

UNIVERZITA KARLOVA

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Eliška Wichová

Druhotné pohlavní ornamenty a ektoparazité vlaštovky obecné
(*Hirundo rustica*)

Secondary sexual ornaments and ectoparasites in the barn swallow
(*Hirundo rustica*)

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Školitel: doc. Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že diplomová práce „Druhotné pohlavní ornamenty a ektoparazité vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*)“ byla vypracována samostatně, pod vedením školitele. V práci jsou uvedeny všechny informační zdroje a literatura. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 15. 8. 2017

.....

Eliška Wichová

Poděkování

Ráda bych na tomto místě poděkovala svému školiteli, Tomáši Albrechtovi, za vedení mé práce, cenné rady, korektury a pomoc se statistikou. Poděkování také patří příteli, rodině a blízkým přátelům, za podporu v průběhu celého studia. V neposlední řadě také děkuji celému týmu vlaštovkářů za pomoc se sběrem dat v terénu.

Abstrakt

Je známo, že parazité mohou být významnými evolučními činiteli hrajícími důležitou roli při pohlavním výběru. Samice se v procesu volby partnera orientují pomocí druhotných pohlavních znaků, které pravdivě vypovídají o zdravotním stavu samců. Samice tak mohou získat výhodu díky volbě partnera s nejvýraznějšími pohlavními znaky, které odráží stupeň zatížení parazity. Modelovým druhem pro studium pohlavního výběru je vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*). Překvapivým faktem je, že neexistují novější práce zaměřené na vztah mezi množstvím ektoparazitů a ornamentací u vlaštovky obecné. Výsledky této práce založené na analýze ektoparazitů u 204 jedinců ukazují, že množství péřových roztočů pozitivně koreluje s délkou rýdovacích per, a zároveň hustota děr v opeření způsobených všenkami negativně koreluje se sytostí hrdla. Nebyl nalezen vztah mezi množstvím ektoparazitů a plochou bílých skvrn na ocase. Zároveň nebyl pozorován vliv ektoparazitů na přežití jedinců do další sezony či časnost hnízdění. Byl však pozorován pozitivní vztah mezi počtem mláďat v hníždě a sezónní změnou v zatížení péřovými roztoči dospělců. Toto zjištění by mohlo vypovídat o existenci trade-off mezi investicí do počtu mláďat a investicí do obrany vůči ektoparazitům. Stupeň zatížení péřovými roztoči pozitivně koreloval s poměrem heterofilů ku lymfocytům (stresový ukazatel) u samců. V neposlední řadě byl monitorován i výskyt hnízdních roztočů. Ukázalo se, že ve sledovaných populacích je prevalence hnízdních parazitů poměrně malá (19 % hnízd). V případě výskytu hnízdních roztočů nebyla pozorována souvislost s mírou parazitického zatížení dospělců či ornamentací dospělců. Z výsledků vyplývá, že ektoparazité mohou hrát určitou roli v ovlivnění výběru partnera a reprodukčních investic vlaštovek.

Klíčová slova: *vlaštovka obecná, parazité, druhotné ornamenty, pohlavní výběr, hematologie*

Abstract

Parasites could represent an important evolutionary driver and play an important role in a sexual selection. In the mate selection process, females use secondary sexual ornaments, which may reflect the parasite load and health condition of males. Females would benefit from choosing males with the most extravagant sexual characters, which indicate low levels of parasite infestation. A popular model species for sexual selection study is the barn swallow (*Hirundo rustica*). However there are no recent studies investigating the relationship between the level of the ectoparasitic infestation and the ornamentation of the barn swallow. Results of this thesis, based on analysis of ectoparasite load in 204 individuals show, that the level of infestation by feather mites is positively correlated with outermost tail feathers and the intensity of feather holes is negatively correlated with a breast coloration. The relationship between the abundance of ectoparasites and white tail spots was not found. The effect of ectoparasites on the survival of individuals or the nest initiation date was not observed. A positive relationship between the individual seasonal change in feather mites infestation and brood size was detected. This implies a potential trade-off between the investments into parental care and defence against parasites. Feather mite load was positively associated with H/L ratio (hematological stress indicator) in males. Simultaneously the occurrence of nest mites was monitored. It has been shown that the prevalence of nest mites in the study population is relatively low (19% nests). There was no correlation between the occurrence of nest mites and the ornamentation of adults or the parasitic load of adults. Collectively, results of this thesis suggest that ectoparasites may play some role in affecting host condition and reproductive decisions in barn swallows.

Key words: *barn swallow, parasites, secondary ornaments, sexual selection, hematology*

Obsah

1 ÚVOD	8
1.1 POHLAVNÍ VÝBĚR A DRUHOTNÉ POHLAVNÍ ZNAKY	8
1.2 TYPY POHLAVNÍHO VÝBĚRU ZALOŽENÉ NA DRUHOTNÝCH POHLAVNÍCH ZNACÍCH	9
1.2.1 HYPOTÉZA PŘÍMÝCH VÝHOD („DIRECT SELECTION HYPOTHESIS“)	9
1.2.2 HYPOTÉZY NEPŘÍMÝCH VÝHOD.....	9
1.3 MECHANISMY ZBARVENÍ	11
1.4 VLV PARAZITŮ NA EXPRESI DRUHOTNÝCH POHLAVNÍCH ZNAKŮ	12
1.5 EKTOPARAZITÉ PTÁKŮ	14
1.5.1 ROZTOČI	15
1.5.1.1 Ekologie roztočů.....	15
1.6 STUDOVANÝ DRUH: VLAŠTOVKA OBECNÁ (HIRUNDO RUSTICA)	16
1.7 POHLAVNÍ VÝBĚR U VLAŠTOVKY OBECNÉ	17
1.7.1 PIGMENTY	17
1.7.2 OCASNÍ ORNAMENTY	18
1.7.2.1 Délka vnějších rýdovacích per	18
1.7.2.2 Bílé skvrny na ocase	19
1.8 EKTOPARAZITÉ VLAŠTOVKY OBECNÉ	20
1.8.1 PĚŘOVÍ ROZTOČI („FEATHER MITES“)	20
1.8.2 PARAZITÉ HNÍZD.....	20
1.8.3 VŠENKY („LICE“)	20
1.9 STUDIE ZABÝVAJÍCÍ SE VLIVEM EKTOPARAZITŮ NA KONDICI A EXPRESI ORNAMENTŮ U VLAŠTOVKY OBECNÉ	21
1.10 STUDIE ZABÝVAJÍCÍ SE VLIVEM PĚŘOVÝCH ROZTOČŮ NA KONDICI JEDINCŮ A EXPRESI ORNAMENTŮ U OSTATNÍCH PTAČÍCH DRUHŮ	23
1.11 PARAZITÉ VERSUS REPRODUKČNÍ „TRADE-OFF“	25
1.12 PARAZITÉ A JEJICH VLIV NA POMĚR LEUKOCYTŮ V KRVÍ	27
1.12.1 TYPY LEUKOCYTŮ	27
1.12.2 H/L RATIO.....	28
1.13 OPAKOVATELNOST VÝSKYTU PARAZITŮ	29
1.14 CÍLE PRÁCE	30
2 METODIKA	31
2.1 VÝZKUMNÉ LOKALITY	31
2.2 ODCHYTY	31
2.3 MORFOLOGICKÁ MĚŘENÍ	32
2.4 POČETNOST PĚŘOVÝCH ROZTOČŮ A DĚR V OPERĚNÍ	32
2.5 MĚŘENÍ POČTU HNÍZDNÍCH ROZTOČŮ	33
2.6 ANALÝZA DAT	33
2.6.1 VYHODNOCOVÁNÍ VELIKOSTI OCASNÍHO ORNAMENTU	33
2.6.2 VYHODNOCOVÁNÍ ZBARVENÍ	33
2.6.3 VYHODNOCOVÁNÍ REPRODUKČNÍCH PARAMETRŮ	34
2.6.4 HEMATOLOGICKÉ METODY	35
2.6.5 STATISTICKÉ VYHODNOCOVÁNÍ.....	35

3	VÝSLEDKY	37
3.1	VZÁJEMNÉ KORELACE DRUHOTNÝCH ORNAMENTŮ	37
3.2	OPAKOVATELNOST MÍRY PARAZITACE MEZI SEZONAMI	37
3.3	VZTAH MEZI ORNAMENTACÍ A MÍROU PARAZITACE	37
3.3.1	DÉLKA RÝDOVACÍCH PER VERSUS PARAZITÉ	38
3.3.2	ZBARVENÍ HRDLA VERSUS PARAZITÉ	39
3.3.3	CELKOVÁ PLOCHA BÍLÝCH SKVRN NA OCASE VERSUS PARAZITÉ	40
3.4	KORELACE PARAZITICKÉHO ZATÍŽENÍ U SOCIÁLNÍCH PARTNERŮ	41
3.5	VNITROSEZONNÍ ZMĚNY V MÍŘE PARAZITACE	43
3.6	VZTAH MEZI MÍROU PARAZITACE A PŘEŽITÍM JEDINCŮ	45
3.7	VZTAH MEZI MÍROU PARAZITACE A REPRODUKČNÍMI PARAMETRY	46
3.7.1	VLIV PARAZITACE NA ČASNOST HNÍZDĚNÍ.....	46
3.7.2	VZTAH MEZI MÍROU PARAZITACE A REPRODUKČNÍMI INVESTICEMI	47
3.8	VZTAH MEZI POMĚREM HETEROFILŮ/LYMFOCYTŮM (STRESOVÝ UKAZATEL) A MÍROU PARAZITACE (STRESOVÝ FAKTOR)	48
3.9	MÍRA PREVALENCE HNÍZDNÍCH ROZTOČŮ A KORELÁTY JEJICH VÝSKYTU	49
4	DISKUSE	51
5	ZÁVĚR	57
6	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	59

1 Úvod

U mnoha živočišných druhů si jedinci vybírají partnery na základě druhotných pohlavních ornamentů (Andersson, 1994). Pokud tyto znaky signalizují dědičný znak pro životaschopnost, pak jsou ziskem z této volby takzvané dobré geny (Møller & Alatalo, 1999). Tento zisk může být i přímý, pokud jsou více ornamentovaní jedinci schopni poskytnout zdroje pro partnery či potomstvo (Møller & Thornhill, 1998). Parazité mohou potenciálně ovlivňovat oba typy výběru. Podle Hamilton-Zukové hypotézy (1982) by měla výraznější ornamentace u ptáků fungovat jako znak pravdivě vypovídající o rezistenci vůči parazitům a kvalitě partnera. Parazité také mohou redukovat množství energie vložené do reprodukce nebo snižovat úspěšnost přežití (Milinski & Bakker, 1990; Hillgarth, 1996).

Tato diplomová práce se zaměřuje na sledování výskytu ektoparazitů u evropské populace vlaštovky obecné a vztahu mezi stupněm parazitárního zatížení a ornamentací samců a samic. Dlouhodobě sledovaná populace vlaštovek také umožní odpovědět na otázky týkající se výběru partnera v závislosti na parazitární zátěži, vnitrosezonních změn v míře parazitace jedinců, vlivu ektoparazitů na kondici a přežití jedinců a zda existuje vztah mezi mírou parazitace a investicemi do rodičovské péče. Součástí práce bylo také monitorování hnízdních parazitů a jejich případného vlivu na kvalitu hnízdění. V neposlední řadě bylo sledováno, zda má parazitické zatížení vliv na poměr heterofilů ku lymfocytům v krvi (H/L ratio), jakožto stresového ukazatele.

1.1 Pohlavní výběr a druhotné pohlavní znaky

Pohlavní výběr je jednou ze složek přírodního výběru, při kterém jedinci stejného pohlaví soutěží o přístup k jedincům opačného pohlaví (intrasexuální selekce) anebo jedinci jednoho pohlaví vybírají vhodného partnera k páření z jedinců opačného pohlaví (intersexuální selekce) (Darwin, 1871). Je důležitý zejména v polygammích rozmnožovacích systémech, ve kterých samice investují více zdrojů do gamet a rodičovské péče, zatímco samci soupeří o tyto samice (Trivers, 1972). Intersexuální výběr se uskutečňuje na základě druhotných pohlavních znaků, které představují extrémně zvětšené verze běžných morfologických znaků a mohou tak balancovat blízko limitům na jejich výrobu a udržení (Møller, 1992). Tlak na vývin druhotných pohlavních znaků je většinou silnější u jednoho pohlaví (samců), což má za následek vznik pohlavního dimorfismu (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Pohlavní výběr může mít dvě formy. Jednak může podporovat evoluci znaků, jež mají funkci zbraní při

kompetici. Druhou možností je vznik znaků, které se vyvinou v signální znak, který následně udělá samce atraktivnějším pro samice (Kordic-Brown & Brown, 1982). Tyto signální znaky mohou být dvojího typu: znaky morfologické, u kterých je důležitý tvar, velikost a symetrie a znaky pigmentové, u kterých hraje roli zbarvení (Andersson, 1994; Hill & McGraw, 2006). Běžným příkladem zveličelých ornamentů u ptáků jsou prodloužená samčí rýdovací pera (Fisher, 1930; Darwin, 1871; Arnold, 1983). Vliv velikosti samčího ornamentu na samičí volbu byl poprvé demonstrován experimentální manipulací délky ocasu u polygynní dlouhoocasé vidy kohoutí (*Euplectes progne*) (Andersson, 1982). Podobné výsledky byly získány u jiného modelového druhu – vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) (Møller, 1988). U ptáků se délka ocasu ukázala jako struktura pravdivě vypovídající o věku (Smith, 1965), tělesné kondicí (Andersson, 1989) anebo stupni zatížení ektoparazity (Møller, 1990a; Møller, 1991c). Na otázku, proč by si měly samice vybírat takto nápadné samce, přišel v roce 1975 s odpovědí A. Zahavi. V rámci jím pojmenovaného “principu handicapu” se samičí preference pro výrazné samčí ornamente rozvinou pouze v případě, že tyto ornamente budou pravdivě vypovídat o kvalitě jedince. Zároveň se ale jedná o znaky, které představují handicap pro selektované jedince v procesu přežívání. Samec tak těmito znaky, které jsou z hlediska přírodního výběru nevýhodné, prezentuje svoji zdatnost, a proto je samicemi preferován.

1.2 Typy pohlavního výběru založené na druhotných pohlavních znacích

1.2.1 Hypotéza přímých výhod („Direct selection hypothesis“)

Výběr samce se zveličelými druhotnými pohlavními znaky přináší samici přímou výhodu. Tyto přímé výhody představují například zvýšení plodnosti, poskytování zdrojů, rodičovskou péči, hnízdní teritoria či obranu před predací (Andersson, 1994). Přírodní výběr však tuto evoluci samičí volby může potlačit, pokud má hledání vhodných partnerů za následek zvýšení energetických výdajů či vyšší pravděpodobnost predace (Pomiankowski, 1987; Andersson, 1994).

1.2.2 Hypotézy nepřímých výhod

Tyto hypotézy už hovoří o nepřímých výhodách plynoucích pro samice, jakožto výsledku zisku „dobrých genů“ od silně ornamentovaných samců (Zahavi, 1975). Ronald Fisher v roce 1930 zveřejnil hypotézu, že existuje počáteční korelace mezi znakem, který je preferovaný samicemi a kvalitou samce. Ve chvíli, kdy začne účinkovat pohlavní výběr, vytvoří tato preference selektivní tlak na vývoj znaků. Následný „runaway“ proces má za následek zveličování preferovaných znaků nad hranici přirozeného optima. Podmínkou fungování

procesu je však genetická závislost mezi samičími preferencemi a znaky samců (Lande, 1981).

Samičí volba buď vede k vyprodukování životaschopnějších potomků, anebo na základě Fisherovy pohlavní selekce poskytuje tato volba výhody díky zvýšené atraktivitě potomků, kterou zdědili po svém otci (Andersson, 1994). V nedávné době však bylo prokázáno, že se nejedná o alternativní hypotézy, ale jedná se o navazující kontinuum (Kokko *et al.*, 2002). Na jednom konci tohoto kontinua je Fisherův model, ve kterém znaky nákladné na přežití přetrvávají, jelikož samice preferující tyto znaky produkují atraktivní potomky (Fisher, 1930; Andersson & Iwasa, 1996). Tento model predikuje, že pohlavní výběr bude účinkovat proti směru selekce na přežití, dokud tyto dvě síly nebudou vyváženy, čímž se zabrání dalšímu zvětšování znaků (Fisher, 1915). Na druhém konci kontinua životaschopnost a pohlavní výběr působí ve stejném směru. Nicméně během evoluce znaku se vztah mezi expresí znaků a životaschopností může měnit (Eshel *et al.*, 2000). Evoluce samičí volby na základě nepřímých výhod závisí na existenci rozdílů v genetické kvalitě samců (Reinhold, 2004). Jakákoliv hypotéza evoluce samičí volby nepřímých výhod tedy vyžaduje přítomnost mechanismů pro udržení genetické variability (Reinhold, 2004).

Existují dva procesy, škodlivé mutace („deleterious mutations“) a koevoluční hostitelsko-parazitický cyklus (viz níže), u kterých se předpokládá, že působí proti tomuto snižování genetické variability, a umožňují tedy udržovat variabilitu biologické zdatnosti v rámci populací (Hamilton & Zuk, 1982; Iwasa *et al.*, 1991; Rowe & Houle, 1996; Proulx, 2001).

Jeden z modelů pohlavní selekce, také založený na dobrých genech, je Hamilton-Zukové hypotéza (1982). Ta předpokládá existenci koevolučních cyklů mezi parazity a jejich hostiteli, a je známá také jako koncept „parazity zprostředkované pohlavní selekce“. Jasné zbarvení či výrazná ornamentace by měly pravdivě vypovídat o samcově rezistenci vůči parazitům. Výběr partnera na základě těchto ornamentů by měl být zárukou volby zdravého partnera s geny rezistence, které mohou dědit mláďata. Tato hypotéza také tvrdí, že parazitická zátěž by měla nepřímo korelovat se samčím reprodukčním úspěchem. Model je založen na 3 předpokladech: 1) parazité mají negativní vliv na fitness hostitele, 2) dochází k neustálé koevoluci mezi parazity a jejich hostiteli, 3) exprese druhotných pohlavních ornamentů závisí na obecné kondici a tedy na schopnosti vypořádat se s parazity. Pokud jsou tyto 3 předpoklady splněny, pak samičí volba partnera nesoucího výrazné pohlavní ornamenty může mít za následek zvýšení fitness jejích potomků. Pokud parazité přímo ovlivňují fitness

samic, například z hlediska jejich fertility, vznikne silný tlak na samice, aby se vyhýbaly samcům s těmito parazity.

Předpoklady Hamilton-Zukové hypotézy testoval Møller na vlaštovkách obecných, a to ve studii zahrnující tyto otázky: 1) zda parazitická zátěž ovlivňuje fitness hostitelů, 2) zda existuje dědičnost parazitické rezistence, 3) zda exprese pohlavních ornamentů dospělců koreluje s parazitickou zátěží jejich mláďat (1990a). Experiment byl proveden manipulací hematofágního roztoče *Ornithonyssus bursa* (Macronyssidae, Gamasida) a také částečným experimentem, ve kterém byla polovina snůšek vyměněna se snůškami z jiných hnízd. Právě tímto pokusem Møller došel k závěrům, že parazitická zátěž a původ, nikoliv podmínky při dospívání, ovlivňují délku tarsu a maximální tělesnou hmotnost mláďat krátce před opeřením. Parazitická zátěž dospělců na jaře byla podobná parazitické zátěži jejich vlastních potomků, bez ohledu na to, zda tato mláďata vyrůstala v hnízdě genetických rodičů nebo byla součástí experimentu. Zároveň rodiče s dlouhými ocasními ornamenty produkovali potomstvo s menší parazitickou zátěží. Míra nárůstu samčích ocasních ornamentů v rozmezí dvou let negativně korelovala s experimentálně manipulovanou zátěží roztočů v hnízdech během předcházejícího hnízdního období. Tyto výsledky jsou v souladu s modelem dobrých genů, jelikož samice díky preferenci výrazných pohlavních ornamentů získaly genetickou rezistenci vůči parazitům pro své potomky.

V roce 1996 byla navržena Hypotéza indikátorů nákazy (The Contagion Indicator Hypothesis; CIH) (Able, 1996), která se zabývá tím, do jaké míry je parazity zprostředkovaný pohlavní výběr ovlivněn charakterem přenosu parazitů a jejich virulencí. Tato hypotéza tvrdí, že stupeň exprese druhotných pohlavních znaků u samců vypovídá o intenzitě napadení sociálně přenosnými parazity, nevypovídá však o míře zatížení vektorově přenášenými parazity. Samice, která se vyhýbá páření s partnerem, který je infikován sociálně přenosnými parazity, tak získá přímou výhodu vyhnutí se parazitickému napadení a dojde tak k pravděpodobnějšímu udržení znaků souvisejících s parazitickou rezistencí. Tento zisk je bezprostřední, na rozdíl od nulového genetického zisku v případě vyhnutí se partnera s vektorově přenášenými parazity. Stupeň virulence je tedy důležitý faktor v procesu parazity zprostředkovaného pohlavního výběru (Ashby & Boots, 2015).

1.3 Mechanismy zbarvení

Zbarvení je jedním z mnoha prostředků přírodní selekce, jelikož může ovlivnit termoregulaci, maskování kořisti a jejich predátorů a usměrňovat sociální a sexuální komunikaci

(Saino *et al.*, 2013; Hůrak & Saks, 2003). Odlišná zbarvení jsou tvořena různými mechanismy, s čímž jsou spojené výhody, ale i náklady na jejich tvorbu a údržbu (McGraw *et al.*, 2005). Jedním z těchto mechanismů je strukturální zbarvení, které je způsobeno rozptylem světla prostřednictvím mikroskopických vzdušných prostor uvnitř keratinu (Fox, 1976; Brush, 1978). Druhým typem je zbarvení pigmentové, přičemž existují dva základní typy pigmentů zabudované do ptačího peří – karotenoidy a melaniny (Fox, 1976). Červené, oranžové a žluté zbarvení je typicky výsledkem karotenoidních pigmentů, kdežto černá, hnědá, šedá a zemitá barva bývá způsobena přítomností melaninů (Fox & Verves, 1960). Karotenoidů existuje mnoho druhů, což je způsobeno jejich molekulární strukturou (např. karoteny, xantofyly) a tyto mohou způsobovat různá zbarvení zvířat (Goodwin, 1984). Živočichové si karotenoidy až na výjimky neumí sami vytvořit, zatímco syntetizace melaninů začíná z jejich společného prekursoru, L-tyrosinu, přes oxidační a dekarboxylační reakce, jejichž výsledkem je buď jeden, nebo dva biosyntetické závěrečné produkty: phaeomelanin, který je zodpovědný za žluté až červenohnědé odstíny a eumelanin, který způsobuje šedé až černé zbarvení (Fox & Verves, 1960; Protá, 1992). Nicméně v mnoha případech jsou obě melaninové formy produkovány současně, z čehož vznikne smíšená melaninová pigmentace a vnímaná barva závisí jak na absolutní, tak i na relativní koncentraci obou melaninových forem (Haase *et al.*, 1992). Mnoho experimentálních studií na druhových modelech nebo geneticky upravených druzích v umělých podmínkách ukázalo, že melanogeneze a tedy melaninová pigmentace souvisí s mnoha procesy, jako je například regulace metabolismu a energetické homeostáze (Ducrest *et al.*, 2008). Melaniny mohou ovlivňovat také behaviorální projevy, například sociální agresivitu a sexuální chování (Ducrest *et al.*, 2008).

1.4 Vliv parazitů na expresi druhotných pohlavních znaků

Jak již bylo zmíněno, ornamentace může sloužit jako indikátor zdraví či rezistence vůči vnitřním i vnějším parazitům. Vztahu mezi ornamentací a mírou parazitace se věnovalo poměrně velké množství studií, přičemž mnohé z nich zjistily signifikantní vztah mezi těmito dvěma jevy. Na následujících řádcích je představen vzorek výzkumů na ptačích druzích, které se danou problematikou zabývaly. V první řadě budou zmíněny studie zabývající se vlivem vnitřních parazitů na expresi ornamentů, následovat budou příklady studií zaměřených na vnější parazity.

Do jaké míry karotenoidní zbarvení očního laloku a zobáku orebice rudé (*Alectoris rufa*), predikuje stupeň parazitické zátížení (infekci kokcidií), zjišťovali Mougeot *et al.* (2009). Tyto struktury plní funkci druhotných pohlavních ornamentů u samců. Množství cirkulujících karotenoidů negativně souviselo s mírou kokcidiální infekce, pravděpodobně důsledkem toho, že parazité redukovali dostupnost karotenoidů, a jejich následné využití v ornamentaci. Karotenoidní ornamentace vypovídala o současném zdravotním stavu (parazitické infekci) a výsledky této studie tak byly konzistentní s hypotézou alokačního trade-off, která se týká využití karotenoidů v obraně vůči parazitům či jejich zabudování do ornamentů. V podobné experimentální studii, zabývající se vlivem infekce střevním parazitem *Isosporou* na intenzitu karotenoidních signálů, byly některým jedincům kosů černých (*Turdus merula*) doplňovány karotenoidy, za současného vystavení vlivu parazitů. Tato suplementace karotenoidy měla za následek zpomalení replikačního cyklu parazitů, a zároveň nakaženým jedincům umožnila udržovat jasné zbarvení zobáku, plnění funkci druhotného pohlavního znaku. Naproti tomu barevnost zobáku byla výrazně snížena u nakažených jedinců, kteří nebyli suplementováni karotenoidy (Baeta *et al.*, 2008). V jiné experimentální studii byl sledován vliv kokcidiální infekce střevního traktu na zbarvení samců hýlů mexických (*Haemorrhous mexicanus*) během období jejich pelichání. Bylo prokázáno, že míra infekce negativně ovlivňovala expresi karotenoidního zbarvení, nicméně neměla žádný vliv na vznik melaninového zbarvení (Hill & Brawner, 1998). To může být způsobeno rozdílným způsobem získávání těchto barviv, jelikož melaninové zbarvení je možné snáze syntetizovat, oproti náročnému způsobu získávání karotenoidů z primárních zdrojů (Hill & Brawner, 1998). K podobným závěrům došli McGraw & Hill (2000) ve studii zabývající se vlivem infekce střevní kokcidií (*Isonospora* sp.) na expresi karotenoidního a melaninového zbarvení u čížka žlutého (*Carduelis tristis*). Zjistili, že intenzita infekce se projevila na expresi karotenoidního opeření a zbarvení zobáku, zatímco na expresi melaninového zbarvení neměla žádný vliv. Výsledky těchto dvou studií naznačují, že různé typy zbarvení poskytují na intraspecifické úrovni odlišné informace.

Martínez-Padilla *et al.* (2007) testovali vliv nematodního parazita (*Trichostrongylus tenuis*) na ornamentaci bělokura rousného (*Lagopus lagopus scoticus*). Tento pták z podčeledi tetřevovití (Tetraoninae) se vyznačuje supraorbitálními hřebeny, výraznými ornamenty pigmentovanými karotenoidy. Prokázali, že experimentální redukcí nematodní infekce došlo ke zvýšení koncentrace karotenoidů v plazmě a tím pádem ke zvýraznění ornamentu, čímž dokázali, že i tento typ infekcí může ovlivnit karotenoidní

ornamentaci. Jiná podobná studie se zabývala vlivem nematodního střevního parazita (*Ascaridia galli*) na jedince kura bakvinského (*Gallus gallus*) (Zuk *et al.*, 1990). Infikovaným samcům rostly světlejší a kratší kožní hlavové laloky, stejně tak kratší a světlejší ocasní ornamenty. Samice si vybíraly partnera na základě exprese těchto znaků a vyhnuly se tak silně parazitovaným samcům. Vlivem nematodního parazita (*Splendidofilaria tuvensi*) na ornamentaci samců tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) se také zabývali Hoglund *et al.* (1991). Zjistili, že nakaženým samcům rostly kratší ocasní ornamenty a tito samci měli sníženou tělesnou hmotnost. Také byl pozorován přímý vztah mezi intenzitou infekce a úspěchem v rozmnožování. To mohlo vypovídat o samčí schopnosti vypořádat se s parazitickým stresem v období lekového toku. Samci v dobré kondici mohli pravděpodobně nabídnout větší množství zdrojů a silněji obhajovat svůj lek, a v důsledku toho atrahovat více samic.

Expresi druhotných pohlavních ornamentů mohou stejně tak ovlivňovat ektoparazité. V komparativní studii u různých druhů pěvců bylo sledováno, jakým způsobem míra zatížení roztoči (čeleď Proctophyllodidae) ovlivňuje kvalitu nově rostlého opeření (Harper, 1999). Bylo zjištěno, že ptákům s větším parazitickým zatížením rostlo světlejší opeření oproti méně infikovaným jedincům stejného pohlaví a věku. Podobná korelační studie provedená na pěvcích potvrdila, že dichromatismus opeření, který souvisí s pohlavním výběrem (Møller & Birkhead, 1994), negativně koreloval s prevalencí roztočů (Figuerola, 2000). V jiné dvouleté observační a experimentální studii na zvonohlících zahradních (*Serinus serinus*) byl sledován vliv ektoparazitů (zejména péřových roztočů) na zbarvení peří (Figuerola *et al.*, 2003). Aplikace insekticidu před pelicháním měla za následek růst sytějšího opeření. Vlivu ektoparazitů na expresi ocasního ornamentu se v dlouholetých výzkumech věnovali také Saino & Møller (1994). Podle jejich výsledků se intenzita ektoparazitismu negativně projevila na délce ocasního ornamentu u vlaštovky obecné.

1.5 Ektoparazité ptáků

Jednotlivé druhy ptáků se liší velkou diverzitou ektoparazitů, které je možné rozdělit do 5 hlavních skupin (Clayton *et al.*, 2010):

- 1) Hmyz: 4 řády, zahrnující všenky (Phthiraptera), blechy (Siphonaptera), štěnice (Hemiptera) a blechy (Diptera) (Marshall, 1981)
- 2) Roztoči a klíšťata (Acari): několik čeledí (Walter & Proctor, 1999; Proctor & Owens, 2000; Proctor, 2003)
- 3) Pijavice: 4 čeledi (Davies *et al.* 2008)

- 4) Houby: keratinofilní a celulózou živící se formy (Pugh, 1972)
- 5) Bakterie: několik nepříbuzných skupin živících se peřím (Gunderson, 2008)

Mezi nejčastěji se vyskytující symbionty ptáků patří roztoči. Jelikož je tato diplomová práce založena zejména na interakcích mezi roztoči a jejich hostiteli, bude následujících pár řádků věnováno představení těchto organismů.

1.5.1 Roztoči

Roztoči jsou chelicerátní arthropoda patřící do třídy pavoukovci (Arachnida), podtřídy roztoči (Acari) (Proctor & Owens, 2000). Z morfologického hlediska jsou to drobní živočichové, osminozí ve stádiu nymfy a dospělce, šestinozí ve stádiu larvy a mají pouze jeden tělní článek složený ze spojeného cephalothoraxu a abdomenu (Proctor & Owens, 2000). Celý soubor životních stádií zahrnuje stádium vajíčka, larvy, protonymfy, deuteronymfy, tritonymfy a dospělce, nicméně mnoho druhů má buď zkrácený životní cyklus anebo naopak mají některé druhy přidaná stadia nymf (Proctor & Owens, 2000). Jedná se o starou, taxonomicky diverzifikovanou skupinu, která se projevuje podivuhodnou flexibilitou životních strategií, a u kterých vzniknul parazitismus při mnoha fylogeneticky nezávislých událostech (Walter & Proctor, 1999). Početnost roztočů je ovlivněna například ročním obdobím, teplotou, světlem nebo vlhkostí (Proctor, 2003). Přenos se uskutečňuje přímým fyzickým kontaktem mezi dospělci a jejich mláďaty nebo dospělci navzájem (Proctor, 2003). Vztahy mezi roztoči a jejich ptačími hostiteli jsou také často překvapivě rozdílné (Clayton & Tompkins, 1995). Některé studie ukázaly, že počet péřových roztočů pozitivně koreluje se zdravotním stavem hostitele a interakce má charakter mutualismu (Blanco *et al.*, 1997; Jovani & Blanco, 2000), oproti tomu jiné nenašly žádnou signifikantní korelaci naznačující komensalismus (Blanco *et al.*, 1999; Pap *et al.*, 2005a; Galván *et al.*, 2012) anebo zjistily negativní korelaci a experimentální evidenci naznačující parazitismus (Thompson *et al.*, 1997; Harper, 1999; Figuerola *et al.*, 2003).

1.5.1.1 Ekologie roztočů

Roztoči, kteří jsou těsně spjatí se svými ptačími hostiteli, se rozlišují na ty, kteří primárně obývají hnízda („nest mites“) a jejich okolí a na ty, kteří sídlí zejména na těle hostitele (Proctor & Owens, 2000). Tito se nazývají péřoví roztoči („feather mites“) a osidlují povrch peří (plumicoles), kůži pod peřím (dermicoles) a dokonce se živí i dřením peří (syringicoles) (Walter & Proctor, 2013). Jiní péřoví symbionti, takzvaní „parafágové“, konzumují zejména péřový maz, aniž by způsobovali jedinci větší strukturní poškození (O'Connor, 1982;

Proctor, 2003). Pravděpodobně z důvodu této velké ekologické diverzity, studie zabývající se zdánlivě podobným vztahem mezi ptákem a symbiontem, často končí rozporupně (Proctor & Owens, 2000).

1.6 Studovaný druh: Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*)

Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*) je drobný pěvec patřící do čeledi vlaštovkovití (Hirudinidae) živící se vzdušným planktonem (Møller, 1991c). Kosmopolitní komplex vlaštovky obecné *Hirundo rustica* je tvořen z 6 podčeledí (*H. r. rustica*, *H. r. tytleri*, *H. r. gutturalis*, *H. r. savignii*, *H. r. transitiva*, *H. r. erythrogaster*) (Scordato & Safran, 2014). Tyto podčeledi se liší zejména v intenzitě zbarvení spodní části těla a délkou rýdovacích per (Vortman *et al.*, 2011). Rýdovací pera jsou výrazně delší u samců oproti samicím u všech podčeledí a hrají důležitou roli při pohlavním výběru (Møller, 1994). Váha se pohybuje okolo 20 gramů (Møller, 1994). Zbarvení je metalově modro-černé na hřbetní straně těla a hlavním pigmentem je zde eumelanin, kdežto peří na krku, čelní oblast, hrdlo a břišní část jsou zbarveny rezavou červení a obsahují zejména barvivo pheomelanin (McGraw *et al.*, 2005). Bez ohledu na rozdíly v chemickém složení, se jednotlivé části tělního pokryvu liší svojí signální funkcí (Galván & Møller, 2009). Zatímco nebyl nalezen žádný důkaz o významnosti tmavého peří na zádech v procesu pohlavního výběru (Perrier *et al.*, 2002), načervenalá oblast hrdla a břišní část těla vypovídají o kvalitě jedince, reprodukčním úspěchu a úspěšnosti v mimopárových paternitách (Safran & McGraw, 2004; Safran *et al.*, 2005).

Vlaštovka obecná má holarktické rozšíření a hnízdí od subtropických po subarktické oblasti (Møller, 1991d). Jedná se o koloniální druh, přičemž aktivní hnízda uvnitř kolonie jsou mezi sebou vzdálena nejčastěji 4-8 metrů (Møller, 1994). Vlaštovky hnízdí uvnitř budov, v propustech, pod mosty a v přírodních jeskyních (Glutz von Blotzheim & Bauer, 1985). Samci přilétají na hnízdiště v průměru o 4 dny dříve a vykazují také signifikantně větší rozptyl v období přiletu oproti samicím (Møller, 1994). Po přiletu na hnízdiště samci založí malá teritoria a následně se pokusí atrahovat partnerku zpěvem a vystavováním svých dlouhých ocasů, přičemž jedinci s delšími ocasy jsou většinou úspěšnější v získávání partnera oproti těm s kratšími ocasy (Møller, 1988). Samice navštíví v průměru několik samců před tím, než učiní volbu partnera (Møller, 1988). Po vytvoření páru začnou oba partneři budovat hnízdo. Stará hnízda bývají obnovena, a tak je jejich průměrná životnost odhadována na 7 let (Vansteenwegen, 1982). Samci následují své partnerky až do chvíle, kdy samice začne snášet (Møller, 1985) a intenzita jejich chránění vzrůstá s množstvím hnízdících párů v kolonii

(Møller, 1987). Inkubace trvá v průměru dva týdny a provozují ji samice, pouze u severoamerického poddruhu *H. rustica erythrogaster* inkubují také samci. Samice tak vynesí 3 až 8 vajec, při frekvenci kladení jedno vejce za den. Krmí obě pohlaví a mláďata opouští hnízdo zhruba po 3 týdnech (Møller, 1994). Dále jsou mláďata dokrmována rodiči zhruba po dobu 1 týdnu a dále se zdržují v bezprostředním okolí hnízda (Møller, 1994). Většina párů vyvede dvě várky mláďat za hnízdní sezonu, méně je tomu v severních oblastech a v letech, kdy se opozdí hnízdní sezona (Møller, 1994). Dospělci opouští hnízdiště v době mezi srpnem a říjnem v závislosti na ukončení jejich hnízdních aktivit (Møller, 1994).

1.7 Pohlavní výběr u vlaštovky obecné

1.7.1 Pigmenty

Kromě ocasních ornamentů, které nesou zodpovědnost za mnoho reprodukčních výhod, se u vlaštovky obecné vyvinuly červenohnědé skvrny na hlavě a na hrudi, a které jsou také objektem několika empirických testů teorie čestných signálů (Saino *et al.*, 1999b). U evropského poddruhu vlaštovky obecné (*Hirundo rustica rustica*) se dříve předpokládalo, že jsou tyto části těla zbarveny karotenoidy a bylo vytvořeno mnoho závěrů ohledně fyziologické a sexuální funkce karotenoidů (Camplani *et al.*, 1999; Saino *et al.*, 1999b). Nicméně v těchto studiích chybí biochemický důkaz o přítomnosti těchto barviv. McGraw *et al.* v roce 2004 zveřejnili studii, ve které bylo zjištěno, že tento poddruh vlaštovky obecné neukládá do barevného peří karotenoidy, ale barví své peří pomocí melaninů. K identifikaci pigmentů byla použita jak ultrafialovo-viditelná spektrometrie („UV-VIS spektrometry“), tak biochemické rozborů, jako je například vysokoúčinná kapalinová chromatografie. Tento závěr byl potvrzen v rámci komparativní studie u severoamerického poddruhu vlaštovky obecné (*Hirundo rustica erythrogaster*), u kterého byly také nalezeny vysoké koncentrace jak eumelaninů, tak phaeomelaninů v plasmě a zároveň v jeho peří nebyla prokázána přítomnost karotenoidů (McGraw *et al.*, 2004). Barevné pigmenty se u této severoamerické vlaštovky ukázaly jako obzvlášť důležitý znak. Zbarvená spodní část těla predikovala úspěšnost párování a reprodukční úspěch (Safran & McGraw, 2004). Toto zjištění podpořilo myšlenku, že ornamenty mezi zvířecími populacemi zastávají různé funkce a geografické rozdíly v expresi sexuálních signálů mohou vytvářet populační rozdíly vedoucí ke speciaci (Scordato & Safran, 2014).

1.7.2 Ocasní ornamenty

Ocasní ornament vlaštovky obecné je mnohonásobný signál složený ze znaků, bezprostředně ovlivňujících charakter sexuální selekce (Kose & Møller, 1999). Těmito znaky jsou délka ocasních per a oblast bílých skvrn, přičemž tyto ocasní struktury jsou pozitivně korelované a signalizují podobné aspekty kvality jedince (Kose & Møller, 1999).

1.7.2.1 Délka vnějších rýdovacích per

Sexuální dimorfismus u vlaštovky obecné je nepatrný, až na výjimku dvou vnějších ocasních (rýdovacích) per, která jsou přibližně o 17 % delší u samců než u samic (Møller *et al.*, 1995). Přesná funkce rýdovacích per je předmětem mnoha debat. Jednou z hypotéz je, že tato pera byla prodloužena následkem přírodního výběru, jelikož dlouhé ocasy mohou poskytovat určité výhody v letových schopnostech (Norberg, 1994). Na druhou stranu mnoho důkazů svědčí pro teorii, která se přiklání k tomu, že největší roli v evoluci a udržování externích ocasních per hraje pohlavní výběr (Møller, 1988; Cuervo *et al.*, 1995; Dreiss *et al.*, 2007). Někteří autoři předpokládají, že jak přírodní, tak pohlavní výběr mohly zapříčinit prodloužení těchto per (Buchanan & Evans, 2000; Rowe *et al.*, 2001). Mnoho studií potvrdilo, že dlouhoocasí samci mají lepší vyhlídky na přežití, silnější imunitní odpověď a nižší parazitické zatížení oproti krátkoocasým samcům, je že je tedy tento znak kondičně závislý a vypovídající o kvalitě samce (Møller 1991a; Møller, 1991c; Saino & Møller, 1994; Saino *et al.*, 1995; Saino & Møller, 1996; Saino *et al.*, 1999a). Korelační a experimentální studie opakovaně ukázaly, že si samice za své sociální a extra-párové partnery vybírají samce s dlouhými ocasy (Møller, 1988). Na druhou stranu manipulace s délkou ocasu prokázaly, že umělá prodloužení ocasních per měla za následek snížení dlouhodobého přežití, exprese ocasních ornamentů následující rok, efektivity získávání kořisti, velikosti hmyzí kořisti, humorální imunitní odpovědi a zvýšení fyziologických nákladů na létání, naproti tomu manipulativní zkrácení ocasu mělo obecně opačný efekt (Møller & Lope, 1994; Møller *et al.*, 1995; Saino *et al.*, 1997a, Saino *et al.*, 1997b).

Mnoho studií, které se pokusily identifikovat funkci rýdovacích per u vlaštovky obecné, bylo zaměřeno na samce a mnohem méně pozornosti bylo věnováno samicím, které mají delší rýdovací pera oproti juvenilům, ale kratší oproti samcům (Møller, 1994). Není zcela zřejmé, zda délka samicích ocasů je optimální vzhledem k přírodní selekci, anebo byla protažena nad optimum díky sexuální selekci (Rowe *et al.*, 2001). Prodloužení ocasu u samic by mohlo být následkem silné samicí preference pro dlouhoocasé samce, za předpokladu, že

existuje silná genetická korelace mezi znaky u obou pohlaví („correlated response hypothesis“) (Lande, 1980). Druhou možností je ta, že delší ocasy u samic mohou být považované za sexuální ornament („ornament hypothesis“) (Trivers, 1972). V tomto případě mohou jejich rýdovací pera odrážet reprodukční úspěch nebo rodičovské schopnosti (Hoelzer, 1989), genetickou kvalitu (Zahavi, 1975) anebo atraktivitu (Fisher, 1930). Nicméně experimentální studie tuto souvislost mezi délkou rýdovacích per a reprodukčním úspěchem samic nepotvrdila (Cuervo *et al.*, 2003). V této studii bylo sledováno, zda manipulace délky ocasu samic bude mít vliv na reprodukční chování následující rok. Zjistili, že samice s experimentálně prodlouženými vnějšími ocasními pery na začátku hnízdní sezony vyprodukovaly méně potomků oproti samicím s uměle zkrácenými anebo nemanipulovanými ocasy. Vysvětlením mohlo být, že prodloužení ocasu mělo za následky letové nedostatky, které zhoršily kondici samic a eventuálně snížily jejich reprodukční úspěch.

1.7.2.2 Bílé skvrny na ocase

Vlaštovky obecné mají velké, jasně viditelné bílé skvrny na většině rýdovacích per, přičemž jsou tyto skvrny signifikantně větší u samců oproti samicím a u dospělců oproti juvenilům (Kose & Møller, 1999). Tyto melaninu prosté skvrny jsou velmi rozšířené u ptačích druhů na křídlech a ocase a vyvinuly se nezávisle několikrát u mnoha ptačích čeledí, včetně čeledi vlaštovek Hirudinidae (Turner & Rose, 1989). Rozdíly ve velikosti těchto skvrn jsou mnohem větší pro vnější dlouhá rýdovací pera a méně výrazné pro kratší středová pera. Bylo prokázáno, že plocha bílých skvrn pozitivně koreluje s délkou rýdovacích per u obou pohlaví (Kose & Møller, 1999). Ocasní skvrny mohou hrát roli při předvádění potenciálního hnízda, jelikož místa vhodná pro hnízdění se často nachází v tmavých budovách a jeskyních, a délka ocasu není na takovýchto tmavých místech jasně viditelná (Kose & Møller, 1999).

Kose *et al.* (1999) testovali funkční význam těchto bílých skvrn náhodným přidělováním samců do tří skupin: 1) skupina vystavena výraznému zmenšení velikosti všech skvrn za použití černého fixu, 2) skupina vystavena nepatrnému zmenšení velikosti všech skvrn, 3) kontrolní skupina bez jakékoliv manipulace. Experimentální redukce signifikantně ovlivnila konečný počet potomků za sezónu, časnost hnízdění a pravděpodobnost druhého zahnízdění. Dále tato studie prokázala, že v místech bílých skvrn na peří, způsobených absencí melaninu, docházelo k častějšímu poškození či zlomení pera (Bonser, 1995; Burt, 1986). Navíc byla tato místa preferována jako potrava všenek z podřádu Mallophaga, přičemž dlouhoocasí samci disponovali menším množstvím těchto parazitů oproti samcům s kratšími ocasy (Møller, 1994; Saino & Møller, 1994; Saino & Møller, 1996). Proto cena za zvýšenou

pravděpodobnost poškození peří v oblasti bílých skvrn a nenáhodná distribuce všenek mezi jedinci, mohly předurčovatčasné skvrny k tomu, aby sloužily jako důvěryhodný signál fenotypické kvality (Kose *et al.*, 1999).

1.8 Ektoparazitévlaštovkyobecné

1.8.1 Péřovíroztoči („Feather mites“)

Nejčastějším symbiontem jak dospělců, tak mláďatvlaštovkyobecné je roztoč *Ornithonyssus bursa* (Møller, 1990a). Celý životní cyklus trvá pouze 5 až 7 dní a každá samice vyprodukuje několik snůšek o 1 až 7 vajíčkách (Sikes & Chamberlain, 1954). K líhnutí dochází po 1,5 nebo 2 dnech a larvy se do jednoho dne svlékají, stávají se z nich protonymfy, které vyžadují alespoň 2 nasátí k tomu, aby se opět mohly svlékat (Sikes & Chamberlain, 1954). Následuje stadium deuteronymfy, u kterého nastane svlékání, aniž by přijímaly potravu (Sikes & Chamberlain, 1954). Poslední je stadium dospělce, které potřebuje alespoň 2 nasátí k tomu, aby se mohlo dále rozmnožovat (Sikes & Chamberlain, 1954). Jeden reprodukční cyklus vlaštovky tak obnáší 8-10 generací roztočů (Sikes & Chamberlain, 1954). Tito hematofágní roztoči vyžadují neustálý přísun potravy a nemohou přežít více než 6 týdnů bez potravy během reprodukčního období jejich hostitelů (Powlesland, 1977), nicméně zimu přežívají jak na tělech hostitelů, tak uvnitř opuštěných vlaštovčích hnízd (Møller, 1990a).

1.8.2 Parazitéhnízd

Hnízda vlaštovek obecných poskytují útočiště několika druhům antropodních parazitů (Saino *et al.*, 2002). Mezi ně patří například nejčastěji se vyskytující hematofágní roztoč („nest mite“) *Ornithonyssus bursa*, dipterní parazité, kam patří i ptačí kloši (*Ornithomyia biloba*, *Protocalliphora hirundo*, *Stenopteryx hirundinis*) a všenky z podřádu Mallophaga (*Machaerilaemus malleus*, *Myrsidea rustica*) (Saino *et al.*, 1998). Rodiče i jejich mláďata jsou tedy vystaveni vlivu různorodé parazitické fauny, přičemž tyto parazité jsou přenášeni přímým kontaktem z rodičů na potomky (Møller, 1994). Jelikož hnízdní perioda vlaštovky obecné trvá v průměru 18-20 dní, parazité tak mají díky tomu šanci dokončit několik generačních cyklů (Saino *et al.* 2002). Negativní vliv těchto parazitů na kondici a přežívání mláďat byl prokázán v několika studiích (Shields & Crook, 1987; Møller, 1994).

1.8.3 Všenky („Lice“)

Všenky („chewing lice“) se hojně vyskytují u dospělců a mláďatvlaštovkyobecné a jsou význačné tím, že produkují malé díry v peří na křídlech a ocase, čímž jedincům způsobují

poškození (Clayton, 1991; Kose & Møller, 1999). Jedná se zejména o všenky z podřádu Amblycera a Ischnocera a jsou to jedni z nejrozšířenějších ektoparazitů ptáků (Vas *et al.*, 2008). Kompletně dokončují svůj životní cyklus na povrchu těla hostitele, což poukazuje na nízký stupeň patogenity (Clayton & Tompkins, 1995). Tyto dva řády se liší zejména způsobem, kterým interagují s hostitelem. Podřád Amblycera se živí zejména peřím, ale konzumují také živé tkáně, například krev (Mey *et al.*, 2007). Oproti tomu všenky z podřádu Ischnocera spoléhají téměř výhradně na konzumaci peří a mají minimální kontakt s živými částmi těla hostitele (Vas *et al.*, 2008). Poškození peří bývá u vlaštovek velmi časté, a to s 85-95% prevalencí (Pap *et al.*, 2005b). Bylo dokázáno, že všenky preferují jako potravu místa bílých skvrn vyskytujících se na ocase, a to díky absenci melaninu, který plní důležitou strukturní funkci (Kose & Møller, 1999).



Obr. 1: Strukturní poškození peří způsobená všenkami („feather lice“); (Vas *et al.*, 2008)



Obr. 2: Peřoví roztoči („feather mites“); foto: A. P.

1.9 Studie zabývající se vlivem ektoparazitů na kondici a expresi ornamentů u vlaštovky obecné

Pap *et al.* (2005b) zjistili, že vyrovnaná distribuce děr v opeření (vysoká prevalence, malá agregace) koresponduje s pravidelným rozložením všenek u vlaštovky obecné. Zároveň v pětiletém výzkumu zkoumali vztah mezi kvalitou peří (definovanou jako prevalence a intenzita děr v opeření) a hnízdním chováním a přežitím jedinců. Tato poškození signifikantně a pozitivně korelovala s dobou příletu na hnízdiště, přičemž samci i samice se zvýšeným počtem děr zahnízdili později. Samice, které přežily zimu, měly také signifikantně méně děr oproti nepřeživším samicím, naproti tomu u samců nebyl pozorován rozdíl v počtu děr

v opeření u přeživších a nepřeživších jedinců. Vzhledem k tomu, že nebyl pozorován vztah mezi počtem děr a ukazateli tělesné kondice (s výjimkou délky rýdovacích per samců), vznikl předpoklad, že negativní vliv děr v opeření na kondici jedinců je znatelný pouze v období intenzivní lokomoční aktivity, jako je například migrace. Pokud by platilo pravidlo, že jsou díry v opeření indikátorem kvality, větší poškození u jedince by mělo značit jeho horší zdravotní stav, menší schopnost vyrovnávat se s podmínkami prostředí a následkem toho i horší přežívání a pozdní návrat na hnízdiště. Negativní korelace mezi délkou vnějších ocasních per samců a množstvím děr podporuje hypotézu, že ocas ptáků je kondičně závislá sekundární sexuální charakteristika a čestným signálem fenotypické kvality jedince. Tyto výsledky se shodují se studií Kose & Møllera (1999), ve které byl nalezen signifikantní negativní vztah mezi délkou ocasu a počtem všenek u samců vlaštovky obecné.

To, jakým způsobem se mění exprese druhotných pohlavních ornamentů v závislosti na parazitické zátěži, zkoumal ve svých dlouholetých výzkumech na vlaštovkách Møller. Ve své studii zjistil, že míra nárůstu samčích ocasních ornamentů negativně korelovala s experimentálně manipulovanou zátěží roztočů v hnízdě (Møller, 1990a). Stejnou závislost sledoval i pro stupeň flukтуаční asymetrie ocasu (Møller, 1990b; Møller, 1991b; Møller, 1992). Samcům vlaštovek s menším nebo žádným parazitickým zatížením rostla delší rýdovací pera a nespárovaní samci disponovali větším množstvím parazitů oproti spárovaným jedincům (Møller, 1990a; Saino & Møller, 1994).

K rozdílným výsledkům došli Pap *et al.*, kteří analyzovali hostitelsko-symbiotický vztah a faktory ovlivňující četnost pérových roztočů u dvou populací vlaštovky obecné během hnízdního a mimo hnízdní období (2005a). Experimentálním odstraňováním pérových roztočů z ptačího peří insekticidem prokázali, že tyto organismy nemají ani neblahý ani příznivý účinek na fitness hostitele, a podpořili tak variantu, že jsou tyto roztoči komenzálové. Toto tvrzení bylo zveřejněno na základě absence jakýchkoliv změn v délce per na křídlech a ocasu, ve flukтуаční symetrii ocasních per, v produkci mláďat a v přežívání mezi manipulovanou a kontrolní skupinou jeden rok po experimentu. Během pohnízdniho období disponovali juvenilové menším množstvím parazitů oproti dospělcům a rozdíly byly také signifikantní mezi jednoletými ptáky a ptáky staršími. Intenzita parazitismu se nezměnila po druhém roce života vlaštovky, což je přisuzováno nižšímu reprodukčnímu potenciálu roztočů, kteří nejsou schopni plně osídlit využitelný prostor dříve než v druhém roce života hostitele. Jiným případným vysvětlením by mohla být skutečnost, že mladí ptáci poskytují menší množství potravních zdrojů oproti dospělcům.

1.10 Studie zabývající se vlivem péřových roztočů na kondici jedinců a expresi ornamentů u ostatních ptačích druhů

Studie hostitelsko-parazitických interakcí se zaměřují zejména na to, jakým způsobem parazité ovlivňují fitness a chování jejich hostitele. Dvě hlavní domněnky těchto studií jsou takové, že všechny symbiotické organismy jsou parazité a přímo nebo nepřímo ovlivňují znaky, které plní funkci signálů vypovídajících o zdraví jedince nebo kvalitě rodičovské péče (Zahavi, 1975). Nicméně některé studie zabývající se tímto tématem došly k závěrům, že tento druh ektosymbiontů může být považován za komenzály, fakultativní parazity nebo fakultativní mutualisty.

Například Proctor & Owens (2000) popsali roli, jakou mohou hrát roztoči v životě ptáků. Nejzkoumanějšími roztoči ptáků byli parazité s detrimentálním účinkem. Mezi nimi, někteří astigmatičtí roztoči (podřád Astigmata), vážně oslabovali své hostitele živením se dříví peří, pronikáním do kůže a jiných částí folikul, napadáním plic, tracheí a vzdušných vaků. Nicméně astigmatičtí roztoči z podčeledí Analgoidea, Freyanoidea a Pterolichoidea, také známí jako péřoví roztoči, byli charakterizováni jako komenzálové žijící na povrchu peří jejich ptačích hostitelů a živící se mazem z uropygiální žlázy a materiálem zachyceným v něm (O'Connor, 1982). Tento předpoklad byl potvrzen morfologickou evidencí, tzn. charakterem ústního ústrojí, které znemožňovalo příjem pevných materiálů, ale umožňovalo pouze příjem kapalin a malých pevných částic (Krantz, 1971).

Thompson *et al.* (1997) zkoumali dlouhodobý efekt péřových roztočů na zbarvení a růst opeření u pohlavně dimorfního druhu hýla mexického (*Caspodacus mexicanus*). Studie, která sledovala parazitické zatížení před, v průběhu a po procesu pelichání ukázala, že ektoparazitické zatížení roztoči během období pelichání negativně korelovalo s fyziologickou kondicí a redukovalo vývoj barevného samčího opeření během téhož období výměny peří. Ve chvíli, kdy bylo pelichání kompletní, jeho barva zůstala stálá až do další výměny, s výjimkou typických drobných změn způsobených běžným opotřebením. Proto parazité mohli ovlivnit zbarvení peří pouze v období výměny, ne v ostatních obdobích roku. Navíc je pravděpodobné, že úroveň parazitace se významně měnila v průběhu sezony vzhledem k mnoha faktorům, jako jsou klima, vektory a hostitelův reprodukční stav. Zbarvení se tedy ukázalo jako indikátor neaktuální kondice jedince a samice, které si vybíraly samce na základě kvality jejich peří, tak mohly sledovat stav odrážející průběh minulých infekcí. Podobných výsledků bylo dosaženo v komparativní studii na 9 ptačích druzích, u kterých byla porovnávána zátěž způsobená roztoči se znaky vyskytujícími se na novém opeření (Harper, 1999). Jedincům

s větším zatížením rostlo méně výrazné opeření a relativně kratší křídla, oproti méně nakaženým jedincům stejného pohlaví a věku. Měli také menší proteinové rezervy, které byly posuzované jako tvar jejich pektorálního svalu. Figuerola *et al.* v roce 2003 testovali vliv péřových roztočů na kvalitu peří, a to prostřednictvím dvouletých pozorování a terénních experimentů. Hojnost roztočů během pelichání negativně korelovala s jasností a sytostí opeření samců zvonohlíků. Aplikace insekticidu před výměnou peří mělo za následek to, že se manipulovaným samcům vyvinulo jasnější opeření oproti kontrolním jedincům. Výsledky podpořily důležitost ektoparazitů v regulaci exprese barevného zbarvení a tyto studie jsou tedy konzistentní s modelem parazity zprostředkované pohlavní selekce (Hamilton & Zuk, 1982).

Ve studii, u které se posuzovala prevalence a četnost péřových roztočů (*Proctophyllodes pinnatus*; Astigmata; Proctophyllodidae) na konopkách (*Carduelis cannabina*) bylo zkoumáno, jak množství roztočů souvisí s kondicí ptáků a barvou jejich peří (Blanco *et al.*, 1999). Prevalence roztočů byla tak vysoká (100%), že nebyly nalezené žádné rozdíly mezi věkovými skupinami nebo pohlavím, nicméně hojnost roztočů byla signifikantně vyšší u samců oproti samicím. Velikost a jasnost červených skvrn u samců se lišila v závislosti na věku, ale nesouvisela s hojností roztočů. Větší množství roztočů u samců tak bylo přisouzeno intenzivnější exkreci mazu u samců, kterým se roztoči živí. Rozdíly mezi pohlavími v barvě peří a hojnosti péřových roztočů byly pravděpodobně důsledkem hormonálně zprostředkovaného mechanismu, který reguloval oba přítomné jevy.

V roce 2012 vznikla velká komparativní studie zabývající se vztahem roztočů a jejich ptačích hostitelů (Galván *et al.*, 2012). Výsledky byly založeny na datasetu srovnávacím více než 20 000 měření výskytu roztočů u 83 druhů. Přestože byl negativní vztah mezi hojností roztočů a tělesnou kondicí hostitelů zjištěn u pár druhů ptáků, pozitivní korelace byla zjištěna u většiny druhů (69 %). Jovani & Blanco v roce 2000 analyzovali faktory determinující distribuci péřových roztočů na úrovni jedinců a na úrovni hejn u mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*). V rámci hejn platilo pravidlo, že jedinci s delšími křídly a lepší tělesnou kondicí (určené jako zásoby tuku) disponovali většími počty péřových roztočů. Vysvětlením mohla být skutečnost, že ptáci s lepšími tukovými rezervami mohli udržet větší populace péřových roztočů díky potravním zdrojům ve formě mazových sekretů produkovaných uropygiální žlázou (Jacob & Ziswiler, 1982).

Blanco *et al.* (1997) zkoumali vliv péřových roztočů na kondici vysoce sociálního kavčete červenožobého (*Pyrrhonorax pyrrhonorax*). Zjistili, že přenos péřových roztočů a

rozdíly v jejich prevalenci jsou spojené s rozvojem sociálních zvyků jejich hostitelů a zároveň potvrdili, že roztoči nemají škodlivý vliv na jejich kondici. Naproti tomu vysoké počty roztočů pozitivně korelovaly se zvýšenou tělesnou kondicí hostitele, a tedy interakce mezi hostiteli a těmito roztoči mohly být považovány přinejmenším za komensalismus, případně za mutualismus, spíše než za parazitismus. Podle všeho vysoký počet roztočů nenarušoval kvalitu peří, alespoň tedy ne krátkodobě, jelikož nebyla pozorována žádná poškození na křídlech nebo ocase silně parazitovaných ptáků. Charakter interakce vyplývá ze způsobu, jakým tyto roztoči z čeledi Gabuconiidae přijímají potravu. Živí se mazem produkovaným uropygiální žlázou a zbytky peří, přičemž povaha jejich ústního ústrojí je činí neschopnými živit se pevným materiálem, s výjimkou částic rozpuštěných v mazu (Dubinin, 1951).

Kladný vztah mezi hojností roztočů a ptačí kondicí může mít tedy více důvodů. Jednak zdravější jedinci jsou schopni produkovat větší množství mazu, a tedy podporovat větší populace roztočů (Jacob & Ziswiler, 1982). V případě mutualistického vztahu mohou roztoči kontrolovat růst některých patogenních mikroorganismů, jako jsou například houby (Hubálek, 1994) nebo bakterie žijící na mazové vrstvě tvořící se pod peřím (Jacob & Ziswiler, 1982). Jestliže roztoči odstraňují starý maz a mikroorganismy vyskytující se v něm, mohou zlepšovat účinnost čištění peří a zároveň konkurovat bakteriím a houbách degradujícím peří. Navíc jsou někteří astigmatičtí roztoči známí jako hyperparazitě všenek a hipposcidních much (Fain, 1965).

1.11 Parazitě versus reprodukční „trade-off“

Teorie týkající se životních strategií predikují, že organismy nemohou být schopné současně maximalizovat investice do všech životních strategií, a to z důvodu limitovaných zdrojů (Stearns, 1992). Zvířata tedy vykazují tzv. trade-off mezi těmito životními strategiemi a ve chvíli, kdy vzroste investice do jedné strategie (například současné reprodukce), důsledkem toho může být negativní efekt na jiný životní aspekt (například budoucí reprodukce či přežití) (Stearns, 1992). Několik studií prokázalo, že náklady na reprodukci u živočichů vzrůstají v důsledku detrimentálních environmentálních podmínek. Jedním z těchto potenciálních faktorů ovlivňujících reprodukční aktivity mohou být parazitě (Clayton & Moore, 1997). Adaptace za účelem redukování vlivu nákladného parazitismu mohou nabývat více podob, a týkají se zejména doby započetí reprodukce (Møller, 1993), velikosti snůšky (Møller, 1997; Martin *et al.*, 2001) anebo rodičovské investice (Møller, 1993). U iteroparních druhů mohou parazitě indukovat změny v chování i bezprostředně po parazitickém zatížení a několik studií

prokázalo, že předchozí parazitické zatížení vedlo k redukci přežití rodičů či zapříčinilo snížení investice do další reprodukce (Clayton & Moore, 1997; Tripet & Richner, 1999). Dospělci ptáků jsou stavěni před rozhodnutí, zda investují do počtu mláďat a jejich kvality, i když jsou tyto investice spojené s jinými náklady. U altriciálních ptáků mohou parazité ovlivňovat trade-off mezi počtem mláďat a jejich kvalitou, neboť produkce velkých snůšek může mít za následek redukci obrany vůči parazitům (Saino *et al.*, 2002). Saino *et al.* (2002) například zjistili, že páry vlaštovky obecné produkující větší snůšky měly větší prevalenci a intenzitu napadení hematofágním roztočem (*Ornithonyssus bursa*) oproti těm s menším množstvím mláďat. Mláďata z větších snůšek měla také menší hmotnost a nižší T-buněčnou imunitní reakci, oproti redukovaným snůškám. Výsledky ukázaly, že produkce větších snůšek měla za následek snížení imunity, vedoucí k větší parazitické zátěži. Závěry této studie naznačily, že parazitické zatížení mláďat a rodičů rostlo s velikostí snůšky a parazité tak mohly zprostředkovávat trade-off mezi reprodukcí a počtem nebo kvalitou potomstva.

Hnízdní ektoparazité mohou stejně tak ovlivňovat reprodukci ptačích hostitelů, a to hned několika možnými způsoby (Lope & Møller, 1993). (1) Volba hnízda může být ovlivněna přítomností ektoparazitů (Møller, 1990c). (2) Množství vyprodukovaných mláďat může být často redukováno přítomností ektoparazitů (Brown & Brown, 1986). (3) Kvalita potomstva a také jejich budoucí vývoj může být redukován přítomností ektoparazitů (Brown & Brown, 1986). (4) Časování reprodukce a doba trvání jednotlivých stádií reprodukčního cyklu mohou být ovlivněny přítomností ektoparazitů (Møller, 1990c). (5) Budoucí reprodukční potenciál a náklady na reprodukci mohou být ovlivněny přítomností ektoparazitů (Møller, 1993).

Tyto předpoklady byly testovány na hnízdní strategii vlaštovky obecné v několika výzkumech. Například v experimentální studii Lope & Møllera (1993) umělým odstraňováním ektoparazitů (roztočů) z hnízd bylo zjištěno, že reprodukční úspěch ve smyslu kvantity a kvality potomstva byl větší u párů z uměle ošetřených hnízd. Zároveň tyto páry častěji zahnízdily i podruhé v sezóně a manipulace se pozitivně projevila také na časnosti hnízdění. Vliv hematofágního roztoče (*Ornithonyssus bursa*) na reprodukci vlaštovky obecné také testoval Møller (1990c). Zjistil, že dospělci vlaštovek opakovaně využívají stejná hnízda, nicméně se prokazatelně vyhýbají hnízdům s větším parazitickým zatížením. Dále pozoroval, že nová hnízda nebyla primárně infikována ze starých hnízd s velkou populační denzitou roztočů, ale signifikantně pozitivně korelovala s parazitickým zatížením dospělců. I v tomto výzkumu bylo v polovině hnízd uměle zvýšeno či sníženo parazitické zatížení, přičemž

zvýšení denzity roztočů v hnízdech mělo za následek snížení reprodukčního úspěchu, definovaného jako velikost snůšky, počet mláďat, počet hnízdění a intervaly mezi dobou zahnízdění. Tyto výsledky jsou konzistentní s podobnou studií Møllera z roku 1993.

1.12 Parazité a jejich vliv na poměr leukocytů v krvi

Krev všech druhů ptáků obsahuje erytrocyty, leukocyty a trombocyty a na rozdíl od savců obsahují všechny zralé buňky těchto tří linií jádro (Clark *et al.*, 2009). Mezi všemi ptáky a ostatními obratlovci jsou bílé krvinky neboli leukocyty spjaté s funkčností vrozeného imunitního systému, který představuje v první řadě obranu vůči infekčním nemocem (Roitt *et al.*, 2001). Cirkulující leukocyty mohou rapidně narůst na počtu v reakci na bakteriální infekce, krevní protozoa či napadení makroparazity a jednotlivé typy leukocytů mohou cílit na široké spektrum patogenů (Roitt *et al.*, 2001). K posouzení imunitních funkcí, míry infekce a hladiny stresu ptáků se používá metoda stanovení relativního počtu jednotlivých typů leukocytů („leukocyte profile“; „leukocyte differential“) (Clark *et al.*, 2009). Tato hodnota se získá určením a zařazením 100 leukocytů do jednotlivých druhů.

Souvislost mezi stupněm parazitace a změnami v poměru leukocytů byla potvrzena mnoha studiemi. Například ve studii na hýlech mexických (*Carpodacus mexicanus*) byl zkoumán vliv infekcí způsobených bakterií *Mycoplasma gallisepticum* na poměry leukocytů v krvi (Davis *et al.*, 2004). Nakažení ptáci měli signifikantně vyšší poměr heterofilů vůči lymfocytům (H/L ratio) oproti nenakaženým ptákům. Vztah mezi hematologickými hodnotami a environmentálními faktory, jako je parazitismus, tělesná velikost, datum hnízdění a velikost snůšky, byl sledován na mláďatech lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*) (Lobato *et al.*, 2005). Poměr heterofilů vůči lymfocytům byl vyšší u mláďat z více parazitovaných hnízd a u méně zbarvených jedinců. Výsledky studie provedené na sýkorách koňadrách (*Parus major*) byly také konzistentní s výsledky předchozích studií. Hnízdící samice infikované krevním parazitem z rodu *Haemoproteus* měly zvýšené počty heterofilů a také vyšší poměry heterofilů vůči lymfocytům, na rozdíl od neinfikovaných samců (Ots *et al.*, 1998).

1.12.1 Typy leukocytů

V ptačí krvi se vyskytuje celkem 5 druhů leukocytů: heterofily, eosinofily, basofily, lymfocyty a monocyty (Clark *et al.*, 2009). Jelikož heterofily, eosinofily a basofily obsahují ve své cytoplasmě granula, jsou hromadně označovány jako granulocyty

(Campbell & Ellis, 2007). Tato cytoplazmatická granula heterofilů a eosinofilů se vyznačují afinitou vůči acidickým barvivům, proto se jim říká acidofily (Campbell & Ellis, 2007). Lymfocyty a monocyty mohou být kolektivně označovány jako mononukleární buňky (Campbell & Ellis, 2007). Níže je uveden přehled a popis jednotlivých typů leukocytů v ptačí krvi (z kompendia Clark *et al.*, 2009).

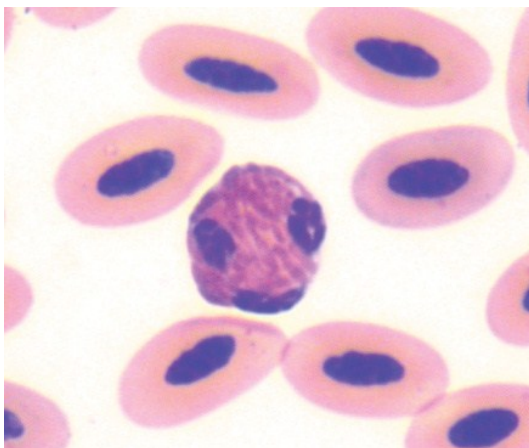
Lymfocyty jsou nejčastěji se vyskytující mononukleární buňky, které jsou morfologicky velmi rozmanité. Typické malé lymfocyty mají kulaté jádro tvořené hustým chromatinem. Střední lymfocyty mají podobnou velikost jako granulocyty a mají nepravidelně kulaté jádro, tvořené středně nahuštěným chromatinem. Velké buňky mají podobnou velikost jako monocyty a obsahují vejčité jádro. Lymfocyty mohou ve své cytoplazmě obsahovat drobná azurofilní nebo basofilní granula. U většiny druhů ptáků jsou nejpočetnějšími granulocyty **heterofily**, a také často i nejpočetnějšími leukocyty vyskytujícími se v periferní krvi. Jsou většinou nepravidelně kulaté, s lalokovitým basofilním jádrem a nápadnými acidofilními cytoplasmatickými granuly. Tato granula jsou charakteristická svým vřetenovitým tvarem a po obarvení získají typicky cihlově červenou barvu. Druhým typem acidofilních granulocytů jsou **eosinofily**. Oproti heterofilům jsou zastoupeny v menší míře a odlišují se zejména jasnými eosinofilními cytoplasmatickými granulami, jejichž počet, tvar, velikost a zbarvení se velmi liší mezi ptačími druhy, nicméně v případě vlaštovky obecné mají poměrně velkou hustotu, jsou drobná, kulatá a zbarvena do červena. Eosinofily jsou typicky nepravidelně kulaté buňky s dvoulaločným jádrem, které je tvořené tmavým basofilním chromatinem. **Basofily** jsou buňky snadno identifikovatelné díky tmavým basofilním cytoplasmatickým granulám, které po obarvení velmi vyniknou. Jsou typicky nepravidelně kulaté a obsahují povětšinou jednolaločné jádro. **Monocyty** jsou velké, pleomorfní leukocyty. Obsahují jádro, které může být kulaté až laločnaté, ve tvaru podkovy. Od lymfocytů se liší zejména velikostí a tvarem jádra.

1.12.2 H/L ratio

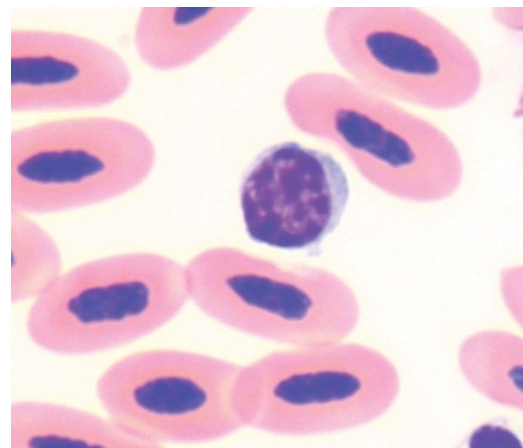
Imunitní systém se skládá ze dvou složek: vrozené (nespecifické) a získané (adaptivní, specifické) imunity (Fearon & Locksley, 1996). Důležitou součástí vrozeného imunitního systému jsou nespecifické fagocytující imunitní buňky: heterofily, monocyty, basofily a eozinofily. Heterofily (nejpočetnější granulocyty v periferní krvi) spolu s monocyty jsou známy jako hlavní prostředky kontroly extracelulárních bakteriálních infekcí a makroparazitů (Gergely & Erdei, 1998). Adaptivní imunitní systém je složený z lymfocytů, vysoce specializovaných imunitních buněk, které se řadí mezi dva hlavní typy: T-lymfocyty a

B-lymfocyty. T-lymfocyty jsou považovány za hlavní součást buňkami zprostředkované imunity a tvoří zhruba 70 % všech lymfocytů. Koncentrace lymfocytů v periferní krvi může být nepřímým indikátorem aktivity adaptivního imunitního systému, jelikož hrají významnou roli v obraně proti různým druhům patogenů včetně virů, bakterií a ektoparazitů (Wakelin, 1996, Gergely & Erdei, 1998).

Diferenciální počet leukocytů se používá zejména v oblasti ochranné fyziologie. Konkrétně se změny způsobené stresem projeví na vzrůstajícím počtu heterofilů a snižujícím se počtu lymfocytů (Davis *et al.*, 2008). Vzhledem k tomuto opačnému účinku stresových hormonů na jednotlivé druhy buněk, je poměr heterofilů vůči lymfocytům (H/L ratio) považován za hodnotu vypovídající o hladině stresových hormonů (Davis *et al.*, 2008). Bylo zjištěno, že tento poměr roste jako odpověď na širokou škálu stresorů, jako jsou migrace na dlouhou vzdálenost (Owen & Moore, 2006), parazitické infekce (Davis *et al.*, 2004; Lobato *et al.*, 2005) nebo radioaktivní kontaminace (Camplani *et al.*, 1999).



Obr. 3: Heterofil (Clark *et al.*, 2009)



Obr. 4: Lymfocyt (Clark *et al.*, 2009)

1.13 Opakovatelnost výskytu parazitů

Opakovatelnost (repeatability) je důležitý index pro kvantifikaci přesnosti měření a stálosti pozorovaných jevů mezi jedinci nebo mezi skupinami (Nakagawa & Schielzeth, 2010). Studie zabývající se měřením opakovatelnosti u živočišných druhů byly většinou zaměřené na neparazitické organismy, naproti tomu parazitům bylo v tomto ohledu věnováno méně pozornosti (Begon *et al.*, 2005). Nicméně parazitické populace představují vhodné modely pro studium intraspecifických populačních parametrů, což je dáno relativně snadným získáním dat, na kterých lze provést měření opakovatelnosti (Krasnov *et al.*, 2006). Opakovatelnost parazitické zátěže značí, zda je početnost a diverzita těchto parazitů

podobnější v rámci téhož hostitele, populace či hostitelského druhu, než mezi různými hostiteli, populacemi či druhy (Krasnov *et al.*, 2008). Existuje několik studií, které se tímto tématem zabývaly, nicméně ty se většinou věnovaly měření opakovatelnosti u parazitů mezi hostitelskými druhy (Vidal-Martínez & Poulin, 2003; González & Oliva, 2006; Diaz-Real *et al.*, 2014). Poměrně málo výzkumů bylo věnováno měření opakovatelnosti u parazitů v rámci jednoho hostitele. V případě, že jsou druhotné pohlavní znaky výsledkem působení parazitů, je měření opakovatelnosti výskytu parazitů v rámci jedinců důležité, neboť může vypovídat o jejich soustavném vlivu a případném evolučním významu (Morand & Krasnov, 2010).

1.14 Cíle práce

1. Ověřit, zda existuje vztah mezi mírou parazitace a ornamentací (u samců i u samic).
2. Zjistit, zda se vyskytují vnitrosezonní změny v míře parazitace jedinců, stanovit míru opakovatelnosti vnitrosezonní a mezisezonní míry parazitace.
3. Zjistit, do jaké míry má stupeň parazitace vliv na přežití jedince.
4. Ověřit, zda míra parazitace ovlivňuje rychlost zahnízdění (což je u vlaštovek korelát atraktivita) a reprodukční parametry.
5. Zhodnotit vliv parazitů na kondici jedince, stanovit vztah mezi poměrem heterofilů ku lymfocytům (stresový ukazatel) a mírou parazitace (stresový faktor).
6. Stanovit míru prevalence hnízdních roztočů a korelát jejich výskytu.

2 Metodika

2.1 Výzkumné lokality

Odchyty vlaštovek probíhaly v jižních Čechách na 3 izolovaných lokalitách v okolí Třeboně (48°59'8.246"N, 14°46'46.826" E), Lužnice (49°3'24.217"N, 14°46'9.361" E) a Lomnice nad Lužnicí (49°4'8.425"N, 14°42'40.111"E), okres Jindřichův Hradec. Jednalo se vždy o zemědělské objekty s hospodářskými budovami (stáje a chlévy), uvnitř kterých vlaštovky hnízdily a které umožňovaly odchyt všech jedinců v populaci.



Obr. 5: Mapa výzkumných lokalit

2.2 Odchyty

Odchyty probíhaly v letech 2014, 2015 a 2016, během hnízdní sezóny od dubna do srpna, v několika odchytových akcích. Rok 2014 byl použit pouze k získání údajů o opakovatelnosti míry parazitace s rokem 2015 a rok 2016 byl využit k získání údajů o přežití jedinců. Ptáci byli chytáni do nárazových sítí, které byly umístěny do oken a dveří hospodářských budov, anebo byly rozmístěny přímo v jejich prostorách. Všem jedincům byl zkontrolován hliníkový kroužek s jedinečným kódem Národního muzea v Praze, případně jim byl dán kroužek nový. Jedinci byli navíc označeni barevnými kroužky, které později posloužily k identifikaci sociálních partnerů na jednotlivých hnízdech. Chycení jedinci byli dočasně umístěni do prodyšných sáčků a následně byly v improvizované laboratoři změřeny morfometrické údaje,

provedeny odběry krve ze žíly pod křídlem (*vena cutanea ulnaris*), odebrány vzorky peří a zjištěny údaje o míře parazitace. Někteří samci byli součástí manipulativního experimentu, ve kterém se sledovaly rozdíly v jeho reprodukčního úspěchu v závislosti na změně velikosti jeho ornamentu – délky rýdovacích per. Poté byli ptáci opět vypuštěni, přičemž samice byly měřeny a vypouštěny přednostně.

2.3 Morfologická měření

Po určení pohlaví jedince, byli všichni ptáci morfometricky změřeni, přičemž hmotnost byla stanovena pomocí digitální váhy (Pesola, MS500, 0-500 g, d = 0,1 g), délka křídla změřena pomocí pravítka se zarážkou (s přesností 0,1 cm), délka tarsu pomocí digitálního posuvného měřítka (o rozsahu 0-150 mm, rozlišení 0,01 cm, chyba $\pm 0,03$ mm) a délka rýdovacích per pomocí měřítka se zarážkou (k přesnému určení báze pera). Dále byly pomocí digitálního měřítka zjištěny všechny údaje o morfologii hlavy. Barevné ornamenty byly zdokumentovány digitálním fotoaparátem Nikon D40 na pozadí šedé tabulky s přiloženým měřítkem. Zachycena byla barevná skvrna na hrdle, čelní skvrna a bílé skvrny na spodní straně rýdovacích per, kvůli pozdějšímu vyhodnocení jejich celkové plochy. Dále byly odebrány vzorky per z hrdla (6-10), pro pozdější analýzu pomocí spektrometru.

2.4 Početnost péřových roztočů a děr v opeření

Měření míry parazitace probíhalo v menší míře v roce 2014, zejména pak v roce 2015. Rok 2014 byl použit ke stanovení míry opakovatelnosti mezi těmito dvěma roky. Tato opakovatelnost byla měřena z důvodu zjištění, zda je výskyt ektoparazitů konzistentní. Pro většinu analýz byla použita data z roku 2015, ve kterém byla získána pozorování míry parazitace pro začátek hnízdní sezony (konec dubna až červen) a konec hnízdní sezony (červenec a srpen).

Sčítání probíhalo na denním světle, někdy za použití speciálních zvětšovacích brýlí. Množství roztočů a děr v opeření bylo odečítáno zvlášť pro ocas a zvlášť pro křídla, nicméně kvůli nízké prevalenci roztočů na ocasech ptáků (5 %, N = 204), a průkazné pozitivní korelaci děr na křídlech a děr na ocase ($r_s = 0,6238$; $p < 0,001$; N = 204), byly hodnoty pro obě tělní části nakonec sečteny dohromady. Dále bylo třeba ověřit, zda spolu nekoreluje početnost péřových roztočů a množství děr v opeření. V tomto případě nebyl zjištěn žádný vztah ($r_s = 0,0078$; $p = 0,9111$; N = 204). Prevalence jedinců napadených péřovými roztoči byla 98 % a jedinců majících díry v opeření 97 %.

2.5 Měření počtu hnízdních roztočů

Počet hnízdních roztočů se měřil při pravidelných kontrolách hnízd ($N = 62$), a to technikou vložení ruky na okraj hnízda po dobu 30 sekund (Møller, 1990a). Pokud byla zjištěna jejich přítomnost, zaznamenal se jejich počet a následně byli všichni roztoči sejmuti z ruky, aby nedošlo k přenosu roztočů mezi hnízdy. Stejně tak bylo kontrolováno parazitické zatížení jednotlivých mlád'at v průběhu jejich manipulace mimo hnízdo za účely změření, zvážení a odebrání vzorků. Takto byla mlád'ata sledována po celou dobu pobytu v hnízdě. V průběhu manipulace s mlád'aty bylo hnízdo zakryté látkou, aby jejich rodiče nevníмали hnízdo jako prázdné či predované. Nízká prevalence roztočů v hnízdě (19 %) neumožnila plánované pokusy s experimentální manipulací parazitů v hnízdě.

2.6 Analýza dat

2.6.1 Vyhodnocování velikosti ocasního ornamentu

Jako velikost ocasního ornamentu byla použita hodnota delšího rýdovacího pera a celkový součet obsahů všech pěti bílých skvrn na svrchní straně ocasu. Tato plocha byla měřena v programu AutoCad 2010, který byl zkalibrován podle měřítka na fotografiích.

2.6.2 Vyhodnocování zbarvení

Jelikož ptáci mají tetrachromatické vidění a vidí tedy jiná spektra barev než lidé, je třeba posuzovat jejich barevné ornamenty specifickým způsobem (Bennett *et al.*, 1994). Touto objektivní metodou je měření barev pomocí spektrometru, který dokáže zachytit vlnové délky v rozsahu ultrafialového (UV) spektra, které je lidskému zraku skryté (Andersson & Prager, 2006). Ke změření barevného spektra z odebraného peří byl použit spektrometr Avantes Avaspec 2048 se světelným zdrojem Avalight XE. Před každým měřením byly spektrometrem načteny dva standardy: tmavý s minimální odrazivostí a bílý s maximální odrazivostí. Peříčka byla na sebe navrstvena tak, aby utvářela souvislou plochu a při kládání sondy pod fixním úhlem byly změřeny spektrální křivky. Z naměřených hodnot byly spočítány průměry odrazivosti v jednotlivých intervalech vlnových délek, z nichž byl posléze sestaven barevný model známý jako HSB, který je složený z barevného tónu neboli odstínu (H, Hue), sytosti barvy (S, Saturation) a hodnoty jasu (B, Brightness) (Andersson & Prager, 2006). Pro výpočet těchto hodnot byly použity následující vzorce (Endler, 1990; Andersson & Prager, 2006):

$$H = \arctan \left[\frac{(B_y - B_b)/B_t}{(B_r - B_g)/B_t} \right]$$

$$S = \sqrt{(B_r - B_g)^2 + (B_y - B_b)^2}$$

$$B = \sum_{\lambda_{320}}^{\lambda_{700}} R_i/n_w$$

Kde:

Bt ... celkový jas (v rozsahu 320-700 nm)

Bb ... jas v rozsahu modrého světla (400-475 nm)

Bg... jas v rozsahu zeleného světla (475-550 nm)

By ... jas v rozsahu žlutého světla (550-625 nm)

Br ... jas v rozsahu červeného světla (625-700 nm)

Ri... odrazivost v dané vlnové délce

nw ... počet intervalů vlnové délky použitých k výpočtu celkového jasu

V této diplomové práci byly využity hodnoty jasu (Brightness) pro zbarvení hrdla. Jedná se o hodnotu, která charakterizuje intenzitu zbarvení, přičemž jedinci se sytějším hrdlem mají nižší hodnoty jasu. Tato hodnota byla vybrána z důvodu nejvyšší zjištěné opakovatelnosti a také z důvodu možnosti srovnání s podobnými studii, ve kterých je právě hodnota jasu nejvíce používaná (Perrier *et al.*, 2002; Safran & McGraw, 2004).

2.6.3 Vyhodnocování reprodukčních parametrů

Údaje o hnízdních parametrech byly zjištěny díky pravidelným kontrolám hnízd v průběhu celé reprodukční sezony. Na základě těchto kontrol byly získány detailní informace o tom, zda se jednalo o první či druhé hnízdění, datu započetí hnízdění, velikosti snůšky a množství mláďat v hnízdě. S využitím barevných kroužků bylo také možné odsledovat sociální rodiče. Pro účely této diplomové práce byly využity dva parametry související s reprodukcí: časnost hnízdění a počet mláďat v hnízdě. Datum zahnízdění je znakem atraktivity a vypovídá o

kvalitě jedince, jelikož negativně koreluje s jeho kondicí (Møller, 1994). Začátek hnízdění byl určen jako den započetí snášení vajec. První pár v roce 2015 započal hnízdění 25.4. Hodnoty započetí hnízdění ostatních párů se počítaly od tohoto data. Druhým reprodukčním parametrem byl počet mláďat v hníždě, o která se jedinec staral. Tato hodnota pravdivě vypovídá o investici do rodičovské investice.

2.6.4 Hematologické metody

Pro odhad počtu a poměru různých typů leukocytů byl použit krevní nátěr na mikroskopickém skle, který byl řádně vysušen a obarven pomocí roztoku Giemsa-Romanowski dle standardního postupu. Barvení skel tak umožnilo zviditelnit buněčné struktury, přičemž bazické se obarvily modrými odstíny a acidické červeně. Obarvené krevní vzorky byly poté analyzovány imerzní technikou, která funguje na principu zvětšování objektů pomocí imerzního oleje, který se aplikuje přímo na preparát. K tomuto postupu byl využit mikroskop Olympus CX-31 s imerzním objektivem s objektivovým zvětšením 100×, který vyžaduje, aby prostředí mezi čočkou a krevním vzorkem bylo homogenní. Poměr různých typů leukocytů byl odhadnutý na základě přezkoumání 100 leukocytů. Jednotlivé typy leukocytů byly určeny na základě odborné publikace „Atlas of Clinical Avian Hematology“ (Clark *et al.*, 2009). Všechny krevní vzorky byly analyzovány jednou osobou (EW) a opakovatelnost odhadovaného počtu leukocytů testovaná na 14 vzorcích analýzou variance byla uspokojivá (Lymfocyty: $r = 0,83$; $p < 0,05$; Heterofily: $r = 0,85$; $p < 0,5$; Basofily: $r = 0,92$; $p < 0,05$; Eosinofily: $r = 0,77$; $p < 0,05$), s výjimkou monocytů, jejichž výskyt byl vzácný ($r = 0,1$; $p = 0,2$). Pro účely této diplomové práce byly využity hodnoty poměru heterofilů vůči lymfocytům (H/L ratio), jejichž zvýšené hodnoty jsou ukazatelem reakce na nejrůznější stresové podněty.

2.6.5 Statistické vyhodnocování

Vyhodnocení statistických dat bylo provedeno programem R 3.3.1 (R Core Team (2016)). K modelování byly použity zobecněné lineární modely (GLM, General Linear Model) pro Poissonovo či binomické rozložení dat (v případě overdispersione - nadměrného rozptylu, kdy residuální variabilita je vyšší než stupně volnosti - bylo použito rozložení quasipoissonovo) anebo obecné lineární modely předpokládající normální rozložení dat (LM, Linear Model). Pro všechny analýzy byla zvolena hladina významnosti $\alpha < 0.05$.

Lineární modely jako závislou proměnnou zahrnovaly znak, který by mohl indikovat množství parazitů v průběhu výběru partnera, a jako vysvětlující proměnné byly kromě

parazitární zátěže zahrnutý i pohlaví, a interakce pohlaví s parazitární zátěží (její signifikance by naznačovala jinou vypovídající hodnotu ornamentu ve vztahu k parazitům u samců a samic). Analýza byla započata vytvořením plného modelu („full model“), jež zahrnoval všechny faktory a jejich interakce. Následně bylo pomocí `drop1` funkce proveden postupný deleční test („step-wise deletion test“), při němž byly odstraněny nesignifikantní proměnné, až došlo k vytvoření minimálního adekvátního modelu („minimal adequate model“) či nulového modelu (v případě, že žádná z vysvětlujících proměnných nebyla signifikantně asociována se závisle proměnnou). Oprávněnost vyřazení proměnné byla kontrolována pomocí χ^2 či F testu, v závislosti na rozložení závislé proměnné. Vlastnosti modelů byly graficky kontrolovány pomocí funkce `plot`.

Normalita rozložení dat u byla, tam kde to bylo nutné, kontrolována pomocí Shapiro-Wilkova testu a pokud data neměla charakter normálního rozložení, byla adekvátně transformována. Pomocí tohoto testu byl ověřován i předpoklad normality rozložení residuálů modelů tam, kde to bylo adekvátní. V případě, že data nebylo možno smysluplně transformovat a residuály modelů nebyly normální, byly využity neparametrické ekvivalenty parametrických testů. Korelace mezi jednotlivými proměnnými byly testovány pomocí Pearsonova korelačního koeficientu, v případě nenormálního rozložení byl použit Spearmanův korelační koeficient (Crawley, 2007).

3 Výsledky

3.1 Vzájemné korelace druhotných ornamentů

Vzhledem k charakteru této diplomové práce, která se zaměřuje na vztah mezi ornamentací a mírou parazitace, bylo třeba vyhodnotit, do jaké míry spolu souvisí exprese jednotlivých ornamentů. Při zjišťování korelace mezi jednotlivými ornamenty byl použit Pearsonův korelační test. Byla nalezena průkazná korelace délky ocasních per a sytostí hrdla. Stejně tak byla průkazná korelace délky ocasních per a plochou bílých skvrn na ocase. Velikost plochy bílých skvrn nekorelovala se sytostí hrdla. Jednotlivé korelace jsou znázorněny v tabulce 1. Jak je zřejmé z této tabulky, korelace mezi jednotlivými ornamenty byly sice signifikantní, ale maximální absolutní hodnota korelačního koeficientu (0,324) naznačuje, že vztahy nebyly příliš těsné a ornamenty mohou mít různou vypovídající hodnotu. Proto byl vliv ektoparazitů testován pro jednotlivé ornamenty zvlášť.

Tab. 1: Korelace mezi jednotlivými druhotnými ornamenty (Pearsonův korelační koeficient).

	TAIL	BRIGHTNESS	TAIL SPOTS
TAIL	1,0	-	-
BRIGHTNESS	-0,221	1,0	-
TAIL SPOTS	0,324	-0,105	1,0

3.2 Opakovatelnost míry parazitace mezi sezonami

Údaje o míře parazitace byly získány v letech 2014 a 2015. V diplomové práci jsou využita pouze komplexnější data získaná v roce 2015. Nicméně data z roku 2014 mohla být využita ke stanovení míry opakovatelnosti (konzistentnosti) parazitární zátěže v rámci jedince. Podmínkou bylo, aby párová pozorování byla v obou letech získaná ve stejném měsíci a využito bylo vždy jedno pozorování na jedince v každém roce (začátek sezony, květen až začátek června). Opakovatelnost byla signifikantní pro počty roztočů ($r = 0,632$; $p = 0,01$; $N = 26$), nicméně nebyla signifikantní v případě množství děr v opeření ($r = 0,225$; $p = 0,1$; $N = 26$). Opakovatelnost byla změřena v R-programu pomocí balíčku rptR.

3.3 Vztah mezi ornamentací a mírou parazitace

Jako závisle proměnné byly v tomto modelu použity ornamenty mající význam v pohlavním výběru: maximální délka ocasu, sytost hrdla a celková plocha bílých skvrn na ocase. Vysvětlujícími proměnnými byly počty pěřových roztočů a děr v opeření na začátku

hnízdniho období, a to z důvodu, že právě začátkem tohoto období dochází k párování na základě exprese druhotných pohlavních znaků. K těmto proměnným byly přidány ještě dva faktory, které s ornamentací úzce souvisí: pohlaví a věk (minimální jistý věk jedince). K testování byl použit lineární regresní model. Zjednodušováním plného modelu byl vytvořen minimální adekvátní model. Komplexní model zahrnující všechny proměnné je znázorněn tabulkami 2, 4 a 6.

3.3.1 Délka rýdovacích per versus parazité

Výsledky plného modelu závislosti délky rýdovacích per na množství péřových roztočů a děr v opeření jsou uvedeny v tabulce 2. Výsledný minimální adekvátní model obsahoval počet péřových roztočů, věk a pohlaví (tabulka 3). Separátní testy skutečně odhalily pozitivní vztah mezi délkou rýdovacích per a množstvím péřových roztočů ($F_{1,196} = 5,750$; $p = 0,016$; $N = 197$; graf 1), nicméně délka ocasu nijak nesouvisela s množstvím děr v opeření ($F_{1,196} = 0,245$; $p = 0,621$; $N = 197$).

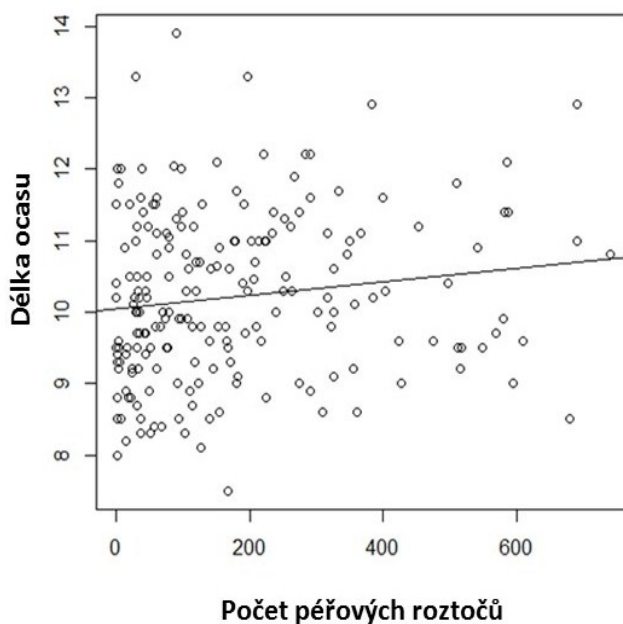
Tab. 2: Plný model vztahu mezi délkou rýdovacích per a vybranými proměnnými, včetně množství péřových roztočů (Mites) a děr v opeření (Holes) (lineární regresní model).

	ESTIMATE	SE	F	P
(INTERCEPT)	2,314	$2,287 \times 10^{-2}$		
SEX	$1,105 \times 10^{-1}$	$3,090 \times 10^{-2}$	170,530	< 0,001
MITES	$4,511 \times 10^{-5}$	$4,244 \times 10^{-5}$	5,833	0,016
HOLES	$-5,229 \times 10^{-5}$	$4,017 \times 10^{-4}$	0,245	0,621
AGE	$1,540 \times 10^{-2}$	$8,659 \times 10^{-3}$	16,272	< 0,001
SEX: MITES	$5,326 \times 10^{-5}$	$5,967 \times 10^{-5}$	0,796	0,373
SEX: HOLES	$-1,867 \times 10^{-4}$	$5,645 \times 10^{-4}$	0,109	0,741
SEX: AGE	$1,672 \times 10^{-2}$	$1,209 \times 10^{-2}$	1,913	0,168

Tab. 3: Minimální adekvátní model znázorňující závislost délky rýdovacích per na množství péřových roztočů (Mites), věku a pohlaví.

	ESTIMATE	SE	F	P
(INTERCEPT)	2,292	$1,325 \times 10^{-2}$		
MITES	$7,210 \times 10^{-2}$	$2,967 \times 10^{-5}$	5,750	0,016
AGE	$2,494 \times 10^{-2}$	$5,909 \times 10^{-3}$	18,804	< 0,001
SEX MALE	$1,402 \times 10^{-1}$	$1,071 \times 10^{-2}$	165,764	< 0,001

Graf 1: Vztah mezi délkou ocasu a množstvím péřových roztočů.



3.3.2 Zbarvení hrdla versus parazité

Výsledky plného modelu závislosti zbarvení hrdla na množství péřových roztočů a děr v opeření jsou uvedeny v tabulce 4. Výsledný minimální adekvátní model obsahoval množství děr v opeření a pohlaví (tabulka 5). Separátní testy skutečně odhalily pozitivní vztah mezi jasem („Brightness“) a množstvím děr v opeření ($F_{1,196} = 5,966$; $p = 0,015$; $N = 197$; graf 2), což znamená, že jedinci se sytější hrdlem disponovali menším množstvím děr v opeření. Analýza také odhalila, že sytost hrdla nijak nesouvisela s množstvím péřových roztočů ($F_{1,196} = 0,045$; $p = 0,830$; $N = 197$).

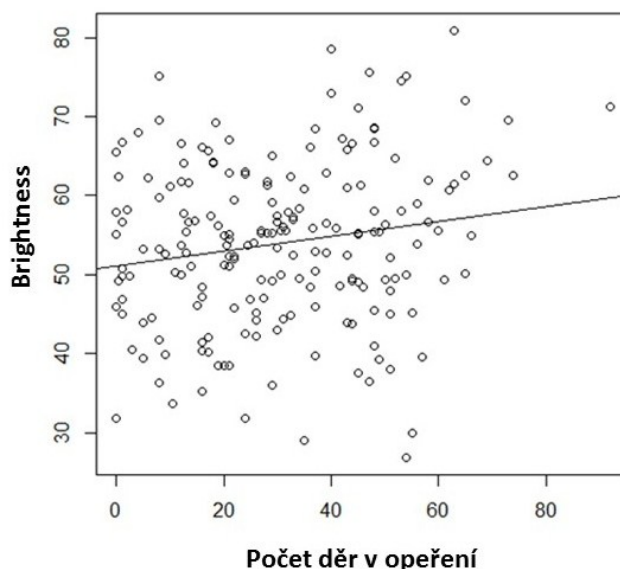
Tab. 4: Plný model vztahu mezi zbarvením hrdla a vybranými proměnnými, včetně množství péřových roztočů (Mites) a děr v opeření (Holes) (lineární regresní model).

	ESTIMATE	SE	F	P
(INTERCEPT)	54,520761	3,289339		
SEX	-1,740915	4,472290	10,987	< 0,001
MITES	-0,006757	0,006604	0,045	0,830
HOLES	0,147445	0,058367	5,210	0,023
AGE	-0,684944	1,286297	2,237	0,136
SEX: MITES	0,017315	0,008977	3,281	0,071
SEX: HOLES	-0,145359	0,082295	2,717	0,101
SEX: AGE	-1,384284	1,776548	0,607	0,437

Tab. 5: Minimální adekvátní model znázorňující závislost zbarvení hrdla na množství děr v opeření (Holes) a pohlaví.

	ESTIMATE	SE	F	P
(INTERCEPT)	53,74767	1,57196		
HOLES	0,09246	0,03785	5,966	0,015
SEX MALE	-4,76309	1,43121	11,075	< 0,001

Graf 2: Graf znázorňující vztah mezi sytostí hrdla (Brightness) a množstvím děr v opeření.



3.3.3 Celková plocha bílých skvrn na ocase versus parazité

Výsledky plného modelu závislosti celkové plochy bílých skvrn na množství péřových roztočů (Mites) a děr v opeření (Holes), jsou uvedeny v tabulce 6. V případě tohoto druhotného pohlavního znaku nebyla nalezena žádná souvislost s množstvím péřových roztočů ($F_{1,184} = 0,083$; $p = 0,772$; $N = 185$) nebo děr v opeření ($F_{1,184} = 0,850$; $p = 0,357$; $N = 185$). Zjednodušováním plného modelu vznikl minimální adekvátní model s jedinou proměnnou, kterou bylo pohlaví (tabulka 7).

Tab. 6: Plný model vztahu mezi celkovou plochou ocasních skvrn a vybranými proměnnými, včetně množství péřových roztočů (Mites) a děr v opeření (Holes) (lineární regresní model).

	ESTIMATE	SE	F	P
(INTERCEPT)	5,3210649	0,1094241		
SEX	0,2386441	0,1473155	41,503	< 0,001
MITES	0,0001989	0,0002313	0,083	0,772
HOLES	-0,0018013	0,0019410	0,850	0,357
AGE	-0,0042955	0,0435785	1,237	0,267
SEX: MITES	-0,0002873	0,0003034	0,896	0,345
SEX: HOLES	0,0013415	0,0027022	0,246	0,620
SEX: AGE	0,0707492	0,0589427	1,440	0,231

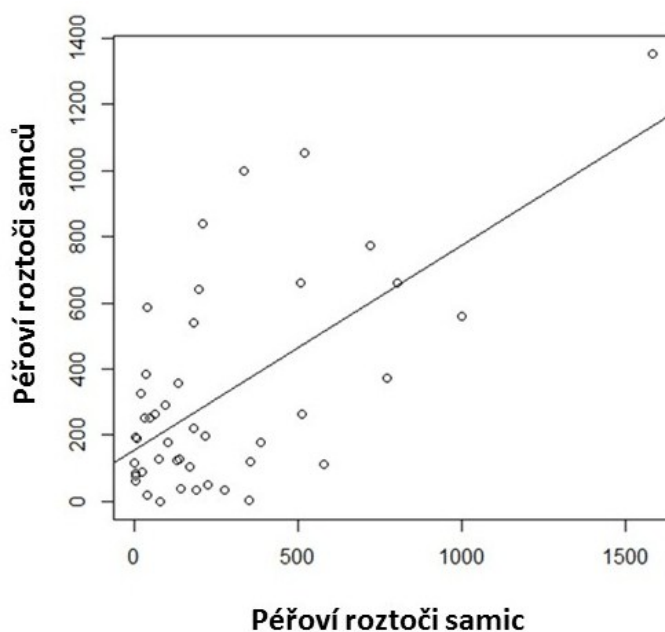
Tab.7: Minimální adekvátní model závislosti celkové plochy bílých skvrn na pohlaví (lineární regresní model).

	ESTIMATE	SE	F	P
(INTERCEPT)	207,548	8,966		
SEX MALE	80,085	11,933	45,039	< 0,001

3.4 Korelace parazitického zatížení u sociálních partnerů

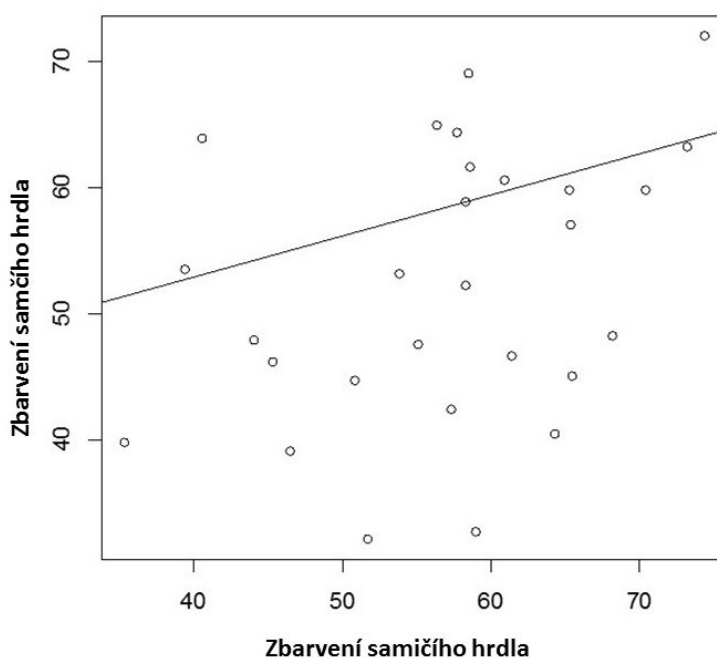
Do této analýzy bylo zahrnuto celkem 44 sociálních párů, u kterých byly zjištěny údaje o zatížení roztoči a množství děr v opeření. Vždy byla korelována měření v rozsahu jednoho měsíce, aby výsledky nebyly zkreslené potenciálními vnitrosezonními změnami v míře parazitace. K analýze byl použit Spearmanův korelační test s ohledem na nenormální rozložení dat. Nebyl nalezen žádný průkazný vztah mezi hustotou děr v opeření u sociálních partnerů ($r_s = 0,054$; $p = 0,723$; $N = 44$), nicméně byla sledována slabá, ale průkazná pozitivní korelace mezi množstvím péřových roztočů spárovaných jedinců ($r_s = 0,378$; $p = 0,011$; $N = 44$; graf 3).

Graf 3: Korelace mezi množstvím pěřových roztočů u sociálních partnerů.



Tento výsledek může mít souvislost s asortativním párováním, při kterém dochází k párování vzájemně fenotypicky podobných jedinců (Crespi, 1989). Na základě toho byla provedena korelace mezi druhotnými pohlavními ornamenty partnerů: délkou rýdovacích per a sytostí hrdla (Pearsonův korelační koeficient). Nebyl zjištěn vztah mezi délkami rýdovacích per u sociálních partnerů ($r = -0,24$; $p = 0,22$; $N = 44$), nicméně byla pozorována pozitivní závislost na hranici průkaznosti pro zbarvení hrdla ($r = 0,35$; $p = 0,06$; $N = 44$; graf 4).

Graf 4: Zbarvení samčího hrdla ve vztahu ke zbarvení samicího hrdla.



3.5 Vnitrosezonní změny v míře parazitace

Flukтуаční změny v míře zatížení péřovými roztoči a intenzity děr v opeření byly testovány v roce 2015 a to na jedincích, kteří byli chyceni jak na začátku, tak na konci hnízdní sezony. K vyhodnocení byl použit Wilcoxonův párový test. Výsledky ukázaly pokles péřových roztočů jak u samců ($V = 826$; $p = 0,005$; $N = 47$), tak u samic ($V = 991,5$; $p = 0,002$; $N = 50$), na rozdíl od vzrůstajícího trendu intenzity děr u obou pohlaví (Samci: $V = 0$; $p < 0,001$; $N = 47$); (Samice: $V = 16$; $p < 0,001$; $N = 50$). Byla však prokázána opakovatelnost pro hodnoty parazitace na začátku a na konci hnízdní sezony pro samce (Mites: $r = 0,843$; $p = 0,001$; Holes: $r = 0,427$; $p = 0,002$; $N = 47$) i samice (Mites: $r = 0,769$; $p = 0,001$; Holes: $r = 0,496$; $p = 0,002$; $N = 50$), čili jedinci s relativně vysokými hodnotami parazitace na začátku hnízdní sezony je měli vysoké i na konci hnízdní sezony. Prostřednictvím následujících grafů je znázorněn výskyt roztočů (graf 5 a 6) a intenzita děr (graf 7 a 8) v závislosti na období roku pro jednotlivá pohlaví zvlášť.

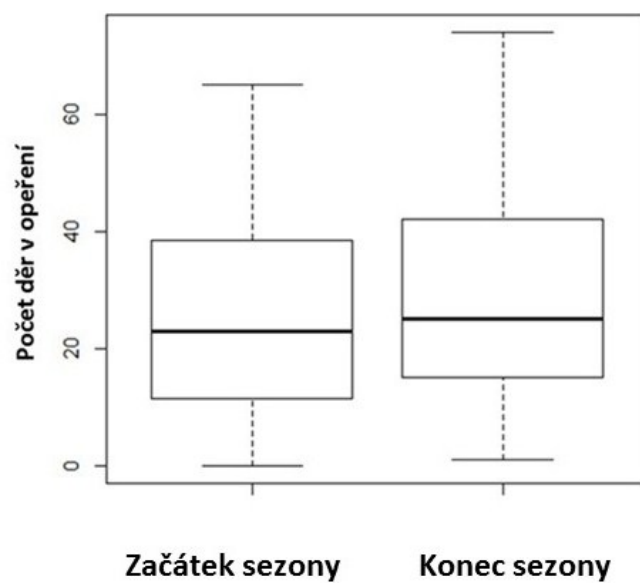
Graf 5: Výskyt péřových roztočů u samců na začátku a na konci hnízdní sezony 2015.



Graf 6: Výskyt péřových roztočů u samic na začátku a na konci hnízdní sezony 2015.



Graf 7: Intenzita děr v opeření u samců na začátku a na konci hnízdní sezony 2015.



Graf 8: Intenzita děr v opeření u samic na začátku a na konci hnízdní sezony 2015.



3.6 Vztah mezi mírou parazitace a přežitím jedinců

V této diplomové práci bylo také zjišťováno, zda má míra parazitace vliv na přežití jedinců. Přežití jedince bylo určeno na základě skutečnosti, zda byl či nebyl chycen v další reprodukční sezóně. Vzhledem k úspěšnosti odchytových akcí jsou tyto údaje považovány za pravdivě vypovídající o přežití. Dále byly použity hodnoty míry parazitace z konce hnízdní sezóny, které byly v případě chybějících hodnot doplněny adekvátními daty za začátku hnízdní sezóny. Analýza byla provedena pro samce a samice dohromady (N = 204). Pro analýzu byl použit zobecněný lineární model s binomickým rozložením dat. Závisle proměnnou bylo v této analýze přežití (binomické rozložení přežil – 1 / nepřežil – 0) a jako vysvětlující proměnné zde byly počty pérových roztočů a děr v opeření. K těmto proměnným byly přidány další faktory, které s přežitím mohou souviset: pohlaví a věk. Výsledky plného modelu závislosti přežití na míře parazitace jsou uvedeny v tabulce 8. Postupným zjednodušováním plného modelu nebyl zjištěn žádný signifikantní vztah mezi mírou parazitace a přežitím jedince. Výsledný model zjednodušování plného modelu byl model nulový.

Tab. 8: Plný model vztahu mezi přežitím jedince a vybranými proměnnými, včetně množství péřových roztočů (Mites) a děr v opeření (Holes) (zobecněný lineární model s binomickým rozložením dat).

	ESTIMATE	SE	CHI	P
(INTERCEPT)	-0,6552104	0,5956764		
SEX	-0,6193715	0,7633551	0,023	0,879
MITES	0,0004298	0,0016199	1,233	0,266
HOLES	0,0052238	0,0164224	0,904	0,341
AGE	-0,4032799	0,3732635	0,536	0,464
SEX: MITES	0,0014119	0,0020976	0,457	0,498
SEX: HOLES	0,0101414	0,0210971	0,231	0,630
SEX: AGE	0,4693908	0,4665737	1,053	0,304

3.7 Vztah mezi mírou parazitace a reprodukčními parametry

S využitím detailních údajů o reprodukci jedinců bylo zjišťováno, zda má množství péřových roztočů nebo počet děr v opeření vliv na vybrané reprodukční parametry, jako jsou časnost hnízdění nebo reprodukční investice jedince (počet mláďat v hnízdě).

3.7.1 Vliv parazitace na časnost hnízdění

Časnost hnízdění může být u vlaštovek znakem atraktivity jedince (Møller, 1994). Datum hnízdění bylo určeno jako den započetí snášení vajec. Do analýzy byla zahrnuta data o prvním hnízdění (N = 54). Jako vysvětlující proměnné zde byly použity hodnoty parazitického zatížení odpovídající prvnímu načasování hnízdění. Do obou analýz byly přidány další faktory, které s reprodukcí mohou souviset: pohlaví, věk a ornamentace. Výsledky plného modelu závislosti přežití na míře parazitace jsou uvedeny v tabulce 9. Výsledný model zjednodušení plného modelu byl minimální adekvátní model s jedinou proměnnou, kterou byl věk ($F_{1,53} = 18,358$; $p < 0,001$; N = 54; tabulka 10).

Tab. 9: Plný model závislosti časnosti hnízdění na vybraných parametrech, včetně množství péřových roztočů (Mites) a děr v opeření (Holes) (lineární regresní model).

	ESTIMATE	SE	F	P
(INTERCEPT)	35,786275	35,885189		
SEX	9,093361	42,130318	0,003	0,951
MITES	-0,002882	0,012640	0,520	0,474
HOLES	0,044702	0,105566	0,107	0,744
AGE	-7,691845	2,913562	15,305	< 0,001
TAIL	0,761204	3,919288	0,010	0,919
SEX: MITES	-0,003160	0,019744	0,025	0,873
SEX: HOLES	-0,165213	0,186578	0,784	0,380
SEX: AGE	1,989694	3,501471	0,322	0,572
SEX: TAIL	-0,778899	4,430598	0,030	0,861

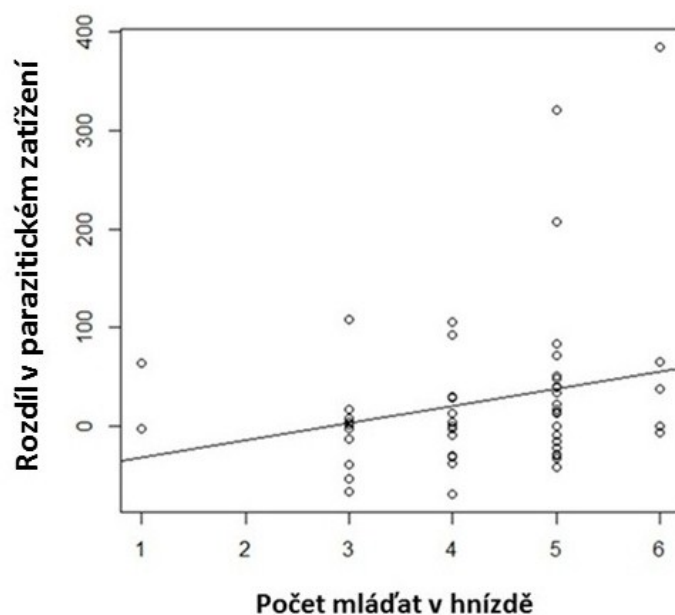
Tab. 10: Minimální adekvátní model znázorňující závislost časování hnízdění na věku jedince (lineární regresní model).

	ESTIMATE	SE	F	P
(INTERCEPT)	41,260	2,658		
AGE	-6,049	1,412	18,358	< 0,001

3.7.2 Vztah mezi mírou parazitace a reprodukčními investicemi

Reprodukční sezóna může být pro hnízdící jedince také obdobím, ve kterém činí rozhodnutí, zda investují do okamžité reprodukce nebo do přežívání. Parazité mohou tento trade-off ovlivňovat. Součástí této diplomové práce bylo také zjistit, zda existuje vztah mezi počtem mláďat v hníždě a investicí do obrany vůči parazitům. Míra investice do této obrany byla vyhodnocena jako rozdíl hodnot parazitace na začátku a na konci hnízdní sezony. Jedinci, kteří byli na konci hnízdní sezony více zatíženi ektoparazitami než na začátku hnízdní sezony, tak měli kladné hodnoty parazitace. Vztah mezi celkovým počtem mláďat a rozdílem v míře parazitace na začátku a na konci hnízdní sezony byl počítán Spearmanovým korelačním koeficientem. Výsledky naznačily, že u jedinců, kteří měli více mláďat v hníždě, došlo k nárůstu hodnot míry parazitace, tedy že investice do obrany vůči parazitům u nich mohla být méně intenzivní ($R_s = 0,2$; $p = 0,054$; $N = 47$; graf 9). V případě intenzity děr v opeření a reprodukčními investicemi nebyla pozorována žádná závislost ($R_s = -0,08$; $p = 0,544$; $N = 47$).

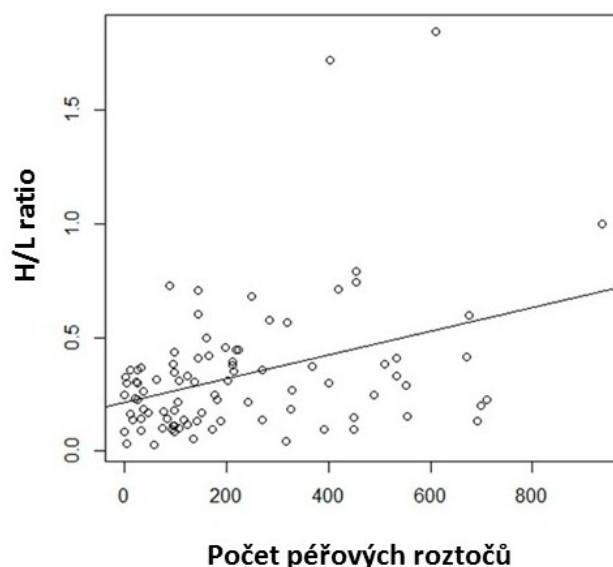
Graf 9: Vztah mezi počtem mláďat v hnízdě a rozdílem v množství péroových roztočů na začátku a na konci hnízdní sezony.



3.8 Vztah mezi poměrem heterofilů/lymfocytům (stresový ukazatel) a mírou parazitace (stresový faktor)

Do analýzy bylo zahrnuto 77 samic a 90 samců chycených v roce 2015. Použity byly hematologické hodnoty pouze z měsíce května, ve kterém dochází k největším energetickým výdajům spojeným s pohlavním výběrem a reprodukcí. Porovnávány byly hodnoty poměru heterofilů vůči lymfocytům (H/L ratio), jakožto stresového ukazatele. Podmínkou bylo, aby hematologický nátěr a měření míry parazitace byly provedeny v rozmezí ± 1 měsíc. Jelikož je pro H/L ratio charakteristické nenormální rozložení, které nebylo možné jednoduše transformovat, byl k vyhodnocení použit Spearmanův korelační test. Ukázalo se, že H/L ratio v hnízdním období nekorelovalo s počty péroových roztočů u samic ($R_s = -0,06$; $p = 0,5$; $N = 77$), nicméně se potvrdila signifikantní korelace u samců ($R_s = 0,3$; $p = 0,01$; $N = 90$). Tato korelace je znázorněna grafem 10. Tento vztah byl prokázán i pro věkovou skupinu jednoletých samců, čímž byl odfiltrován efekt věku ($R_s = 0,2$; $p = 0,05$; $N = 59$).

Graf 10. Vztah mezi poměrem heterofilů ku lymfocytům (stresový ukazatel) a mírou zatížení roztoči (stresový faktor) u samců.



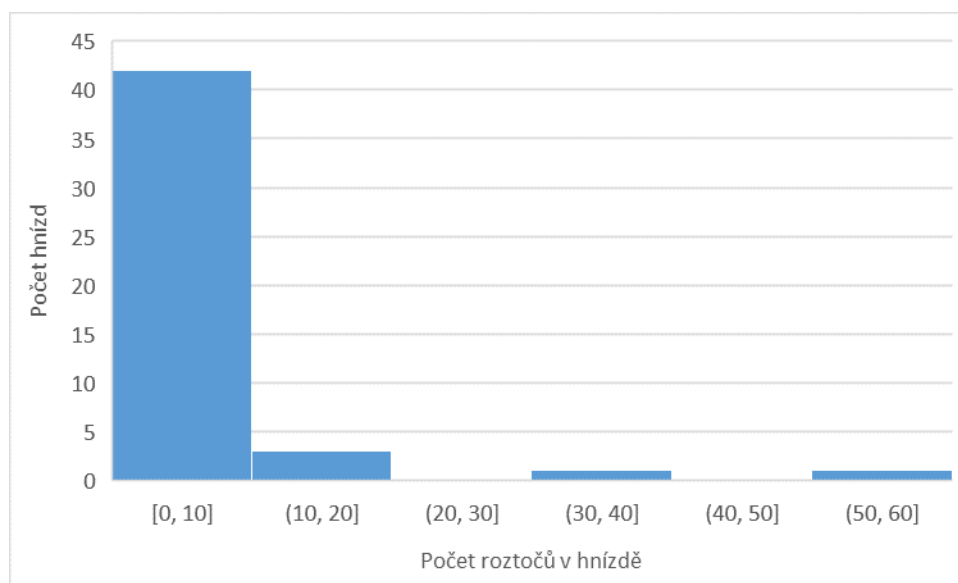
3.9 Míra prevalence hnízdních roztočů a koreláty jejich výskytu

V roce 2015 bylo testováno celkem 62 hnízd na přítomnost hnízdních roztočů („nest mites“). Do analýzy byla zahrnuta pouze první hnízdění. Bylo zjištěno, že napadeno bylo pouze 12 hnízd (19% prevalence; graf 11). U tohoto vzorku parazitovaných hnízd bylo testováno, zda množství roztočů v hnízdě souvisí s dobou zahnízdění vlaštovek a množstvím mlád'at v hnízdě, zda délka rýdovacích per samců a samic souvisí s mírou zatížení hnízd roztoči a také zda míra parazitického zatížení rodičů souvisí s tímto zatížením hnízd. Pro analýzu byl použit zobecněný lineární model s binomickým rozložením dat. Přítomnost hnízdních roztočů byla v tomto případě použita jako závisle proměnná o binomickém rozložení a datum hnízdění, počet mlád'at v hnízdě, ornament rodičů (délka rýdovacích per) a parazitické zatížení rodičů jako vysvětlující proměnné. Statistika prokázala, že žádná z vysvětlujících proměnných nesouvisela s přítomností roztočů v hnízdě (tabulka 11). Výsledný model zjednodušení plného modelu byl model nulový.

Tab. 11: Plný model závislosti výskytu hnízdních roztočů na časnosti hnízdění (Nesting), množství mládřat v hnízdě (Brood), délce ocasu rodičů (Tail Male, Tail Female) a parazitickém zatížení rodičů (Mites Male, Mites Female) (zobecněný lineární model s binomickým rozložením dat).

	ESTIMATE	SE	CHI	P
(INTERCEPT)	-7,081295	11,209619		
NESTING	0,074566	0,039417	3,292	0,069
BROOD	1,163678	2,663399	0,383	0,535
MITES MALE	0,003240	0,003489	0,945	0,330
MITES FEMALE	-0,001982	0,003547	0,323	0,569
TAIL MALE	-1,161535	0,827177	2,945	0,086
TAIL FEMALE	1,667389	1,184692	2,350	0,125

Graf 11: Prevalence hnízdních roztočů.



4 Diskuse

Nejčastěji se vyskytujícími ektoparazity vlaštovek obecných jsou hematofágní roztoči („mites“) (Møller, 1990a) a všenky („lice“), které způsobují strukturní poškození peří v podobě vykousaných děr (Pap *et al.*, 2005b). Ptačí roztoči se dále rozlišují na pěřové roztoče („feather mites“) osídlující dospělce a hnízdní roztoče („nest mites“) vyskytující se v hnízdech a na mládětech (Møller, 1994). Jak je patrné z výsledků, mohou tyto parazité ovlivňovat různé aspekty života vlaštovek obecných.

Přestože je vlaštovka obecná modelovým druhem pohlavního výběru, existuje poměrně málo recentních studií, které by se zabývaly vlivem ektoparazitů na expresi druhotných pohlavních znaků. Výsledky této diplomové práce naznačily, že výskyt ektoparazitů souvisí s expresí druhotných ornamentů u vlaštovky obecné. Ukázalo se, že jedinci s delšími rýdovacími pery byli více napadeni pěřovými roztoči. Mohlo by se nabízet vysvětlení, že počet pěřových roztočů pozitivně koreluje s délkou ocasu, nicméně tyto parazité se vyskytují z převážné části na ručních a loketních letkách ptáků a ocas osidluje pouze 5 % populace. Tyto výsledky tak nejsou v souladu s podobnou studií z roku 1994 (Saino & Møller) na vlaštovce obecné, jejímž výsledkem byl negativní vztah mezi množstvím pěřových roztočů a délkou rýdovacích per. Vysvětlením by mohla být odlišně provedená metodika. Ve zmíněné studii byly celkové počty roztočů na dospělcih nejdrive odhadovány z množství roztočů vyskytujících se na hlavě a krku vlaštovky, za předpokladu, že jsou tyto počty pozitivně korelovány s celkovým množstvím roztočů na těle dospělce. Dále byly ve výzkumech použity počty roztočů vyskytujících se v hnízdech, opět za předpokladu, že jsou pozitivně korelovány s množstvím roztočů na těle dospělcih. V této práci byla metodika provedena odlišně, jelikož je pravděpodobné, že výskyt pěřových roztočů je třeba kontrolovat na všech tělních částech jedince. Závislost mezi množstvím pěřových roztočů na tělech dospělcih a množstvím hnízdních roztočů také nebyla v této práci shledána. Skutečnost, že délka ocasu pozitivně korelovala s množstvím pěřových roztočů by mohla vypovídat o nákladnosti exprese tohoto ornamentu, tedy že investice do délky ocasního ornamentu mohla u jedincih způsobit snížení obrany vůči parazitům. Zároveň se v této práci prokázala souvislost délky rýdovacích per s věkem a pohlavím. Tento výsledek potvrdil již dříve zjištěnou skutečnost, že starší samci mají delší rýdovací pera, která plní funkci druhotného pohlavního ornamentu (Møller, 1991c).

Z výsledků testování vztahu mezi zbarvením a intenzitou parazitace vyplynulo, že jedinci se sytější hrdlem měli menší množství děr v opeření. Tato strukturální poškození korespondují s pravidelnou distribucí parazitických všenek (Vas *et al.*, 2008). Je tedy pravděpodobné, že zbarvení u vlaštovky obecné může fungovat jako čestný signál vypovídající o zdravotním stavu jedince. Zároveň tento model potvrdil, že samci mají sytější hrdlo, což je v souladu se studiemi, které prokázaly, že se jedná o pohlavně dimorfní znak (Safran *et al.*, 2008).

Většina studií na vlaštovce obecné shledala negativní vztah mezi množstvím děr v opeření a délkou rýdovacích per (Pap *et al.*, 2005b; Kose & Møller, 1999) nebo množstvím děr a celkovou plochou bílých skvrn na ocase, které všenky preferují jako potravu kvůli absenci melaninu (Kose & Møller, 1999; Kose *et al.*, 1999). V této diplomové práci nebyla pozorována souvislost mezi mírou parazitace a celkovou plochou ocasních skvrn, dalšího z potenciálně významných signálů mezipohlavní komunikace. Vysvětlením by mohla být přítomnost jiného druhu parazitických všenek u české populace vlaštovky obecné (Vas *et al.*, 2008). Zároveň tento model potvrdil, že je celková plocha bílých skvrn na ocase větší u samců, oproti samicím (viz také Kose & Møller, 1999).

V rámci jihočeské populace vlaštovek obecných byla prokázána slabá pozitivní korelace mezi stupněm zatížení pěřovými roztoči u sociálních partnerů. Vysvětlením tohoto vztahu by mohlo být asortativní párování. Jedná se o tendenci párování vzájemně fenotypicky podobných jedinců (Crespi, 1989). Tento typ párování na základě exprese druhotného pohlavního ornamentu byl prokázán u mnoha ptačích druhů (MacDougall & Montgomerie, 2003; Jawor, 2003; Masello & Quillfeldt, 2003). U vlaštovek obecných byla již dříve nalezena souvislost v párování na základě ocasního ornamentu, tedy že samice s delšími rýdovacími pery si vybírají samce také s průměrně delšími ocasy (Møller, 1993). Tato zákonitost nebyla potvrzena v případě námi sledované populace vlaštovek, nicméně byla pozorována téměř průkazná korelace mezi zbarvením hrdla, tedy že jedinci se sytější hrdlem si vybírali také barevnější partnery. Tento znak je významně ovlivněn pohlavní selekcí, neboť bylo prokázáno, že barevnější jedinci vychovávají v průběhu více potomků za rok a zároveň se jedná o čestný signál fenotypické kvality (Safran & McGraw, 2004).

V rámci této práce bylo také sledováno, jakým způsobem se mění míra parazitace dospělců v průběhu hnízdní sezony. Tyto změny byly u ektoparazitů vlaštovky obecné sledovány poprvé. Výsledky ukázaly fluktuaci děr v opeření i množství pěřových roztočů. Děr

v opeření v průběhu roku přibývalo, což je předpokládaný výsledek, vzhledem ke skutečnosti, že u vlaštovek nedochází k procesu zacelování poškozeného peří. Naopak stupeň zatížení roztoči byl vyšší na začátku hnízdní sezóny pro obě pohlaví a na konci hnízdní sezony byl zaznamenán pozvolný pokles. Příčinou mohla být snížená kondice ptáků po přiletu na hnízdiště spolu se zvýšeným energetickým výdajem spojeným s hnízděním. Souběžně s těmito trendy byl pozorován nárůst zatížení péřovými roztoči u jedinců s větším množstvím mlád'at v hnízdě, jehož příčinou by mohlo být oslabení jedinců spojené s rodičovskou investicí. I za těchto okolností byla stále pozorována signifikantní opakovatelnost v míře zatížení ektoparazity mezi začátkem a koncem hnízdní sezony. Tedy jedinci, kteří měli relativně vysoké hodnoty parazitace na začátku sezony, je měli vysoké i na konci sezony. Opakovatelnost míry parazitace mezi roky 2015 a 2016 byla zjištěna pro počty péřových roztočů, nicméně nebyla potvrzena pro intenzitu děr v opeření. V případě této opakovatelnosti byl k dispozici poměrně malý vzorek pozorování, což otevírá možnosti dalšímu zkoumání.

Dalším zajímavým cílem bylo zjistit, jestli mají ektoparazité vliv na dlouhodobé přežívání jedinců, jelikož většina studií shledala v tomto směru negativní zákonitost. Například Brown *et al.* (1995) ve svém výzkumu na koloniální vlaštovce pestré (*Hirundo pyrrhonota*) manipulovali ektoparazitické zatížení dospělých pomocí desinfekce a pozorovali dlouhodobé přežívání ošetřených a neošetřených kontrolních jedinců. Těmito manipulovanými ektoparazity byly blechy, štěnice a všenky. Opakovaným odchytům probíhajícím po dobu osmi let zjistili, že kontrolní skupina neošetřených vlaštovek má průměrné přežívání o 12 % nižší, oproti desinfikovaným jedincům. U tohoto druhu vlaštovky byla provedena i novodobější studie sledující přežití v rámci sezony v závislosti na ektoparazitickém zatížení. Manipulativní odstraňování ektoparazitů u jedné kolonie mělo za následek zvýšení životaschopnosti a přežívání jedinců oproti kontrolní kolonii (Brown & Brown, 2003). Jiná studie, která se věnovala vlivu všenek způsobujících strukturální poškození na přežití jedince (Pap *et al.*, 2005b) odhalila negativní závislost mezi množstvím děr v opeření a přežitím u samic vlaštovky obecné, nicméně u samců tato závislost potvrzena nebyla. V kontrastu s těmito studiemi nebyl v této diplomové práci zjištěn vliv množství péřových roztočů ani množství děr v opeření na přežití jedinců vlaštovky obecné. Možným vysvětlením by mohla být rozdílná délka probíhajících experimentů anebo působení jiných druhů parazitů. V práci byly zohledněny i jiné proměnné, které mohou s přežitím souviset – věk a pohlaví, nicméně ani jejich vliv na přežití nebyl potvrzen.

Vlaštovky obecné vykazují celou řadu reprodukčních strategií, které mohou být potenciálně ovlivněny různými faktory. Jednou z těchto strategií je například časnost hnízdění, které může být dobrým ukazatelem zdravotní kondice a je také znakem atraktivity jedince (Møller, 1994). V této práci bylo zjišťováno, zda má množství pérokových roztočů a počet děr v opeření dospělců vliv na dobu započetí hnízdění. Existuje několik studií, které se zabývaly touto souvislostí u hnízdících roztočů (Møller, 1990c; Lope & Møller, 1993), nicméně chybí studie, které by se tímto tématem zabývaly u ektoparazitů dospělců vlaštovek. Výsledky této diplomové práce ukázaly, že míra zatížení ektoparazitů dospělců nemá vliv na dobu zahájení hnízdění vlaštovek obecných. Jako kovariáty zde byly také zohledněny pohlaví, věk a délka ocasu. V případě pohlaví a ornamentu nebyla prokázána souvislost s časností hnízdění, nicméně bylo zjištěno, že mladší jedinci zahánízili později. To je v souladu se studií Møllera (1993) zabývající se se hnízdícím chováním vlaštovky obecné, ve které byl potvrzen negativní vztah mezi stářím jedince a dobou hnízdění, tedy že starší jedinci zahánízili dříve.

Jeden ze základních principů teorie životních strategií je také existence trade-off mezi investicí do reprodukce či současným přežitím (Stearns, 1992). Jednou z hypotéz je, že vysoká zátěž během období reprodukce snižuje resistenci vůči parazitům, což má za následek zvýšení parazitické zátěže a následné snížení budoucího přežití (Clayton & Moore, 1997). Přestože existují empirické důkazy negativního vztahu mezi reprodukčním úsilím a parazitickou resistencí, kauzální vztahy mezi těmito jevy jsou stále nejasné. Saino *et al.* (2002) například zjistili, že produkce velkých snůšek u populace vlaštovky obecné mělo za následek snížení imunity a zvýšení parazitické zátěže. Výsledky mé práce jsou konzistentní s touto studií, neboť potvrdily pozitivní vztah mezi počtem mláďat v hníždě a zatížením dospělců pérovkými roztoči. Jedinci, kteří se starali o více mláďat měli větší nárůst pérovkých roztočů na konci hnízdí sezony, oproti jedincům s menším množstvím mláďat. Toto zjištění by tedy mohlo vypovídat o trade-off mezi investicí do rodičovské péče nebo investicí do obrany vůči parazitům a obecně o nákladnosti reprodukce.

S ohledem na vnější vlivy ektoparazitů bylo také zajímavé zjistit, jakým způsobem (a zda vůbec) péroví roztoči a všenky ovlivňují fyziologické nastavení hostitelů. V mnoha studiích bylo potvrzeno, že míra parazitace pozitivně korelovala se zvýšeným počtem leukocytů. Ty tvoří základ imunitního systému organismů a jejich hlavním úkolem je ochrana proti různým druhům patogenů. Zvýšený počet leukocytů (leukocytóza) je příznakem stresu a zánětlivých procesů a je ve většině případů způsobená zvýšeným počtem heterofilů v periferní krvi (Dein, 1986). Heterofily jsou fagocytující buňky, které hrají důležitou roli během

zánětlivých odpovědí. Jedná se o nespecifické imunitní buňky, jejichž rozpad během zánětlivé reakce může mít neblahé účinky pro tkáň hostitele (Parslow, 1994). Oproti tomu imunitní odpověď lymfocytů je vždy vysoce specifická a má jen mírně neblahé účinky na hostitelovu tkáň. Snížený počet lymfocytů signalizuje imunosupresi současně se zvýšenou náchylností k virovým infekcím (Siegel, 1985). Indexem pro relativní počet lymfocytů a heterofilů je H/L ratio, které charakteristicky vzrůstá jako odpověď na různé typy stresorů, kterými mohou být například parazité (Ots *et al.*, 1998). Většina prací, deklaruující pozitivní vztah mezi mírou parazitace a poměrem heterofilů ku lymfocytům, byla zaměřena na prevalenci vnitřních infekcí a endoparazitů (Ots *et al.*, 1998; Davis *et al.*, 2004; Lobato *et al.*, 2016), a vlivu ektoparazitů na hematologické hodnoty bylo věnováno poměrně málo pozornosti. V této diplomové práci nebyl zjištěn vliv péřových roztočů na H/L ratio u samic, nicméně byla prokázána pozitivní korelace u samců. Tato zákonitost byla sledována časně na jaře, v období zvýšené ektoparazitické zátěže. Současně v této době dochází k výrazným energetickým výdajům spojeným s hnízděním a pohlavním výběrem, což by také mohlo ovlivňovat poměry leukocytů v krvi. Z výsledků vyplývá, že samci a samice mohou reagovat na ekologické faktory odlišně, a je tedy třeba provádět analýzy pro jednotlivá pohlaví zvlášť.

Kromě ektoparazitů dospělých jedinců, mohou také reprodukční strategie ovlivňovat hnízdění parazitů, kteří mohou mít vliv například na výběr hnízda (Møller, 1990c), množství vyprodukovaných mlád'at (Brown & Brown, 1986), kvalitu potomstva (Brown & Brown, 1986), časování hnízdění (Møller, 1990c) nebo budoucí reprodukční potenciál (Møller, 1993; Lope & Møller, 1993). Bylo provedeno poměrně velké množství experimentálních studií, které se zabývaly vlivem hnízdních roztočů na reprodukci vlaštovky obecné. Například v experimentální studii Lope & Møllera (1993) bylo díky manipulaci hnízdních parazitů dosaženo zvýšení reprodukčního úspěchu jedinců ve smyslu kvality a kvantity jejich mlád'at. Jiné manipulativní studie potvrdily negativní vliv hnízdních parazitů na reprodukční úspěch měřený jako pravděpodobnost započetí druhého hnízdění, velikost snůšky, počet mlád'at a inkubační dobu (Møller, 1990c; Møller, 1993). Část této diplomové práce byla věnována i tomuto tématu, nicméně bylo zjištěno, že prevalence hnízdních roztočů ve sledovaných lokalitách byla poměrně malá (19 % hnízd). I na tomto vzorku byla provedena analýza vlivu hnízdních roztočů na časnost hnízdění a počet mlád'at, nebyl však zjištěn žádný vliv přítomnosti parazitů na tyto proměnné. Důvodem mohla být nízká intenzita hnízdních roztočů v případě jihočeské populace, oproti jiným evropským lokalitám. Existují také studie, které potvrdily negativní vztah mezi ornamentací samců a množstvím hnízdních parazitů nebo

pozitivní vztah mezi mírou parazitického zatížení rodičů a jejich hnízd (Møller, 1990a; Møller, 1990c). Ani tyto předpoklady nebyly v mé diplomové práci potvrzeny. Nicméně zmíněné výzkumy měly charakter manipulativního experimentu, čímž se lišily od této observační studie.

5 Závěr

Tato diplomová práce byla zaměřena na vztah mezi ektoparazity vlaštovek obecných a jejich hostiteli. Bylo zjišťováno, jakým způsobem ovlivňují péřový roztoči a všenký expresi ornamentů, přežití a reprodukční parametry vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*). Cílem bylo také zjistit, zda existují sezónní změny v zatížení parazity, jaká je prevalence hnízdních roztočů a koreláty jejich výskytu. Současně bylo ověřováno, zda má parazitace vliv na H/L ratio (stresový ukazatel). Závěrečná zjištění lze shrnout do několika bodů:

1. Byla zjištěna opakovatelnost výskytu péřových roztočů mezi dvěma sezonami. V případě děr v opeření způsobených všenkami tato opakovatelnost prokázána nebyla.
2. Byl pozorován vztah mezi ornamentací a výskytem ektoparazitů. Tento vztah se lišil v závislosti na typu ornamentu. U jedinců s delšími rýdovacími pery byly zjištěny větší počty péřových roztočů. Jedinci se sytější hrdlem měli menší intenzitu děr v opeření způsobených všenkami. Nebyl prokázán vztah mezi plochou bílých skvrn na ocase a mírou parazitace. Tento závěr může vypovídat o různé signální funkci jednotlivých ornamentů v procesu pohlavního výběru.
3. Byl nalezen slabý pozitivní vztah mezi mírou zatížení péřovými roztoči u sociálních partnerů. Tento vztah může mít souvislost s asortativním párováním dospělců na základě zbarvení hrdla.
4. Zjištěny byly změny ve výskytu parazitů v rámci jedné hnízdní sezóny, přičemž hustota děr způsobených všenkami se zvyšovala, zatímco početnost péřových roztočů byla na konci hnízdní sezóny nižší než na jejím začátku. Zároveň byla potvrzena signifikantní opakovatelnost v míře parazitace na začátku a na konci hnízdní sezony.
5. Nebyl prokázán vliv ektoparazitů na přežití jedinců do následujícího roku.
6. Vliv ektoparazitů dospělců na časnost zahnízdění nebyl prokázán. Byl však zjištěn pozitivní vztah mezi vnitrosezónní změnou v parazitickém zatížení a počtem mláďat v hníždě. To by mohlo svědčit o snížené obraně vůči parazitům v souvislosti s rodičovskou investicí.
7. Nebyl zjištěn vliv ektoparazitů na H/L ratio u samic, nicméně byl prokázán pozitivní vztah mezi zatížením péřových roztočů a poměrem heterofilů ku lymfocytům u samců. Je tedy možné, že jednotlivá pohlaví mohou reagovat na parazitickou zátěž odlišně.
8. Prevalence hnízdních roztočů byla u sledovaných populací nízká (19 %). Nebyl prokázán vliv hnízdních roztočů na časnost hnízdění a počet mláďat v hníždě. Nebyla

nalezena ani souvislost mezi ornamentací rodičů, intenzitou parazitického zatížení rodičů a výskytem hnízdních parazitů.

Tato diplomová práce je pokusem o ucelenější pohled na hostitelsko-parazitický vztah mezi vlaštovkou obecnou (*Hirundo rustica*) a jejími ektoparazity (roztoči a všenkami) v dosud z tohoto hlediska nestudované jihočeské populaci. Ukázalo se, že míra zaparazitovanosti jedinců může být reflektována některými druhotnými ornamenty a může souviset i s investicemi do reprodukce. Za celkem zásadní lze považovat zjištění, že existuje vztah mezi mírou zatížení ektoparazity a stresovými hematologickými indikátory – role sledovaných taxonů tak může být skutečně negativní, ač se jedná o organismy, které žijí na povrchu těla hostitele. Je tedy pravděpodobné, že péřoví roztoči a všenky významně ovlivňují různé aspekty života vlaštovek obecných.

6 Seznam použité literatury

- ABLE, D. J. The contagion indicator hypothesis for parasite-mediated sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1996, 93(5), 2229-2233. DOI: 10.1073/pnas.93.5.2229
- ANDERSSON, M. & IWASA, Y. Sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 11:53–58. 1996
- ANDERSSON, M. Female Choice Selects for Extreme Tail Length in a Widowbird. *Nature* 299:818-820. 1982
- ANDERSSON, M. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton. 1994
- ANDERSSON, S. Sexual Selection and Cues for Female Choice on Leks of Jackson's Widowbirds *Euplectes Jacksoni*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 403-410. 1989
- ARNOLD, S. J. *Sexual selection: The interface of theory and empiricism*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1983
- ASHBY, B. & BOOTS, M. Coevolution of parasite virulence and host mating strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015, 112(43), 13290-13295. DOI: 10.1073/pnas.1508397112
- BAETA, R. *et al.* Carotenoid trade-off between parasitic resistance and sexual display: an experimental study in the blackbird (*Turdus merula*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008, 275(1633), 427-434. DOI: 10.1098/rspb.2007.1383
- BEGON M. *et al.* *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th edn. Blackwell Publishing, London. 2005
- BLANCO, G. *et al.* Feather Mites on Group-Living Red-Billed Choughs: A Non-Parasitic Interaction? *Journal of avian biology*. 1997, 28(3), 197-206. DOI: 10.2307/3676970
- BLANCO, G. *et al.* Showiness, non-parasitic symbionts, and nutritional condition in a passerine bird. *Annales zoologici Fennici*. 1999, 36(2), 83-91. ISSN 0003455X
- BLEM, C. & BLEM, L. Do Swallows Sunbathe to Control Ectoparasites? An Experimental Test. *The Condor*. 1993, 95(3), 728-730. DOI: 10.2307/1369619
- BONSER, R. H. C. Melanin and the Abrasion Resistance of Feathers. *The Condor*. 1995, 97(2), 590-591. DOI: 10.2307/1369048

- BROWN, CH. R. *et al.* Ectoparasites Reduce Long-Term Survival of their Avian Host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1995, 262(1365), 313-319. DOI: 10.1098/rspb.1995.0211
- BROWN, CH. R. & BROWN, M. B. Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology*, 67.5: 1206-1218, 1986
- BROWN, CH. R. & BROWN, M.B. Group size and ectoparasitism affect daily survival probability in a colonial bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2004, 56(5), 498-511. DOI: 10.1007/s00265-004-0813-6
- BRUSH, A. H. Avian pigmentation. *Chemical zoology*. Vol. 10, Aves. 141-161 Academic Press, New York, 1978
- BUCHANAN, K. L. & EVANS R. E. The effect of tail streamer length on aerodynamic performance in the barn swallow. *Behavioral Ecology*. 2000, 11(2), 228-238. DOI: 10.1093/beheco/11.2.228
- BURTT, E. H. An Analysis of Physical, Physiological, and Optical Aspects of Avian Coloration with Emphasis on Wood-Warblers. *Ornithological Monographs*. 1986, (38), 1-126. DOI: 10.2307/40166782
- CAMPBELL, T.W. & ELLIS, CH. *Avian and exotic animal hematology and cytology*. 3rd ed. Ames, Iowa: Blackwell Pub., 2007. ISBN 9780813818115
- CAMPLANI, A. *et al.* Carotenoids, sexual signals and immune function in barn swallows from Chernobyl. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1999, 266(1424), 1111-1116. DOI: 10.1098/rspb.1999.0751
- CLARK, P. *et al.* *Atlas of clinical avian hematology*. Chichester, West Sussex, U.K: Wiley-Blackwell, 2009. ISBN 9781444316193
- CLAYTON, D.H. & MOORE, H. *Host-Parasite Evolution*. Oxford University Press, Oxford, 1997
- CLAYTON, D. H. & TOMPKINS, D. M. Comparative effects of mites and lice on the reproductive success of rock doves (*Columba livia*). *Parasitology*. 1995, 110(02), 195-206. DOI: 10.1017/S0031182000063964

- CLAYTON, D. H. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology today*. 1991, 7(12), 329-334. DOI: 10.1016/0169-4758(91)90211-6
- CLAYTON, D.H. *et al.* How Birds Combat Ectoparasites. *The Open Ornithology Journal*. 2010, 3(1), 41-71. DOI: 10.2174/1874453201003010041
- CRAWLEY, M. J. *The R book*. Second edition. 2007. ISBN 978-0-470-97392-9
- CRESPI, B. J. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*. 1989, **38**(6), 980-1000. DOI: 10.1016/S0003-3472(89)80138-1
- CUERVO, J. J. *et al.* The function of long tails in female barn swallows (*Hirundo rustica*): an experimental study. *Behavioral Ecology*. 1995, 7(2), 132-136. DOI: 10.1093/beheco/7.2.132
- CUERVO, J. J. Experimental manipulation of tail length in female barn swallows (*Hirundo rustica*) affects their future reproductive success. *Behavioral Ecology*. 2003, 14(4), 451-456. DOI: 10.1093/beheco/arg027
- DARWIN, CH. R. *The descent of man, and selection in relation to sex*. D. Appleton, 1871
- DAVIES, R.W. *et al.* Leech parasites of birds. Iowa: Wiley-Blackwell; pp. 501-14, 2008
- DAVIS, A. K. *et al.* Leukocyte Profiles in Wild House Finches with and without Mycoplasmal Conjunctivitis, a Recently Emerged Bacterial Disease. *EcoHealth*. 2004, 1(4), 362-373. DOI: 10.1007/s10393-004-0134-2
- DAVIS, A. K. *et al.* The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists. *Functional Ecology*. 2008, 22(5), 760-772. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x
- DE LOPE, F. & MØLLER, A.P. Effects of Ectoparasites on Reproduction of Their Swallow Hosts: A Cost of Being Multi-Brooded. *Oikos*. 1993, 67(3), 557-562. DOI: 10.2307/3545368
- DIAZ-REAL, J. *et al.* Repeatability of feather mite prevalence and intensity in passerine birds. *PloS one*, 2014, 9(9), DOI: 10.1371/journal.pone.0107341
- DREISS, A. N. *et al.* Digit ratios, secondary sexual characters and condition in barn swallows *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology*. 2007, 19(1), 16-21. DOI: 10.1093/beheco/arm095
- DUBININ, V. B. Feather mites (Analgesoidea) Part I. Introduction to their study, Fauna SSSR Paukoobraznye, 6, 1–363, 1951

- DUCREST A. L. *et al.* Pleiotropy and the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecol Evol* 23: 502–510, 2008
- ESHEL, I. *et al.* On Fisher – Zahavi’s handicapped sexy son. *Evol. Ecol. Res.* 2:509–523, 2000
- FAIN, A. A review of the family Epidermoptidae Trouessart parasitic on the skin of bird (Acarina: Sarcoptiformes). *Acad. Wet. Lett. Schone Kunsten, Belg.* 8: 1-176, 1-144, 1965
- FEARON, D. T. & LOCKSLEY, R. M. The Instructive Role of Innate Immunity in the Acquired Immune Response. *Science.* 1996, 272(5258), 50-54. DOI: 10.1126/science.272.5258.50
- FIGUEROLA, J. Ecological correlates of feather mite prevalence in passerines. *Journal of Avian Biology.* 2000, 31(4), 489-494. DOI: 10.1034/j.1600-048X.2000.310408.x
- FIGUEROLA, J. *et al.* Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Animal Behaviour.* 2003, 65(3), 551-557. DOI: 10.1006/anbe.2003.2072
- FISHER, R. A. The evolution of sexual preference. *Eugen. Rev.* 7:184–92. 1915
- FISHER, R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press. 1930
- FOX, D. L. Animal biochromes and structural colours: physical, chemical, distributional & physiological features of coloured bodies in the animal world. 2d. ed. Berkeley: University of California Press. 1976, ISBN 9780520023475.
- FOX, H. M. & VERVES, G. The nature of avian colors. *New York: Macmillan*, 1960
- GALVÁN, I. & MØLLER, A. P. Different roles of natural and sexual selection on senescence of plumage colour in the barn swallow. *Functional Ecology.* 2009, 23(2), 302-309. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01504.x
- GALVÁN, I. *et al.* Feather mites (Acari: Astigmata) and body condition of their avian hosts. *Journal of Avian Biology.* 2012, 43(3), 273-279. DOI: 10.1111/j.1600-048X.2012.05686.x
- GERGELY, J. & ERDEI, A. Immunbiologia. Medicina Press, Budapest. 1998
- GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, *Handbuch der Vögel Mitteleuropas.* Durchges. Aufl. Frankfurt am Main: Akademische Verlagsgesellschaft, 1966. ISBN 3891044577

- GONZÁLEZ, M. T. & OLIVA, M.E. Similarity and structure of the ectoparasite communities of rockfish species from the southern Chilean coast in a temporal scale. *Parasitology*. 2006, **133**(03), 335- 343. DOI: 10.1017/S0031182006000370
- GOODWIN T. W. The Biochemistry of the Carotenoids. Vol. II. Animals. London: Chapman and Hall. 1984
- GUNDERSON, A.R. Feather-degrading bacteria: a new frontier in avian and host-parasite research? *Auk*; 125: 972-9, 2008
- HAASE, E. *et al.* Melanin concentrations in feathers from wild and domestic pigeons. *J Hered* 83: 64–67, 1992
- HAMILTON, W. D. & ZUK, M. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*. 1982, 218 (4570), 384-387. DOI: 10.1126/science.7123238
- HARPER, D. G. C. Feather mites, pectoral muscle condition, wing length and plumage coloration of passerines. *Animal Behaviour*. 1999, 58(3), 553-562. DOI: 10.1006/anbe.1999.1154
- HILL, G. E. & BRAWNER, W. R. Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 265.1401: 1105-1109, 1998
- HILL, G. E. & MCGRAW, K. J. Bird Coloration. Volume I. Mechanisms and Measurements. Cambridge: Harvard University Press. 2006
- HILLGARTH, N. Ectoparasite Transfer during Mating in Ring-Necked Pheasants *Phasianus colchicus*. *Journal of avian biology*. 1996, 27(3), 260-262. DOI: 10.2307/3677232
- HOELZER, G. A. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*. 1989, 38(6), 1067-1078. DOI: 10.1016/S0003-3472(89)80146-0
- HOGLUND, J. *et al.* The effects of parasites on male ornaments and female choice in the lek-breeding black grouse (*Tetrao tetrix*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1992, 30(2). DOI: 10.1007/BF00173942
- HŮRAK, P. & SAKS, L. Animal allure and health linked by plant pigments. *BioEssays*. 2003, 25(8), 746-747. DOI: 10.1002/bies.10325

- HUBÁLEK, Z. Pathogenic microorganism associated with free-living birds (a review). *Acta. Sci. Nat. Acad. Sci. Bohem. Brno* 5: 1-74, 1994
- IWASA, Y. *et al.* The evolution of costly mate preferences II. The „handicap“ principle. *Evolution*. 1991, 45(6), 1431-1442. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1991.tb02646.x
- JACOB, J. & ZISWILER, V. The uropygial gland., 199-324, Academic Press, New York, 1982
- JAWOR, J. M. Assortative mating by multiple ornaments in northern cardinals (*Cardinalis cardinalis*). *Behavioral Ecology*. 2003, 14(4), 515-520. DOI: 10.1093/beheco/arg041
- JOVANI, R. & BLANCO, G. Resemblance within flocks and individual differences in feather mite abundance on long-tailed tits, *Aegithalos caudatus* (L.). *Écoscience*. 2000, 7(4), 428-432. DOI: 10.1080/11956860.2000.11682613
- JOVANI, R. *et al.* Shift in feather mite distribution during the molt of passerines: the case of barn swallows (*Hirundo rustica*). *Canadian Journal of Zoology*. 2006, 84(5), 729-735. DOI: 10.1139/z06-042
- KOKKO, H. *et al.* The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2002, 269(1498), 1331-1340. DOI: 10.1098/rspb.2002.2020
- KORDIC-BROWN A. & BROWN J.H. Truth in advertising: The kinds of traits favored by sexual selection. *Am Nat* 124:309-323. 1984
- KOSE, M. & MØLLER, A. P. Sexual selection, feather breakage and parasites: the importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1999, 45(6), 430-436. DOI: 10.1007/s002650050581
- KOSE, M. *et al.* Sexual selection for white tail spots in the barn swallow in relation to habitat choice by feather lice. *Animal Behaviour*. 1999, 58(6), 1201-1205. DOI: 10.1006/anbe.1999.1249
- KRANTZ, G. W. *Manual of Acarology*. Oregon State, Univ. Press, Oregon, 1971
- KRASNOV, B. R. *et al.* Is abundance a species attribute? An example with haematophagous ectoparasites. *Oecologia*. 2006, 150(1), 132-140. DOI: 10.1007/s00442-006-0498-9

- KRASNOV, B. R. *et al.* Searching for general patterns in parasite ecology: host identity versus environmental influence on gamasid mite assemblages in small mammals. *Parasitology*. 2008, **135**(02), 229-242. DOI: 10.1017/S003118200700368X
- LANDE, R. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*. 1980, 34(2), 292-305. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1980.tb04817.x
- LOBATO, E. *et al.* Haematological variables are good predictors of recruitment in nestling pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Écoscience*. 2016, 12(1), 27-34. DOI: 10.2980/i1195-6860-12-1-27.1
- MACDOUGALL, A. K. & MONTGOMERIE, R. Assortative mating by carotenoid-based plumage colour: a quality indicator in American goldfinches, *Carduelis tristis*. *Naturwissenschaften*. 2003-10-1, **90**(10), 464-467. DOI: 10.1007/s00114-003-0459-7
- MARSHALL A.G. The ecology of ectoparasitic insects. London: Academic Press, 1981
- MARTIN, T.E.M. *et al.* Does clutch size evolve in response to parasites and immunocompetence? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98, 2071–2076, 2001
- MARTINEZ-PADILLA, J. *et al.* Nematode parasites reduce carotenoid-based signalling in male red grouse. *Biology Letters*. 2007, 3(2), 161-164. DOI: 10.1098/rsbl.2006.0593
- MASELLO, J. F. & QUILLFELDT, P. Body size, body condition and ornamental feathers of Burrowing Parrots: variation between years and sexes, assortative mating and influences on breeding success. *Emu*. 2003, **103**(2), 149- 161. DOI: 10.1071/MU02036
- MCGRAW, K. J. & HILL, G. E. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2000, 267(1452), 1525-1531. DOI: 10.1098/rspb.2000.1174
- MCGRAW, K. J. *et al.* European barn swallows use melanin pigments to color their feathers brown. *Behavioral Ecology*. 2004, 15(5), 889-891. DOI: 10.1093/beheco/arh109
- MCGRAW, K. J. *et al.* How feather colour reflects its melanin content. *Functional Ecology*. 2005, 19(5), 816-821. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2005.01032.x

- MEY, E. Ordnung Phthiraptera, Tierause, Laskerfe. In: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, A. Kaestner and H. E. Gruner (eds.). Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Germany, p. 308–330. 2003
- MILINSKI, M. & BAKKER, T.C.M. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature*. 1990, 344(6264), 330-333. DOI: 10.1038/344330a0. ISSN 00280836
- MØLLER, A. P. & ALATALO, R. V. Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1999, 266(1414), 85-91. DOI: 10.1098/rspb.1999.0607
- MØLLER, A. P. & BIRKHEAD, T.R. The evolution of plumage brightness in birds is related to extra-pair paternity. *Evolution*. 1994, **48**(4), 1089-1100. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb05296.x
- MØLLER, A. P. & DE LOPE, F. Differential costs of a secondary sexual character: an experimental test of the handicap principle. *Evolution*. 1994, 48(5), 1676-1683. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb02204.x
- MØLLER, A. P. & THORNHILL, R. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Animal Behaviour*. 1998, 55(6), 1507-1515. DOI: 10.1006/anbe.1998.0731
- MØLLER, A. P. Mixed reproductive strategy and mate guarding in a semi-colonial passerine, the swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1985, 17(4), 401-408. DOI: 10.1007/BF00293220
- MØLLER, A. P. Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in swallows, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*. 1987, 35(1), 247-254. DOI: 10.1016/S0003-3472(87)80230-0
- MØLLER, A. P. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*. 1988, 332(6165), 640-642. DOI: 10.1038/332640a0
- MØLLER, A. P. Effects of a Haematophagous Mite on the Barn Swallow (*Hirundo rustica*): A Test of the Hamilton and Zuk Hypothesis. *Evolution*. 1990a, 44(4), 771-784. DOI: 10.2307/2409545

- MØLLER, A. P. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Animal Behaviour*. 1990b, 40(6), 1185-1187. DOI: 10.1016/S0003-3472(05)80187-3
- MØLLER, A. P. Effects of Parasitism by a Haematophagous Mite on Reproduction in the Barn Swallow. *Ecology*. 1990c, 71(6), 2345-2357. DOI: 10.2307/1938645
- MØLLER, A. P. Viability is Positively Related to Degree of Ornamentation in Male Swallows. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1991a, 243(1307), 145-148. DOI: 10.1098/rspb.1991.0023
- MØLLER, A. P. Sexual Ornament Size and the Cost of Fluctuating Asymmetry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1991b, 243(1306), 59-62. DOI: 10.1098/rspb.1991.0010
- MØLLER, A. P. Sexual Selection in the Monogamous Barn Swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of Tail Ornament Size. *Evolution*. 1991c, 45(8), 1823-1836. DOI: 10.2307/2409834. ISSN 00143820.
- MØLLER, A. P. Parasites, sexual ornaments and mate choice in the barn swallow *Hirundo rustica*. Oxford University Press, Oxford, UK, 1991d
- MØLLER, A. P. Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters. *Journal of Evolutionary Biology*. 1992, 5(4), 691-699. DOI: 10.1046/j.1420-9101.1992.5040691.x
- MØLLER, A. P. Sexual selection in the barn swallow *Hirundo Rustica*. III. Female tail ornaments. *Evolution*. 1993, 47(2), 417-431. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1993.tb02103.x
- MØLLER, A. P. *Sexual selection and the barn swallow*. New York: Oxford University Press, 1994. ISBN 9780198540281
- MØLLER, A. P. *et al.* Foraging costs of a tail ornament: Experimental evidence from two populations of barn swallows *Hirundo rustica* with different degrees of sexual size dimorphism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1995, 37(5), 289-295. DOI: 10.1007/BF00174132
- MØLLER, A.P. Parasitism and the evolution of host life history. *Host-Parasite Evolution* (eds D.H.Clayton& J.Moore), pp. 105-127. Oxford University Press, Oxford, 1997

- MORAND, S. & KRASNOV, B. R. *The biogeography of host-parasite interactions*. Oxford: Oxford University Press, 2010. ISBN 0199561354
- MOUGEOT, F. *et al.* Parasites, condition, immune responsiveness and carotenoid-based ornamentation in male red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Journal of Avian Biology*. 2009, 40(1), 67-74. DOI: 10.1111/j.1600-048X.2008.04439.x
- NAKAGAWA, S. & SCHIELZETH, H. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*. 2010, 935-956. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x
- NORBERG, R. A. Swallow Tail Streamer is a Mechanical Device for Self Deflection of Tail Leading Edge, Enhancing Aerodynamic Efficiency and Flight Manoeuvrability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1994, 257(1350), 227-233. DOI: 10.1098/rspb.1994.0119
- O'CONNOR, B. M. Evolutionary ecology of Astigmatidmites. *Annual Review of Entomology*, 27: 385-409, 1982
- OTS, I. *et al.* Haematological health state indices of reproducing Great Tits: methodology and sources of natural variation. *Functional Ecology*. 1998, 12(4), 700-707. DOI: 10.1046/j.1365-2435.1998.00219.x
- OWEN, J. C. & MOORE, F. R. Seasonal differences in immunological condition of three species of thrushes. *The Condor*. 2006, 108(2), 389-398. DOI: 10.1650/0010-5422(2006)108[389:SDIICO]2.0.CO;2
- PAP, P. L. *et al.* Host–symbiont relationship and abundance of feather mites in relation to age and body condition of the barn swallow (*Hirundo rustica*): an experimental study. *Canadian Journal of Zoology*. 2005a, 83(8), 1059-1066. DOI: 10.1139/z05-100
- PAP, P.L. *et al.* Frequency and consequences of feather holes in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Ibis*. 2005b, 147(1), 169-175. DOI: 10.1111/j.1474-919x.2004.00386.x
- PARSLOW, T.G. The phagocytes: neutrophils and macrophages. *Basic and Clinical Immunology*, 8th edn (eds D. P. Stites, A. I. Terr & T. G. Parslow), pp. 9–20. Appleton & Lange, Norwalk, CT, 1994
- PERRIER, C. *et al.* Structural coloration and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology*. 2002. 13(6), 728-736. DOI: 10.1093/beheco/13.6.728

- POMIANKOWSKI, A. The costs of choice in sexual selection. *Journal of Theoretical Biology*, 128:195-218. 1987
- POWLESLAND, R. G. Effects of the haematophagous mite *Ornithonyssus bursa* on nestling starlings in New Zealand, *New Zealand Journal of Zoology* 4:85-94, 1977
- PROCTOR, H. C. & OWENS, I. Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 2000, 15(9), 358-364. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)01924-8
- PROCTOR, H. C. Feather mites (Acari: Astigmata). *Annual Review of Entomology*. 2003, 48(1), 185-209. DOI: 10.1146/annurev.ento.48.091801.112725
- PROTA, G. Melanins and Melanogenesis. New York: Academic Press, 1992
- PROULX, S. R. Female choice via indicator traits easily evolves in the face of recombination and migration. *Evolution*. 2001, 55(12), 2401-2411. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00755.x
- PUGH, G. J. F. The contamination of birds' feathers by fungi. *Ibis*; 114: 172-7, 1972
- REINHOLD, K. Modeling a version of the good-genes hypothesis: female choice of locally adapted males. *Organisms Diversity & Evolution*. 2004, 4(3), 157-163. DOI: 10.1016/j.ode.2003.10.002
- ROITT, I. *et al.* Immunology, 6th ed., New York: Harcourt, 2001
- ROWE, L. & HOULE, D. The Lek Paradox and the Capture of Genetic Variance by Condition Dependent Traits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1996, 263(1375), 1415-1421. DOI: 10.1098/rspb.1996.0207
- ROWE, L. V. *et al.* The function and evolution of the tail streamer in hirundines. *Behavioral Ecology*. 2001, 12(2), 157-163. DOI: 10.1093/beheco/12.2.157
- SAFRAN, R. J. & MCGRAW, K. J. Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behavioral Ecology*. 2004, 15(3), 455-46. DOI: 10.1093/beheco/arh035
- SAFRAN, R. J. *et al.* Dynamic Paternity Allocation as a Function of Male Plumage Color in Barn Swallows. *Science*. 2005, 309(5744), 2210-2212. DOI: 10.1126/science.1115090

SAFRAN, R. J. *et al.* Sexual signal exaggeration affects physiological state in male barn swallows. *Current Biology*. 2008, **18**(11), R461-R462. DOI: 10.1016/j.cub.2008.03.031

SAINO, N. & MØLLER A. P. Secondary sexual characters, parasites and testosterone in the barn swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*. 1994, 48(6), 1325-1333. DOI: 10.1006/anbe.1994.1369

SAINO, N. & MØLLER A. P. Sexual ornamentation and immunocompetence in the barn swallow. *Behavioral Ecology*. 1996, 7(2), 227-232. DOI: 10.1093/beheco/7.2.227

SAINO, N. *et al.* Testosterone effects on the immune system and parasite infestations in the barn swallow (*Hirundo rustica*): an experimental test of the immunocompetence hypothesis. *Behavioral Ecology*. 1995, 6(4), 397-404. DOI: 10.1093/beheco/6.4.397

SAINO, N. *et al.* Immunocompetence, ornamentation, and viability of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1997a, 94(2), 549-552. DOI: 10.1073/pnas.94.2.549

SAINO, N. *et al.* Experimental manipulation of tail ornament size affects the hematocrit of male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Oecologia*. 1997b, 110(2), 186-190. DOI: 10.1007/s004420050148

SAINO, N. *et al.* Effects of a dipteran ectoparasite on immune response and growth trade-offs in barn swallow, *Hirundo rustica*, nestlings. *Oikos*, 217-228. 1998

SAINO, N. *et al.* Barn swallows trade survival against offspring condition and immunocompetence. *Journal of Animal Ecology*. 1999a, 68(5), 999-1009. DOI: 10.1046/j.1365-2656.1999.00350.x

SAINO, N. *et al.* Carotenoid Plasma Concentration, Immune Profile, and Plumage Ornamentation of Male Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *The American Naturalist*. 1999b, 154(4), 441-448. DOI: 10.1086/303246

SAINO, N. *et al.* Ectoparasites and reproductive trade-offs in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Oecologia*. 2002, 133(2), 139-145. DOI: 10.1007/s00442-002-1015-4

SAINO, N. *et al.* Viability Is Associated with Melanin-Based Coloration in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *PLoS One*. 2013, 8(4), e60426-e60426. DOI: 10.1371/journal.pone.0060426

- SCORDATO, E.S.C & SAFRAN R. J. Geographic variation in sexual selection and implications for speciation in the Barn Swallow. *Avian Research*. 2014, 5(1). DOI: 10.1186/s40657-014-0008-4
- SHIELDS, W. & CROOK, J. R. Barn swallow coloniality: a net cost for group breeding in the Adirondacks? *Ecology*, 68.5: 1373-1386, 1987
- SIEGEL, H.S. Immunological responses as indicators of stress. *World's Poultry Science* 41, 36-44, 1985
- SIKES, R. K. & CHAMBERLAIN, R. W. Laboratory observations on three species of bird mites. *Journal of Parasitology* 40:691-697, 1954
- SMITH, L. H. Changes in the Tail Plumage of the Adolescent Lyrebird. *Science* 147: 510-513. 1965
- STEARNS, S.C. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York, 1992
- THOMPSON, CH. W. *et al.* High Parasite Load in House Finches (*Carpodacus mexicanus*) is Correlated with Reduced Expression of a Sexually Selected Trait. *The American Naturalist*. 1997, 149(2), 270-294. DOI: 10.1086/285990
- TRIPET, F. & RICHNER, H. Host responses to ectoparasites: food compensation by parent blue tits. *Oikos*, 78, 557-561, 1997
- TRIVERS, R. *et al.* *Parental investment and sexual selection*. Cambridge, MA: Biological Laboratories, Harvard University, 1972
- TURNER, A. & ROSE, CH. *A handbook to the swallows and martins of the world*. Repr. London: Christopher Helm. 1989. ISBN 9780747032021
- VANSTEENWEGEN, C. Longevity et structure des nids d'hirondelles de cheminée (*Hirundo rustica*). *Aves* 19: 247- 25, 1982
- VAS, Z. *et al.* The Feather Holes on the Barn Swallow *Hirundo rustica* and Other Small Passerines are Probably Caused by Brueelia Spp. Lice. *Journal of Parasitology*. 2008, 94(6), 1438-1440. DOI: 10.1645/GE-1542.1
- VIDAL-MARTÍNEZ, V. M. & POULIN, R. Spatial and temporal repeatability in parasite community structure of tropical fish hosts. *Parasitology*. 2003, **127**(4), 387-398. DOI: 10.1017/S0031182003003792

VORTMAN, Y. *et al.* The sexual signals of the East-Mediterranean barn swallow: a different swallow tale. *Behavioral Ecology*. 2011, 22(6), 1344-1352. DOI: 10.1093/beheco/arr139

WAKELIN, D. *Immunity to Parasites*. Cambridge University Press, Cambridge, 1996

WALTER, D.E. & PROCTOR, H.C. *Mites: ecology, evolution, and behaviour*. New York: CABI Publishing, 1999

WALTER, D. E. & PROCTOR, H. C. *Mites: ecology, evolution & behaviour: life at a microscale*. Second edition. Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. ISBN 9789400771642

ZAHAVI, A. Mate Selection – a Selection for a Handicap. *J.Theor. Biol.* 53, 205-214, 1975

ZUK, M. *et al.* Parasites and mate choice in red jungle fowl. *American Zoologist*. 1990, 30(2), 235-244. DOI: 10.1093/icb/30.2.235