability. *Br. Poult. Sci.*, 56, 157–163.
- Lombardo, M.P., Drake, P., Olson, A., Otieno, S., Spadacene, L. & Thorpe, P.A. (2015). Feather-chewing lice and Tree Swallow biology. *The Auk*, 132, 551–561.
- Lozano, G.A. (1994). Carotenoids, Parasites, and Sexual Selection. *Oikos*, 70, 309–311.
- *MacDonald, K. (1997). Life history theory and human reproductive behavior. *Hum. Nat.*, 8, 327.
- Marzal, A., Bensch, S., Reviriego, M., Balbontin, J. & Lope, F.D. (2008). Effects of malaria double infection in birds: one plus one is not two. *J. Evol. Biol.*, 21, 979–987.
- McNamara, Houston Alasdair I., Barta Zoltan, Scheuerlein Alexander & Fromhage Lutz. (2009). Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 276, 4061–4066.
- Moller, A., de Lope, F. & Saino, N. (2004). Parasitism, immunity, and arrival date in a migratory bird, the Barn Swallow. *Ecology*, 85, 206–219.

- Møller, A.P. (1990). Effects of Parasitism by a Haematophagous Mite on Reproduction in the Barn Swallow. *Ecology*, 71, 2345–2357.
- Møller, A.P. (1993). Ectoparasites Increase the Cost of Reproduction in their Hosts. *J. Anim. Ecol.*, 62, 309–322.
- Møller, A.P., Erritzøe, J., Saino, N. & Price, A.E.T. (2003). Seasonal Changes in Immune Response and Parasite Impact on Hosts. *Am. Nat.*, 161, 657–671.
- Møller, A.P. & de Lope, F. (1994). Differential costs of a secondary sexual character: An experimental test of the handicap principle. *Evol. Int. J. Org. Evol.*, 48, 1676–1683.
- Møller, A.P., de Lope, F. & López Caballero, J.M. (1995). Foraging costs of a tail ornament: Experimental evidence from two populations of barn swallows *Hirundo rustica* with different degrees of sexual size dimorphism. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 37, 289–295.
- Møller, A.P. & Rózsa, L. (2005). Parasite biodiversity and host defenses: chewing lice and immune response of their avian hosts. *Oecologia*, 142, 169–176.
- Møller, A.P. & Szép, T. (2002). Survival Rate of Adult Barn Swallows *Hirundo Rustica* in Relation to Sexual Selection and Reproduction. *Ecology*, 83, 2220–2228.
- Naef-Daenzer, L., Grüebl, M. & Naef-Daenzer, B. (2010). Parental care trade-offs in the inter-brood phase in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Ibis*, 153, 27–36.
- van Noordwijk, A.J. & de Jong, G. (1986). Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *Am. Nat.*, 128, 137–142.
- Norris, K. & Evans. (2000). Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behav. Ecol.*, 11, 19–26.
- Nur, N. (1984). *The Consequences of Brood Size for Breeding Blue Tits I. Adult Survival, Weight Change and the Cost of Reproduction on JSTOR*. Available at: https://www.jstor.org/stable/4529?read-now=1&seq=1#page_scan_tab_contents. Last accessed 27 July 2019.
- Olsson, M., Shine, R. & Wapstra, E. (2001). Costs of Reproduction in a Lizard Species: A Comparison of Observational and Experimental Data. *Oikos*, 93, 121–125.
- O’Sullivan, D. & Pearce, E.L. (2015). Targeting T cell metabolism for therapy. *Trends Immunol.*, 36, 71–80.
- Pap, P., Tökölyi, J. & Szép, T. (2005). Host–symbiont relationship and abundance of feather mites in relation to age and body condition of the Barn Swallow (*Hirundo rustica*): an experimental study. *Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool. - CAN J ZOOL*, 83, 1059–1066.
- Pap, P.L., Vincze, O., Fülöp, A., Székely-Béres, O., Pătraș, L., Péntes, J., *et al.* (2018). Oxidative physiology of reproduction in a passerine bird: a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 72, 18.
- *Pérez, V.I., Bokov, A., Van Remmen, H., Mele, J., Ran, Q., Ikeno, Y., *et al.* (2009). Is the Oxidative Stress Theory of Aging Dead? *Biochim. Biophys. Acta*, 1790, 1005–1014.
- Pol, M. van de & Verhulst, S. (2006). Age-dependent traits: a new statistical model to separate within- and between-individual effects. *Am. Nat.*, 167, 766–773.
- Proctor, H. & Owens, I. (2000). Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. *Trends Ecol. Evol.*, 15, 358–364.
- Qualls, C. & Shine, R. (1998). Costs of Reproduction in Conspecific Oviparous and Viviparous Lizards, *Lerista bougainvillii*. *Oikos*, 82, 539.
- Råberg Lars, Grahn Mats, Hasselquist Dennis & Svensson Erik. (1998). On the adaptive significance of stress-induced immunosuppression. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 265, 1637–1641.

- Raja-aho, S., Eeva, T., Suorsa, P., Valkama, J. & Lehikoinen, E. (2017). Juvenile Barn Swallows *Hirundo rustica* L. from late broods start autumn migration younger, fuel less effectively and show lower return rates than juveniles from early broods. *Ibis*, 159, 892–901.
- *Reznick, D. (1985). Costs of Reproduction: An Evaluation of the Empirical Evidence. *Oikos*, 44, 257–267.
- Ritchie, B.W. (1994). *Avian Medicine: Principles and applications*. Available at: http://avianmedicine.net/publication_cat/avian-medicine/. Last accessed 22 July 2019.
- Robert, A., Bolton, M., Jiguet, F. & Bried, J. (2015). *The survival–reproduction association becomes stronger when conditions are good* | *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Available at: <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2015.1529>. Last accessed 27 July 2019.
- Rolff, J. (2002). Bateman’s Principle and Immunity. *Proc. Biol. Sci.*, 269, 867–872.
- Ryser, J. (1989). Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, *Rana temporaria*. *Oecologia*, 78, 264–268.
- Safran, R., S Adelman, J., Mcgraw, K. & Hau, M. (2008). Sexual signal exaggeration affects physiological state in male barn swallows. *Curr. Biol. CB*, 18, R461-2.
- Saino, N., Calza, S. & Moller, A. pape. (1997). Immunocompetence of Nestling Barn Swallows in Relation to Brood Size and Parental Effort. *J. Anim. Ecol.*, 66, 827–836.
- Saino, N., Romano, M., Sacchi, R., Ninni, P., Galeotti, P. & Moller, A. (2003). Do male barn swallows (*Hirundo rustica*) experience a trade-off between the expression of multiple sexual signals? *Behav. Behav. Ecol. Sociobiol.*, 54, 465–471.
- Salmon, A.B., Marx, D.B. & Harshman, L.G. (2001). A cost of reproduction in *Drosophila melanogaster*: stress susceptibility. *Evol. Int. J. Org. Evol.*, 55, 1600–1608.
- Sandland, G.J. & Minchella, D.J. (2003). Costs of immune defense: an enigma wrapped in an environmental cloak? *Trends Parasitol.*, 19, 571–574.
- *Santos, E.S.A. & Nakagawa, S. (2012). The costs of parental care: a meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *J. Evol. Biol.*, 25, 1911–1917.
- von Schantz, T., Bensch, S., Grahn, M., Hasselquist, D. & Wittzell, H. (1999). Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 266, 1–12.
- Sheldon, B.C. & Verhulst, S. (1996). Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 317–321.
- Sinervo, B. & DeNardo, D.F. (1996). Costs of Reproduction in the Wild: Path Analysis of Natural Selection and Experimental Tests of Causation. *Evolution*, 50, 1299–1313.
- Siracusa, M.C., Kim, B.S., Spergel, J.M. & Artis, D. (2013). Basophils and allergic inflammation. *J. Allergy Clin. Immunol.*, 132, 789–788.
- Smith, A.N., Belk, M.C. & Creighton, J.C. (2014). *Residency Time as an Indicator of Reproductive Restraint in Male Burying Beetles - Europe PMC Article - Europe PMC*. Available at: <https://europepmc.org/articles/pmc4189913>. Last accessed 27 July 2019.
- Smith, H.G. & Montgomerie, R. (1992). Male incubation in barn swallows: the influence of nest temperature and sexual selection.
- Snyder, R.J., Perdue, B.M., Zhang, Z., Maple, T.L. & Charlton, B.D. (2016). Giant Panda Maternal Care: A Test of the Experience Constraint Hypothesis. *Sci. Rep.*, 6.
- Stearns, S.C. (1989). Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct. Ecol.*, 3, 259–268.

- Stenkewitz, U., Nielsen, Ó.K., Skírnisson, K. & Stefánsson, G. (2017). Feather holes of rock ptarmigan are associated with amblyceran chewing lice. *Wildl. Biol.*, 2017.
- Stephens, P.A., Boyd, I.L., McNamara, J.M. & Houston, A.I. (2009). Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90, 2057–2067.
- Stoffel, M.A., Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2018). rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.*, 1639–1644.
- Svensson, E., Sinervo, B. & Comendant, T. (2002). Svensson EI, Sinervo B, Comendant T. Mechanistic and experimental analysis of condition and reproduction in a polymorphic lizard. *J Evol Biol* 15: 1034-1047. *J. Evol. Biol.*, 15, 1034–1047.
- Thomas, Teriokhin, Renaud, Meeûs, D. & Guégan. (2000). Human longevity at the cost of reproductive success: evidence from global data. *J. Evol. Biol.*, 13, 409–414.
- Tschirren, B., Bischoff, L.L., Saladin, V. & Richner, H. (2007). Host condition and host immunity affect parasite fitness in a bird?ectoparasite system. *Funct. Ecol.*, 21, 372–378.
- Valent, P., Gleich, G.J., Reiter, A., Roufosse, F., Weller, P.F., Hellmann, A., *et al.* (2012). Pathogenesis and classification of eosinophil disorders: a review of recent developments in the field. *Expert Rev. Hematol.*, 5, 157–176.
- *Vermeulen, C.J. & Loeschcke, V. (2007). Longevity and the stress response in *Drosophila*. *Exp. Gerontol.*, 42, 153–159.
- Vitousek, M.N., Stewart, R.A. & Safran, R.J. (2013). Female plumage colour influences seasonal oxidative damage and testosterone profiles in a songbird. *Biol. Lett.*, 9, 20130539.
- Weimerskirch, H. (1992). Reproductive Effort in Long-Lived Birds: Age-Specific Patterns of Condition, Reproduction and Survival in the Wandering Albatross. *Oikos*, 64, 464–473.
- Westendorp, R.G.J. & Kirkwood, T.B.L. (1998). Human longevity at the cost of reproductive success. *Nature*, 396, 743.
- Williams, G.C. (1966a). Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *Am. Nat.*, 100, 687–690.
- Williams, G.C. (1966b). Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *Am. Nat.*, 100, 687–690.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection—A selection for a handicap. *J. Theor. Biol.*, 53, 205–214.
- *Zera, A.J. & Harshman, L.G. (2001). The Physiology of Life History Trade-Offs in Animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 95–126.
- *Zhang, Y. & Hood, W.R. (2016). Current versus future reproduction and longevity: a re-evaluation of predictions and mechanisms. *J. Exp. Biol.*, 219, 3177–3189.
- Zuk, M. (1990). Reproductive strategies and disease susceptibility: an evolutionary viewpoint. *Parasitol. Today Pers. Ed*, 6, 231–233.