



Ektoparasiidid ja nende mõju suluspesitsejatele lindudele

Grete Alt*, Marko Mägi

Zooloogia osakond, Ökoloogia ja Maateaduste instituut, Tartu Ülikool, Vanemuise 46, 51014

Kokkuvõte

Parasiidid võivad oluliselt mõjutada peremeesorganismi elukäiku, nii peremehe ellujäämist, sigimist hetkel kui ka tulevikus. Ektoparasiidid on tavalised enamiku linnuliikide puhul ja on osa lindude pesade faunast. Paljud vaatluslikud ja eksperimentaalsed uuringud on näidanud, et ektoparasiitidel võivad olla negatiivsed mõjud lindude tervislikule seisundile, sigimisedukusele ja ellujäämusele, lisaks võivad ektoparasiidid siirutada mitmeid haigusetekitajaid. Üldiselt eelistavad linnud parasiitide vabu õõnsusi, sest parasiitidega nakatunud pesades on madalam sigimisedukus. Samas ei sõltu pesapaiga valik ja sigimisedukus ainult ektoparasiitide rohkusest, sest negatiivse mõju võib kompenseerida pesapaiga kvaliteet ja lindude käitumuslikud kohastumused. Leidub ka uuringuid, kus pole täheldatud ektoparasiitide negatiivset mõju ei pesapaiga valikule ega sigimisedukusele. Ektoparasiidid mõjutavad linnu immuunsüsteemi, kutsudes esile immuunsüsteemi kaitsereaktsioone, lisaks on täheldatud hematokriti taseme langust ja muutusi punaliblede settimiskiiruses. Ektoparasiidid vähendavad lindude pikaajalist ellujäämist, nõrgestades linnu tervislikku seisundit ja muutes nad kergemini vastuvõtlikuks nakkustele või põhjustavad lindudel kehveresust ja surma. Mitmed verdimevad ektoparasiidid nagu kirbud, raudkärblaste vastsed, kihulased ja habesääsklased on lindudel haigusetekitajate vektoriteks. Artiklis antakse ülevaade parasiitide mõjust lindude pesapaigavalikule, sigimisedukusele ja immuunsüsteemile. Lisaks käsitletakse ektoparasiite kui võimalikke haiguste vektoreid ning nende pikaajalist mõju suluspesitsejatele lindudele. Ektoparasiitidest käsitletakse kirbulisi (*Siphonaptera*), väivilisi (*Mallophaga*), pärislestalisi (*Acariformes*), nugilestalisi (*Parasitiformes*), kahetiivalisi (*Diptera*) ja lutikalisi (*Heteroptera*).

* E-post: grt@ut.ee

Sissejuhatus

Suur osa elusorganismidest peavad elu jooksul toime tulema erinevate parasiitidega ja nende poolt põhjustatud tagajärgedega. Paljud parasiidid mõjutavad peremehe elukäiku vaid vähesel määral või üldsegi mitte, sest peremehe surres hukkuvad ka parasiidid ise, kuid leidub ka peremehele surmavaid parasiite. Parasiitide ja peremeeste vahel toimub pidev evolutsiooniline võidujooks (punase kuninganna hüpotees), kus peremees püüab võimalikult efektiivselt parasiidist üle olla ning parasiit omakorda võimalikult efektiivselt peremeest ära kasutada (van Valen 1976). Reeglina muutub parasiitide roll oluliseks piiratud ressursside tingimustes – lõivsuhted erinevate elukäigu-komponentide vahel võimenduvad. Nii näiteks võib toidupuuduse tingimustes avalduda parasiidi mõju märksa selgemalt kui toidukülluse tingimustes, sest parasiidiga toimetulek nõuab energiat, mida oleks võimalik mujale suunata (nt järglaste kasvatamisse). Seega võivad parasiidid mängida olulist rolli peremeesorganismi elukäigus, mõjutades nii peremehe ellujäämist, sigimist hetkel ja tulevikus (Newton 1998). Parasiidid moodustavad olulise osa lindude pesade faunast ning seega on ektoparasiidid tavalised enamiku linnuliikide puhul.

Paljud vaatluslikud ja eksperimentaalsed uuringud on näidanud, et ektoparasiitidel võivad olla negatiivsed mõjud lindude tervislikule seisundile (Christe *et al.* 2002; Heylen & Matthysen 2008; Tomás *et al.* 2008), sigimisedukusele (Møller 1989; Oppliger, Richner &

Christe 1994; Kedra *et al.* 1996; Mazgajski 2007) ja ellujäämusele (Hill 1994; Brown, Brown & Rannala 1995), lisaks võivad verdimevad ektoparasiidid edasi anda mitmesuguseid mikroparasiite ja viiruseid (Christe *et al.* 2002; Tomás *et al.* 2007). Seega on nii ekto- kui endoparasiidid üksteisega lähedalt seotud ja sageli on raske eristada, kuivõrd olulist rolli nad peremehe elukäigus mängivad. Uurimustööde tulemused ektoparasiitide mõjust lindude sigimisedukusele on tihti vastuolulised, sama kehtib ka uuritud ektoparasiitide ning nende mõju kohta.

Reeglina on suluspesitsejad rohkem parasiitidega nakatunud kui avaspesitsejad, kuna suluspesitsejad kasutavad samu puuõõnsusi või pesakaste korduvalt, kuid mitmed ektoparasiidid talvitavad vanas pesamaterjalis (Hill 1994).

Parasiitide ohtruse tõttu antakse käesolevas artiklis ülevaade vaid suluspesitsejate lindude ektoparasiitidest ja nende võimalikest mõjudest lindudele: pesapaiga valikule, sigimisedukusele ja immuunsüsteemile. Lisaks on vaatluse all ektoparasiidid, kui võimalikud haiguste siirutajad ning parasiitide pikaajaline mõju suluspesitsejatele lindudele. Ektoparasiitidest käsitletakse kirbulisi (*Siphonaptera*), väivilisi (*Mallophaga*), pärislestalisi (*Acariformes*), nügilestalisi (*Parasitiformes*), kahetiivalisi (*Diptera*) ja lutikalisi (*Heteroptera*). Kuigi lindude ektoparasiite on uuritud laialdaselt, puuduvad siiski kokkuvõtlikud tööd, mis kajastaks enamuse ektoparasiitide mõju.

Lindude ektoparasiidid

Putukate ja ämblikulaadsete hulgas leidub mitmete seltside esindajaid, kes on lindude ektoparasiitideks. Üksikuid parasiite võib esineda ka seltsides, mille esindajad on enamasti taimtoidulised, kuid esineb ka seltse, kuhu kuuluvad ainult parasiidid. Sellisteks on näiteks väiviliste (*Mallophaga*) selts – lindude ja imetajate nahaepiteeli osakestest toituvad parasiidid. Verdimevaid ektoparasiite leidub kirbuliste (*Siphonaptera*) ja nügilestaliste (*Parasitiformes*) seltsist (puugid ja nügilestad). Verdimevateks ektoparasiitideks on veel suur hulk kahetiivalisi (*Diptera*), kes on rohkem või vähem seotud oma peremehega (säased, kihulased, raudkärsed, porilased; Abrikossov *et al.* 1960).

Selts kirbulised (*Siphonaptera*)

Kirbud on väikesed (1-8 mm), tumepruuni või musta värvusega, külgedelt tugevasti kokkusurutud kehaga ning suurte hüppamiseks kohastunud tagajalgadega (Chinery 2005) imetajate ja lindude verest toituvad tiivutud putukad. Kirpude pea läheb sujuvalt üle väikeseks rindmikukuks ja kannab lühikesi tundlaid ning nende suised on kohastunud naha läbistamiseks ja vere imemiseks (McGavin 2005). Parasiitsed on ainult täiskasvanud kirbud, vastsed toituvad pesades olevast orgaanikast. Kirbuliigid on enamasti spetsialiseerunud kindlale peremeesliigile, kuigi võivad juhuslikult parasiteerida teistel peremeesliikidel. Sarnaselt teistele ektoparasiitidele, veedavad kirbud enamuse ajast peremeesliikide pesades ja ronivad

peremehele vaid toitumiseks (Hill 1994). Toitumine on perioodiline ja toimub lühema või pikema aja jooksul, kuid kirbud on võimelised pikalt nälgima. Perioodiline toitumine esineb peremehe pesas elavate kirbuliikidel, pikemaajaline suurtel avamaastiku-loomadel parasiteerivatel kirpudel. Kirbud talvitavad tihti lindude pesades, kuna nad suudavad taluda väga madalat temperatuuri (Hill 1994).

Maaailmas on kirjeldatud üle 2400 kirbuliigi (Brusca, Brusca & Haver 2003). Eestis on leitud umbes 25 liiki, kuid arvatavasti ulatub liikide arv 50-ni. Kanakirp (*Ceratophyllus gallinae*) on laialdaselt levinud ka Eestis, lisaks esineb väikestel lindudel liik *Dasyptyllus gallinulae*, mida on leitud Soomes, kuid Eesti kohta andmed puuduvad (Chinery 2005).

Selts väivilised (*Mallophaga*)

Väivid on väikesed (1-3 mm) ja värvuselt kahvatupruunid püsisoojaste loomade ektoparasiidid, kes esinevad nii imetajatel kui ka lindudel (Abrikossov *et al.* 1960). Väivide pea on kolmnurkne ning silmade tagant laienev. Neil on haukamissuised ja lühikesed nuijad tundlad. Tagakeha on ovaalne, jalad lühikesed ja tüsedad ning varustatud küünistega, mis võimaldavad sulgedest haaramist. Väivide morfoloogia sõltub sellest, millistel sulgedel nad elutsevad. Nii on näiteks tiivasulgedel elavad väivilliigid märksa saledamad kui pea- ja kaelasulgedel elavad liigid (McGavin 2005).

Väivid toituvad peamiselt mitmesugusetest epidermise produktidest, nagu

sarvsoomustest, udusulgedest, karvade ja kõõmast, aga ka haavast immitsevast verest, põhjustades sellega lindudel sulgede väljalangemist ja haigusi (Abrikossov *et al.* 1960). Linnuväivid on alati seotud oma peremeestega ning pole kunagi vabaltelavad – nii vastsed kui valmikud on parasiidid. Enamik väivid on peremehe spetsiifilised, kuid mõned nugivad ka erinevatel linnuliikidel (McGavin 2005).

Nakatumine toimub kontakti kaudu sama liigi teiste isenditega. Pojad saavad nakkuse reeglina vanematelt. Sageli on nõrgad pojad ja noored linnud tugevamini nakatunud, kui sulgi hoolikalt puhastavad vanalinnud. Linnu hukkudes surevad pea alati ka väivid, sest väivid on kohastunud eluks peremehe sulestikus valitsevale temperatuurile (Capinera 2006). Mõned väivid võivad siiski ellu jääda, juhul kui samal linnul parasiteerivad lennuvõimelised raudkärsed, kes pärast linnu surma lendavad teisele peremehele ning kannavad endaga kaasas neile kinnitunud väive (Proctor & Owens 2000).

Maailmas on teada vähemalt 5000 liiki väive (Capinera 2006), Eestis on neid arvatavasti 250 liiki, kuid seni on andmeid väheste liikide kohta. Liik, kes on levinud kogu maailmas ja ka Eestis, on kanaliste parasiit kana-suleväiv (*Monopon gallinae*). Tuviväiv (*Columbicola claviformis*), kes nugib tuvidel ja värvuväiv (*Philopterus passerinus*), kes nugib varblastel aga ka teistel värvulistel, on levinud küll Soomes, aga Eesti kohta seni andmed puuduvad (Chinery 2005).

Selts kahetiivalised (*Diptera*)

Alamselts sääselised (*Nematocera*)

Kahetiivaliste seltsi kuuluvate sääseliste hulgas on mitmeid lindudel parasiteerivaid sugukondi nagu pistesääsklased (*Culicidae*), habesääsklased (*Ceratopogonidae*) ja kihulased (*Stimuliidae*). Verdimevateks on sääseliste seas vaid valmikud ja enamasti emased, vastsed toituvad kas orgaanilisest ainest, vees elavatest pisiorganismidest või ei toitu üldse (Abrikossov *et al.* 1960). Kuna tegemist on lennuvõimeliste ja verest toituvate putukatega, on nad potentsiaalsed lindude vereparasiitide levitajad (Hill 1994).

Pistesääsklased on levinud kõigis maakera vööndites alates tundrast ja lõpetades troopikaga, välja arvatud vaid palavad kõrbed (Abrikossov *et al.* 1960). Pistesääsklased on enamasti öise eluviisiga, kuid mõni on aktiivne ka päeval. Tegemist on liigirikka sugukonnaga - maailmas on teada üle 3200 liigi, kellest Eestis on tänase seisuga esindatud vähemalt 35 liiki (Chinery 2005). Eestis väga tavaline harilik laulusääsk (*Culex pipiens*) on lindude malaaria vektoriks (Abrikossov *et al.* 1960).

Habesääsklased on harva pikemad kui 3-4 mm. Selles sugukonnas on üle 3500 liigi, kellest mitusada on verdimevad. Verest toituvad vaid emased, kes ründavad tihti nii imetajaid kui linde aga ka kahepaikseid ja roomajaid. Enamik liike on aktiivsed öhtul ja hommikul, jahedate pilves ilmadega ka

päeval. Habesääsklaste sülg on kergelt toksiline ning nad on haigustekitajate siirutajateks (Capinera 2006).

Kihulaste sugukonda kuuluvad väikesed, 2-3 mm pikkused, lühikeste suiste ja jalgadega sääsed. Kihulasi on eriti rohkesti veekogude lähedal, kus arenevad nende vastsed. Valmikud toituvad ainult päiksepaistelisel päeval. Verd imevad ainult emased. Sobivate niiskete suvedega võib nende arvukus plahvatuslikult kasvada, põhjustades linnupoegade surma või pesitsuspaikade hülgamist (Hill 1994). Eestis on kihulasi mõnikümme liiki (Chinery 2005).

Sugukond raudkärblased (*Hippoboscidae*)

Raudkärblaste lame ja lai keha on kohastunud liikumiseks lindude sulgede vahel, pikkade hambuliste küünistega varustatud jalad tagavad liikumise mööda peremeest, kelle peal veedab valmik kogu elu. Raudkärblased on halvad lendajad ja mõnedel liikidel puuduvad tiivad täiesti (Hill 1994), sageli heidavad pärast peremehe leidmist tiivad ära ka arenenud tiibadega liigid (McGavin 2005). Raudkärblased on ühed suurimad (2-8 mm) parasiidid, keda võib leida lindude sulestikust (Hill 1994).

Emased raudkärblased toituvad verest, mis on järglastele toiduks (Hill 1994). Vastsed väljuvad emase kehast ning nukkuvad peremeesloomal peaaegu koheselt (McGavin 2005). Levikuaktiivsus on suurim lindude rände ajal, sest lindudel parasiteerib enamik selle sugukonna liike.

Lindude raudkärblased võivad elada mitmel linnuliigil (Capinera 2006). Eriti mitmekesine on raudkärblaste liigiline koosseis röövlindudel, kelle saagiks on teised sulelised, sest sel ajal kui röövlind saaki sööb, liiguvad ohvril elanud kärblased üle uuele peremehele (Hill 1994). Võib juhtuda, et raudkärblaseid leidub pesades nii suurel hulgal, et pojad hukkuvad, nagu on täheldatud piiritajal (*Apus apus*) parasiteeriva piiritajakärbse (*Crataerhina pallida*) esinemise puhul (Capinera 2006).

Raudkärblaste sugukond sisaldab üle 100 liigi, kellest paljud on levinud väga laialdaselt (Capinera 2006). Eestis leidub raudkärbselistest lisaks piiritajakärbsele veel pääsukärbes (*Stenopteryx hirundinis*), kes talvitab nukkudena linnupesades ja peamiselt noorlindudel nugiv *Ornithomyia avicularia* (Chinery 2005).

Sugukond lihakärblased (*Calliphoridae*)

Täiskasvanud lihakärblased ei ole lindude parasiitideks, küll aga nende kuni 12 mm pikad ning värvuselt valkjad ja poolläbipaistvad, koheselt pärast toitumist aga punaka värvusega vastsed. Tavaliselt toituvad vastsed öösiti, kuid nende arvuka esinemise korral ka päeval. Olles 10-20 päeva verest toitunud, nukkuvad vastsed pesades ja umbes 11 päeva pärast väljuvad nukkudest täiskasvanud kärbsed.

Ühest pesast võib leida 100-500 lihakärblase vastset. Arvuka esinemise korral kurnavad vastsed verd imedes nii linnupoegi kui kaudsel vanalinde,

kes peavad suurendama toitmisingust. Lisaks võivad vastsed põhjustada linnupoegade otsese surma. Üldiselt eelistavad lihakärblaste vastsed peremeestena just suluspesitsejaid linde. Täiskasvanud emane muneb munad peremehe pessa, koheselt pärast koorumist on vastsed võimelised pesas olevate poegade verd imema (Hill 1994).

Selts pärislestalised (*Acariformes*)

Vähemalt 2500 liiki lestasid (40-st erinevast perekonnast) on seotud lindudega, hõivates kõikvõimalikud elupaigad oma peremeeste kehadel ja pesades (Proctor & Owens 2000). Lestad on mõõdmetelt väga väikesed, sageli mikroskoopilised verdimevad ektoparasiidid. Lindudel parasiteerivaid lestalisi leidub nii pärislestaliste (*Acariformes*) kui nugilestaliste (*Parasitiformes*) seltsidest (McGavin 2005).

Ülemsugukond sulelestad (*Analgesoidea*)

Parasiitseteks pärislestalisteks on närilestaliste hulka kuuluvad lindude sulelestad. Need spetsialiseerunud parasiidid elavad suleroodudel ja nahal. Tavaliselt on sulelestad liigispetsiifilised ning eelistavad peremeestena suluspesitsejaid linde. Sulelestad toituvad naha epidermise ja sulgede surnud osadest, peamiselt aga pärani punäärme poolt eritatud võidest (Hill 1994). Enamik sulelesti ei tekita lindudel märgatavat kahju ning mõned võivad osutada hoopis kasulikeks (kontrollides bakterite ja seente kasvu), kuid on liike (nt *Knemidocoptes mutans*), kes tekitavad suure arvukuse korral raskeid nahavigastusi ning põhjustavad linnu surma või sulgede

väljalangemist (Proctor & Owens 2000). Mõned liigid nagu *Knemidohopes gallinae* võivad põhjustada lindudel sügelust, mille tulemusel tõmbab lind ise sule välja (Capinera 2006).

Selts nugilestalised (*Parasitiformes*)

Ülemsugukond nugilestad (*Gamasoidea*)

Nugilestad moodustavad olulise osa lindude ja imetajate pesade arvukast faunast. Eristatakse fakultatiivseid ja obligatoorseid nugilesti. Esimesed elavad ja paljunevad pesas ja ronivad vaid lühikeseks ajaks peremehele, et toituda verest, parasiitseteks on neist ainult täiskasvanud ning vastsed ei toitu üldse (Proctor & Owens 2000). Obligatoorsete verdimevate nugilestade hulgas on keskseks sugukond *Dermanyssidae*. Selle sugukonna lestad parasiteerivad lindudel, tuntumad on neist kanaldest (*Dermanyssus gallinae*), kes elab kanalates, tuvipesades, laululindude puurides ja vabas looduses. Vabaltelavate lindude pesades esineb sagedamini linnulest (*Dermanyssus hirundinis*), kes paljuneb massiliselt suluspesades, eriti tehispesades (Capinera 2006).

Pärast poegade lennuvõimestumist jäävad lestad pesadesse ning elavad mitu kuud toitumata. Talvitavad peamiselt nälgivad protonümfid, kes toituvad kevadel rändelt saabunud lindudest. Mõned liigid võivad siirduda ka sulestikku, nagu näiteks varblaslest (*Dermanyssus passerinus*), kes suvel esineb pesades, talvel aga paljuneb sulestikus.

Lestad on aktiivsed tavaliselt öösel, päeval peituvad pragudesse või kuivadesse väljaheidetes (Capinera 2006). Lestad paljunevad suvel soojade ilmaga, nende tõttu muutuvad linnud rahuks, poegade areng ja kasv aeglustub ning sageli pojad surevad (Proctor & Owens 2000).

Väga suure arvukuse korral võib näha lestasid *Dermanyssus prognephilus* ronimas kõikjal pesades, nii pesaõõnuste seintel kui sissepääsu aval. Pärast poegade väljalendu võivad lestad oodata pesakasti sissepääsu juures uut peremeest. Kõrge lestad arvukuse korral võivad linnud pesitsuspaigad hüljata või lahkuvad pojad pesadest enneaegselt (Hill 1994).

Ülemsugukond puugid (*Ixodoidea*)

Nugilestaliste seltsi kuuluvad puugid on esindatud kahe täielikult parasiitse sugukonnaga: äärispuuklased (*Argasidae*) ja puuklased (*Ixodidae*). Puugid on spetsialiseerunud parasiidid, kes toituvad maismaaselgroogsete verest. Puukide tagakeha on pehme ja elastne, mis võimaldab koguda peremehest suure veretagavara. Nii noorjärgud kui täiskasvanud toituvad verest, täiskasvanud enamasti suuritel loomadel, vastsed ja nümfid aga väikestel loomadel, sageli lindudel (McGavin 2005).

Äärispuuklased elavad enamasti soojades ja kuivades piirkondades. Emased munevad munad tavaliselt lindude pesadesse või imetajate urgudesse – äärispuuklased pole reeglina peremehespetsiifilised. Paljud liigid on

haiguste levitajad ja võivad põhjustada kodulindudel olulist majanduslikku kahju (McGavin 2005).

Puuklased esinevad mitmesugustes maastikulis-kliimaatilistes vööndites. Nad on enamasti nõ karjamaa-parasiidid, kes varitsevad peremeest vabas looduses. Peremeesloomade ring on lai, puugid on võimelised pikalt nälgima ning toituvad kõigis arengustaadiumeis vaid ühe korra (Capinera 2006). Puugid on paljude viirus- ja bakteriaalsete haiguste, ainuraksete ja vereparasitide refuugiumiks ja vektoriteks, levitades selliseid haigusi nagu entsefaliit, tüüfus, tulareemia, katk, brutselloos jt (Abrikossov *et al.* 1960).

Maailmas on teada üle 245 erineva puugiliigi (Capinera 2006), Eestis on kaks olulisemat liiki võsastikes ja metsaservades ning ka metsalagendikel elav võsapuuk (*Ixodes ricinus*) ja elupaigana metsa eelistav laane- e. taigapuuk (*Ixodes persulcatus*) (McGavin 2005).

Selts lutikalised (*Heteroptera*)

Sugukond verelutikalised (*Cimicidae*)

Verelutikaliste sugukonda kuulub 75 liiki, kes on laialt levinud, redutseerunud tiibadega lindude ning imetajate ektoparasiidid. Kujult on nad ovaalsed ja lamenenud, värvuselt oranžid või punakaspruunid, keha katavad hõredad karvad. Toituvad nad ainult öösiti, päeval varjavad ennast pragudes või muudes peidupaikades (McGavin 2005). Emane muneb elu jooksul keskmiselt 200 muna. Vastsed kooruvad kolme nädala

pärast ning enne suguküpseks saamist kestuvad viis korda. Enne igat kestumist imevad nad verd. Verelutikalised on väga vastupidavad temperatuuri ja niiskuse kõikumistele ning võivad elada pikka aega toitumata. Mõned neist võivad olla ka haiguste kandjaks, näiteks on mõned liigid algloomade *Trypanozoma* kandjateks (Brusca, Brusca & Haver 2003). On teada, et Eestis elutseb pääsukeselutikas (*Oecianus hirundinis*), kes toitub pääsulastel (*Hirundinidae*) ja piiritajatel (*Apus apus*), harvem teistel lindudel (Chinery 2005).

Mõju pesapaiga valikule

Pesapaigast sõltub suuresti linnu edasine sigimisedukus, seega peaksid linnud valima järglaste kasvatamiseks võimalikult kvaliteetse territooriumi ja pesapaiga. Et suluspesitsejad linnud kasutavad sageli läbi aastate ühte ja sama pesaõnsust, siis võiks üheks pesa kvaliteedi näitajaks olla parasiitide olemasolu.

Mitmed parasiidid talvitavad vanas pesamaterjalis ja aktiveeruvad uue peremehe pesitsema asudes. Seetõttu võib parasiitide rohkus olla tunduvalt suurem pesas, mis on ehitatud vanale pesamaterjalile (Rendell & Verbeek 1996a). Seega võiks arvata, et suluspesitsejad väldivad eelnevalt kasutatud õõnsusi ja et lindude sigimisparameetrid võivad olla halvemad pesades, mis sisaldavad vana pesamaterjali (Mazgajski 2007). Vana pesamaterjali eemaldamine tõstab pesapaiga atraktiivsust, sest nii väheneb võimalik ektoparasiitide hulk ning arvatakse, et linnud suudavad hinnata

parasiitide olemasolu pesakastides ning võivad vältida pesapaiku, kus on rohkelt parasiite (Pacejka & Thompson 1996).

Lindude pesapaigavaliku eelistuste seoseid parasiitide ja vana pesamaterjali esinemisega on uuritud mitmetel liikidel (Orell, Rytönen & Ilomäki 1993; Oppliger, Richner & Christe 1994; Olsson & Allander 1995; Rendell & Verbeek 1996b). Uuringutes on töödeldud nii vana pesamaterjali, et hävitada kõik seal olevad ektoparasiidid ning vana pesadesse lisatud kirpe. Näiteks must-kärbsenäpp (*Ficedula hypoleuca*) eelistas pesakaste, mis sisaldasid vanu pesi ja seda isegi juhul, kui vanas peas oli suurendatud karpude hulka, seda võrreldes pesakastidega, mis puhastati enne sigimisperioodi (Orell, Rytönen & Ilomäki 1993; Olsson & Allander 1995). Ka Mappes, Mappes & Kotiaho (1994) leidsid, et must-kärbsenäpp eelistab alati nõ musta pesakasti puhtale. Pärast lindude sigimist loendati kõik pesades olevad kanakirbud ning selgus, et puhastatud pesades oli märkimisväärselt rohkem kirpe, kui eelneva aasta pesadest puhastamata pesakastides. Kuid näiteks õõnepääsukesed (*Tachycineta bicolor*) eelistavad pesakaste, milles parasiidid on eelnevalt hävitatud (Rendell & Verbeek 1996b). Rasvatihased (*Parus major*) aga eelistavad parasiitideta pesakaste, seda sõltumata vana pesamaterjali olemasolust (Oppliger, Richner & Christe 1994).

Ajal, mil pesapaik valitakse ja haudumine algab, on ektoparasiitide hulk pesades veel väike, sest pesaparasitiidid aktiveeruvad alles uue peremehe

pesitsema asudes (Mazgajski 2007). Reeglina on suluspesitsejate lindude puhul tavaks vana pesamaterjal eemaldada enne uue pesitsushooaja algust, mis tähendab, et ektoparasiitide hulka mõjutatakse kunstlikult (Møller 1989). Parasiitide vähesus võib olla tingitud uute pesakastide ülesriputamisest spetsiaalselt katsete jaoks ning seega ei jõua ektoparasiidid enne lindude pesitsushooaega veel massiliselt paljuneda (Mazgajski 2007). Arvatakse, et ektoparasiitidel kulub mitmeid aastaid saavutamaks arvukust, mis mõjutaks märkimisväärselt lindude pesapaigavalikut ja seeläbi ka elukäiku (Loye & Carroll 1998).

Ektoparasiitide mõju sõltub suuresti nii linnu isendist kui liigist, nende käitumuslikest kohastumusdest parasiitide leidmiseks ja hävitamiseks (Christe, Richner & Oppliger 1996) ning oskusest vana pesamaterjali eemaldada (Pacejka & Thompson 1996). Näiteks toovad sini-tihased (*Cyanistes caeruleus*) ja kuldnokad (*Sturnus vulgaris*) rohelisti aromaatsete taimede osi pesadesse – sellega pärstakse ektoparasiitide ja teiste patogeenide arengut pesades (Banbura *et al.* 1995).

Ektoparasiitide negatiivse mõju võib kompenseerida pesapaiga kvaliteet (Thompson & Neill 1991). Must-kärbsenäpi uuringute tulemused kinnitavad, et lindudele, kel napib aega pesapaiga otsimiseks ja sigimiseks, on pesapaiga turvalisus olulisem, kui selle nakatumine ektoparasiitidega (Orell, Rytönen & Ilomäki 1993).

Looduslikes õõnsustes on parasiitide uuringuid tehtud minimaalselt ja enamasti tuginevad meie teadmised pesakastiuuringutele. Esimene uuring ektoparasiitide mõjust ja arvukusest looduslikes õõnsustes (Wesołowski & Stańska 2001) näitas, et võrreldes pesakastidega on looduslikes salutihase (*Poecile palustris*) ja must-kärbsenäpi pesades kirpe harvem ja nende arvukus on väga madal. Pesakastide läheduses asuvates kärbsenäppide ja tihaste looduslikes õõnsustes oli aga kirpudega nakatumine oluliselt kõrgem (Wesołowski & Stańska 2001). See näitab, et suur parasiitide arvukus võib olla tingitud andmete kogumise metoodikast (kui koguda andmed ainult pesakastide piirkonnast) ja pesakastid tunduvad olema ektoparasiitidele palju sobivamad talvitamispaigad (Wesołowski & Stańska 2001).

Mõju sigimisedukusele

Ektoparasiitide hulgast sõltub peremehe sigimisedukus, eriti kõrge pesitsustiheduse korral, mis loob soodsad olud parasiitide ülekandeks. Parasiitidega nakatunud pesapaigad võivad mõjutada pesitsustulemuslikkust mitmeti: võib suureneada poegade suremus, väheneda poegade kasvukiirus ja teise kurna tõenäosus, samuti sigimisedukus tulevikus. Lisaks on võimalik, et parasiidid põhjustavad nihkeid munemise fenoloogias, munemise algusaeg on aga paljude liikide puhul oluline pesitsusedukust määrav faktor (Newton 1998).

Parasiitide poolt nõrgestatud linnupojad võivad manguda toitu intensiivsemalt

kui mitterakunud pesakonnad (Møller 1989; Christe, Richner & Oppliger 1996), see aga võib paljastada pesa asukoha kiskjatele (Mazgajski 2007). Sinitihase vanalinnud kompenseerivad pesakonna nakatumist aktiivsema toitmisega, see aga suurendab vanalinnu kisklusriski (Bouslama *et al.* 2002).

Kirpude mõju

Pesaõõnsustes elutsevad kirbud on ilmselt kõige silmatorkavamad ektoparasiidid ning sellepärast on nende mõju lindude elukäigule pärvinud suuremat tähelepanu kui teised ektoparasiidid. Oppliger, Richner & Christe (1994) uuringus kanakirbu mõjust rasvatihase pesitsustulemlikkusele selgus, et nakatunud pesades alustati munemist keskmiselt 11 päeva hiljem kui kontrollpesades. Pesa hülgamist esines selgelt rohkem nakatunud kui puhastatud pesades, vastavalt 60% ja 4,5%. Kurna suurus ei erinenud, küll aga oli nakatunud pesades koorumisedukus madalam ja vastkoorunud poegade suurem oluliselt suurem. Samas ei leidnud Tomás *et al.* (2007) sinitihasel kirpudega nakatumise mõju pesitsusajale, munemise algusele ega kurna suurusele. Rasvatihasel võib aga kirpude olemasolu vähendada kurna suurust (Kedra *et al.* 1996).

Hilisem munemise algus nakatunud pesades on Oppliger, Richner & Christe (1994) arvates lindude strateegiline otsus, sest pikemat aega asustamata pesakastis on pesitsusaja alguseks vähem kirpe (juhukülatajatega välja viidud või ise lahkunud). Seega on kasulikum viivitada ja riskida hilisema pesitsusega,

kuna see ei avalda nii negatiivset mõju sigimisedukusele kui arvukad parasiidid. Sinitihastel viivituskäitumist ei esinenud (Kedra *et al.* 1996), mis viitab emaste sinitihaste võimetusele hinnata või ennustada parasiitide hulka mune misaja alguseks ja seega ei kohanda nad kurna suurust. Teisalt aga võib erinev optimaalne kurna suurus sõltuda ektoparasiitide paljunemistsükli pikkusest (Richner & Heeb 1995). Kedra *et al.* (1996) uuritud sinitihase populatsioon oli nakatunud nii pika (kirbud ja lihakärblaste vastsed) kui ka lühikese arengutsükliga (lestad) parasiitidega – see võib seletada, miks kurna suurus ei muutunud (Tomás *et al.* 2007).

Kirpude mõju uuring sama uurimisala must-kärbsenäpi ja rasvatihase sigimisedukusele, näitas liigiti erinevat tulemit (Kedra *et al.* 1996). Tugevalt nakatunud pesades olid must-kärbsenäpi pojad raskemad, kuid võrreldes parasiitideta pesade poegadega, olid nende tiivad ja jooksmed lühemad. Ka rasvatihaste pojad olid raskemad kirpudega nakatunud pesades ning neil olid pikemad tiivad kui nakatumata pesades, samas jooksme pikkus ei erinenud. Nakatunud pesade poegade kõrgem kaal viitab vanalindude võimele kompenseerida nakatumist (nt suurendades poegadele toodava toidu hulka või tuues kvaliteetsemaid toiduobjekte). Kuna rasvatihased vähendasid kurna suurust vastavalt parasiitide hulga, võis see olla põhjus, miks nakatunud pesades oli poegade kvaliteet parem. Samas pole selge, kas tegemist on kohastumusega või tuleneb see emaslinnu nakatumisest tingitud kurnatusega, mis limiteerib munemist.

Must-kärbsenäpi kurna suurus ei seostunud parasiitide hulgaga ning kirpu-
dega nakatunud pesade pojad olid
võrreldes rasvatihastega kehvemate
näitajatega (Kedra *et al.* 1996).

Parasiitide negatiivse mõju keeru-
kust ilmestab sinitihastel tehtud katse
(Gallizzi *et al.* 2008), kus vanalinnud
nakatati enne haudumist kanakirpu-
dega. Vältimaks võimalikke emaeefekte
või geneetilist mõju, vahetati naka-
tatud vanalindude kurnad parasiitidest
puhastatud vanemate munade vastu.
Kõik pesad puhastati kirpudest ja pojad
kasvasid üles parasiitideta pesades. Enne
haudumist nakatunud vanalindude
pojad olid lühema jooksmega ning neil
oli rohkem puuke. See võib olla tingitud
haudumise mõjust poegade arengule ja
nende koorumisaegset konditsioonist.
Kuna haudumine on energeetiliselt
kulukas, siis on võimalik, et nakatunud
emased ei suuda haududa efektiivselt
ning see võib mõjutada poegade kasvu
ning vähendada nende resistentsust
puukide vastu (Gallizzi *et al.* 2008).

On ka uuringuid, kus kirpude mõju
lindude sigimisedukusele pole tähel-
datud. Näiteks, Mappes, Mappes &
Kotiahho (1994) ei leidnud must-kärb-
senäpi uurides, et kanakirbu arvukus
mõjutab lindude sigimisedukust. Kirpude
arvu ja poegade kehamassi vahel ei
leitud olulist seost ning seega eeldati, et
isegi kõige rohkem nakatunud pesades
oli kirpude arvukus normaalne ning
linnud on kohastunud kõrge kirpude
arvukusega. Kuid samas mõnsid
uurijad, et see on pruugi nii olla teiste
suluspesitsejate liikide puhul.

Vastupidiselt negatiivsete tulemustega
uuringutele, leidsid Heeb *et al.* (1998), et
munemise ajal nakatunud sinitihastel oli
vähem sigimise ebaõnnestumisi ja neil
oli rohkem poegi, kui kirpudest puhas-
tatud vanalindudel. Lisaks olid nende
pojad raskemad, pikemate tiibadega ja
lennuvõimestusid varem.

Kärblaste mõju

Korsika sinitihaste populatsioon on
erandlik, sest sealsed sinitihased on
kõige rohkem lihakärblastega naka-
tunud populatsioon Euroopas ning liha-
kärblased on võrreldes teiste ektoparasiit-
tidega kõige sagedasem parasiit pesades
(Hurtrez-Boussès *et al.* 1998). Kärblastega
nakatunud pesades on pojad kergemad,
lühema jooksmega ja madalama hema-
tokritiga (Hurtrez-Boussès *et al.* 1998).
Vanalindude toitmissagedus on parasiit-
tidega nakatunud pesades 65% kõrgem
nakatumata pesadest, kuid siiski ei suuda
vanalinnud kompenseerida parasiitide
mõju. Seejuures ei ilmnenud kuni üheksa
päeva vanustel poegadel lihakärblaste
mõju, millest võib järeldada, et vanemad
suutsid kompenseerida parasitismi mõju
ainult ajani, mil poegade energeetilised
vajadused on suhteliselt madalamad,
samuti ka lihakärblaste veretarbimine
(Hurtrez-Boussès *et al.* 1998).

Lihakärblaste (*Protocalliphora azurea*)
negatiivne mõju ei pruugi alati kajastuda
poegade parameetrites. Näiteks Merino
ja Potti (1995) ei leidnud olulist mõju
must-kärbsenäpi poegade keha para-
meetritele, küll aga põhjustasid kärb-
lased poegade suremust. Üks võima-
likke põhjuseid, miks mõju kehakaalule

ja jooksme pikkusele ei leitud, võib olla raskelt nakatunud poegade varane suremus, mis võimaldas ellujäänuil omandada rohkem ressursse. Lisaks uuriti lihakärblaste ja kanalestate omavahelisi seoseid ja nende koosmõju must-kärbsenäpi sigimisedukusele. Ilmnes, et poegade kehakaal oli suurem pesades, kus oli vähe lestasid, aga lestate mõju vähenes märgatavalt, kui pesas oli arvukalt lihakärblaste vastseid (Merino & Potti 1995).

Vanalindude kompenseerimisvõimet ilmestab Bouslama *et al.* (2002) uuring, kus pärast pesade termilist töötlemist vähenes neis lihakärblaste ja puukide hulk märkimisväärselt, kuid parasiitide arvu vähenemine ei avaldanud olulist mõju pesapogade parameetritele ja kasvule. Vanemad kompenseerisid parasiitide kahjulikud mõjud, suurendades pesakülastuste arvu ja toitmissagedust – võrreldes nakatunud pesadega külastati pesi saagita tunduvalt harvem väiksema nakkusega pesades, mis viitab sellele, et kõrge nakkuse korral investeeriti rohkem pesa hügieeni.

Sääsklaste ja kihulaste mõju

Võrreldes mittelendavate pesaparasiitidega on enamiku lendavate ektoparasiitide bioloogiast ja potentsiaalsest mõjust lindudele vähe teada. Ilmselt on lendavate verdimevate parasiitide roll suurem võimalike haigustekitajate levitajatena. Üldiselt ei mõjuta kihulased lindude sigimist negatiivselt, kuid ebasoodsate ilmastikutingimuste, toidunappuse ning sääskede massilise

esinemise korral võivad tagajärjed olla märkimisväärsed (Tomás *et al.* 2008). Nagu teisedki ektoparasiidid, võivad sääsklased ja kihulased suurendada poegade energiavajadust ning seega peavad vanemad suurendama toitmissagedust kompenseerimaks parasiitide negatiivset mõju. Kihulased ja habesääsklased on kindlasti ohtlikumad just lennuvõimetutele poegadele, kes on pesas ja seega võimetud ennast kaitsma (Tomás *et al.* 2008).

Habesääsklaste ja kihulaste esinemisagedus sinitihaste pesades võib olla vastavalt 98% ja 46 %, kusjuures suuremates pesades oli sääsklasi rohkem (Tomás *et al.* 2008). Haudumise kuupäeva, emase tervisliku seisundi, pesakonna suuruse ning habesääsklaste esinemise vahel seoseid ei leitud. Küll aga seostus poegade tervislik seisund ja kehakaal negatiivselt ning vanemhoole positiivselt sääsklaste esinemisega. Kihulasi oli tunduvalt rohkem pesades, mille pojad koorusid hiljem (Tomás *et al.* 2008).

Lestaliste mõju

Lestade võimalikust mõjust lindude pesitusedukusele on samuti vähe teada. On leitud, et must-kärbsenäpil mõjutab pesades olev kanalestate rohkus negatiivselt poegade kehakaalu ja jooksme pikkust (Merino & Potti 1995) ning langetab hematokriti taset (Proctor & Owens 2000), suitsupääsukesel (*Hirundo rustica*) aga vähendab haudumisedukust (Proctor & Owens 2000). Samuti mõjutavad lestad pesapogade omavahelist konkurentsi ja poegade ellujäämist.

Näiteks ei sisenenud intensiivse lestanakuse korral mõned must-kärbsenäpi vanalinnud poegade toitmiseks pesakasti, mis põhjustas linnupoegade võitluse parima positsiooni pärast pesakasti avause juures. Lisaks oli lestade mõju suurem nendes pesakondades, mis olid madalakvaliteedilistes pesapaikades (Merino & Potti 1995).

Ektoparasiitide mõju immuunsüsteemile

Tõhusalt funktsioneeriv immuunsüsteem on organismidele hädavajalik, et olla kaitstud võimalike infektsioonide ja patogeenide eest. Ektoparasiidid, eelkõige verdimevad ja lendavad putukad, on aga mitmete haigustekitajate vektoriteks ning võivad vähendada peremeesliikide ellujäämis- ja paljunemisvõimalusi. Ektoparasiitide mõju käsitlevad uuringud lindude immuunsüsteemile on pigem harvad.

Pääsukeselutikad (*Oeciacus hirundinis*) ja kanakirbud vähendavad räästapääsukese (*Delichon urbicum*) vanalindude kehamassi ja hematokriti, kuid immuunoglobuliini ja leukotsüütide hulga märgatav suurenemine veres ei seostunud ektoparasiitidega (Christe *et al.* 2002). See võis olla tingitud sellest, et katse käigus ei suudetud eemaldada pesadest kõiki parasiite ning järelejäanud ektoparasiitide hulk oli piisavalt suur, et esile kutsuda immuunsüsteemi kaitsereaktsioonid. Samas ei saa välistada, et vanemate tervislik seisund oli mõjutatud poegade suurenenud toiduvajadusest ning vanalindude kurnatus ja stress võisid samuti esile kutsuda kaitsereaktsioonid (Christe *et al.* 2002).

Viimastel aastatel on hakatud rohkem tähelepanu pöörama puukide mõjule. Heylen & Matthysen (2008) leidsid, et võsapuukidega nakatumine põhjustab rasvatihastel hematokriti languse ning suurendab punaliblede settimise taset. Samas ei täheldatud olulisi muutusi leukotsüütide kontsentratsioonis (kõrgenenud leukotsüütide kontsentratsioon on iseloomulik põletikulistele protsessidele) ja üldises konditsioonis. Kuna punalibled on hapnikukandjad, sõltub neist suur osa ainevahetuse protsessidest. Hematokriti langus viitab sellele, et võsapuuk vähendab punaliblede arvu veres suuremal määral, kui neid juurde toodetakse. Puukide mõju hematokriti tasemele oli sugupoolte vahel erinev – puukidega nakatunud isaslinde hematokritt oli oluliselt madalam kui emastel (Heylen & Matthysen 2008).

Uurimaks parasiitide mõju kontrollitud tingimustes, oleks vaja teha laborikatseid. Seni pole see laialdane praktika. Heylen & Matthysen (2008) laborikatsete tulemused tõendavad, et võsapuuk põhjustab antigeenide poolt indutseeritud immuunsüsteemi kaitsereaktsiooni rasvatihastel, kuid samas täheldasid autorid, et seesuguse reaktsiooni esilekutsumiseks on vaja palju intensiivsemat puukidega nakatumist, kui seda looduses üldiselt esineb.

Heeb *et al.* (1998) leidsid, et kui kirbud kutsuvad esile peremehel immuunvastuse, siis on võimalik, et enne munemist nakatunud emalinnud toodavad antikehasid, mis kanduvad munadesse. Need antikehad võivad vähendada poegade

stressi, aktiveerides immuunsüsteemi kaitseks kirpude vastu. Emased sini-tihased, kes olid tugevalt nakatunud kirpudega, võisid munadesse üle kanda rohkem antikehasid, mis tagab poegade suurema resistentsuse kirpudele ning pärast koorumist on neil poegadel kirpudega nakatumise korral suurem tõenäosus ellu jääda.

Ektoparasiitide pikaajaline mõju

Ökoloogiliste protsesside tagajärjed võivad avalduda teatud aja pärast. Nii näiteks võivad sigimisaegsed ebasoodsad ilmastikutingimused mõjutada järglaste endi sigimisedukust (Newton 1998). Ka ektoparasiitide puhul on täheldatud mõjusid, mis ei piirdu ainult käesoleva sigimishooajaga. Pikaajaliste mõjude all käsitletakse siinkohal mõju poegade või vanalindude enda ellujäämusele ja pesitsusedukusele järgnevatel sigimiskordadel.

Ameerika kaljupääsukestega (*Hirundo pyrrhonota*) läbiviidud katse käigus eemaldati täiskasvanud pääsukeste ektoparasiidid (kirbud, lestad, suleväivid) ning hiljem uuriti iga-aastast ellujäämist nii ektoparasiitidest puhastatud kui mittepuhastatud lindudel (Brown, Brown & Rannala 1995). Kaljupääsukesed pesitsevad sageli väga tihedate kolooniatena ja seal on soodsad olud ektoparasiitide levikuks. Tulemused näitasid, et 45-st uuritud kolooniast 37-s oli parasiitidest puhastatud vanalindude (nii isaste kui emaste) ellujäämus keskmiselt 33% suurem, mis tähendab, et parasiidid lühendasid lindude eluiga ligikaudu 9 kuud. Parasiitidest puhastatud

pääsukesed kaotasid ka sigimishooaja jooksul vähem oma kehakaalust ning nad olid enne rände algust paremas füüsilises seisundis kui parasiitidega linnud (Brown, Brown & Rannala 1995). On teada, et kaljupääsukeste kehamass on otseses seoses nende ellujäämisega (Brown, Brown & Rannala 1995) ning seega on võimalik, et parasiitide põhjustatud kaalulangus võib isendi ellujäämise seisukohalt väga tähtsat rolli mängida. Sama on näidanud pääsukeselutikate eemaldamine räästapääsukeste pesadest. Räästapääsukesed, kellel esines lutikaid, kaotasid sigimishooajal tunduvalt rohkem kehamassist, võrreldes ektoparasiitidest puhastatud pesadest pärit vanalindudega (Christe *et al.* 2002).

Brown, Brown & Rannala (1995) uurisid kas ektoparasiitide esinemine seostub kaljupääsukeste fenotüübiliste tunnustega, mis mõjutavad ellujäämist. Näiteks võivad parasiidid tugevamini nakatada just neid linde, kelle üldine tervislik seisund ja immunoloogiline kompetents on kehvem. Tulemused näitasid, et rohkete ektoparasiitidega linnud ei ole loomupäraselt „vähemkvaliteetsed“ ning pärast ektoparasiitide eemaldamist on lindude ellujäämisvõimalused võrdsed, sõltumata neil enne olnud parasiitide hulgast. Kuna katse käigus hävitati kõik lindudel olevad ektoparasiidid, siis ei saa täpselt öelda, millisest parasiidist vabanemisel oli ellujäämisele suurim mõju, kuid võib eeldada, et kirpude eemaldamisel, sest on teada nende negatiivsed mõjud kaljupääsukestele. Kindlasti mõjutasid pääsukeste ellujäämist suleväivid, sest

väiuid söövad peremehe sulgi ja seega peab lind tõstma oma ainevahetuse kiirust, et kompenseerida suurenenud soojakadu. Ainevahetuse kiirendamine väikestel lindudel on aga kulukas, eriti halva ilmaga ning mõjutab seega lindude üldist ellujäämist (Brown, Brown & Rannala 1995). Mitmed ektoparasiidid, nagu lihakarblased, kirbud, lutikad või lestad, on võimelised suure arvukuse korral imema peremehest palju verd. Näiteks põhjustavad nad türkiispääsukestel (*Progne subis*) kehveresust ja seejärel surma. Samuti võivad need parasiidid nõrgestada pääsukesti, muutes nad kergemini haavatavaks teistele nakkustele nagu kopsupõletik, tuberkuloos, seeninfektsioonid ning lindude rõuged (Hill 1994).

Merino & Potti (1995) leidsid, et mustkärbsenäpi suremus pesast lahkudes on suurem kergetel ja lühikese jooksmeega poegadel. Seega on ektoparasiitidega nakatunud pesadest pärit pojad kehvamate morfoloogiliste parameetritega ja nende ellujäämus on madalam. Samuti võivad parasiitidega nakatunud pesadest pärit pojad olla halvemad lendajad või lihtsalt nõrgestatud ning on seega kergem saak kiskjatele (Møller 1989). Ektoparasiitide tõttu võivad linnud suurendada oma sulestiku puhastamisele kuluvat aega, mis tähendab, et väheneb valvsus kiskjate suhtes ning jääb vähem aega toiduotsinguks (Brown, Brown & Rannala 1995).

Heeb *et al.* (1998) leidsid aga, et ektoparasiitidel võib olla ka positiivseid mõjusid. Nimelt oli munemise ajal kirpu- dega nakatunud rasvatihastel järgmisel

aastal rohkem „lapselapsi“. See võis olla tingitud sellest, et vanemate nakatumine tagab järglaste kohanemise parasiitidega, nad ei ole viimaste suhtes nii tundlikud ja neil on suurem tõenäosus ellu jääda.

Võimalikud haiguslevitajad

Verdimevad ektoparasiidid võivad levitada mitmeid vereparasiite ja haigustekitajaid, mis mõjuvad lindude elukäigule negatiivselt, kuid nende tegeliku rolli kohta haiguste vektoritena looduslikes populatsioonides on veel vähe teada. On leitud, et kirbud võivad ühelt peremehelt teisele liikudes soodustada haiguste levikut (Abrikossov *et al.* 1960). Kirbud võivad olla mitmesuguste bakterite, riketsiate, viiruste ja algloomade vektoriteks, lisaks levitavad nad müksomatoosi, tüüfust ja katku (Brusca, Brusca & Haver 2003). Sellepärast on sageli võimatu eristada otset ja kaudset ektoparasiitide mõju peremehele.

Näiteks sinitihase puhul on leitud, et pesitsusajal uuritud emaslindudest oli 96% nakatunud vereparasiitidega, kõige enam esinesid *Haemoproteus majoris*, *Leucocytozoon majoris* ja *Trypanosoma avium* (Tomás *et al.* 2007). *Haemoproteus majoris* on rakusisene vereparasiit, kes levib lüliljalgsete ektoparasiitide abil, *Trypanosoma avium* on rakuväline parasiit, kes tungib vereringesse ning keda levitavad mitmed verdimevad selgrootud. Ektoparasiitide ja vereparasiitide vahelist seost näitab see, et parasiitidest puhastatud pesakastides pesitsevail emaslindudel oli vähem vereparasiite, kuid kontrollpesakastidest pärit linnud olid rohkem nakatunud (Tomás *et al.*

2007). *Leucocytozoon*'i esinemist ei osatud täpselt seostada ühegi ektoparasiidiga, küll aga oli *Trypanosoma* esinemine selgelt seotud raudkärblaste vastsete ning *Haemoproteus*'e esinemine oli seotud täiskasvanud kirpude hulgaga pesades (Tomás *et al.* 2007). Seega kinnitavad uuringu tulemused, et mõned ektoparasiidid võivad toimida vereparasiitide vektoritena, kuid ekslik oleks järeldada, et kõik ektoparasiidid samamoodi toimivad. Väikestel geograafilistel ja ökoloogilistel skaaladel saab vereparasiitide esinemist selgelt seostada ektoparasiitidest nakkuse siirutajate rohkusega. Kui ektoparasiitide hulk kasvab, siis on lindudel suurem tõenäosus nakatuda vereparasiitidega (Tomás *et al.* 2007).

Positiivset seost ektoparasiitidest siirutajate ja vereparasiitide esinemise vahel pole mitte alati leitud. Nii näiteks ei leitud ektoparasiitidel, eelkõige pääsukeselutilkal, mõju vereparasiitide esinemissagedusele räästapääsukestel – nii ektoparasiitide rohkete, kui neist puhastatud pesade linnud olid ühtemoodi nakatunud vereparasiidiga *Haemoproteus prognei* (Christe *et al.* 2002). Küll aga suurenes vereparasiitidega nakatunud lindude osakaal sigimisperioodi jooksul, seda ilmselt seetõttu, et ka parasiitide arvukus kasvas pesitsushooaja edenedes.

Kihulased ja habesääsklased on suluspesitsevatel lindudel parasiteerivatest putukatest ühed enim liikuvad ja seega on nad potentsiaalsed parimad vereparasiitide ja haigustekitajate siirutajad. Kuid on võimalik, et ka parasiidid suudavad kuidagi hinnata võimalikku peremehe nakatumist ja valivad peremehe vastavalt.

Selle kinnituseks leidsid Tomás *et al.* (2008), et kihulasi ja habesääsklasi esines rohkem nendes sinitihaste pesades, kus emaslindude vereparasiitide (*Trypanosoma*, *Leucocytozoon*) hulka oli eksperimentaalselt vähendatud. Seega ei saa väita, et vereparasiitide vähesus oleks seotud väiksearvuliste pesaparasiitidega vaid viitab pigem sellele, et kihulased ja sääsed eelistavad rünnata just neid linde, kes on vähem nakatunud ning seega on vereparasiitide rohkuse ning kihulaste ja sääskede arvukuse vahel tugev negatiivne seos (Tomás *et al.* 2008). Teisalt võib vereparasiitide hulk sõltuda lisaks ektoparasiitidele ka vanemate jõupingutusest parasiitidest vabanemiseks või mõlema faktori koostmõjust (Tomás *et al.* 2007).

Ainukesed ektoparasiidid, kes pole tõenäoliselt vereparasiitide vektoriteks on suleväivid, kuna nad toituvad linnu sulgedest ja epidermise produktidest ning seega pole väga tõenäoline, et nad mõjutavad linnu nakkuslikku seisundit otseselt (Christe *et al.* 2002).

Arutelu

Verdimevad ektoparasiidid nagu kirbud ja sääsklased on potentsiaalsed haigustekitajate vektorid ning verelutikad ja lihakärblaste vastsed võivad märgatavalt nõrgestada linnust peremeest või põhjustada viimase surma. Seega on nende mõju lindudele kindlasti suurem, kui mitte verdimevatel parasiitidel – väividel ja sulelestadel. Samas kui puugid on samuti potentsiaalsed haigustekitajate levitajad ning võivad verd imedes ka oluliselt nõrgestada peremeest, on

siiski nende kohta tehtud vähe uurin-
guid ning alles viimasel ajal on hakatud
neile rohkem tähelepanu pöörama.
Väivilised ja sulelestad tunduvad mõju-
tavat lindude tervislikku seisundit kõige
vähem ja ilmselt sellepärast on neid nii
vähe uuritud. Kuid samas, nagu näitab
Brown, Brown & Rannala (1995) uuring
võivad suleväivid mõjutada pääsukeste
pikaajalist ellujäämist ning sellest võib
järeldada, et suleväivid on võimelised
mõjutama ka teiste väikeste lindude
ellujäämist ja seega ei ole nende mõju
sugugi nii tühine kui arvatakse ja kind-
lasti vajaks rohkem tähelepanu.

Selge ülevaate saamiseks ektoparasiitide mõjust lindudele peaks uurima kõiki võimalikke parasiite, kuna ektoparasiitide mõju on erinev. Kuid tihtipeale võib lindudel leida mitmeid ektoparasiitide liike samaaegselt ning seega pole selge, kuidas ja mil määral mõjutab üks konkreetne ektoparasiit peremehe elukäiku. Probleemi lahendamiseks oleks vaja eksperimentaalseid uuringuid laboritingimustes, kus uurijad saavad nakatada linde vaid kindlate ektoparasiitidega ning mõõta lindude käitumuslikke ja füsioloogilisi vastuseid.

Ektoparasiitide mõju lindude pesapai-
gavalikule erineb liigiti. Kui õõnepääsu-
keste ja rasvatihaste puhul võib tähel-
dada vana pesamaterjali ja parasiitidega
nakatunud pesade vältimist (Oppliger,
Richner & Christe 1994; Rendell &
Verbeek 1996b), siis must-kärbsenäpp
eelistas vana pesamaterjaliga pesakasti,
isegi kui seal oli arvukalt ektopara-
siite (Orell, Rytönen & Ilomäki 1993).

Samas võib ektoparasiitide negatiivset
mõju kompenseerida pesapaiga kvali-
teet ning kui lindudel on vähem aega
pesapaiga otsimiseks ja sigimiseks, siis
on pesapaiga turvalisus olulisem ning
kaalub üles ektoparasiitide mõju. Samas
on aga näiteks lestade mõju suurem
nendes pesakondades, mis on mada-
lakvaliteedilistes pesapaikades (Merino
& Potti 1995) ning ektoparasiitide mõju
tugevus on tingitud lisaks erinevatest
kliimaatilistest teguritest nagu tempe-
ratuur ja vihm (Merino & Potti 1996).
Samas aga, kui madala kvaliteediga
pesapaigas on ektoparasiitide mõju
suurem, siis peaksid linnud kvaliteet-
sete pesapaikade puuduse korral igal
juhul eelistama parasiitide vabu pesa-
paiku. Seega võivad eri liikidel vastavalt
olukorrale olla erinevad otsustusreeglid
pesapaiga valikul ning kõrge parasiiti-
dega nakatumine tundub olevat hind,
mida suluspesitsejad peavad maksma
pesapaiga turvalisuse eest. Samuti sõltub
ektoparasiitide mõju suuresti lindudest
endast ning nende käitumuslikest kohas-
tumustest parasiitide hävitamiseks ning
oskusest vana pesamaterjali eemaldada.
Kuna lindudel, kes viskavad ise vana
pesamaterjali välja või toovad pessa
aromaatseid taimi, mis vähendavad
parasiitide hulka, ei ole ektoparasiitide
hulk pesapaigavalikul nii oluline, kui
neil lindudel, kellel sellised kohastu-
mused puuduvad.

Ektoparasiitide mõju hindamisel pesa-
paigavalikule on suureks probleemiks
looduslikes õõnsustes tehtud uurin-
gute vähesus, kuna pesakastiuurin-
gud ei pruugi kajastada tegelikku olukorda

looduses ja seega anda adekvaatset tagasisidet. Samuti on uurijatel tavaks eemaldada vana pesamaterjal enne uue pesitsushooaja algust, mis tähendab, et ektoparasiitide hulka vähendatakse kunstlikult ning uute pesakastide ülesriputamiseks pakutakse lindudele täiesti puhtaid pesakaste. Ektoparasiitidel kulub aga mitmeid aastaid sellise arvukuse saavutamiseks, et märkimisväärselt mõjutada lindude elukäiku, nagu leidsid Loye ja Carroll (1998), see võib seniste uuringute tulemused kahtluse alla seada. Kindlasti peaks läbi viima uurimusi looduslikes õõnsustes, et välja selgitada tegelik ektoparasiitide arvukus ja mõju pesapaigavalikule. Samuti oleks vaja uurida, kas looduslike õõnsuste vähesus võib olla põhjuseks, miks linnud valivad sigimiseks pesakaste, mis on ektoparasiitide rohked ning kui suurt rolli mängib valikus pesakastide suurem turvalisus kiskjate eest.

Võib väita, et ektoparasiidid ei ole pesapaigavalikul kõige tähtsam aspekt, kuid võimalusel tuleks valida parasiitide vabad pesad, kuna üldiselt on parasiitidega nakatunud pesades madalam sigimisedukus. Ektoparasiidid võivad mõjutada nii haudumise algust, kurna suurust, koorumisedukust aga ka poegade tervislikku seisundit, keha parameetreid, suremust, lennuvõimestumise aega ning sellele järgnevat ellujäämist (vt Tabel 1). Samuti esineb pesa hülgamist rohkem parasiitidega nakatunud pesades ning verdimevate parasiitide poolt nõrgestud pojad võivad toitu manguda palju intensiivsemalt (Christe, Richner & Oppliger 1996), mis võib paljastada pesa asukoha kiskjatele.

Samamoodi nagu ektoparasiitide mõju erineb pesapaigavaliku puhul liigiti, on see nii ka sigimisedukuse puhul. Kui näiteks Oppliger, Richner & Christe (1994) leidsid, et kirkpudega nakatunud rasvatihase pesades on väiksem sigimisedukus, siis Tomás *et al.* (2007) ei täheldanud sama sinitihase puhul. See näitab, et fülogeneetiliselt lähedaste peremeeliikide puhul võib parasiitide mõju sigimistulemuslikkusele olla erinev ja seega võivad erinevused kaugemate liikide vahel olla veelgi suuremad. Samas ei sõltu sigimisedukus ainult ektoparasiitide rohkusest vaid nagu ka eelpool mainitud mängivad suurt rolli lindude enda käitumuslikud kohastumused ning kindlasti pesapaiga kvaliteet.

Kuid on ka uuringuid (Mappes, Mappes & Kotiaho 1994), kus pole leitud ektoparasiitide märkimisväärselt mõju lindude sigimisedukusele või on hoopis täheldatud positiivset mõju (Heeb *et al.* 1998). Sellest võib järeldada, et lindudel on tekkinud kohastumused parasiitide negatiivse mõju vältimiseks. Näiteks, Bouslama *et al.* (2002) leidsid, et vanalinnud on võimelised kompenseerima parasiitide kahjulikud mõjud, suurendades selleks omapoolset hoold – külastuste arvu ja toitmissagedust ning investeerivad rohkem aega pesa hügieeni. Selleks, et saada selget ülevaadet ektoparasiitide mõjust erinevate linnuliikide sigimisedukusele, peaks läbi viima katseid ühesugustes kliimaatilistes tingimustes ja soovitatavalt samal uurimisalal või siis välistama kliimaatilised tegurid ja tegema laborikatseid.

Table 1. Ülevaatatabel ektoparasiitide mõjust lindudele.
Table 1. Summarising table of the effects of ectoparasites on birds.

Liik / Species	Parasiit / Parasite	Mõju / Effect	Viide / Reference
Rasvathane (<i>Parus major</i>)	Kirbud (<i>Siphonaptera</i>)	Eelistab parasiidivabu õõnsusi; munemisalguise nihkumine hilisemaks; suurenes pesade hulgamine; vähenes koormisedukus; vastikoornud poegade kõrgem suremus	Opplinger <i>et al.</i> 1994
		Kurna suuruse vähenemine; Poegade kaalu suurenemine ja tiiva pikenedamine	Kedra <i>et al.</i> 1996
		Nakatuud lindudel rohkem „lapselapsi“; poegade ellujäämus suurem	Heeb <i>et al.</i> 1998
	Kirbud (<i>Siphonaptera</i>) ja lestad (<i>Acariformes</i> & <i>Parasitiformes</i>)	Pojad manguvad toitu intensiivsemalt	Christe <i>et al.</i> 1996
	Puugid (<i>Ixodoidea</i>)	Hematokriti taseme langus ja punaliblede settimise taseme suurenemine vanalindudel	Høyen & Matthysen 2008
Sinitihane (<i>Cyanistes caeruleus</i>)	Kirbud (<i>Siphonaptera</i>)	Mõju puudus	Tomàs <i>et al.</i> 2007
		Poegade lühem jookse ja suurenemud puukide arv	Gallizzi <i>et al.</i> 2008
		Rohkem poegi; pojad raskemad, pikemate sulgedega ja lennuvõimestusid varem	Heeb <i>et al.</i> 1998
	Lihakärblased (<i>Calliphoridae</i>)	Poegade kaalu vähenemine, pojad lühema jooksmeega ja madalama hematokriti tasemega; suurenes poegade toitmissagedus	Hurtrez-Boussès <i>et al.</i> 1998
	Sääsklased (<i>Nematocera</i>)	Haudumise kuupäeva ja vanalindude tervislikule seisundile mõju puudus; poegade tervislik seisundi halvenemine; suurenes vanemhoole	Tomàs <i>et al.</i> 2008

Liik / Species	Parasiit / Parasite	Mõju / Effect	Viide / Reference
Must-kärbsenäpp (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	Kirbud (<i>Siphonaptera</i>)	Poegade kaalu suurenemine, kuid tiiva ja jooksme lühenemine	Kedra <i>et al.</i> 1996
	Lihakärbased (<i>Calliphoridae</i>)	Mõju puudus	Mappels <i>et al.</i> 1994
	Lestad (<i>Acariformes</i> & <i>Parasitiformes</i>)	Poegade parameetritele mõju puudus, kuid suurem poegade suuremus	Merino & Potti 1995
	Lestad (<i>Acariformes</i> & <i>Parasitiformes</i>)	Poegade kaalu vähenemine ja pojad lühema jooksmega, väheneb ellujäämistõenäosus pärast pesast väljalendu	Merino & Potti 1995
Öonepääsuke (<i>Tachycineta bicolor</i>)	Kirbud (<i>Siphonaptera</i>)	Eelistab parasiidivabu õõnsusi	Rendell & Verbeek 1996b
Kaljupääsuke (<i>Hirundo pyrrhonota</i>)	Suleväivid (<i>Mallophaga</i> spp.)	Suurenenud energiakulu, väheneb üldine ellujäämus	Brown <i>et al.</i> 1995
Suitsupääsuke (<i>Hirundo rustica</i>)	Lestad (<i>Acariformes</i> & <i>Parasitiformes</i>)	Madal haudumisedukus	Proctor & Owens 2000
Räästapääsuke (<i>Delichon urbica</i>)	Pääsukeselutikas (<i>Oecianus hirundinis</i>)	Kehakaalu ja hematokriti taseme vähenemine vanalindudel, väheneb ellujäämistõenäosus	Christe <i>et al.</i> 2002

Kuna uurimused, mis kajastaksid ektoparasiitide mõju lindude immuunsüsteemile ei ole just väga sagedased, on raske teha ka järeldusi parasiitide mõju kohta. Üldiselt täheldati ektoparasiitide (pääsukeselutika, kirpude ja puukide) tõttu hematokriti taseme vähenemist nii räästpääsukestel kui sinutihastel, kuid ainult sinitihastel märgati punaliblede settimise taseme suurenemist. Võsapuuk leiti põhjustavat anti-geenide poolt indutseeritud immuunsüsteemi kaitsereaktsiooni rasvatihastel (Heylen & Matthysen 2008), kuid samas leidsid autorid, et antud reaktsiooni esilekutsumiseks on vaja palju intensiivsemat puukidega nakatumist, kui seda looduses üldiselt esineb. Samuti võib immuunkaitse-reaktsioonid esile kutsuda ektoparasiitide poolt põhjustatud vanalindude kurnatus ja stress. Heeb *et al.* (1998) leidsid, et kirpude põhjustatud immuunvastuse reaktsioon paneb parasiitidega nakatunud emaslinnud tootma anti-kehased, mille nad kannavad üle munadesse. Need anti-kehad võivad vähendada linnupoegade stressi ning viivad poegade suuremale kirpude taluvusele ja resistentsusele. Mõju linnu immuunsüsteemile on looduses keeruline mõõta ning arvestatava tulemuse saamiseks on tarvis mõõta mitut erinevat näitajat. Samuti võivad immuunvastust põhjustavad tegurid olla väga erinevad ja omavahel korreleeruda ning seega on raske leida konkreetseid põhjuseid.

Uurimuste tulemused kinnitavad, et ektoparasiidid on võimelised mõjutama lindude pikaajalist ellujäämist

negatiivselt. Üldiselt nõrgestavad ektoparasiidid linnu tervislikku seisundit, muutes nad kergemini haavatavaks teistele nakkustele nagu kopsupõletik, tuberkuloos, seeninfektsioonid ning lindude rõuged või sunnivad linde tõstma ainevahetuse kiirust, et kompenseerida suurenenud soojuskadu. Mitmed ektoparasiidid võivad suure arvukuse korral põhjustada lindudel kehveresust ning surma. Samuti võivad ektoparasiidid põhjustada kehakaalu kaotust sigimisperioodi jooksul, mis tähendab, et parasiitidega nakatunud linnud on enne rände algust kehvas füüsilises seisundis ning neil on suurem tõenäosus hukkuda. Näiteks kalju- ja räästapääsukeste (nii isaste kui emaste) ellujäämus oli suurem parasiitidest puhastatud lindudel (Brown, Brown & Rannala 1995; Christe *et al.* 2002). Kuna pärast pesast väljalendu kannatavad suurema suremuse all just väiksema kehakaaluga ja lühema jooksmega pojad, siis olukorras, kus pojad on pärit ektoparasiitidega nakatunud pesadest, ning parasiitide tõttu on neil kehvemad morfoloogilised parameetrid, on neid suurem tõenäosus hukkuda. Seega on ektoparasiidid võimelised mõjutama lindude pikaajalist ellujäämist, ning ebasoodsate kliimaatiliste olude ja toidupuuduse korral, kui parasiitide mõjud avalduvad märksa selgelt kui soodsates tingimustes, võivad tagajärjed olla drastilised.

Ainukeseks vastandlikuks uurimustööks, kus ei täheldatud ektoparasiitide negatiivset mõju, oli Heeb *et al.* (1998) uurimus, milles selgus, et nendel sinitihastel, kes olid kirpudega nakatunud

munemise ajal, oli järgmisel aastal rohkem „lapselapsi“ võrreldes lindudega puhastatud pesadest. See näitab, et vanemate nakatumine tagab poegade kohanemise parasiitidega või teatud resistentsuse ning neil on suurem tõenäosus ellu jääda. Kindlasti võiks sarnaseid uuringuid läbi viia ka teiste linnuliikide ja ektoparasiitidega, et välja selgitada, kas tegemist on ainult sinitihaste kohastumusega kirpude suhtes või on üldiselt lindudel tekkinud kohastumused parasiitide negatiivse mõju vältimiseks.

Teadmisi ektoparasiitidest kui vektoritest vereparasiitide ja haiguste levitajana looduses on äärmiselt vähe, mis pärsib ektoparasiitide ja vereparasiitide vahelisi suhete ja nende mõju mõistmist. Uuringud tõestavad, et mitmed verdimevad ektoparasiidid nagu kirbud, raudkärblaste vastsed, kihulased ja habesääsklased on haigustekitajate vektoriteks. Vereparasiitidest oli *Trypanosoma* esinemine selgelt seotud raudkärblaste vastsete ning *Haemoproteus*'e esinemine täiskasvanud kirpude hulgaga pesades. Samas aga pääsukeselutikatel ei esine sarnast seost haigustekitajate levitajana, küll aga täheldati nakatunud lindude osakaalu suurenemist sigimisperioodi jooksul, mis viitab, et siiski mõni pesades olevatest parasiitidest oli haigustekitaja vektoriks. Alati ei pruugi kasutatud meetodid paljastada kõiki potentsiaalseid vektoreid, sest erinevate vereparasiitide peiteaja pikkus on erinev ning seega võivad mõned pika peiteajaga vereparasiidid jääda uurijaitele märkamatuks (Tomás *et al.* 2007). Igal juhul on ektoparasiitide arvukuse kasvades lindudel suurem tõenäosus

nakatuda vereparasiitidega, kuid kindlasti ei saa öelda, et ka kõik verdimevad ektoparasiidid toimivad haigustekitajate vektoritena ning nakatumise tõenäosus sõltub lisaks ektoparasiitidele ka lindude endapoolsetest jõupingutustest parasiitidest vabaneda.

Kasutatud kirjandus

- Abrikossov, G., Bekker, E., Levinson, L., Matveljev, B. & Paramonov, A. (1960) *Selgrootute zoologia*. Eesti Riiklik Kirjastus, Tallinn, Eesti.
- Banbura, J., Blondel, J., de Wilde-Lambrechts, H. & Perret, P. (1995) Why do female Blue Tits (*Parus caeruleus*) bring fresh plants to their nests? *Journal für Ornithologie*, **136**, 217-221.
- Bouslama, Z., Lambrechts, M.M., Ziane, N., Djenidi, R. & Chabi, Y. (2002) The effect of nest ectoparasites on parental provisioning in a north-African population of the Blue Tit *Parus caeruleus*. *Ibis*, **144**, E73-E78.
- Brown, C.R., Brown, M.B. & Rannala, B. (1995) Ectoparasites reduce long-term survival of their avian host. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **262**, 313-319.
- Brusca, R.C., Brusca, G.J. & Haver, N. (2003) *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Capinera, J.L. (2006) *Encyclopedia of Entomology*, Vol. 1-3. Springer, Holland.
- Chinery, M. (2005) *Euroopa putukad*. Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn, Eesti.
- Christe, P., Möller, A.P., González, G. & De Lope, F. (2002) Intraseasonal variation in immune defence, body mass and haematocrit in adult house martins *Delichon urbica*. *Journal of Avian Biology*, **33**, 321-325.

- Christe, P., Richner, H. & Oppliger, A. (1996) Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behavioral Ecology*, **7**, 127-131.
- Gallizzi, K., Alloitteau, O., Harrang, E. & Richner, H. (2008) Fleas, parental care, and transgenerational effects on tick load in the great tit. *Behavioral Ecology*, **19**, 1225-1234.
- Heeb, P., Werner, I., Kölliker, M. & Richner, H. (1998) Benefits of induced host responses against an ectoparasite. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **265**, 51-56.
- Heylen, D. & Matthysen, E. (2008) Effect of tick parasitism on the health status of a passerine bird. *Functional Ecology*, **22**, 1099-1107.
- Hill, J.R. (1994) What's bugging your birds? An introduction to the ectoparasites of purple martins. *Purple Martin Update*, **5**, 1-7.
- Hurtrez-Boussès, S., Blondel, J., Perret, P., Fabreguettes, J. & Renaud, F.R. (1998) Chick parasitism by blowflies affects feeding rates in a Mediterranean population of blue tits. *Ecology Letters*, **1**, 17-20.
- Kedra, A., Kruszewicz, A., Mazgajski, T. & Modlinska, E. (1996) The effects of the presence of fleas in nestboxes on fledglings of pied flycatchers and great tits. *Acta Parasitologica*, **41**, 211-213.
- Loye, J. & Carroll, S. (1998) Ectoparasite behavior and its effects on avian nest site selection. *Annals of the Entomological Society of America*, **91**, 159-163.
- Mappes, T., Mappes, J. & Kotiaho, J. (1994) Ectoparasites, nest site choice and breeding success in the pied flycatcher. *Oecologia*, **98**, 147-149.
- Mazgajski, T.D. (2007) Effect of old nest material on nest site selection and breeding parameters in secondary hole nesters—a review. *Acta Ornithologica*, **42**, 1-14.
- McGavin, G.C. (2005) *Insects and spiders*. Dorling Kindersley Ltd, London, UK.
- Merino, S. & Potti, J. (1995) Mites and blowflies decrease growth and survival in nestling pied flycatchers. *Oikos*, **73**, 95-103.
- Merino, S. & Potti, J. (1996) Weather dependent effects of nest ectoparasites on their bird hosts. *Ecography*, **19**, 107-113.
- Møller, A.P. (1989) Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? *Oikos*, **56**, 421-423.
- Newton, I. (1998) *Population Limitation in Birds*. Academic Press, San Diego, CA.
- Olsson, K. & Allander, K. (1995) Do Fleas, and/or Old Nest Material, Influence Nest-site preference in Hole-nesting Passerines? *Ethology*, **101**, 160-170.
- Oppliger, A., Richner, H. & Christe, P. (1994) Effect of an ectoparasite on lay date, nest-site choice, desertion, and hatching success in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology*, **5**, 130-134.
- Orell, M., Rytönen, S. & Ilomäki, K. (1993) Do pied flycatchers prefer nest boxes with old nest material? *Annales Zoologici Fennici*, **30**, 313-316.
- Pacejka, A.J. & Thompson, C.F. (1996) Does Removal of Old Nests from Nestboxes by Researchers Affect Mite Populations in Subsequent Nests of House Wrens? *Journal of Field Ornithology*, **67**, 558-564.
- Proctor, H. & Owens, I. (2000) Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 358-364.

- Rendell, W.B. & Verbeek, N.A. (1996a) Are avian ectoparasites more numerous in nest boxes with old nest material? *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 1819-1825.
- Rendell, W.B. & Verbeek, N.A. (1996b) Old nest material in nest boxes of tree swallows: effects on nest-site choice and nest building. *The Auk*, **113**, 319-328.
- Richner, H. & Heeb, P. (1995) Are clutch and brood size patterns in birds shaped by ectoparasites? *Oikos*, **73**, 435-441.
- Thompson, C.F. & Neill, A.J. (1991) House wrens do not prefer clean nest-boxes. *Animal Behaviour*, **42**, 1022-1024.
- Tomás, G., Merino, S., Martínez-de la Puente, J., Moreno, J., Morales, J. & Lobato, E. (2008) Determinants of abundance and effects of blood-sucking flying insects in the nest of a hole-nesting bird. *Oecologia*, **156**, 305-312.
- Tomás, G., Merino, S., Moreno, J. & Morales, J. (2007) Consequences of nest reuse for parasite burden and female health and condition in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour*, **73**, 805-814.
- van Valen, L. (1976) The red queen lives. *Nature*, **260**, 575.
- Wesołowski, T. & Stańska, M. (2001) High ectoparasite loads in hole-nesting birds—a nestbox bias? *Journal of Avian Biology*, **32**, 281-285.

Summary

Ectoparasites and their effects on cavity-nesting birds

Parasites may play an important role in the host life cycle, affecting the host survival and reproduction now and in the future. Parasites form a significant proportion of the fauna in bird nests and thus ectoparasites are typical of most bird species. Many observational and experimental studies have shown that ectoparasites may have serious negative effects on the health status of birds, reproductive success and survival, in addition, blood sucking ectoparasites may transmit a variety of microparasites and viruses. The effects of ectoparasites to the avian nest site selection and reproduction success varies with the species. Generally birds prefer cavities free of parasites and nests infected with parasites have a lower breeding success. Although, the nest site selection and reproduction success does not only depend on the abundance of ectoparasites, because the negative impact may be offset by the quality of nest site and birds behavioral adaptedness. However, there are also researches, which have not observed the negative effects of ectoparasites on the nest site selection and breeding success. Ectoparasites also affect the bird's immune system, stimulating an immune defense reactions. Generally a decrease in the level of hematocrit and an increase in the red blood cell sedimentation level is observed. Ectoparasites can reduce the long-term survival of birds by weakening the state of health and making them more vulnerable to secondary infections, or cause anemia and death in birds. Several blood-sucking ectoparasites such as fleas, blowfly larvae, black flies and biting midges are vectors for pathogens. The article provides an overview of the ectoparasites effects on nest site selection, breeding success and immune system. In addition, under review are ectoparasites as potential vectors of pathogenes and the ectoparasites long-term impact on the cavity nesters. From the ectoparasites it is described fleas, chewing lice, biting midges, black flies, mites, blowflies and bedbugs.

