

The relationship of louse infestation and clutch size in the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*)

I. S. Piross^{1*}, R. Saliga², Sz. Solt³,
É. Horváth³, L. Kotymán⁴, A. Harnos¹,
L. Rózsa^{5,6}, P. Palatitz³, P. Fehérvári¹

1. Állatorvostudományi Egyetem,
Biomatematikai és
Számítástechnikai Tanszék
H-1078 Budapest, István u. 2.

*e-mail: sandor.piross@gmail.com

2. Szent István Egyetem,
Kertészettudományi Kar,
Rovartani Tanszék,
Budapest

3. Magyar Madártani és
Természetvédelmi Egyesület,
Kékvércse-védelmi Munkacsoport,
Budapest

4. Körös-Maros Nemzeti Park
Igazgatóság,
Szarvas

5. MTA Ökológiai Kutatóközpont,
Evolúciós Rendszerek Kutatócsoport,
Tihany

6. MTA-ELTE-MTM Ökológiai
Kutatócsoport,
Budapest

PARAZITOLÓGIA

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

Piross Imre Sándor^{1*}, Saliga Rebeka², Solt Szabolcs³, Horváth Éva³, Kotymán László⁴, Harnos Andrea¹, Rózsa Lajos^{5,6}, Palatitz Péter³, Fehérvári Péter¹

ÖSSZEFOGLALÓ

Kutatásukban a szerzők azt vizsgálták, hogy a vörös vércse fiókáinak ivara, fejlettsége, ill. a fészekaljméret hogyan befolyásolja tetűfajaik számát, a tetvek mennyiségét (abundanciáját). A vizsgált tényezők közül csak a fészekaljméretnek volt hatása, csak a *Degeeriella rufa* tetűfaj esetében. A 3–4 fiókás fészekaljakban a faj egyedszáma 3,7-szer akkora volt, mint az 5–6 fiókásakban. A jelenséget két szempontból lehet magyarázni. Először is, a rosszabb kondícióban lévő vércsék kevesebb fiókát nevelnek és nagyobb lehet rajtuk a tetvek mennyisége, így több tetű terjedhet át a fiókákra is. Másodsor, a nagyobb fészekaljakban a tetvek több fióka közt tudnak szétterjedni, így csökkentve az egy fiókára jutó terheltséget.

SUMMARY

Background: Lice are common ectoparasites of birds, completing their entire life cycle in the plumage. Transmission – in most cases – requires physical contact between hosts. Lice may benefit from choosing host individuals with better survival prospects and dispersal chances. Bodily contacts between parents and offsprings provide a good opportunity for host selection. The Common Kestrel is a widespread, small-bodied raptor of the Palearctic region, with well-known breeding biology and ectoparasite fauna, making it suitable to study the ecological correlates of vertical transmission of lice.

Objectives: The aim of our study was to investigate how the sex, maturity and clutch size of Common Kestrel nestlings affect the abundance of their lice.

Materials and Methods: Field work was carried out in Körös-Maros National Park Directorate (Hungary). The ectoparasites were collected from nestlings ($n = 54$) with dust-ruffling. The effect of the host's sex, wing length and clutch size on the abundance of their lice was analysed using negative binomial mixed models.

Results and Discussion: In case of *Colpocephalum subzerafae*, none of the investigated variables had a significant effect. Contrarily, clutch size had a significant effect on *Degeeriella rufa* abundance. In small clutches (3–4 nestlings) the mean abundance of *D. rufa* (15.5 95% C.I.: 8–30) is 3.7 times higher, than in large (5–6 nestlings) clutches (4.2 95% C.I.: 2.3–7.4). We discuss two non-exclusive explanations of this pattern. First, parental quality is known to affect the clutch size. If low quality parents are also more heavily infested with lice, this could explain the higher louse load of their nestlings. Alternatively, according to the dilution hypothesis, long life-cycle ectoparasites (such as lice), that are incapable to significantly raise their subpopulation size till the fledging of the chicks, disperse among the nestlings, resulting in lower per nestling louse counts in larger clutches. According to our results both the breeding parameters and the quality of the parents may affect their offsprings' ectoparasite load.

A tetvek a madarak gyakori külső élősködői, kapcsolatuk legalább 40 millió éves evolúciós múlttra nyúlik vissza (31). Ezalatt az egymás elleni adaptációk és ellenadaptációk olyan „fegyverkezési versenyt” formáltak, amelyben a madár- és tetűfajok egymás tulajdonságait alakították (10).

A tetvek a madarak gyakori külső élősködői, evolúciós kapcsolatuk legalább 40 millió éves

Életciklusuk a madarak vagy emlősök kültakarójában zajlik

A tetvek (Insecta: Phthiraptera) teljes életciklusa a madarak vagy emlősök kültakarójában zajlik. A madarakon a fonalascsapú tetvek (Ischnocera) és a buncóscsapú tetvek (Amblycera) alrendjének képviselői élnek. Közös bennük, hogy elsődlegesen a tollak anyagával táplálkoznak, ezért is nevezték őket régebben összefoglalóan rágótetveknek (Mallophaga, ma már nem érvényes taxonómiai elnevezés). Keratinban gazdag táplálékuk lebontását endoszimbionta baktériumok segítik (21). Serkékükből a lárva (nimfa) 4–10 napnyi fejlődés után kel ki, majd az egyes lárvastádiumok 3–12 napig tartanak. A 3. vedlés után megjelenő imágó körülbelül még egy hónapig él. Ivarosan szaporodnak, a nőstények átlagosan napi egy petét raknak (8).

A tetvek jellemzően enyhe kórokozó képességű élősködők

A tetvek jellemzően enyhe patogenitású élősködők, komolyabb tüneteket csak akkor okoznak, ha nagyon felszaporodnak egy gazdaegyeden (27). A tetvek által elfogyasztott tollazat mennyisége hatással lehet a gazdák hőháztartására (1). Egyes csoportjaik vért fogyasztanak a fejlődő tollkezdemények megrágásával, vagy mikrobiális fertőzések vektorai lehetnek (26). Tetveik ellen a madarak változatos módokon küzdenek (4). A tollászkodás az egyik legfontosabb védekezési mód. A kissé csonkolt csőrű házityúk fertőzöttsége akár nyolcszor nagyobb is lehet, mint sértetlen csőrű társaiké (5), ami jelzi, hogy a csőr alakja részben az külső élősködők eltávolításához alkalmazkodott. Szirti galamboknál (*Columbia livia*) a felső csőrük kurtítása szintén a tetvek számának drasztikus emelkedésével jár, miközben a táplálkozásban nem akadályozza őket (9). Sérült madarak a sérülés jellegétől függően szintén nagyobb tetűfertőzöttségnek lehetnek kitéve, hiszen nehezebben távolítják el magukról parazitáikat (25). Ahogy a fenti példák is mutatják, a madarak fertőzöttsége és egészségi állapota közötti ok-okozati kapcsolat iránya nem mindig egyértelmű: egyrészt a tetvek sokszor a megfelelő védekezés hiányában tudnak elszaporodni, másrészt a különösen erős fertőzöttség rontja a gazda kondícióját (3). A tetvek a madarak természetes populációiban – hasonlóan más parazitákhoz – jellemzően aggregált eloszlásúak, tehát a madarak nagy hányada nem, vagy csak enyhén fertőzött, míg egy kis hányaduk nagyon fertőzött (26). Ezért a gazdákra kifejtett hatásuk is így jelentkezik a populációban.

A tetvek röpképtelen rovarok, terjedni gazdáik közvetlen testi érintkezésekor tudnak

A tetvek röpképtelen rovarok, terjedni a gazdáik közvetlen testi érintkezésekor tudnak. Ez alól kivételt jelent – a nem túl általánosan elterjedt – forézia jelensége, amely során fonalascsapú tetvek kullancslegyekbe (Hippoboscidae) kapaszkodva keresnek új gazdát (14). A terjedés során megkülönböztetjük a horizontális és vertikális útvonalat. A horizontális útvonalon a fertőzés nem rokon gazdaegyedek közt terjed, pl. pázás során. A vertikális fertőzések a közel rokon gazdaegyedek, főként a szülők és az utódok, vagy akár a testvér fiókák közt zajlanak egészen a fiókák kirepüléséig. A tetvek döntéseket hoznak az aktív továbbfertőzésről (2), de erről a viselkedésről keveset tudunk. Az útvonal kiválasztására valószínűleg hatással vannak a donor és a recipiens gazdaegyed várható túlélési és szaporodási esélyei (2, 11).

A vörös vércse pusztáink mellett agrárterületeken és városokban is költő kistestű sólyomféle

A tetvek terjedési mintázatainak vizsgálatához érdemes olyan rendszert választani, ahol egyrészt nagy számban fordulnak elő, másrészt a gazdafaj biológiája is jól ismert. A vörös vércse (*Falco tinnunculus*) hazánkban is elterjedt kistestű sólyomféle (Falconidae), amely pusztáink mellett agrárterületeken és városokban is költ. Más sólyomfélékhez hasonlóan nem épít fészket, hanem más madárfajokét foglalja el. Az elfoglalt költőhelytől függően a vörös vércsék

Fészekaljméretüket leginkább a költéskezdesi időpont és a táplálékellátottság befolyásolja

magányosan, dolmányos varjú (*Corvus cornix*) vagy szarka (*Pica pica*) fészkeiben, ill. telepesen, vetési varjú (*Corvus frugilegus*) vagy csóka kolóniáiban (*Corvus monedula*) is költenek. Jellemzően kistestű rágcsálókat, gyíkokat, esetleg madarakat és rovarokat fogyasztanak. A fészekaljméretüket befolyásoló két legfontosabb tényező – egymástól nem függetlenül – a külső tényezőktől is erősen függő költéskezdesi időpont és a táplálékellátottság. Finnországban végzett vizsgálatok szerint, az ottani fő prédájuknak számító mezei pocok (*Microtus arvalis*) és vöröshátú erdeipocok (*Myodes glareolus*) abundanciája ciklikusan változik az évek között (15). Azokban az években, amikor a pocok állománya kicsi volt, a vörös vércsék is később kezdték a költést és kevesebb tojást tojtak. Ennél azonban mindkét tényezőre nagyobb hatással van a szülők minősége. A párok saját kondíciójuk és túlélési esélyeik figyelembevételével fektetik be erőforrásaikat (tápanyagot, energiát) az adott évi a költésbe, így a fészekaljméret a szülői minőséget is jelzi (28). Az eleve nagyobb fészekaljához a hímek több zsákmányt hordanak (19), de a szülői befektetés mértéke nem nő, ha a fészekbe további fiókát rakunk be (29). A vörös vércsék ivara már fiókakorban is meghatározható (12), lehetővé téve az ivarhatás figyelembevételét a tetűfertőzöttség vizsgálatakor.

Kutatásunkban azt vizsgáltuk, hogy a vörös vércse fiókáinak ivara, fejlettsége, ill. fészektestvéreik száma hogyan hat a tetvek mennyiségére. A tetvek mennyiségét abundanciával fejeztük ki, ami a paraziták gazdaegyedenkénti egyedszáma, a nem-fertőzött egyedek nulla értékeit is beleértve.

1. ÁBRA. Vörös vércse (*Falco tinnunculus*) fiókája költőládában

Fotó: PALATITZ PÉTER

FIGURE 1. Typical rocking horse posture in a colic horse

Photo: PÉTER PALATITZ



A mintagyűjtést a Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság területén végezték

15 napnál idősebb vörösvércse-fiókáktól gyűjtöttek külsőélősködő-mintákat

Az élősködők gyűjtése piretrin tartalmú rovarölő porral történt

ANYAG ÉS MÓDSZER

A mintagyűjtést 2017. 06. 09. és 11. között, a Körös-Maros Nemzeti Park Igazgatóság (KMNP) területén, Cserebökényben, valamint a Vásárhelyi-pusztán és a Csanádi-pusztákon végeztük. A területen a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület (MME) Kékvércse-védelmi Munkacsoportja és a nemzeti park munkatársai évek óta monitorozzák a területen költő ragadozómadarak költését (16).

A vizsgálat során 15 napnál idősebb vörösvércse-fiókáktól (*Falco tinnunculus*, 1. ábra) gyűjtöttünk külsőélősködő-mintákat, a fészkaljak összes fiókáját egyszerre mintázva. A fiókákat a mintavétel befejezéséig elkülönítettük, hogy a zavarás miatt létrejövő mesterséges fertőzéseket megakadályozzuk. Mintavétel előtt lemértük a madarak félszárnyhosszát, ill. tollazati bélyegek alapján meghatároztuk az ivarukat (6, 12).

Az élősködők gyűjtése piretrin tartalmú rovarölő porral történt (2. ábra). A porral a madár teljes testfelületét egyenletesen kezeltük, majd egységes 5 perces időintervallumban (7, 30) gyűjtöttük a madár alá helyezett műanyag tálcára hulló ektoparazitákat (3. ábra). A mintavétel végén a tollazatot finoman átborzolva segítettük az élősködők kihullását. A tálcára eső parazitákat 70%-os etanollal feltöltött centrifugacsőbe helyeztük, és ebben tároltuk a továbbiakban. A tetvek határozását sztereomikroszkóp alatt végeztük 20×-os és 40×-es nagyításon. A határozás alapjául PRICE és mtsainak műve szolgált (22).

2. ÁBRA. Ektoparaziták mintavétele rovarölő porral

Fotó: FEHÉRVÁRI PÉTER

FIGURE 2. Ectoparasite sampling with dust-ruffling

Photo: PÉTER FEHÉRVÁRI



Az egyes tetűfajok abundanciáját befolyásoló tényezők vizsgálatához negatív binomiális kevert modelleket használtunk (34). A kiinduló modellekben a fiókák ivarát, félszárnyhosszát és a fészkaljméretet, mint kvalitatív változót (kis fészkaljak: 3–4 fióka, nagy fészkaljak: 5–6 fióka) vettük figyelembe. Mivel a közös fészkaljkból származó fiókák adatai egymástól nem függetlenek, a

Statisztikai módszerekkel vizsgálták az egyes változók hatását a tetvek számára

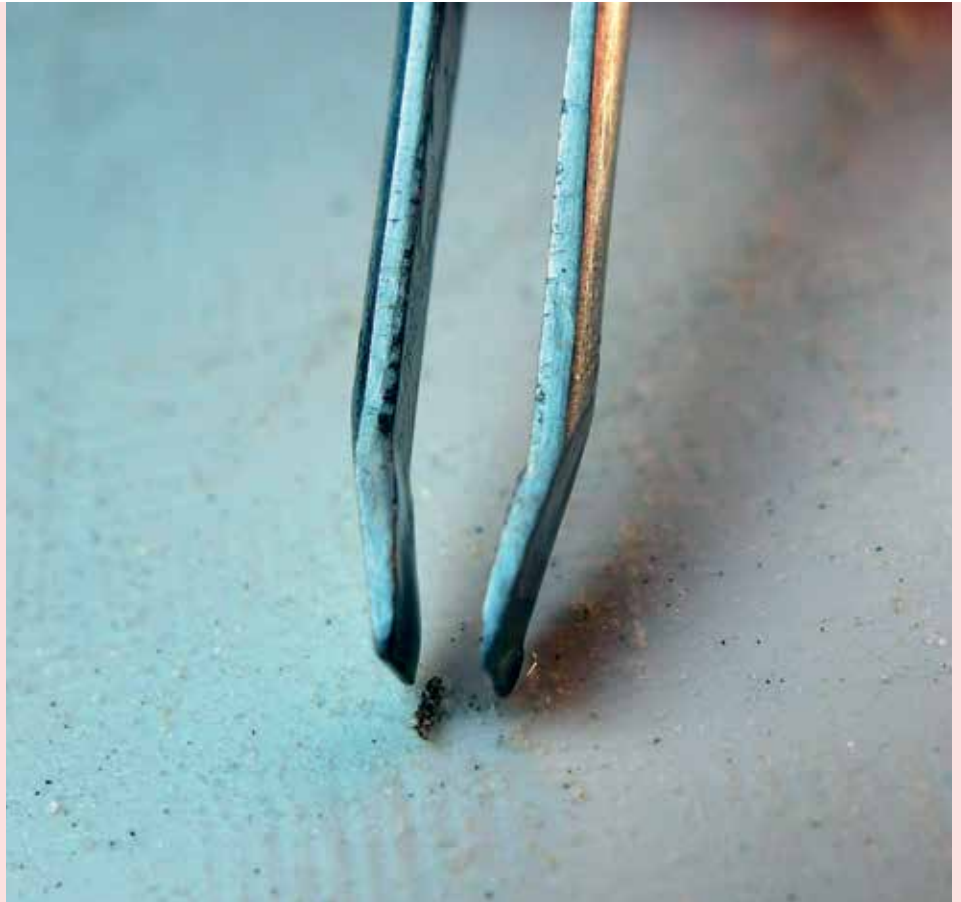
fészkek azonosítóját, mint random hatást építettük be a modellekbe. Az egyes magyarázó változók (ivar, félszárnyhossz, fészkekajlméret) hatását az abundanciára a következőképp vizsgáltuk: minden esetben egy változót hagytunk ki a modellből, majd ezt, a változót tartalmazó modellel hasonlítottuk össze deviancia hányados próbák segítségével. Amennyiben egy változó elhagyása szignifikánsan rontotta a modell illeszkedését, azt bent tartottuk a modellben. Az eredményeket 5%-os szinten tekintettük szignifikánsnak. A leíró statisztikák kiszámolásához, az elemzések és az ábrák elkészítéséhez az R 3.4.4 (23) statisztikai programot és az ahhoz letölthető glmmTMB 0.1.1 (18), lsmmeans 2.25-5 (17), RcmdrMisc 1.0-5 (13), és ggplot2 2.2.1 (33) könyvtárakat használtuk.

3. ÁBRA. Tollazatból kihullott tetű

Fotó: SALIGA REBEKA

FIGURE 3. Louse dislodged from the plumage

Photo: REBEKA SALIGA



EREDMÉNYEK

Összesen 12 fészkalj 54 fiókájától vettek mintát

A vizsgálat során összesen 12 fészkalj 54 fiókájától vettünk mintát. Két tetűfajt találtunk a madarakon, a bunkóscsápú (Amblycera: Menoponidae) *Colpocephalum subzerafae*-t és a fonalascsápú (Ischnocera: Philopterae) *Degeeriella rufa*-t (4. ábra). A hazai vörös vércséről is leírt *Laemobothrion tinnunculi*, ill. a globális fajlistában (22) szereplő *Nosopon lucidum* nem volt jelen az általunk gyűjtött mintákban. A fiókák a két tetűfajjal való fertőzöttségének leíró statisztikáit a táblázat tartalmazza. A fiókák eloszlását a *D. rufa*-val és *C. subzerafae*-vel való fertőzöttség szerint az 5. ábra mutatja.

A megfigyelt két tetűfaj közül a *D. rufa* abundanciájára a fészkekajlméret volt szignifikáns hatással

A *C. subzerafae* esetében egyik vizsgált változónak sem volt szignifikáns hatása a faj abundanciájára. Ezzel szemben a fészkekajlméret szignifikáns ($p = 0,0099$) hatással volt a *D. rufa* abundanciájára (6. ábra). A 3–4 fiókás fészkekajlak esetében az abundanciaátlag becslése 15,5 (95%-os konfidenciaintervallum: 8–30), az 5–6 fiókás fészkekajlaknál 4,2 (95%-os konfidenciaintervallum: 2,3–7,4).

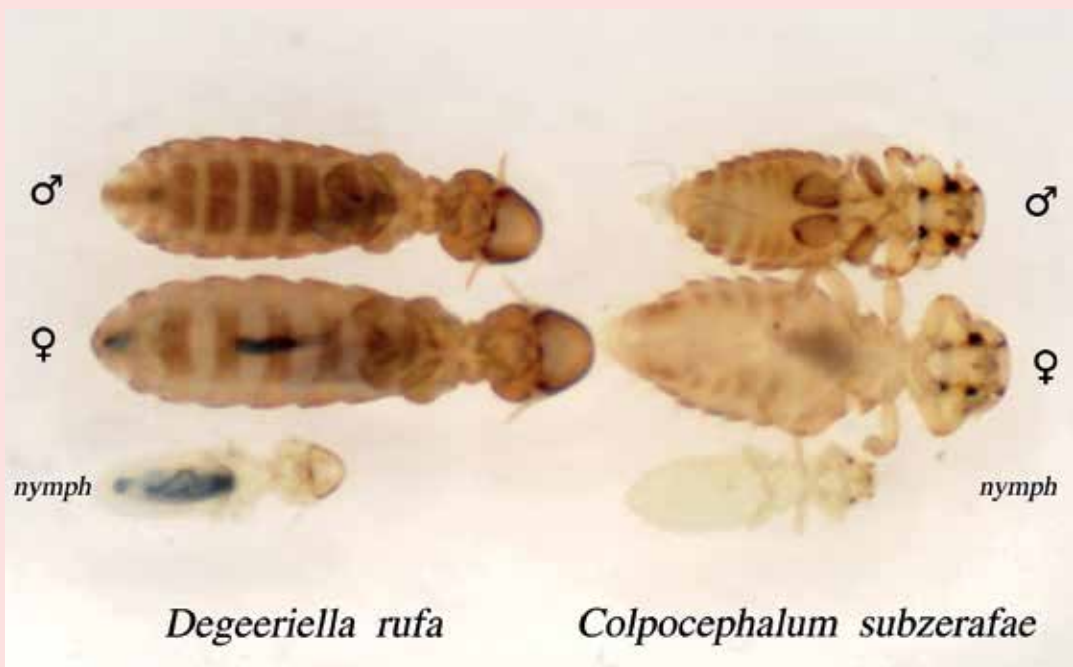
TÁBLÁZAT. A vörös vércse (*Falco tinnunculus*) fiókáinak *Colpocephalum subzerafae*-vel és a *Degeeriella rufa*-val való fertőzöttségének leíró statisztikai kis (3-4 fióka) és nagy (5-6 fióka) fészekaljokban

TABLE. Descriptive statistics of the *Colpocephalum subzerafae* and *Degeeriella rufa* infestation of Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) nestlings in small (3-4 chicks) and large (5-6 chicks) clutches

| | | Fertőzött fiókák száma Number of infected nestlings | Vizsgált fiókák száma Number of investigated nestlings | Prevalencia Prevalence | Átlagos abundancia Mean abundance | Medián abundancia Median abundance | Átlagos intenzitás Mean intensity | Medián intenzitás Median intensity | Variancia/átlag Variance/Mean |
|-------------------------|----------------------------|--|---|---------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|
| C. <i>subzerafae</i> | 3-4 fióka 3-4 nestlings | 9 | 17 | 53% | 1,5 | 1 | 2,8 | 2 | 3,5 |
| | 5-6 fióka 5-6 nestlings | 6 | 37 | 16% | 0,3 | 0 | 2,0 | 2 | 2,8 |
| | Összes All | 15 | 54 | 28% | 0,7 | 0 | 2,5 | 2 | 3,6 |
| D. <i>rufa</i> | 3-4 fióka 3-4 nestlings | 17 | 17 | 100% | 16,7 | 15 | 16,7 | 15 | 6,9 |
| | 5-6 fióka 5-6 nestlings | 30 | 37 | 81% | 5,5 | 4 | 6,8 | 5 | 5,7 |
| | Összes All | 47 | 54 | 87% | 9,0 | 7 | 10,4 | 7 | 9,3 |

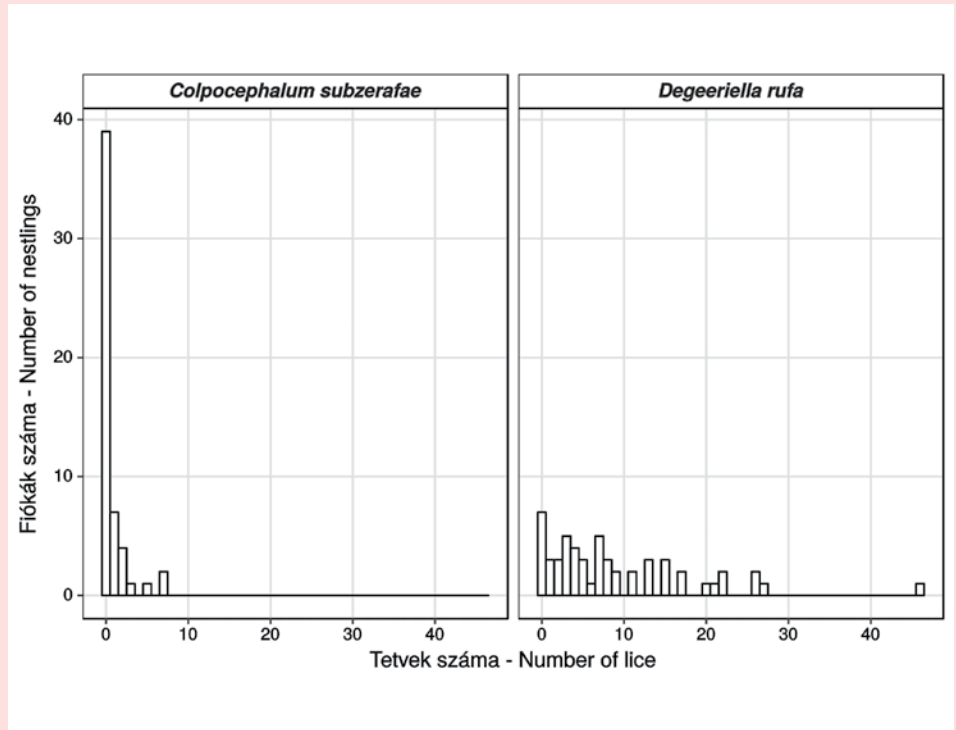
4. ÁBRA. *Degeeriella rufa*, ill. *Colpocephalum subzerafae* kifejlett hím (♂), nőstény (♀) és lárva (nymph) egyedek a vörös vércse (*Falco tinnunculus*) fiókákról
Fotó: PIROSS IMRE SÁNDOR

FIGURE 4. *Degeeriella rufa* and *Colpocephalum subzerafae* adult male (♂), female (♀) and nymph specimens from the Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) nestlings
Photo: IMRE SÁNDOR PIROSS



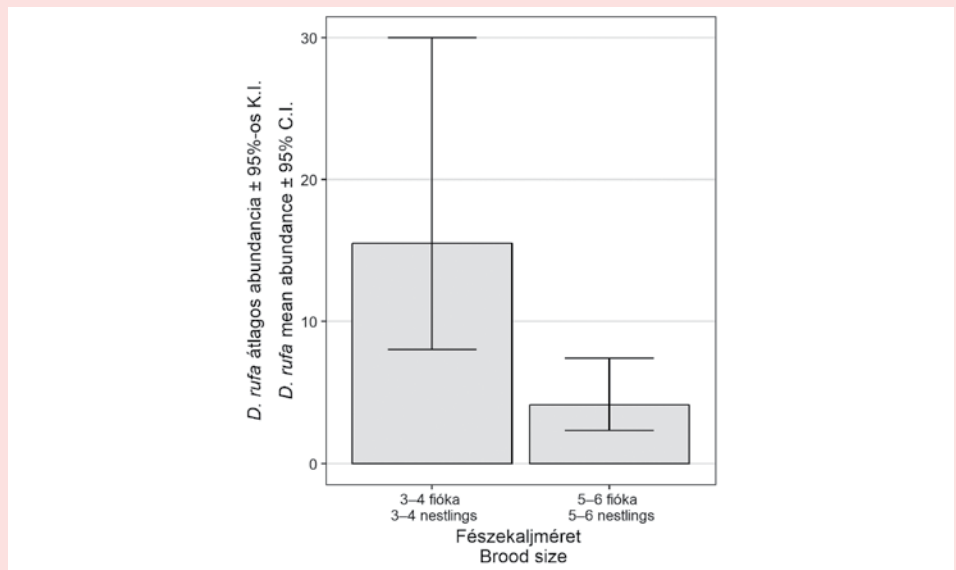
5. ÁBRA. A vörös vércse (*Falco tinnunculus*) fiókái-nak eloszlása a *Colpocephalum subzerafae*-vel és a *Degeeriella rufa*-val való fertőzöttség abundancia osztályai között. A vizsgált madarak száma 54

FIGURE 5. Distribution of Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) nestlings among abundance classes of *Colpocephalum subzerafae* and *Degeeriella rufa* infestation. The number of examined birds was 54



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

FIGURE 6. Mean abundance (95% confidence interval, C.I.) of *Degeeriella rufa* on Common Kestrel (*Falco tinnunculus*) nestlings in small (3-4 chicks) and large (5-6 chicks) clutches



MEGVITATÁS

A kisebb fészekaljokban a vörösvércse-fiókák erősebben fertőzöttek a *D. rufa* fonalascsapú tetűfajjal

Eredményeink szerint a kisebb fészekaljokban a vörösvércse-fiókák erősebben fertőzöttek a *D. rufa* fonalascsapú tetűfajjal, mint a nagyobb fészekaljok fiókái. Ezt a jelenséget kétféleképpen is magyarázhatjuk, egyfelől a szülői minőséggel, másfelől azzal, hogy nagyobb fészekaljokban a tetvek több fióka között tudnak szétoszlani (24).

Vizsgálatunk mintavétele pár nap alatt zajlott, egymáshoz közeli, hasonló élőhelyeken, ill. hasonló korú fiókákon. Ezért gondoljuk, hogy a fészekaljméretben megfigyelt változatosság elsősorban a szülői minőségnek tudható be.

Más fajok esetében is a romló kondícióval nőtt a tetvek egyedszáma a madarakon

Ha a rosszabb kondícióban lévő, kisebb fészekaljkat rakó vörös vércsék *D. rufa*-val is erősebben fertőzöttek, az magyarázhatja a fiókáikon megfigyelt mintázatot. Hasonló eredményeket találtak a galápagosi ölyveknél (*Buteo galapagoensis*), ahol a romló kondícióval nőtt a tetvek egyedszáma a madarakon, akik költeni is kisebb eséllyel tudtak (32).

A kisebb fészekaljokban nevelkedő fiókák erősebb fertőzöttségére tetveik szaporodási sebessége is magyarázatot adhat. RICHNER és HEEB a fészekalj méretének és fertőzöttségének kapcsolatát az egyes külső élősködők generációs idejével magyarázza. Érvelésük szerint a fiókák fészekben töltött idejéhez viszonyítva a rövid generációs idővel rendelkező ektoparaziták közel azonos méretű állományokat képesek létrehozni a fiókákon, így az élősködők száma egy fészekaljban annak méretétől függ (24). Ezt a kapcsolatot mutatta ki a füstifecske (*Hirundo rustica*) fészkeit is fertőző *Oritonissus bursa* vérszívó atka esetében (20). Ezzel szemben a hosszabb generációs idejű paraziták (pl. a tetvek) esetében, amelyek nem képesek a fészekben töltött idő alatt állomány méretüket számottevően megnövelni, felléphet az úgynevezett hígítási hatás, miszerint a fészekaljba érkező paraziták megoszlanak a fészekben található fiókák közt. Az ektoparaziták száma így nem függ a fészekalj méretétől, az egyes fiókákon mérhető abundancia viszont csökken (24). Ez igaz lehet vizsgált rendszerünk esetén is, mivel a vörösvércse-fiókák leginkább vertikálisan (szüleiktől vagy testvéreiktől) fertőződhetnek meg tetvekkel. Ebben az esetben fel kell tenni, hogy a szülőknél lévő tetűegyedek nem terjednek nagyobb valószínűséggel át a fiókákra azért, mert azok többben vannak. Arról, hogy a tetvek hogyan és mi alapján döntenek, hogy tovább terjedjenek-e egy másik gazdára vagy nem, ha arra lehetőségük nyílik, keveset tudunk. BROOKE arra sem talált egyértelmű bizonyítékot, hogy a szülőknél lévő tetűmennyiség befolyásolná a fészekaljra átkerülő tetvek számát (2). A *C. subzerafae* esetében is hasonló mintázatot figyeltünk meg, azonban itt nincs elég erős bizonyítékunk a jelenségre.

Összességében elmondható, hogy az, hogy a vörös vércsék mennyi erőforrást tudnak fiókáik nevelésére fordítani nemcsak azok kondíciójára és egyed számára, hanem külső élősködőkkel való fertőzöttségükre is hatással van.

A fiókanevelésre fordítható erőforrás mennyisége nemcsak a fészekalj, hanem a külső élősködők számát is befolyásolja

IRODALOM

1. BOOTH, D. T. – CLAYTON, D. H. – BLOCK, B. A.: Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 1993. 253. 125–129.
2. BROOKE, M. DE L.: Vertical transmission of feather lice between adult blackbirds *Turdus merula* and their nestlings: A lousy perspective. *J. Parasitol.*, 2010. 96. 1076–1080.
3. BROWN, C. R. – BROWN, M. B. – RANNALA, B.: Ectoparasites reduce long-term survival of their avian host. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 1995. 262. 313–319.
4. BUSH, S. E. – CLAYTON, D. H.: Anti-parasite behaviour of birds. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 2018. 373. 20170196.
5. CHEN, B. L. – HAITH, K. L. – MULLENS, B. A.: Beak condition drives abundance and grooming-mediated competitive asymmetry in a poultry ectoparasite community. *Parasitology*, 2011. 138, 748–757.
6. CLARK, W. S. – R. YOSEF.: "Raptor in-hand identification guide." International Birding & Research Centre, *Eilat Tech. Publ.*, 1998. 7.
7. CLAYTON, D. H. – DROWN, D. M.: Critical evaluation of five methods for quantifying chewing lice (Insecta: Phthiraptera). *J. Parasitol.*, 2001. 87. 1291–1300.
8. CLAYTON, D. H. – JOHNSON, K. P.: The biology, ecology, and evolution of chewing lice. In *Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview*. Illinois Natural History Survey Special Publication, 2003. 24. 451–475.
9. CLAYTON, D. H. – MOYER, B. R. et al.: Adaptive significance of avian beak morphology for ectoparasite control. *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.*, 2005. 272. 811–817.
10. CLAYTON, D. H. – BUSH, S. E. – JOHNSON, K. P.: *Coevolution of life on hosts: integrating ecology and history*. University of Chicago Press, 2015.
11. DAROLOVA, A. – HOI, H. et al.: Horizontal and vertical ectoparasite transmission of three species of malophaga, and individual variation in European bee-eaters (*Merops apiaster*). *J. Parasitol.*, 2001. 87. 256–262.
12. FORSMAN, D.: *The raptors of Europe and the Middle East: a handbook of field identification*. London: T & AD Poyser, 1999.

13. FOX, J.: RcmdrMisc: R Commander Miscellaneous Functions. 2016.
14. HARBISON, C. W. – JACOBSEN, M. V. – CLAYTON, D. H.: A hitchhiker's guide to parasite transmission: The phoretic behaviour of feather lice. *Int. J. Parasitol.*, 2009. 39. 569–575.
15. KORPIMÄKI, E. – WIEHN, J.: Clutch size of kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos*, 1998. 259–272.
16. KOTYMÁN, L. – SOLT, S. – HORVÁTH, É. – PALATITZ, P. – FEHÉRVÁRI, P.: Demography, breeding success and effects of nest type in artificial colonies of Red-footed Falcons and allies. *Ornis Hung.*, 2015. 23. 1–21.
17. LENTH, R. V. – HERVAC, M.: lsmmeans: Least-Squares Means. 2015.
18. MAGNUSSON, A. – SKAUG, H. et al.: glmmTMB: Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder. 2017.
19. MASMAN, D. – DIJKSTRA, C. et al.: Energetic limitation of avian parental effort: field experiments in the kestrel (*Falco tinnunculus*). *J. Evol. Biol.*, 1989. 2. 435–455.
20. MÖLLER, A. P.: Survival and reproductive rate of mites in relation to resistance of their barn swallow hosts. *Oecologia*, 2000. 124. 351–357.
21. PEROTTI, M. A. – KIRKNESS, E. F. et al.: Endosymbionts of lice. In: *Insect Symbiosis*, Vol. 3, CRC Press, 2008. 223–238.
22. PRICE, R. D. – HELLENTHAL, R. A. et al.: *The chewing lice: World checklist and biological overview*. Illinois Natural History Survey Special Publication, 2003.
23. R CORE TEAM: *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2018.
24. RICHNER, H. – HEEB, P.: Are Clutch and Brood Size Patterns in Birds Shaped by Ectoparasites? *Oikos*, 1995. 73. 435–441.
25. SOLT, Sz.: Lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera) of Raptors in Hungarian Zoos and Rehabilitation Centers. *J. Raptor Res.*, 1998. 32. 264–266.
26. RÓZSA L.: A madarak tetvei (Phthiraptera). *Állattani Közlemények*, 2003. 2–29.
27. TAYLOR, M. A. – COOP, R. L. – WALL, R. L.: *Veterinary Parasitology*. Wiley-Blackwell, 2015.
28. TOLONEN, P. – KORPIMÄKI, E.: Determinants of parental effort: a behavioural study in the Eurasian kestrel, *Falco tinnunculus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1994. 35. 355–362.
29. TOLONEN, P. – KORPIMÄKI, E.: Do kestrels adjust their parental effort to current or future benefit in a temporally varying environment? *Écoscience*, 1996. 3. 165–172.
30. WALTHER, B. A. – CLAYTON, D. H.: Dust-Ruffling: A Simple Method for Quantifying Ectoparasite Loads of Live Birds. *J. Field Ornithol.*, 1997. 68. 509–518.
31. WAPPLER, T. – SMITH, V. S. – DALGLEISH, R. C.: Scratching an ancient itch: an Eocene bird louse fossil. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 2004. 271. S255–S258.
32. WHITEMAN, N. K. – PARKER, P. G.: Body condition and parasite load predict territory ownership in the galápagos hawk. *The Condor*, 2004. 106. 915–921.
33. WICKHAM, H.: *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2009.
34. ZUUR, A. – IENO, E. N. et al.: *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer-Verlag, New York, 2009.
- Közlésre érkező: 2018. okt. 15.